

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМЕНІ І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА НАН УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ЛАЗАРЄВ ДЕНИС ОЛЕКСАНДРОВИЧ

УДК 599.32/.36+599.74(477.5):591.3:591.9

ДИСЕРТАЦІЯ

**ВИДИ-ІНТРОДУЦЕНТИ ССАВЦІВ У РІЧКОВИХ БАСЕЙНАХ
ЛІВОБЕРЕЖНОЇ УКРАЇНИ: МОРФОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ ТА
ХОРОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ**

Спеціальність 091 — Біологія

Галузь знань 09 — Біологія

Подается на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело



Д. О. Лазарєв

Науковий керівник: Загороднюк Ігор Володимирович, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник, доцент

Київ — 2025

АНОТАЦІЯ

Лазарєв Д. О. Види-інтродуценти ссавців у річкових басейнах Лівобережної України: морфологічна мінливість та хорологічний аналіз.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 Біологія — Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2025.

Дисертаційну роботу присвячено вивченню (1) процесів розселення інтродукованих видів навколоводних ссавців у річкових басейнах Лівобережної України; (2) морфологічної мінливості досліджуваних видів на основі зоологічних колекцій, шляхом проведення краніологічного аналізу; (3) особливостей співіснування інтродукованих та аборигенних видів тварин через аналіз структури гільдій.

Дослідження базується на матеріалах, зібраних автором у результаті аналізу відкритих джерел, літературних джерел, мисливської статистики та зоологічних колекцій, зокрема через їх наповнення новими екземплярами та перевизначення зразків, що зберігаються у колекціях. Було досліджено краніологічні зразки *Ondatra zibethicus* (162 зразки), *Neogale vison* (29 зразків), *Nyctereutes procyonoides* (62 зразки) із застосуванням методів лінійної та геометричної морфометрії. Загалом проведено ревізію 2549 зразків інтродукованих ссавців. Автор здійснив десять виїздів для обробки музейних колекцій у Львові, Харкові, Києві, а також для збору польових даних у Київській, Сумській та Полтавській областях. Використано власні польові спостереження, здійснені у 2019–2022 рр. на території Луганщини.

Краніологічний аналіз здійснювався із застосуванням програмного забезпечення Microsoft Excel, MorphoJ 1.07a та PAST 4.09. На основі зібраного матеріалу проведено аналіз географічної мінливості морфологічних ознак. Дані щодо вибірок з України порівнювалися з матеріалами з інших регіонів,

зокрема для *Nyctereutes procyonoides* — з території природного поширення виду.

Здійснено аналіз відкритих джерел, зокрема профільних сторінок у соціальних мережах, мисливських форумів, мас-медійних матеріалів, а також результатів опитування та анкетування. Дані проходили додаткову верифікацію через уточнення супровідної інформації, перевірку фотоматеріалів, описів тварин тощо. Для цього була розроблена спеціальна схема верифікації.

Аналіз поширення *Myocastor coypus* засвідчив пристосування цього виду до умов України, що зумовлено потеплінням клімату та м'якими зимами. Водночас поширення виду обмежується впливом кліматичних градієнтів: найменше реєстрацій або їхня відсутність фіксується у регіонах з низькими зимовими температурами, малим рівнем опадів або високими літніми температурами (степова зона). Важливим чинником поширення виду є антропогенний вплив, зокрема підгодівля та створення штучних укриттів. Проте у сприятливих умовах можуть формуватися і стабільні природні популяції, незалежні від опіки людини. Обмеження полювання під час воєнного стану також сприяє зростанню чисельності виду.

Щодо *Ondatra zibethicus* встановлено, що після інтенсивного поширення у 1950–1980-х роках та піку чисельності у 1990–2010-х рр., нині відзначається стабілізація та спад чисельності в ряді регіонів Лівобережної України. Зокрема, критичне зниження чисельності спостерігається у степовій та лісостеповій зоні, а також у водоймах зі змінним гідрологічним режимом, у тому числі в болотних комплексах Харківщини, Сумщини, Полтавщини. На території південних регіонів (Херсонщина, Запорізька обл.) популяції *O. zibethicus* залишаються малочисельними через посушливий клімат, особливо на фоні потепління протягом останніх десятиліть. У заплавах Дніпра

зберігаються стабільні угруповання. Локальні зникнення виду фіксуються внаслідок забудови, осушення водойм і дератизаційних заходів.

Neogale vison демонструє тісний зв'язок ареалу з річковими системами і місцями колишнього кліткового розведення. Сучасне поширення виду ймовірно охоплює всю територію дослідженого регіону. Експансія триває, проте не має таких темпів, як у *Ondatra zibethicus*. Поява *Neogale vison* супроводжується з витісненням аборигенного виду – *Mustela lutreola*. З огляду на це, очікується подальше пристосування *N. vison* до місцевих умов та опанування цими тваринами нових територій зі збільшенням популяції.

Особливості поширення *Nyctereutes procyonoides* пов'язані з природною зональністю. Більша щільність популяції відзначена на території північних областей. Менша щільність популяцій цього виду — у південних областях. Знахідки цього виду часто пов'язані з селітебними ландшафтами. Вид уникає гірських регіонів, кількість реєстрацій цих тварин в Криму вкрай низька.

На основі краніологічного аналізу встановлено морфологічну мінливість популяцій досліджених видів в межах Лівобережної України. Досліджено мінливість *O. zibethicus*, *N. vison* та *N. procyonoides*. Виявлено регіональні відмінності морфології черепа, що імовірно пов'язані з природними умовами біотопів та кліматичними факторами. У *O. zibethicus*, зокрема, встановлено менші розміри тварин в межах помірного поясу з вищими середньорічними температурами та менші розміри тварин у бореальному поясі з нижчими середньорічними температурами.

У *N. procyonoides* виявлено тенденцію до збільшення розмірів черепа у південних популяціях, ймовірно як реакцію на сприятливі кліматичні умови та доступність кормової бази, порівняно з території природного поширення виду та північними районами Лівобережної України. Поширення виду не обмежується річковими басейнами, тому зв'язок морфологічних відмінностей з гідрологічними умовами малоімовірний.

Морфологічні дослідження засвідчили наявність перших ознак змін розмірів та форми черепа внаслідок пристосування, що добре показано на прикладі *Nyctereutes procyonoides*. Збереження таксономічних ознак поєднується з локальними морфологічними пристосуваннями. Виявлені відмінності, здебільшого мають функціональне значення, пов'язане з харчовою спеціалізацією, руховою активністю, терморегуляцією. Виявлена варіабельність морфологічних ознак відображає реакцію на регіональні екологічні чинники.

Результати дослідження свідчать про натуралізацію інтродукованих видів, формування певних локальних морфологічних характеристик і сталість їхнього існування у нових екосистемах.

Ключові слова: інтродуценти, водно-болотні екосистеми, просторове поширення, морфологічна мінливість.

ABSTRACT

Lazariev D. O. Introduced mammal species in the river basins of Left-Bank Ukraine: morphological variability and chorological analysis.

The dissertation for a scientific degree of the scientific degree of Doctor of Philosophy on a specialty 091 Biology — I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2024.

The dissertation is devoted to the study of (1) the dispersal processes of introduced semiaquatic mammal species in the river basins of the Left-Bank Ukraine; (2) morphological variability of the studied species based on zoological collections through craniological analysis; (3) peculiarities of coexistence between introduced and native animal species through guild structure analysis.

The research is based on materials collected by the author through the analysis of open sources, scientific literature, hunting statistics, and zoological collections, including enrichment with new specimens and re-identification of archived samples. Craniological material was studied for *Ondatra zibethicus* (162 specimens), *Neogale vison* (29 specimens), and *Nyctereutes procyonoides* (62 specimens), using linear and geometric morphometric methods. In total, 2549 specimens of introduced mammals were revised. The author conducted ten research trips for the processing of museum collections in Lviv, Kharkiv, Kyiv, as well as for fieldwork in Kyiv, Sumy, and Poltava oblasts. Field observations were carried out by the author in 2019–2022 in the territory of Luhansk Oblast.

Craniological analysis was performed using Microsoft Excel, MorphoJ 1.07a, and PAST 4.09 software. Based on the collected material, the geographic variability of morphological traits was analyzed. Data from Ukrainian populations were compared with materials from other regions, including, for *Nyctereutes procyonoides*, from its natural range.

An analysis of open sources was conducted, including specialized social media pages, hunting forums, mass media, as well as surveys and questionnaires. The data

underwent additional verification through clarification of accompanying information, checking photographic materials and animal descriptions. For this purpose, a special verification scheme was developed.

The analysis of *Myocastor coypus* distribution confirmed the adaptation of this species to the conditions of Ukraine, driven by climate warming and mild winters. At the same time, the distribution of the species is limited by climatic gradients: the lowest or absent records occur in regions with low winter temperatures, scarce precipitation, or high summer temperatures (steppe zone). An important factor for its distribution is anthropogenic influence, particularly supplementary feeding and creation of artificial shelters. However, under favorable conditions stable natural populations independent of human care may form. Restrictions on hunting during martial law also contribute to population growth.

For *Ondatra zibethicus*, it was established that after intensive spread in the 1950s–1980s and a peak in numbers in the 1990s–2010s, current trends indicate stabilization and decline in several regions of the Left-Bank Ukraine. A critical decline is recorded in the steppe and forest-steppe zones, as well as in waterbodies with unstable hydrological regimes, including marsh complexes of Kharkiv, Sumy, and Poltava oblasts. In the southern regions (Kherson, Zaporizhzhia), populations remain sparse due to the arid climate, especially under recent decades of warming. Stable groups persist in the Dnipro floodplains. Local disappearances are associated with urban development, drainage of waterbodies, and deratization.

Neogale vison shows a close link between its range and river systems as well as former fur farms. Its current distribution likely covers the entire study region. Expansion continues, though not as rapidly as in *Ondatra zibethicus*. The spread of *N. vison* is associated with the displacement of the native species *Mustela lutreola*. It is expected that *N. vison* will continue to adapt to local conditions and colonize new areas with growing populations.

The distribution of *Nyctereutes procyonoides* is linked to natural zonation. Higher population density is recorded in the northern regions, while lower densities are observed in the south. Records are often associated with settlement landscapes. The species avoids mountainous regions, and the number of records of these animals in Crimea is extremely low.

Based on craniological analysis, morphological variability was established in populations of the studied species within the Left-Bank Ukraine. Variability was examined for *O. zibethicus*, *N. vison*, and *N. procyonoides*. Regional differences in skull morphology were revealed, likely associated with habitat conditions and climatic factors. In *O. zibethicus*, smaller body size was found in temperate regions with higher mean annual temperatures, as well as in boreal regions with lower mean annual temperatures.

In *N. procyonoides*, a trend toward increased skull size in southern populations was revealed, probably as a response to favorable climatic conditions and food availability, compared to its natural range and the northern parts of the region. The species' distribution is not limited to river basins, therefore a direct link between morphological variability and hydrological conditions is unlikely.

Morphological studies showed the first signs of size and shape changes due to adaptation, most clearly in *Nyctereutes procyonoides*. The preservation of taxonomic traits is combined with local morphological adaptations. The revealed differences are mainly functional, related to dietary specialization, locomotion, and thermoregulation. The detected variability of morphological traits reflects responses to regional ecological factors.

The results of the study indicate the naturalization of introduced species, the development of certain local morphological characteristics, and the stability of their persistence in new ecosystems.

Keywords: alien species, wetland ecosystems, spatial distribution, morphological variability.

СПИСОК ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ:

У виданнях, які включені до міжнародних наукометричних баз даних:

1. **Лазарєв, Д.** (2022) Чужорідні ссавці в екосистемах сходу України: історія дослідження та появи видів. *Theriologia Ukrainica*, 24, с. 216–228. DOI: [10.15407/TU2418](https://doi.org/10.15407/TU2418) (Особистий внесок: опрацювання літературних даних, підготовка тексту та ілюстрацій, оформлення матеріалів до друку).

2. **Lazariev, D.** (2023) Alien mammal species in floodplain habitats of the Siversky Donets basin (Ukraine). *Theriologia Ukrainica*, 25, p. 15–33. DOI: [10.53452/TU2504](https://doi.org/10.53452/TU2504) (Особистий внесок: опрацювання літературних даних, даних статистики та польових досліджень, підготовка відповідного тексту та ілюстрацій, оформлення матеріалів до друку).

3. **Lazariev, D., Barkaszi, Z.** (2023) Craniological analysis of the muskrat (*Ondatra zibethicus*) from different river basins of Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, 26, p. 71–86. DOI: [10.53452/TU2608](https://doi.org/10.53452/TU2608) (Особистий внесок: опрацювання колекційних зразків, проведення вимірювань, проведення морфологічного аналізу методами лінійної та геометричної морфометрії, опрацювання літературних даних, оформлення відповідних частин тексту та ілюстрацій, оформлення матеріалів до друку).

4. **Lazariev, D.** (2024) Craniology of *Neogale vison* in areas of introduction: analysis of samples from Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, 27, p. 36–47. DOI: [10.53452/TU2705](https://doi.org/10.53452/TU2705) (Особистий внесок: опрацювання колекційних зразків, проведення вимірювань, проведення морфологічного аналізу, опрацювання літературних даних, підготовка відповідного тексту та ілюстрацій, оформлення матеріалів до друку).

5. Zagorodniuk, I., **Lazariev, D.** (2024) Dynamics of distribution of introduced mammals in Ukraine and factors influencing them. *Biosystems Diversity*, 32 (4), p. 522–542. DOI: [10.15421/012455](https://doi.org/10.15421/012455) (Особистий внесок: обробка статистичних даних та даних відкритих джерел, підготовка частини тексту з анотованим

списком інтродукованих видів, підготовка графіків та карт, оформлення матеріалів до друку).

6. **Lazariev, D.** (2024) Craniology of *Nyctereutes procyonoides* (Carnivora) based on materials from Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, 28, p. 55–68. DOI: [10.53452/TU2805](https://doi.org/10.53452/TU2805) (Особистий внесок: опрацювання колекційних зразків, проведення вимірювань, проведення морфологічного аналізу, опрацювання літературних даних, підготовка відповідного тексту та ілюстрацій, оформлення матеріалів до друку).

7. **Lazariev, D. O., Zagorodniuk, I. V., Yemelyanov, I. G.** (2025). Nutria (*Myocastor coypus*) in water bodies of Ukraine: formation of wild populations and their place in the guild of semiaquatic herbivorous rodents. *Hydrobiological Journal*, 61 (5), p. 37–53. (Особистий внесок: написання розділів з загальної характеристики виду, історії інтродукції, огляду знахідок і поширення, опрацювання даних відкритих джерел, краніометричні дослідження, підготовка графіків та карт).

У періодичних наукових виданнях, що включені до переліку фахових видань України:

1. **Лазарєв, Д., С. Філіпенко.** (2023) Чужорідні види ссавців Зоологічного музею Луганського національного університету імені Тараса Шевченка. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 90, с. 61–69. DOI: [10.30970/vlubs.2023.90.06](https://doi.org/10.30970/vlubs.2023.90.06) (Особистий внесок: підготовка основної частини тексту та ілюстрацій, оформлення матеріалів до друку).

2. **Лазарєв, Д., С. Литвиненко, В. Кизь, Є. Улюра, Г. Євтушенко.** (2024) Фауна хижих родини *Mustelidae* на Полтавщині: історія та сучасний стан. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 56, с. 71–81. DOI: [10.32782/1998-6475.2024.56.24-33](https://doi.org/10.32782/1998-6475.2024.56.24-33) (Особистий внесок: написання основної частини тексту, опрацювання даних статистики та літератури, підготовка графіків динаміки чисельності та огляду музейних колекцій).

3. **Лазарєв, Д.,** Загороднюк, І., Баркасі, З., Бокотей, А., Шидловський, І., Пономаренко, О. (2025) Інтродуковані в Україні гризуни і хижі в колекціях природничих музеїв. *GEO&BIO*, 27, с. 142–168. DOI: <https://doi.org/10.53452/gb2712> (*Особистий внесок: опрацювання колекційних зразків, картотек, журналів та електронних баз даних частини зоологічних колекцій, опрацювання літературних колекцій, підготовка відповідного тексту та частини ілюстрацій*).

В інших виданнях:

1. **Лазарєв, Д.** (2023). Краніологічні особливості ондатри (*Ondatra*) та її відмінності від роду *Arvicola*. *Novitates Theriologicae*, 16, с. 62–68. DOI: [10.53452/nt1611](https://doi.org/10.53452/nt1611) (*Особистий внесок: опрацювання колекційних зразків, проведення вимірювань краніологічних зразків ондатри, опрацювання літературних даних, підготовка відповідного тексту та ілюстрацій*).

Публікації, які засвідчують апробацію результатів дисертації:

1. **Лазарєв, Д.** (2023). Водні комплекси сходу України як арена експансії чужорідних видів ссавців. *Матеріали Міжнародної науково-практичної конференції «Навколишнє середовище для майбутнього через наукову освіту» (1–2 червня 2023)*. Ужгород, с. 109–110.

2. **Лазарєв, Д.** (2023). Чужорідні види ссавців заповідних екосистем сходу України. *«Шляхи збереження природних екосистем»: матеріали Всеукраїнської наукової конференції до 95-річчя природного заповідника «Михайлівська цілина» (13 липня 2023)*. Суми, 2023 р., с. 237–241.

3. **Лазарєв, Д.** (2024). Чужорідні види коловодних ссавців-фітофагів в урбоекосистемах України. *II Міжнародна науково-практична конференція «Актуальні проблеми дослідження лісових та урбоекосистем України в умовах воєнного стану»*, Київ, 20 листопада 2024 р., с. 56–57.

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ.....	2
ABSTRACT.....	6
СПИСОК ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ....	9
ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ ТА СКОРОЧЕНЬ.....	14
ВСТУП.....	15
 РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	 23
1.1. Чужорідні ссавці в екосистемах Лівобережжя України: історія досліджень та появи видів.....	 23
1.2. Водні комплекси та природоохоронні території Лівобережної України як арена експансій чужорідних видів ссавців.....	 30
 РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ.....	 35
2.1. Аналіз відкритих джерел і аналіз хорології.....	35
2.2. Методи морфологічного аналізу.....	42
 РОЗДІЛ 3. ХОРОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ.....	 51
3.1. <i>Myocastor coypus</i>	51
3.2. <i>Ondatra zibethicus</i>	59
3.3. <i>Neogale vison</i>	68
3.4. <i>Nyctereutes procyonoides</i>	73
3.5. Загальні закономірності хорології досліджених видів.....	77
3.5.1. Різноманіття й біотопи.....	78
3.5.2. Моделі та фактори поширення.....	80
3.5.3. Фактори сприяння появи та розселенню.....	81
3.5.4. Заходи з регуляції чисельності.....	84
3.5.5. Впливи бойових дій.....	87

РОЗДІЛ 4. МОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ.....	90
4.1. Краніологічний аналіз <i>Ondatra zibethicus</i> з різних річкових басейнів Лівобережної України.....	90
4.2. Краніологія <i>Neogale vison</i> в зонах інтродукції.....	105
4.3. Краніологічний аналіз <i>Nyctereutes procyonoides</i> за матеріалами з України.....	117
4.4. Загальні закономірності морфології видів інтродуцентів.....	129
 РОЗДІЛ 5. ГІЛЬДІЙНА СТРУКТУРА.....	132
5.1. Гільдійний аналіз з урахуванням видів-інтродуцентів.....	132
РОЗДІЛ 6. ОБГОВОРЕННЯ.....	141
6.1. Індикаційне значення інтродуцентів та фактори їх поширення.....	141
6.2. Морфологія інтродуцентів як індикатор змін довкілля.....	144
6.3. Моніторинг популяцій та регуляція чисельності.....	146
ВИСНОВКИ.....	149
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	150
 ДОДАТКИ.....	175
Додаток 1. Перелік краніологічних зразків використаних в ході дослідження морфологічної мінливості.....	175
Додаток 2. Перелік знахідок досліджених видів.....	177
Додаток 3. Результати вимірювань черепів.....	184
Додаток 4. Середні значення (мм) краніометричних ознак видів- інтродуцентів з різних країн та регіонів.....	186
Додаток 5. Обсяги здобування чужорідних видів за даними 2–тп (мисливство).....	189
Додаток 6. Карти поширення <i>Myocastor coypus</i>	190

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ ТА СКОРОЧЕНЬ

Установи, колекції та музеї

ДПМ — Державний природознавчий музей НАН України;

ЗМД — Зоологічний музей імені Б. Дибовського при Львівському національному університеті імені Івана Франка;

ЗМКУ — Зоологічний музей Київського національного університету імені Тараса Шевченка;

ЗМЛГ — Зоологічний музей Луганського національного університету імені Тараса Шевченка;

КЗЕТХНУ — кафедра зоології та екології тварин Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна;

МПХУ — Музей природи Харківського національного університету;

ННПМ — Національний науково-природничий музей НАН України (ННПМ-з — відділ зоології ННПМ; ННПМ-п — відділ палеонтології ННПМ).

Інші позначення

2-тп (мисливство) — стандартна форма статистичної звітності, яка щорічно складається лісовими лісомисливськими господарствами (Центральное... 1984–1990; Державна... 1991–2021);

ГК — головні компоненти;

КЗ — канонічні змінні.

ВСТУП

Актуальність теми. Однією з ключових екологічних проблем сучасності є біоінвазії, які суттєво впливають на структуру та динаміку регіональної біоти. Особливої актуальності ця проблема набуває в умовах глобальних кліматичних змін, що змінюють умови існування живих істот. А також в контексті воєнних дій, які спричиняють дестабілізацію природних і антропогенних систем.

Повномасштабна війна в Україні має безпосередній вплив на стан довкілля та сприяє змінам у поширенні інтродукованих видів, зокрема фіксується подальше поширення *Neogale vison* через створення нових звіроферм по розведенню цих тварин на окупованих територіях та руйнування існуючих звірогосподарств у зв'язку з просування зони ведення бойових дій і як наслідок – втечами тварин в природу. Відбувається і збільшення кількості осередків існування *Myocastor coypus* на фоні ведення воєнних дій та обмеження полювання. Руйнування Каховського водосховища та порушення функціонування Північнокримського каналу мають значні екологічні наслідки, що впливають на гідрологію, екосистеми і відповідно можуть впливати на динаміку популяцій навколоводяних ссавців.

Чужорідні види ссавців є одним із провідних факторів, що впливають на трансформації у видовому складі аборигенної фауни та становлять серйозну загрозу для збереження біорізноманіття (Genovesi *et al.* 2012; Tedeschi *et al.* 2021; Dziech *et al.* 2023). Особливо значною є роль річкових мереж, які акумулюють найбільшу кількість адвентивних тварин і слугують коридорами їхнього поширення в межах річкових басейнів. Ця закономірність характерна і для фауни хребетних України, зокрема її Лівобережної частини (Тимошенко & Кондратенко 2006, Загороднюк 2023 *et al.*). Крім того, більшість інтродукованих хутрових видів належать до групи навколоводяних ссавців (Панов 2002).

Група хутрових навколоводяних звірів, включно з інтродукованими видами, тривалий час залишалася в центрі уваги дослідників (Сокур 1961; Берестенников *et al.* 1969; Панов 2002; Сахно 2015), що було обумовлено впровадженням програм «покращення» мисливських угідь, особливо в контексті високого попиту на хутро у 1950–1980-х рр. Деяка інформація про чужорідних ссавців подана в оглядах теріофауни східних регіонів України (Загороднюк 2006 *а*; 2006 *б*), де ці види класифіковано за їхнім чужорідним статусом, а також наведено дані про зустрічі та чисельність популяцій.

Відомості про поширення, чисельність та динаміку напівводяних ссавців у східній Україні містяться в працях різних дослідників (Сахно & Сімонов 1956; Берестенников *et al.* 1969; Панов 2002; Сахно 2015). Додаткову інформацію можна знайти в описах фауни родини Mustelidae (Колесніков & Кондратенко 2006; Литвиненко & Євтушенко 2015). Однак решта відомостей є надзвичайно фрагментарною.

Щодо морфологічної характеристики видів інтродуцентів ссавців також існує низка наукових праць, зокрема щодо *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834 (Волох & Роженко 2001; Woloch & Roženko 2007; Лебедева 2008), проте відсутні дані про розмірні ознаки з території України, для інших видів: *Myocastor coypus* Molina 1782, *Ondatra zibethicus* Linnaeus 1766, *Neogale vison* Schreber 1777). Крім того, для жодного з перелічених видів в Україні досі не проводилося порівняння різних віддалених популяцій методами геометричної морфометрії, як це було здійснено у інших європейських та азійських країнах (Lalis *et al.* 2009; Quintela *et al.* 2016; Maga *et al.* 2015; Cox *et al.* 2013; Ge *et al.* 2015 та ін.).

Дослідження морфологічної мінливості чужорідних видів ссавців у басейнах річок Лівобережної України дає змогу не лише виявити ознаки пристосування та потенційної мікроеволюції популяцій в умовах нових середовищ існування, але й встановити просторові закономірності їх

поширення та натуралізації. Проведення комплексного хорологічного аналізу, поєднаного з аналізом лінійної морфометрії та сучасними методами геометричної морфометрії, дозволяє вперше на регіональному рівні виявити популяційні відмінності між локалізованими угрупованнями інтродуцентів, що є важливим для розуміння напрямків їхнього подальшого поширення.

В умовах поширення чужорідних видів тварин у природних екосистемах регіону важливою є фіксація сучасного ареалу, чисельності та морфологічної мінливості інтродукованих видів, що створює основу для подальших повоєнних досліджень і моніторингу. Представлене в дисертації узагальнення даних, значною мірою базоване на відкритих джерелах, відображає сучасні тенденції в академічній науці щодо прозорості та верифікації даних. Це також створює передумови для формування нових підходів у вивченні інтродукованих видів у регіональному контексті.

Додатковим аспектом наукової новизни є краніологічний аналіз, що доповнює знання про зміни морфологічних ознак у популяціях інтродуцентів в ході їх пристосування до умов середовища. Цей підхід збагачує методологічну базу, та посилює міждисциплінарний характер роботи.

Результати цього дослідження доповнюють уявлення про чужорідну фауну Лівобережної України та мають прикладне значення: вони можуть бути використані в системах управління природоохоронними територіями, для обґрунтування заходів біобезпеки, оптимізації моніторингових програм, а також для розробки стратегій регулювання чисельності інтродукованих видів ссавців у регіоні. З огляду на недостатню деталізацію попередніх досліджень, ця робота відповідає сучасним пріоритетам у вивченні чужорідних видів.

Об'єкт досліджень. Об'єктом дослідження є види ссавців–інтродуцентів (*Myocastor coypus*, *Ondatra zibethicus*, *Neogale vison*, *Nyctereutes procyonoides*) у річкових басейнах Лівобережної України.

Предмет досліджень. Предметом дослідження є особливості поширення та морфологічна мінливість інтродукованих навколоводяних видів ссавців в умовах різних природно-географічних регіонів Лівобережної України та їх взаємозв'язки в структурах гільдій.

Мета і завдання роботи. Метою роботи є встановлення просторових закономірностей поширення та морфологічної мінливості інтродукованих видів навколоводяних ссавців у річкових басейнах Лівобережної України для виявлення чинників, що сприяють їх закріпленню в нових умовах середовища. Для досягнення мети роботи були поставлені такі завдання:

1) проаналізувати просторове поширення інтродукованих видів навколоводяних ссавців з моменту їх інтродукції та динаміку чисельності в період з 1980 по 2021 рр. на території Лівобережної України; 2) з'ясувати фактори, що впливають на поширення та чисельність досліджених видів; 3) охарактеризувати морфологічну мінливість черепів у різних річкових басейнах і регіонах з урахуванням можливого пристосування до умов середовища; 4) встановити положення інтродукованих видів у складі гільдій напівводяних ссавців з урахуванням їхньої чисельності та морфологічних характеристик.

Методи дослідження. У роботі застосовано комплекс підходів: аналіз даних з відкритих джерел; збір первинної інформації — шляхом анкетування та опитування; аналіз статистичних даних — з оцінкою чисельності та поширення, побудовою відповідних графіків і карт за допомогою програм MS Excel, CorelDraw; Лінійна морфометрія — традиційні методи промірів краніологічних зразків тварин, обробка результатів із розрахунком статистичних показників (у програмах MS Excel, PAST), перевіркою даних за допомогою тесту Шапіро — Уїлка, аналізу PERMANOVA, MANOVA, аналізу головних компонент (PCA) та канонічних змінних (CVA); Геометрична морфометрія — з використанням цифрових знімків черепів, обробкою

зображень у програмному забезпеченні MorphoJ та аналізом форми черепів методами PCA і CVA.

Наукова новизна отриманих результатів. Детально досліджено сучасне поширення видів інтродуцентів Лівобережної України. Уперше проведено комплексний аналіз поширення *Myocastor coypus*, *Ondatra zibethicus*, *Neogale vison* та *Nyctereutes procyonoides* в межах Лівобережної України з використанням аналізу відкритих джерел та створення карт розповсюдження, що містять нові дані про ареали цих видів. Встановлено динаміку чисельності та фактори впливу на хорологію досліджених видів.

Для України вперше здійснено порівняльний аналіз краніологічних зразків *Ondatra zibethicus*, *Neogale vison* та *Nyctereutes procyonoides* з різних регіонів за допомогою методів геометричної морфометрії, що виявило відмінності у розмірах та формі між віддаленими популяціями, а також між тваринами з регіону дослідження та території природного поширення виду (на прикладі *N. procyonoides*).

Отримані результати розширюють наукові уявлення про морфологічну мінливість досліджуваних видів і дають нові дані, раніше відсутні в літературі. Для *Myocastor coypus* та *Neogale vison* уперше проведено комплексний аналіз розмірних ознак черепів з території регіону дослідження.

В ході виконання задач дисертаційної роботи також здійснено перевизначення низки зразків *Neogale vison* у колекціях академічних музейних установ, що підвищило якість музейних фондів і вплинуло на подальші дослідження цього виду.

Положення, що виноситься на захист. Положення відображають основні результати дослідження та їх наукову новизну: (1) у межах дослідження встановлено, що поширення інтродукованих навколоводних ссавців у річкових екосистемах Лівобережної України відповідає ознакам біологічного прогресу — зростанню чисельності, розширенню ареалів та

формуванню морфологічної диференціації, — що засвідчує успішну натуралізацію цих видів у нових умовах; (2) закріплення інтродуцентів значною мірою зумовлене відповідністю їхніх екоморфологічних ознак вільним нішам у структурі гільдій аборигенної фауни або їхньою здатністю витіснити місцеві види й займати їхні екоморфологічні ніші.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним дослідженням здобувача. У ході виконання роботи проаналізовано літературні джерела за темою дослідження, статистичні дані державної звітності за формою 2-тп (мисливство), а також інформацію з відкритих джерел.

Автором проведено ревізію та морфометричний аналіз зразків із зоологічних колекцій музеїв Києва, Харкова та Львова. Частина зразків була самостійно зібрана й препарована (2 зразки) або перевизначена (10 зразків).

До дослідження також включено результати власних польових спостережень, здійснених на території Луганщини з 2019 по 2022 рр., а також під час експедицій з 2022 по 2025 рр. на території Черкаської, Сумської, Полтавської областей та в межах Києва.

Публікації. За темою дисертації опубліковано сім статей, індексованих у базі даних Scopus (у виданнях категорій Q3 та Q4), а також три статті у наукових фахових виданнях України, що на момент публікації входили до відповідних переліків.

Апробація матеріалів дисертації. Доповіді за результатами дисертаційного дослідження було представлено й обговорено на двох міжнародних конференціях, зокрема на Міжнародній науково-практичній конференції «Навколишнє середовище для майбутнього через наукову освіту» (Ужгород, 2023) та Міжнародній науково-практичній конференції «Актуальні проблеми дослідження лісових та урбоєкосистем України в умовах воєнного стану» (Київ, 2024). Також узято участь у Всеукраїнській науковій конференції до 95-річчя природного заповідника «Михайлівська цілина» (Суми, 2023).

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота викладена на 196 сторінках, складається з анотації, змісту, основної частини, списку використаних джерел (230 посилання) та 6 додатків. Основна частина (134 сторінки) складається з наступних розділів: вступ, огляд літератури, матеріали і методи, хорологічний аналіз, морфологічний аналіз, гільдійна структура, обговорення, висновки, додатки. Текст дисертації містить 39 рисунків та 14 таблиць.

Зв'язок роботи з науковими програмами, темами, грантами. Дисертаційна робота була виконана у відділі музеології та НТІ Національного науково-природничого музею НАН України, а також при відділі фауни та систематики хребетних Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України.

Дослідження проводилися в рамках відомчих тем Національного науково-природничого музею НАН України:

Відділ музеології — тема № 0121U100527 «Наукові фондові колекції та експозиція природничих музеїв як джерело вивчення формування, історії розвитку та змін біотичного різноманіття в умовах війни в Україні; музейно-педагогічна діяльність наукових музеїв та її значення у воєнний час»;

Відділ зоології — тема № III-7-15 «Фауністичні зміни та екоморфологічні адаптації в модельних групах хребетних і безхребетних тварин України та деяких інших територій Євразії».

Практичне значення отриманих результатів. Результати можуть бути використані для вдосконалення методики моніторингу інтродукованих видів ссавців. Матеріали дисертаційної роботи можуть слугувати базою для подальшої оцінки сучасного стану фауни інтродукованих ссавців. Робота надає важливі дані щодо динаміки популяцій, морфологічної мінливості та оцінки факторів, що впливають на них. Матеріали дослідження можуть бути застосовані під час викладання навчальних дисциплін біологічного та

екологічного спрямування, таких як «Екологія», «Зоологія» тощо. Зразки зібрані або перевизначені автором зберігаються в колекції відділу зоології Національного науково-природничого музею НАН України.

Подяки. Автор щиро вдячний науковому керівнику Ігорю Володимировичу Загороднюку за постійну підтримку, кваліфіковану допомогу та цінні поради на всіх етапах дослідження. Дякую співробітникам музеїв, освітніх та наукових установ, на основі колекцій яких здійснено дослідження: Ж. В. Розорі (Київський національний університет ім. Т. Шевченка), А. А. Бокотею (Державний природознавчий музей НАН України), Є. М. Улюрі, Д. В. Іванову (Національний науково-природничий музей НАН України), Т. А. Атемасовій, О. М. Марковській (Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна) та Т. М. Девятко (Музей природи Харківського національного університету) за допомогу у пошуку матеріалів.

Особлива подяка співробітникам Державної служби статистики України, зокрема О. Мартинюк та О. Тищенко, за надані статистичні документи та доступ до архівних даних. Вдячний всім колегам, які брали участь у спільній підготовці наукових публікацій та наукових дискусіях. Подяка колегам за допомогу і консультативну підтримку під час пошуку літературних та інших джерел, допомогу під час експедицій. Дякую всім респондентам, які надали дані своїх спостережень, або опублікували їх у відкритих джерелах. Щиро дякую рідним, близьким та колегам за підтримку під час підготовки роботи.

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Чужорідні ссавці в екосистемах Лівобережної України: історія досліджень та появи видів

Лівобережна частина України характеризується природними умовами, які є сприятливими для формування високого різноманіття фауністичних комплексів, з характерними крайовими ефектами розвитку фауни, в тому числі інвазії азональних видів. Протягом майже 170 років від давніх оглядів фауни (Чернай 1853; Гавриленко 1928; Зубко 1940 *et al.*) до сьогодення, природні умови та склад теріофауни зазнали змін, що полягають у поширенні азональних видів, скороченні ареалів аборигенів, поширенню та появі нових видів ссавців-інтродуцентів.

Чужорідні види є одним з головних чинників негативного впливу на біорізноманіття, оскільки впливають на зменшення чисельності або зникнення місцевих видів дикої фауни, шляхом зміни структури екосистем, конкуренції тощо. Однак системні дослідження питання ролі чужорідних видів в процесі формування сучасної теріофауни регіону досі не проводили. Дослідження чужорідних видів ссавців на території Європи і Азії були представлені в низці робіт іноземних дослідників (Genovesi *et al.* 2012; Alonzi *et al.* 2012; Shar *et al.* 2013; Tedeschi *et al.* 2022). Інформація про адвентивну теріофауну регіону є в роботах багатьох вітчизняних дослідників (Скоков 1992; Зоря 1999; Зоря 2005; Загороднюк 2006 б), зокрема описано впливи інтродукцій на місцеву фауну (Волох 2009; Загороднюк 2006 а).

В даному розділі відстежено дані щодо появи видів-інтродуцентів ссавців у структурі теріофауни Лівобережної України, визначено характер їх поширення, використовуючи весь доступний масив опублікованих на сьогодні даних. Аналіз за темою проведений у двох основних напрямках: 1) огляд історії досліджень теріофауни в регіоні, включаючи вивчення питання видів-інтродуцентів: розглянуто накопичення інформації про фауну ссавців регіону,

розвиток питання інтродукованих видів ссавців у дослідженнях науковців, дані про їх морфологію; 2) огляд появи в регіоні представників адвентивної компоненти теріофауни.

Перелік адвентивних видів визначений у об'єкті та завданнях дисертаційної роботи. До переліку видів увійшли інтродуковані навколоводні ссавці, які утворили стабільні природні популяції у районах річкових басейнів Лівобережжя України: *Myocastor coypus* Molina 1782, *Ondatra zibethicus* Linnaeus 1766, *Neogale vison* Schreber 1777, *Nyctereutes procyonoides* Gray 1834. Надалі в тексті використовуються скорочені форми назв: *O. zibethicus*, *M. coypus*, *N. vison* та *N. procyonoides*.

Зміни клімату в умовах помірного поясу спричиняють значні зміни природної зональності, що впливає на умови існування всіх організмів. Це стосується не тільки місцевої біоти, але й видів-вселенців, поширення яких нерідко стримували саме кліматичні умови (зокрема у випадку з *Myocastor coypus*). Водночас такі трансформації можуть бути несприятливими для аборигенних видів, що вестиме до змін рясноти тих й інших, а інтродуценти можуть отримати переваги, які сприятимуть зростанню чисельності їхніх популяцій і ролі в природних комплексах.

У роботах різних дослідників середини та другої половини XX ст. наявні дані про інтродукцію низки видів ссавців. На території східних областей України було випущено представників виду *N. procyonoides*. Інтродукція почалася у 1934 р., однак масове розселення вже протягом 1948–1954 рр., коли цього хижака було випущено у 10 областях України, головним чином у центральних та північних регіонах, які є районами промислу цих тварин (Сокур 1961). Протягом перших трьох років від місця випуску тварини розійшлися в радіусі 300 км (Колосов & Лавров 1968). Відомо, що на територію Луганщини представників виду завезено у 1935 р. (Сахно & Сімонов 1956; Сахно 2015), пізніше *N. procyonoides* успішно розселився на

території всього регіону. Успішна акліматизація показала, що цей вид може жити у різних за кліматом районах (Бобров *et al.* 2008). Фактично протягом 2–3 десятиліть відбулася повна натуралізація цього виду хижих ссавців і формування цілісної структури його ареалу в Україні (Загороднюк 2006 *a*).

Ще на перших етапах інтродукції *N. procyonoides* не прижилися в гірських та лісових районах (Колосов & Лавров 1968). Окрім того, в перші роки було мало помітним збільшення поголів'я тварин на території України, головним чином через те, що тварин для випуску у природу отримували зі звіроферм і такі особини не проявляли поведінки властивої для диких тварин. Інтенсивне розмноження тварин відбувалося в роки Другої світової війни, разом з випуском тварин зі звірогосподарств у прифронтових населених пунктах. Відмічено що тварини не виявили помітної конкуренції за їжу та укриття з аборигенними видами. При необхідності, чисельність тварин можна було звести до бажаного мінімуму (*ibidem*).

Чисельність цього хижака на одиницю площі часто є значно вищою на територіях де *N. procyonoides* були вселені навмисно, якщо порівнювати з територією природного поширення виду. Через це у популяції часто трапляються випадки захворювань коростою, і як наслідок пошкодження їх хутра. Тварини часто нищать яйця птахів а також нерідко і самих птахів, як молодих так і дорослих (Сокур 1961).

На території Лівобережної України одним з перших регіонів де було здійснено випуск *N. procyonoides* у 1928 р. була Полтавщина. З 1935–1936 рр. випуски почали здійснювати на території Донецької, Запорізької, Київської, Кіровоградської, Луганської, Харківської, Чернігівської обл. В більшості регіонів планові випуски тварин в природу здійснювалися до початку військових дій на цих територіях під час Другої світової війни. На Херсонщині випуск тварин зареєстровано у 1941 р. Під час війни продовжувалися вимушені випуски зі звірогосподарств, через переміщення лінії бойового

зіткнення. Після Другої світової війни роботи з розселення цього виду поширилися на решту областей, здебільше західної України (Колосов & Лавров 1968).

У 1944–1969 рр. в Україні випущено 16 тис. особин *Ondatra zibethicus* Linnaeus 1766) (Берестенников *et al.* 1969; Панов 2002), в тому числі і на сході України, вид випускали в природу на Луганщині у 1945 р. на території Кременського району (Сахно & Сімонов 1956; Сахно 2015). Подальше розселення *O. zibethicus* відбувалося шляхом експлуатації вже сформованих у цей час місцевих популяцій (Панов 2002). У результаті інтенсивного умисного і природного розселення вже до 1970х рр. сформувався широкий і стабільний ареал, що охопив всю Україну разом з прилеглими територіями (Соколов & Лавров 1993; Бобров *et al.* 2008). В подальші десятиліття чисельність цього виду помітно зросла (Зоря 2005). Успіх акліматизації *O. zibethicus* пов'язаний з її значною еврибіонтністю, здатністю пристосовуватися до життя у різних водоймах уникаючи лише цілком промерзаючих водойм або місцевостей з низькою кількістю кормових рослин (Бобров *et al.*, 2008). Окрім інших дослідників співвиконавцем тем з вивчення гризунів, зокрема дослідження розселення *O. zibethicus* був В. Самош, чому присвячені його праці з 1962 по 1969 рр. (Загороднюк & Ластікова 2022).

Спроби розселення тварин на території Харківської обл. здійснювали ще у 1929 р., де було випущено 36 особин, на одному з огорожених ставків, проте в результаті тварини з водойми втекли. Появу *Ondatra zibethicus* на території України фіксують з кінця, або після Другої світової війни. В природних умовах Палеарктики тварини є достатньо еврибіонтними, стійкими до тривалих морозних періодів. Масштабні роботи з розселення *Ondatra zibethicus* на території Лівобережної України розпочалися у другій половині 1940-х рр. Випуски здійснювали на території Запорізькій обл. (з 1944 р.), на територіях Дніпропетровської, Луганської, Полтавської, Херсонської (з 1945 р.), Київської (з 1946 р.), Чернігівської (з 1947 р.), Кіровоградської (з 1948 р.),

Сумської (з 1949 р.) обл. У зазначених регіонах випускали тварин відібраних в Архангельській та Курганській обл. Росії (Колосов & Лавров 1968; Волох 2002). Наростання чисельності тварин (з огляду на господарське значення виду) відбувалося відносно повільно, через що роботи з розселення в багатьох з зазначених регіонах тривали до другої половини 1960-х рр. Перші крупні осередки існування *O. zibethicus* на території України сформувалися в пониззі Дніпра, його середній течії та на Дніпрі у Київській обл. (Колосов & Лавров 1968).

До 1970-х рр., ці тварини опанували майже всі річкові системи, у всіх регіонах України, зокрема протягом 1980-х років розселилися по всіх основних річках та більшості інших водойм Приазов'я (Волох 2002). В інших колишніх республіках СРСР відмічено чутливість виду до нестабільності гідрологічного режиму (Колосов & Лавров 1968).

У 1950-х роках на північному сході Донеччини в заплаві р. Сіверський Донець відбулася «самоакліматизація» *N. vison*, що сталося в результаті втеч тварин з місць їх кліткового розведення, про що говорять дані анкетного опитування (Панов 2002). Вже в період з 1960 по 1970 рр. дослідники відмічають формування природних популяцій *N. vison* в багатьох регіонах України (Павлов *et al.* 1973; Терновский 1977; Сидорович 1995). Розселення зазначеного виду спричинило найбільші хвилювання в галузі охорони природи (Загороднюк 2006 а).

На початку та в середині ХХ ст. в Україні проводили розселення *Myocastor coypus*, однак ефективнішим з господарської точки зору виявилось напіввільне утримання цих тварин, що практикували у пониззях Дніпра (Пузанов 1960). Протягом останніх двох-трьох десятиліть з'явилися численні повідомлення про знахідки представників цього виду в природних умовах багатьох регіонів України, зокрема й з фактами розмноження та цілорічного проживання в природі. Насамперед це явище може бути пов'язане з

потеплінням клімату — зростанням температури, скороченням снігового і морозного періодів (Тараріко *et al.* 2013). До того ж розселення чужорідних видів зумовлено й впливами війни, що ведуть до руйнації природних комплексів та втеч тварин, які утримувалися в неволі (Загороднюк & Вишневецький 2022; Загороднюк 2024).

У переліках фауни *M. coyrus* згадували ще у середині ХХ ст. (напр., Корнєєв 1952; Корнєєв 1965), проте з примітками про відсутність стабільних поселень. Без приміток про випадкові втечі вид внесено у списки фауни тільки у 2012 р. (Загороднюк & Дикий 2012).

Перші вселення *M. coyrus* в природне середовище України відбулися на Нижньому Дніпрі на початку 1930-х років (Киселев 1931). Згодом до цього ж регіону *M. coyrus* завозили у 1948 р. з метою напіввільного розведення, що виявилось досить продуктивним (Колосов & Лавров, 1968). У перших оглядах цей вид (який позначали як *Myopotamus coyrus* (Корнєєв 1952: с. 194), наводили для Нижньодніпровського ондатрового господарства, де його утримували у напіввільному стані з 1949 р. (Татаринов 1956: с. 162). Згодом, протягом 1950—1953 рр. ферми для розведення *M. coyrus* було створено в низці інших регіонів, зокрема на Львівщині (в Городокському та Сокальському районах), на Волині (Оликський та Рожанський райони) та на Рівненщині (Дубенська ферма) (Татаринов 1956: с. 163).

Внаслідок заходів з розселення *M. coyrus* в СРСР ареал її вільного поширення був окреслений Приазов'ям та Причорномор'ям (Павлов 1963). У східному Приазов'ї, зокрема в Кубанських плавнях, чисельність *M. coyrus* зростала в періоди теплих зим. Так, після масової загибелі тварин у сувору зиму 1953—1954 рр. (Колосов & Лавров 1968) у наступні 1957—1961 рр. чисельність *M. coyrus* там зросла до 1876 особин (Бакеев 1963). У ті ж роки почали практику напіввільного утримання (Павлов 1963; Янушевич 1963).

У Криму стабільні популяції *M. coypus* деякий час існували на Сивашах (Волох 2014). Це було започатковано завезенням тварин у 1950-х рр. для кліткового розведення, проте часті втечі тварин призвели до формування ефекту натуралізації: з 1980-х років від мисливців надходили регулярні повідомлення про мешкання *M. coypus* на опріснених водоймах та заболочених місцевостях Сиваша (Дулицкий *et al.* 2000). Насправді, як відмічено в цитованій праці, такі популяції не буди життєздатними і невеликі поселення, що виникали внаслідок втеч, трималися не більше кількох років.

Тимчасові поселення в різні періоди існували у заплаві р. Сіверський Донець (Лиманский & Кондртенко 2006), р. Грузький Єланчик (Тимошенко & Кондратенко, 2006), у Приазов'ї (на р. Берда, Молочна, Обіточна), в Одеській обл. (на річках Кучурган, Сарата, Когильник, Куяльницькому лимані), а також на інших водоймах південних областей України. Після скорочення поголів'я *M. coypus* у приватних господарствах, що сталося на початку ХХІ ст., спостерігалось і зникнення цих тварин у природних умовах (Волох 2014).

У статистичних показниках, отриманих у Державній службі статистики України, дані про чисельність *Myocastor coypus* наводяться досить фрагментарно, проте вони також важливі. Так, у 2002 р. зареєстровано 35 особин у Донецькій обл., у 2005 р. — 6 особин у АР Крим, у 2007 р. — 15 особин у Чернівецькій обл., у 2009 р. — 31 особина у Житомирській обл.

1.2. Водні комплекси та природоохоронні території Лівобережної України як арена експансій чужорідних видів ссавців

Природні комплекси регіону є яскравим прикладом прояву крайових ефектів у процесах фауногенезу. Наглядно зміни у складі біоти Лівобережної України демонструє теріофауна, де значну роль у змінах її складу відіграють інвазії та експансії чужорідних видів. Автором розглянуто поширення адвентивних видів навколоводних ссавців, оскільки серед всіх випадків експансій та інвазій в регіоні річки акумулюють в собі найбільшу їх частку.

У роботі під терміном «Лівобережна Україна» розглянуто материкові території на лівобережжі Дніпра (включно з самим Дніпром) в межах Чернігівської, Полтавської, Сумської, лівобережних частин Київської, Черкаської та Дніпропетровської, Запорізької, Херсонської областей, а також регіони сходу України: Донецька, Луганська, Харківська області.

Кримський півострів, який належить до окремої Причорноморсько-Кримської фізико-географічної провінції, не включено через відмінні природні умови (Маринич & Шищенко 2006). Результати отримані, в ході даного дослідження, репрезентативні саме для материкової частини Лівобережної України.

Акваторія регіону характеризується сприятливими умовами для поширення інвазивних чужорідних видів навколоводних ссавців, що зумовлено низкою факторів: низьким рівнем зарегульованості русел річок, наявністю природних і антропогенних передумов поширення — центрів розселення, зокрема на базі Кременського лісомисливського господарства, біостанцій університетів, діяльність яких сприяла генезу сучасної місцевої фауни.

Для оцінки поширення інтродукованих навколоводних ссавців територію Лівобережної України та їх морфологічного аналізу, регіон було поділено на басейни основних водозбірних систем (Вишневський & Косовець

2003; Державне... 2020 а; 2020 б; 2020 в; Хільчевський & Гребінь 2022). Такий підхід дозволяє враховувати гідрологічні та ландшафтно-екологічні відмінності, що визначають специфіку середовищ існування та потенційні шляхи поширення навколоводних видів.

Основу поділу становить басейновий принцип, згідно з яким виділено наступні річкові басейни в межах Лівобережної України (за Вишневський & Косовець 2003; Хільчевський & Гребінь 2017):

1. Басейн Дніпра, що в свою чергу включає лівобережні частини суббасейнів Верхнього Дніпра – близько 1200 км², Середнього Дніпра – 109 527 км², Нижнього Дніпра – 82 625 км² та річки Десна – 33 820 км² (Державне... 2020 а; 2020 б; 2020 в; 2020 г).

2. Суббасейн річки Сіверський Донець – 54 540 км², що входить до басейну річки Дон.

3. Басейн річок Причорномор'я, лівобережна частина – 530 км².

4. Басейн річок Приазов'я – 13 749 км².

Важливими шляхами поширення видів інтродуцентів є два антропогенні басейни: Північно-кримський канал – 1017 км² зрошувальних угідь в межах Херсонської області та Каховський магістральний канал – 7 800 км² зрошувальних угідь на території регіону дослідження (Херсонське... 2025). З метою аналізу поширення видів-інтродуцентів варто також взяти до уваги площі безстічних районів на території Херсонської обл.

Чужорідні види впливають на зміни біорізноманіття (Dziech *et al.* 2003). Для природних екосистем Лівобережної України проблема чужорідних видів є вкрай актуальною. Поширення окремих інвазивних чужорідних видів ссавців відбулося в результаті навмисного або ненавмисного вселення тварин в середині ХХ ст., або експансії (Колосов & Лавров 1968; Загороднюк 2006 а).

Інвазії немісцевих організмів в природних екосистемах є показником рівня їх порушення (Васенко *et al.* 2016). Більшість природних екосистем

регіону є значно порушеними з огляду на історичні зміни фауни, зникнення на території регіону низки степових видів ссавців. Заповідні ділянки регіону є невеликими за площею, локальними і часто ізольованими. Режим охорони, встановлений на цих територіях, суттєво обмежує можливості контролю за чужорідними видами біоти, тим більше унеможлиблюючи їх викорінення, що робить території заповідників та національних природних парків ареною для поширення чужорідних видів.

