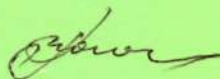


НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І.П.МАЛЫГАУЗЕНА



Волох Анатолій Михайлович

УДК 599.325.1:591.3

**ВЕЛИКІ ССАВЦІ ПІВДЕННОЇ УКРАЇНИ В ХХ СТ.
(ДИНАМІКА АРЕАЛІВ, ЧИСЕЛЬНОСТІ, ОХОРОНА ТА УПРАВЛІННЯ)**

03.00.08 – зоологія

Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук

Київ – 2004

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І.І.ШМАЛЬГАУЗЕНА

Волох Анатолій Михайлович

УДК 599. 325. 1: 591. 3

**ВЕЛИКІ ССАВЦІ ПІВДЕННОЇ УКРАЇНИ В ХХ СТ.
(ДИНАМІКА АРЕАЛІВ, ЧИСЕЛЬНОСТІ, ОХОРОНА ТА УПРАВЛІННЯ)**

03. 00. 08 – зоологія

Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук

Київ – 2004

Дисертацією є рукопис

Робота виконана на кафедрі екології та охорони навколишнього середовища

Таврійської державної агротехнічної академії Міністерства аграрної політики України

Науковий консультант: доктор біологічних наук, професор **Лисенко Валерій Іванович**

Таврійська державна агротехнічна академія

завідувач кафедри екології та охорони навколишнього середовища

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук

Межжерін Сергій Віталійович

Інститут зоології ім. І.І.Шмальгаузена НАН України

завідувач відділу еволюційно-генетичних основ систематики

доктор біологічних наук, професор

Рековець Леонід Іванович

головний науковий співробітник

Національний науково-природничий музей НАН України

доктор біологічних наук, професор

Серебряков Валентин Валентинович

Київський національний університет імені Тараса Шевченка

завідувач кафедри зоології

Провідна установа: Одеський національний університет ім. І.І.Мечникова

Захист відбудеться **«26» жовтня 2004 р.** о _____ годині на засіданні спеціалізованої

вченої ради Д 26.153.01 при Інституті зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України

за адресою: вул. Богдана Хмельницького 15, м.Київ-30, 01601.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена

НАН України за адресою: вул. Богдана Хмельницького 15, м.Київ-30, 01601.

Автореферат розіслано «02» вересня 2004 р.

Вчений секретар спеціалізованої вченої ради,
кандидат біологічних наук:



В.В.Золотов

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Дослідженнями багатьох зоологів (Браунер, 1923; Мигулін, 1938; Формозов, 1959; Аверин, 1960; Наумов, 1963 та ін.) було встановлено скорочення ареалів, чисельності і видового різноманіття великих ссавців, яке відбулося наприкінці XIX та на початку XX ст. під тиском антропогенного чинника. Але подібні процеси спостерігалися і в більш давні часи (Підоплічко, 1938; Simpson, 1953; Верещагин, 1959; Бібікова, 1975), коли вплив людини на тваринний світ не був таким значним, як зараз. Натомість, упродовж XX ст., незважаючи на інтенсивну трансформацію степової біоти, макротеріофауна не збідніла, а, навпаки, збагатилася новими видами. При цьому відбулося відновлення та розквіт угруповань ссавців, які тривалий час були відсутні на півдні України, що виявило хибність сучасних уявлень про тенденції розвитку фауни, недостатність наших знань з динаміки чисельності популяцій, а також показало необхідність подальшого вдосконалення теорії ареалу.

Вибір великих ссавців для досліджень пояснюється тривалим моніторингом (~40 років) їх угруповань на державному рівні, господарською цінністю та значною вразливістю з боку людини, а також – слабкою вивченістю цієї групи тварин в Україні. У зв'язку з молодістю сучасних популяцій, недослідженими залишаються: відтворювальна здатність копитних, деяких хижих та гризунів, параметри та мінливість їх краніологічних, екстер'єрних ознак тощо. Це ускладнює встановлення таксономічного статусу популяцій, розробку методології їх охорони, а також використання та відтворення ресурсів. Південні райони виявились найбільш зручними для проведення досліджень через те, що саме тут: 1) розташовані пульсуючі околиці ареалів одних видів і центри інших; 2) середовище існування великих ссавців зазнало найсуттєвішої трансформації; 3) фауністичні і популяційні процеси відзначаються значною динамічністю.