Інформацію щодо поширення та рясноти адвентивної складової теріофауни заповідних територій представлено на прикладі екосистем сходу України (Донеччина, Луганщина, Харківщина) за даними дослідників, відкритих джерел та власних спостережень зведено в таблиці 1.1. Для Луганської обл. по заповідним територіям та фауні сходу України загалом (Загороднюк 2006 а; 2006 б) наведено дані з наступних відділень Луганського природного заповідника (ЛПЗ): Станично-Луганське відділення, Стрільцівський степ, Провальський степ, Трьохізбенський степ та НПП «Кремінські ліси» (Скоков 1992; Колесников & Кондратенко 2006; Кондратенко 2006; Кондратенко & Боровик 2006). Для Донеччини наведено дані по відділенням Українського степового заповідника — Хомутовський степ, Кам'яні могили, Крейдова флора, Кальміуський заповідник (Тимошенко & Кондратенко 2006; Лиманський & Кондратенко 2006; Бронсков & Молодан 2010; Сиренко & Мартинов 1997), та двом національним паркам (Скубак 2015) — Меотида та Святі Гори. Для Харківщини наведено відомості по трьом національним паркам — Гомільшанські ліси, Дворічанський, Слобожанський (Влащенко *et al.* 2009; Токарський 2014; Бондаренко *et al.* 2023).

Дані про видовий склад ссавців з заповідників Трьохізбенський степ, Кальміуський, є не повними, оскільки спеціальних теріологічних досліджень з цієї теми не проводилися. Відмітки в таблиці щодо цих територій засновані на даних опитувань та інформації про поширення видів на суміжних територіях.

Таблиця 1.1.

Поширення видів ссавців-інтродуцентів на прикладі заповідників і НПП Сходу України

Територія ПЗФ	<i>O. zibethicus</i>	<i>N. vison</i>	<i>N. procyonoides</i>
ЛПЗ, Станиця Луганська	+	++	+
ЛПЗ, Стрільцівський степ	+	++	+
ЛПЗ, Провальський степ	+	+	+
ЛПЗ, Трьохізбенський степ	+	+	+
НПП Кременські ліси	+	+	+
Хомутовський степ	++	+	+
Камяні могили	+	+	+
Крейдова флора	++	++	++
Кальміуський заповідник	+	+	+
НПП Меотида	+	++	++
НПП Святі гори	-	+	+
НПП Гомільшанські ліси	+	+	+
НПП Двурічанський	++	+	+
НПП Слобожанський	-	+	+

* Позначення рясноти: + рідкісний; ++ звичайний; +++ чисельний.

Чужорідні види із групи інтродуцентів, що вселені на територію регіону людиною навмисно (*Ondanta zibethicus*, *Nyctereutes procyonoides*), або в результаті втечі з культури (*Neogale vison*) відмічені на території всіх заповідних об'єктів східних областей, що говорить про їх еврибіонтність.

Найбільша кількість інвазій і найбільша рясність зазначених видів спостерігається на заповідних територіях басейну Сіверського Дінця (середня течія і основні притоки): Станично-Луганське відділення ЛПЗ, НПП Святі Гори, НПП Гомільшанські ліси та ін., найменша — у Приазов'ї (Хомутовський степ, Меотида). Наведена закономірність говорить про обмеження можливостей поширення представлених видів ссавців вододілами між басейнами та про здатність розвинених річкових екосистем акумулювати та поширювати чи не найбільшу кількість інвазій.

В ході аналізу поширення і чисельності навколоводяних адвентивних видів ссавців, виявлено, що навмисно вселені види: *Ondanta zibethicus*;

Nyctereutes procyonoides пройшли пік зростання чисельності у всіх трьох областях і наразі знижується, або стабілізується, в т.ч. на заповідних територіях, в той час як ненавмисно інтродукований *Neogale vison* продовжує поширення і чисельність цього виду в регіоні зростає. Найбільша рясність виду відмічається в середній течії Сіверського Дінця та найближчих приток, що підтверджується даними з території Придінцівської заплави, НПП «Святі гори» та чисельними знахідками у Краматорському районі на Донеччині (дані соцмереж). На периферійних ділянках, відносно місць випуску, продовжується розселення *Neogale vison*, зокрема у Стрільцівському степу та на території НПП «Слобожанський» (Биатов & Пономарева 2015).

У результаті огляду літератури встановлено, що теріофауна Лівобережної України за останнє століття зазнала істотних змін під впливом інтродукції навколоводних ссавців, зокрема *Ondatra zibethicus*, *Nyctereutes procyonoides*, *Neogale vison* і *Myocastor coypus*. Їхнє поширення відбувалося як шляхом цілеспрямованих випусків у природні умови, так і внаслідок втеч із розплідників, з подальшою натуралізацією. Аналіз історії інтродукцій, умов акліматизації та сучасного стану популяцій цих видів свідчить про їх високу екологічну пластичність і здатність до формування стабільних популяцій, зокрема в межах річкових басейнів, які відіграють ключову роль у поширенні адвентивних видів. Найбільшу рясність і частоту їх фіксації встановлено у басейні Сіверського Дінця, включаючи заповідні території, що свідчить про вразливість навіть охоронюваних екосистем до біоінвазій.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

2.1. Аналіз відкритих джерел і аналіз хорології

Необхідність збору великих масивів фауністичних даних, особливо на фоні обмеження можливостей до прямих спостережень і досліджень в природі, зокрема через військові дії, призвели до поширення в зоологічних дослідженнях методів аналізу відкритих джерел для отримання фауністичних даних (Загороднюк 2023 *a*). Такий тип розвідки на основі відкритих джерел отримав назву OSINT (від англ. – Open source intelligence), часто використовувану в військовій, політичній та економічній сферах (Жарков & Васильєв 2013).

Подібні методи збору інформації про теріофауну застосовуються низкою дослідників, поряд з даними отриманими методом прямих спостережень та досліджень (Загороднюк & Коробченко 2008; Пархоменко 2018; Artemieva 2021). У зв'язку зі стрімкою трансформацією методів досліджень та суттєвими обмеженнями нових активностей, зокрема польових виїздів, пропонується розвивати та поширювати практики непрямих досліджень, зокрема пошук на основі відкритих джерел (Загороднюк 2023 *b*).

Дана робота виконана на основі даних, отриманих із кількох джерел: наукових публікацій, матеріалів опитувань, аналізу відкритих джерел і вивчення зоологічних колекцій. В ході дослідження ця форма організації та управління збором розвідувальної інформації застосована для отримання та систематизації даних про поширення тварин.

Для аналізу відкритих джерел використано різноманітні інтернет-ресурси, зокрема фотографії та відео з соціальних мереж, а також обговорення на форумах. Основними джерелами інформації про знахідки видів-інтродуцентів ссавців стали онлайн бази даних (GBIF, INaturalist, UkrBIN, Центр даних біорізноманіття України). Важливим джерелом інформації стали профільні сторінки у соцмережах, зокрема повідомлення про знахідки у

мережі Facebook (група «Тваринний світ України», «Світ ссавців» та ін.), мисливських форумах (Українське товариство мисливців і рибалок). Вагомий внесок складають також публікації у відкритому доступі (електронні журнали, наукові звіти установ природно-заповідного фонду, аналітичні довідки). Великий масив знахідок публікується аматорами у низці популярних соцмереж, зокрема у YouTube, Instagram, TikTok, проте такі дані часто потребують додаткових заходів для уточнення деталей та верифікації таких знахідок.

Перелік знахідок, отриманих з відкритих джерел, наведено у додатку (додаток 2). Значний масив даних про знахідки, що наведений у GBIF, не дублювався у переліку знахідок, наведеному в додатках і в тексті дисертації. Відомості про знахідки з GBIF наводяться з відповідним посиланням на джерело, зокрема на картах поширення. Для решти знахідок джерела зазначено у переліках знахідок, що наведені у додатку 2.

Для позначень джерела та інформації про кваліфікацію спостерігача використано окремі позначення в кадастрах знахідок (додаток 2). Якщо джерело не є науковим виданням, воно позначається наступною аббревіатурою: SN – для соціальних мереж (SN-FB — Facebook; SN-INat — INaturalist; SN-UkrBIN — Ukrainian Biodiversity Information Network; SN-DC-BDU — Data Center Biodiversity of Ukraine); MM — для масмедіа (MM-NM — для новинних медіа; MM-YT — для YouTube); PC — для особистого спілкування (PC-N — натуралісти; PC-B — біологи).

Поряд з позитивним ефектом від аналізу відкритих джерел інформації постає проблема перевірки та підтвердження достовірності таких даних, оскільки інтернет ресурси характеризуються великими потоками неконтрольованої інформації, що часто є набагато менш достовірною, ніж дані прямих спостережень (Кудрявцева 2023). Такі властивості даних, що отримані з відкритих джерел, вимагають додаткових методів оцінки

достовірності і підтвердження здобутої інформації. Попри те що такі методи існують в інших сферах науки (Бржезьська *et al.* 2019; Братель & Ісмайлов 2022) вони вимагають певних удосконалень у зв'язку зі специфікою зоологічних досліджень та проблемами ідентифікації біологічних об'єктів.

Метод збору даних з відкритих джерел має і низку обмежень, зокрема неперифікованість інформації. Значна частина інформації публікується без точних вихідних даних, часто навіть без фото чи відеофіксації, місцезнаходження та ін., що створює ризик включення хибних записів про поширення виду. Важливо також враховувати такі обмеження як нерівномірність покриття території (низький рівень обстеження територій віддалених від населених пунктів та в зонах бойових дій); часовий зсув та затримка публікації; суб'єктивність інформації (ідентифікація виду часто є не фаховою, якість фото або відеофіксації може бути недостатньою); можливості маніпуляції, або фейкові записи; відсутність супровідної інформації (відсутність опису середовища, статусу популяції та ін.).

Для виключення недостовірної інформації розроблено критерії оцінки інформації отриманої з відкритих джерел. З метою перевірки даних застосовувалася комунікація з автором спостереження з метою уточнення даних, для підтвердження або спростування інформації. В деяких випадках, в результаті комунікації отримано супровідну інформацію, зокрема даних про біотоп та статус популяції, що в свою чергу дає можливість оцінити процес натуралізації видів. Для прийняття, або відхилення даних використовували схему оцінки достовірності даних (таблиця 2.1).

Для оцінки було обрано такі критерії як авторитетність джерела інформації, фаховість спостерігача, ідентифікація виду, точність локації, повторюваність спостереження, наявність фото, відео, або аудіоідентифікації. Оцінки результатів за даною схемою розподіляються на три групи: 10–12 балів – висока достовірність, 6–9 – середня достовірність, 0–5 – низька

достовірність. Дані що відповідають низькій достовірності, тобто оцінці <6 балів виключаються або використовуються лише як ілюстративні.

Таблиця 2.1.

Схема оцінки достовірності даних з відкритих джерел

Критерій оцінки	0 балів	1 бал	2 бали
Авторитетність джерела інформації	Анонімне джерело	Публічні, часто не фахові джерела, без підтвердження чи деталей спостереження	Фахове джерело, наприклад бази даних біорізноманіття чи профільні сторінки в соцмережах
Фаховість спостерігача	Невідома	Аматори чи випадкові спостерігачі	Фахові спостерігачі, з біологічною освітою, науковці
Ідентифікація виду	Вид не визначено	Є пропозиції щодо визначення виду, суперечливі, або кілька варіантів ідентифікації	Вид визначено вірно, без суперечливих даних
Точність локації	Невідома локація	Відомий регіон, ландшафт	Точне місцезнаходження, з координатами
Повторюваність спостереження	Єдине подібне повідомлення	Знахідки з цього регіону були відомі раніше	Подібні повідомлення трапляються часто і в інших джерелах
Наявність фото або відео, або аудіофіксації	відсутнє	Наявне, але поганої якості, без можливості точної ідентифікації	Наявне, якісне, однозначно підтверджує знахідку

Отримані дані, були зібрані в електронні бази даних по кожному досліджуваному виду з позначенням оцінки їх достовірності. До подальшого аналізу було обрано дані високої та середньої достовірності (>6 балів). Візуальну ідентифікацію видів за фото і відеометаріалами проводили базуючись на ключових морфологічних ознаках кожного виду та застосовуючи методи дистанційної діагностики (Загороднюк 2012).

У дослідженні фауни, навіть з огляду на зростання потоків інформації та ролі різноманітних методів аналізу відкритих джерел, неможливо обійтися без класичних методів, зокрема анкетування, інтерв'ювання, опитування, аналізу літературних джерел, музейних колекцій. Це дозволяє доповнити інформацію про об'єкти досліджень, яку важко, або неможливо отримати під час проведення прямих теренових досліджень (Зізда 2010).

Масові свідчення про наявність та активність тварин у різних місцевостях можуть бути зібрані анкетуванням відвідувачів природних територій, зокрема туристів, рибалок, мисливців, лісових працівників, фотографів дикої природи. Анкетні опитування широко застосовуються як метод збору інформації про теріофауну (Загороднюк & Кондратенко 2002 Вишневський & Котляров 2008; Мерзлікін 2021).

В ході дослідження було заповнено 67 анкет на основі опитування спостерігачів дикої природи. Більшість респондентів становили мисливці й рибалки (39 осіб), решта — місцеві жителі (28 осіб). Дані отримані шляхом анкетного опитування були включені до загальних електронних баз даних про поширення видів-інтродуцентів ссавців та проведена оцінка їх достовірності за прийнятою схемою (таблиця 2.1).

Для аналізу хорології інтродуцентів побудовано карти поширення кожного виду на основі результатів пошуку у відкритих джерелах та власних спостережень. Для кожного виду було виділено осередки натуралізації. Додатково проаналізовано динаміку поширення у часі, для видів, процес натуралізації яких бере початок ще з середини XX ст. (*O. zibethicus*, *N. vison*, *N. procyonoides*). Сучасні дані порівняно з історичними, описано чинники які обмежують, або сприяють поширенню видів-інтродуцентів.

До уваги бралися лише види-інтродуценти, які наразі входять до складу фауни екосистем лівобережної України і формують екзонтропні популяції, тому автором не розглянуто синантропних ссавців: рукокрилих, а також такі

види, як *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*. Не розглянуто адвентивні види, що наразі зникли на території регіону, а також види, які досі не сформували стійких природних популяцій в регіоні, зокрема *Oryctolagus cuniculus*.

Дослідження зосереджене на річкових басейнах Лівобережної України, що входять до системи лівих приток Дніпра, річок Приазов'я та басейну р. Сіверського Дінця в межах території України, що стосується таких областей як Донецька, Луганська, Харківська, Чернігівська, Сумська, Полтавська, а також частин Запорізької, Херсонської, Дніпропетровської, Київської обл., що розташовані на лівому березі Дніпра.

Для аналізу динаміки чисельності (з 1980 по 2021 рр.) застосовано інформацію Державної служби статистики України (Центральное... 1983–1990; Державна... 1991–2021), та літературних джерел (Евтушевский 1985). Дані про чисельність досліджених видів тварин, за окремі періоди до 1980х рр., доступні не в повному обсязі. Фактичні та оціночні дані про чисельність особин та обсяги добування наведені у літературі (Сокур 1961; Крайнев 1971; Насимович & Шубникова 1976; Евтушевский 1985; Межжерин 2008).

Зібрані дані були узагальнені й проаналізовані з метою з'ясування динаміки чисельності тварин у регіоні враховуючи дані наведені по десяти адміністративним областям (перераховані вище) що входять до складу Лівобережної України. Для побудови карт чисельності застосовано розрахунок кількості особин на одиницю площі (на 1 тис. км), на основі даних про чисельність тварин за адміністративними областями та площею мисливських угідь станом на 2021 р.

Варто зазначити, що дані мисливської статистики не є результатом цілеспрямованих наукових обліків і можуть містити похибки, пов'язані з різним рівнем кваліфікації виконавців обліку, застосуванням різних методик, а також з можливою недооцінкою або переоцінкою чисельності.

Для мінімізації впливу таких похибок дані аналізувалися у динаміці за кілька десятиліть років, в період з 1982 по 2021 рр., та з врахуванням більш давніх даних про чисельність, що дозволило виявити загальні тренди і згладити можливі випадкові відхилення. Також порівнювалися статистичні показники між сусідніми адміністративними областями для виявлення аномалій, які могли свідчити про низьку достовірність. У випадках, коли чисельність того чи іншого виду в певному регіоні демонструвала різкі коливання без підтвердження іншими джерелами (польовими спостереженнями, літературними даними, повідомленнями від мисливців тощо), такі дані враховувалися з відповідною обережністю.

Для перевірки надійності даних з мисливської статистики здійснювали зіставлення з результатами польових спостережень у регіоні дослідження та з незалежними повідомленнями мисливців, співробітників лісгоспів та іншими джерелами, зокрема даними, отриманими з відкритими джерел.

Значна частину інформації була зібрана шляхом аналізу етикеток зразків із колекцій музеїв: Національного науково-природничого музею НАН України, Зоологічного музею Київського національного університету ім. Тараса Шевченка, Зоологічного музею Дніпропетровського національного університету ім. Олеся Гончара, Зоологічного музею Луганського національного університету ім. Тараса Шевченка, Музею природи Харківського національного університету, ім. В. Н. Каразіна, та кафедри зоології та екології тварин цього університету.

Огляд результатів досліджень для кожного виду включає три етапи: 1) опис історії інтродукції та експансії дослідженого виду; 2) аналіз динаміки чисельності; 3) аналіз актуальних даних про чисельність і поширення виду, включаючи картографічні матеріали та їх опис.

Для кожного виду подано інформацію про знахідки тварин у формі кадастрів (додаток 2). Такі записи включають інформацію про місце

виявлення, дату, кількість особин та джерело інформації. Знахідки поділено на дві групи за річковими басейнами. Для аналізу поширення *M. soureus* застосовано наступний набір позначок: 1) поодинокі знахідки; 2) повторювані знахідки; 3) стабільні популяції. У кожній групі окремо подаються дані за групою регіонів: південні, центральні та східні області.

2.2. Методи морфологічного аналізу

В ході дослідження було використано черепи тварин, які є представниками видів ссавців-інтродуцентів, типовим біотопом яких є заплавні екосистеми, по яким накопилися краніологічні матеріали в зоологічних колекціях, переважно зібраних з тварин що були добуті в природі (*Ondatra zibethicus*, *Neogale vison*, *Nyctereutes procyonoides*). Неприродні зразки (зразки тварин утримуваних в неволі) та зразки інших видів бралися до уваги лише в окремих випадках, для порівняння та пошуку ключів для визначення виду, розподілу зразків на ті що походять з природи та ті що зібрані з фермерських господарств.

Для краніологічного аналізу були відібрані черепи дорослих особин (257 зразків), серед яких є зразки особин різного віку, але у випадку наявності ознак ювенільних і напівдорослих особин – зразки не були включені до аналізу морфологічної мінливості.

Вік тварин на основі краніологічних зразків визначено за морфологічними ознаками, беручи за основу стандартні методики (Ємельянов & Золотухіна 1975; Песков *et al.* 1996; Ansorge 2001; Jurgelėnas *et al.* 2023). Зразки було розподілено на три групи: *juv* — juvenile (молодий, підлітковий вік): тварина ще не досягла статевої зрілості; *sad* — subadult (напівдорослий, піддорослий): тварина близька до статевої зрілості, але ще не зовсім доросла; *ad* — adult (дорослий): тварина досягла повної зрілості, як морфологічної, так і статевої. Перші дві вікові групи не були включені у основну частину дослідження.

До дорослих особин включених до подальшого аналізу віднесено черепи тварин, які за морфологічними ознаками характеризувалися завершеним зростанням черепних швів, формуванням сагітальних гребнів, відповідними розмірними ознаками. Відповідно, для подальшого аналізу відібрано черепи *Myocastor coypus* та *Ondatra zibethicus* віком від 12 місяців, що відповідають характерним, для цього віку, краніологічним ознакам (Волох 2022). Основну масу черепів *Nyctereutes procyonoides* склали особини віком від 6 місяців та *Neogale vison* віком від 20 місяців (ibidem). Вік було визначено за краніологічними ознаками та їх співвідношеннями, зокрема співвідношенням краніологічних ознак, зокрема співвідношенням міжорбітальної (IOR) та посторбітальної (POR) ширини (ibidem).

Вимірювання проводилися штангенциркулем з точністю до 0,1 мм. На основі результатів вимірювань було обчислено основні описові статистичні показники: мінімальне (min), максимальне (max) та середнє (M) значення, стандартне відхилення (SD) та коефіцієнт варіації (CV) для кожної з вибірок. Результати таких розрахунків наведені у додатках (додаток 3).

Для аналізу розподілу даних застосовувався тест Шапіро–Уїлка; нульову гіпотезу відхиляли на рівні значущості $p < 0,05$. Рівність середніх значень між вибірками перевіряли за допомогою багатofакторного дисперсійного аналізу (MANOVA); для прийняття або відхилення нульової гіпотези враховувалися некориговані «р» значення. Варіація лінійних ознак також аналізувалася методами багатовимірного порядкування (метод головних компонент — ГК, та аналіз канонічних варіант — КЗ). Усі розрахунки проводилися у програмі PAST версії 4.16с (Hammer *et al.* 2001).

Варіації форми черепа аналізували методами геометричної морфометрії (Klingenberg & McIntyre 1998). Програмне забезпечення tpsUtil32 та tpsDig232 було використано для генерації відповідних наборів опорних точок на основі

цифрових зображень черепів. Аналіз варіацій форми черепа проводився у програмі MorphoJ (Klingenberg 2011).

Варіації форми черепів *N. procyonoides* були проаналізовані за допомогою аналізу головних компонент та аналізу канонічних змінних у програмі MorphoJ. Перші три головні компоненти були залишені для детального аналізу. Відмінності між вибірками з різних регіонів перевіряли за допомогою непараметричного багатовимірного дисперсійного аналізу (PERMANOVA) Андерсона (2001) з евклідовими відстанями між оцінками за збереженими головними компонентами, використовуючи 9999 повторень у PAST 4.16с (Hammer *et al.* 2001). Для прийняття або відхилення нульових гіпотез розглядалися нескориговані р-значення.

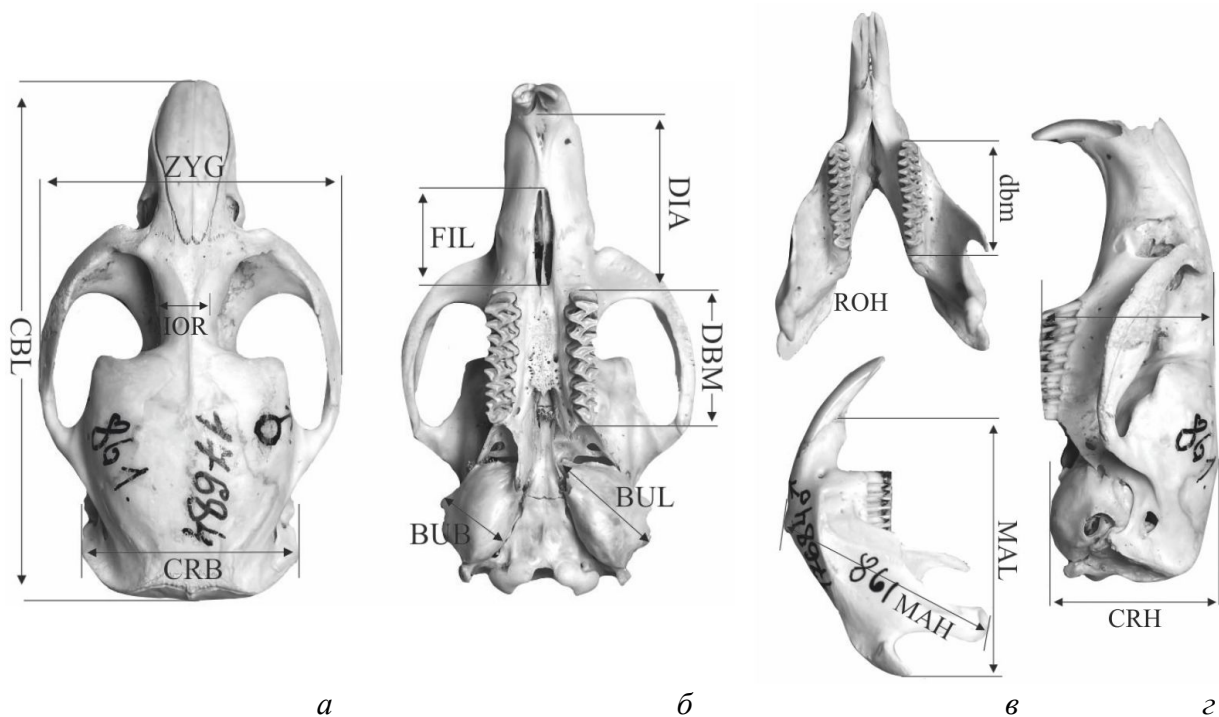


Рис. 2.1. Досліджені проміри черепа *Ondatra zibethicus*: дорсальна (а), вентральна (б) сторони черепа, проміри нижньої щелепи (в) латеральна сторона черепа (г).

Усього для аналізу черепів *O. zibethicus* було використано 162 черепи цих тварин (додаток 1) на основі яких було сформовано п'ять вибірок розподілені за річковими басейнами басейнами (в деяких випадках різні річкові басейни біли об'єднані з урахуванням їх географічної та морфологічної близькості).

На основі черепів *O. zibethicus*, було проаналізовано 14 краніометричних ознак (Загороднюк 2012): CBL — конділобазальна довжина, CRH — висота черепа в районі мозкової капсули, CRB — ширина мозкової капсули, ZYG — вилична ширина, IOR — міжорбітальна ширина, ROH — висота рострума, FIL — довжина різцевих отворів, BUL — довжина слухового барабану, BUB — ширина слухового барабану, DBM — альвеолярна довжина верхніх молярів, dbm — альвеолярна довжина нижніх молярів, DIA — довжина діастеми, MAL — довжина нижньої щелепи, MAN — висота нижньої щелепи (рис. 2.1).

За результатами аналізу нормальності розподілу тестом Шапіро–Уїлка для подальшого аналізу було обрано такі ознаки як CBL, ZYG, FIL, CRH, MAN ($p > 0,05$).

Варіація форми черепів *O. zibethicus* аналізувалася методами геометричної морфометрії (Klingenberg & McIntyre 1998). Для кожної географічної вибірки *O. zibethicus* було відібрано три набори орієнтирів: на дорсальній (50 орієнтирів) та вентральній поверхнях черепа (50), а також на щічній поверхні лівої нижньої щелепи (25) (рис. 2.2).

Деякі орієнтири запозичені з літературних джерел, номер яких (у переліку нижче) позначений надрядковими цифрами посиланнями: 1 — Lalis *et al.* 2009; 2 — Quintela *et al.* 2016; 3 — Maga *et al.* 2015; 4 — Cox *et al.* 2013; 5 — Ge *et al.* 2015.

На щічній поверхні лівої нижньої щелепи: 1⁵, 2⁵, 3⁵ — точки на краях і кутах діастеми; 4⁶ — точка між щелепою та першим моляром; 5⁵, 6⁵, 7⁵, 8, 9 — вінцевий відросток; 10, 11, 16⁵, 17⁵, 18⁵ — суглобовий відросток; 12⁵, 13, 14, 15 — точки на краях суглоба; 19⁵, 20⁵, 21⁵, 22⁵, 23⁵ — точки на краях кутового відростка; 24⁵, 25⁵ — точки на краях нижньощелепної кістки.

Для аналізу черепів *Neogale vison* було використано 29 черепів дорослих особин цього виду з трьох географічних регіонів України (додаток 2).

Деякі з досліджених зразків, з числа тих що зберігаються у фондах ННПМ–п, раніше були визначені іншими дослідниками як *Mustela lutreola* Linnaeus, 1758 (ННПМ–п, № 6809) або були віднесені лише до родини Mustelidae (ННПМ–п, № 6810–6814) і в ході даного дослідження були перевизначені автором як *Neogale vison*.

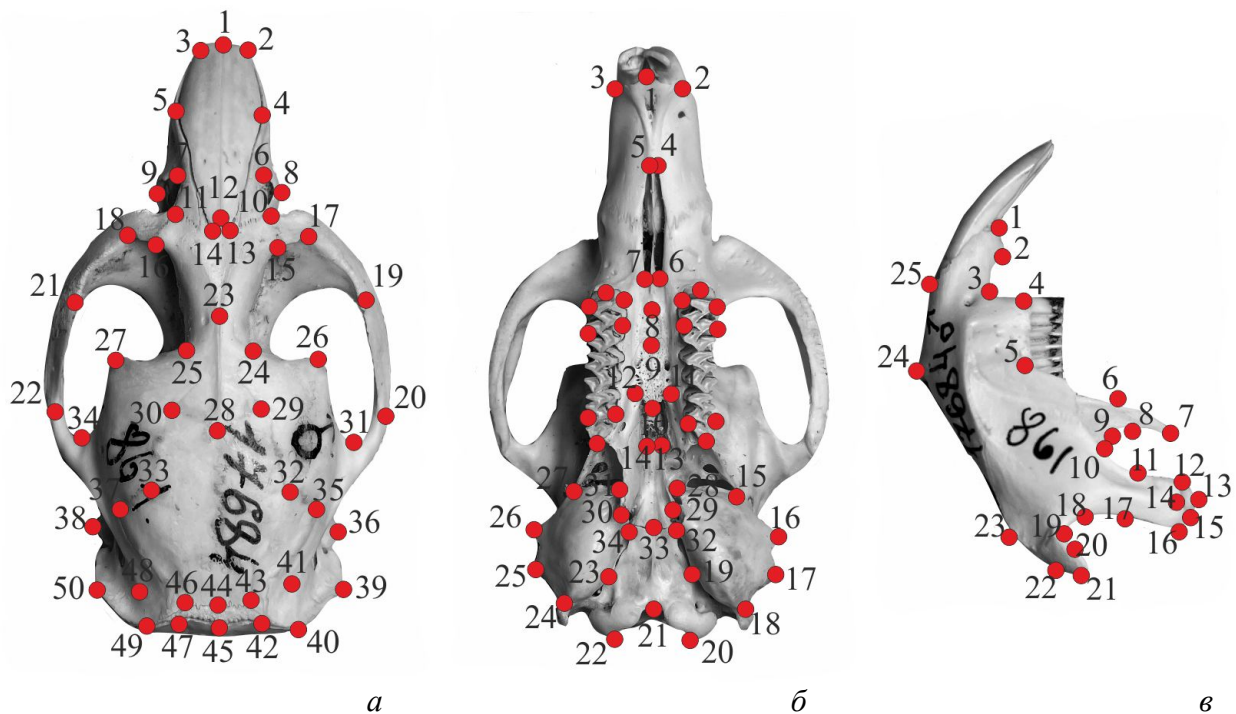


Рис. 2.2. Орієнтири на дорсальній (а), вентральній (б) поверхнях черепа та на щічній поверхні лівої нижньої щелепи (в), аналізовані методами геометричної морфометрії.

В ході аналізу зразків *Neogale vison* залучено 29 черепів, та застосовано 19 краніометричних ознак (Загороднюк 2012): CBL — конділобазальна довжина, CRH — висота черепа в районі мозкової капсули, CRB — ширина мозкової капсули, ZYG — вилична ширина, IOR — міжорбітальна ширина, POR — посторбітальна ширина, ROH — висота роstrumu, FIL — довжина різцевих отворів, BUL — довжина слухового барабану, BUB — ширина слухового барабану, DMM — максимальна ширина піднебіння, DIM — довжина ряду верхніх зубів, JUG — ширина яремного отвору, OCC — потилична ширина, DCM — довжина від ікла до останнього моляра (верхня щелепа), MAL — довжина нижньої щелепи, MAN — висота нижньої щелепи,

dcm — довжина від ікла до моляра (нижня щелепа), dim — довжина ряду нижніх зубів (рис. 2.3).

На основі результатів промірів та їх перевірки розподілу даних за ознаками тестом Шапіро-Уїлка, нульову гіпотезу відхиляли на рівні значущості $p < 0,05$. У результаті з подальшого аналізу були виключені такі ознаки: POR ($p = 0,0057$), BUL ($p = 0,0002$), OCC ($p = 0,0252$), CRH ($p = 0,0256$), DCM ($p = 0,0105$) та dim ($p = 0,0022$).

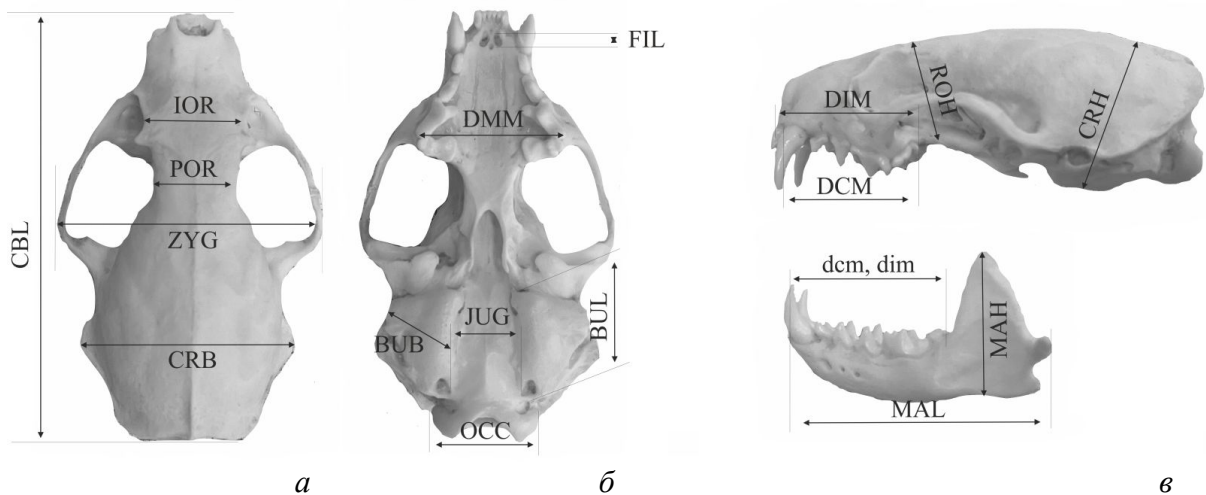


Рис. 2.3. Досліджені проміри хижих видів інтродуцентів ссавців (*Neogale vison* та *Nyctereutes procyonoides*) на прикладі черепа *Neogale vison*: дорсальна (а), вентральна (б) сторони черепа, проміри нижньої щелепи та латеральної сторони черепа (в).

Варіацію форми черепа *Neogale vison* проаналізовано методами геометричної морфометрії (Klingenberg & McIntyre 1998). Для кожної географічної вибірки вивчали три набори орієнтирів. На дорсальній поверхні було проаналізовано 45 орієнтирів, з яких орієнтири 1–6 описують носові кістки, 11–19 — крайові точки та шви лобових кісток, 7–10, 29–33 — виличні кістки, а 34–45 — мозкову капсулу (рис. 2.4. а). З орієнтирів на вентральній поверхні (51) орієнтири 1–3, 6–11, 13–15 і 17–19 описують положення зубів, 4–5 — різцеві отвори, 20, 21, 23–28 і 33 — виличні кістки, 34–42 і 45 — слухову барабан, 43–44 — яремні отвори, а 46–51 — потиличні кістки (рис. 2.4. б). На нижній щелепі, з 15 орієнтирів, 1–7 описують альвеолярну гілку щелепи, 7–9

— вінцевий відросток, 9–13 — суглобовий відросток, а 13–15 — кутовий відросток (рис. 2.3. в).

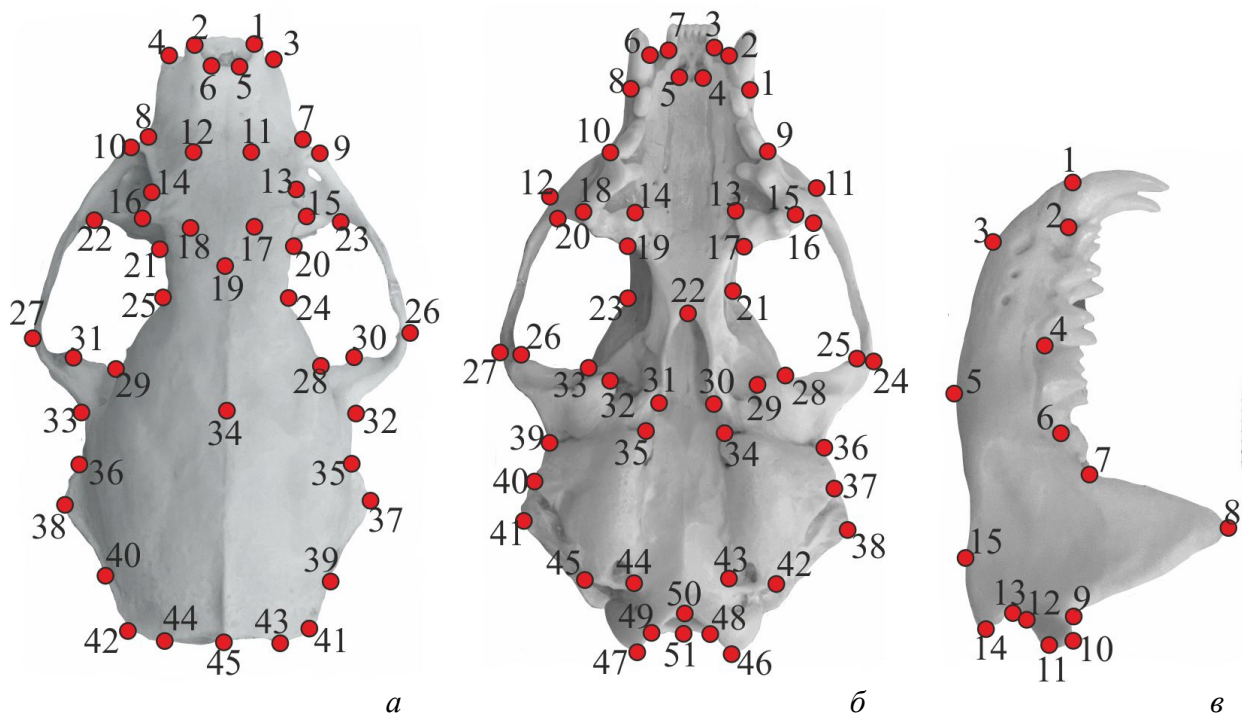


Рис. 2.4. Мітки на дорсальній (а) та вентральній (б) поверхні черепа та на щічній поверхні лівої нижньої щелепи (в), аналізовані методами геометричної морфометрії.

Для краніологічного аналізу *Nyctereutes procyonoides* залучено 62 черепа представників цього виду. Враховуючи те що поширення цих тварин не обмежується лише річковими басейнами, було використано не басейновий принцип (як у випадку з *Ondatra zibethicus*), а принцип поділу на групи за областями України (рис. 2.4. а) та регіонами Росії (Далекий Схід), що є частиною ареалу аборигенного поширення виду (рис. 2.4. б). Вимірювання з метою аналізу вибірок методами лінійної морфометрії було проведено за аналогією з *Neogale vison*.

Було сформовано чотири вибірки (з урахуванням географії та таксономії, додаток 2).

Для аналізу варіації черепів *Nyctereutes procyonoides* за допомогою геометричної морфометрії було обрано три набори орієнтирів (рис. 2.5): на

дорсальній (40 точок) та вентральній (45 точок) поверхнях черепа, а також на щічній поверхні лівої нижньої щелепи (20 точок).

На дорсальній поверхні (рис. 2.5. *а*): точки 1–7 та 13 описують форму носових кісток; 6–11, 17, 18, 23–28 та 30–33 — форму виличних кісток; 12, 14–16 і 19–22 — форму міжорбітальної та посторбітальної зон; точка 29 — розвиток швів мозкової капсули; 34–37 — ширина мозкової капсули; 38–40 — крайні та центральні точки потиличних кісток.

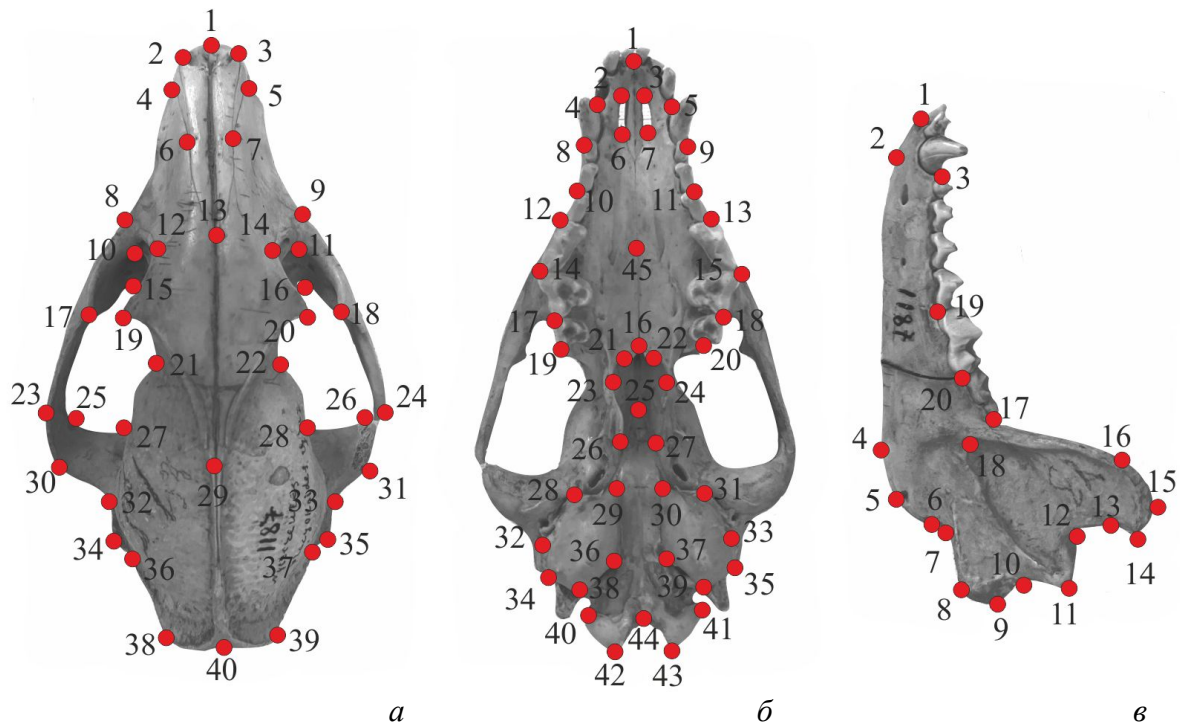


Рис. 2.5. Орієнтири на дорсальній (*а*) та вентральній (*б*) поверхні черепа та на щічній поверхні лівої нижньої щелепи (*в*), аналізовані методами геометричної морфометрії.

На вентральній поверхні (рис. 2.5. *б*): точка 1 — середина в основі передніх зубів верхньої щелепи; 2, 3, 6 і 7 — різцеві отвори; 4, 5, 8 і 9 — ікла; точки 10–15 і 17–20 — міжзубні точки верхньої щелепи; 16 і 21–27 — отвори та шви клиноподібної кістки; точки 28–39 — крайні точки лівої та правого слухових барабанів; 40–44 — точки на потиличних кістках; точка 45 — точка на шві в середній частині піднебінної кістки.

На щічній стороні лівої нижньої щелепи (рис. 2.5. в): точки 1–6, 19 і 20 — точки в області альвеолярної гілки нижньої щелепи; точки 7–10 — описують форму кутового відростка; точки 10–12 — суглобовий відросток; точки 12–17 — вінцевий відросток.

Для порівняння розмірів черепів *N. procyonoides* з території України з результатами досліджень з інших країн (Haidaka *et al.* 1998; Jurgelenas & Daugnora 2005; Kim *et al.* 2012; Korablev & Szuma 2014) автором розраховано середні значення окремих краніометричних ознак на основі досліджених матеріалів з території України та проведено порівняння з результатами з інших регіонів на основі цитованих джерел. Схожі порівняння також здійснено для *O. zibethicus* та *N. vison*. Дані такого порівняння наведені у розділі 4 та у додатках.

Для порівняння морфологічних ознак *M. coypus* з іншими представниками арвіколідної гільдії здійснено проміри на основі 4 черепів представників цього виду (зразки з колекцій ННПМ-з та ДПМ), а також 15 черепів *Castor fiber* з колекції ННПМ-з.

Запропонований підхід до аналізу поширення та морфологічної мінливості інтродукованих навколоводних ссавців у межах річкових басейнів Лівобережної України забезпечує просторово-екологічну узгодженість даних, дозволяє виявити локальні особливості закріплення популяцій та дає змогу зіставити вплив природних і антропогенних чинників у межах регіону по відношенню до досліджених видів.

РОЗДІЛ 3. ХОРОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ

3.1. *Myocastor coypus*

Серед інтродуцентів ссавців *Myocastor coypus* Molina 1782 є мало пристосованим до природних умов України гризуном. Попри спроби розселення та напіввільного утримання, зокрема в пониззі Дніпра в середині ХХ століття (Пузанов 1960) вид не утворював на території України стабільних диких популяцій. Вже протягом останніх двох-трьох десятиліть з'явилися численні повідомлення про знахідки представників цього виду в природних умовах багатьох регіонів України, зокрема й з фактами розмноження та цілорічного проживання в природі.

В цьому розділі наведено результати аналізу випадків виживання виду в природі після випусків або втеч з культури, закономірностей формування природних популяцій *M. coypus* у водоймах України, перспектив поширення цього виду та його впливу на аборигенну фауну.

Насамперед поширення *M. coypus* може бути пов'язане з потеплінням клімату — зростанням температури, скороченням снігового і морозного періодів (Коробченко & Загороднюк 2009; Тараріко *et al.* 2013). Останніми роками з'явилося багато повідомлень з різних куточків України про знахідки *M. coypus* у природних умовах та про факти перебування тварин у різних біотопах, що засвідчує явні зміни у природі і значне поширення виду в природних екосистемах усіх природних зон України (Загороднюк 2006 *a* та ін.). Значною мірою цьому сприяло кілька факторів: потепління клімату, спад попиту на хутро, занепад звіроферм тощо.

У центральних областях України більшість знахідок *M. coypus* зосереджена у басейні Дніпра, здебільшого в безпосередній близькості до самого русла р. Дніпро та з високою концентрацією в околицях Києва. Така приуроченість цієї серії знахідок, з одного боку, підкреслює значущість річкових мереж у поширенні виду, а з іншого — зумовлена роллю людини в

таких умисних чи неумисних розселеннях та подальшому виживанні інтродуцентів.

Східні області України також є ареною поширення чужорідних видів. Поширення *M. coypus* в цьому регіоні зумовлено низкою різноманітних факторів: висока частка зустрічей біля великих міст, імовірно через втечі або навмисне вселення (Запоріжжя, Дніпро, Сіверськودонецьк, Полтава) з явною підтримкою тварин (підгодівля), формування локальних поселень на великих водних господарствах з фермами для розведення *Myocastor coypus* (с. Олександрівка, Донецька обл.), регулярні зустрічі в районах заповідних об'єктів, де збереженню втікачів може сприяти заповідний режим («Стрільцівський степ», Луганська обл., «Хомутовський степ» та «Крейдова флора», Донецька обл.).

Війна спричинила як потрапляння виду у природне середовище (виявлення *M. coypus* у покинутих селищах, в районах зруйнованих міст, в місцях бойових зіткнень), так і зникнення *M. coypus* у тих місцезнаходженнях, де вони існували до російського вторгнення. Прикладом є осушення оз. Чистого у м. Сіверськودонецьку через неможливість підтримання рівня води в ньому і, відповідно, зникнення середовища існування цих тварин.

Південні області України характеризуються більш теплим кліматом, а протягом останніх десятиліть — майже повним зникненням холодних зим і стабільного льодоставу. Значна частина даних про південні знахідки стосується Криму — регіону з теплим помірно континентальним або й субтропічним кліматом, що сприяє закріпленню виду. Натомість, на півночі Криму поселення *M. coypus* часто приурочені до населених пунктів, де для тварин споруджували укриття з дощок та очерету (І. Євстаф'єв, особ. повід.). У районі с. Лучистого та с. Ізобільного знахідки *M. coypus* реєструють регулярно, впродовж 2021—2024 рр. (С. Богданович: SN-INat). Детально

знахідки *M. coypus* описані у додатках (додаток 2) та наведені на кліматичних картах (додаток 6).

Аналіз наведених даних засвідчує поступовий, але поступальний розвиток явища натуралізації *M. coypus* у водоймах України. Якщо найперші відомості про *M. coypus* стосувалися тільки поодиноких їх знахідок у природі, то в останні 15–20 років (а надто в останнє десятиріччя) кількість місцезнаходжень, в яких формуються стабільні локальні популяції з тварин, що живуть у природних умовах цілорічно і в частині випадків розмножуються, суттєво зросла. Прикладами стабільних поселень в природі є місцезнаходження, зосереджені у південних регіонах, фактично в межах степової зони: на таких водоймах, як Нижній Дністер, Південний Буг, Сиваш та р. Кринка (Зуївське вдсх.).

Так, на Сиваші, звідки донедавна описували тільки поодинокі знахідки *M. coypus* (Дулицький 2001), на сьогодні сформувалася стабільна їхня популяція (див. перелік вище). Тварини тут мешкають цілорічно, при тому добре пристосувалися і до присутності людей і свійських тварин (качки, собаки, корови) (І. Євстаф'єв, особ. повід.). Подібна вільна популяція на Дністрі на сьогодні досягла абсолютної чисельності 100 особин, що свідчить про формування стійкого угруповання нового виду ссавців у пониззі цієї річки. Тварин на території Нижньодністровського національного парку спостерігають протягом кількох років (за матеріалами групи цього НПП у соцмережі Facebook; М. Роженко, особ. повід.).

Подібні факти демонструють формування стабільних життєздатних популяцій внаслідок кількох факторів: а) великих розмірів водойм; б) розвиненої прибережної рослинності; в) південного розташування таких місцезнаходжень; г) можливості формування великих метапопуляцій. Останнє є особливо важливим для великорозмірних гризунів, надто напівводяних, оскільки вони формують поселення стрічкового типу, що первинно є

розрідженими, а тому суттєво залежними від обміну особинами. Цьому сприяє те, що такі поселення можуть бути розтягнутими уздовж берегових ліній на значну відстань, завдяки відносно великій однорідності берегів водойм.

Значну частку інформації про знахідки *M. coypus* в природі отримано завдяки відкритим джерелам та проєктам аматорського типу (GBIF та INaturalist). Це свідчить про зростання кількості знахідок виду у всіх регіонах України та пояснює немалу частку даних, пов'язаних з урбаністичними місцезнаходженнями. У доповнення до вище наведеного розглянемо такі три питання: 1) «парад» знахідок у суміжних країнах і в Україні, 2) різноманіття біотопів, 3) кліматичні зміни як фактор сприяння поширенню виду.

У Болгарії, після 1989 р., через занепад кооперативної діяльності, *M. coypus*, яких раніше утримували на фермах, почали частіше потрапляти у природне середовище, і чисельність вільноживучих представників зазначеного виду в цій країні почала зростати. Станом на 2000 р. чисельність *M. coypus* в Болгарії досягла 406 особин, більше 50 % із яких мешкали на природоохоронних територіях (Koshev *et al.* 2022). І хоча ферм із розведення *M. coypus* у Болгарії тепер немає, їхнє поширення в природі залежить від діяльності людини. Інтродуковані тварини тут настільки успішно натуралізувалися, що увійшли в трофічні ланцюги, ставши, зокрема, здобиччю пугача (Milchev & Spassov 2024).

На сьогодні вид мешкає також у Румунії в басейні Дунаю у формі невеликих, але стабільних популяцій (Murariu 2005). В Угорщині *M. coypus*, згідно з нещодавно оновленим списком диких ссавців (Csorba *et al.* 2024), перейшли з групи видів, що спостерігалися зрідка, до групи видів, яких реєструють постійно. Вид тут досить швидко поширився, і з 2017 р. є достовірні дані про популяції *M. coypus*, що розмножуються (Vaczí 2022). Вид поширений на заході країни та в басейні Дунаю (Bócsi *et al.* 2024).

В Україні експансії *M. coypus* з сусідніх країн не зафіксовано, а отже, їхнє поширення залежить від місць випуску тварин, як ненавмисного, так і умисного. Локальні популяції *M. coypus* в Україні пов'язані передусім із втечами тварин з приватних господарств, рідше — з навмисним розселенням.

Протягом 1980—1990-х років були відомі тільки поодинокі знахідки *M. coypus* у природі, по накопиченим в ході цього дослідження записам — лише по 2—3 реєстрації на рік (рис. 3.1). Помітне зростання частоти повідомлень відмічено у 2018 р. (8 записів), і в подальшому кількість повідомлень продовжувала збільшувалась, досягши величин 16—20 записів на рік у 2021—2024 рр. Незначне уповільнення росту кількості реєстрацій в останні три роки можна пояснити зменшенням обсягів спостережень у природі через війну.

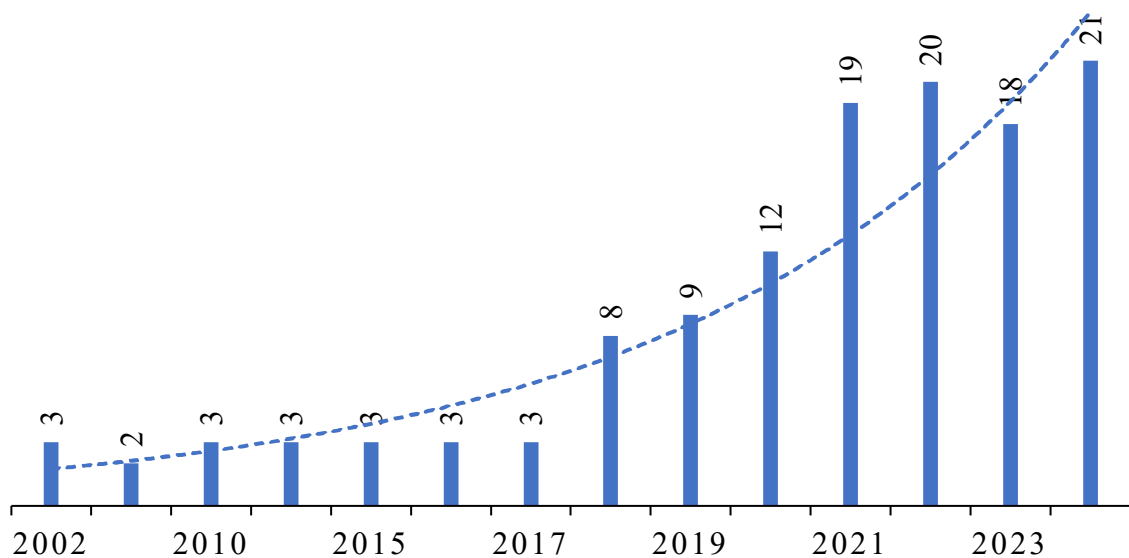


Рис. 3.1. Динаміка збільшення кількості повідомлень про знахідки *Myocastor coypus* в Україні у природних умовах за період з 2002 по 2024 р. за кадастром наведеним у додатку 1

У міру зростання кількості знахідок росте і частка місцезнаходжень з регулярними реєстраціями виду. Іде формування життєздатних популяцій виду з власною системою самовідтворення, по суті без підживлення їх новими

втікачами-інтродуцентами, і на сьогодні вже відомо принаймні декілька таких популяцій, згаданих вище.

Різноманіття і біотопи інтродуцентів. Як і більшість чужорідних видів, *M. coypus* найбільш просто заселяють порушені і штучно створені водні об'єкти, проте вони активно заселяють і природні місцезнаходження, передусім у заплавах. Значна кількість реєстрацій *M. coypus* поблизу населених пунктів та людських поселень зумовлена відсутністю тиску хижаків, конкуренції, наявністю додаткових кормових ресурсів та високою частотою обстеження таких місць. Виживання виду в заплавах зумовлено високою їхньою евтрофністю і продуктивністю, широким спектром мікростацій.

Власне, ключовою тріадою, яка визначає успішність натуралізації чужорідних видів ссавців у заплавних комплексах, є високий ступінь їхньої трофності, природності та неперервності (Загороднюк 2023). Саме такі ценози, на відміну від багатьох суходільних, демонструють легкість вбудовування до складу їхньої фауни інтродуцентів, зокрема і великорозмірних гризунів-фітофагів.

Значну частку місцезнаходжень становлять штучні водойми — канали, ставки, затоки, сформовані внаслідок задамбування водотоків тощо. І дуже примітним є те, що поселення *M. coypus* мозаїчні, не формують великих популяцій стрічкового типу, а приурочені до окремих ділянок водойм з явно видозміненими умовами — часто це прилеглі до господарських чи рекреаційних зон ділянки берегової лінії, місця скиду теплих вод, водойми-охолоджувачі тощо. Тобто мова йде про точкові місцезнаходження, але кількість їх росте. І важливим є те, що такі водойми мають явно зміщений у вищі значення температурний режим (Протасов *et al.* 2011). Оскільки температурний фактор є одним з найбільш вагомих у житті водойм, його роль у формуванні локальних популяцій і розширенні ареалу *M. coypus* очевидна.

З огляду на впливи війни на фауну (Загороднюк 2024) варто відмітити зростання частоти появи здичавілих особин з числа тих, що були на утриманні. Такі тварини часто легко йдуть до рук і звикають до підгодівлі; їхнє потрапляння в природу може бути результатом вимушених випусків (через евакуацію господарів) або втечі тварин внаслідок руйнації розплідників в умовах війни.

Важливими додатковими факторами формування нових поселень *M. soupris*, у доповнення до природних, стали такі: поява численних теплих водотоків, зникнення попиту на хутро (напевно і дичину), тривала заборона полювань та зниження господарського та рекреаційного навантаження на заплави у зв'язку з війною.

Очевидним лімітуючим фактором для поширення *M. soupris* в низці країн були холодні зими. Кліматичні дані щодо останніх десятиліть свідчать про значне потепління, відсутність в багатьох регіонах сталого снігового і льодового покриву та переважання температур вище 0°C. В історії фауни України потепління спостерігається не вперше. Так, для періоду XIX—XXI ст. теплими фазами були три періоди — 1830—1850-ті, 1920—1930-ті та 2000-ні—2020-ті роки (Загороднюк та Харчук 2020).

Розселення *M. soupris* в Україні почалася в пониззі Дніпра у період потепління 1930-х років (Киселев 1931), а для її інтенсифікації там само практикували напіввільне утримання (Колосов & Лавров 1968). Дані про знахідки *M. soupris* після Другої світової війни та до початку 2000-х років пов'язані лише із втечами окремих особин з неволі, без формування життєздатних популяцій. На заваді виживанню в природних умовах ставав саме холодний зимовий період, навіть у найтепліших регіонах, таких як Сиваш (Дулицький 2001 б).

Попри це, в низці випадків дослідники відмічали стійкість *M. soupris* до зим і морозів (Татарінов 1956: с. 163), однак тільки при утриманні на фермах

з напіввільного розведення (очевидно, що там могли бути скиди теплих вод, що не відмічено). Тепер зимові знахідки і цілорічне перебування відомо як на півдні країни, так і на сході (див. вище). У відносно холодних регіонах (Івано-Франківщина, Полтавщина, Донеччина) важливим аспектом стало поширене опікунство з боку людей (підгодівля, спорудження штучних укриттів), що може сприяти натуралізації виду.

Хоча особливості поширення *M. soupris* значною мірою визначаються антропогенними факторами, розташування відомих знахідок на картах ізотерм показало кілька закономірностей: 1) відсутність реєстрацій у зонах зимових температур нижче -8°C , 2) відсутність реєстрацій у найбільш посушливих районах з температурами липня $+22\text{—}24^{\circ}\text{C}$ (додаток 6) (останнє стосовно України майже напевно є збігом з малою кількістю опадів), 3) відсутність реєстрацій в районах з кількістю опадів нижче 450 мм (рис. 3.2). Кліматичні дані промальовані відповідно до мап у посібнику «Географія» (Гібельт *et al.* 2016).

Цей набір кліматичних параметрів є визначальним. Проте навіть у несприятливих за вказаними умовами районах знахідки також відомі. Це, ймовірно, зумовлено наявністю водотоків та водойм зі стабільним гідрологічним режимом і теплими скидами. Вказаним комплексом кліматичних факторів може бути пояснено як наявність стабільних поселень *M. soupris* у пониззі Дністра, так і відсутність їх у посушливих районах Херсонщини і північно-західного Криму.

На основі викладених матеріалів можна зробити такі висновки про сучасний стан та перспективи поширення виду в природних умовах на території України. З огляду на потепління, пристосуванню *M. soupris* до природних умов України сприяють м'які і теплі зими. Поширення обмежується просторовою диференціацією кліматичних умов. Так, найменша кількість реєстрацій або їх відсутність пов'язана з районами найбільш низьких

зимових температур або ж із найбільш посушливими районами з низькою кількістю опадів та високими літніми температурами, що здебільшого стосується степової зони.

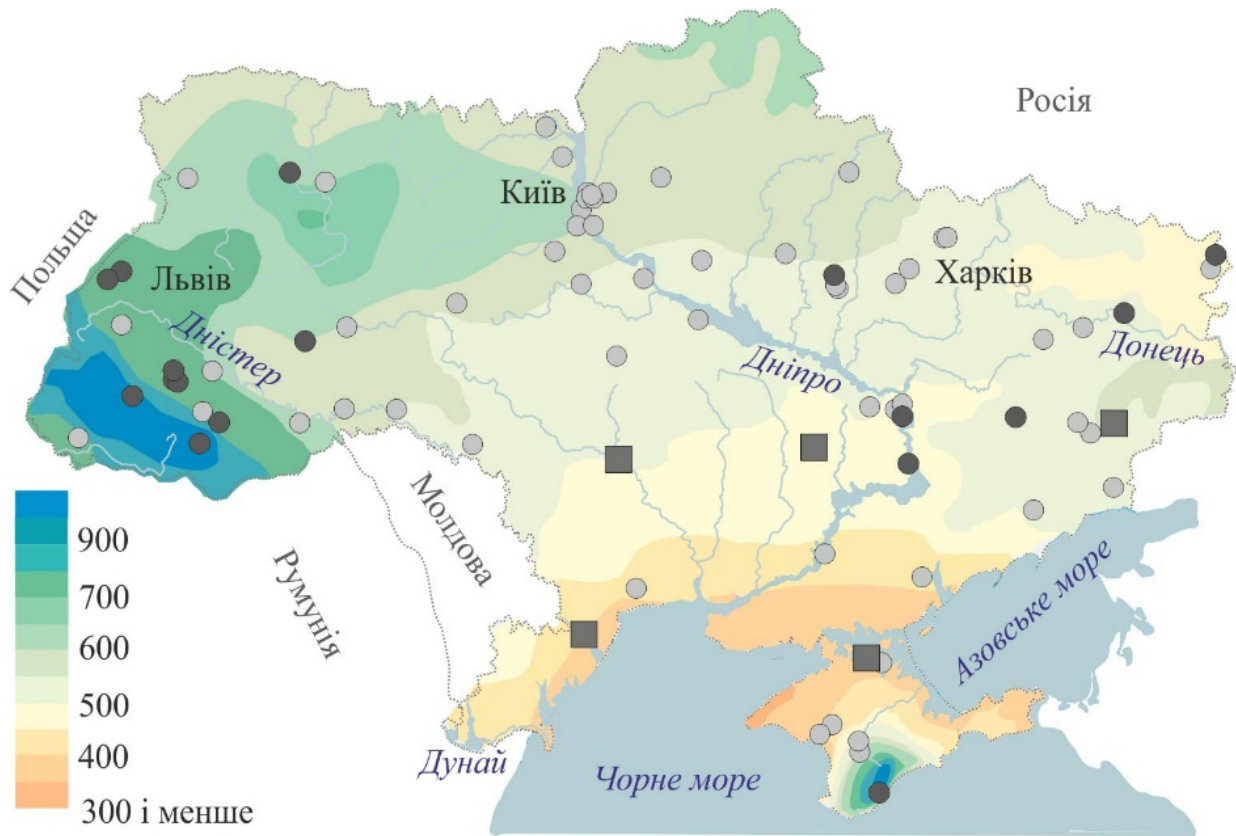


Рис. 3.2. Знахідки *Myocastor coypus* на карті ізогіет України (середня річна кількість опадів).

У низці випадків умови ландшафту та продуктивність екосистем сприяють формуванню сталих природних популяцій *Myocastor coypus* без опіки з боку людини. З огляду на зміни клімату і обмеження полювання (на час воєнного стану), очікується подальше збільшення чисельності та розширення ареалу, а, отже, і зростання ролі виду у функціонуванні аквATICНИХ комплексів.

3.2. *Ondatra zibethicus*

Ondatra zibethicus Linnaeus 1766 – вид ссавців з родини Cricetidae, що з’явився в фауні України у результаті розселення (Панов 2002). Однією з перших спроб розселення був випуск 36 особин на одному з ставків у

Харківській обл. 1929 р., де тварини не прижилися. Масштабні роботи з розселення виду в результаті яких утворилися перші природні популяції *O. zibethicus* на території України, були проведені у 1944–1947 рр. Одними з перших територій розселення виду стали південні і східні регіони України, куди випускали тварин відібраних в Архангельській та Курганській обл. Росії (Колосов & Лавров 1968; Волох 2002), в той час як на території Львівщини вид імовірно з'явився в результаті експансії з території Польщі, оскільки першими відомими осередками існування *Ondatra zibethicus* на Львівщині стали саме ділянки р. Шкло та р. Болозівка поблизу Українсько-Польського кордону (Татаринов 1956). У низці північних та західних областей України роботи з розселення тривали до 1950–60-х років.

Через високу плідність та здатність до швидкого розширення ареалу, до 1970-х рр., ці тварини швидко опанували майже всі річкові системи, у всіх регіонах України, зокрема протягом 1980-х років розселилися по всіх основних річках та більшості інших водойм Приазов'я (Волох 2002). Чисельність *O. zibethicus* в масштабах всієї країни досягла максимальних значень на початку 2000-х років і вийшла на пікові показники, починаючи з 1998 р. З 2012 р. спостерігався поступовий спад, проте наразі чисельність дещо стабілізувалася і коливається в межах 102–138 тис. особин. (див. рис. 3.3). Схожа ситуація з динамікою чисельності цього виду спостерігається і на території Польщі, проте явища наростання, піку чисельності, її подальшого зниження і стабілізації в цій країні відбулися раніше (імовірно через більш давні строки розселення в Польщі, ніж в Україні): чисельність стрімко знижувалася, щонайменше в період з 1991 по 2012 після чого стабілізувалася (Dziech *et al.* 2023).

За результатами аналізу чисельності по регіонах (рис. 3.4, б), станом на 2021 рік чисельність знизилась у східних та південних областях України (більшість з цих регіонів є такими в яких тварини з'явилися набагато раніше за західні і південні області). Іншим фактором, що спричиняє низький рівень

чисельності *Ondatra zibethicus* в степових та лісостепових регіонах України є нестабільність гідрологічного режиму річок та інших водойм в цих природних зонах. Так, зниження чисельності *O. zibethicus* та відсутність реєстрації цього виду в деяких місцевостях відмічається на Харківщині та Полтавщині (за даними мисливців), здебільшого в місцях пересихання боліт. Менше стало *Ondatra zibethicus* і на території Сумської обл. (за даними місцевих мешканців; С. Панченко, особ. повід.). На території зазначених регіонів, зокрема на території східних областей пройшов пік наростання чисельності характерний для більшості чужорідних видів при формуванні нових популяцій на територіях розселення за межами природного ареалу.

Високі показники чисельності, станом на 2021 р. наведені для Тернопільської, Хмельницької областей. Випуск тварин в цих регіонах відбувся пізніше, у 1950–1960-х рр., а також обсяг робіт з розселення в цих регіонах були меншими в десятки разів (менше випусків та кількості випущених тварин), порівняно з іншими регіонами України (Колосов & Лавров 1968), тому імовірно процес експансії виду на території регіону продовжувався пізніше ніж в більшості інших регіонів, однак тварини добре розселилися і наразі рівень чисельності в цих регіонах також починає процес стабілізації після переходу від пікових рівнів чисельності. Загалом вищі показники чисельності в західній частині України пояснюються більшою стабільністю гідрологічного режиму водойм в яких живуть тварини, та більшою продуктивністю екосистем.

Дані про чисельність (кількість особин) *Ondatra zibethicus* за період з 1983 по 2021 рр. наведено на графіку (рис. 3.3) побудованому на основі даних 2-тп (мисливство) наданих Державною службою статистики України (Центральное... 1984–1990; Державна... 1991–2021).

Проте, варто зазначити що наростання чисельності, продемонстроване на графіку ймовірно є вторинним. Збільшенню чисельності тварин в період після

1980-х рр. сприяв спад попиту на хутро, а отже і зменшення обсягів добування тварин (Межжерин 2008).



Рис. 3.3. Динаміка чисельності (кількість особин) *Ondatra zibethicus* в Україні загалом та на території Лівобережної України за період з 1983 по 2021 рр. за даними мисливської статистики.

В окремі роки, зокрема у 1960, обсяги добування за рік могли сягати понад 150 000 шкур (Крайнев 1971), що перевищує сучасні показники чисельності, враховані мисливською статистикою станом на 2021 р. Надмірні обсяги добування тварин могли призвести до зниження чисельності тварин в природі, або до суттєвого обмеження росту чисельності та розширення ареалу, якщо в зазначених обсягах добування мова йде лише про диких тварин, що достовірно не відомо.

Попри статистичні дані, що вказують на низьку чисельність виду в степовій зоні, зокрема й на ніби-то відсутність *O. zibethicus* в Запорізькій обл., відомо, що в цьому регіоні вид існує (Волох 2002), і трапляється в різних куточках регіону. Про поширеність *O. zibethicus* в Запорізькій обл. свідчать і колекційні зразки зазначеного виду ($n = 63$) з території Веселівської сільської ради, зібрані протягом 2005–2011 рр. Н. Лебедєвою і передані до ННПМ. До

того ж знахідки *O. zibethicus* відомі також і з території Криму. Наведено дані про фактичні знахідки що підтверджують наявність *Ondatra zibethicus* в Запорізькій обл. та Криму (додаток 2). Дані про поширення та знахідки наведені картах (рис. 3.4, а; б). Знахідки на даних GBIF наведені на основі відповідного датасету (GBIF 2025, b). Дані про поширення до 1965 р. наведені за літературними даними (Самош 1965).

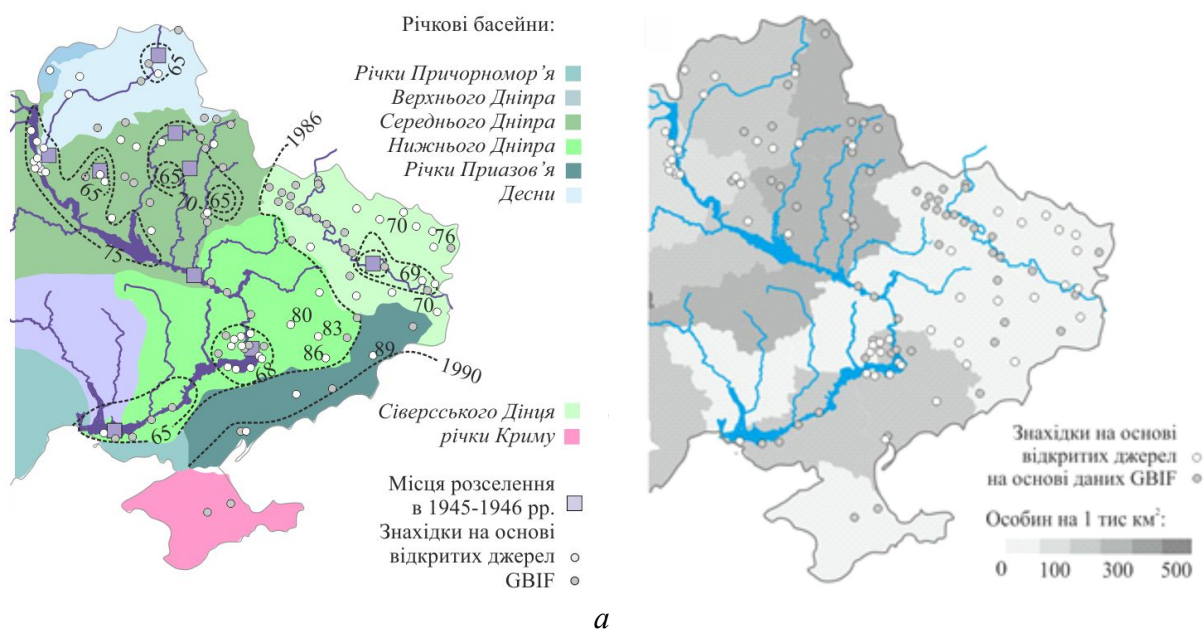


Рис. 3.4. Знахідки *Ondatra zibethicus* на території Лівобережної України: (а) поширення виду на карті річкових басейнів регіону; (б) знахідки за даними відкритих джерел та чисельність представників виду за даними 2-тп (мисливство).

На основі даних про поширення цього виду можна стверджувати, що *O. zibethicus* зустрічаються на території всіх адміністративних областей і АР Крим, проте очевидним є зниження чисельності, головним чином в східних та південних областях, що імовірно пов'язано з нестабільністю гідрологічного режиму в цих регіонах: пересихання боліт та зміна рівня води у штучних водоймах, регулювання рівня води в річках, що є критичним для життя цих тварин. В західних та північних областях чисельність *O. zibethicus* вища, що може бути пов'язано як з кращими умовами гідрологічного режиму, продуктивністю екосистеми так і більшою пристосованістю тварин до

існування у бореальному посі та зниження чисельності цих тварин в окремих районах помірного поясу на фоні потепління клімату в останні роки.

Зусилля з розселення цього виду стали більш масштабними в період з 1947 по 1969 рік. Від початку розселення найбільшу кількість *O. zibethicus* (707 особин) було випущено в степовій зоні. *Ondatra zibethicus* характеризується високою швидкістю поширення (приблизно 70 км на рік). Тварини швидко заселили басейн Сіверського Дінця, і вже до 1970-х років проникли навіть у віддалені притоки на півночі Луганської обл. (Волох 2014).

Слід зазначити, що до 1980-х років *O. zibethicus* не була настільки поширеною в Донецькій обл., як у Луганській і Харківській. У період активної роботи з розселення цього виду тварини не випускалися на Донеччині. Вони майже не зустрічалися в річках Приазов'я, і лише у 1980 році почали мігрувати на територію Донецької обл. притоками Дніпра. Згодом вони з'явилися і в річках басейну Азовського моря. Наприклад, у заповіднику «Кам'яні Могили» (річка Каратиш) ці тварини були вперше зафіксовані у 1989 р. (Волох 2014).

Починаючи з середини 1990-х років, за даними Державної служби статистики України, чисельність тварин почала зростати в усіх трьох східних областях України. У 2005 р. чисельність досягла максимуму в Харківській області, а у 2008 — у Луганській. Такий стрімкий приріст популяції (понад 10 000 в Луганській і понад 8 000 в Харківській областях) може пояснюватися зменшенням попиту на хутро в той період і обмеженням лімітів на відстріл, що дало змогу популяції зрости.

Протягом останніх 10–15 років у Луганській і Харківській обл. спостерігається зменшення чисельності *O. zibethicus*, що видно з офіційних даних динаміки популяції. Негативну динаміку також підтверджують повідомлення мисливців. У 2018–2021 рр. місцеві жителі Харківської обл. відзначали зменшення чисельності *Ondatra zibethicus* в районах, де з'явилися *Neogale vison*. Спад популяцій особливо помітний у болотистих місцевостях,

що пояснюється локалізацією популяцій, які не здатні до швидкого відновлення, а також поступовою зміною гідрологічних умов — висиханням і осушенням боліт. Ситуація з чисельністю *O. zibethicus* в Луганській області, ймовірно, має ті самі тенденції і причини, однак варто зауважити, що різке зниження чисельності цього виду на Луганщині у 2014 році також пояснюється тим, що з цього року облік тварин проводиться без урахування тимчасово окупованих територій (південь Луганської обл.).

Біотопне розповсюдження *O. zibethicus* на території регіону характеризується частим зосередженням поселень цих тварин у невеликих водотоках та водоймах, рідше — у заплавах великих річок. Зокрема дослідження біотопічного розподілу *O. zibethicus* у степовій зоні, свідчать про надання переваги представниками цього виду заплавному озерам та лиманам, і в меншій мірі (по мірі спадання кількості виявлених поселень) у малих річках, ставках та заплавах великих річок (Волох 2012 а).

На території Києва знахідки *O. zibethicus* реєструють на озерах, вздовж річок, заплав Дніпра, а також у каналах. Значна маса знахідок зосереджена у природоохоронних зонах, зокрема на території Голосіївського НПП. Найчастіше фіксують знахідки весною та влітку, коли тварини активно мігрують.

Лівий берег Дніпра характеризується переважанням штучних водойм, або природних водойм, які були значно змінені в процесі забудови Києва на лівому березі Дніпра після 1960-х рр. Тут знахідки *O. zibethicus* часто пов'язані з теплими, не замерзаючими водоймами. Так, одразу кілька місцезнаходжень пов'язані з районом Бортницької станції аерації та її каналами, а також з озерами і каналами поряд з густонаселеними районами, такими як Осокорки, Русанівка та ін.

Ondatra zibethicus часто реєструють саме за пошуками їжі, коли тварини можуть бути не зовсім пильними та не помітити спостерігача. Раціон цих

тварин переважно складає рослинна їжа місцевої флори. Серед раціону *O. zibethicus* часто рослини що зростають безпосередньо поблизу водойм: очерет, рогіз, верба, кореневища рослин. Інколи до раціону також потрапляють й інші рослини як з води так і з суші. У місцях які пов'язані з частим перебуванням людей навколо водойм трапляються випадки харчування *Ondatra zibethicus* нетиповими видами їжі, зокрема овочами та фруктами, хлібом.

В умовах Києва та його околиць, *O. zibethicus* є значно більш чисельні — 5429 особин, аніж *Castor fiber* Linnaeus, 1758 — 2180 особин, згідно з офіційними даними мисливської статистики (Державна... 2021), щодо загальної чисельності *O. zibethicus* по мисливським угіддям зареєстрованим в Києві станом на 2021 р. Ймовірно така розбіжність у показниках чисельності спостерігається завдяки кращому пристосуванню *Ondatra zibethicus* до міських або напівприродних умов, швидкому розмноженню та меншій вибагливості до середовища. Натомість, *Castor fiber* потребують більше простору, якісніших водних ресурсів та наявності лісових зон для спорудження хаток, що може обмежувати їх чисельність у межах міста.

У зв'язку з цим, *O. zibethicus* в умовах міста є лідером в гільдії навколоводяних ссавців-фітофагів, до якої крім зазначеного виду та *Castor fiber*, входять також *Arvicola amphibius* та *Myocastor coypus*. Останні два види є набагато менш чисельними. *Myocastor coypus* лише починає формувати стабільні популяції на території України. Випадки появи таких тварин у природних водоймах Києва є одиничними. Випадки конкуренції між *Myocastor coypus* та *O. zibethicus* не були зафіксовані і ході дослідження.

Поширенню та високим показникам чисельності сприяє також менший тиск зі сторони хижаків, яких в умовах міста набагато менше, проте знахідка пораненої *O. zibethicus* на оз. Алмазне, де мешкає зграя здичавілих собак, свідчить про ймовірність того що ці гризуни можуть ставати об'єктом здобичі

низки хижих тварин. На озері Синє (17.11.2017) відомо про спостереження домашньої такси, яка проявляла інтерес та намагалася лізти до нори *Ondatra zibethicus* (спостереження Т. Турейської).

Негативні впливи на стан популяції *O. zibethicus* в умовах міста, створює будівництво нових житлових комплексів і, як наслідок, порушення гідрологічного балансу озер, що розташовані поруч. Прикладом таких впливів є ситуація з озером Синє. Після початку будівництва багатоповерхівок поруч з водоймою, рівень води в ній критично знизився (близько 2017–2018 рр.). Раніше ж на цьому озері можна було побачити одразу кілька *O. zibethicus* в полі зору. Внаслідок обміління ці тварини імовірно стали легкою здобиччю для здичавілих собак. Озеро перебуває на межі зникнення, попри спроби благоустрою та чистки дна.

Отже, *Ondatra zibethicus* є чутливими до змін гідрологічного режиму водойм, проте здатні пристосовуватися до регуляції рівня води, зокрема змінюючи рівень входу до нори, який має залишатися під водою. На святошинських ставках (Київ) представники виду можуть мігрувати та перерозподілятися залежно від регуляції рівня води шлюзами (на весні або восени), зокрема таке явище відмічено в районі рибозаготівельного господарства (дані Т. Турейської).

На даному етапі існування *Ondatra zibethicus* в умовах Києва, стан їх популяції не викликає занепокоєння. Попри існування певних загроз через хижацтво від домашніх тварин та нестабільність деяких водних об'єктів *O. zibethicus* залишаються звичайним видом в умовах водойм міста. Повне зникнення цих тварин можливе на тих водоймах які можуть пересихати через техногенне втручання або відсутність підтримки штучних водойм, проте стабільним залишаються місця існування представників виду в основному руслі Дніпра та його заток.

Ondatra zibethicus стали важливим компонентом сучасних водних екосистем та шляхом своєї середовищетвірної діяльності змінюють структуру водно-болотних угідь, тим самим створюючи середовище для інших тварин, зокрема риб, земноводних, комах і птахів. Важливим впливом *Ondatra zibethicus* є регуляція рослинності, зокрема очерету, осоки, латаття та ін., тим самим регулюючи їх ріст і запобігаючи заростанню водойм. При надмірній чисельності *Ondatra zibethicus* вони можуть пошкоджувати дамби, насипи або інші елементи штучних водойм, проте на фоні зниження і стабілізації чисельності цього виду в багатьох регіонах України та Києві, ймовірність і масштаб такого впливу на штучні водойми є не великими.

Ondatra zibethicus сформували стабільні популяції, які існують без підживлення втікачами з неволі. Представники виду вже не є важливим господарським видом через зниження попиту на хутро, тому зараз фактично відсутні практики напіввільного утримання, або утримання в неволі.

Основними біотопами *Ondatra zibethicus* є природні, або штучні водойми та річки зі спокійною течією, вологі та заболочені місцевості з береговою рослинністю яка складається з заростей очерету, рогозу та осоки.

Середовищетвірне значення *Ondatra zibethicus* у водоймах є важливим, як інженера середовища: створення середовища для інших тварин, регуляція рослинності, входження до харчових ланцюгів місцевих хижаків: домашніх та здичавілих собак, котів та ін.

3.3. *Neogale vison*

Neogale vison Schreber 1777 – вид ссавців з родини Mustelidae, з'явився в фауні України в результаті створення ферм для його розведення як цінного хутрового звіра та подальших втеч з культури протягом 1950-х рр., і як результат — формування природних популяцій. Так у 1960-х роках вид спостерігали на Чернігівщині, а у 1980-х рр. тварин вже знаходили на

Київському та Кременчуцькому водосховищах, проте відомо що на Київському водосховищі навмисно випускали тварин, привезених з території Білорусі (Панов 2002). Білоруська популяція, що є вихідною для популяцій в Україні, є досить чисельною і в ній накопичується значна морфологічна мінливість, що є предметом спеціальної уваги (Savarin 2023).

Офіційні дані мисливської статистики демонструють результати не по всіх адміністративним областям, де фактично присутні популяції *Neogale vison*. Дані про кількість особин, розраховані на основі даних статистики за 2021 (Державна... 2021) наведені для Київської, Чернігівської, Харківської, Донецької, Луганської, Полтавської обл. Для інших регіонів наведено оціночні дані, на основі літературних джерел (Ружіленко 2010; Волох 2014; 2022) представлені на карті (рис. 3.5, б). Швидкість експансії цього виду виявилася не такою високою, як у випадку з іншими чужорідними видами, як от у *Ondatra zibethicus*.

Інформація про знахідки *Neogale vison*, отримана з відкритих джерел свідчить про поширення на більшості територій України, зокрема в північній частині (рис. 3.5, а). Літературні дані засвідчують, що вже наприкінці ХХ – початку ХХІ ст. представників виду реєстрували на півдні регіону, зокрема на Херсонщині та території Запорізької обл. (Волох 2004). Попри те, що на початку 2000х років вид не відмічений для Дніпропетровщини (Булахов & Пахомов 2006), вже протягом останніх двох десятиліть представники *Neogale vison* розселилися по всій території регіону Лівобережної України, не заселивши Кримський півострів та окремі регіони у західній частині України. Починаючи з 1972 вид реєстрували на більшості приток Дніпра в районі Кременчуцького водосховища (Volokh 2011).

З 1985 р. *N. vison* реєструють і на території мисливських угідь, Полтавщини, зокрема в районі Диканського РЛП, в результаті втеч тварин з одного зі звірогосподарств (дані мисливців). Знахідки на картах (рис. 3.5)

наведені за даними з кадастрів знахідок (додаток 2) та даними знахідок з GBIF, на основі відповідного датасету (GBIF 2025, с).

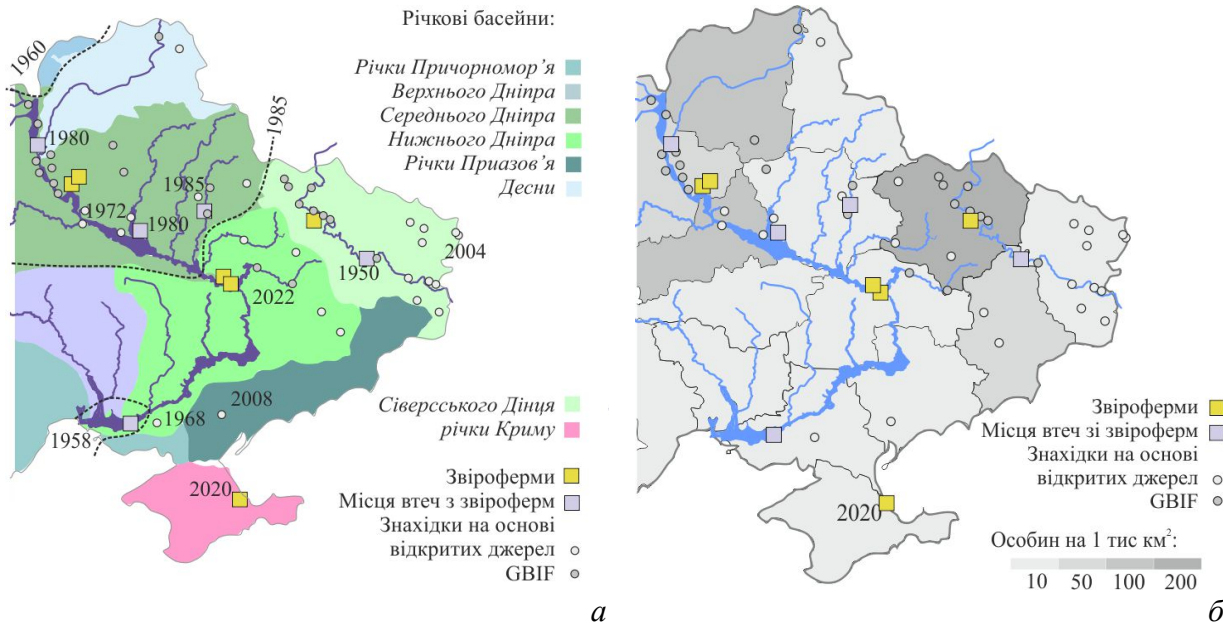


Рис. 3.5. Знахідки *Neogale vison* на території Лівобережної України: (а) поширення виду на карті річкових басейнів регіону; (б) поширення та чисельність представників виду за даними 2–тп (мисливство) Місця сучасних звіроферм наведені за даними відкритих джерел.

Дані мисливської статистики свідчать про те, що *Neogale vison* не поширений у більшості районів південної частини регіону, що не відповідає дійсності. Наразі вид поширений по всьому регіону, зокрема *N. vison* відмічено у водно-болотних угіддях р. Дніпро, Оріль та р. Самара, де вид поширений скрізь (Волох 2022) і є досить чисельним на Черкащині, через регулярні втечі з потужного звірогосподарства (Ружіленко 2010).

В системі обліку *Neogale vison* могли бути допущені похибки, враховуючи плутанину при визначенні виду та його позначенні в статистичній звітності (Загороднюк & Дикий 2012).

До 2011 результати обліку чисельності *Neogale vison* та *Mustela lutreola* наводились як дані по чисельності одного виду, під назвою «норка вільна». З 2011 р. облік чисельності двох зазначених біологічних видів ведуть окремо.

Очевидним є те, що у даних обліку навіть до 2011 р. більшу частку в загальній чисельності «норки вільної» однозначно складали саме *N. vison*.

Вся сума публікацій (Панов 2002; Rozhenko 2015; etc.) та повідомлень про надходження «норок» у музейні колекції свідчать про вкрай низьку чисельність *M. lutreola*, доводячи той факт, що *N. vison* становив більшу частку в загальній чисельності «норки вільної», що найменше за період спостережень з 1990 р. Серед останніх даних про присутність *M. lutreola* на території регіону протягом останніх десятиліть, у літературних даних наявні свідчення про знахідки цих тварин на початку 2000х рр. на території Чорноморського біосферного заповідника (Селюніна 2017), на Луганщині, зокрема в Придеркуллі (Мележик 2015).

З доступних даних, можна навести, що станом на 2011 р. відсоткове співвідношення *N. vison* до *M. lutreola* у загальній чисельності цих двох видів складало 75,1% до 24,9% відповідно. За десять років (станом на 2021 р.), ці показники змінилися на 10% на користь *N. vison* (85,2% / 14,8%) (рис. 3.5, а). Динаміка чисельності цього виду показує постійне і стрімке зростання чисельності протягом всього періоду обліку цього виду, з 1983 до 2018 року. У 2018 р. ця оцінка досягла максимальної позначки у 11,4 тис. ос., після чого відбувся незначний спад чисельності і станом на 2021 рік показники знизилися до 10 тис. особин (Державна... 1983–2021) (рис. 3.6).

В попередніх оглядах поширення чужорідних видів було встановлено, що експансія досі відбувається, принаймні на території східних областей. Також, виходячи з отриманих даних про знахідки та динаміку чисельності, можна припустити що експансія *Neogale vison* відбувається в районі всієї української частини ареалу і вид може опанувати нові райони найближчим часом.

Чужорідний вид, який став частиною місцевої фауни внаслідок втечі з ферм у 1950-х роках на північному сході Донецької обл. У 1960–1970-х роках

цей вид сформував природні популяції (Панов 2002) у регіоні, що викликало серйозне занепокоєння в сфері охорони довкілля (Загороднюк 2006 б).



Рис. 3.6. Динаміка чисельності *Neogale vison* за період з 2011 по 2021 рр. На графіку показано також загальну з *Mustela lutreola* чисельність з 1983 р., та *M. lutreola* окремо (починаючи з 2011 р.).

Хоча вид швидко поширився вздовж Сіверського Дінця, у віддалених притоках тварини з'явилися пізніше. На початку 2000-х років на цій території та на річці Деркул (Біловодський район, Луганська обл.) науковці частіше реєстрували європейську норку (*Mustela lutreola* Linnaeus, 1758) (Колесников & Кондратенко 2006; Мележик 2015). Лише у 2004 році фахівці зі Стрільцівського степу підтвердили присутність тут *Neogale vison*. Станом на 2005 рік представники цього виду були помірно поширеними, але не численими у Харківській обл., і зазначалося, що цей інвазійний вид чинить тиск на аборигенний вид – *Mustela lutreola* (Зоря 2005).

Згідно з даними Державної служби статистики України, до 2011 року два основні види норок — аборигенний вид (*Mustela lutreola*) та інтродукований *Neogale vison* — обліковувалися як один вид, під загальною назвою «норка вільна» (Загороднюк & Харчук 2020). З огляду на те, що на той час зазначений

інтродукований виж витіснив *Mustela lutreola* з багатьох районів або суттєво знизила її чисельність, більшість облікованих тварин у категорії «вільноживуча норка» належали саме до *Neogale vison*.

Як окремий вид *Neogale vison* фіксується з 2011 р. (під назвою «норка американська»), але динаміка популяції «норки вільної» до 2011 р. та поточна динаміка *Neogale vison* свідчать про стабільну тенденцію до зростання чисельності цього виду.

3.4. *Nyctereutes procyonoides*

Nyctereutes procyonoides Gray 1834 — вид ссавців з родини Canidae інтродукований на території України, починаючи з 1928 р., коли був вперше випущений на території Полтавської обл. Більш активні роботи по розселенню виду почалися у 1935–1936 рр. коли вид було вселено до східних регіонів України та Київської обл. В окремих областях центру та півдня роботи тривали до 1941 р. У післявоєнні роки розселення цього виду було поновлено вселенням у західних регіонах і цей процес тривав щонайменше до 1952 р. (Колосов & Лавров 1968).

Станом на 2021 рік в офіційній статистиці тварин не реєструють у Вінницькій, Закарпатській, Івано-Франківській, Тернопільській, Чернівецькій обл. Низька чисельність відмічається для Львівської, Миколаївської, Одеської та Хмельницької обл. (менше 100 ос.). Станом на 2013 рік вид розселяли на території Криму, де було випущено 8 особин. Загальна чисельність тварин цього виду станом на той же рік в Криму склала 5 особин.

Динаміка чисельності *Nyctereutes procyonoides* за період з 1982 по 2021 р. (Евтушевский 1985; Державна... 1991–2021) має хвилеподібний характер з коливаннями що відбуваються раз на 5–10 років (рис. 3.7), і загалом демонструє зростання протягом 1990-х рр. та стабілізації динаміки чисельності протягом 2000-х рр.

Як і в інших регіонах України, динаміка чисельності популяції *Nyctereutes procyonoides* має хвилеподібний характер із помірною амплітудою коливань, що відбуваються у 5–10-річних циклах. Загалом протягом 1982 – 2012 рр. відбулося поступове зростання чисельності зазначеного виду, проте це зростання є вторинним, як і у випадку з динамікою чисельності *Ondatra zibethicus*.



Рис. 3.7. Динаміка чисельності *Nyctereutes procyonoides* станом на 2021 р. за даними мисливської статистики.

Так, показники чисельності у 1966 р. сягали 13 700 особин на території України, з них 7 515 особин на території Лівобережної України (Крайнев 1971), проте на фоні значних обсягів добування *N. procyonoides*, що протягом 1950–1970 рр. могли сягати до 7 000 особин (Сокур 1961; Крайнев 1971), до 1980х рр. чисельність виду суттєво знизилася (Евтушевський 1985; Межжерин 2008). Вторинне наростання рівня чисельності співпало зі спадом попиту на хутро, що створило умови для відтворення популяцій зазначеного виду.

Аналіз чисельності *Nyctereutes procyonoides* за регіонами станом на 2021 р. показав, що вид відсутній, або малочисельний у гірських районах. Середні показники чисельності характерні для східних, південних та

центральної області, а найвищі показники зазначені для північних регіонів (рис. 3.8). Позитивна динаміка чисельності *Nyctereutes procyonoides* ймовірно пов'язана з його невибагливістю щодо кормової бази та особливим положенням у гільдії з *Vulpes vulpes*, *Canis lupus* та *C. aureus*, де останні два види мають невисокі показники поширення та чисельності. В той же час, природні умови та кормова база на півдні України є більш сприятливими для *Nyctereutes procyonoides* порівняно з територією природного поширення виду (Woloch & Rozenko, 2007).

Вид поширений у північних регіонах України. Найбільші показники чисельності за даними 2-тп (мисливство) зазначені для Чернігівської, Сумської, Харківської та Полтавської обл., середні показники характерні для центральних, південних та східних регіонів (рис. 3.8, б), проте вид нечисельний або й відсутній у гірських та прилеглих до них регіонах (Державна... 2021), попри те, що випуск тварин в цих регіонах проводили у 1950-х рр. (Колосов & Лавров 1968).

Згідно з даними 2-тп (мисливство), у наступні десятиліття суттєвих коливань чисельності *Nyctereutes procyonoides* не відзначалося. Результати опитувань і власні спостереження автора свідчать, що *Nyctereutes procyonoides* є досить поширеним видом на території східних областей України, хоча й не дуже численним. Варто зазначити, що лише в межах природоохоронних територій кількість зустрічей обмежувалася 2–3 візуальними спостереженнями виду на рік.

У період з 1935 по 1941 рр. сформувався північно-східний осередок популяції *Nyctereutes procyonoides*, що охопив зокрема територію Київської, Чернігівської, Харківської областей, а вже протягом 1948–1953 було підсилено південний осередок існування зазначеного виду, зокрема вселенням на території північного Криму. Вже до 1949 р. вид опанував річки та прибережні райони Приазов'я (Woloch & Rozenko 2007). Процес поширення

та місця інтродукції (Колосов & Лавров 1968) зазначені на карті (рис. 3.8, а), та знахідки що також зазначені на карті з позначенням рівнів чисельності особин за областями (рис. 3.8, б). Знахідки також наведені у додатку 2 та за даними GBIF (2025, d).

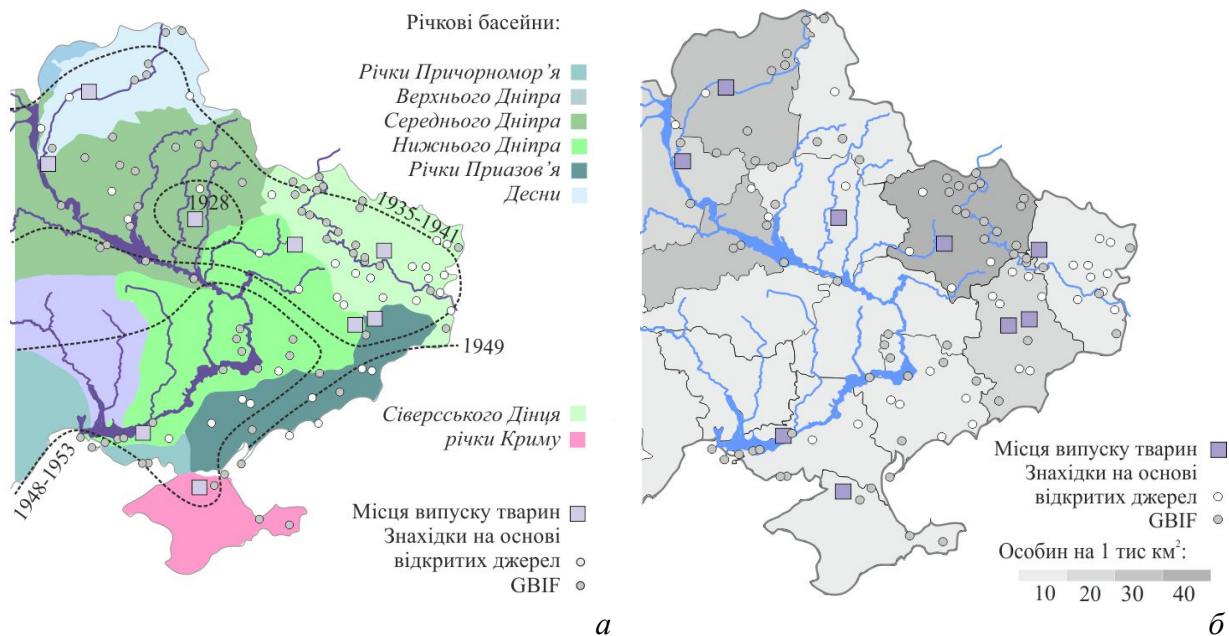


Рис. 3.8. Знахідки *Nyctereutes procyonoides* на території Лівобережної України: (а) поширення виду на карті річкових басейнів регіону; (б) знахідки за даними відкритих джерел та чисельність представників виду за даними 2-тп (мисливство).

Велику кількість даних про випадки виявлення *Nyctereutes procyonoides* в регіоні представлено в колекціях Зоологічного музею Луганського національного університету (ЗМ ЛНУ). Зразки були зібрані у середній течії Сіверського Дінця, зокрема в Станично-Луганському районі Луганської обл., Ізюмському районі Харківської обл. та в Ямпільському лісництві Донецької обл. Також зразки були виявлені поблизу прилеглих приток, зокрема в Луганській обл. — у Лутугінському та Свердловському районах, що свідчить про потенційно вищу концентрацію цього виду в цій частині регіону.

На основі даних про розселення та динаміку популяції цього виду в трьох східних областях України важко визначити чіткий напрямок поширення

тварин, оскільки їх випуск відбувався майже одночасно в більшості регіонів. Проте найбільшу кількість тварин було випущено на території Харківської обл., і статистика свідчить, що саме в цьому регіоні зафіксована найвища чисельність представників цього виду.

З огляду на те, що шлях розселення тварин, як і в інших досліджених видів, проходив по басейну Сіверського Дінця, можна припустити, що експансія *Nyctereutes procyonoides* в регіоні відбувалася у напрямку з північного заходу на південний схід — до південних районів Луганської та Донецької обл., де під час робіт з «відновлення фауни» було випущено найменшу кількість тварин.

3.5. Загальні закономірності хорології досліджених видів

Джерела інформації про чужорідні види-інтродуценти є дуже різнобаговими за кількістю повідомлень. Зокрема, значну частку інформації про інтродуцентів походять з аматорських проектів типу GBIF та INaturalist (на противагу UkrBIN та DC-BDU), що свідчить як про посилення позицій громадянської науки (Citizen science), так і про інші особливості цих даних: а) в наведених джерелах міститься великий масив даних про знахідки чужорідних видів за даними аматорів, що говорить про значну поширеність та чисельність цих тварин; б) більшість знахідок видів, а отже і їх біотопна приуроченість, часто пов'язані з порушеними біотопами. В результаті, більшість повідомлень про знахідки пов'язані з населеними пунктами, зокрема районами великих міських агломерацій. Таке зосередження знахідок зумовлене ще й тим, що спостерігачі-аматори зазвичай не віддаляються далеко від населених пунктів задля спостереження за природою). Усе це потребує критичного аналізу доступних джерел та обережного підходу до інтерпретації отриманих даних. Варто також враховувати регіональні й методологічні відмінності між базами даних.

Ця різноякісність даних дуже подібна до описаної проблеми повноти інформації й доступу до неї в не-англомовних наукових джерелах (Angulo *et al.* 2021): зазначається, що важливим джерелом даних про інвазивні види є важкодоступна література (в т.ч. «сіра» література та регіональні видання), неопубліковані дані звітів щодо фауни, зокрема в різних за мовою джерелах, в тому числі за межами англійської літератури: неанглійські джерела збирають порівняно більшу кількість даних. І це є важливим фактором підтримки застосованого пошуку даних з різноманітних джерел, зокрема й аматорських спільнот і мереж, як-от INaturalist або Facebook.

Серед загальних закономірностей хорології видів-інтродуцентів розглянуто такі п'ять питань: 1) таксономічне різноманіття й біотопи інтродуцентів, 2) моделі та фактори поширення; 3) фактори сприяння появі та розселенню інтродуцентів, зокрема кліматичний фактор; 4) заходи з регуляції чисельності видів-інтродуцентів, зокрема й через регульоване полювання на них; 5) впливи бойових дії, зокрема й формування надрозвиненого белігеративного ландшафту. Ці складові є важливим регіональним доповненням до переліку рушійних сил біологічних інвазій (транспорт, зміна клімату та соціально-економічні зміни), врахування яких або управління якими можуть зменшити негативні впливи вселенців (Essl *et al.* 2020). Очевидно, що сценарії для інвайдерів можуть бути іншими за сценарії для інтродуцентів, зокрема це стосується транспорту і програм з цільової або неумисної підтримки окремих видів. Специфіку видів-інтродуцентів, зокрема в умовах їх існування в умовах Лівобережної України, розглянуто далі за вказаними п'ятьма складовими.

3.5.1. Різноманіття й біотопи

В нормі всі чужорідні види — типові синантропи або мешканці порушених біотопів та екосистем (Parker *et al.* 1999; Загороднюк 2006). Інтродуценти формують найбільш успішні популяції в трьох типах

місцезнаходжень: в лісостепу, в маргінальних біотопах, в інтрозональних комплексах.

Експансія чужорідних видів ссавців значною мірою залежить від зв'язності, або навпаки — ізольованості середовищ існування, що в свою чергу залежить від характеру ландшафту (Coulon *et al.* 2004; Cushman *et al.* 2006). В цьому аспекті значиму роль відіграють водні шляхи, які є важливими шляхами для поширення видів-інтродуцентів (Fischer 2017). Важливо відзначити ще дві особливості видів-вселенців, пов'язані з біотопами, надто у зв'язку з тими умовами, що склалися на теренах України. Чужорідні види заселяють не лише порушенні та синантропні місцезнаходження, але і заплавні екосистеми річкових мереж. Заплави річок характеризуються високим рівнем евтрофності (більша кормова база та щільна упаковка гільдій) (McArthur 1970; Rappoldt & Hogeweg 1980).

Якщо в перших типах біотопів види закріпилися завдяки відсутності конкуренції та підвищеному тиску хижаків, то у заплавних екосистемах цей успіх забезпечений високою кормністю, концентрацією мікростацій, вищою продуктивністю екосистем. При всій продуктивності заплав вони характеризуються високим ступенем природності і визначають успіх чужорідних у складі заплавних комплексів завдяки трьом факторам — евтрофність, природність, неперервність. Ті інтродуценти, що освоюють заплави, — екзантропи (Загороднюк 2006). Їхній успіх в заплавних комплексах не випадковий саме через вказані три особливості, зокрема й через відносну легкість вбудовування в структуру гільдій. Якщо в порушених екосистемах, які визнаються головними плацдармами інвазій, сприятливим фактором є знижені конкуренція і хижацтво, то в заплавних і загалом коловних комплексах таким фактором є висока концентрація ресурсів. Це евтрофні ценози, в яких вбудуватися найпростіше. І це найбільше демонструють великорозмірні гризуни та різнорозмірні хижі.