Вивчення великих ссавців на півдні України має сприяти виявленню сучасних тенденцій розвитку макротеріофауни та динаміки ареалів, механізмів регуляції чисельності, морфологічних особливостей популяцій, а також розробці заходів з охорони та управління ресурсами.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дослідження було розпочато у Мелітопольському педагогічному інституті виконанням наукових тем: а) *“Фауна і екологія тварин північно-західного Приазов'я та створення фауністичних кадастрів”* – № 01860127724 (1985/90 рр.); б) *“Вивчення фауністичних комплексів півдня УРСР та розробка наукових основ моніторингу”* (1990/95 рр.); в) *“Розробка програми про моніторинг і підтримку біологічного різноманіття у водно-болотних угіддях України”* – № 0196V014219 (1995/02 рр.), а також у

Запорізькому державному університеті при виконанні теми: *“Розробка наукових основ підвищення чисельності популяцій мисливських тварин Нижнього Подніпров’я”* –

№ 019110041719 (1991/96 pp.). Заключний етап роботи над дисертацією припав на виконання держбюджетної теми у Таврійській державній агротехнічній академії: *“Розробка програми альтернативного використання малопродуктивних сільськогосподарських угідь шляхом створення мисливських ранчових господарств”* – № 0102V000694 (2001/05 pp.).

Мета і задачі роботи. За мету було обрано фундаментальне дослідження динаміки фауни, ареалів і чисельності популяцій великих ссавців у трансформованій степовій біоті. Для її досягнення були поставлені наступні основні задачі:

1. Вивчення особливостей формування сучасної макротеріофауни та встановлення тенденцій її розвитку.
2. Дослідження динаміки меж ареалів великих ссавців у часі та просторі.
3. Оцінка впливу інтродукції тварин на теріофауну і на стан популяцій певних видів.
4. Вивчення динаміки чисельності і відтворювальної здатності великих ссавців у спрощених екосистемах степової зони.
5. Визначення особливостей функціонування популяцій великих ссавців на південній межі їх поширення в Україні.
6. Порівняння ссавців з різних частин ареалу за краніологічними та екстер’єрними показниками.
7. Аналіз стану ресурсів мисливських ссавців та розробка заходів по управлінню ними.
8. Дослідження стану угруповань рідкісних видів, визначення їх статусу, а також розробка системи заходів по їх збереженню і відтворенню.

Наукова новизна отриманих результатів. Вперше проведене цілісне порівняльне дослідження великих ссавців, які мешкають у найбільш трансформованій природній зоні світу. Це дало можливість: 1) виявити основні етапи формування сучасної макротеріофауни та визначити тенденції її розвитку; 2) вивчити особливості динаміки південних меж, мережива ареалів великих ссавців у XX ст. та встановити її причини; 3) запропонувати концепцію нестабільності фауни і стану популяцій великих ссавців у степовій зоні, а також концепцію формування і функціонування периферійних популяцій; 4) встановити проникнення на територію України шакала, який є новим видом нашої фауни, а також розселення видри і лісової куниці; 5) проаналізувати особливості динаміки чисельності великих ссавців та дослідити параметри їх відтворювальної здатності; 6) виявити дивергенцію південних угруповань козулі та кабана за краніологічними ознаками, а також зміну гено- та фенотипу дикого кабана під впливом ін-

тродукції; 7) запропонувати використання фенетичного методу при вивченні міграцій ссавців; 8) виявити перевагу у молодому віці копитних за краніологічними ознаками над перевесниками з північних частин ареалу та її відсутність у дорослих тварин; 9) встановити у аборигенних видів залежність динаміки екстер'єрних показників і маси тіла від вікової структури популяцій, біологічного циклу та фізико-географічних особливостей регіону; 10) виявити у снотоподібного собаки значне збільшення довжини тіла порівняно з предковою формою; 11) встановити причини низького приросту чисельності лося і дослідити механізми регуляції чисельності благородного оленя в умовах острівної ізоляції; 12) дослідити стан популяцій рідкісних видів, запропонувати зміну їх охоронного статусу в Україні, а також розробити заходи по збереженню та відновленню їхніх угруповань.