Ті самі біотопи сприятливі й для тих чужорідних видів, що вселилися природним шляхом і демонструють широкі експансії, як-от *Canis aureus* (Русев 2020; Роженко 2021; Жила 2023). Власне, *Neogale vison* також в Україні по суті з'явився не як інтродуцент (це вже потім мали місце численні його втечі з культури), а як вселенець по Дніпровському басейну з боку Білорусі (Панов 2002; Загороднюк 2023 б). Практично всі досліджувані види, відповідають цим екологічним особливостям.

3.5.2. Моделі та фактори поширення

Поведінка видів-інтродуцентів на території регіону дослідження є досить різною. Система класифікування і аналізу ступенів адвентивності деталізована у ботаніків, які класифікують адвентивні види за трьома критеріями: часом занесення (археофіти, кенофіти, неофіти), способом занесення (ксенофіти, ергазіофіти) та ступенем натуралізації (агірофіти, епекофіти, колонофіти, ефемерофіти, ергазіофігофіти) (Richardson *et al.* 2000; Кучер 2014). Така класифікація ширша за запропоновану трьохрівневу систему (Загороднюк 2023, б), і її дві перші складові фактично не стосуються ссавців-інтродуцентів; проте вона важлива для опису масштабності розселення за ступенем натуралізації. Такі ступені натуралізації визначаються здатністю виду формувати цілком ексантропні популяції і розширяти ареал, захоплюючи все нові й нові території. Наявні й описані вище варіанти рівнів натуралізації можна розділити на кілька груп (моделей). Тут не розглядаються випадки невдалих інтродукцій, які завершилися згасанням інтродуцентів.

Модель 1: точкові випуски з турботою, проте без розселень (ботанічний еквівалент — ефемерофіти та колонофіти). Фактично це ті випадки, які мали або мають тимчасовий успіх і цілком залежні від всіх варіантів турботи, тобто біотехнії (підгодівля, створення сховищ) та прямої опіки (охорона, підселення «свіжої крові») тощо. Такі ситуації маємо частково з *Myocastor coypus*, які фактично не виходять за межі місць первинного випуску і значною мірою або

цілком залежні від людей. До цієї ж моделі можна віднести і *Procyon lotor*, що часом з'являється в різних місцях (низка випадків на сході та півночі країни) та в урбаністичному середовищі досить залежний від людських поселень.

Модель 2: випуск у природу і подальше самостійне широке розселення (ботанічний еквівалент — агріофіти). Яскравим прикладом такої моделі були самостійні поширення таких видів-інтродуцентів як *Ondatra zibethicus*, для якої характерне широке та швидке поширення територією України, навіть у південних степових регіонах по мережі штучних водотоків (Селюніна *et al.* 2019), а також *Neogale vison* та *Nyctereutes procyonoides*. Таку ж модель демонструють і копитні, зокрема *Cervus nippon*.

Змішана модель: вселення з-за меж з подальшою широкою експансією. На фоні широкого розселення з віддалених місць випуску тварин характерні також «місцеві» інтродукції, у форматі втеч з культури. Подібний тип демонструє *Neogale vison*, що в результаті експансії з Білорусі у 1960-х роках з'явився на територіях у верхів'ях Київського водосховища, а поряд з цим відбулася і низка випусків тварин в різних регіонах України (Панов 2002). Також з'явилася і широко розселилася в кілька способів *Ondatra zibethicus* — були як інтродукції (в більшості регіонів), так експансія з території Польщі, на Львівщині (Татаринов 1952).

3.5.3. Фактори сприяння появі та розселенню

Серед факторів сприяння появі та розселенню видів-інтродуцентів можна виділити п'ять основних: (1) утримування в неволі з можливістю втечі; (2) покидання і руйнування господарств, в яких такі види утримуються; (3) зменшення впливу та присутності аборигенних видів; (4) зростання частки порушених біотопів; (5) зменшення пресу людей та регуляції чисельності. Окремо варто розглянути кліматичний фактор що створює умови як експансії як інтродуцентів так і азональних видів ссавців. Всі ці фактори детально розглянуті далі.

Утримання в неволі з можливістю втечі (в режимі мирного часу), як от у випадку з поширенням *Neogale vison* (Панов 2002), що значно розширив свій ареал в місцях, де не здійснювали заходів зі спеціального розселення цього виду, зокрема в східних регіонах України. Втечі з культури часто реєструються і у місцях де існують ферми з розведення *Myocastor coypus*, про що свідчить інформація про низку знахідок цих тварин, наведених у тексті.

Покидання і руйнування різного роду господарств, в яких такі види утримували (в умовах бойових дій), що спричинило втечу в природу різних видів тварин, зокрема свійських, чужорідних видів, а також вимушене переміщення аборигенних видів у нетипові для них біотопи. В результаті військових дій очікується збільшення набору чужорідних видів та зменшення популяцій стенобіонтів зі складу аборигенної фауни (Загороднюк 2024), що в свою чергу відкриває додаткові можливості для натуралізації інвазивних видів тварин на нових територіях.

Зменшення рівнів присутності, ролі і впливів аборигенних видів, часто спостерігається поряд зі збільшенням чисельності та поширенням екологічно близьких чужорідних видів: зменшення представленості у місцевій фауні певного аборигенного виду вивільняє місце для входження у гільдію нового для цієї місцевої фауни виду. Особливо помітний вплив на зменшення чисельності та поширення аборигенних видів спричинила поява чужорідних хижих ссавців (Загороднюк 2006).

Зростання частки порушених (трансформованих) біотопів, значно сприяє як пригніченню стану популяцій представників аборигенної фауни внаслідок не тільки прямого руйнування оселищ, але й зростання ролі чужорідних видів в умовах низької (або й відсутньої) конкуренції з екологічно близькими видами-аборигенами, які могли би стримувати поширення нових видів тварин.

Зменшення пресу людей і всіх форм господарювання і регуляції присутності тих чи інших видів. Внаслідок зменшення рівня

сільськогосподарської діяльності йде зменшення присутності низки стенобіонтних аборигенних видів. Це створює додаткові умови для збільшення рясноти чужорідних видів. Обсяги добування чужорідних тварин не відповідають задачам їх викорінення, а у випадку з видами, які значно поширилися і досягли високої чисельності (як от *Ondatra zibethicus*), здійснення таких заходів нереальне.

Практично в усіх працях спрямованих на «уточнення» складу фауни підкреслюється значне наростання частоти виявлення чужорідних видів у часі. Такі тенденції відмічені як у працях щодо наземних хребетних та савців (Загороднюк 2006 а; 2006 б), так і у суміжних групах тварин, зокрема водних безхребетних (Son 2019), риб (Kvach & Kutsokon 2017).

Як показує аналіз великої кількості моделей, зміни клімату є суттєвим фактором у динаміці ареалів чужорідних видів, проте є специфіка окремих таксономічних груп. Зокрема, на відміну безхребетних та патогенів, які поширюються надзвичайно швидко і широко, у хребетних зміна клімату частіше провокують зменшення розміру ареалів, ніж їх збільшенню (Bellard *et al.* 2018). Очевидно, що це повною мірою стосується і ссавців, надто наземних. Проте подолання перешкод для частини ссавців є простим, зокрема через напівводний спосіб життя. Саме такий спосіб життя забезпечує швидкі експансії по річкових мережах як природних коридорах та системі водоканалів як штучно створених екомережах. Цьому повною мірою відповідають наступні за інтродукціями експансії таких двох видів, як *Ondatra zibethicus* і *Neogale vison*.

Як засвідчує аналіз давньої літератури, були очевидні періоди похолодання і потепління. Для фауни України описано кілька таких хвиль, з яких ключовими за останні 100 років були дві теплі фази — у 1930-ті та 2000-ні роки (Загороднюк & Харчук 2022). Проте це не раз відбувалося й раніше, що й розглянуто в цитованій публікації; зокрема мала місце хвиля потепління

у 1830–1850-х роках з наступним тривалим похолоданням. Серед прикладів примітних змін у фауні ссавців в останній праці відмічено й інтродуцента — *Myocastor coypus*. Це приклад виду-інтродуцента, що був «затиснутий» низькими зимовими температурами і льодоставом. В останні роки кількість повідомлень про успішні інтродукції зростає, зокрема й внаслідок неумисних випусків та інших форм втечі з культури (напр. внаслідок бойових дій).

Важливо відзначити, що й низка експансій (без планового вселення людиною), яка має місце в місцевій фауні, явно випала на останній період потепління клімату. Такі явища докладно розглянуто в огляді 2022 року (Загороднюк & Харчук 2022). Прикладами таких змін стали: широка експансія на північ *Canis aureus*, *Pipistrellus pygmaeus*, *Mus spicilegus*, формування зимівельних груп перед тим облігатно перелітних видів кажанів, зокрема й *Nyctalus noctula* та *Vespertilio murinus*. Такі особливості динаміки популяцій описано в наукових працях (напр. Zagorodniuk 2019 *et al.*), і вони вимагають подальшого аналізу. Так, стрімке розселення *Canis aureus* дуже неправильно пояснювати (лише) поступовим потеплінням клімату, тут напевно діяли й інші фактори, зокрема й фактор воєн (Загороднюк & Вишневський 2022). Звісно, подібні зміни траплялися і раніше, проте тільки тепер вони набули масштабів значних перебудов у структурі зональних фауністичних комплексів. Примітно, що всі подібні процеси траплялися і в попередній тепловий оптимум 1930-х років, про що свідчать окремі факти, як напр. зимівля перелітних кажанів у дуплах в Ніжині (Великанів 1930), проте загалом вони слабо документовані.

3.5.4. Заходи з регуляції чисельності

Як відомо, в усіх детально досліджених ситуаціях впливи чужорідних видів, а надто інтродуцентів (які не проникли природним шляхом внаслідок розширення ареалів) на аборигену біоту є негативними. Про це свідчить багато спеціальних досліджень, проте це зрозуміло і з точки зору загальних знань про

структуру фауністичних комплексів (Parker *et al.* 1999; Mooney & Cleland 2001; Sanders *et al.* 2003), зокрема й стосовно теріофауни України (Загороднюк 2006). Про негативний вплив чужорідних інтродукованих видів відомо і з низки публікацій про окремі адвентивні види на Європейському континенті (Leppäkoski 2002; Tedeschi *et al.* 2022). Найбільш яскраві приклади відомі з *Sciurus carolinensis* (Bertolino *et al.* 2014; Wauters *et al.* 2023), *Procyon lotor* (Salgado 2018; Stope 2023), *Ondatra zibethicus* (Kadlec *et al.* 2007; Gethöffe & Siebert 2020).

Одним із важливих документів європейської уваги стало Рекомендація 77 Постійного комітету Бернської конвенції «про викорінення чужорідних видів...» (1999), в якій наведено низку видів, що підлягають викоріненню, серед них є й розглянуті тут види: *Mustela* [=Neogale] *vison*, *Ondatra zibethicus*, *Myocastor coypus*, *Cervus nippon*, *Procyon lotor*, *Nyctereutes procyonoides*. Фактично про той самий набір видів мова йде і в останньому огляді щодо «Invasive alien mammals of European Union concern» (Tedeschi *et al.*, 2022). Інвазійні чужорідні види визнані одним з п'яти основних чинників втрати біорізноманіття в Глобальній оцінці біорізноманіття та екосистемних послуг IPBES (Париж 2019). Тобто, проблема регуляції стоїть гостро і визначається як надмірною присутністю чужорідців як в урбосистемах, так і природних комплексах, що завдає значної шкоди і людському господарству, і природним фауністичним угрупованням.

Як видно, частка здобування є загалом невеликою і змінюється від 0,02% у випадку з *Ondatra zibethicus* до 27,5% для *Nyctereutes procyonoides*, з середніми значеннями для всіх видів порядку 3–6% (додаток 6). Це вкрай мале значення, яке значно менше щорічного приплоду і свідчить, що заходи з вилучення фактично не здатні змінити природну чисельність популяцій інтродуцентів. Понад те, обсяги добування мисливських тварин-інтродуцентів з роками мало змінюються (Центральное... 1984–1990; Державна... 1991–2021), що означає лише одне — фактор ліцензійного (мисливцями) вилучення

тварин з їхніх природних популяцій не грає жодної ролі у стримуванні процесів популяційної динаміки. Якщо вона навіть і відбувається, то її стримування йде внаслідок дії інших факторів (корм, хижацтво, хвороби, клімат тощо).

Важливо також відзначити, що попри підписання Україною відповідних міжнародних угод, зокрема й Бернської конвенції, а також і загалом очевидних проблем з чужорідними видами і погіршенням стану популяцій вікарних аборигенів, ситуація з регулюванням ніяк не змінюється. Понад те, попри зрозумілу всім вимогу щодо викорінення чужорідних видів, в Україні є суттєві обмеження зі здобуванням цієї групи видів, і ці обмеження настільки ж дієві і ліцензовані, як і здобування аборигенів. Очевидно, що мисливське господарство не мало би підтримувати популяції чужорідних навіть на закритих природних ділянках, проте усіляко сприяти приросту популяцій аборигенів. Попри все, пріоритетом багатьох мисливських проектів стала саме увага до видів-інтродуцентів (Євтушевський 2012; Шейхас 2023).

Так само в заповідній справі все більше ігнорують тему чужорідності навіть в біосферних резерватах. Так, у Дунайському біосферному заповіднику наявність *Ondatra zibethicus* визнана важливим і бажаним середовищевірним фактором; понад те, в останній рік, за повідомленнями численних масмедіа, там провели гучні кампанії з інтродукції *Bubalus bubalis* і *Dama dama*, що висвітлено в наукових працях (напр., Загороднюк 2023 б: 23).

Загалом ситуація з інтродуцентами розвивається в бік не їхнього викорінення, а в бік примирення з фактом їхнього існування і помірної експлуатації їхніх популяцій. Те саме стосується не тільки інтродуцентів, але й інвайдерів, появу яких в кращих традиціях минулого розглядають як «збагачення» місцевої мисливської фауни та «покращення» мисливських угідь тощо. Нічого не змінилося з тих часів, коли «успішні господарники» в 1930–1970 рр. розглядали такі «покращення» як пріоритетну форму управління

природними ресурсами і як ключову задачу не тільки мисливських господарств, але й природнозаповідних установ. Початки цього в Україні було закладено працями Б. Фортунатова (напр., Фортунатов 1933), що детально проаналізовано у відповідній біографічній розвідці. І цей підхід залишився незмінним через роки. І якщо впливи і чисельність рослинної їди (гризуни, копитні) ще можна «якось» регулювати, то впливи чужорідних хижих (передусім *Neogale vison*, *Nyctereutes procyonoides*) залишаються неконтрольованими.

Власне, останнє і мало би стати об'єктом особливої уваги мисливствознавців і мисливців як тих, хто міг би забезпечити регуляцію присутності чужорідних видів шляхом регулювання ліцензійного відстрілу мисливських тварин. Проте наявний досвід показує, що об'єкти уваги мисливців якраз отримують особливе сприяння через пряму охорону та біотехнію, позаяк види поза ліцензіями і тим паче види з Червоної книги стають для них головним болем, якого краще позбавитися. Тому найбільш очікуваним результатом при опікунстві теми з боку мисливців буде все більше зростання часток чужорідних видів і подальше згасання (вкл. зниження даних і врешті й зникнення з результатів обліку) аборигенних видів, надто з високим охоронним статусом, як у випадку із *Bison bonasus* (Парнікоза *et al.* 2010).

3.5.5. Вливи бойових дій

Існує багато прямих і непрямих впливів війни на фауну, як на аборигенні види, так і на експансивні та на інтродуцентів, а також на свійських тварин, що не раз ставало предметом спеціального аналізу (Котов 1924; Dudley *et al.* 2002; Lawrence *et al.* 2015). Ця тема дедалі частіше стає ключовою у турботах про збереження біотичного різноманіття у світі в цілому (Machlis *et al.* 2011; Hanson 2018; Santini *et al.* 2023) і в Україні (Загороднюк & Вишневський 2022). Проте, окрім фактору війни як стану і як системи впливів на довкілля і на форми природокористування існують також впливи, які безпосередньо

мінняють це середовище або впливають на біоту, її склад, життєздатність популяцій і життєві цикли.

Згадані у вступі приклади експансій *Pipistrellus kuhlii* Kuhl, 1819 та *Canis aureus* Linnaeus, 1758, очевидно відбуваються в умовах глобального потепління, проте лише частково можуть бути пояснені кліматичними факторами, у кожному разі значимими. Пусковими механізмами розселень обох видів можна вважати саме бойові дії — як на Балканах, та і в Кавказькому регіоні, і саме таку схему ми приймаємо при аналізі змін фауни і динаміки ареалів цих видів в Україні (Загороднюк & Вишневський 2022; Загороднюк 2024). «Головним у розвитку інвазій був північний керунок, який збігається з двома градієнтами: ступенем порушеності середовища та масштабами воєн, що зростають на південь» (Загороднюк 2006 а).

Саме така ситуація наразі відбувається з розширеннями зон експансії і успішного закріплення у природі регіону для всіх без винятку видів, розглянутих тут, і в окремих випадках географія таких успіхів досягла північних теренів України. Очевидно, що причиною цього є як значне пом'якшення клімату, так і односпрямовані (в географічному мірілі) напрямки змін біоти — осередки інтродукцій та експансій спрямовані з півдня на північ.

Деталі щодо формування полемохорного фауністичного комплексу викладено в огляді «Фауна війни» (Загороднюк 2024). Тут відзначено найголовніші тренди, що стосуються інтродуцентів:

1) відбувається поява численних здичавілих особин і груп з числа свійських тварин, при тому широкого спектру видів, проте найпримітніші зустрічі свійських свиней (*Sus domesticus*), у т.ч. з приплодом. Останнє свідчить не тільки про можливість вільного існування, але й розмноження, при тому часто формуються гібриди з дикою формою (*Sus scrofa* s. str.), що веде до забруднення генофонду. Все це — явні загрози біорізноманіттю.

2) трапляються явні втечі з культури низки видів, що не є традиційними свійськими, проте є на утриманні в окремих господарствах, як то *Myocastor coypus*, яких не раз відмічали військові і журналісти у своїх репортажах. Важливо відмітити, що частка таких реєстрацій сягає таких же рівнів висвітлення в пресі, як і знахідки інших тварин. Серед таких «випадкових» втікачів-ссавців — *Procyon lotor*, *Octodon degus*, *Sciurus vulgaris exalbidus* та інші колишні «домашні улюбленці»;

3) мають місце регулярні втечі з розплідників, у т. ч. з умисним вимушеним випуском та втечами тварин внаслідок руйнування розплідників; це стосується, зокрема, *Procyon lotor*, що описано вище. Це є однією з серйозних проблем, відомою як «втечі з культури», завдяки чому, власне, сформувалися величезні популяції багатьох чужорідних видів, збитки від існування яких вимірюються і економічними втратами, і втратами біорізноманіття (Diagne *et al.* 2021; Ahmed *et al.* 2022);

4) постійно тривають міграції тварин, зокрема й вимушені переселення тварин під впливом і в умовах постійного стресу, втечі з мисливських господарств вольєрного типу, поява в багатьох місцях видів, раніше не бачених там, як от *Cervus nippon*, та навіть екзотичних тварин, як-от *Camelus bactrianus* тощо. Подібні переміщення та появи тварин у непридатних їм місцезнаходженням відмічені в різних джерелах, цитованих вище.

Отже, на поширення видів-інтродуцентів впливають всі п'ять розглянутих тут факторів — наявність придатних біотопів, заходи з регуляції чисельності, впливи бойових дій, кліматичні зміни. Модель розвитку популяції описується початковим локальним випуском з подальшою експансією.

РОЗДІЛ 4. МОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ

4.1. Краніологічний аналіз *Ondatra zibethicus* з різних річкових басейнів Лівобережної України

Краніологічний аналіз дозволяє оцінити морфологічні відмінності між ізольованими або географічно віддаленими популяціями тварин. Зразки черепів *Ondatra zibethicus* є цікавим об'єктом для таких досліджень, враховуючи, що цей вид інтродукований і не є аборигенним для Євразійського континенту. Морфологічні ознаки тварин з віддалених географічно або ізольованих популяцій можуть проявляти відмінні риси, які доступні для вивчення та характеристики за допомогою методів лінійного та геометричного аналізу черепа.

Дослідження черепів *O. zibethicus* з географічно віддалених популяцій виявило чіткі варіації серед представників цього виду з різних регіонів. На особливу увагу заслуговують відмінності у розмірах і формі черепів або їхніх окремих елементів, які виявилися важливими аспектами аналізу (Skyriene & Paulauskas 2014; Otgonbaatar & Shar 2019 *et al.*).

Авторське дослідження спрямоване на проведення детального краніологічного аналізу *O. zibethicus*, що походить з різних річкових басейнів України з використанням методів лінійної та геометричної морфометрії.

За абсолютними значеннями 14 досліджених краніометричних ознак, *O. zibethicus* всіх п'яти вибірок мають досить близькі розміри (додаток 4). Вибірка з басейну Сіверського Дінця характеризується меншими значеннями ознак, які стосуються загальних розмірів черепа, як ростральної, так і нейрокраніальної частин, таких як конділобазальна довжина (CBL), висота черепа в районі мозкової капсули (CRH), ширина черепної коробки (CRB), довжина діастеми (DIA), довжина різцевого отвору (FIL), а також довжина нижньої щелепи (MAL).

Інші чотири вибірки характеризуються досить близькими значеннями цих ознак, за винятком вибірки з Нижнього Дніпра, яка демонструє більші значення ширини слухового барабану (BUB). Найвищі коефіцієнти варіації (CV) спостерігаються для таких ознак, як довжина різцевого отвору (FIL) та довжина слухового барабану (BUL).

Однак, в цілому, навіть ці невеликі відмінності виявляються достовірними ($p < 0,05$), зокрема коли мова йде щодо відмінностей між Дунаєм та Нижнім Дніпром ($p = 0,34$), а також Дунаєм та басейном Сіверського Дінця ($p = 0,11$). Незважаючи на менші загальні розміри черепа, вибірка з басейну Сіверського Дінця не демонструє значущих відмінностей ($p > 0,05$) від інших чотирьох вибірок. Аналогічно, Дунайська також суттєво не відрізняється від вибірки з західної України ($p = 0,02$) та Середнього Дніпра ($p = 0,005$).

Аналіз головних компонент (ГК) краніометричних ознак *O. zibethicus* показав, що перші дві головні компоненти описують 79,63 % загальної дисперсії, з яких ГК1 описує 62,17 % (рис. 4.1, а).

Найбільше навантаження мають ознаки CBL та ZYG, які описують загальну довжину та ширину черепа. Відносно високі показники також мають ознаки MAL, RON, DIA, MAN та CRB, які також пов'язані із загальними розмірами черепа (табл. 4.1). Відповідно, лише вибірка з Дінця відокремлюється за ГК 1, тоді як інші вибірки значною мірою перетинаються (рис. 4.1, а).

Аналіз канонічних змінних загалом описує 56 % дисперсії, де на КЗ 1 припадає 32,17 %, КЗ 2 — 17,46 %. За результатами цього аналізу вибірка з басейну Сіверського Дінця найбільшою мірою перекривається з вибіркою з Нижнього Дніпра, меншою мірою з Дунайською та Середньодніпровською вибірками, проте не перетинається з вибіркою з західної України, що також підтверджує залежність між морфологічними та географічними дистанціями.

Отримані середні результати промірів дозволили порівняти розміри тварин з України з розмірами тварин з інших районів Євразії на основі конділобазальної довжини черепа. *O. zibethicus* є неарктичним елементом євразійської фауни ссавців і демонструє відносно великі масштаби морфологічної диференціації по всьому континенту в залежності від місцевих особливостей середовища існування (напр. Ruprecht 1974; Pankakoski & Nurmi 1986; Otgonbaatar & Shar 2019 *et al.*).

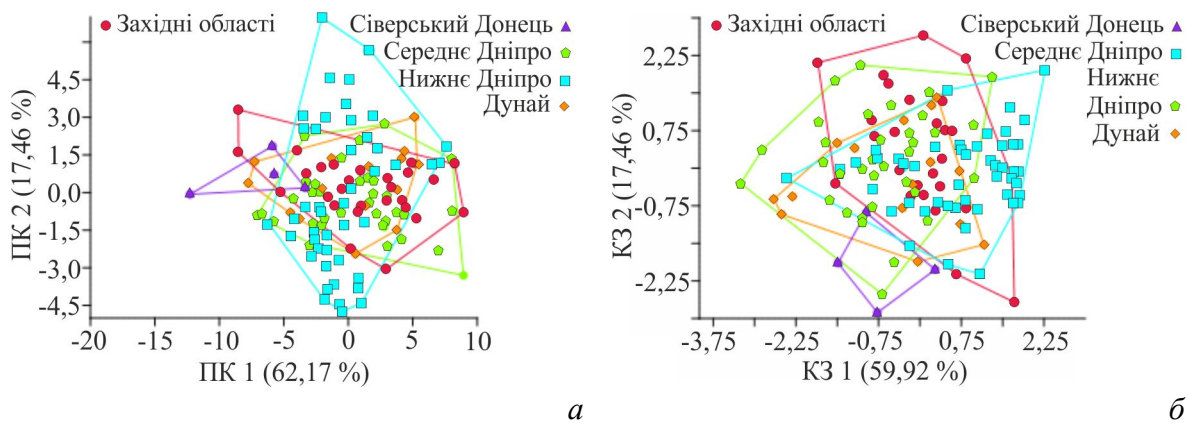


Рис. 4.1. Розподіл вибірок *O. zibethicus* у просторі перших двох головних компонент (*a*) та канонічних змінних (*б*) за лінійними краніометричними ознаками.

Таблиця 4.1.

Факторні навантаження лінійних краніометричних ознак на перші три головні компоненти

Ознаки	ГК 1	ГК 2	ГК 3
CBL	0,67653	-0,2301	-0,3265
ZYG	0,56064	-0,18977	-0,11185
FIL	0,20479	-0,053722	0,054981
CRH	0,20236	-0,33205	0,90756
MAN	0,38092	0,89325	0,23281
Варіація, %	15,997	4,49388	2,77546

При порівнянні результатів, отриманих в ході цього дослідження, з даними, отриманими з географічно віддалених регіонів, вони практично узгоджуються і додатково підтверджують так зване «правило гідробіонтів» (Пантелеев *et al.* 1990), згідно з яким розмір і маса тварин більші у великих

річкових басейнах через надмірні тепловтрати під час плавання. Ця закономірність спостерігається як у природному ареалі *O. zibethicus*, так і на територіях, куди вона була інтродукована (рис. 4.2).

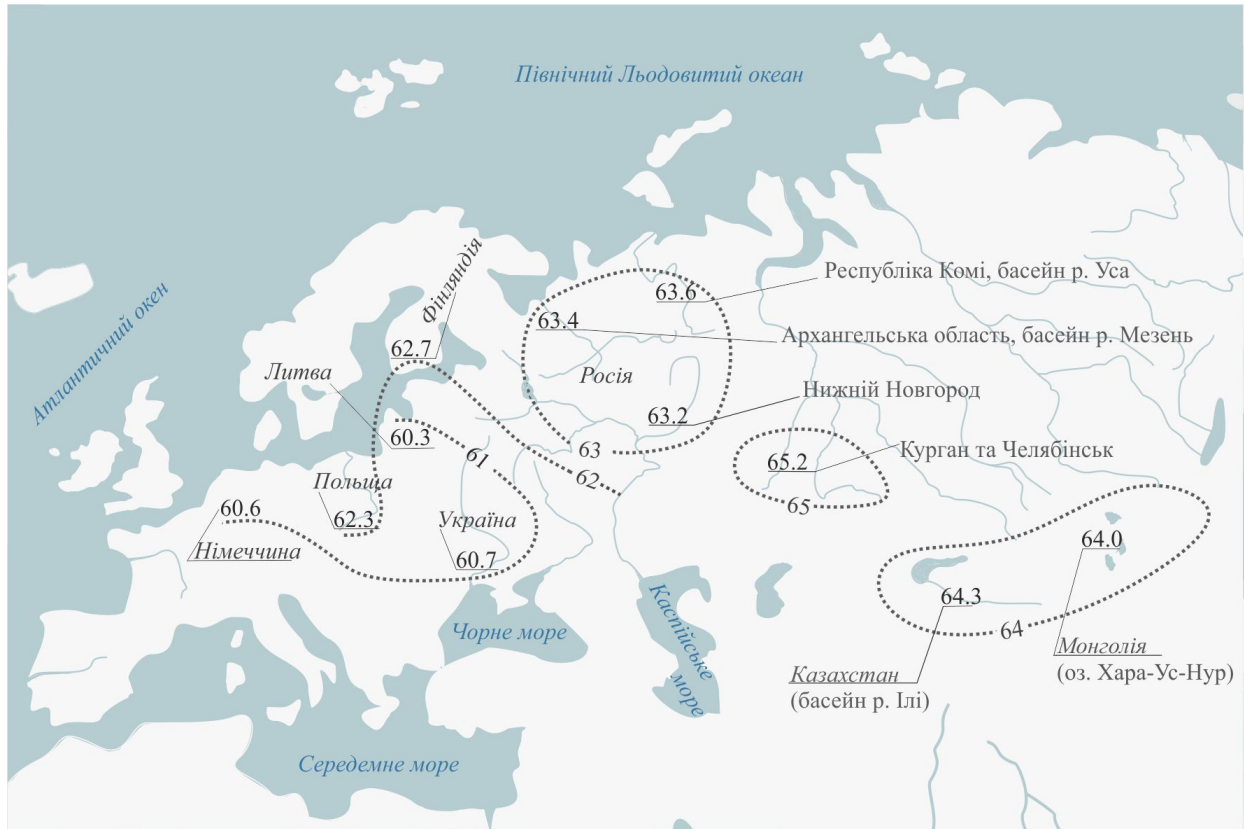


Рис. 4.2. Середні значення конділобазальної довжини (CBL) черепа *O. zibethicus* у географічно віддалених популяціях на карті Євразії (за даними наведеними в додатку 4). Пунктирами об'єднано значення в округленні до цілих чисел.

Так, у заплавах великих річок розміри тварин, як правило, більші, що демонструє вибірка з Луїзіани (штат Міссісіпі) (Latimer & Riley 1934), і, навпаки, менші у менших річках, як це видно на прикладі Техасу (басейн річки Техас) (Gould & Kreeger 1948).

Ця тенденція простежується за більшістю основних краніологічних вимірів, за винятком міжорбітальної ширини (IOR), яка, ймовірно, зменшується з віком (Otgonbaatar & Shar 2019) і залежить від розміру та продуктивності екосистеми, в якій існують тварини.

Представники виду *O. zibethicus* підпорядковується «правилу Бергмана» (Meiri & Dayan 2003): розміри тіла цього виду збільшуються у холодніших регіонах (напр. північна частина Росії, басейн річки Ілі в Монголії) і зменшуються в тепліших умовах (як-от в Україні та інших країнах Європи).

Хоча ареал *O. zibethicus* у Євразії протягом XX ст. поширився як у бореальній, так і в помірній кліматичних зонах, останнім часом швидке потепління, імовірно, впливає на умови існування виду в помірній зоні. Зокрема, в Європі спостерігається зниження чисельності *O. zibethicus*, для якого більш сприятливими є бореальні умови. Натомість чисельність *M. soureus* зростає: раніше їхнє поширення було обмежене холодними зимами, але тепер клімат у регіоні стає дедалі сприятливішим для цього виду.

Варіації форми елементів черепа на дорсальній та вентральній поверхнях черепа, а також на щічній поверхні лівої нижньої щелепи були проаналізовані за допомогою інструментів геометричної морфометрії на основі орієнтирів. Результати показали, що, на відміну від варіації лінійних ознак, варіація форми є більш суттєвою між зразками, навіть між тими, які суттєво не відрізняються за розмірами.

Не виявлено суттєвих відмінностей між вимірами черепів *O. zibethicus* з Фінляндії, Росії, Казахстану та Монголії, навіть у порівнянні зі зразками з природного ареалу виду (США). Однак зразки з Німеччини, Литви та України, які є меншими за розміром, демонструють помітні відмінності. Литовська вибірка походить від вторинних інтродуцентів (Лавров 1957; Prūsaitė *et al.* 1988), те саме стосується і української вибірки (Павлов *et al.* 1973; Волох 2014).

Дослідники литовської вибірки зосереджують увагу на відмінності між популяціями, сформованими в результаті первинних і вторинних інтродукцій, де первинні (Фінляндія, Німеччина та ін.) є більшими, а вторинні (Литва) — меншими (Skyriene & Paulauskas 2014).

Черепи *O. zibethicus* з території України також менші порівняно з популяціями, з яких були відібрані тварини для інтродукції в Україні (Курганська та Архангельська обл. Росії, рис. 4.2) (Павлов 1973; Волох 2014).

В українській частині басейну Дунаю *O. zibethicus* також помітно менші, ніж в середньому у вибірках інших придунайських регіонів (Skyriene & Paulauskas 2014; Otgonbaatar & Shar 2019). Дунайська популяція, ймовірно, була сформована в результаті комбінованої експансії з уже сформованих європейських популяцій та місцевих інтродуцентів.

У кількох дослідженнях також неодноразово підкреслювалася залежність розміру черепа тварин від кліматичних умов, температури, харчування та ізоляції, що може призвести до відмінностей між популяціями (Cerevitinov, 1970; Ruprecht 1974).

На карті розмірних ознак *O. zibethicus* в межах Євразії (рис. 4.2) показано схожість близьких і віддалених вибірок за розміром (CBL). Крім того, помітною є різниця між зонами первинної та вторинної інтродукції, зокрема, для Польщі та Фінляндії значення CBL коливаються в межах 62 мм, тоді як для Німеччини, України та Литви — в межах 60 мм. Розмір збільшується з розміром акваторії — найбільші черепи *O. zibethicus* у великих річках Росії (зона первинної інтродукції), Казахстані та озерах Монголії.

Виходячи з вищесказаного, можна припустити, що внесок площі водойм і продуктивності екосистем, в яких формувалися популяції, в закономірності географічної мінливості є не менш важливий, ніж фактор походження через первинну або вторинну інтродукцію.

За результатами аналізу форми дорсальної поверхні черепа 72 % дисперсії описується першими дев'ятьма принциповими компонентами (ГК), з яких 28,16% припадає на ГК 1, та 11,56% припадає на ГК 2 (рис. 4.4, б).

Найбільш позитивні значення за ГК 1 мають координати x_1, x_2, x_3, x_4, x_5 , які описують форму носових кісток, $y_{32}, y_{35}, x_{36}, x_{38}, x_{39}, y_{43}, x_{50}$, що

описують форму швів мозкової частини черепа. Найбільш негативні значення за цією компонентною належать точкам x28, x29, x30, x32, x33, y33, що підтверджує більший рівень варіативності у формі швів черепа в частині мозкової капсули (рис. 4.3, а).

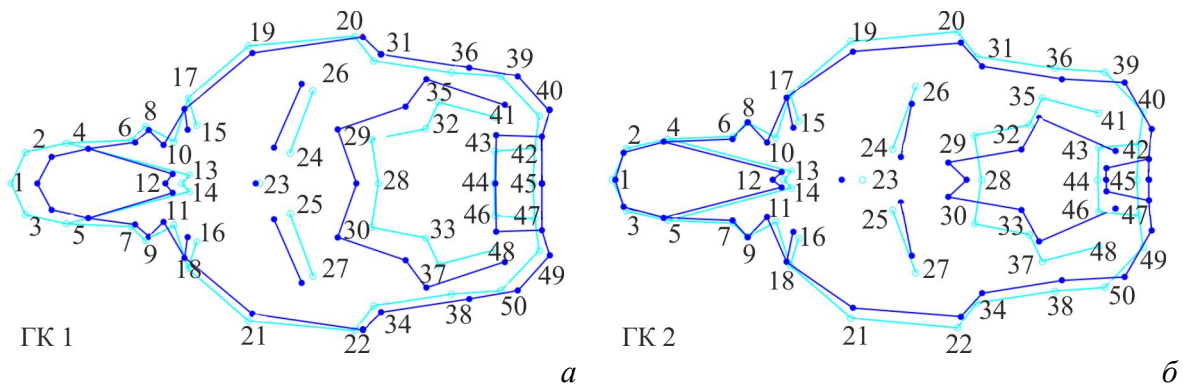


Рис. 4.3. Зміни форми дорсальної поверхні черепа за ГК1 (а) та ГК2 (б).

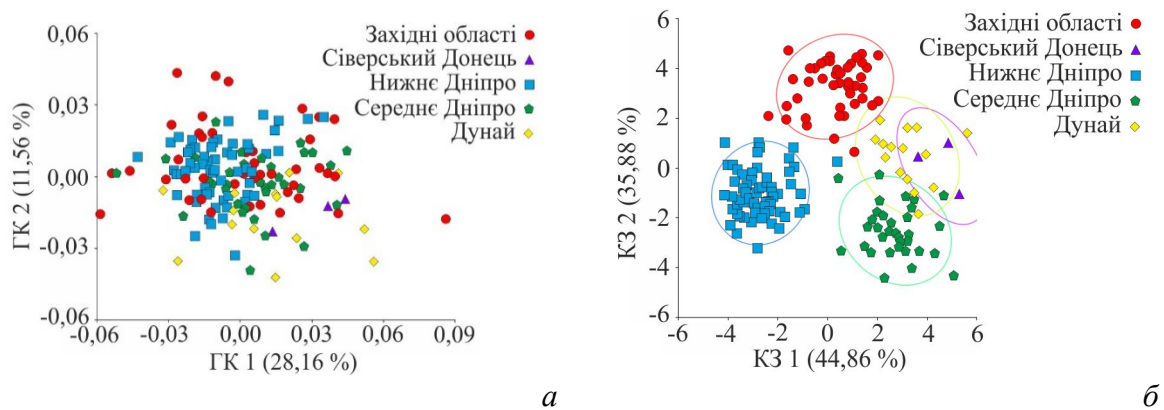


Рис. 4.4. Розподіл зразків *O. zibethicus* із різних річкових басейнів України за формою дорсальної поверхні черепа: (а) у просторі перших двох головних компонент; (б) у просторі перших двох канонічних змінних.

За ГК 2 найбільші позитивні значення мають точки у30, у33, у37, х39, х41, у46, х48, у48, у49, х50, найбільш негативні: х29, у29, х30, у32, що підтверджує описані раніше варіації форми за ГК 1, та підкреслює більшу варіативність видовження цих швів у напрямку від потиличних до носових кісток (рис 4.3, б).

З результатів аналізу головних компонент простежуються відмінності вибірки Середнього Дніпра (Запорізька та Дніпропетровська обл.) та Дунаю і

Нижнього Дніпра, хоча всі вони значною мірою перекриваються у просторі перших двох головних компонент. В той же час вибірка з Сіверського Дінця формує окрему від Середнього Дніпра хмару, проте перекриваючись з рештою вибірок.

В той же час, у просторі канонічних змінних (рис. 4.4, б) вибірки з Нижнього Дніпра та західних областей формують окремі хмари що не перекриваються, на відміну від вибірок з Дунаю, Дінця та Середнього Дніпра, які перекриваючись між собою займають найбільш позитивні значення за КЗ1. Відмінності між дослідженими вибірками у більшості випадків є статистично достовірними (табл. 4.2).

Таблиця 4.2.

Відстані Махаланобіса (DM) між вибірками та некореговані р-значення попарного однофакторного PERMANOVA на основі навантажень на ГК за результатами аналізу дорсальної поверхні черепа ($F = 8,354$ $p = 0.0001$)

Вибірка	Західні області	Дунай	Нижній Дніпро	Середній Дніпро	Сіверський Донець
Західні області	—	0,0002	0,0001	0,0001	0,0082
Дунай	5,4335	—	0,0103	0,0001	0,1144
Нижній Дніпро	6,2953	5,0990	—	0,0001	0,0044
Середній Дніпро	5,3400	6,6205	5,8783	—	0,0001
Сіверський Донець	9,7573	7,5797	9,2088	10,4172	—

Примітка: $p < 0.05$ виділено жирним шрифтом.

Найбільші позитивні навантаження за ГК 1 мають точки: x_1 , x_2 , x_3 , x_4 , x_5 , які описують видовженість верхньої щелепи, та x_{20} , x_{22} , що описують форму потиличних кісток в районі кріплення атлантів. Найбільші негативні навантаження за ГК 1 мають точки x_{36} , x_{37} , x_{38} , x_{39} , x_{40} , x_{41} , x_{42} , x_{44} , x_{45} , x_{46} , x_{47} , x_{48} , x_{49} , x_{50} , що описують розміри та форму зубних рядів верхньої щелепи (рис. 4.5, а).

Для ГК 2 найбільші позитивні навантаження у точок x1, x40, x41, x49, найбільш негативні: x21, y24, що описують форму потиличних кісток (ступінь їх звуження) x36, x37, x44, x45, які описують ширину зубних рядів верхньої щелепи (рис. 4.5, б).

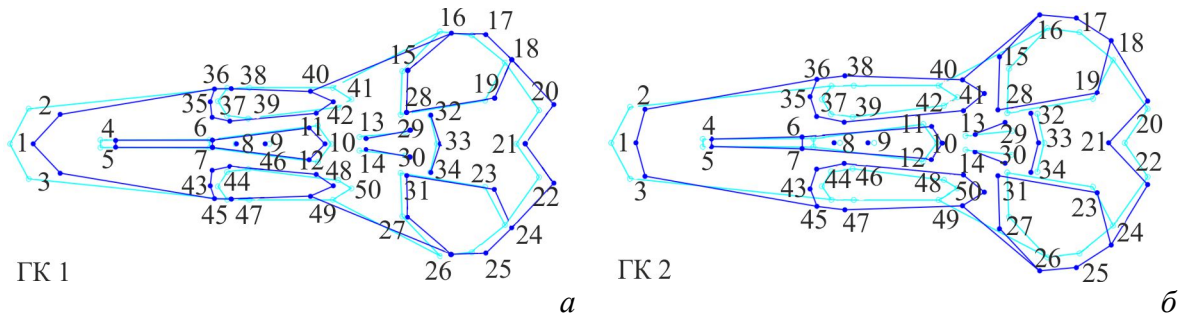


Рис. 4.5. Зміни форми вентральної поверхні черепа за ГК1 (а) та ГК2 (б).

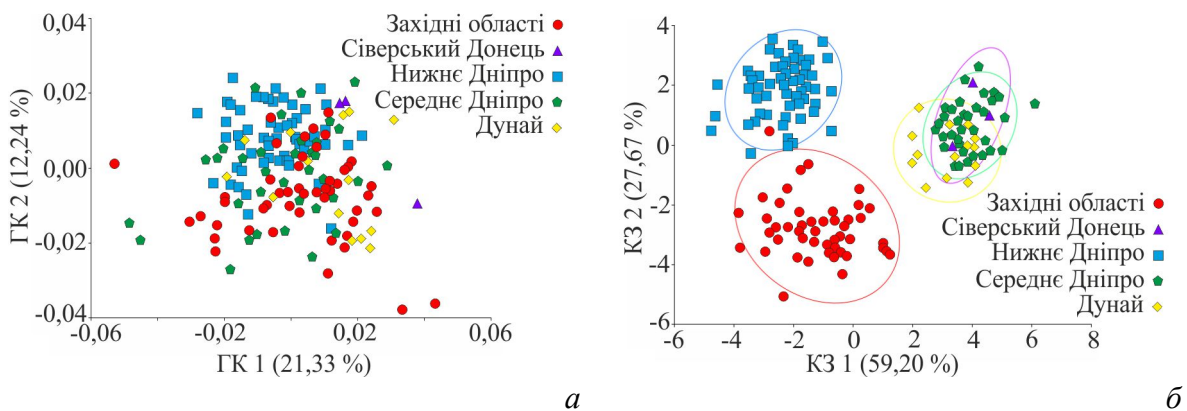


Рис. 4.6. Розподіл зразків *O. zibethicus* із різних річкових басейнів України за формою вентральної поверхні черепа: (а) у просторі перших двох головних компонент; (б) у просторі перших двох канонічних змінних.

З результатів аналізу головних компонент (рис. 4.6, а) представлених у просторі перших двох ГК помітні розбіжності спостерігаються лише між вибіркою з західних областей та середнього Дніпра, при цьому решта вибірок суттєво перекриваються одна з одною не проявляючи тяжіння до того чи іншого краю значень за ГК 1 або ГК 2.

Ці розбіжності добре відображені у морфопросторі канонічних змінних (рис. 4.6, б), де вибірки з західних областей та з середнього Дніпра формують окремі хмари точок і не, займаючи негативні значення за КЗ 1, проте

розходячись за КЗ 2, де вибірка з середнього Дніпра займає позитивні значення, вибірка з західних областей — негативні.

Вибірки з Дунаю, Нижнього Дніпра та Сіверського Дінця суттєво перекриваються, та всі ці три вибірки характеризуються позитивними значеннями у просторі КЗ 1 та КЗ 2.

Виходячи з такого розміщення вибірок у морфопросторі, *O. zibethicus* з західних областей України частіше мали менші різцеві отвори, проте довщі зубні ряди верхньої щелепи. Слухові барабани за площею більші, при цьому решта структур (кістки між вушними барабанами, потиличні кістки) менші за площею, потиличні кістки в меншій мірі віддалені від основи черепа, менш видовжені. Описані відмінності є статистично достовірними (табл. 4.3).

Таблиця 4.3.

Відстані Махаланобіса (DM) між вибірками та некореговані р-значення попарного однофакторного PERMANOVA на основі навантажень на ГК за результатами аналізу вентральної поверхні черепа ($F = 12,4$ $p = 0.0001$)

Вибірка	Західні області	Дунай	Нижній Дніпро	Середній Дніпро	Сіверський Донець
Західні області	—	0,0001	0,0001	0,0001	0,001
Дунай	6,2407	—	0,0107	0,0001	0,11
Нижній Дніпро	6,4909	4,1573	—	0,0046	0,0046
Середній Дніпро	5,3196	7,4041	7,3584	—	0,0002
Сіверський Донець	10,0237	8,6394	0,0371	0,0497	—

Примітка: $p < 0.05$ виділено жирним шрифтом.

Інші форми характерні для решти вибірок. В басейнах Дніпра, Дунаю та Сіверського Дінця *O. zibethicus* частіше мали довші різцеві отвори, менші за довжиною зубні ряди верхньої щелепи, менші вушні барабани, проте структури черепа між ними мали більшу площу, потиличні кістки більш видовжені та віддалені від основи черепа.

За результатами аналізу щічної поверхні лівої нижньої щелепи 70 % дисперсії описується першими сімома ГК з яких на ГК 1 припадає 33,46 %, ГК 2 – 11,43 % (рис. 4.7, а).

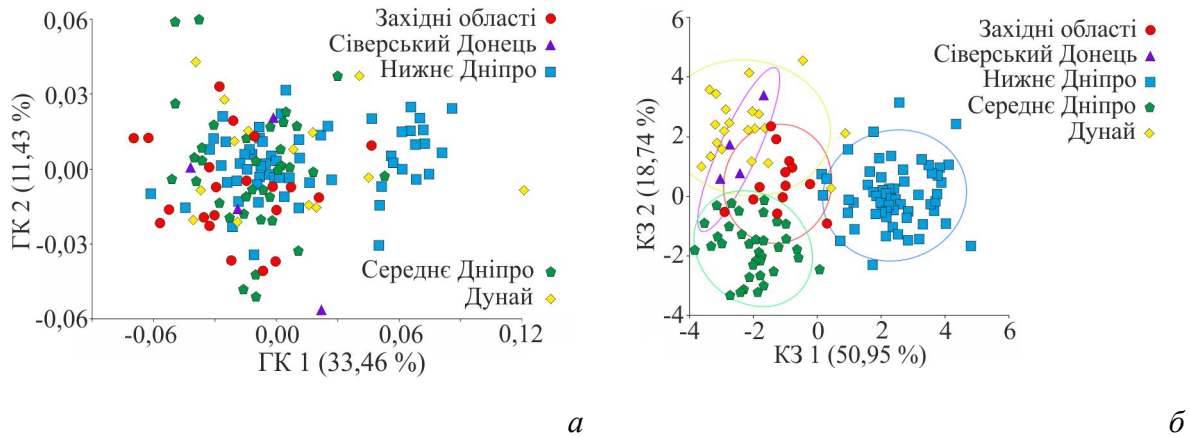


Рис. 4.7. Розподіл зразків *O. zibethicus* із різних річкових басейнів України за формою щічної поверхні лівої нижньої щелепи: (а) у просторі перших двох головних компонент; (б) у просторі перших двох канонічних змінних.

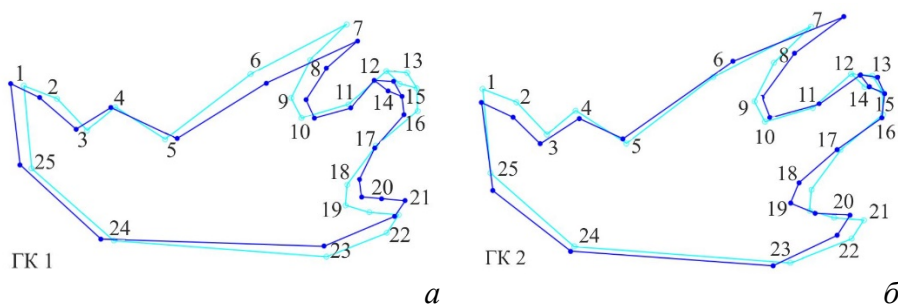


Рис. 4.8. Зміни форми щічної поверхні лівої нижньої щелепи за ГК 1 (а) та ГК 2 (б). Сині лінії позначають вихідну форму. Блакитні лінії вказують напрямок і величину змін форми між базовою та зміненою конфігурацією.

За ГК 1 найбільші позитивні навантаження мають точки х6, х8, х9, х19, у22, як описують положення вінцевого та кутового відростків по відношенню до суглобового відростку. Найбільш негативні значення у точок х1, х2, у7, х13, х15, х16. Що описують положення висхідної гілки нижньої щелепи та суглобового відростка (рис. 4.8, а).

За ГК 2 (рис. 4.7, б) найбільш позитивні навантаження у точок х6, у6, х7, х8, що описують форму та положення вінцевого відростку (зокрема його вигин

по відношенню до суглобу). Найбільш негативні значення у точок x19, x20, x22, x23, y25, що описують форму кутового відростку та висхідної гілки нижньої щелепи.

У просторі як ГК так КЗ помітно виділяється значна частина зразків з Середнього Дніпра яка займає максимально позитивні значення, а відповідно, зразки з цієї вибірки частіше мають більший кут між вінцевим, суглобовим та кутовим відростками, суглобовий відросток часто має більшу висоту ніж у інших вибірках. Описані відмінності у формі нижньої щелепи в більшості випадків є статистично достовірними (табл. 4.4).

Таблиця 4.4.

Відстані Махаланобіса (DM) між вибірками та некореговані р-значення попарного однофакторного PERMANOVA на основі навантажень на ГК за результатами аналізу щічної поверхні лівої нижньої щелепи ($F = 5.809$ $p = 0.0001$)

Вибірка	Західні області	Дунай	Нижній Дніпро	Середній Дніпро	Сіверський Донець
Західні області	—	0,0059	0,0164	0,0001	0,0263
Дунай	4,9072	—	0,028	0,0099	0,0742
Нижній Дніпро	4,1985	4,4302	—	0,0001	0,003
Середній Дніпро	5,3115	5,0471	4,7903	—	0,0012
Сіверський Донець	7,6524	7,4533	7,4710	8,2414	—

Примітка: $p < 0.05$ виділено жирним шрифтом.

Вибірки з басейну р Дунай, Сіверського Дінця, басейнів річок західної України, Нижнього Дніпра перекриваються у просторі ГК 1 та ГК 2, також суттєво перекриваються за КЗ 1, проте розходяться вздовж осі КЗ 2. Таке положення вибірок вказує на те, що зразки з Дунаю та Нижнього Дніпра відрізняються за формою вінцевого та кутового відростків. У Дунайській вибірці вінцевий відросток частіше більш наближений до суглобу, кутовий відросток менший, кути між цими трьома відростками менші, тоді як зразки з Нижньодніпровської вибірки часто мали довший кутовий відросток, коротший вінцевий, кути між вінцевим, кутовим, суглобовим відростком

більші. За КЗ 2 вибірки з Заходу України та Сіверського Дінця зайняли усереднені значення. Аналіз головних компонент показав, що найбільший внесок у варіацію між донецькою та іншими чотирма вибірками вносять довжина виличної кістки та вилична довжина найбільший внесок у варіацію між донецькою та іншими чотирма вибірками, тоді як останні демонструють певний ступінь диференціації за РС 2, де довжина нижньої щелепи та висота нижньої щелепи мають найбільше факторне навантаження мають довжина та висота нижньої щелепи. Таким чином, географічні відмінності між *O. zibethicus* проявляються у морфології нижньої щелепи, яка функціонально тісно пов'язана з харчуванням і раціоном.

Геометрична морфометрія дозволяє більш детально проаналізувати морфологічні відмінності між черепами тварин, і було показано, що вона дає досить точні результати навіть за наявності відносно невеликої вибірки (Cardini *et al.* 2021), як у випадку з вибіркою із Сіверського Дінця. За допомогою цього підходу варіації, пов'язані з формою, були виявлені з обох боків черепа, а також на щічній стороні нижньої щелепи.

На дорсальній поверхні форма носової та тім'яної кісток і пов'язані з ними шви є ознаками, що найбільше впливають на варіацію між зразками. На вентральній поверхні такі ознаки включають форму альвеол навколо проксимального кінця МЗ, найбільш дистального кінця премаксиллів і проксимального кінця різцевих отворів, які також описують форму елементів твердого піднебіння і діастеми. Форма слухових барабанів також здається важливим фактором, що сприяє цьому. Хоча вибірки з різних басейнів значно перекриваються в просторі перших двох головних компонент, можна зробити висновок про тенденцію до географічної варіації, яка полягає в тому, що тварини з сусідніх річкових басейнів, як правило, мають більше схожих ознак.

Однак найважливіша диференціація відбувається за формою нижньої щелепи, як і передбачалося на основі аналізу метричних ознак, зокрема, за

формою та просторовим співвідношенням елементів висхідної гілки щелепи. До них відносяться не тільки вінцевий, суглобовий та кутовий відростки, але й форма кутів між ними, а також прилеглих вигинів на дорсальному та вентральному краях висхідної гілки щелепи. Усі п'ять вибірок відрізняються один від одного за формою нижньої щелепи, що робить її найбільш мінливим елементом черепа.

Виявлені особливості дозволяють припустити, що основними факторами, які впливають на варіації географічно різних популяцій є, з одного боку, дієта та адаптації до харчування, а з іншого — можливі просторові зв'язки та походження. Наприклад, *O. zibethicus* в басейні Дунаю могли з'явитися як внаслідок планового вселення, так і внаслідок експансії з уже існуючих популяцій у верхніх ділянках річки. Те ж саме стосується і басейну Дністра.

Аналогічно, морфологічні особливості *O. zibethicus* з вибірки з Дінця також можна пояснити кількома факторами, включаючи географічну віддаленість, відносну ізоляцію та різні природні умови. Різні джерела розселення є менш вірогідною причиною таких суттєвих відмінностей цієї вибірки, оскільки з літератури відомо, що основним центром інтродукції *O. zibethicus* тут був Кремінський район Луганської області (Лавров 1957), зокрема Серебрянське лісництво та інші райони середньої течії Дінця (Лавров 1957), зокрема, Серебрянське лісництво та інші. Крім того, зразки з басейну річки Донець були зібрані значно пізніше, ніж решта досліджених зразків, тому вони можуть мати характеристики, набуті в результаті тривалого існування у відносно ізольованих місцезнаходженнях. Усереднені відстані Махаланобіса також відображають географічну закономірність у краніологічній мінливості *O. zibethicus* (рис. 4.2).

При порівнянні результатів з даними, отриманими з географічно віддалених регіонів, вони практично узгоджуються і додатково підтверджують так зване «правило гідробіонтів» (Пантелеев и др. 1990),

згідно з яким розмір і маса тварин більші у великих річкових басейнах через надмірні тепловтрати під час плавання. Ця закономірність спостерігається як у природному ареалі *O. zibethicus*, так і на територіях, куди вона була розселена внаслідок планових заходів зі «збагачення фауни» (табл. 4.1).

Серед п'яти зразків *O. zibethicus* найменші черепи мають тварини з басейну Дінця. Зразки тварин у вибірках зразках з басейну Нижнього Дніпра (Миколаївська та Херсонська обл.), середнього Дніпра (Запорізька, Дніпропетровська обл.), Західних областей України (басейни Дністра та Прип'яті) характеризуються подібними значеннями краніометричних ознак. Тварини з басейну Дунаю (Одеська обл.), як правило, більші за розмірами.

За допомогою багатовимірних методів (ГК, КЗ) виявлено, що конділобазальна довжина (CBL) та вилична ширина (ZYG) є ознаками, які вносять найбільший внесок у відмінності між вибіркою з Сіверського Дінця та рештою зразків, тоді як довжина нижньої щелепи (MAN) та висота нижньої щелепи (MAN) вносять найбільший внесок у диференціацію між останніми.

Аналіз геометричних морфометричних показників вказує на те, що географічна відстань та рівень ізоляції сприяють відмінностям між різними вибірками за формою черепа та його структурами. Найважливіші відмінні риси включають форму носової і тім'яної кісток та відповідних швів на дорсальній поверхні черепа, а також форму альвеол навколо проксимального кінця МЗ, найбільш дистального кінця премаксиллярних кісток, слухових барабанів, а також відносне розміщення проксимального кінця різцевого отвору, тобто форма структур, що мають відношення переважно до діастеми та проксимальної частини твердого піднебіння.

Найбільш суттєві відмінності між п'ятьма зразками пов'язані з формою нижньої щелепи, зокрема формою та взаємною орієнтацією елементів нижньої щелепи — висхідного коміркового відростка, вінцевого, суглобового та

кутового відростків, а також формою перемичок між ними та прилеглих вигинів на дорсальному та вентральному краях коміркового відростка, а також форму кутів між ними.

Виявлені особливості дозволяють припустити, що основними факторами, які впливають на варіабельність географічно віддалених популяцій, є, з одного боку, пристосування до харчування, а з іншого — можливі просторові взаємовідносини та походження.

Порівняння середніх значень найважливіших краніометричних ознак української вибірки із середніми значеннями, отриманими з інших країн та регіонів, виявило помітні відмінності у варіації розмірів між популяціями в межах природного географічного ареалу та регіонів первинної та вторинної інтродукції. У районах вторинної інтродукції тварини мають помітно менші розміри черепа.

Відмінності, виявлені методами як традиційної лінійної, так і геометричної морфометрії, ймовірно пов'язані з умовами навколишнього середовища, площею акваторії, продуктивністю екосистем, рівнем ізоляції та географічною відстанню між різними популяціями.

4.2. Краніологія *Neogale vison* в зонах інтродукції

Низка досліджень морфології *Neogale vison* із суміжних з Україною територій, вказують на те, що форма черепа тварини з часом набуває певних змін, що може бути наслідком їх пристосування до мінливих умов середовища (Степанова *et al.* 2023). Існує низка робіт, присвячених вивченню морфометрії черепа цих хижих ссавців в інших країнах (Седалищев & Однокурцев 2012; Корабльов *et al.* 2013; Taraska *et al.* 2016; Степанова *et al.* 2023; *etc.*), але подібний аналіз на матеріалах з різних річкових басейнів України, зокрема із застосуванням методів геометричної морфометрії, досі не проводився. Цей розділ присвячений дослідженням морфологічних відмінностей між зразками

N. vison з річкових басейнів Верхнього та Середнього Дніпра і Сіверського Дінця.

Серед досліджених вибірок найбільші розмірні показники спостерігаються у вибірок з Черкаської області, що, на думку автора, свідчить про походження цих вибірок від тварин, які вирощуються на фермах, оскільки черепи таких тварин у більшості випадків є більшими за розмірами (Taraska *et al.* 2016; Tamlin *et al.* 2009), а загальні параметри тіла сільськогосподарських тварин цього виду також достовірно більші (Mucha *et al.* 2021).

Тварини з басейнів Дніпра (Київщина, Чернігівщина та Житомирщина) та Сіверського Дінця (Донеччина, Луганщина, Харківщина) помітно менші за розмірами, але ці вибірки також незначно відрізняються одна від одної. Зразки з басейну Дніпра дещо більші за зразки з басейну Сіверського Дінця, які були найменшими серед досліджуваних вибірок, але деякі параметри у зразків з Дінця все ж дещо вищі, зокрема такі ознаки як DMM, MAL та dcm. Такі показники, як FIL, є однаковими для Дніпра та Дінця. Проте не було виявлено значущих відмінностей між трьома вибірками (MANOVA, $p > 0,05$).

Найбільші коефіцієнти варіації характерні для таких ознак, як FIL, MAN для всіх вибірок. Крім того, ROH, dcm та dim є одними з найбільш мінливих ознак у дніпровській вибірці, а BUL, BUB, JUG та BOC є одними з найбільш мінливих ознак у донецькій вибірці. У зразків зі звірогосподарства Черкаської області найбільш мінливими ознаками є MAL та IOR (додаток 3).

Варто зазначити, що Сіверський Донець є меншою річкою за площею басейну, довжиною та водністю порівняно з басейном Дніпра. У зв'язку з цим можна висловити припущення, що розміри тварин можна пояснити «правилом гідробіонтів», згідно з яким розміри тіла більші у тварин, пов'язаних з великими заплавами річок і високою продуктивністю екосистем (Пантелєєв 1996; 2001). Така ж закономірність була підтверджена і в ході краніологічного аналізу черепів *Ondatra zibethicus*, проведеного автором.

Аналіз головних компонент (ГК) краніометричних ознак *N. vison* показав, що перші три компоненти описують 86% загальної дисперсії, з яких PC1 описує 65%, а PC2 — 12% (таблиця 4.5). Всі ознаки мають позитивну оцінку на PC1, а найбільше навантаження мають ознаки CBL, MAL, ZYG та CRB, які описують основні розміри черепа. DIM та dcm, які описують розміри зубних рядів, також мають відносно високі показники.

Таблиця 4.5.

Факторні навантаження лінійних краніометричних ознак на перші три головні компоненти

Ознаки	ГК 1	ГК 2	ГК 3	Ознаки	ГК 1	ГК 2	ГК 3
CBL	0,5365	0,1132	0,0324	BUB	0,0729	-0,0254	0,1292
CRB	0,3006	0,2287	0,2638	JIG	0,0934	-0,0061	0,3262
ZYG	0,3637	0,0677	0,4002	ROH	0,1706	0,0035	0,2187
IOR	0,1443	-0,0096	0,1925	MAL	0,4901	-0,7494	-0,2724
FIL	0,0089	0,0319	0,0286	MAN	0,1690	0,4710	-0,0865
DMM	0,1512	0,0524	0,0983	dcm	0,2900	0,3618	-0,6805
DIM	0,2226	0,1057	-0,0760	Варіативність, %	65,38	12,05	8,85

Усі ознаки мають позитивні значення за ГК 1, а найбільше навантаження мають ознаки CBL, MAL, ZYG та CRB, які описують основні розміри черепа. DIM та dcm, які описують розміри зубних рядів, також мають відносно високі показники.

У просторі ГК 1 та ГК 2 зразки з Сіверського Дінця та Черкащини мають тенденцію до розмежування по осі ГК 1 (рис. 4.9, а). Зразки з Черкаської обл. мають найбільші позитивні навантаження на ГК 1 (відповідно, більші довжину, ширину та висоту черепа, а також більшу висоту щелепи). За ГК 2 зразки з Черкащини також мають вищі показники, пов'язані з шириною та довжиною зубних рядів. Незважаючи на схожість між вибірками за абсолютними значеннями краніометричних ознак, канонічний аналіз (КЗ) показує їхню дискримінацію в багатовимірному морфпросторі, зокрема, вибірка з Сіверського Дінця за КЗ 1 і вибірка з Черкащини за КЗ 2 (рис. 4.9, б).

Усі ознаки мають позитивну оцінку за ГК 1, а найбільше навантаження мають ознаки CBL, MAL, ZYG та CRB, які описують основні розміри черепа. DIM та dcm, які описують розміри зубних рядів, також мають відносно високі показники.

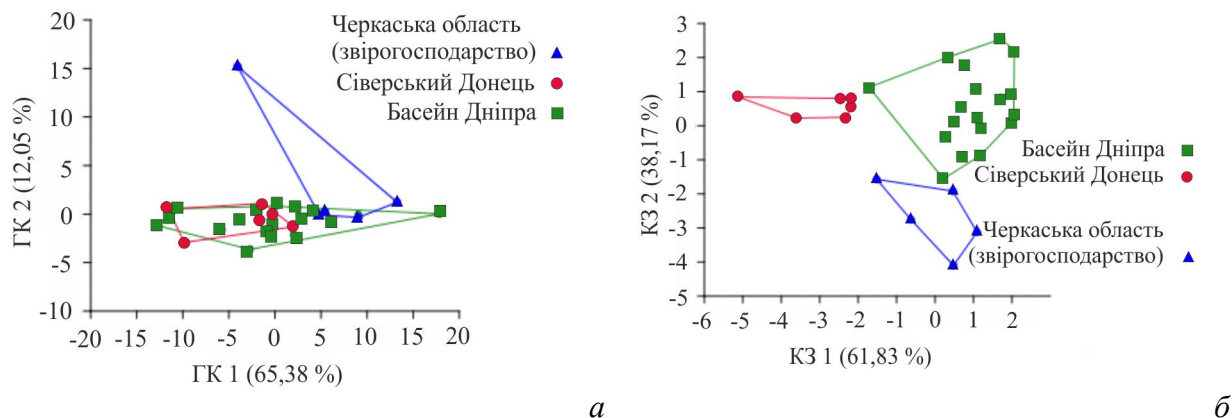


Рис. 4.9. Розподіл вибірок *Neogale vison* у просторі перших двох головних компонент (а) та канонічних змінних (б) за лінійними краніометричними ознаками.

У просторі ГК 1 та ГК 2 зразки з Сіверського Дінця та Черкащини мають тенденцію до розмежування по ГК 1 (рис. 4.10, а). Зразки з Черкаської області мають найбільші позитивні навантаження на ГК 1 (відповідно, більші довжину, ширину та висоту черепа, а також більшу висоту щелепи). За ГК 2 зразки з Черкаської області також мають вищі показники, пов'язані з шириною та довжиною зубних рядів. Незважаючи на схожість між вибірками за абсолютними значеннями краніометричних ознак, аналіз канонічних змінних (КЗ) показує їхні відмінності в багатовимірному морфопросторі, зокрема між вибіркою з Сіверського Дінця за КЗ 1 і вибіркою з Черкащини за КЗ 2 (рис. 4.10, б).

Порівняння з вибірками з інших територій показало, що ефект засновника, природні умови, стан популяції та продуктивність екосистем, найімовірніше, є причиною відмінностей у розмірах між географічно відокремленими вибірками. Наприклад, вибірки більшого розміру

зустрічаються у великих річкових басейнах, таких як басейни річок Омолон та Анадир у Росії (додаток 4).

Зразки з центральної Канади також помітно менші, незважаючи на те, що ця територія є природним ареалом поширення виду. Деякі дослідники вказують на те, що випуск *N. vison* на волю з фермерських господарств може мати негативний вплив на природну популяцію цього виду, зокрема, спричинити зменшення її чисельності через депресію аутбридингу та занесення нових хвороб у природні популяції (Bowman 2007). Це свідчить про погіршення стану популяцій *N. vison* на окремих ділянках її природного ареалу та зменшення загальних розмірів і розмірів черепа в диких популяціях.

Загалом, найбільші екземпляри були знайдені в Західнопоморському воєводстві Польщі, а найменші — в басейні річки Анадир на Чукотці. Таким чином, результати повторного вимірювання розмірів диких норок з Якутії з різницею в 40 років (1980–2020 рр.) може свідчити про можливість збільшення розмірів *N. vison* в районах поза територією аборигенного поширення виду, в процесі розвитку і формування нових популяцій.

Форми дорсальної та вентральної поверхонь черепа, а також щічної поверхні нижньої щелепи були проаналізовані за допомогою інструментів геометричної морфометрії на основі орієнтирів. За результатами аналізу дорсальної поверхні 83% дисперсії описується першими вісьмома головними компонентами, з яких 34,45% описується ГК 1 і 17,15% — PC2.

Найвищі негативні оцінки на ГК 1 зафіксовані для точок x17–x19, що описують проксимальні краї лобових кісток, тоді як найвищі позитивні навантаження зафіксовані для точок, що описують зовнішні контури та структури черепа: y5–y6, y7–y8, y26–y27, y39–y40 та x22–x23 (рис. 4.10, а). Літери «х» та «у» позначають відповідні координати прокрустової форми аналізованих зразків.

Більшість зразків з дніпровської вибірки характеризуються вузкими черепними коробками та лобовими кістками, тоді як зразки з донецької та черкаської вибірок характеризуються загалом ширшим черепом, помірно розширеними та подовженими черепними коробками, звуженими та вкороченими лобовими та носовими кістками. У цьому випадку виняток становлять зразки з Донецької області, які знаходяться ближче до від'ємного кінця ГК 2 (рис. 4.10, б): мозкова коробка у них коротша, але лобові та носові кістки довші, череп вузчий, ніж у більшості зразків досліджених зразків.

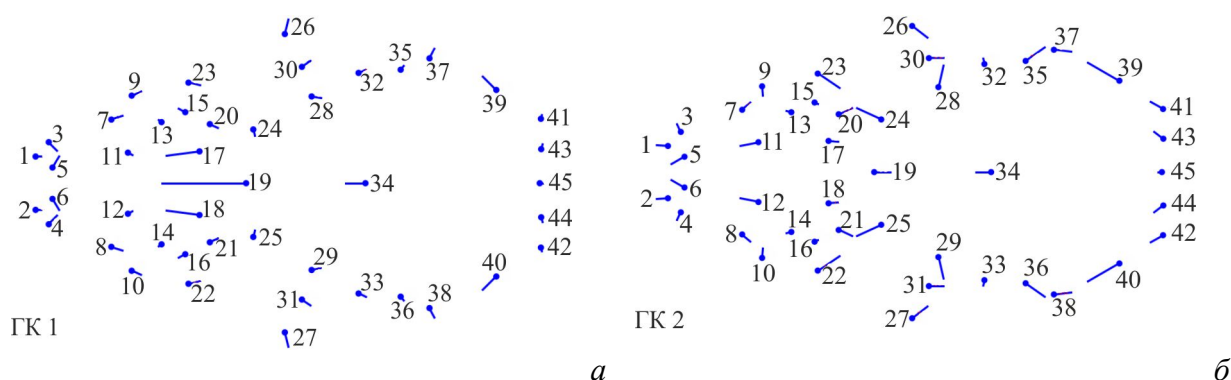


Рис 4.10. Зміни форми дорсальної поверхні черепа за ГК 1 (а) та ГК 2 (б).

Аналіз головних компонент демонструє, що зразки значною мірою перекриваються в просторі ГК 1 і ГК 2, хоча зразки з Черкаської області мають тенденцію формувати чіткий кластер ближче до позитивного кінця ГК 1 (рис. 4.11, а). Канонічний дисперсійний аналіз показав, що зразки добре дискримінуються в морфпросторі. Черкаська та донецька вибірки відокремлюються від дніпровської вздовж КЗ 1, тоді як остання займає проміжне положення вздовж CV2 (рис. 4.11, б).

Найбільш віддаленими є дніпровська та черкаська вибірки, причому відмінності між ними є достовірними ($p < 0,05$; табл. 4.6). За результатами аналізу вентральної поверхні черепа 82 % дисперсії описується першими дев'ятьма головними компонентами, серед яких на ГК 1 припадає 30,14 %, а на ГК 2 — 14,39 %. Найбільші позитивні факторні навантаження на ГК 1

мають точки x25, x26, x29, x32, відносно високі значення мають також y11, y12, x24, x27, x28 та x33.

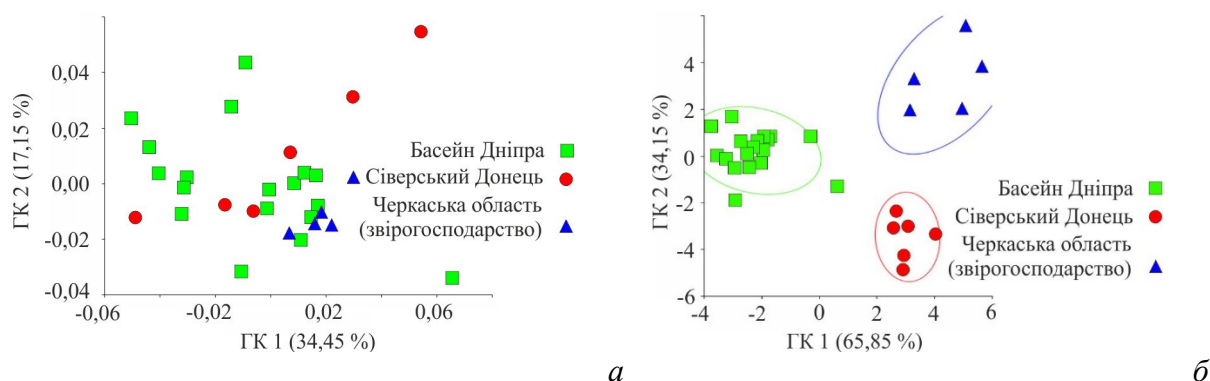


Рис. 4.11. Розподіл зразків *N. vison* з різних регіонів України за формою дорсальної поверхні черепа: (а) у просторі перших двох ГК; (б) у просторі перших двох КЗ.

Таблиця 4.6.

Відстані Махаланобіса (DM) між вибірками та некореговані р-значення попарного однофакторного PERMANOVA на основі навантажень на ГК за результатами аналізу дорсальної поверхні черепа ($F=2.3309$; $p=0.0042$)

Вибірка	Басейн Дніпра	Сіверський Донець	Черкащина (звірогосподарство)
Басейн Дніпра	—	6,470	7,359
Сіверський Донець	0,174	—	6,905
Черкащина (звірогосподарство)	0,005	0,101	—

Примітка: $p < 0.05$ виділено жирним шрифтом.

Ці орієнтири здебільшого пов'язані з формою виличних кісток. Найбільші від'ємні значення на ГК 1 мають точки x1–x10, x42 та x45, які описують форму носових кісток та потиличної частини черепа (рис. 4.12, а).

На ГК 2 найбільше позитивне факторне навантаження мають точки x11 та y48, відносно високі бали мають x14, y15, y24–y35, y46 та y47. Найбільше негативне навантаження мають точки y11, y12, y21 та y23, з відносно високими

негативними значеннями у13–у15, у18, у24–у27, у29–у32, у34, у35, у46 та у47, що свідчить про варіації в обрисах різних структур черепа (рис. 4.12, б).

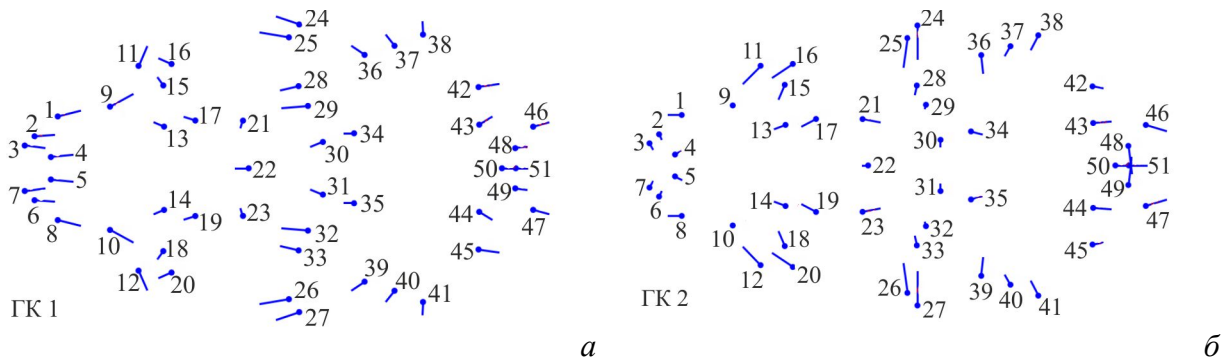


Рис. 4.12. Зміни форми вентральної поверхні черепа за ГК 1 (а) та ГК 2 (б).

Аналіз вентральної поверхні показав, що зразки з Черкащини загалом мають довші черепи, відповідно видовжені носові кістки, кістки, що утворюють тім'ячко та структури в ділянці мозкової капсули, на відміну від зразків з басейну Дніпра та Сіверського Дінця.

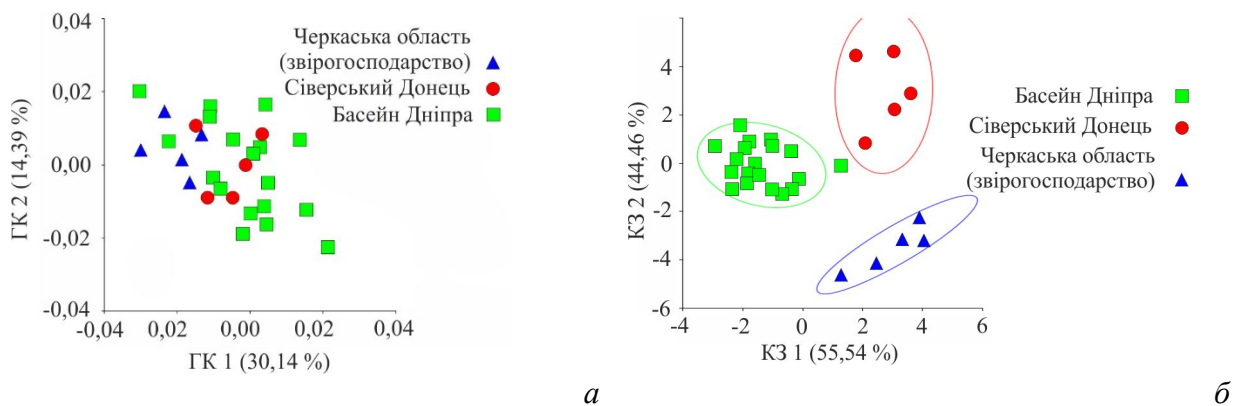


Рис. 4.13. Розподіл зразків *N. vison* з різних регіонів України за формою вентральної поверхні черепа: (а) у просторі перших двох ГК; (б) у просторі перших двох КЗ.

За формою вентральної поверхні черепа відмінності між вибірками більш помітні. Якщо зразки з усіх трьох вибірок перекриваються в просторі ГК 1 і ГК 2, особливо зразки з Верхнього Подніпров'я, то зразки з Черкащини та Сіверського Дінця мають тенденцію до відокремлення вздовж ГК 1 (рис. 4.13, а). Канонічний варіаційний аналіз показує, що кожна вибірка

формує окремі хмари в морфопросторі. Верхньодніпровська вибірка, як і у випадку зі спинною поверхнею, відокремлюється вздовж K31 від двох інших вибірок. З іншого боку, черкаська вибірка відокремлюється по K32 (рис. 4.13, б). Він найбільш віддалений від вибірки з басейну Дніпра і суттєво відрізняється як від дніпровської, так і від вибірки з басейну Сіверського Дінця ($p < 0,05$; табл. 4.8).

Таблиця 4.7.

Відстані Махаланобіса (DM) між вибірками та некореговані р-значення попарного однофакторного PERMANOVA на основі навантажень на ГК за результатами аналізу вентральної поверхні черепа ($F = 2.0932$; $p = 0.0028$)

Вибірка	Басейн Дніпра	Сіверський Донець	Черкащина (звірогосподарство)
Басейн Дніпра	—	5,100	5,590
Сіверський Донець	0,211	—	6,358
Черкащина (звірогосподарство)	0,029	0,0163	—

Примітка: $p < 0.05$ виділено жирним шрифтом.

Аналіз щічної сторони нижньої щелепи показав, що 83,36 % дисперсії описується першими шістьма головними компонентами, з яких ГК 1 описує 24,90 %, а ГК 2 — 22,48 % (рис. 4.14, а). Найвищі позитивні оцінки на ГК 1 мають точки x8, x14, y11 та y15, а відносно високі значення мають x6, x7 та x10. Найбільше негативне навантаження на ГК 1 мають точки y8, x11 та x14.

Всі ці координати пов'язані з крайніми точками вінцевого, суглобового та кутового відростків нижньої щелепи (рис. 4.15, а). На ГК 2 найбільше позитивне навантаження мають точки x5, y5, y6, y7 та y8, що описують висоту гілки нижньої щелепи в ділянці зубного ряду. Тоді як найбільш негативні показники мають x1, x2, x10, x11, x14, y1 та y11, які загалом описують довжину нижньої щелепи, а також форму щелепи в ділянці ікла, суглобового, кутового відростка (рис. 4.15, б).

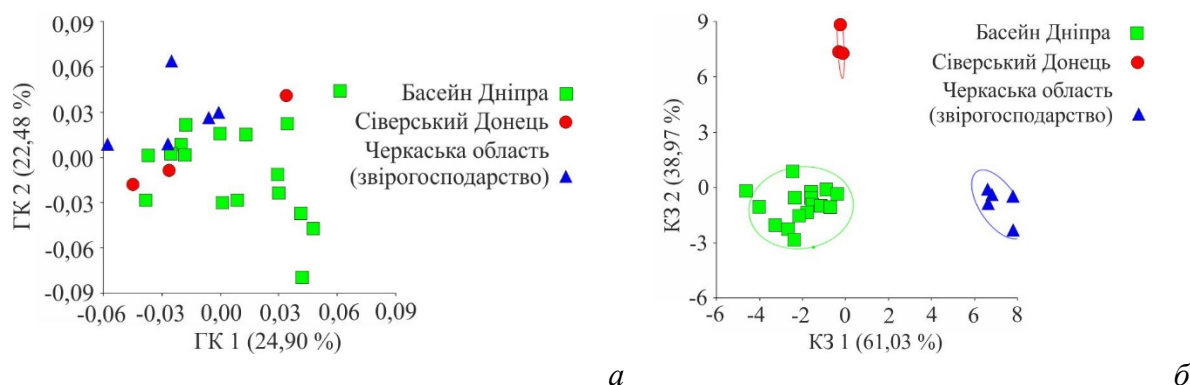


Рис. 4.14. Розподіл зразків *N. vison* з різних регіонів України за формою щічної поверхні лівої нижньої щелепи: (а) у просторі перших двох головних компонент; (б) у просторі перших двох канонічних змінних.

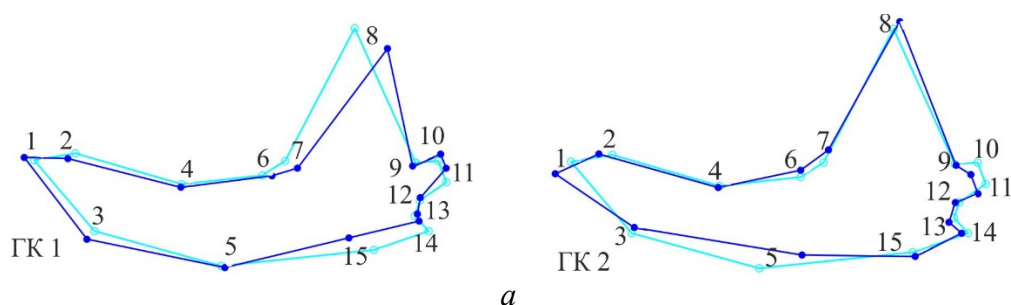


Рис. 4.15. Зміни форми щічної поверхні лівої нижньої щелепи за ГК 1 (а) та ГК 2 (б).

У морфопросторі перших двох головних компонент зразки демонструють значне перекриття, подібно до аналізу дорсальної та вентральної сторін черепа, хоча черкаські зразки мають тенденцію до зосередження на негативному кінці осі ГК 1, а також мають тенденцію до незначного розділення вздовж ГК 2 (рис. 4.14, а).

Тим не менш, канонічний дисперсійний аналіз показує, що всі три зразки добре відокремлені в просторі КЗ 1 і КЗ 2, особливо дніпровські і черкаські зразки вздовж КЗ 1, а вибірка з Дінця від двох інших вибірок вздовж КЗ 2 (рис. 4.14, б). Черкаська вибірка є найбільш віддаленою і суттєво відрізняється від вибірки з басейну Дніпра ($p < 0,05$), хоча вона також помітно відрізняється від вибірки Сіверського Дінця (табл. 4.8).

Результати геометричного морфометричного аналізу черепа *N. vison* свідчать, що найбільш суттєві відмінності характерні для вибірки з Черкаської області. Це зразки тварин, які також мають більші розміри черепа порівняно з рештою досліджених вибірок. Відстані Махаланобіса також демонструють, що зразки, які походять з природного середовища (тобто зразки з басейнів Дніпра та Сіверського Дінця), є найбільш близькими за всіма трьома аналізами варіацій форми черепа.

Таблиця 4.8.

Відстані Махаланобіса (DM) між вибірками та некореговані р-значення попарного однофакторного PERMANOVA на основі навантажень на ГК за результатами аналізу щічної поверхні лівої нижньої щелепи ($F = 3.3202$; $p = 0.0001$)

Вибірка	Басейн Дніпра	Сіверський Донець	Черкащина (звірогосподарство)
Басейн Дніпра	—	6,1122	11,441
Сіверський Донець	0,192	—	9,195
Черкащина (звірогосподарство)	0,000	0,056	—

Примітка: $p < 0.05$ виділено жирним шрифтом.

У ході цього дослідження не було виявлено значущої кореляції між формою або розмірами черепа та географічною віддаленістю популяцій, тому при розгляді можливих причин відмінностей у формі та розмірах черепа слід зазначити, що значну роль могли відігравати стан досліджуваних популяцій, природні умови, а також ефект засновника.

Дослідження також підтверджує високу цінність аналізу геометричної морфометрії для вивчення мінливості форми черепа досліджуваних видів, особливо у вибірках, що походять з різних географічних регіонів, а також різних умов існування, як природних біотопів, так і хутрових звіроферм.

За результатами вимірювань трьох вибірок з України та їх статистичного аналізу, найбільшими зразками *N. vison* були зразки з Черкаської області,

аналіз розміру та форми яких підтверджує, що ці зразки походять з фермерських господарств. Зразки з басейну Сіверського Дінця були найменшими, але вони суттєво не відрізнялися за розміром від зразків з басейну Дніпра. Це пояснюється різними умовами та ресурсами, в яких існують ці популяції.

Порівнюючи результати цього дослідження з літературними даними з інших регіонів, виявлено такі особливості: черепи з ареалу аборигенного поширення виду менші за розмірами, ніж у кількох країнах, де *N. vison* вселено людиною. Можна припустити, що це явище є ще одним наслідком депресії аутбридингу і того, що *N. vison*, які вирощуються на фермах, заносять нові хвороби в природні популяції. У той же час, у міру розвитку популяцій інтродуцентів, розмір тварин і їх черепів може збільшуватися, як показали неодноразові дослідження зразків з Якутії.

Результати аналізу геометричної морфометрії показали, що норки з природних популяцій (басейни Дніпра та Сіверського Дінця) та з фермерських господарств (Черкаська обл.) є морфологічно найбільш віддаленими. Менш виражені, але статистично значущі (або близькі до значущих) відмінності спостерігаються також між вибірками з природних популяцій: між вибірками з басейнів Дніпра та Сіверського Дінця за формою вентральної поверхні черепа та формою нижньої щелепи.

Найсуттєвіші відмінності пов'язані з формою лобових кісток і швів, потиличних кісток, формою черепної коробки і пов'язаних з нею структур на вентральній поверхні черепа. Найбільш варіабельною виявилася форма нижньої щелепи, зокрема висота тіла нижньої щелепи, положення вінцевого відростка відносно основи щелепи та суглобового відростка, а також розмір суглобового відростка.

На основі виявлених особливостей морфології *N. vison* з різних регіонів можна припустити, що основними факторами, які впливають на форму і

розміри черепа та його структур, є екологічні умови, в яких живуть тварини, походження цих природних популяцій (ефект засновника), а також стан природних популяцій.

4.3. Краніологічний аналіз *Nyctereutes procyonoides* за матеріалами з України

Згідно з результатами краніологічних досліджень проведених на основі краніологічних зразків таких видів як *Ondatra zibethicus* та *Neogale vison* було встановлено, що на рівень морфологічної мінливості інтродукованих ссавців впливає їхня географічна віддаленість, ізольованість популяцій, ефект засновника та продуктивність екосистем, в яких вони мешкають.

З метою підтвердження тих чи інших закономірностей у відмінностях між різними популяціями *Nyctereutes procyonoides* проведено краніологічний аналіз зразків цього виду хижих ссавців за матеріалами з України.

Подібним дослідженням щодо *N. procyonoides* за межами України присвячено низку праць (Haidaka *et al.* 1998; Jurgelėnas & Daugnora 2005; Haba *et al.* 2008; Ansorge *et al.* 2009; Asahara 2013), зокрема опису морфологічної мінливості між різними популяціями, виокремленню внутрішньовидових та міжвидових відмінностей на основі краніологічних даних.

Метою даної частини дослідження проведеного автором є визначення рівня та напряму морфологічної мінливості *N. procyonoides* з України, представлення результатів порівняння з матеріалами з інших країн, а також виявлення можливих причин морфологічної мінливості.

Для аналізу на основі зразків з зоологічних колекцій було сформовано чотири вибірки: три з території України (з території центральних, східних та південних обл.) та одну вибірок з Далекого Сходу. Місця збору зразків згідно з даними етикеток та каталогів зазначені на карті (рис. 4.16).

Згідно з результатами аналізу методами лінійної морфометрії за 19 краніологічними ознаками всі чотири вибірки (три з території України і одна з Далекого Сходу) мають досить близькі розміри (додаток 3). Вибірка, побудована на основі зразків з території аборигенного ареалу (Далекий Схід), характеризується більшими розмірами черепа та більшості його структур порівняно з вибірками з території України. Серед трьох вибірок з території України, вибірки з центральних та північних областей є меншими, тоді як вибірки зі східних та південних областей суттєво не відрізняються одна від одної.



Рис. 4.16. Місця відлову особин на основі яких сформовано вибірки: з території України (а) та з Далекого Сходу (б).

Найвищі коефіцієнти варіації (K3) спостерігалися для виличної ширини (ZYG) та міжорбітального проміжку (IOR) у вибірці з центральних областей України, ширини слухового барабану (BUB) та югулярної ширини (JUG) у центральних та південних областях, а також довжини різцевих отворів (FIL) у більшості вибірок. Однак відмінності між проаналізованими вибірками є статистично незначущими ($p > 0,05$).

Аналіз головних компонент (ГК) краніометричних ознак *Nyctereutes procyonoides* показав, що перші три компоненти описують 81,8% загальної дисперсії, з яких PC1 описує 53,0% (таблиця 4.9). Всі ознаки в PC1 мають

позитивну оцінку. Найбільше навантаження мають МАН, CRB та IOR, які описують висоту нижньої щелепи, ширину мозкової капсули та міжорбітального простору.

Таблиця 4.9.

Факторні навантаження лінійних краніометричних ознак на перші три головні компоненти

Ознака	PC1	PC2	PC3	Ознака	PC1	PC2	PC3
CRB	0,4016	0,5775	-0,2803	ООС	0,2398	0,3494	-0,0124
IOR	0,3810	0,0493	0,6819	FIL	0,0749	-0,0171	-0,0376
POR	0,1374	0,0524	0,6084	МАН	0,7501	-0,5845	-0,2640
BUL	0,2266	0,4441	-0,1220	Variance, %	59,565	14,801	10,827

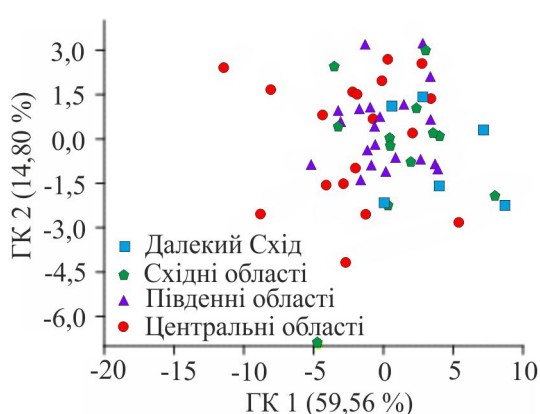
Відносно високі значення, що спостерігаються для BUL і ООС, пов'язані із загальними розмірами черепа. У просторі ПК1 і ПК2 (рис. 4.17, *а*) всі вибірки демонструють значне перекриття.

Однак вибірка з Далекого Сходу виразно зміщується в бік екстремально позитивних значень PC1. Аналіз канонічних змінних (рис. 4.17, *б*) показує, що вибірки суттєво відрізняються за КЗ1: вибірка з Далекого Сходу та Східної України наближається до крайніх від'ємних значень КЗ1, тоді як вибірки з Південної та Центральної України переважно займають діапазон додатних значень.

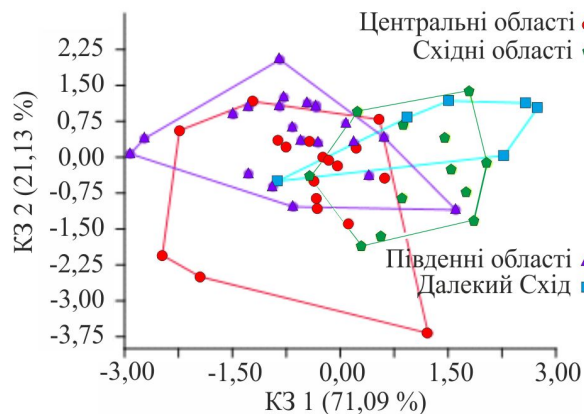
Зразок зі сходу України (зразок з робочої колекції І. Загороднюка) має найбільш від'ємні значення для PC2, виділяючись із загальної сукупності зразків через свій менший розмір (рис. 4.17, *а*). Аналогічно зразки № 6413, 6415, 6435 мають найбільші негативні значення для КЗ2, також відхиляються від загальної хмари зразків (рис. 4.17, *б*) через свої малі розміри, зокрема розмір посторбітального звуження (POR).

В ході роботи проведено аналіз розмірів черепів з популяцій на території регіону дослідження та аборигенного ареалу за ознаками, що характеризують довжину і ширину черепа та нижньої щелепи (додаток 4). Існують деякі

відмінності між популяціями, наприклад, малий розмір черепів з префектури Кагосіма в Японії (Haidaka *et al.* 1998). Загалом, розмір черепів в популяціях з території України часто має тенденцію бути більшим, ніж в аборигенних популяціях.



а



б

Рис. 4.17. Розподіл вибірок у просторі перших двох головних компонент (а) та канонічних змінних (б) за лінійними краніометричними ознаками.

Можна припустити, що такі фактори, як ефект засновника, доступність їжі або міжвидова конкуренція впливають на розмір тварин. Як приклад, дослідники наводять високу частку черепно-мозкових травм у тварин за зразками зі східної Польщі, які, ймовірно, є результатом внутрішньовидової та міжвидової конкуренції (Korablev & Szuma 2014) і причиною менших розмірів тварин у цій популяції.

Аналіз методами геометричної морфометрії в програмному пакеті MorfoJ проведено для дорсальної та вентральної поверхонь черепа, а також для бічної сторони нижньої щелепи. За результатами аналізу дорсальної поверхні черепа 71,4% дисперсії описується першими 6 компонентами, де на ГК1 припадає 25,8%, а на ГК2 — 16,8% (рис. 4.18, а та рис. 4.19, а).

Найбільші позитивні значення для ГК1 зафіксовані для координат у19, у21, що описують посторбітальне звуження та координат х32, х33, х34, х35, що описують подовження мозкової капсули. Найбільш від'ємні значення в

точці x29, яка описує місце з'єднання швів на мозковій капсулі, а також в координатах x15, x16, y19, x19, y20, x20, які описують міжорбітальне звуження.

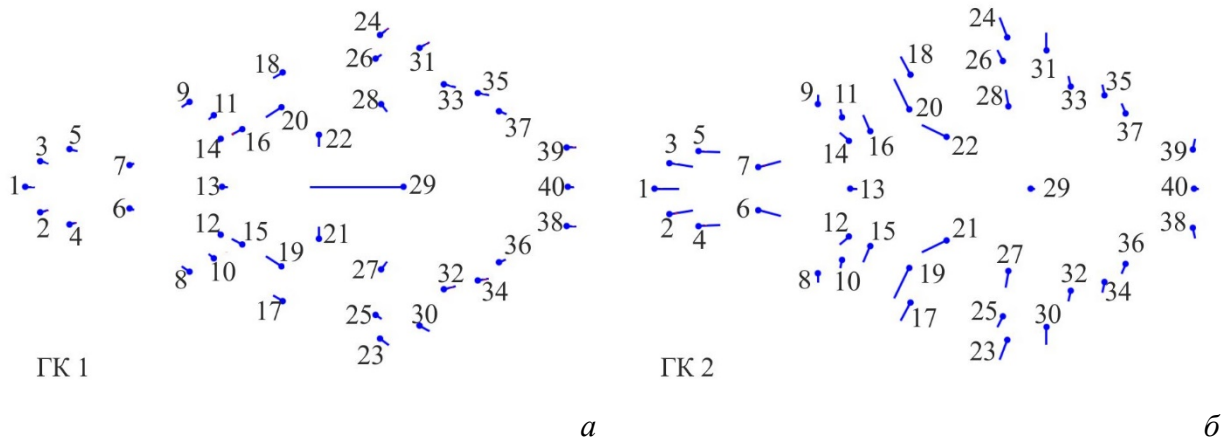


Рис 4.18. Зміни форми дорсальної поверхні черепа за ГК1 (а) та ГК2 (б).

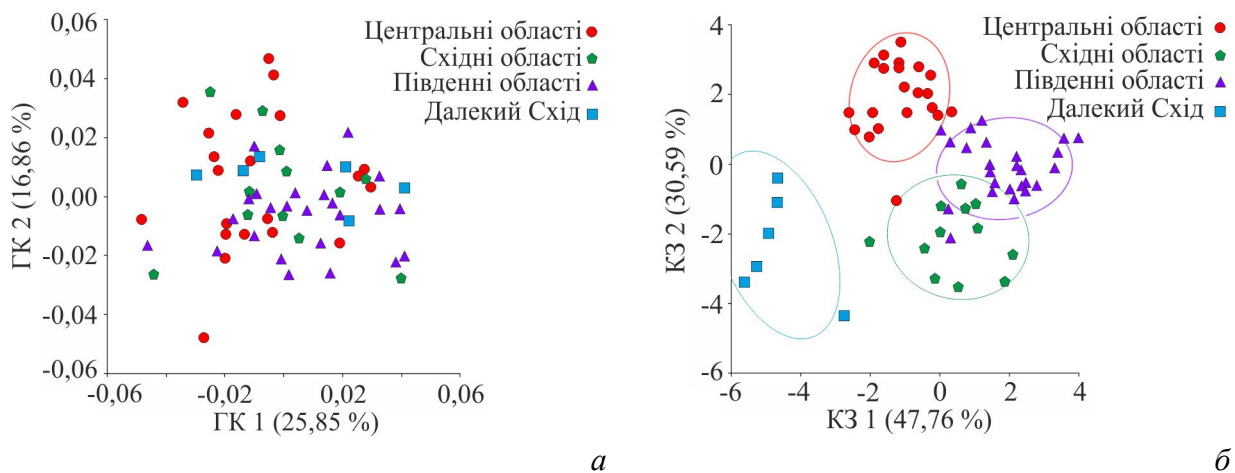


Рис. 4.19. Розподіл зразків *N. procyonoides* з різних регіонів України за формою дорсальної поверхні черепа: (а) у просторі перших двох головних компонент; (б) у просторі перших двох канонічних змінних.

Такі ознаки найчастіше описують ступінь розвитку черепа і пов'язані з віком тварини. У ГК2 найбільш від'ємні значення виявлені в координатах y19, x19, y20, x20, x22, x21, що описують розширення частини черепа, а найбільш позитивні — в точках x1, x2, x3, x4, x5, x6, x7, що характеризують подовження носових кісток.

На графіку перших двох головних компонент вибірки значною мірою перекриваються, але значна кількість зразків з центральних областей має вищі значення за віссю ГК2 (рис. 4.19, *a*).

Аналіз канонічних варіацій (рис. 4.19, *б*) показує, що кожна вибірка формує окрему хмару точок у просторі К31 та К32, але між вибірками зі сходу та півдня України спостерігається перекриття. Вибірка з Далекого Сходу є найбільш віддаленою від трьох українських вибірок і має від'ємні значення на К31. Загалом, вибірки з Далекого Сходу мають більш широкі та видовжені носові кістки, а також видовжену та меншу мозкову капсулу.

Таблиця 4.10.

Відстані Махаланобіса (D_M) між вибірками та некореговані p -значення попарного однофакторного PERMANOVA на основі навантажень на ГК за результатами аналізу дорсальної поверхні черепа ($F = 1.8867$ $p = 0.0084$)

Вибірка	Центральні області	Східні області	Південні області	Далекий Схід
Центральні області	—	4,6664	4,0055	5,9977
Східні області	0,3196	—	4,0920	6,5994
Південні області	0,0017	0,0792	—	6,9085
Далекий Схід	0,2339	0,5625	0,0989	—

Примітка: $p < 0,05$ виділено жирним шрифтом.

Аналіз вентральної поверхні черепа показав, що 72,0 % дисперсії описується першими сімома головними компонентами, де ГК1 описує 22,01 %, а ГК2 — 15,90 % (рис. 4.20, *a* та рис. 4.21). Найбільш позитивні значення на ГК1 зафіксовані для координат x_{21} , x_{22} , x_{17} , x_{18} , x_{23} , x_{24} , які характеризують положення хижого зуба та клиноподібної кістки, найбільш позитивні значення зафіксовані для координат x_1 , x_2 , x_3 , x_4 , x_5 , x_6 , x_7 , які характеризують положення фронтальних зубів та різцевих отворів. Таким чином, для PC1 більш характерним є подовження верхньої щелепи та

звуження структур черепа в ділянці слухового барабану та в місці прикріплення атланта.

На PC2 найбільш позитивні значення зафіксовані для координат x25, x21, x22, x16, x23, x24, x26, x27, які характеризують положення клиноподібної кістки. Найбільш від'ємні значення мають координати x14, x15, x17, x18, x19, x20, які характеризують положення щелепи в районі хижого зуба, що загалом описує видовження черепа в ділянці клиноподібної кістки та молярів.

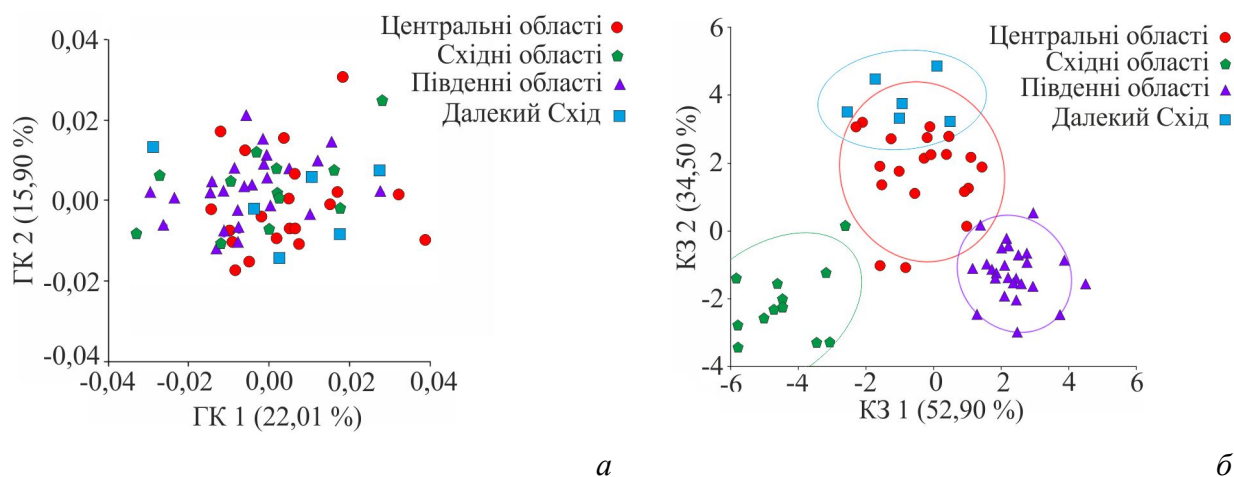


Рис. 4.20. Розподіл зразків *N. procyonoides* з різних регіонів України за формою вентральної поверхні черепа: (а) у просторі перших двох головних компонент; (б) у просторі перших двох канонічних змінних.

Аналіз канонічних змінних (рис. 4.21, б) показує відмінності між трьома вибірками матеріалів з України, але при цьому вибірка з Далекого Сходу перекриває вибірку з центральних областей, яка, в свою чергу, перекриває вибірку з півдня України в бік від'ємних значень по КЗ2, де вибірка зі східних областей також займає позицію в межах від'ємних значень. Вздовж КЗ1 вибірка зі сходу України також знаходиться у від'ємному діапазоні, вибірка з півдня — у додатному діапазоні, а вибірки з центральних областей України та регіонів Далекого Сходу займають середину діапазону між східними та південними областями України.

Так, серед зразків зі сходу України верхня щелепа частіше була довшою, але структури в районі мозкової капсули розташовувалися ближче до її основи, тоді як решта зразків мали протилежну форму: ростральна частина була вужчою і розташовувалася ближче до мозкового мішка, а структури мозкової капсули — ближче до його бічних кордонів.

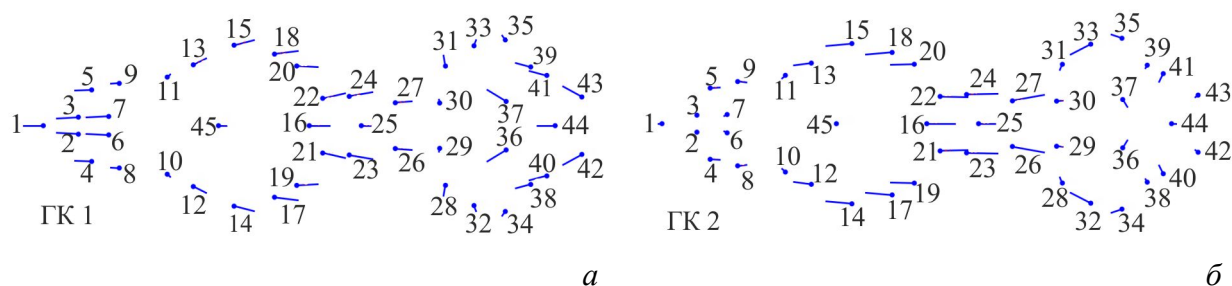


Рис. 4.21. Зміни форми вентральної поверхні черепа за ГК1 (а) та ГК2 (б).

Таблиця 4.11.

Відстані Махаланобіса (D_M) між вибірками та некореговані р-значення попарного однофакторного PERMANOVA на основі навантажень на ГК за результатами аналізу вентральної поверхні черепа ($F = 1.7984$ $p = 0.0073$)

Вибірка	Центральні області	Східні області	Південні області	Далекий Схід
Центральні області	—	6,0117	4,4086	4,7632
Східні області	0,1062	—	6,9723	7,8388
Південні області	0,0049	0,0065	—	6,6029
Далекий Схід	0,8645	0,2155	0,0488	—

Примітка: $p < 0,05$ виділено жирним шрифтом.

Положення зразка з Далекого Сходу вздовж К32 підтверджує напрямок деформації дорсальної поверхні цього зразка: вони мали ширшу черепну коробку, в той час як слухові булли та потиличні кістки не були такими видовженими, як в інших зразках. Ростральна частина черепа була ближче до черепної коробки, а передня частина верхньої щелепи була ширшою, ніж у інших зразків.

Аналіз відмінностей між вибірками на щічній стороні лівої нижньої щелепи показав, що 75,6% дисперсії пояснюються першими чотирма головними компонентами, причому на ГК1 припадає 42,1%, а на ГК2 – 19,7% (рис. 4.22, *а*). Найбільш позитивні значення на ГК1 (рис. 4.23, *а*) зафіксовані для координат x_9 , y_{14} , y_{16} , y_{15} , x_2 , x_1 , а найбільш негативні — для координат y_7 , y_{14} , y_6 , y_{16} , y_{15} , y_8 , які характеризують положення кутового та вінцевого відростків та їх відхилення від суглобового відростка, а також збільшення або зменшення кута між суглобовим та вінцевим відростком.

На ПК2 (рис. 4.23, *б*) найбільш позитивні значення зафіксовано для y_1 , y_3 , x_8 , y_2 , x_4 , x_5 . Найбільші позитивні значення мають точки x_1 , x_2 , x_{14} , y_{16} , x_{16} , x_{15} . Ця головна компонента описує довжину висхідної гілки нижньої щелепи та висоту вінцевого відростка.

У просторі канонічних варіацій (рис. 4.22, *б*) вибірка з ареалу виду є найбільш віддаленою від інших вибірок, маючи найбільш позитивні значення відносно осі К32 і найбільш від'ємні значення відносно осі К31. Відмінності між вибірками з території України більш помітні лише за К32. Так, зразки з Далекого Сходу (з більшою вираженістю) та Східної України частіше мали ближче розташовані один до одного вінцевий, суглобовий та кутовий відростки, а також характеризувалися більш видовженим висхідною гілкою нижньої щелепи.

Зразки зі східної та південної України відрізняються від зразків з центральної України та Далекого Сходу за висотою вінцевого відростка та кутових відростків: зразки зі східної та південної України мають більший кут, тоді як зразки з центральної України та Далекого Сходу мають більші вінцевий та кутові відростки, часто з заокругленим по відношенню до суглоба вінцевим відростком.

Такі зміни форми часто можна пояснити віковою мінливістю, але в дослідженому матеріалі ці відмінності спостерігаються між екземплярами

однієї вікової групи, які також схожі за розмірами, але походять з різних популяцій (Херсонська область, Україна та Далекий Схід).

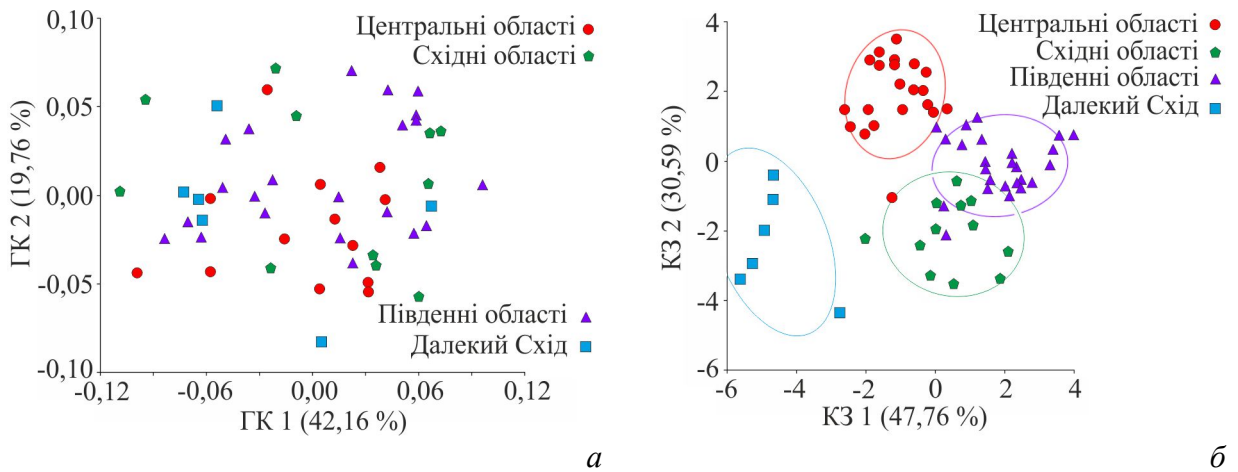


Рис. 4.22. Розподіл зразків *N. procyonoides* з різних регіонів України за формою щічної поверхні лівої нижньої щелепи: (а) у просторі перших двох головних компонент; (б) у просторі перших двох канонічних змінних.

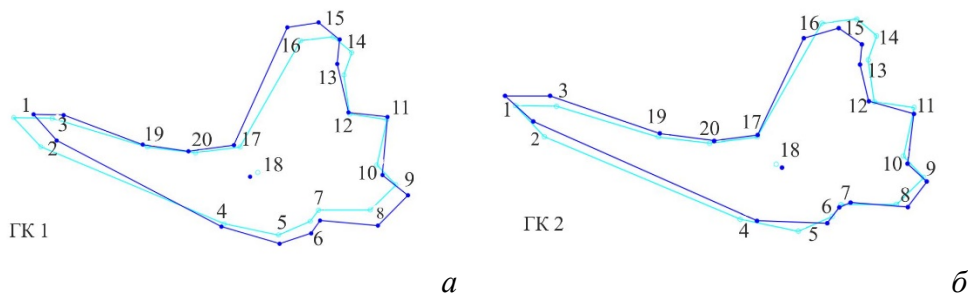


Рис. 4.23. Зміни форми щічної поверхні лівої нижньої щелепи за ГК1 (а) та ГК2 (б). Сині лінії позначають вихідну форму. Блакитні лінії вказують напрямок і величину змін форми між базовою і зміненою конфігурацією.

Найменше відрізняються між собою вибірки з центральної частини України та її південних областей, але водночас найбільші достовірні відмінності зафіксовані між українськими вибірками та вибіркою з природного ареалу *N. procyonoides* (табл. 4.12).

Природні умови, на територіях де було проведено розселення виду, є досить різноманітними, що призвело до відмінностей у розмірах тварин на різних ділянках європейської частини ареалу *Nyctereutes procyonoides*. Розміри

тварин більші на півночі європейського ареалу і менші на півдні, причому розмір тварин залежить від природних умов, зокрема від наявності харчових ресурсів, міжвидової конкуренції і щільності популяції.

Таблиця 4.12.

Відстані Махаланобіса (D_M) між вибірками та некореговані p -значення попарного однофакторного PERMANOVA на основі навантажень на ГК за результатами аналізу щічної сторони лівої нижньої щелепи ($F = 1.2915$ $p = 0.1999$)

Вибірка	Центральні області	Східні області	Південні області	Далекий Схід
Центральні області	—	5,9568	4,3513	6,9568
Східні області	0,4351	—	4,7818	6,7995
Південні області	0,0909	0,5327	—	6,7108
Далекий Схід	0,3972	0,3840	0,0830	—

Так, в межах території регіону дослідження, зокрема на півдні регіону, раціон *N. prosynoides* характеризується більш доступними кормами, зокрема 54% кормових ресурсів складають рослинні компоненти, окрім того, до раціону цих тварин входять ссавці, земноводні та комахи. Зокрема через це та через більш сприятливі кліматичні умови, розміри тварин на півдні України, порівняно з тваринами з Далекого Сходу (Росія), виявилися більшими (Woloch & Roženko 2007).

В межах України, між трьома дослідженими вибірками, було виявлено наступні відмінності: черепи тварин були найменшими у центральних регіонах (Київщина, Чернігівщина), дещо більшими на сході України (Луганщина, Запоріжжя, Полтавщина) і найбільшими на півдні (Херсонщина). Такі відмінності, найбільш імовірно пов'язані зі щільністю популяцій у цих регіонах. Результати хорологічного аналізу показали, що найбільш щільними та чисельними за кількістю особин, популяції цього виду є відповідно на півночі (менші розміри черепів), а найменш щільними – на півдні (більші розміри черепів).

Оскільки більшість черепів *N. procyonoides* звичайного зібрано в першій половині — середині ХХ ст., можна говорити про те, що в перші десятиліття після формування української популяції тварини набули певних ознак пристосування до нових умов, що проявляються у формі черепа, насамперед у тих структурах, що відповідають за харчування.

Таким чином, найбільш суттєві відмінності між українською популяцією та зразками з природного ареалу виду зафіксовані за формою нижньої щелепи, яка у далекосхідній популяції характеризується більшою площею висхідної гілки нижньої щелепи, меншими площами вінцевого, суглобового та кутового відростків. Вінцевий має нахил до суглобового, але ця ознака була більш вираженою у східноукраїнській вибірці.

Морфологічну схожість східноукраїнської вибірки з аборигенною популяцією Далекого Сходу можна пояснити тим, що саме східна Україна була зоною первинної інтродукції у 1928–1936 рр. Після цього ареал *N. procyonoides* розширився на інші регіони України, зокрема шляхом розселення на захід регіону та захіж України і подальшої експансії в європейські країни (Колосов & Лавров 1968), що могло сприяти змінам їх морфології внаслідок ефекту засновника та впливу природних умов у нових ареалах і міжвидової конкуренції.

Лінійний морфометричний аналіз виявив відмінності в розмірах черепа між трьома українськими вибірками та вибіркою з Далекого Сходу, де українські вибірки характеризуються меншими розмірами черепа. На розмір тварин впливають умови навколишнього середовища, харчування та міжвидова конкуренція. Аналіз даних з різних віддалених районів ареалу *N. procyonoides* показав, що загалом черепи цих тварин часто є більшими на територіях де представників цього виду було розселено, ніж на території аборигенного поширення.

За результатами аналізу лінійних та геометричних морфометричних показників можна зробити висновок, що черепа тварин з території регіону дослідження та аборигенної популяції на Далекому Сході мають відмінності, які відображаються в загальних розмірах черепа (довжина, ширина черепа та його структур), а найбільш суттєвими є відмінності у формі нижньої щелепи.

Тварини з української популяції демонструють морфологічні відмінності від далекосхідної (місцевої) популяції за розмірами та формою черепа. Найбільш значні відмінності спостерігаються в структурах черепа, пов'язаних з процесом харчування.

Черепи тварин з Далекого сходу загалом більші порівняно зі зразками з території України. Вони мають довші та ширші носові кістки, подовжену мозкову капсулу, розширену висхідну гілку нижньої щелепи, меншу площу вінцевого, суглобового та кутового відростків. Крім того, черепа з Далекого Сходу та Східної України частіше мають вінцевий відросток, нахилений до суглобового відростка.

4.4. Загальні закономірності морфології видів інтродуцентів

Морфологічне вивчення трьох інтродукованих видів — *Ondatra zibethicus*, *Neogale vison*) та *Nyctereutes procyonoides* — у Лівобережній Україні дозволило виявити низку спільних закономірностей, що характеризують процеси пристосування цих видів до нових умов існування.

Всі три види демонструють суттєву індивідуальну й популяційну варіабельність морфологічних ознак, що є типовою ознакою тварин, які активно адаптуються до нових середовищ. Морфометричні дослідження черепів свідчать про наявність регіональних відмінностей між популяціями з різних частин Лівобережної України. Ці відмінності можна пояснити локальними екологічними умовами, зокрема доступністю корму, типами біотопів і гідрологічними характеристиками.

Серед видів, біотопами яких є заплавні території, розміри черепа на пряму залежать від розміру водойм та продуктивності екосистем. Більшою мірою така закономірність простежується щодо *Ondatra zibethicus*. На рівень варіативності черепів *Neogale vison* вплинули продуктивність екосистем та умови утримання тварин (дикі популяції та тварини зі звірогосподарств). Проте на морфологію *Nyctereutes procyonoides* ключовий вплив має природна зональність та кліматичний фактор.

Серед спільних морфологічних пристосувань трьох досліджених видів-інтродуцентів є збільшення або зменшення розмірів черепа, залежно від перелічених вище чинників, та зміни пропорцій нижньої та верхньої щелепи, що імовірно залежить від характеру їжі.

До найбільш пластичних видів, з огляду на рівень варіабельності морфологічних ознак, варто віднести *Neogale vison*, оскільки форма та розміри їх черепів залежать не лише від географічного розташування та розмірів річкових басейнів а і від умов існування цих тварин (природні популяції та фермерські тварини). Якщо ж брати до уваги лише зразки тварин з природних популяцій на території України то слід відзначити, що найбільш пластичними виявилися *Ondatra zibethicus*, а найменш пластичними – *Nyctereutes procyonoides*.

Такі види як *Ondatra zibethicus* та *Neogale vison* мають схожі екологічні градієнти – їх розмір та форма на пряму залежать від річкового басейну та продуктивності екосистем. Щодо *Nyctereutes procyonoides* екологічні градієнти проявляються лише за умови значної віддаленості популяцій (напр. між вибірками з України та Далеким сходом).

Основними вісями варіації щодо всіх трьох видів є форми висхідної гілки нижньої щелепи, вінцевого, суглобового та коронарного відростків, а також форми носових кісток, потиличних кісток та швів на мозковій капсулі, що у випадку з щелепою, ймовірно пов'язано з типом харчування, а в решті варіацій

форми – з розвитком черепа, на який впливають, зокрема продуктивність екосистем в яких мешкають тварини.

На прикладі *Nyctereutes procyonoides*, досліджено відмінності між тваринами з території аборигенного поширення (з Далекого Сходу) та території регіону дослідження, де було виявлено відмінності в формі нижньої щелепи, зокрема у нахилі суглобового відростку, що може вказувати на пристосування цих тварин, в нових умовах, до більш твердих типів їжі.

Динаміка формування стабільних морфологічних типів у різних регіонах свідчить про поглиблення натуралізації. Виявлена варіабельність не носить хаотичного характеру, а має спрямованість — наприклад, до підвищення функціональності органів здобування їжі, рухової активності або терморегуляції. Це підтверджує, що ці інтродуценти вже пройшли етап екологічної прижиттєвої фільтрації.

Попри адаптивну змінність, у всіх трьох видів зберігаються чітко виражені таксономічні риси, притаманні вихідним популяціям. Це свідчить про стабільність генетично закріплених ознак і дає підстави розглядати морфометричний підхід як надійний метод ідентифікації інтродуцентів.

Морфологічні дослідження *Ondatra zibethicus*, *Neogale vison* та *Nyctereutes procyonoides* на території Лівобережної України засвідчили наявність регіональної морфологічної варіабельності при збереженні характерних таксономічних ознак. Очевидною є реакція черепної морфології на типи біотопів і кліматичні фактори.

Закономірною ознакою для всіх трьох видів є формування стабільних морфологічних типів як прояв адаптації до локальних умов. Ці закономірності свідчать про успішну інтеграцію досліджуваних видів у нові екосистеми, а також про потенціал морфологічних досліджень для оцінки адаптаційних процесів у популяціях інтродуцентів.

РОЗДІЛ 5. ГІЛЬДІЙНА СТРУКТУРА

Входження нових видів до складу аборигенних (нових для них) біот обмежують різноманітні біотичні фактори, не тільки абіотика. Часто таке входження обтяжене надвисокою щільністю (упаковкою) біотичних угруповань, яка у тварин найбільш чітко проявляється на рівні гільдій. Найчастіше гільдії консументів організовані у лінійні групи, в яких окремі елементи (види) розподіляються за метричними ознаками, скорельованими з розмірами жертв, тобто доступних кормів. Така закономірність виявляється в різних групах, надто яскрава у хребетних.

Як відомо, види в угрупованнях (а по суті в гільдіях) найчастіше розподіляються за своїми ознаками, важливими для кормодобування, вздовж градієнта кормових ресурсів не випадковим чином, з кроком, близьким до сталої Хатчінсона (Hutchinson 1959), тобто 1,26 за метричними ознаками або 2,00 за ваговими ($1,26 = \sqrt[3]{2}$). Цьому явищу присвячено значну кількість праць, як присвячених концепції еконіші (напр. Petren 2001), так і закономірностям такого розподілу (Dayan & Simberloff 2005; Pfennig & Pfennig 2009; Stuart & Losos 2013). Застосування цієї закономірності для аналізу структури теріофауни України представлено в одному з оглядів (Загороднюк 2008), а ще раніше успішно апробовано науковцями на гільдії унгулят (Вишнеський 2002), пізніше — представників родини Mustelidae (Загороднюк 2009) та кажанів (Загороднюк 2018). У праці І. Загороднюка (Загороднюк 2008) представлено моделі, що містять «вакансії» («вікна») або включають інтродуковані види.

5.1. Гільдійний аналіз з урахуванням видів-інтродуцентів

Дослідження гільдійної структури проведено шляхом аналізу рядів морфометричних ознак, які пов'язані з кормодобуванням. Такими ознаками можуть бути загальні розміри тіла, черепа або зубної системи. В якості найбільш доступної ознаки використано довжину черепа, зубного ряду та

нижньої щелепи. Джерелами послугували дані промірів здійснених в ході цього дослідження (проміри черепів таких видів як *O. zibethicus*, *M. coypus*, *C. fiber*, *N. vison*, *N. procyonoides*) і численні публікації колег, зокрема результати промірів *A. amphibius* наведені за даними І. Загороднюка, решта промірів тих видів що не були об'єктами дослідження і були наведені для порівняння, запозичені з літературних джерел: *Vulpes vulpes* (Csányi *et al.* 2023), *Canis aureus* (Markov *et al.* 2017), *Canis lupus* (Лебедева *et al.* 2017), проміри кондیلлобазальної довжини черепів та довжини зубного ряду для *Mustela nivalis*, *Mustela erminea* та *Mustela lutreola* наведено за працею І. Загороднюка (Загороднюк 2009), для *Lutra lutra* за даним з Південної Кореї (Kim *et al.* 2018).

Загалом розглянуто шість гільдій, що включають інтродуцентів (в одному випадку також інвайдера: *Canis aureus*). Для всіх видів представлено рангові позиції в межах розглянутих тут чотирьох розмірних класів. Назви інтродуцентів, реінтродуцентів та інвайдерів виділено жирним.

Результати цілком підтвердили вихідні припущення. Очевидно, що успішність інтродукцій визначається наявністю вільних ніш, або нішевих «щілин», що були в структурі гільдій. Якщо такі ніші відсутні або занадто вузькі, то розселення буде неуспішними, або вестиме до вимирання (випадіння) аборигенів. Очевидно, що для успішних інтродукцій видові ніші мають не тільки не перекриватися за морфологічними ознаками, але й не стикатися. При цьому, такий концепт екоморфологічних ніш не можна розглядати як статичну систему. Вона динамічна і в просторі, і в часі. Зокрема, види можуть бути алопатричними чи характеризуватися лише маргінальною симпатрією, як це описано для низки груп близьких за екоморфологією аборигенних видів (Загороднюк 2018; Zagorodniuk 2019).

Як видно з наведених на рисунках даних (рис. 5.1., 5.2., 5.3), інтродуценти (і частково інвайдери з тих самих гільдій) у більшості випадків потрапляють

на значні нішеві «вакансії», де термін «вакансія» є відповідником терміну «вільна екологічна ніша» (*sensu* Левченко & Скоробогатов 1990). В контексті цього дослідження такі «вакансії» можна позначити терміном «вікна у структурі гільдій». Особливо успішними виявляються роботи з розселення напівводяних видів, що пов'язано з високою екологічною ємністю заплавних комплексів (зокрема й їхньою евтрофністю) та наявними широкими «вікнами» у структурі екоморфологічної диференціації гільдій. Як видно, в цілому всі гільдії гармонізовані, і всі чужорідні вбудувалися в них без проблем, потрапивши у відповідні вікна. Понад те, в багатьох випадках суміжні позиції «зайняті» або фактично вимерлими видами, або видами рідкісними, з якими *de facto* чужорідні можуть практично і не перетинатися.

Ефективність інтродукцій напівводяних ссавців, окрім евтрофності, визначається ще двома особливостями таких екосистем, зокрема віргільністю (відносно малою порушеністю) та неперервністю (статусом екокоридорів). Разом ці три особливості визначають можливості безперешкодного і швидкого розселення видів уздовж річкових басейнів та відповідних ландшафтних катен. Такі ж особливості важливі й для розселення багатьох аборигенів і інвайдерів, тому вони є універсальними. Ці особливості не раз висвітлені наукових працях як стосовно теріофауни в цілому (Загороднюк 2006), так і при аналізі річкових систем як коридорів експансій. Подібні експансії мали місце також у більш далекому минулому (Pорова *et al.* 2021).

Стисло характеристика шести виокремлених тут гільдій, що включають інтродуцентів, така.

Гільдія напівводяних гризунів-фітофагів (арвіколідна гільдія). Одна з найуспішніших гільдій з числа розглянутих тут, що визначається як фітофагією (тобто мало лімітованим ресурсом), так і широким спектром розмірних відмінностей видів та виразним зв'язком з річковими басейнами, надто рівнинними, і здатність мешкати як в природних, так і штучних водоймах. Структуру цієї гільдії описано у праці І. Загороднюка (Загороднюк

2008). Фактично в ній були тільки два дуже різнорозмірні аборигени з різних родин (*Arvicola amphibius* & *Castor fiber*), між якими існувало значне екоморфологічне «вікно». Тому *Ondatra zibethicus* і *Myocastor coypus* шикарно «зайшли» в цю гільдію як напівводняні фітофаги. *Ondatra zibethicus* є значно більшою за *Arvicola amphibius*, навіть із урахуванням вікової мінливості, що дозволяє їй бути більш пристосованою та конкурентоспроможною, особливо на фоні зниження чисельності *Arvicola amphibius*. Щоправда, по різних частинах ареалу, як в ході цього дослідження, так і колегами з Польщі (Dziech *et al.* 2023), звідки йшла «природна» міграція тварин і в Україну (з доповненням новими інтродукціями), відмічено, що в останні 15 років йде постійне падіння чисельності *Ondatra zibethicus*. Можливою причиною цього може бути зооноз (раніше основним резервуаром туляремії була *Arvicola*). Другий вид, *Myocastor coypus*, маючи гарне «вікно» в структурі гільдії, був затиснутий не біоценотичними, а кліматичними факторами, і тільки глобальне потепління стало пусковим механізмом для розвитку стихійного розселення, основою чого стали втечі тварин з неволі. *Myocastor coypus* не створює для *Ondatra zibethicus* загроз через низьку пристосованість до існування в природних умовах України, до того ж між ними зберігається велика екоморфологічна дистанція (Загороднюк 2008), і це також є важливим явищем, коли «вікно» дозволяє нормально співіснувати одразу двом чужорідним видам, та *Ondatra zibethicus* та *Myocastor coypus*. До того ж, місця існування цих двох інтродуцентів, часто знаходяться у безпосередній близькості до поселень аборигенних видів, що свідчить про відсутність значної конкуренції між інтродуцентами та аборигенними видами, що входять до складу цієї гільдії (рис. 5.1).

У морфологічному відношенні помітне перекриття спостерігається на основі значень конділобазальної довжини черепа між *Castor fiber* і *Myocastor coypus* (рис. 5.1, а), що може вказувати на можливу конкуренцію між двома

зазначеними видами та імовірно витіснення останнього через більшу конкурентоспроможність *C. fiber*.

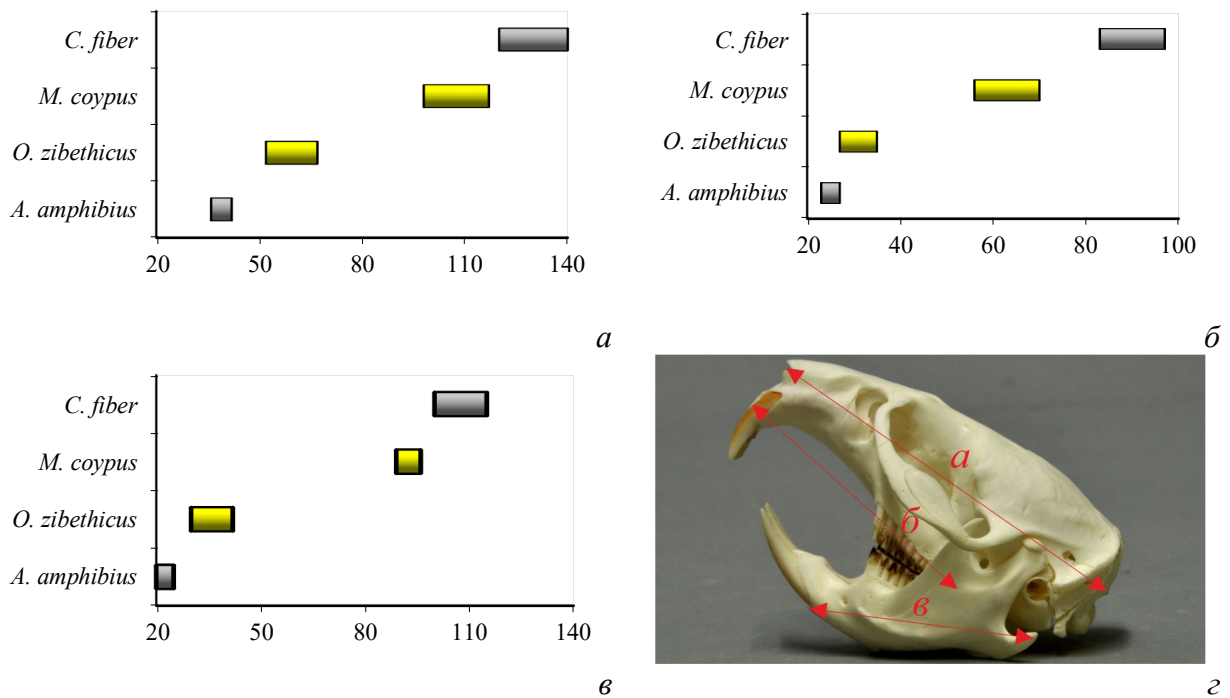


Рис. 5.1. Структура гільдії навколоводяних фітофагів (арвіколідна гільдія) за краніометричними ознаками: (а) конділобазальною довжиною черепа; (б) повна довжина зубного ряду верхньої щелепи; (в) довжина нижньої щелепи; (г) схема відповідних промірів на прикладі черепа *Ondatra zibethicus* (MWNH 2013). Жовтим кольором позначено позиції інтродукованих видів.

В той же час, такого перекриття не спостерігається за іншими ознаками, що є функціонально важливими, зокрема за довжиною зубного ряду (рис. 5.1, б) та довжиною нижньої щелепи (рис. 5.2, в). В той же час, прямої конкуренції між цими двома видами в природних умовах України досі не відмічено, що пояснюється початковими етапами натуралізації *M. coypus*, їх незначним поширенням та низькою чисельністю тварин у дикій природі.

Гільдія великих хижих родини Canidae. Гільдія, складові якої є об'єктами особливої уваги багатьох фахівців, мисливствознавців і природоохоронців, це види родини Canidae (рис. 5.2). До двох аборигенних видів додано один вид-інтродуцент (*Nyctereutes procyonoides*) і один вид вселенець (*Canis aureus*),

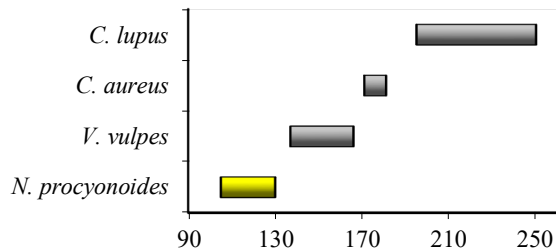
який вселився умовно природним шляхом, на фоні трьох факторів: спаду чисельності *Canis lupus*, глобального потепління і низки воєн на півдні.

Обидва ці види (і *Nyctereutes procyonoides*, і *Canis lupus*) дуже добре вписалися в структуру місцевої гільдії хижих, зайнявши відповідні екоморфологічні ніші по суті без жодного їх перекриття з аборигенами. Порядок їх, на відміну від інших гільдій, є почерговим, вселенець < абориген < вселенець < абориген (*Nyctereutes procyonoides* < *Vulpes vulpes* < *Canis lupus* < *Canis lupus*). Понад те, між першими двома видами зберігається вікно й для іншого дуже рідкісного аборигена — *Vulpes corsac*. Оскільки фактичного перекриття з *Vulpes corsac* у *Nyctereutes procyonoide* немає (лис степовий тільки у східних степах, тяжіє до заплав), цей інтродуцент почувається доволі комфортно, посідаючи по суті крайове положення в гільдії, де двобічного тиску суміжних видів немає.

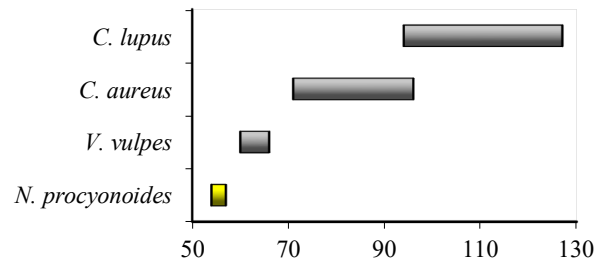
Широке нещодавнє розселення ареалу *Canis lupus* і входження його до складу місцевої гільдії великих хижих пояснюється тим, що він фактично не має конкуренції з *Vulpes vulpes* і одночасно не відчуває пресу зі сторони *Canis lupus*, надто на півдні й у заплавах (Роженко 2017), де *Canis lupus* по суті відсутній або вкрай нечисленний. Понад те, *C. lupus* може виявитися видом, який на деякий час зникав, а тепер повернувся у своє «вікно» (Zagorodniuk 2014).

Аналіз співвідношення розмірних ознак чотирьох видів, що входять до складу канідної гільдії, показав що кожен з них займає свою «нішу» і це добре співвідноситься з значеннями конділобазальної довжини черепа, які не перекриваються (рис. 5.2. а). Проте, результати порівняння розмірів довжини зубного ряду (рис. 5.2. б) та довжини нижньої щелепи (рис. 5.2. в) показали, що за цими двома ознаками *Canis aureus* перетинається з сусідніми за рангом видами у гільдії *Canis lupus* (за довжиною зубного ряду) та *Vulpes vulpes* (за довжиною нижньої щелепи). Виходячи з вищезазначеного, відсутність пресу

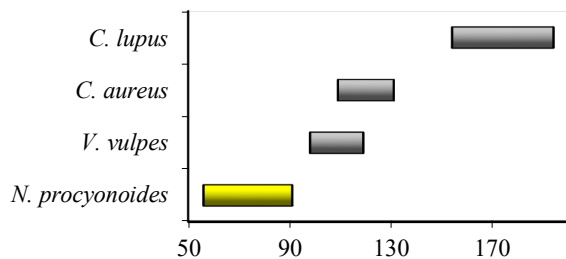
серед цих двох видів (від більшого до меншого) може бути вибором різних біотопів, зокрема поширення *Canis aureus* на тих територіях де *Canis lupus* відсутні, або малочисельні і не становлять загрози для розселення інвайдера.



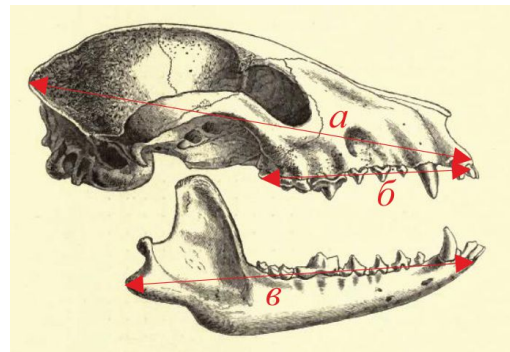
а



б



в



г

Рис. 5.2. Структура гільдії великих хижих (канідна гільдія) за карніометричними ознаками: (а) конділобазальною довжиною черепа; (б) повна довжина зубного ряду верхньої щелепи; (в) довжина нижньої щелепи; (г) схема відповідних промірів на прикладі черепа *Nyctereutes procyonoides* (Steinbring 2006). Жовтим кольором позначено позиції інтродукованих видів.

Гільдія середньорозмірних хижих (Мустелідна гільдія). В обсязі фауни України включає 7 видів *Mustela* s. l. (разом з «*Mustela*» *vison*). Її структуру описано в наукових працях, включно з аналізом розмірної диференціації за статтю, внеском вікової мінливості і рівня симпатрії (Zagorodniuk 2009). Власне, з інтродуцентів в ній є один вид — *Neogale vison*, який відносно безпроблемно увійшов до складу цієї гільдії (Zagorodniuk 2009). Цьому його входженню передували експансія на територію України *Mustela putorius* з півночі та *M. eversmanni* зі сходу. Останній вид у контексті «напівводної» частини гільдії, є виключно суходільним (степовим) і тому виключений з

аналізу, як і *Vormela peregusna*. Власне, поява *M. evermanni* суттєво звузила наявні «вікна» в гільдії (рис. 5.3), проте пластичність цього виду дозволила йому, як це й характерне для багатьох чужорідних видів, освоїти синантропні місцезнаходження, хоча й в них він є рідкісним.

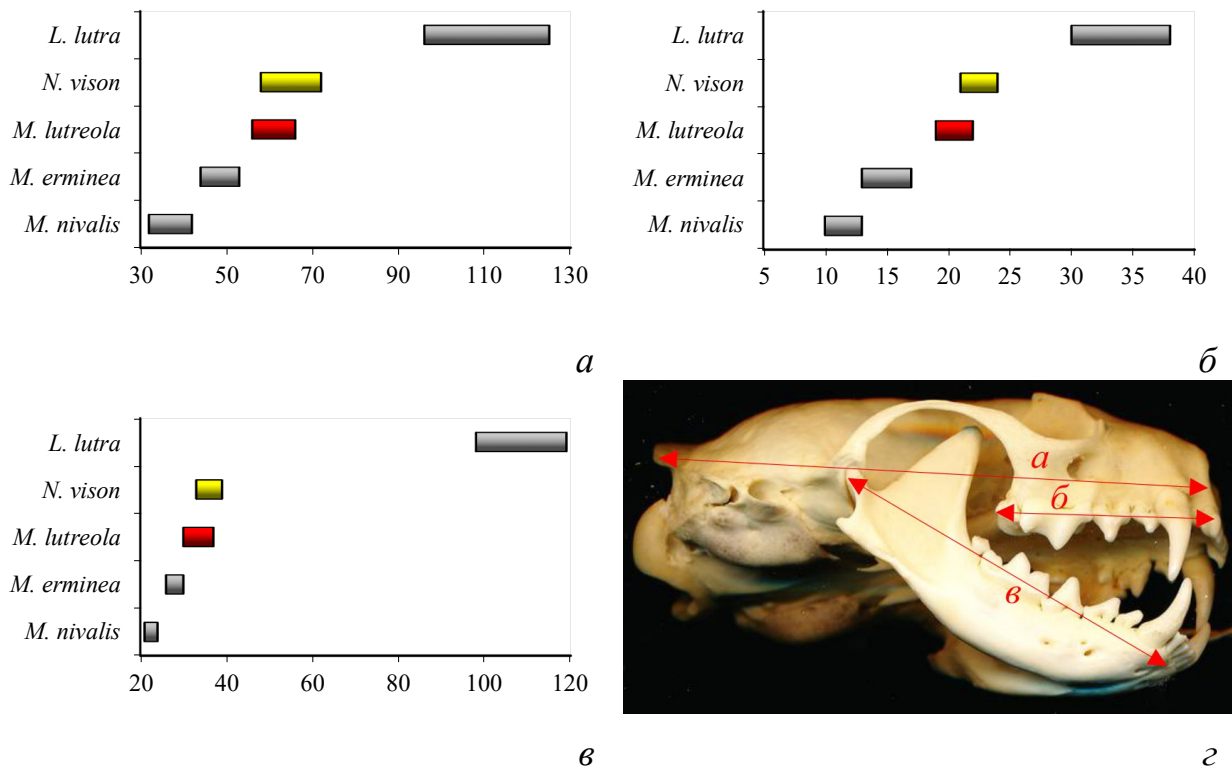


Рис. 5.3. Структура гільдії середньорозмірних хижих (мустелідна гільдія) за карніометричними ознаками: (а) конділобазальною довжиною черепа; (б) повна довжина зубного ряду верхньої щелепи; (в) довжина нижньої щелепи; (г) схема відповідних промірів на прикладі черепа *Neogale vison* (Naturalis... 2012). Жовтим кольором позначено позиції інтродукованих видів, червоним – вид який зазнає тиску зі сторони інтродуцента.

Ключовим фактором для існування стабільної структури гільдії врешті стала поява *Neogale vison*, який швидко освоїв всю мережу штучних водойм (водосховища, ставки рибгоспів і просто ставки). Його поява фактично означала конфлікт з норкою аборигенною та її згасання (Панов 2002). Тільки в місцях, де *Neogale vison* відсутній, аборигенна норка зберігає відносно стабільні популяції, як-от на Нижньому Дністрі (Роженко 2015). Такі ж процеси йдуть і в усіх інших регіонах Європи, де поява *Neogale vison* цілком

очікувано призвела до згасання популяцій аборигенного виду (Põdra & Gómez 2018).

Таким чином, проведений гільдійний аналіз підтвердив, що інтродуковані види ссавців успішно інтегруються в екосистеми Лівобережної України за рахунок наявності екоморфологічних «вікон» у структурі місцевих гільдій. Найбільш виразно ця закономірність проявляється серед напівводяних видів, що користуються високою екологічною ємністю річкових та заплавних ландшафтів. Ефективне заселення нових ніш відбувається завдяки відсутності прямих конкурентів серед аборигенних видів, а також завдяки гнучкості біологічних стратегій інтродуцентів. Результати демонструють, що екоморфологічна структура гільдій є чутливим індикатором процесів натуралізації та здатна відображати як біоценотичну напругу, так і потенціал для подальших змін у фауні. Це, у свою чергу, створює підґрунтя для прогнозування наслідків нових біологічних вселень і формування рекомендацій щодо регуляції чужорідних видів.

РОЗДІЛ 6. ОБГОВОРЕННЯ

Розділ обговорення присвячений комплексній інтерпретації отриманих результатів щодо поширення, пристосування, морфологічної мінливості та наслідків експансії видів-інтродуцентів у Лівобережній Україні. Представлені дані дозволяють розкрити особливості динаміки чисельності та просторового розподілу основних таксонів, а також оцінити фактори, які визначають успіх чи обмеження їхньої натуралізації в різних регіонах.

Матеріали обговорення структуровано на три підрозділи, що детальніше висвітлюють тенденції експансії, морфологічну варіабельність та рекомендації для природоохоронної практики й подальших досліджень.

6.1. Індикаційне значення інтродуцентів та фактори їх поширення

Експансія видів-інтродуцентів триває як на території Лівобережної України, так і в суміжних регіонах. Однак поширення кожного з досліджених таксонів має свої характерні особливості. Простежується чіткий зв'язок між динамікою наростання чисельності, подальшою стабілізацією популяцій і їхнім зниженням — з одного боку, та хронологією інтродукції й темпами експансії — з іншого. Для окремих видів, таких як *Ondatra zibethicus* та *Nyctereutes procyonoides*, через 60–90 років після інтродукції спостерігається зменшення чисельності й зникнення окремих осередків, що, ймовірно, пов'язано з появою нових екологічних чинників у процесі фауністичної ротації та зміни природних умов.

Основними чинниками, що визначають розбіжності в хорології інтродуцентів, є природні умови, наявність вільних екологічних ніш, структура гільдій та здатність видів адаптуватися з подальшою натуралізацією. Прикладом виду з низькою екологічною пластичністю є *Myocastor coypus*, поширення якого довгий час було обмежене. У протилежність цьому *Neogale vison* демонструє високу здатність до адаптації та розширення ареалу, посідаючи домінантні позиції у відповідних гільдіях.

Аналіз розподілу інтродукованих видів у межах різних річкових басейнів Лівобережної України вказує на нерівномірний характер процесу їх експансії (напр. *Ondatra zibethicus*) та розселення (напр. *Neogale vison*). Найбільш сприятливим до експансій виявився басейн Дніпра, зокрема його середня й нижня течія. Це зумовлено як розгалуженістю гідромережі, наявністю заплав з високою екологічною ємністю, так і розвиненою системою штучних водойм, що слугують «екологічними містками» для розселення чужорідних видів. Другим за значенням є басейн Сіверського Дінця, який також став важливою ареною натуралізації та експансії, хоча його гідрологічна структура дещо більш фрагментована, а екосистемна ємність нижча порівняно з Дніпром.

Натомість басейн Приазов'я демонструє значно нижчі темпи та рівень освоєння інтродуцентами. Наприклад, *Ondatra zibethicus* поширився в цьому регіоні лише в 1980-х роках, тобто із значним запізненням порівняно з іншими басейнами. Ймовірно, *Neogale vison*, досі не сформував тут сталих популяцій, що може бути пов'язано як ізольованістю від решти річкових басейнів Лівобережної України, так і з антропогенними чинниками (відсутність втеч з господарств). Ці відмінності підтверджують важливість просторового підходу в аналізі інтродукцій та необхідність врахування регіональних особливостей при розробці природоохоронних і моніторингових програм.

Перспективним напрямом подальших досліджень є використання методів геометричної морфометрії для аналізу черепів інтродуцентів. На відміну від традиційних морфометричних підходів, цей метод дозволяє кількісно оцінити саме форму об'єктів незалежно від їх абсолютних розмірів. Це відкриває нові можливості для виявлення тонких морфофункціональних відмінностей, зумовлених впливом факторів довкілля, міжпопуляційної ізоляції чи ефекту засновника. Завдяки цифровому маркуванню анатомічних точок (landmarks) та подальшому статистичному аналізу, геометрична морфометрія дає змогу з високою точністю і надійністю досліджувати адаптаційні зміни та їх просторову варіативність. Такий підхід суттєво підвищує чутливість

біоіндикаційного аналізу й може бути ефективно інтегрований у системи екологічного моніторингу.

Розповсюдження інтродуцентів у межах Лівобережної України значною мірою зумовлене конфігурацією річкових мереж та стабільністю гідрологічного режиму. Водночас темпи експансії й формування стабільних популяцій залежать також від кліматичних умов, продуктивності екосистем та міжвидової конкуренції. Воєнні дії виступають як чинник, що обмежує поширення (через руйнування гідротехнічної інфраструктури), так і фактор, що сприяє експансії (через появу порушених територій та втечі тварин із господарств).

Як на ранніх етапах інтродукції, так і в подальшій експансії ключову роль відіграють антропогенні фактори та річкові мережі як природні екокоридори. Первинне розселення часто пов'язане з діяльністю людини — свідомою або стихійною. У подальшому річкові басейни виступають як вектори просторового поширення, тоді як вододільні зони — як бар'єри.

Висока екологічна пластичність і залежність від абіотичних чинників роблять ці види ефективними біоіндикаторами змін у довкіллі. Динаміка їх чисельності, зміни ареалів і морфологічні адаптації можуть використовуватись для виявлення трансформацій водно-болотних екосистем.

Зокрема, *Myocastor coypus* є індикатором м'яких зим і кліматичних зрушень. Його розселення стало можливим лише в умовах глобального потепління. Поширення у водних екосистемах *Ondatra zibethicus* вказує на евтрофікацію та стабільність водних систем: у водоймах із коливаннями рівня води (надто у пересихаючих водоймах), стабільні популяції відсутні.

Висока щільність розселення *Neogale vison* є ознакою штучного походження водойм та індикатором ізоляції водних екосистем. Цей вид тісно пов'язаний із місцями випуску та розвиненою гідрологічною мережею. Водночас ізольовані водойми досі не заселені ним, тому відсутність виду в

певних районах досліджуваного регіону – ознака ізолюваності річкових мереж таких осередків.

Важливим індикатором синантропізації виступає *Nyctereutes procyonoides*: представники виду легко заселяють агроландшафти й околиці населених пунктів. В той же час, висока чисельність виду може свідчити про зменшення популяцій великих хижаків (*Canis aureus*, *Vulpes vulpes*, *Canis lupus*) та зростання епідеміологічних загроз, зокрема ризику поширення сказу.

6.2. Морфологія інтродуцентів як індикатор змін довкілля

Поряд із сучасними методами геометричної морфометрії, доцільним і науково обґрунтованим є застосування традиційної лінійної морфометрії, що базується на вимірюванні абсолютних параметрів (довжин, ширин, висот) черепних структур. Цей підхід дозволяє здійснювати безпосереднє порівняння результатів з великою кількістю опублікованих даних, що отримані за класичними методами, зокрема в дослідженнях фауни інших країн. Використання лінійної морфометрії забезпечує узгодженість у міжрегіональних аналізах, підвищує достовірність узагальнень і дає змогу виявити масштабні адаптивні тренди. Поєднання обох методів – традиційного та геометричного, створює комплексну методологічну основу для поглибленого аналізу краніологічної мінливості та формування більш репрезентативних висновків щодо екоморфологічних змін у популяціях інтродуцентів.

Краніологічний аналіз підтвердив, що розміри тіла тісно корелюють із площею водойм і продуктивністю екосистем. Для видів, чий ареал не обмежений суто водними системами (напр. *Nyctereutes procyonoides*), характерна морфологічна варіабельність, зумовлена природною зональністю, а вплив міжвидової конкуренції і доступності ресурсів відіграє визначальну роль у формуванні черепних характеристик.

Морфологічна варіабельність між ізольованими осередками може бути зумовлена ефектом засновника. Чим більш віддалені географічно та ізольовані осередки, тим вищий рівень морфологічної дивергенції. Найбільша варіативність спостерігається в структурах черепа, пов'язаних із трофічною адаптацією, зокрема у формі нижньої щелепи та на вентральній поверхні черепа, в районі верхньої щелепи.

Попри інтеграцію інтродуцентів у гільдійну структуру місцевих біоценозів, їх присутність становить потенційну загрозу для рідкісних і вразливих аборигенних видів. Прикладом є витіснення *Mustela lutreola* внаслідок розселення *Neogale vison*. Імовірність передачі патогенів та зоонозів також зростає, що підвищує епідеміологічні ризики. Тому доцільним є впровадження довготривалого моніторингу як популяцій інтродуцентів, так і видів, чутливих до екологічних змін (зокрема аборигенних видів вразливих через експансію інтродуцентів).

Морфологічні характеристики цих видів — особливо розміри і форма черепа, зокрема форма нижньої щелепи — можуть бути біоіндикаторами якості середовища. Збільшення розмірів цих структур вказує на високу доступність ресурсів, тоді як зменшення — на несприятливі екологічні умови, конкуренцію чи деградацію середовища. Морфометричні варіації добре відображають локальні екологічні умови і ступінь ізольованості популяцій.

На основі встановленого зростання чисельності популяцій усіх досліджених видів, розширення їх ареалу від моменту інтродукції до формування суцільного поширення в межах регіону, а також результатів морфологічного аналізу, що виявив диференціацію ознак між вибірками з різних територій, можна стверджувати, що *Ondatra zibethicus*, *Myocastor coypus*, *Neogale vison* та *Nyctereutes procyonoides* відповідають критеріям біологічного прогресу. У розумінні О. М. Северцова (1939), біологічний прогрес характеризується зростанням чисельності, розширенням ареалу та

підвищенням морфологічної або внутрішньовидової мінливості. Отже, наведені дані підтверджують, що ці види є натуралізованими елементами фауни регіону, а їх повне викорінення у відповідності до Рекомендації №77 Бернської конвенції (Council of Europe 1999) є малоімовірним і практично неможливим.

Таким чином, черепа морфологія як стабільний морфофункціональний показник є надійним інструментом для оцінки екологічного стану територій і виявлення негативних змін у середовищі.

6.3. Моніторинг популяцій та регуляція чисельності

Варто також зазначити наявність складної дилеми в сучасній природоохоронній практиці: повна ліквідація інтродукованих видів часто є малореалістичною або етично суперечливою, особливо коли ці види вже інтегрувались у місцеві екосистеми. З іншого боку, безконтрольне їх поширення може мати катастрофічні наслідки для аборигенної біоти. У цьому контексті важливою є розробка адаптивних стратегій, які поєднують контроль чисельності, моніторинг наслідків присутності інтродуцентів і захист вразливих місцевих видів. Пріоритет має надаватися збереженню екосистемної рівноваги й мінімізації втрат біорізноманіття.

З огляду на загрозу витіснення аборигенних видів, необхідно розробити ефективні стратегії контролю чисельності інтродуцентів. У випадку *Neogale vison* доцільно впровадити регіональні обмеження, зокрема на утримання у неволі поблизу природоохоронних територій та заходи з біобезпеки.

На території регіону *N. vison* є натуралізованим видом. Популяції успішно самовідтворюються в дикій природі і мають стабільну або навіть зростаючу чисельність у ряді регіонів. Незважаючи на вже відбувшуся інвазію, подальше культивування виду у неволі (на фермах або мисливських господарствах) створює додаткові загрози, зокрема через ризик нових втеч або навмисного випуску особин у природу та створення нових локальних осередків. Це може

спричинити генетичне забруднення диких популяцій за рахунок неконтрольованого змішування з фермерськими тваринами, а також сприяти поширенню нових хвороб у природних популяціях, привнесених внаслідок випуску фермерських тварин. Все це може призвести до поглиблення негативного впливу на аборигенну фауну.

Заборона розведення *N. vison* спрямована не на повне викорінення виду в регіоні дослідження (що є не реалістичним), а на запобігання подальшому антропогенному поширенню та зменшення ризиків для локальних екосистем, особливо в біотопах, що не зазнали значного впливу виду.

Потребує уваги і *Nyctereutes procyonoides*, зважаючи на його чисельне зростання в окремих регіонах і вплив на трофічну структуру. В останні десятиліття вид демонструє ознаки стабільної натуралізації з тенденцією до експансії на нові території, особливо в лісостеповій зоні Лівобережної України.

У контексті Лівобережної України особливе занепокоєння викликає його участь у трансмісії паразитів та зоонозних інфекцій, що створює ризики як для дикої фауни, так і для людини.

З огляду на це, доцільною видається розробка регіональних стратегій спостереження за чисельністю *Nyctereutes procyonoides* з урахуванням його впливу на ключові елементи трофічної структури, а також обмеження його підтримуваного розведення в мисливських угіддях.

Незважаючи на очевидну екологічну доцільність регулювання чисельності інтродуцентів, на практиці реалізація таких заходів стикається з низкою економічних і соціальних обмежень. Насамперед це стосується відсутності цільового фінансування, нестачі кваліфікованого персоналу та технічних засобів для реалізації комплексних моніторингових або біоконтрольних програм. У регіонах, що потерпають від активних бойових дій або розташовані поблизу лінії фронту, додатковим чинником стає загроза

безпеці фахівців, а також руйнування інфраструктури (гідроспоруд, облікових пунктів, лабораторій).

Соціальною перепорою є низький рівень обізнаності місцевих громад щодо екологічних загроз, які несуть інтродуценти, та обмежена підтримка таких ініціатив серед населення. Крім того, частина інтродуцентів, зокрема *Myocastor coypus* або *Neogale vison*, все ще використовується у фермерському розведенні, що створює конфлікт інтересів між природоохоронною політикою та господарською діяльністю. Ці обставини вимагають міжвідомчої координації, адаптивного планування та гнучких механізмів впровадження регіональних програм з урахуванням поточних умов.

В Україні законодавче регулювання у цій сфері наразі є недостатнім. Не всі приватні підприємства проходять належну екологічну експертизу, а механізми державного моніторингу їхньої діяльності — обмежені. У зв'язку з цим доцільно ініціювати: впровадження обов'язкової державної реєстрації усіх господарств, що утримують *Neogale vison*; періодичний екологічний аудит умов утримання та наявності біозахисних бар'єрів; заборону розведення виду в умовах, де існує ризик втечі особин; запровадження санкцій за втечі або навмисний випуск тварин у дику природу.

Паралельно необхідно реалізувати програми з відновлення аборигенних популяцій. У разі зниження чисельності напівводяних гризунів-фітофагів (зокрема аборигенного *Arvicola amphibius*) доцільно відновити гідрологічні режими заплав і зменшити рівень забруднення водойм. Такі заходи мають реалізовуватись у межах міжвідомчої співпраці, на основі системного екологічного моніторингу.

ВИСНОВКИ

1. Інтродуковані ссавці, завдяки експансії широко поширилися на території Лівобережної України. Упродовж останніх десятиліть відмічено різну динаміку чисельності: стрімке зростання (*Neogale vison*), помірне зростання з мозаїчним поширенням (*Myocastor coypus*), хвилеподібні коливання (*Nyctereutes procyonoides*) і вторинне зниження (*Ondatra zibethicus*).
2. Просторове поширення і чисельність досліджених видів зумовлені низкою екологічних чинників, зокрема потеплінням та пересиханням водойм. *Nyctereutes procyonoides* і *Neogale vison* чисельніші у північній частині регіону, *Myocastor coypus* – переважно у південній. *Ondatra zibethicus* чисельна на півночі та в заплавах великих річок, але менш стабільна у степових районах з переважанням пересихаючих водойм.
3. За матеріалами з Лівобережної України встановлено географічну диференціацію розмірів черепів досліджених видів, яка в низці випадків узгоджується з правилом Бергмана. Крім того, у *Nyctereutes procyonoides* виявлено зменшення черепних розмірів в популяціях із високою щільністю, що свідчить про зміни в ході пристосування до локальних умов середовища.
4. Відмінності форми черепів між вибірками *Ondatra zibethicus* зумовлені віддаленістю популяцій. У *Neogale vison* виявлено виразні відмінності між природними й фермерськими тваринами (розміри та розвиток черепа). За формою нижньої щелепи чітко розрізняються *Nyctereutes procyonoides* з території регіону та ареалу природного поширення.
5. Натуралізація більшості досліджених інтродукованих видів зумовлена наявністю вільних ніш у структурі ґільдій, що підтверджено на основі аналізу морфометричних даних, за єдиним винятком — закріпленням у складі теріофауни регіону *Neogale vison*, за рахунок витіснення аборигенного виду — *Mustela lutreola*.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Абелєнцев, В. І. (1968) *Куніцеві. Фауна України. Ссавці*. Київ, Наукова думка, с. 1–280.
2. Антонець, Н. В. (2012) Динаміка видового складу фауністичних комплексів дрібних ссавців Дніпровсько-Орільського заповідника. *Novitates Theriologicae*, 8, с. 13.
3. Берестенников, Д. С., А. И. Гизенко, В. М. Самош. 1969. *Ондатра*. Наукова думка, Киев, с. 1–90.
4. Биатов, В. П., Пономарева, А. А. (2006) Опыт исследования местообитаний норки европейской и норки американской на территории национального природного парка «Слобожанский». *ГИС и заповедные территории: Материалы III научно-методического семинара* (30 мая – 01 июня 2015 г., Харьковская обл., Краснокутский р-н., с. Владимировка) Под ред. А. П. Биатова. Харьков, «Типография Мадрид», с. 6–11.
5. Близняк, Е. В., Овчинников, К. М., Быков, В. Д. (1945) *Гидрография рек СССР*. Под ред. Е. В. Близняка. Ленинград: Гидрометеиздат, с. 1–615.
6. Бобров, В. В., Варшавский, А. А., Хляп, Л. А. (2008) *Чужеродные млекопитающие в экосистемах России*. Москва: Товарищество научных изданий КМК, с. 1–232.
7. Бондаренко, З. С., Брусенцова, Н. О., Скрильник, Ю. Є. (2023) Чужорідні види тварин Національного природного парку «Слобожанський» та його околиць. *Знахідки чужорідних видів рослин та тварин в Україні*. Київ — Чернівці: Друк Арт, с. 78–80.
8. Бородин, Л. П. (1963) *Русская выхухоль*. Саранск: Мордовское книжное издательство, с. 1–303.
9. Боровик, Е. Н. (1999) Численность редких и охраняемых видов млекопитающих в заповедном массиве «Стрельцовская степь», *Vestnik zoologii*, 33 (4–5), с. 80.

10. Братель, С. Г., Ісмаїлов, К. Ю. (2022) Особливості проведення оцінки достовірності інформації в підрозділах національної поліції України. *Південноукраїнський правничий часопис*, 3, с. 28–33. DOI: 10.32850/sulj.2022.3.4
11. Брже夫ська, З. М., Довженко, Н. М., Гайдур, Г. І., Аносов, А. О. (2019) Критерії моніторингу достовірності інформації в інформаційному просторі. *Кібербезпека: освіта, наука, техніка*, 1 (5), с. 52–60. DOI: 10.28925/2663-4023.2019.5.5260
12. Бронсков, А. І., Молодан, Г. Н., Приходько, А. С. та ін. (2010) Млекопитающие, Ландшафты, растительный покров и животный мир регионального ландшафтного парка «Меотида». *Монографія*. Донецьк, Видавництво «Ноулідж», с. 79–87.
13. Брусенцова, Н. О., Бондаренко, З.С. (2019) Знахідки ссавців у Національному природному парку «Слобожанський» та його околицях. *Матеріали Української конференції з картування ссавців «Ссавці на мапі України», 28-29 березня 2019 року*, Київ, с. 35–27.
14. Булахов, В. Л., Пахомов, О. Є. (2006) *Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці (Mammalia)*. Дніпропетровськ, видавництво Дніпропетровського університету, с. 1–356. DOI: 10.15421/5106001
15. Васенко, О. Г., Міланіч, О. Г. Козловська, О. В. (2016) Оцінка стану проблеми видів-вселенців (чужорідних тварин і рослин) в Україні та світі, рекомендації щодо контролю таких організмів на законодавчому й організаційному рівні. *Проблеми охорони навколишнього природного середовища та екологічної безпеки*, 38, с. 74–88. Available at: http://nbuv.gov.ua/UJRN/Ponp_2016_38_10
16. Великанів, В. (1930) Замітка про кажанів Ніжинської округи. *Український мисливець і рибалка*. № 11–12, с. 27–29.

17. Вишневецький, В. І., Косовець, О. О. (2003) *Гідрологічні характеристики річок України*. Київ, Ніка-Центр, с. 1–324.
18. Вишневецький, Д. О. (2002) Аналіз угруповань ссавців України з позиції сталої Хатчинсона. *Вісник Луганського педагогічного університету. Біологічні науки*, 45, с. 195–197.
19. Вишневецький, Д., Котляров, О. (2008) Оцінки чисельності макрофауни ссавців Зони відчуження Чорнобильської АЕС: аналіз різних джерел даних. *Праці Теріологічної школи*, 9, с. 21–27.
20. Влащенко, С. В., Влащенко, А. С., Саїдахмедова, Н. Б. та ін. (2009) *Літопис природи Національного природного парку «Гомільшанські ліси»*, Харків, Т. 5, с. 1–431.
21. Водні ресурси Херсонської області. (2025) *Херсонське обласне управління водних ресурсів. Електронний ресурс*. Available at: https://www.vodgosp.kherson.ua/vodnye_resursy/
22. Волох, А. М., Роженко, М. В. (2001) Экстерьерные особенности енотовидной собаки из Причерноморья. *Научные труды зоологического музея ОГУ. Одесский государственный ун-т; ред. В. Лобков*. Одесса, 4, с. 116–121.
23. Волох, А.М. (2002) Роль міграції ондатри в формуванні приазовського осередку її ареал. *Вісник Луганського державного педагогічного університету ім. Т. Шевченка*, 45, с. 38–42. (Біологічні науки).
24. Волох, А. М. (2004) Поширення і чисельність європейської норки (*Mustela lutreola* L., 1766) в Україні. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 38, с. 118–128. Available at: http://terioshkola.org.ua/library/lviv-2004/Volokh_2004.pdf
25. Волох, А. М. (2009) Влияние интродукции на фауну охотничьих зверей в Украине. *XXIX Международный конгресс биологов-охотоведов: Сб. материалов*. Москва, ч. 1, с. 291–295.
26. Волох, А. М. (2012а) Биотопическое распределение ондатры и её постройки в степной зоне Украины. *Геоэкологические и биоэкологические*

проблемы Северного Причерноморья 2012: Матер. 4-й Междунар. науч.-практ. конф. Тирасполь, с. 69–71.

27. Волох, А. М. (2012 б) Розселення нутрії (*Myocastor coypus* Molina, 1782) в Україні. *Сучасні проблеми біології, екології та хімії: збірка матеріалів III Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 25-річчю біологічного факультету*. Запоріжжя, с. 450–451.

28. Волох, А. М. (2014) *Охотничьи звери Степной Украины*. Книга 1. ФЛП Гринь Д. С., Херсон, с. 1–412.

29. Волох, А. М. (2016) *Охотничьи звери Степной Украины*. Книга 2. ФЛП Гринь Д. С., Херсон, с. 1–573.

30. Волох, А. М. (2022) *Визначення віку мисливських звірів. Науково-методичний посібник*. Одеса: Олді+, с. 1–374.

31. Гавриленко, Н. (1928) *Опыт систематического каталога зверей Полтавщины*. Издание Полтавского Союза Охотников, с. 1–17.

32. Гібельт, Т. Г., Паламарчук, Л. Б., Совенко, В. В. (2016) *Географія*. Київ: Грамота, с. 1–272.

33. Державне агентство водних ресурсів України. (2020 а) Головна річка України – Дніпро. *Держводагентство України. Електронний ресурс*. Available at: <https://www.davr.gov.ua/news/golovna-richka-ukraini--dnipro>

34. Державне агентство водних ресурсів України. (2020 б) *Суббасейни Верхнього Дніпра та річки Десна: аналітична записка*. Київ. Електронний ресурс. Available at: https://davr.gov.ua/fls18/upperdnipro-desna_summary_21072020.pdf

35. Державне агентство водних ресурсів України. (2020 в) *Суббасейн Середнього Дніпра: аналітична записка*. Київ, 2020. Електронний ресурс, с. 1–20. Available at: https://www.davr.gov.ua/fls18/middlednipro_summary_23072020.pdf

36. Державне агентство водних ресурсів України. (2020 г) *Суббасейн Нижнього Дніпра: аналітична записка*. Київ. Електронний ресурс, с. 1–20. Available at: https://www.davr.gov.ua/fls18/lowerdnipro_summary_23072020.pdf
37. Державна служба статистики України. *Дані державної статистичної звітності за формою 2-тп (мисливство) «Кількість та добування мисливських тварин» за 1991–2021 рр.* – електронні дані.
38. Дулицкий, А.И., Евстафьев, И.Л., Хайтович, А.Б. (2000) Эпизоотологическая обстановка, фауна млекопитающих и членистоногих эктопаразитов, *Современное состояние Сиваша*. Киев: АЕМЕ, с. 42—66.
39. Дулицкий, А.И. (2001 а) *Биоразнообразие Крыма. Млекопитающие: история, состояние, охрана, перспективы*. Симферополь: СОНАТ, с. 1–208. Available at: <http://terioshkola.org.ua/library/classic/dulicki-2001.htm>
40. Дулицкий, А. И. (2001 б) *Млекопитающие Крыма*. Симферополь, Крымучпедгиз, с. 1–234.
41. Евтушевский, Н. Н. (1985) Ресурсы и использование охотничьих животных Украины. *Ресурсы охотничье-промыслового хозяйства и прогноз их использования: сборник научных трудов*. Москва, с. 24–29.
42. Євтушевський, М. Н. (2009) *Плямистий олень (Cervus nippon hortulorum Swinhoe, 1864) в Україні та за її межами*. Київ, Еко-Інформ, с. 1–200.
43. Ємельянов, І. Г., Золотухіна, С. І. (1975) Про виділення вікових груп у полівки гуртової (*Microtus socialis* Pall.). *Доповіді Академії Наук Української РСР. Серія Б: Геологія. Геофізика. Хімія та Біологія*, № 7, с. 657–660.
44. Жарков, Я. М., Васильєв, А. О. (2013) Наукові підходи щодо визначення суті розвідки з відкритих джерел. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Військово– спеціальні науки*, 30, с. 38–41.
45. Жила, С. (2023) Шакал (*Canis aureus*) на півночі Полісся України: виявлення у природі, статус та повільне розселення. *Theriologia Ukrainica*, 26, с. 96–104. DOI: 10.53452/TU2610

46. Загороднюк, І., Кондратенко, О. (2002) Огляд повідомлень резидентів. *Хохуля (Desmana moschata) в басейні Сіверського Дінця. Київ*, с. 34–45. (Праці Теріологічної школи; Вип. 4).
47. Загороднюк, І. (2006 а) Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань. В кн.: *Фауна в антропогенном середовищі*, Луганськ, с. 18–47. (Серія: *Праці Теріологічної школи*, Вип. 8).
48. Загороднюк, І. (2006 б). Ссавці східних областей України: склад та історичні зміни фауни. *Праці Теріологічної школи*, 7, с. 216–259.
49. Загороднюк, І. (2008) Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія: Біологія*. 24, с. 11–23. Available at: <https://shorturl.at/lvE04>
50. Загороднюк, І., Коробченко, М. (2008) Раритетна теріофауна східної України: її склад і поширення рідкісних видів. *Праці Теріологічної школи*, 9, с. 107–156. Available at: <http://terioshkola.org.ua/library/pts09-rarity/pts9-205-zag-raremam.pdf>
51. Загороднюк, І. (2009) Закономірності розмірної диференціації видів і статей у багатовидовій гільдії (на прикладі роду *Mustela*). *Наукові записки державного природознавчого музею*, 25, с. 251–266. Available at: <https://bit.ly/4bhv5bL>
52. Загороднюк, І. (2012) Дослідження остеологічних зразків ссавців: ключові краніометричні ознаки. *Праці Теріологічної Школи*, 11, с. 16–32. DOI: 10.15407/ptt2012.11.016
53. Загороднюк, І. (2012) Дистанційна діагностика великорозмірних коловодних ссавців України. *Праці Теріологічної Школи*, 11, с. 58–62.
54. Загороднюк, І., Дикий, І. (2012) Мисливська теріофауна України: видовий склад і вернакулярні назви, *Вісн. Львів. ун-ту. Серія біологічна*, 58, с. 21–44. Available at: <https://bit.ly/4ecHWwE>

55. Загороднюк, І. Харчук, С. (2020) Список ссавців України 2020: доповнення та уточнення. *Theriologia Ukrainica*, 20, с. 10–28. DOI: 10.15407/TU2004
56. Загороднюк, І., Вишневський, Д. (2022) Втрати та зміни біорізноманіття в зонах тривалих бойових дій в Україні: теріологічна складова (2014—2022). *Вісник НАН України*, 11, с. 60–78. DOI: 10.15407/visn2022.11.060
57. Загороднюк, І. (2023 а) Дослідження воєнного часу: стан і переоцінка задач (вступне слово). *Novitates Theriologicae*, 16, с. 5–9. DOI: 10.53452/nt1603
58. Загороднюк, І. (2023 б) Річкові системи як канали для локального поширення ссавців. *Довкілля для майбутнього через наукову освіту*. Ужгород: Ужгородський університет, 2023, с. 92–94. ISBN 978-617-7796-33-5 Available at: <https://www.researchgate.net/publication/371276310>
59. Загороднюк, І. (2023 в) Теріошкола як невидимий коледж: підсумки 30-ти років діяльності. *Novitates Theriologicae*, 16, с. 265–270. Available at: <http://terioshkola.org.ua/library/nt16-wartime/nt1657-zag-terioshkola30.pdf>
60. Загороднюк, І., Ластікова, Л. (2022) Василь Самош: теріологія як робота та як сенс життя. *Novitates Theriologicae*, 14, с. 283–285.
61. Загороднюк, І. (2024) Фауна війни: окопні фауни, полемохори, безпритульні, інвайдери (теріологічні аспекти). *Theriologia Ukrainica*, 27, с. 3–24. DOI: 10.53452/TU2703
62. Зізда, Ю. (2010) Прижиттєві методи дослідження екології тварин та їх значення у дослідженнях на прикладі *Sciurus vulgaris*. *Праці Теріологічної Школи*, 10, с. 115–127. DOI: 10.15407/ptt2010.10.115
63. Зоря, А. В. (1999) Видовое разнообразие млекопитающих в Харьковской области и Украине. *Матеріали наукових читань, присвячених 70-річчю з дня народження докт. біол. наук, проф. О. П. Крапивного*. Харків: ХДПУ, 1999, с. 1–18.
64. Зоря, О. (2005) Ссавці Харківської області та їх видове багатство. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 17, с. 155–164.

65. Зубко, Я. П. (1940) Фауна ссавців Нижнього Дніпра. *Наукові записки Харківського державного педагогічного інституту*, 4, с. 49–87.
66. Киселев, Ф. (1931) 'До акліматизації нутрії в низинах Дніпра'. *Український мисливець та рибалка*, 4, с. 36–37.
67. Крайнев, Е. Д. (1971) *Охотничьи животные Украины, пути их охраны и рационального использования. Автореферат на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Киев, Институт зоологии Академии наук Украинской ССР.
68. Колосов, А.М., Лавров, Н.П. (1968) *Обогащение промысловой фауны СССР*. Москва, Лесная промышленность, с. 1–24.
69. Кондратенко, А. (2006) Териологические исследования в заповеднике «Провальская степь». *Праці Теріологічної Школи*, 7, с. 24–28.
70. Кондратенко, А., Боровик, Е. (2006) Териологические исследования в заповеднике «Стрельцовская степь». *Праці Теріологічної Школи*, 7, с. 18–23.
71. Колесніков, М., Кондратенко, О. (2006) Історія дослідження хижих ссавців Донецько-Донських і Донецько-Приазовських степів. *Праці Теріологічної Школи*, 7, с. 49–54.
72. Колесников, М. Кондратенко, А. (2006) Современное состояние популяций редких хищных млекопитающих семейства Mustelidae на юго-востоке Украины. *Праці Теріологічної Школи*, 7, с. 55–62.
73. Кораблёв, М. П., Кораблёв, Н. П., Кораблёв, П. Н. (2013) Морфофенетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела. *Российский журнал биологических инвазий*, 4 (1), с. 24–38. Available at: <https://10.1134/S2075111713010050>
74. Корнєєв, О.П. (1952) *Визначник звірів УРСР*. Київ: Радянська школа, с. 1–216.
75. Корнєєв, О.П. (1965) *Визначник звірів УРСР. Видання друге*. Київ: Радянська школа, с. 1–236.

76. Коробченко, М., Загороднюк, І. (2009) Таксономія та рівні диференціації сліпаків (Spalacidae) фауни України і суміжних країн, *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 26, с. 13–26. Available at: <https://shorturl.at/bcHS4>
77. Котов, М. (2023) Впливи війни на поширення тварин і рослин в Україні (погляд із 1924 року). *Novitates Theriologicae*, 16, с. 144–147 DOI: 10.53452/nt1625
78. Кудрявцева, Н. О. (2023) Ідея структуризації контенту для спрощення пошуку інформації у WEB-середовищі. *Актуальні питання використання методів і засобів OSINT у роботі підрозділів захисту національної державності: збірник матеріалів круглого столу (м. Київ, 31 березня 2023 року)*, с. 21–23.
79. Кучер, О. О. (2014) Історичний огляд основних класифікацій видів адвентивних рослин. *Bio. Stud*, 8 (1), с. 247–254. DOI: 10.30970/sbi.0801.344
80. Лавров, Н. П. (1957) *Акклиматизация ондатры в СССР*. Москва: Центрсоюз, с. 1–531.
81. Лебедєва, Н. І. (2008) Морфологічні особливості собаки єнотоподібного (*Nyctereutes procyonoides*, Gray, 1834) Запорізького регіону. *Вісник Запорізького національного університету: Збірник наукових статей. Біологічні науки*, 2, с. 112–117.
82. Лебедєва, Н. І., Домніч, В. І., & Замура, А. С. (2017) Краніологічний профіль вовка звичайного *Canis lupus* L., 1758 (Canidae) південного сходу України. *Вісник Запорізького національного університету. Біологічні науки*, 2, с. 27–33. DOI: 10.1515/biolog-2017-0148
83. Левченко, В.Ф., Старобогатов, Я.И. (1990) Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии). *Журнал общей биологии*. 51 (5), с. 69–73.
84. Лиманский, С., Кондратенко, А. (2006) Современное состояние териофауны заповедника «Меловая флора». *Праці Теріологічної Школи*, 7, с. 29–32.

85. Литвиненко, С., Євтушенко, Г. (2015) До фауни родини Mustelidae Луганської області. *Novitates Theriologicae*, 9, с. 32–36.
86. Маринич, О. М., Шищенко, П. Г. (2006). *Фізична географія України*. Київ: Знання, с. 1–511.
87. Межжерин, С. В. (2008) *Животные ресурсы Украины в свете стратегии устойчивого развития: аналитический справочник*. Киев, Логос, с. 1–282
88. Мележик, О. (2015) Рідкісні види середньорозмірних ссавців Придкерулля (Луганщина) та стан їхніх популяцій. *Novitates Theriologicae*, 9, с. 154–159.
89. Мерзлікін, І. (2021) Кажан у квартирі — реакція на нього людей і подальші дії (результати соціологічного опитування). *Theriologia Ukrainica*, 22, с. 151–156.
90. Минька, О. В., Іохов, О. Ю., Оленченко, В. Т., Власенко, К. В. (2016) Використання технологій OSINT для отримання розвідувальної інформації. *Системи управління, навігації та зв'язку*, 4 (40), с. 81–84.
91. Насимович, А. А., Шубникова О. И. (1976) Охотничьи животные – использование, воспроизводство и охрана. *Природные ресурсы русской равнины в прошлом, настоящем и будущем*, с. 202–217.
92. Павлов, М.П. (1963) Результаты акклиматизации нутрии в СССР, *Акклиматизация животных в СССР*. Фрунзе, с. 135—136.
93. Павлов, М. П. (1973) *Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР*. Киров: Волго-Вятское книжное издательство, с. 1–535.
94. Павлов, М.П., Корсакова, И.Б., Лавров, Н.П. (1974) *Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Часть I*. Волого-Вятское книжное издательство, Киров, с. 1–536.
95. Панов, Г. (2002) Динаміка ареалів та чисельності напівводних хутрових звірів в Україні у другій половині ХХ століття. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 30, с. 119–132.

96. Пантелеев, П. А., Терехина, А. Н., Варшавский, А. А. (1990) Экогеографическая изменчивость грызунов. Москва, Наука, с. 1–374.
97. Пантелеев, П. А. (1996) О внутривидовой систематике и таксономическом значении внешних и краниометрических признаков у подвидов водяной полёвки *Arvicola terrestris*. *Вестник зоологии*, 30 (3), с. 21–25.
98. Пантелеев, П. А. (2001) *Экоморфология. В кн.: Пантелеев П. А. (ред.). Водяная полёвка. Образ вида.* Москва, Наука, с. 174–192.
99. Пархоменко, В. (2018) Кажани лісостепу Сумської області: давні вказівки та нові знахідки. *Theriologia Ukrainica*, 16, с. 127–139.
100. Парнікоза, І., Сесін, В., Борецько, В. (2010) Зубр (*Bison Bonasus* L.) в Україні: історія, сьогодення та перспективи збереження. *Праці Теріологічної Школи*, 10, с. 137–149. DOI: 10.15407/ptt2010.10.137
101. Пеков, В. Н., Емельянов, И. Г., Тесленко, С. В. (1996) Особенности роста и развития черепа серых полевок в позднем онтогенезе (на примере *Microtus arvalis* и *M. socialis*). *Вестник зоологии*, 3, с. 48–53.
102. Протасов, А. А., Семенченко, В. П., Силаева, А. А. и др. (2011) *Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки.* Киев: Институт гидробиологии НАН Украины, с. 1–234.
103. Пузанов, И.И. (1960) Фаунистическое районирование степной Украины, *Научный ежегодник Одесского государственного университета. Биологический Факультет*, 2, с. 100–113.
104. Роженко, М. В. (2015) Динаміка чисельності та поширення норки європейської (*Mustela lutreola*) у пониззі річки Дністер у 2009–2014 роках. *Праці Теріологічної Школи*, 13, с. 35–36.
105. Роженко, М. В. (2017) Особливості поведінки шакала (*Canis aureus* L., 1758) в зоні експансії на півдні України. *Праці Теріологічної школи*, 15, с. 80–85. DOI: 10.15407/ptt2017.15.080

106. Ружіленко, Н. С. (2010) *Сучасний стан популяції хижих ссавців Середнього Придніпров'я. Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук*, Київ, с. 1–26.
107. Русєв, І. (2020) Шакал звичайний (*Canis aureus*) у Національному природному парку «Тузлівські лимани». *Theriologia Ukrainica*, 20, с. 46–57. DOI: 10.15407/TU2007
108. Самош, В. М. (1965) Матеріали до поширення та екології ондатри на Україні. *Наземні хребетні України (екологія, поширення, історія фауни)*. Академія наук Української РСР, с. 10–19.
109. Сахно, І. І., Сімонов, М. А. (1956) Результати акліматизації промислових звірів у Ворошиловградській області. *Наукові записки Ворошиловградського педагогічного інституту*, Т. 6, с. 16–30. (Серія фізико-математичних і природничих наук).
110. Сахно, І. (2015) Зміни у складі фауни звірів Луганської області (станом на 1969 рік). *Novitates Theriologicae*, 9, с. 49–57.
111. Северцов, А.Н. (1939) *Основные направления эволюционного процесса*. Москва, Изд-во АН СССР, с. 1–254.
112. Седалищев, В. Т., Однокурцев, В. А. (2012) К экологии американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777). *Поволжский экологический журнал*, № 3, с. 302–310.
113. Селюніна, З. В. (2017) Огляд родини кунцевих (*Mustelidae*) регіону Чорноморського біосферного заповідника. *Праці Теріологічної школи*, 15, с. 49–57.
114. Селюніна, З., Плющ, С., Леонтьєв, В. (2019) Інвазія ондатри (*Ondatra zibethicus*) у степи північно-західного Причорномор'я. *Theriologia Ukrainica*, 18, с. 113–119. DOI: 10.15407/pts2019.18.113
115. Сидорович, В.Е. (1995) *Норки, выдра, ласка и другие куньи*. Минск «Ураджай», с. 1–191.

116. Сиренко, В. А., Мартинов, В. В. (1997) Фауна наземных позвоночных Украинского степного природного заповедника (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие). *Труды филиала УСПЗ «Каменные Могилы»*, Вып. 1, с. 63–82.
117. Скоков, А. П. (1992) Млекопитающие, в кн: *Скоков А. П., Кочегура В. Л., Тимошенко В. А. Позвоночные животные Луганского заповедника*. Москва, с. 18–43. (Серия: Флора и фауна заповедников СССР).
118. Скубак, Є. (2015) Структура угруповань дрібних ссавців Національного природного парку «Святі гори». *Праці Теріологічної Школи*, 13, с. 91–97.
119. Соколов, В. Е., Лавров, Н. П. (1993). *Ондатра. Морфология, систематика, экология*. Наука, Москва, с. 1–542.
120. Сокур, І. Т. 1961. *Історичні зміни та використання фауни ссавців України*. Видання Академії наук Української РСР. Київ, с. 1–84.
121. Тараненко, Л., Мельниченко, Б., Пилипенко, Д., Дьяков, В. (2008) Раритетные виды наземных млекопитающих Донецкой области: современное состояние и перспективы охраны. *Раритетна теріофауна та її охорона. За ред. І. Загороднюка*. Луганськ 2008. с. 187–198. (Праці Теріологічної школи; Вип. 9).
122. Тараріко, О.Г., Ільєнко, Т.В., Кучма, Т.Л. (2013) Формування екологічно стійких агроландшафтів в умовах змін клімату, *Агроекологічний журнал*, № 4, с. 13—21. Available at: http://nbuv.gov.ua/UJRN/agrog_2013_4_4
123. Татаринов, К. А. (1952) Ондатра у верхів'ях Дністра і перспективи її використання. *Наукові записки державного природознавчого музею*, 2, с. 27–44.
124. Татаринов, К.А. (1956) *Звірі західних областей України (Матеріали до вивчення фауни Української РСР)*. Київ: Вид-во АН УРСР. 1956. с. 1–188. Available at: <http://terioshkola.org.ua/library/classic/tatarinov-1956.htm>

125. Терновский, Д.В. (1977) *Биология куницеобразных. (Mustelidae)*. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, с. 1–280.
126. Тимошенко, В., Кондратенко, А. (2006) Исследование фауны млекопитающих в заповеднике «Хомутовская степь», *Праці Теріологічної Школи*, 7, с. 33—37.
127. Токарский, В. А. (2014) Видовой состав млекопитающих НПП «Двуречанский». *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія*, Вип. 19, с. 81–89.
128. Фортунатов, Б. К. (1933) О генеральном плане реконструкции промысловой фауны европейской части СССР и Украины. *Природа и социалистическая экономика (Охрана природы)*. № 6, с. 90–109.
129. Херсонське обласне виробниче управління меліорації та водного господарства. (2025) Водні ресурси. Електронний ресурс. Available at: https://www.vodgosp.kherson.ua/vodnye_resursy/
130. Хільчевський, В. К., Гребінь, В. В. (2017) Гідрологічне та водогосподарське районування території України, затверджене у 2016 р. – реалізація положень ВРД ЄС. *Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія*, 1 (44), с. 8–20.
131. Центральное статистическое управление Украинской ССР. «Основные показатели охотничьего хозяйства Украинской ССР» за 1984–1990 г. *Статистический бюллетень, форма № 2–мп (охота)*, г. Киев – архив организации.
132. Церевитинов, Б. Ф. (1970) Регулирование географической изменчивости размеров тела охотничьих животных. *Доклад на VIII Международном конгрессе биологов-охотоведов, Хельсинки, 22–27 августа 1970 года.*, с. 22–27.
133. Чернай, А. (1853) *Фауна Харьковской губернии и прилежащих к ней мест составленная, преимущественно по наблюдениям сделанным во время*

ученой экспедиции, совершенной в 1848 и 1849 годах. Харьков: Университетская типография, Вып. 2 (Фауна млекопитающих и птиц), с. 1–51.

134. Шейхас, І. (2023) Острів Джарилгач: результати мисливствознавчих досліджень 1991–2022 років. *Theriologia Ukrainica*, 26, с. 176–196. DOI: 10.53452/TU2616

135. Янушевич, А.И. (1963) Итоги и перспективы акклиматизации зверей в Киргизию. *Акклиматизация животных в СССР*. Фрунзе. с. 207–209.

136. Ahmed, D. A., Hudgins, E. J., Cuthbert, R. N., Haubrock, P. J., Renault, D., Bonnaud, E., Diagne, C., & Courchamp, F. (2021) Modelling the damage costs of invasive alien species. *Biological Invasions*. Advance online publication, 1949–1972. DOI: 10.1007/s10530-021-02586-5

137. Alonzi, A., Scalera, R. (2012) Alien mammals in Europe: updated numbers and trends, and assessment of the effects on biodiversity. *Integrative Zoology*, 7, p. 247–253. DOI: 10.1111/j.1749-4877.2012.00309.x

138. Anderson, M. J. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, p. 32–46.

139. Angulo, E., *et al.* (2021) Non-English languages enrich scientific knowledge: The example of economic costs of biological invasions. *Science of The Total Environment*, Vol. 775, 144441. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.144441

140. Ansorge, H., Suchentrunk, F. (2001) Aging steppe polecats (*Mustela eversmanni*) and polecats (*Mustela putorius*) by canine cementum layers and skull characters. *Wissenschaftliche Mitteilungen Niederösterreichisches Landesmuseum*, 14, p. 79–106.

141. Ansorge, H., Ranyuk, M., Kauhala, K., Kowalczyk, R., Stier, N. (2009) Raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides*, populations in the area of origin and in colonised regions — the epigenetic variability of an immigrant. *Annales Zoologici Fennici*, 46, p. 51–62. DOI: 10.5735/086.046.0106

142. Artemieva, E. (2021) Urban mammal fauna under conditions of a large city (on the example of Ulyanovsk, Middle Volga Region). *Theriologia Ukrainica*,

21, p. 3–23. Available at: <http://terioshkola.org.ua/library/pts21-lynx/TU2103-artemieva-urbomam.pdf>

143. Asahara, M. (2013) Shape variation in the skull and lower carnassial in a wild population of raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*). *Zoological Science*, 30 (3), p. 205–210. DOI: 10.2108/zsj.30.205

144. Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R. (1986) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Sunderland, Mass Inc., p. 1–876.

145. Belard, C., *et al.* (2018) Insights from modeling studies on how climate change affects invasive alien species geography. *Ecology and Evolution Volume*, 8 (11), p. 5688–5700.

146. Bertolino, S., di Montezemolo, N.C., Preatoni, D.G. *et al.* (2014) A grey future for Europe: *Sciurus carolinensis* is replacing native red squirrels in Italy. *Biol Invasions*, 16, p. 53–62. DOI: 10.1007/s10530-013-0502-3

147. Bócsi, B., Bíró, Z. S., Katona, K. (2024) A nutria (*Myocastor coypus*) terjeszkedése Közép Európában: biológiai és gazdálkodási vonatkozások. In: Cserkész, T., Kiss, C. S., Csorba, G. (szerk.). *Emlőskutatók Szakmai Napja: Konferencia és Workshop*. Eger: MTM, p. 1–9.

148. Bowman, J., Kidd, A. G., Gorman, R. M., Schulte-Hostedde, A. I. (2007) Assessing the potential for impacts by feral mink on wild mink in Canada. *Biological conservation*, 139, p. 12–18. DOI: 10.1016/j.biocon.2007.05.020

149. Cardini, A., Elton, S., Kovarovic, K. [*et al.*]. (2021) On the misidentification of species: sampling error in primates and other mammals using geometric morphometrics in more than 4000 individuals. *Evolutionary Biology*, 48, p. 190–220.

150. Coulon, A., *et al.* (2004) Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology*, 13 (9) p. 2841–2850. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2004.02253.x

151. Council of Europe. (1979) *Bern Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats*. Strasbourg, 19 September 1979, as amended 1999. Council of Europe Publishing.
152. Cox, P. G., J. Kirkham, Herre, A. (2013) Masticatory biomechanics of the Laotian rock rat, *Laonastes aenigmamus*, and the function of the zygomaticomandibularis muscle. *PeerJ*, 1, p. 1–16. DOI: 10.7717/peerj.160
153. Csányi, E., Sándor, B., & Sándor, G. (2023) Morphometric measurements of red foxes (*Vulpes vulpes*) in Somogy County, Hungary. *Magyar Ápróvad Közlemények*, 15, p. 11–21. DOI: 10.17243/mavk.2023.011
154. Csorba, G., Cserkész, T., Görföl, T. *et al.* (2024) Revised checklist of Hungarian wild mammals [Magyarország vadon élő emlőseinek aktualizált listája]. *Állattani Közlemények*, 109 (1–2), p. 49–62. [Hungarian] DOI: 10.20331/AllKoz.2024.109.1-2.6
155. Cushman, S. A., *et al.* (2006) Gene Flow in Complex Landscapes: Testing Multiple Hypotheses with Causal Modeling. *The American Naturalist*, 168 (4), p. 486–499. Available at: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/506976>
156. Dayan, T., & Simberloff, D. (2005) Ecological and community-wide character displacement: The next generation. *Ecology Letters*, 8 (8), p. 875–894. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00791.x
157. Diagne, C., Leroy, B., Vaissière, A. C. *et al.* (2021) High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 592, p. 571–576. DOI: 10.1038/s41586-021-03405-6
158. Dudley, J. P., Ginsberg, J. R., Plumptre, A. J., Hart, J. A., & Campos, L. C. (2002). *Effects of war and civil strife on wildlife and wildlife habitats*. *Conservation Biology*, 16 (2), p. 319–329. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2002.00306.x
159. Dziech, A., H. Wierzbicki, M. Moska, M. Zatoń-Dobrowolska. (2023) Invasive and alien mammal species in Poland—a review. *Diversity*, 15. p. 1–19.

160. Essl, F., *et al.* (2020) Drivers of future alien species impacts: An expert-based assessment. *Global Change Biology*. 26 (9) p. 4651–5343. DOI: 10.1111/gcb.15199
161. Fiscer, M. L., *et al.* (2017) Multiple founder effects are followed by range expansion and admixture during the invasion process of the raccoon (*Procyon lotor*) in Europe. *Diversity and Distributions*. 23 (4), p. 409–420. DOI: 10.1111/ddi.12537
162. GBIF.org (2025 a) *GBIF Occurrence Download: Myocastor coypus in Ukraine*. DOI: 10.15468/dl.vpzhr8 (accessed on 17 July 2025).
163. GBIF.org (2025 b). *GBIF Occurrence Download: Ondatra zibethicus in Ukraine*. DOI: 10.15468/dl.puprap (accessed on 17 July 2025).
164. GBIF.org (2025 c) *GBIF Occurrence Download: Neogale vison in Ukraine*. DOI: 10.15468/dl.8sgjph (accessed on 17 July 2025).
165. GBIF.org (2025 d) *GBIF Occurrence Download: Nyctereutes procyonoides in Ukrain*. DOI: 10.15468/dl.yt4zfw (accessed on 17 July 2025).
166. Ge, D., L. Yao, L. Xia, Z. Zhang, Q. Yang. (2015) Geometric morphometric analysis of skull morphology reveals loss of phylogenetic signal at the generic level in extant lagomorphs (Mammalia: Lagomorpha). *Contributions to Zoology*, 84 (4), p. 267–284.
167. Genovesi, P., Carnevali, L., Alonzi, A., Scalera, R. (2012) Alien mammals in Europe: updated numbers and trends, and assessment of the effects on biodiversity. *Integrative Zoology*, 7, p. 247–253. Available at: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4020-8280-1_9
168. Gethöffe, F., & Siebert, U. (2020) Current knowledge of the neozoa, Nutria and Muskrat in Europe and their environmental impacts. *Journal of Wildlife and Biodiversity*, 4(2), p. 1–12. Groves, C. P. DOI: 10.22120/jwb.2019.109875.1074

169. Gould, H. N., Kreeger, F. B. (1948) The skull of the Louisiana muskrat (*Ondatra zibethica rivalicia* Bangs): in the skull in advanced age. *Journal of Mammalogy*, 29, p. 140–147. DOI: 10.2307/1375240
170. Haba, C., Oshida, T., Sasaki, M., Endo, H., Ichikawa, H., Masuda, Y. (2008) Morphological variation of the Japanese raccoon dog: implications for geographical isolation and environmental adaptation. *Journal of Zoology*, 274 (3). p. 239–247. DOI: 10.1111/j.1469-7998.2007.00376.x
171. Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 (1), a04.
172. Hanson, T. L., Machlis, G. E., Špirić, Z., & McKendry, J. E. (2018) Biodiversity conservation and armed conflict: A warfare ecology perspective. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1429 (1), p. 35–53. DOI: 10.1111/nyas.13689
173. Hidaka, S., Matsumoto, M., Hiji, H., Ohsako, S., Nishinakagawa, H. (1998) Morphology and morphometry of skulls of raccoon dogs, *Nyctereutes procyonoides* and badgers, *Meles meles*. *Journal of Veterinary Medical Science*, 60 (2), p. 161–167. DOI: 10.1292/jvms.60.161
174. Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*. 93 (870), p. 145–159. DOI: 10.1086/282070
175. Jurgelėnas, E., Daugnora, L. (2005) Osteometrical analysis of skulls in red foxes and raccoon dogs. *Veterinarija ir zootechnika*, 32 (54), p. 11–15.
176. Jurgelėnas, E., Jasinevičiūtė, I., Daugnora, L. (2023) Prevalence and Characterization of Dental and Skull-Bone Pathologies of the Raccoon Dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Lithuania. *Animals*, 13 (15), 2437. DOI: 10.3390/ani13152437
177. Kadlec, R. H., Pries, J., & Mustard, H. (2007) Muskrats (*Ondatra zibethicus*) in treatment wetlands. *Ecological Engineering*, 29 (2), p. 143–153. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2006.06.008

178. Kim, S. I., Suzuki, S., Oh, G., Koyabu, D., Oshida, T., Lee, H. [*et al.*]. (2012) Sexual dimorphism of craniodental morphology in the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* from South Korea. *Journal of Veterinary Medical Science*, 74 (12), p. 1609–1616. DOI: 10.1292/jvms.12-0281
179. Kim, Y. K., Kim, H. N., Oh, D. J., Park, J. Y., & Lee, H. (2018). Sexual dimorphism of craniomandibular size in the Eurasian otter (*Lutra lutra*) from South Korea. *Journal of Veterinary Medical Science*, 80 (4), p. 594–600. DOI: 10.1292/jvms.17-0441
180. Klingenberg, C. P., McIntyre, G. S. (1998) Geometric morphometrics of developmental instability: Analyzing patterns of fluctuating asymmetry with procrustes methods. *Evolution*, 52 (5), p. 1363–1375. DOI: 10.2307/2411306
181. Klingenberg, C. P. (2011) MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, p. 353–357. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x
182. Korablev, N. P., Szuma, E., Korablev, P. N., Zinoviev, A. V. (2017) Dental polymorphism of the raccoon dog in indigenous and invasive populations: internal and external causation. *Mammal Research*, 62, p. 163–177. DOI: 10.1007/s13364-016-0293-x
183. Korablev, N. P., Szuma, E. (2014) Variability of native and invasive raccoon dogs' *Nyctereutes procyonoides* populations: looking at translocation from a morphological point of view. *Acta Theriologica*, 59, p. 61–79. DOI: 10.1007/s13364-012-0127-4
184. Kvach, Y., Kutsokon Y. (2017) The non-indigenous fishes in the fauna of Ukraine: a potentia ad actum. *BioInvasions Record*, p. 269–279.
185. Lalis, A., A. Evin, C. Denys. (2009) Morphological identification of sibling species: the case of West African *Mastomys* (Rodentia: Muridae) in sympatry. *Comptes Rendus. Biologies*, 332, p. 480–488.

186. Latimer, H. B., Riley, R. B. (1934) Measurements of the skull and of some of the long bones of the muskrat (*Ondatra zibethicus cinnamominus*). *Journal of Morphology*, 56, p. 203–212. DOI: 10.1002/jmor.1050560110
187. Lawrence, M. J., Stemberger, H. L. J., Zolderdo, A. J., Struthers, D. P., & Cooke, S. J. (2015) The effects of modern war and military activities on biodiversity and the environment. *Environmental Reviews*, 23 (4), p. 443–460. DOI: 10.1139/er-2015-0039
188. Leppäkoski, E. (2002) Harmful non-native species in the Baltic sea – an ignored problem. In: *Schernewski, G., & Schiewer, U. (Eds). Baltic coastal ecosystems*. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 253–275.
189. MacArthur, R. (1970) Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology*, 1, p. 1–11. DOI: 10.1016/0040-5809(70)90039-0
190. Machlis, G. E., Hanson, T., Špirić, Z., & McKendry, J. E. (Eds.). (2011) *Warfare ecology: A new synthesis for peace and security* (1st ed.). Springer. DOI: 10.1007/978-94-007-1214-0
191. Maga, A. M., N. Navarro, M. L. Cunningham, T. C. Cox. (2015) Quantitative trait loci affecting the 3D skull shape and size in mouse and prioritization of candidate genes in-silico. *Frontiers in Physiology*, 6 (92): p. 1–13. DOI: 10.3389/fphys.2015.00092
192. Markov, G., Heltai, M., Nikolov, I., Penezić, A., Lanszki, J., & Ćirović, D. (2017) Phenetic similarity of European golden jackal (*Canis aureus moreoticus*) populations from southeastern Europe based on craniometric data. *Biologia*, 72 (12), p. 1355–1361. DOI: 10.1515/biolog-2017-0148
193. Meiri, S., & Dayan, T. (2003). On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography*, 30 (3), p. 331–351. DOI: 10.1046/j.1365-2699.2003.00837.x
194. Milchev, B., Spassov, N. (2024) Invasive alien coypu (*Myocastor coypus*) as a prey of the native predator Eurasian eagle owl (*Bubo bubo*) in Bulgaria.

Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa», 67 (2), p. 443—462. DOI: 10.3897/travaux.67.e118250

195. Mooney, H. A., Cleland, E. E. (2001) The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98 (10), p. 5446–5451. DOI: 10.1073/pnas.091093398

196. Mucha, A., M. Zaton-Dobrowolska, M. Moska, H. Wierzbicki, A. Dziech *et al.* (2021) How selective breeding has changed the morphology of the American mink (*Neovison vison*)—A comparative analysis of farm and feral animals. *Animals*, 11 (1), p. 106. DOI: 10.3390/ani11010106

197. Murariu, D. (2005) The state of the mammals (Mammalia) along the Danube, between Gârla Mare and Călărăș (Romania). *Ibid.* 48. p. 427—445.

198. MWNH. (2013) *Ondatra zibethica* 02 MWNH 873. *Wikimedia Commons*. 28 January 2013. Available at: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/b2/Ondatra_zibethica_02_MWNH_873.jpg

199. Naturalis Biodiversity Center. (2012). *Mustela vison* (Schreber) – skull (ZMA.MAM.2100.a_lat) [Photograph]. *Wikimedia Commons*. Available at: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Naturalis_Biodiversity_Center_-_ZMA.MAM.2100.a_lat_-_Mustela_vison_Schreber_-_skull.jpeg

200. Otgonbaatar, M., Shar, S. (2019) Craniometric characteristics of the introduced muskrats (*Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766) in Khar-Us Lake National Park, Western Mongolia. *Mongolian Journal of Biological Sciences*, 17 (1), p. 57–64. DOI: 10.22353/mjbs.2019.17.07

201. Pankakoski, E., Nurmi, K. (1986) Skull morphology of Finnish muskrats: geographic variation, age difference sexual dimorphism. *Annales Zoologici Fennici*, 23, p. 1–32.

202. Parker, I. M. *et al.* (1999) Impact: Toward a Framework for Understanding the Ecological Effects of Invaders. *Biological Invasions*, 1, p. 3–19. Available at: <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1010034312781>

203. Peteren, K. (2001) Habitat and niche, concept of. *In: Levin, S. A. (Ed.). Encyclopedia of biodiversity. Academic Press.* 3. p. 303–315. DOI: <https://doi.org/10.1016/B0-12-226865-2/00144-9>
204. Pfennig, K. S., Pfennig, D. W. (2009) Character displacement: Ecological and reproductive responses to a common evolutionary problem. *The Quarterly Review of Biology*, 84 (3), p. 253–276. DOI: 10.1086/605079
205. Podra, M., Gomez, A. (2018) Rapid expansion of the American mink poses a serious threat to the European mink in Spain. *Mammalia*, 82, p. 580–588.
206. Popova, L. Lemanix, A., Ulbricht, A., Nadachowski, A. (2021) Expansion, speciation and a change of trophic niche: a case study of the Early Pleistocene ground squirrels *Spermophilus polonicus* and *S. praecox*. *Historical Biology*, 33 (1), p. 4–18.
207. Prūsaitė, J., Mažeikytė, R., Pauža, D., Paužienė, N., Baleišis, R., *et al.* (1988) Lietuvos fauna: Žinduoliai. Mokslas, Vilnius.
208. Steinbring, J. (2006. Raccoon dog skull [Photograph]. *Wikimedia Commons*. Available at: <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Racoondog-skull.jpg>
209. Shar, S., Samiya, R., Saveljev A. P. (2013) Alien mammals of Mongolia'. *In: Yu. Yu. Dgebuadze [et al.] (eds). The IV International Symposium invasion of alien species in Holarctic.* Institute for Biology of Inland Waters & Institute of Ecology and Evolution RAS. Bureau Filigran, Yaroslavl, p. 1–16.
210. Quintela, F. M., R. Fornel, T. R. O. Freitas. (2016) Geographic variation in skull shape of the water rat *Scapteromys tumidus* (Cricetidae, Sigmodontinae): isolation-by-distance plus environmental and geographic barrier effects? *Anais da Academia Brasileira de Ciê*, 88 (1), p. 451–466. DOI: 10.1590/0001-3765201620140631
211. Rappoldt, C., Hogewed, P. (1980) Niche packing and number of species. *The American Naturalist*, 116 (4), p. 480–492. Available at: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/epdf/10.1086/283643>

212. Richardson, D. M. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6 (2), p. 93–107. DOI: 10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x
213. Ruprecht, A. I. (1974) Craniometric variations in Central European populations of *Ondatra zibethica* (Linnaeus, 1766). *Acta Theriologica*, 19, p. 463–507. Available at: <https://rcin.org.pl/ibs/dlibra/docmetadata?id=10231&from=publication>
214. Salgado, I. (2018) Is the raccoon (*Procyon lotor*) out of control in Europe? *Biodiversity and Conservation*, 27 (9), 2243–2256.
215. Sanders, N. J., Gotelli, N. J., Heller, N. E., & Gordon, D. M. (2003) Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100 (5), p. 2474–2477. DOI: 10.1073/pnas.0437913100
216. Santini, A., Maresi, G., Richardson, D. M., & Liebhold, A. M. (2023) Collateral damage: military invasions beget biological invasions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 21 (10), p. 469–478. DOI: 10.1002/fee.2640
217. Savarin, A. (2023) Craniological features of the American mink in south-eastern Belarus. *Theriologia Ukrainica*, 26, p. 87–95.
218. Skyriene, G., Paulauskas, A. (2014) The muskrat skull variation of morphometric parameters to comparing primary and secondary introducents. *Balkan Journal of Wildlife Research*, 1 (1), p. 34–39. DOI: 10.15679/BJWR.V1I1.12
219. Son, M. O. (2019) Alien invertebrates in Ukrainian inland waters in the context of basin approach to river management and monitoring. *Geo&Bio*. Vol. 17, p. 77–84. DOI: 10.15407/gb.2019.17.077
220. Stope, M. B. (2023) The Raccoon (*Procyon lotor*) as a Neozoon in Europe. *Animals*, 13(2), 273. DOI: 10.3390/ani13020273
221. Stuart, Y. E., & Losos, J. B. (2013) Ecological character displacement: Glass half full or half empty? *Trends in Ecology and Evolution*, 28 (7), p. 402–408. Available at: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534713000669>

222. Tamlin, A. L., Bowman, J., Hackett, D. F. (2009) Separating wild from domestic American mink *Neovison vison* based on skull morphometrics. *Wildlife Biology*, 15, p. 266–277. DOI: 10.2981/08-004
223. Taraska, M., Sulik, M., Lasota, B. (2016) Comparison of the craniometric parameters of wild and farm American mink (*Mustela Vison*). *Folia Morphologica*, 75 (2), p. 251–256. Available at: <https://10.5603/FM.a2015.0092>
224. Tedeschi, L., Biancolini, D., Capinha, C., Rondinini, C., Essl, F. (2022) Introduction, spread, and impact of invasive alien mammal species in Europe. *Mammal Review*, 52, p. 252–266. DOI: 10.1111/mam.12277
225. Vaczi, O. (2022) Nutria. *Myocastor coypus* (Molina, 1782). In: Haraszthy L. (szerk.). *Invasive Animal Species in Hungary*. Budapest: Duna-Ipoly National Park Directorate — Ministry of Foreign Affairs and Trade, 2022. p. 338–341.
226. Volokh, A., Rozhenko N. (2011) Dynamics of the range and population of the European Mink (*Mustela lutreola* L., 1761) in Ukraine. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung*, 36, p. 425–435.
227. Wauters, L. A., Lurz, P. W. W., Santicchia, F. (2023) Interactions between native and invasive species: A systematic review of the red squirrel-gray squirrel paradigm. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11, 1083008
228. Woloch, A., Roženko, N. (2007) Die Aklimatisation des Marderhundes in der Südukraine. *Beiträge zur Jagd & Wildforschung*. 32. p. 409–422.
229. Zagorodniuk, I. (2009) Regularities in size differentiation of species and sexes from multispecies guild (example with genus *Mustela*). *Proceedings of the State Natural History Museum (Lviv)*, 25, p. 251–266.
230. Zagorodniuk, I. (2019) Range dynamics in sibling species: facts and reconstructions for the mammal fauna of Eastern Europe. *Theriologia Ukrainica*, 2019, 18, p. 20–39. DOI: 10.15407/pts2019.18.020

ДОДАТКИ

Додаток 1. Перелік краніологічних зразків використаних в ході дослідження морфологічної мінливості

Зразки *Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766 (162 зразки)

(1) басейн Нижнього Дніпра (n = 34) — вибірка об'єднує зразки з пониззя Дніпра в Херсонській обл. (ННПМ-з: n = 19, зібрані О. Гізенко, 1960–1961 pp.), та зразки з Снігурівського зрошувального каналу (р. Інгулець, Миколаївська обл. ННПМ-з: n = 15, leg. Д. Берестенніков, 1963 p.).

(2) Басейн Дунаю, Одеська область (n = 15) — вибірка сформована зі зразків тварин добутих в озерах поблизу Дунаю на території Одеської обл. (ННПМ-з: n = 11, leg. В. Самош, 1962–1963 pp. ЗМКУ: n = 4, leg. М. Гегенюком, n = 4, 1973 p.).

(3) Басейн Дністра та Прип'яті: (n = 47) — вибірка сформована на основі зразків з Львівської обл. (ДПМ: n = 16, leg. К. Татаринов, 1949–1950 pp.) та Тернопільської обл., (ЗМД: n = 3, leg. Говда, n = 3, 1962–1963 pp.).

(4) Басейн Сіверського Дінця (n = 4) — зразки з Луганської (ННПМ-з: n = 2, leg. О. Кондратенко n = 2, 1995–1996 pp.) та Харківської обл. (ХНУ: n = 2, leg. Г. Ткач, О. Зоря, 1995 p.).

(5) Середній Дніпро (n = 62) — зібрані на території Дніпропетровської та Запорізької областей на лівому березі Дніпра (ННПМ-з: leg. Н. Лебедева, 2005–2011 pp.).

Зразки *Neogale vison* Schreber, 1777 (29 зразків)

(1) Басейн верхнього Дніпра (n = 18) — до цієї вибірки включено черепа з території Київської обл., (ЗМКУ, n = 6, leg. ?, рік. ?, ННПМ-з, n = 11, leg. Шевченко, 2011 p.) та Києва (ННПМ-з, n = 1, з робочої колекції автора, 2024 p.), Чернігівська область, n = 4 (ЗМКУ: n = 1, leg. ?, рік. ?; ННПМ–р: leg. В. Смаголь, 2003 p.; Робоча колекція автора: n = 2, Менський район, зібрано у 2023 році). Через географічну близькість також включено зразок з Житомирська область, (ННПМ–з: n = 1, leg. А. Волох, 2015 p.).

(2) Черкаська область (n = 5) — вибірка включає зразки з тваринницького господарства Черкаської обласної споживчої спілки на території Сосновського мисливського господарства, (ННПМ–п, leg. Ю. О. Лебідь, 1986 p.).

(3) Басейн річки Сіверський Донець (n = 6) — зразки з Луганської (ЗМЛГ: n = 4, leg. С. Литвиненко, det. І. Загороднюк, 2000-ні pp.) та Донецької обл. (МПХУ, n = 2, leg. ?, 1986 p.).

Nyctereutes procyonoides Gray, 1834 (62 зразки)

Зразки тварин з території України:

(1) Центральні області України (18 зразків): • Черкаська обл., окоп. с. Лящівка, leg. М. М. Клестов: зразок у зборах ННПМ-п № 6410 (11.1996) та два зразки у зборах ННПМ-з, № 8602 (2008-2009 pp.) та № 8603 (2011 p.); • Чернігівська обл.: один зразок у колекції ННПМ-з, № 11594 (23.03.1973, leg. Л. Шевченко) та один зразок у колекції ЗМКУ, без №, leg. ? (7.01.2001); • Київська обл.: два зразки у зборах ННПМ-з, № 11611 (3.02.1977, leg. К. Михайлов) та № 11610 (10.1982, leg. К. Михайлов). Сім зразків знаходяться в колекції ЗМКУ, № 4387 (2.12.1954, leg. Д. Борзаковський), № 3893 (16.10.1955, leg. Д. Борзаковський), № 3354 (2.10.1952, leg. О. Корнєєв), № 446 (10. 09.1946, leg. ?), № 3305 (27.05.1952, leg. ?), № 3345 (8.11.1949, leg. ?) та № 4004 (10.08.1953). Чотири зразки походять з колекції ННПМ-п: № 6435 (4.05.1937, даних про збирача немає), № 6413 (10.1997, І. Леґейда), № 6415 (10.1997, І. Леґейда) та № 4789 (1937, leg. ?).

(2) Східні області України (12 зразків): • Луганська обл.: один зразок у колекції ННПМ-з, № 11608 (08.1958, leg. ?), два зразки у колекції ННПМ-п: № 6420 (12.02.1938, leg. ?) та № 6808 (05.2002, leg. О. Кондратенко). Один зразок зберігається у робочій колекції І. Загороднюка (без дати, leg. ?). • Запорізька обл.: два зразки з колекції ННПМ-з, № 14472 (25.12.1993, leg. А. Волох) та № 2017 (08.2005, leg. А. Волох). • Полтавська обл., шість зразків у колекції ЗМКУ: № 3351 (1952 p., leg. М. Гавриленко), № 3356 (12.12.1952, leg. М. Гавриленко), № 3357 (03.1953, leg. О. Корнєєв), № 4297 (1.11.1953, leg. М. Гавриленко), №.3306 (24.11.1952, leg. Кишинський) та № 3355 (9.12.1952, leg. М. Гавриленко).

(3) Південні області України (26 екз.): • Херсонська обл., Чорноморський природний заповідник, 12 екз. у зборах ННПМ-з (1967 p.): № 1706, 11612, 12423, 12424, 12425, 12426, 12428, 12429, 12430, 12431, 12432 та 16059. 14 зразків у колекції ННПМ-п: № 6421, 6422, 6423, 6425, 6426 (1960 p., leg. О. Гізенко); № 6411 і 6412 (09.1997, leg. В. Ткач); № 6727, 6428 (7.01.1961, leg. С. Милинський); № 6429, 6430, 6431 (03.1962, leg. О. Гізенко); 6432 і 6434 (1961 p., leg. С. Милинський).

Зразки тварин з аборигенної популяції:

(4) Далекий Схід, Росія (6 зразків): • Хабаровський край, один зразок з колекції ННПМ-з: № 5273 (22.11.1959, leg. В. Яхонтов). • Приморський край, один екземпляр з колекції ННПМ-з: 11075 (05.1987, leg. О. Зиков) та три зразки з колекції ННПМ-п, № 1186,

1187 та 1988 (Приморський край, 1930-ті рр., leg. М. Щербина). • Читинська обл.: один екземпляр з колекції ЗМКУ, № 7478 (05.1988 р., leg. ?).

Додаток 2. Перелік знахідок досліджених видів

Додаток 2 А. Перелік знахідок *Myocastor coypus*

Суббасейн Середнього Дніпра

Поодинокі знахідки: * Київська обл., с. Хотинівка, напіввільне утримання кількох нутрій у річці біля приватної садиби (приблизно до 2019 р.), де було зафіксовано контакт з вільноживучими нутріями (В. Гриценко: РС-В); * гирло Десни, 2,5 км від с. Вигурівщина, нутрії трималися на затоці Дніпра, де жила сім'я бобрів, жовтень, рік не відомий (близько 2005—2010 рр. М. Клєстов: РС-В); * Київ, протоки біля Троєщини, літо 1995 р. (повідомлення А. Сагайдака [Парнікоза та Загороднюк, 2021]); * Київ, Троєщинська заплава, 2019 р. (повідомлення О. Причепи [Парнікоза та Загороднюк, 2021]); * Київ, Голосіївський р-н, 14.10.2023, n = 1, тварина облаштувала відкрите гніздо на штучних гідротехнічних спорудах ставка (М. Первак: SN-FB); * Київ, Пуща Водиця, 6.11.2017, дві самиці, що втекли з місця розведення до озера (Л. Клоцко: SN-FB); * Київська обл., поблизу м. Київ, неподалік Бортничів, 50,3464979, 30,6615178, 1.07.2024 (Т. Рада: SN-FB); * Київська обл., Вишгородський р-н, с. Сухолуччя, 04.11.2018, n = 2 (Т. Турейська: РС-N, рис. 2, а); * Київська обл., с. Осташів, 2.10.2021, база єгерів, густа меліоративна система на р. Прип'ять, Чорнобильський заповідник (Д. Вишневський: РС-В; ММ: «Сьогодні»); * Київська обл., Чорнобильський заповідник, 26.02.2024 (повідомлення на сторінці заповідника у Facebook); * Черкаська обл., Тальнівський р-н, с. Кобринова Гребля, 15.06.2018, ручна тварина, ймовірно потрапила в природу з культури, кілька тижнів підряд живилася з городів селян (ММ: «Вісті Черкащина»); * Київська обл., с. Гребінки, 3.07.2022, р. Протока, 49.961496, 30.185469, n = 1 (О. Uhnivenko: SN-INat); * Черкаська обл., с. Мехедовка, 49.882464, 32.255762, n = 1, 16.01.2024 (S. Kravchenko: SN-UkrBIN); * Вінницька обл., с. Ставки, n = 2, підгодовувалися свіжими овочами (І. Кучер: SN-FB); * Вінницька обл., с. Лядова, 14.08.2020 (О. Никитюк: SN-FB); * Черкаська обл., Канівський р-н, 28.12.2023, n = 1, без деталей (Т. Красова: SN-FB). * Київська обл., с. Хотів, літо 2024 р., n = 3 (дані з соцмереж); * Полтавська обл., м. Миргород, р. Хорол, 49.954782, 33.593342, 8.06.2022, n = 2 (доросла і молода особини) (mari_g: SN INat); * Полтавська обл., м. Полтава, вул. Зелений Острів, 49.584613, 34.58493, n = 3, 23.09.2022 (darinz: SN-INat); * Полтавська

обл., м. Полтава, міський парк, 25.10.2024, n = 4; * Дніпропетровська обл., Дніпровсько-Орільський ПЗ, берег Дніпра, 11 км нижче за течією від заповідника, осінь 2022 р. (повідомл. О. Христова [Задорожна та Трифанова 2023]); * Сумська обл., Лебединський р-н., 50.63347, 34.287433, n = 1, 5.08.2016 (V. Parkhomenko: SN INat).

Місця тривалого існування: * Дніпропетровська обл., м. Дніпро, річковий порт, 4.11.2022 (Г. Задорожна: РС-В), там само, тварин реєструють кілька років поспіль (SN-FB); * Полтавська обл., м. Полтава, р. Ворскла, 16.12.2021, понад рік підгодовували пару нутрій, у яких в жовтні 2021 р. був приплід з 6 юв. (ММ: «ІРТ Полтава»).

Суббасейн Десни

Поодинокі знахідки: * Чернігівська обл., Носовський р-н, с. Володькова Дівиця (до 2016 р. «Червоні Партизани»), 50.944, 31.789, n = 1, 25.12.1997 (дані О. Вобленка: РС-В).

Басейн Дністра

Поодинокі знахідки: * Вінницька обл., окол. м. Ямпіль, 48.230, 28.278, 16.07.2009, р. Дністер, n = 1 (N. Smirnov: SN-INat); * Вінницька обл., с. Погребище, Заводський став, 49.493824, 29.264668, n = 1, 10.06.2021 (K. Pogorila: SN-UkrBIN).

Стабільні популяції: * Одеська обл., Нижньодністровський НПП, звичайний вид, добре зимує, розмножується; вид умисно вселено місцевими мешканцями (М. Роженко: РС-В); * Одеська обл., Нижньодністровський НПП, гирла річок Дністер та Турунчук, станом на 16.02.2025 близько 100 особин протягом кількох років реєструють на території Парку (масмедіа).

Суббасейн Нижнього Дніпра

Поодинокі знахідки: * Дніпропетровська обл., м. Дніпро, Монастирський острів, 12.12.2021, n = 1 (Д. Васильєва: SN-FB); * Дніпропетровська обл., м. Дніпро, 20.12.2023, n = 1 (М. Педашенко: SN-FB); * Херсонська обл., район с. Каїри, одна з дніпровських заток, 07.06.2020 (О. Гуда: SN-FB); * Запорізька обл., Мелітопольський р-н, Приазовський НПП, р. Великий Утлюк, 46.587811, 35.073128, 2 ос. (є фото, на снігу), 21.01.2021 (О. Дядичева, особ. повід.).

Місця постійного існування: * Запорізький міський яхт-клуб, 2022 р. (ММ); * нутрія на позиціях військових, квітень 2024 р., ймовірно запорізький напрямок (рис. 2 д, SN).

Стабільні популяції: * Дніпропетровська обл., район Кривого Рогу, очисні споруди між селами Красне і Широке [басейн р. Кам'янка], 1990: випущено 4 пари на незамерзаючих ставках, «прижилися, дали потомство і створили невелику популяцію, яка, скоріше за все, існує і зараз», до 2000-х років у цих ставках щороку добували до 35 нутрій, пізніше попит на хутро впав, дані В. Стригунова (Волох, 2012 б).

Басейн річок Приазов'я

Поодинокі знахідки: * Донецька обл., Хомутовський степ, р. Грузький Єланчик, 1980 р.; там само, 2002 р. [Тимошенко и Кондратенко, 2006]; * Донецька обл., РЛП «Половецький степ», [р. Каратюк], 2024 р. і раніше (Н. Долгова, Т. Князева: ММ); * Донецька обл., р-н Авдіївки, загинула тварина поблизу позицій військових, осінь 2024 р. (ММ); * Донецька обл., р. Кринка, Зуївське вдсх., n = 15 (2 ad, 13 juv), лютий 2025 р. (ММ).

Суббасейн Сіверського Дінця

Поодинокі знахідки: * Донецька обл., Крейдова флора ПЗ, 2002 р. [Павлов 1963]; * Донецька обл., м. Донецьк, вул. Багратіона, 17.04.2023, n = 1 (ММ); * Луганська обл., Стрільцівський степ, р. Черепаха, в районі автомобільного мосту, 2020 р., n = 1 (авторські дані); * Харківська обл., м. Харків, р. Студенок, 28.08.2021, n = 1 (І. Козицький: SN-B); там само, 02.11.2021, n = 1 (ibid.); * Харківська обл., Богодухівський р-н, с. Валки, 2023 р. втечі з ферм, без деталей (SN); * Харківська обл., Красноградський р-н, с. Кегичівка, 2023 р., втечі з ферм, без деталей (SN); * Донецька обл., м. Слов'янськ, парк Шовковичний, ручна нутрія, 19.04.2024 (ММ: газета «Слов'янські відомості»).

Місця тривалого існування: * Луганська обл., Стрільцівський степ, р. Черепаха, 1982 р., n = 1, тварину спостерігали влітку і взимку, навіть після встановлення льодового покриву (Літопис Луганського природного заповідника за 1982 р.); * Луганська обл., м. Сіверськодонецьк, Паркове озеро, 29.01.2021, n = 1, альбінос (ММ).

Місця тривалого існування *M. soupis* на території східних областей України: * Донецька обл., с. Олександрівка, 1990 р., реєстрація регулярних зустрічей тварин в природі через втечі з ферми (О. Рєзнік: РС-B).

Крим

Стабільні популяції: * АР Крим, Сиваш, озеро в окол. с. Єрмакове, 45.863486, 34.474944, n = 1, 26.06.2020 (Т. Бєдієв: SN-INat.); * АР Крим, м. Сімферополь, Київський р-н, [озеро, пн. край], 21.6.2022, n = 1, 44.929066, 34.132356, (Є. Давиденко: SN-INat.); * АР Крим,

м. Сімферополь, Київський р-н, [озеро, пд. край], 30.03.2023, n = 1, 44.926713, 34.13116 (Є. Давиденко: SN-INat); * АР Крим, Сакський р-н, с. Шовковичне, 10.02.2023, n = 2, 45.188659, 33.670966 (Т. Бєдієв: SN-INat); * АР Крим, оз. Сасик-Сиваш, 45.217045, n = 1, 33.539342, 19.05.2024 (С. Богданович: SN-INat); * АР Крим, Сиваський залив, тварин випускають місцеві мешканці, живуть у кількості від кількох десятків, у штучних укриттях (з дощок або очерету) поруч з людськими поселеннями (10—20 м), 2005—2015 рр. (І. Євстаф'єв: РС-В).

Місця тривалого існування: * АР Крим, Ялтинський р-н, окол. с. Ізобільне, Ізобільницьке вдсх. і ставки нижче за нього, 44.687074, 34.357299; 44.687564, 34.358590; 44.681088, 34.371895; 44.681088, 34.371896 [Краснорайське оз.] та ін., 2021—2022 рр. п'ять реєстрацій (С. Богданович: SN-INat).

Причорномор'я * Одеська обл., Лиманський р-н, 46.659336, 31.184729, n = 1, 13.08.2013 (D. Smirnov: SN-INat).

Басейн Південного Бугу

Стабільні популяції: * Миколаївська обл., в районі с. Мар'ївка на р. Південний Буг, 2022—2024 рр. (можливо, й раніше) [Левченко и Старобогатов 1990]; поточна чисельність до 50 особин (В. Артамонов: РС-В).

Додаток 2 Б. Перелік знахідок *Ondatra zibethicus*

Суббасейн Нижнього Дніпра: * Запорізька обл. О. Хортиця, 12.02.2023, n = 1 (SN-FB: Національний заповідник Хортиця), 47.836163, 35.085676; * Запорізька обл., Якимівський р-н., 31.03.2021, n = 1 (SN-INat: Galyna Mykytynets), 46.505847, 35.121144; * Запорізька обл., м. Запоріжжя, Осипенківський р-н, n = 1, тварина пересувалась уздовж тротуару, поруч р. Верхня Хортиця (ММ-NM: Голос Запоріжжя), 47.881871, 35.024478; * Запорізька обл., східні окол. м. Енергодар, канал від р. Дніпро, чисельні знахідки протягом 2010-2020 рр. (Є. Шорохова: РС); * Донецька обл., р. Солона, 1983 р. [Волох 2002]; * Запорізька обл., Запорізький р-н (leg. Лебедєва Н. І.).

Суббасейн Середнього Дніпра: *м. Київ та його околиці, період 2017-2025 рр. (спост. Т. Турейської); *м. Суми, літо 2024 р., озеро Чеха (спостереження автора).

Суббасейн Десни: *Чернігівська обл., с. Сокиринці, 19.05.2020 (leg. Н. Андреева).

Суббасен Верхнього Дніпра: *околиці м. Любеч, літо 2024 (дані соцмереж).

Крим: * АР Крим, Білогірський р-н., с. Сім'яне, 45.459984, 34.762471, n = 1, 13.05.2023, (Талят Бедиев: SN-INat).

Річки Приазов'я: Донецька область (XX ст.): * р. Великий Утлюк, 1986 р. [Волох 2002]; * р. Малий Утлюк, 1986 р. [Волох 2002]; * НПП «Кам'яні Могили», р. Каратиш, 1989 р. [Волох 2014]; Донецька область (XXI ст.): * м. Донецьк, мікрорайон Текстильник, червень 2016 р., n = 2 (за відеоматеріалами з youtube.com); * м. Донецьк, р. Кальміус, 15.05.2023 р., n = 1 (Н. Додоєнкова, соціальні мережі).

Суббасейн Сіверського Дінця: Луганська область (XX ст.): * Кременські ліси, 1945 р., інтродукція; * р. Сіверський Донець (середня течія), 1969 р., інтродукція [Волох 2014]; * північні райони області, притоки Дінця, 1970 р., поширення [Волох 2014]; * Міловський район, річки Комишна, Мілова та Черепаха, 1976 р., численні знахідки (анкетні дані); * Кременський район, Сіверське лісництво, берег оз. Клешня, 03.07.1994 р., n = 1, ЗМ ЛНУ: збір О. Кондратенка; * Біловодський район, м. Городище, озеро біля р. Деркул, весна 1995 р., n = 1, ЗМ ЛНУ; * Станично-Луганський район, поблизу с. Герасимівка, 07.04.1998 р., n = 1, ЗМ ЛНУ: збір О. Кондратенка. Харківська область (XX ст.): * околиці м. Харків, 1929 р., невдала інтродукція, n = 36 [Колосов та Лавров 1968]; * Новопсковський район, р. Кам'янка біля с. Кам'янка, липень 2017 р., кілька поселень (дані автора); * Станично-Луганський район, Станично-Луганське рибне господарство, 2013 р., n = 1, ЗМ ЛНУ; * Новопсковський район, р. Кам'янка біля с. Кам'янка, 2018 р., кілька поселень (дані автора); * Міловський район, НПП «Стрільцівський степ», р. Черепаха, 18.03.2019 р., n = 1 (дані автора); * м. Сєвєродонецьк, оз. Чисте, 14.07.2020 р., n = 1 (дані автора); * Станично-Луганський район, смт Станиця Луганська, оз. Рубіжне, 04.10.2020 р., n = 1 («Хроніки ЛНР»: дані В. Мороза); * м. Старобільськ, р. Айдар, вересень 2021 р., n = 1 (дані автора); * Старобільський район, поблизу м. Старобільськ, р. Айдар, численні поселення, 2022 р. (дані автора). Харківська область (XXI ст.): * Лозівський район, р. Бритаї, 2013 р.; * м. Ізюм, р. Сіверський Донець, 30.06.2020 р., n = 1 (Д. Абдієва, соціальні мережі); * м. Харків, р. Студенок, 19.05.2019 р., n = 1 (І. Козицький, соціальні мережі); * Зміївський район, р. Сіверський Донець, 2021 р. (дані автора); * Дворічанський ННП, р. Оскіл, 2003 р. [Наглов 2003]; * р. Казенний Торець, Донецька область; * річки Лугань і Велика Кам'янка, Луганська область (анкетні дані).

Додаток 2 В. Перелік знахідок *Neogale vison*

Басейн Південного Бугу: * Вінницька обл., Вінницький р-н, 25.03.2020, n = 1, 49.230988, 28.364263, тварина що переходила ґрунтову дорогу (olexandrzhmurko: SN-INat); * Вінницька обл., Літинський район, 49.255847, 28.091536, 16.03.2020, n = 1, в заростях очерету (olexandrzhmurko: SN-INat).

Басейн Десни: * Сумська обл., НПП «Деснянсько-Старогутський», заплава р. Десна, 4.10.2019, n = 1, на березі річки (С. Галущенко: SN-FB), 52.315019, 33.402435; * Сумська обл., м. Королевець, 26.09.2021, n = 1, мертва особина на березу озера (А. Ковтун: SN-FB), 51.548016, 33.404445.

Суббасейн Сіверського Дінця: Донецька область: * Бахмутський район, с. Дронівка, лісовий струмок, 27.10.2013 р., n = 1 [Yarotsky 2023]; * Лиманський район, с. Щурове, 2015 р., n = 1 (Ю. Прохорін, соціальні мережі); * м. Краматорськ, 31.02.2020 р., n = 1 (Ю. Прохорін, соціальні мережі); * Краматорський район, біля залізничної станції Брусине, 2020 р., n = 1 (Ю. Прохорін, соціальні мережі); * м. Святогірськ, 2020 р., n = 1 (Ю. Прохорін, соціальні мережі); * Сватівський район, поблизу м. Сватове, n = 1 (зразок у колекції І. Загороднюка); * Новопсковський район, пам'ятка природи «Осинова», 2–3.07.2004 р., *N. vison* полне на *O. zibethicus* (М. Колесніков, особисте повідомлення); * м. Слов'яносербськ, листопад 2008 р., n = 1 (визначення С. Литвиненка); * м. Слов'яносербськ, жовтень 2009 р., n = 1, ЗМ ЛНУ (визначення І. Загороднюка); * Слов'яносербський район, с. Кряківка, 2012 р., n = 1 [Литвиненко та Євтушенко 2015]; * м. Старобільськ, до 2014 р., n = 1, ЗМ ЛНУ; * НПП «Стрільцівський степ», 5.09.2019 р., n = 1 (дані автора); * смт Станиця-Луганська, оз. Рубіжне, 23.03.2020 р., n = 1 («Хроніки ЛНР», дані В. Мороза); * Міловський район, с. Стрільцівка, р. Комишна, 07.08.2020 р., n = 1 (дані автора); * смт Станиця-Луганська, оз. Глибоке, 06.05.2021 р., n = 1 (В. Головка, соціальні мережі); * Біловодський район, р. Деркул, 2019 р. (І. Загороднюк, особисте повідомлення); * м. Сорокине, р. Велика Кам'янка, осінь 2018 р., n = 1 (дані автора); * Печенізьке водосховище, 2013 р., n = 1 (соціальні мережі); * р. Сіверський Донець у місці впадіння р. Оскіл, весна 2013 р., n = 1 (повідомлення в соціальних мережах); * м. Чугуїв, р. Сіверський Донець, лівий берег, 26.02.2014 р., n = 1 [Яроцький 2023]; * НПП «Гомільшанські ліси», 04.12.2014 р., n = 2 [Яроцький 2023]; * Дворічанський ННП, 2014 р. [Токарський 2014]. * Балаклійський район, с. Андрійка, берег стариці, 04.04.2021 р., зафіксовано фотопасткою [Яроцький 2023]; * Балаклійський район, с. Андріївка, 17.04.2016 р. [Яроцький 2023].

Річки Приазов'я: * Зуївський ландшафтний парк, 25.04.2023 р. (В. Теляха, соціальні мережі).

Суббасейн Середнього Дніпра: Харківська область: * Слобожанський ННП, 2019 р., реєстрація фотопасткою (соціальні мережі); * Слобожанський ННП, р. Мерчик, 6–7 знахідок у 2012–2017 рр. [Бондаренко та ін. 2023].

Додаток 2 Г. Перелік знахідок *Nyctereutes procyonoides*

Річки Приазов'я: Донецька область: * Меотида ННП, 09.02.2011 р., n = 1 (соціальні мережі); * Меотида ННП, 2019 р. (соціальні мережі); * Половецький степ (ландшафтний парк), 29.06.2020 р., n = 1 (соціальні мережі).

Басейн Нижнього Дніпра: * околиці м. Селидове, n = 1 (анкетні дані). Луганська область: * n = 1, ЗМ ЛНУ (визначив І. Загороднюк).

Басейн Сіверського Дінця: * Ямпільське лісництво, болото, липень 2017 р., n = 1 (О. Захаров, соціальні мережі); * Свердловський район, НПП «Провальський степ», 2001 р., знайдено кісткові фрагменти, n = 1 (І. Загороднюк, особисте повідомлення); * Станично-Луганський район, біостанція ЛНУ в с. Ново-Іллієнко, 2008 р., n = 1, тварина з ознаками сказу була вбита місцевими жителями у підвалі (І. Загороднюк, особисте повідомлення); * Станично-Луганський район, біостанція ЛНУ в с. Ново-Іллієнко, 2010 р., неодноразові спостереження появ тварин на території садиби, ймовірно приваблених підгодовлею собак (І. Загороднюк, особисте повідомлення); * Станично-Луганський район, територія Станично-Луганського рибного господарства, 29.05.2012 р., n = 1, ЗМ ЛНУ; * Слов'яносербський район, 20.10.2012 р., n = 1, ЗМ ЛНУ (збір П. Форощука); * Станично-Луганський район, с. Плотина, 24.10.2012 р., n = 1, ЗМ ЛНУ (визначив С. Литвиненко); * Лутугинський район, околиці луганського аеропорту, жовтень 2012 р., ЗМ ЛНУ (визначив С. Філіпенко); * Лутугинський район, околиці луганського аеропорту, 20.03.2013 р., ЗМ ЛНУ (збір С. Литвиненка). * Станично-Луганський район, с. Плотина, березень 2013 р., ЗМ ЛНУ (збір В. Ветрова); * Станично-Луганський район, поблизу с. Золотарівка, 28.10.2014 р., ЗМ ЛНУ (збір В. Ветрова); * Сорокинський район, с. Кружилівка, осінь 2018 р. (анкетні дані); * НПП «Стрільцівський степ», околиці с. Криничне, n = 1, 01.08.2019 р. (дані автора); * р. Деркул (Біловодський район) [Мележик 2015]; * Харківська обл., Ізюмський район,

05.06.2017 р., зафіксовано фотопасткою (В. Ловчиновський, соціальні мережі); * м. Харків, північні околиці міста (анкетні дані).

Басейн Середнього Дніпра: Харківська область: * Слобожанський ННП, Пархомівське лісництво, 11.05.2015 р., зафіксовано О. Горовим [Брусенцова та Бондаренко 2019].

Додаток 3. Результати вимірювань черепів

Додаток 3 А. *Nyctereutes procyonoides* з території України та Далекого Сходу (мм)

Ознаки	Центральні області (n = 18)		Східні області (n = 12)		Південні області (n = 26)		Далекий схід (n = 6)	
	Min-max M ± SD	CV	Min-max M ± SD	CV	Min-max M ± SD	CV	Min-max M ± SD	CV
CBL	96,2–125,0 116,3 ± 6,6	5,7	97,6–128,0 118,7 ± 8,3	7,0	113,5–130,0 121 ± 3,7	3,1	113,3–127,7 121,6 ± 4,9	4,0
ZYG	66,6–74,1 63,9 ± 8,3	13,1	61,7–75,0 68,7 ± 3,5	5,1	60,1–73,3 66,6 ± 2,9	4,3	66,7–79,1 71,0 ± 4,4	6,2
CRB	39,2–45,2 42,0 ± 1,9	4,6	36,0–46,5 43,5 ± 2,8	6,5	39,0–46,0 42,7 ± 1,5	3,6	41,4–46,2 44,7 ± 1,7	3,8
CRH	41,0–49,0 44,0 ± 2,2	5,1	38,0–46,2 44,2 ± 2,3	5,2	34,0–49,5 44,6 ± 2,9	6,6	42,9–48,0 45,0 ± 2,0	4,5
IOR	17,4–26,0 21,9 ± 2,5	11,2	21,7–25,3 23,3 ± 1,2	5,3	20,4–26,8 22,8 ± 1,6	6,9	21,1–26,8 23,3 ± 2,0	8,4
POR	18,0–23,0 20,1 ± 1,2	6,0	18,0–22,9 20,6 ± 1,4	6,8	17,0–22,1 19,8 ± 1,3	6,7	18,4–22,0 20,5 ± 1,4	7,0
BUL	15,0–22,0 19,5 ± 1,8	9,4	15,8–20,7 19,2 ± 1,4	7,4	17,8–23,0 20,5 ± 1,3	6,4	19,2–21,5 20,2 ± 0,9	4,4
BUB	12,0–18,7 14,7 ± 2,1	14,0	11,7–16,0 14,0 ± 1,2	8,4	12,3–19,9 14,5 ± 1,9	13,2	14,0–16,0 15,0 ± 0,7	4,5
JUG	9,2–12,8 11,2 ± 1,2	10,6	10,0–13,0 11,7 ± 1,0	8,9	9,9–18,1 11,7 ± 1,7	14,3	11,1–13,0 11,7 ± 0,7	6,2
BOC	18,5–26,0 22,5 ± 1,7	7,6	19,8–25,0 23,0 ± 1,7	7,5	20,5–24,8 23,4 ± 1,1	4,5	21,2–25,7 23,9 ± 1,6	6,6
ROH	28,8–36,1 32,8 ± 1,9	5,8	28,5–36,2 33,9 ± 2,0	6,0	30,8–35,0 33,6 ± 1,2	3,5	33–37,2 34,7 ± 1,7	4,8
DCM	38,6–47,0 44,1 ± 2,5	5,7	37,3–52,0 44,7 ± 3,8	8,4	15,1–47,2 42,7 ± 7,5	17,5	44,8–47,1 46,1 ± 0,8	1,8
DIM	49,2–59,4 55,1 ± 3,0	5,5	45,7–63,1 56,6 ± 4,5	7,9	44,0–59,7 56,4 ± 3,6	6,4	57,9–61,2 59,2 ± 1,3	2,2
DMM	32,4–48,9 36,3 ± 3,6	9,9	31,1–38,0 35,8 ± 2,3	6,4	32,4–38,8 36,3 ± 1,6	4,5	35,3–38,8 36,8 ± 1,5	4,1
FIL	5,1–8,3 6,9 ± 0,7	10,6	6,8–8,8 7,5 ± 0,6	7,4	6,0–8,9 7,2 ± 0,7	9,5	6,1–8,8 7,8 ± 1,0	13,4
MAL	76,0–95,4	5,9	85,0–97,2	4,8	86,2–97,4	2,9	90,0–101,0	4,3

	88,9 ± 5,2		92,1 ± 4,4		92,2 ± 2,7		93,6 ± 4,0	
MAH	38,0–53,0 46,1 ± 3,6	7,7	43,2–55,0 48,8 ± 3,4	6,9	44,2–51,2 47,6 ± 2,0	4,2	48,1–55,2 51,2 ± 2,9	5,7
dcm	44,6–54,5 50,3 ± 2,9	5,7	47,0–55,1 52,0 ± 2,7	5,2	39,0–56,2 53,0 ± 3,7	6,9	51,0–57,8 54,1 ± 2,4	4,4
dim	48,2–59,6 55,4 ± 2,9	5,3	51,9–60,8 56,9 ± 2,9	5,1	45,3–60,0 56,5 ± 3,4	6,0	55,8–62,4 59,0 ± 2,3	3,8

Додаток 3 Б. Результати вимірювань черепів *Ondatra zibethicus* з території України (мм)

Ознаки	Західні області (n = 47)		Дунай (n = 15)		Середній Дніпро (n = 48)		Нижній Дніпро (n = 34)		Сіверський Донець (n = 4)	
	Min–max M ± SD	CV	Min–max M ± SD	CV	Min–max M ± SD	CV	Min–max M ± SD	CV	Min–max M ± SD	CV
CBL	53,0–66,6 61,1 ± 3,5	5,7	54,2 — 63,0 60,0 ± 2,9	4,8	56,8–65,0 59,6 ± 2,0	3,4	54,5–67 61,1 ± 2,9	4,7	52,2–60,0 56,1 ± 3,3	5,9
ZYG	31,3–41,6 36,7 ± 2,4	6,6	32,1–41,3 37,0 ± 2,9	7,7	33,6–41,9 36,4 ± 1,8	4,9	31,0–42,5 36,9 ± 2,8	7,7	29,6–34,0 32,8 ± 2,1	6,5
IOR	6,0–7,2 6,6 ± 0,4	5,3	6,0–6,9 6,4 ± 0,2	3,9	5,5–7,7 6,4 ± 0,3	5,3	5,5–7,1 6,2 ± 0,4	6,2	5,0–6,5 6,1 ± 0,7	11,8
FIL	11,2–15,5 13,3 ± 1,1	8,0	10,0–14,3 12,3 ± 1,3	10, 8	10,7–16,7 13,4 ± 1,2	9,2	10,0–15,8 12,4 ± 1,4	11, 2	9,4–11,5 10,5 ± 1,0	9,4
CRB	22,2–28,8 26,3 ± 1,7	6,3	23,9–30,1 26,9 ± 2,1	7,8	19,5–24,3 22,6 ± 0,9	4,0	24,0–28,2 26,3 ± 1,1	4,2	22,0–24,2 23,4 ± 1,0	4,2
CRH	17,0–25,4 24,9 ± 1,7	7,6	20,0–24,2 22,0 ± 1,5	6,8	17,0–25,4 21,4 ± 2,4	11, 1	20,0–24,9 21,9 ± 1,0	4,7	18,0–20,0 19,1 ± 0,9	4,5
DB M	12,5–17,0 15,0 ± 0,8	5,5	13,8–16,5 14,9 ± 0,9	6,1	12,3–16,2 14,3 ± 1,1	8,0	14,0–16,0 15,1 ± 0,6	4,3	13,9–14,5 14,2 ± 0,3	1,9
DIA	18,5–24,0 21,6 ± 1,5	6,9	17,6–23,5 21,6 ± 1,7	8,1	2,2–24,5 20,5 ± 3,0	14, 6	18,0–25,4 22,0 ± 1,6	7,1	17,6–20,0 18,7 ± 1,1	5,8
ROH	19,5–27,1 23,3 ± 1,6	6,8	20,2–25,4 23,2 ± 1,6	7,0	19,0–25,7 20,7 ± 1,5	7,1	20,9–28,0 23,6 ± 1,7	7,1	19,0–21,5 20,0 ± 1,2	6,0
BUL	10,3–15,0 13,0 ± 0,9	7,0	12,0–17,2 14,1 ± 1,5	10, 7	10,7–13,5 12,0 ± 0,8	6,4	11,9–16,0 13,5 ± 0,8	5,9	11,5–17,0 13,4 ± 2,5	18,7
BUB	8,9–11,1 10,1 ± 0,6	6,3	9,3–11,0 10,0 ± 0,5	4,7	8,1–11,7 9,4 ± 0,6	6,7	9,0–12,7 11,2 ± 0,9	7,9	9,9–10,7 10,2 ± 0,4	3,6
MAL	30,3–39,0 36,5 ± 2,3	6,2	31,2–39,1 36,2 ± 2,3	6,3	28,6–52,7 44,2 ± 4,2	9,5	31,7–42,0 37,0 ± 2,4	6,5	31,0–35,0 33,3 ± 2,0	6,1
MA H	29,4–36,0 32,4 ± 1,7	5,3	29,2–37,0 32,3 ± 2,5	7,7	27,4–37,0 31,6 ± 3,1	9,8	28,4–36,0 31,7 ± 1,9	5,8	27,2–31,3 29,6 ± 1,7	5,8
dbm	13,7–15,8 14,7 ± 0,5	3,6	13,8–18,0 15,1 ± 1,0	6,7	27,4–35,1 31,9 ± 1,4	4,5	14,0–16,0 15,2 ± 0,5	3,2	13,3–14,0 13,8 ± 0,4	2,5

Додаток 3 В. Результати вимірів черепів *Neogale vison* із трьох вибірок із території України (мм).

Characters	Dnipro and Desna			Siversky Donets			Sumy Oblast		
	min–max	M±SD	CV	min–max	M±SD	CV	min–max	M±SD	CV
CBL	59.8–76.0	66.2±4.0	6.1	59.0–68.5	64.0±4.0	6.2	66.0–72.5	70.0±2.7	3.8
CRB	29.7–39.4	33.9±2.5	7.3	28.1–36.0	32.5±2.9	9.0	36.0–40.5	37.0±2.0	5.3
ZYG	33.4–43.0	38.7±2.9	7.6	32.6–40.0	36.3±2.9	7.9	38.7–44.2	40.9±2.2	5.4
IOR	13.1–18.7	15.7±1.3	8.3	12.0–15.7	14.1±1.4	9.7	13.8–17.5	15.2±1.4	9.1
POR	11.2–17.1	13.2±1.3	9.8	11.5–14.0	13.0±1.0	7.9	11.4–13.9	12.7±0.9	7.4
FIL	2.0–3.6	2.8±0.4	16.0	2.0–2.6	2.2±0.3	11.5	2.2–3.0	2.7±0.4	13.6
DMM	19.7–24.3	22.2±1.4	6.1	20.0–23.2	21.6±1.3	5.8	22.1–24.0	22.8±0.7	3.2
DIM	21.3–30.1	24.0±2.0	8.5	21.0–26.0	23.2±1.8	7.9	24.5–26	25.3±0.6	2.6
BUL	15.5–18.6	17.4±0.7	4.2	13.0–18.0	16.3±1.9	11.8	16.8–18.7	18.0±0.8	4.5
BUB	10.0–13.1	11.7±0.8	6.8	9.2–13.0	11.1±1.5	13.8	11.0–12.4	11.5±0.6	5.4
JUG	11.1–16.1	13.8±1.3	9.3	10.0–13.0	11.3±1.3	11.6	13.4–15.0	14.0±0.6	4.3
OOC	15.0–19.0	17.1±1.1	6.6	13.0–16.3	14.8±1.7	11.3	16.9–18.2	17.7±0.6	3.3
CRH	22.5–29.2	24.4±1.6	6.6	21.2–25.0	23.8±1.6	6.7	24.0–27.0	25.4±1.2	4.6
ROH	15.0–22.7	17.7±2.1	11.7	13.0–16.4	15.0±1.3	8.5	16.8–18.8	17.6±0.8	4.3
DCM	19.0–27.5	21.5±1.9	9.1	19.0–23.0	20.7±1.5	7.5	22.1–25.6	23.2±1.4	6.0
MAL	33.1–48.9	39.6±3.9	9.9	33.4–42.0	38.8±3.7	9.6	36–45.3	42.0±3.6	8.5
MAH	15.8–21.8	18.8±1.8	9.3	15.3–24.0	19.3±3.6	18.5	19.8–27	21.7±3.1	14.1
dsm	18.1–33.0	22.5±3.6	16.2	22.0–24.1	23.1±1.5	6.4	26.0–27.8	26.5±0.7	2.8
dim	22.2–34.0	25.4±2.6	10.3	22.2–24.4	23.3±1.6	6.7	26.5–27.8	27.2±0.5	2.0

Додаток 4. Середні значення (мм) краніометричних ознак видів-інтродуцентів з різних країн та регіонів.

<i>Ondatra zibethicus</i>							
Регіон	К-ть	CBL	ZYG	IOR	DIA	DBM	Джерело
США, Канзас	124	62,4	38,3	6,6	22,5	15,0	(Latimer & Riley 1934)
США, Луїзіана	357	65,5	40,9	6,3	22,5	15,9	(Gould & Kreeger 1948)
Фінляндія (середнє по регіонам)	580	62,8	38,7	6,8	21,8	15,5	(Pankakoski & Nurmi 1986)
Литва (середнє по регіонам)	—	60,3	36,6	6,6	20,7	15,4	(Skyriene & Paulauskas 2014)
Польща (середнє по регіонам)	62	62,3	37,3	6,3	22,0	15,6	(Ruprecht 1974)

Німеччина (середнє по регіонах)	78	60,6	31,5	6,8	20,4	15,1	(Otgonbaatar & Shar 2019)
Монголія (оз. Хара-ус-Нур)	208	64,0	36,4	6,1	23,1	15,9	(Otgonbaatar & Shar 2019)
Росія, Курган та Челябінськ)	69	63,4	38,5	6,1	22,5	15,3	(Sokolov & Lavrov 1993)
Росія, Комі	9	63,6	39,5	6,0	24,3	16,8	(Estafiyeva 1994)
Росія, Архангельськ	3	63,4	38,1	6,2	21,7	17,1	(Estafiyeva 1994)
Україна (середнє по регіонах)	72	60,7	36,7	6,4	21,6	15,0	Авторські дані

<i>Neogale vison</i>									
Регіон	Стать	n	CBL	ZYG	POR	CRH	MAL	MAH	Джерела
Україна	♂	14	67.0	39.3	13.4	24.6	40.8	19.7	Авторські дані
	♀	9	62.5	35.5	12.8	23.2	36.2	17.1	
	<i>Разом</i>	<i>29</i>	<i>65.4</i>	<i>37.9</i>	<i>13.2</i>	<i>24.1</i>	<i>39.2</i>	<i>18.8</i>	
Польща, Західнопоморське воєводство	♂	20	69.0	40.2	13.2	21.4	40.1	19.8	(Taraska <i>et al.</i> 2016)
	♀	12	61.9	34.8	11.8	18.9	35.0	16.8	
	<i>Разом</i>	<i>32</i>	<i>66.4</i>	<i>38.2</i>	<i>12.7</i>	<i>20.5</i>	<i>38.2</i>	<i>18.7</i>	
Канада, Онтаріо	♂	65	64.3	—	12.5	—	—	—	(Tamlin <i>et al.</i> 2009)
	♀	35	58.1	—	11.9	—	—	—	
	<i>Разом</i>	<i>100</i>	<i>61.9</i>	—	<i>12.1</i>	—	—	—	
Росія, Якутія, 1980 р.	♂	18	65.8	38.9	—	23.7	—	—	(Sedalishchev & Odnokurtsev 2012)
	♀	12	58.8	33.6	—	21.5	—	—	
	<i>Разом</i>	<i>30</i>	<i>62.3</i>	<i>36.2</i>	—	<i>22,6</i>	—	—	
Росія, Алтайський край	♂	16	66.4	37.1	—	—	—	—	(Ternovsky 1958)
	♀	9	59.3	32.8	—	—	—	—	
	<i>Разом</i>	<i>25</i>	<i>62.8</i>	<i>34.9</i>	—	—	—	—	
Росія, Башкортостан	♂	16	66.4	37.8	—	—	—	—	(Pavlinin 1962)
	♀	5	59.0	33.0	—	—	—	—	
	<i>Разом</i>	<i>21</i>	<i>62.7</i>	<i>70.8</i>	—	—	—	—	
	♂	14	66.0	37.7	—	23.6	39.9	—	(Chernyavsky 1984)
	♀	10	59.2	32.9	—	21.4	34.6	—	

Росія, басейн р. Омолон	<i>Разом</i>	24	62.6	35.3	—	22.5	37.2	—	
Росія, басейн р. Анадир	♂	17	66.5	38.1	—	23.6	40.3	—	(Chernyavsky 1984)
	♀	15	57.0	31.6	—	19.9	33.0	—	
	<i>Разом</i>	32	61.7	34.8	—	21.4	36.6	—	

Nyctereutes procyonoides									
Регіон	Стать	К-ть	CBL	ZYG	POR	CRH	MAL	MAN	Джерело
Популяції утворені в результаті інтродукцій									
Україна	♂	16	120,9	67,5	20,1	44,6	91,4	78,3	Авторські дані
	♀	16	118,6	63,8	20,0	44,5	91,0	46,8	
	Разом	51	119,7	66,4	20,1	44,6	91,2	47,5	
Литва	♂	10	120,2	67,9	20,8	—	90,6	38,9	(Jurgelenas & Daugnora 2005)
	♀	5	122,8	69,2	21,3	—	88,8	38,5	
	Разом	15	121,5	68,5	21,0	—	89,7	38,7	
Східна Польща	♂	33	118,3	68,1	—	—	87,4	50,5	(Korablev & Szuma 2014)
	♀	31	117,6	66,5	—	—	86,3	49,5	
	Разом	82	117,9	67,3	—	—	86,8	50,1	
Північна Твер	♂	40	121,7	69,3	—	—	89,3	50,9	(Korablev & Szuma 2014)
	♀	41	121,0	68,3	—	—	88,6	50,0	
	Разом	81	121,3	68,8	—	—	88,9	50,4	
Західна Твер	♂	59	120,8	68,5	—	—	88,7	50,9	(Korablev & Szuma 2014)
	♀	51	119,9	68,4	—	—	87,6	50,5	
	Разом	110	120,3	68,4	—	—	88,1	50,7	
Центральна Твер	♂	18	119,5	68,0	—	—	88,9	50,5	(Korablev & Szuma 2014)
	♀	33	117,0	66,8	—	—	86,1	48,4	
	Разом	51	118,2	67,4	—	—	87,5	49,4	
Південна Вологда	♂	13	120,5	69,7	—	—	90,1	51,1	(Korablev & Szuma 2014)
	♀	13	117,6	67,0	—	—	86,5	50,0	
	Разом	26	119,0	68,3	—	—	88,3	50,5	
Аборигенна популяція									
Амур	♂	83	118,6	67,8	—	—	66,7	48,6	(Korablev & Szuma 2014)
	♀	74	116,9	66,2	—	—	65,5	47,6	

	<i>Разом</i>	<i>157</i>	<i>117,7</i>	<i>67,0</i>	—	—	<i>66,1</i>	<i>48,1</i>	
Японія, Префектур а Кагосіма	♂	35	106,7	60,6	—	—	82,7	41,8	(Haidaka <i>et al.</i> 1998)
	♀	45	105,6	59,1	—	—	81,1	41,3	
	<i>Разом</i>	<i>80</i>	<i>106,1</i>	<i>59,8</i>	—	—	<i>81,9</i>	<i>41,5</i>	
Південна Корея	♂	37	118,7	67,0	—	43,7	86,6	46,8	(Kim <i>et al.</i> 2012)
	♀	26	119,5	66,3	—	43,5	87,3	47,1	
	<i>Разом</i>	<i>63</i>	<i>119,1</i>	<i>66,6</i>	—	<i>43,6</i>	<i>86,9</i>	<i>46,9</i>	
Хабаровськ	♂	10	119,8	67,8	—	—	86,7	49,0	(Korablev & Szuma 2014)
	♀	9	118,5	66,5	—	—	87,9	49,2	
	<i>Разом</i>	<i>19</i>	<i>119,1</i>	<i>67,1</i>	—	—	<i>87,3</i>	<i>49,1</i>	

*Примітка: курсивом виділено середні значення, розраховані автором цього дослідження на основі даних із зазначеного в таблиці джерела.

Додаток 5. Обсяги здобування чужорідних видів за даними 2-тп (мисливство)

Вид	Кількість добутих за роками*												Чисел ьніст ь	Вилу чення
	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	ave	2021	%
<i>Ondatra zibethicus</i>	306	91	16	7	13	2	0	0	100	0	5	21	97072	0.02
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	3723	3743	3394	3385	3483	3402	3482	2970	2938	2830	2332	2910	10571	27.53
<i>Neogale vison</i>	13	—	7	122	136	147	67	73	44	235	112	106	9314	1.14

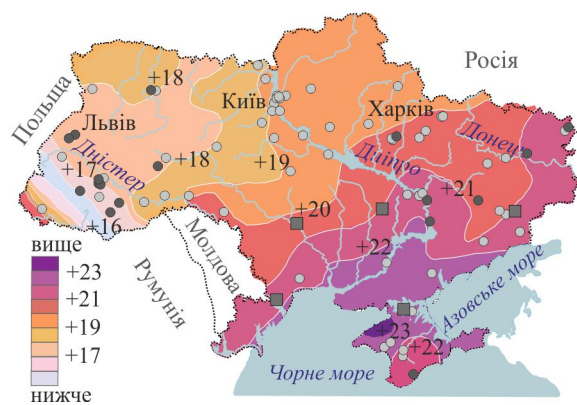
* За даними Державної служби статистики України (Державна... 2011–2021).

Додаток 6. Карти поширення *Myocastor coypus*.

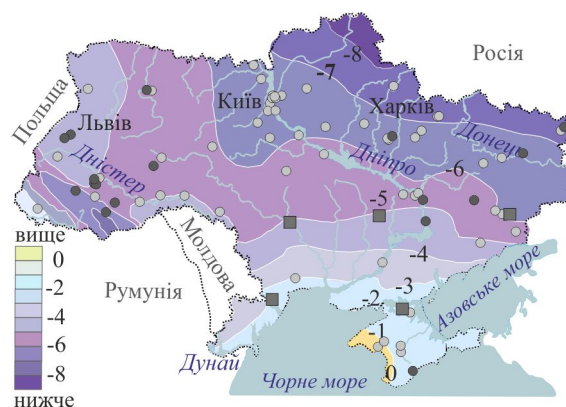
Представлено місця знахідок *Myocastor coypus* на трьох картах з позначенням природних зон або температурних градієнтів: (а) на карті природних зон України, (б) ізотерми липня, (в) ізотерми січня. Білі кола — поодинокі реєстрації, темні — регулярні зустрічі; квадрати — місця формування стабільних популяцій.



а



б



в

* Примітки: Білі кола — поодинокі реєстрації, темні — регулярні зустрічі; квадрати — місця формування стабільних популяцій. Заливки різної інтенсивності (за градієнтом) — природні зони і регіони: степова (найсвітліша), лісостепова, Полісся, Крим, Карпати (найтемніша).