До цього часу залишалися невідомими параметри та мінливість вторинних статевих ознак (роги та ікла) козулі, дикого кабана та муфлона із степових районів – цей недолік було ліквідовано виконанням відповідних досліджень. Вперше було встановлено, що у диких свиней ріст іклів закінчується з настанням статевої зрілості, тоді як у сікачів він триває все життя.

Теоретичне і практичне значення роботи. Внаслідок проведених досліджень встановлені тенденції розвитку макротеріофауни, закономірності формування південних окраїнних популяцій та пульсації меж ареалів великих ссавців. У роботі проаналізовані особливості популяційних процесів, відтворювальної здатності угруповань аборигенних і інтродукованих видів, встановлена залежність динаміки їх чисельності від впливу природних умов та антропогенного чинника, а також трофейна цінність копитних. На основі отриманих даних запропоновано концепцію просторового та кількісно-якісного управління ресурсами мисливських ссавців, заходи по їх відтворенню, а також законодавчі та практичні кроки по збереженню рідкісних видів.

Результати дисертаційного дослідження використовувались у 1982-2003 рр. для управління угрупованнями диких ссавців на території державних ландшафтних заказників «Старо-Бердянський ліс», «Коса Обитічна» (Запорізька обл.), а також при виконанні проектів впорядкування мисливських угідь у Дніпропетровській, Запорізькій, Київській, Хмельницькій областях та АР Крим. У 2001-2003 рр. вони стали основою при підготовці проектів «Розробка програми збереження і відтворення мисливської фауни в АР Крим», «Розробка програми збереження, відтворення і раціонального використання копитних ссавців в АР Крим» та «Розведення благородного оленя (*Cervus elaphus Braunerii*) в Байдарській долині».

Окрім того, результати досліджень у 1996-2002 рр. були використані дисертантом у НДІ біорізноманіття наземних та водних систем України при розробці проектів для офісу «World Wildlife Fund for Nature» в Україні, а також при виконанні проектів: «Організація зоологічного

парку та рекреаційної зони Запорізького автозаводу”, “Наукове обґрунтування створення у Донецькій області національного парку «Меотида»” та “Наукове обґрунтування створення у Запорізькій області Приазовського національного парку”.

Матеріали дисертаційної роботи також увійшли до методичної та довідкової літератури:

1). “Мониторинг и поддержание биологического разнообразия водно-болотных угодий Украины: Научная программа”. – Мелитополь: Брандта, 1995. – 292 с. 2). “Червона книга України. Тваринний світ”. – К.: Українська енциклопедія, 1997. – 462 с. 3). “Настанова з упорядкування мисливських угідь”. – К.: Вид-во Держкомлісу України, 2002. – 113 с.

Дані, отримані при проведенні досліджень, були використані автором під час викладання дисциплін «Зоологія хребетних» та «Екологія» в Мелітопольському державному педагогічному інституті. Більш широке застосування вони знайшли при викладанні у Таврійській державній агротехнічній академії нормативних курсів «Загальна екологія» та «Біологія», спецкурсів «Біологія мисливських тварин», «Трофейна справа» та інших за спеціальністю 6.070.800 «Екологія та охорона навколишнього середовища».

Особистий внесок здобувача. Дисертантом особисто виконані всі розділи роботи, обґрунтовано методологію проведення досліджень, розроблено робочі гіпотези, проведено камеральні та польові дослідження, обліки чисельності, виконано статистичні обрахунки зібраних матеріалів та узагальнення, накреслено мапи поширення видів, графіки, зроблено ретроспективний аналіз динаміки ареалів, чисельності, підготовлено робочі праці тощо.

Апробація результатів дисертації. Основні положення та результати досліджень доповідалися на 32 наукових форумах. Зокрема на: всесоюзній науковій нараді “Вплив господарської діяльності людини на популяції мисливських тварин та середовище їхнього існування” (Кіров, 1980); III-VII-у з’їздах всесоюзного теріологічного товариства АН СРСР та Росії (Москва, 1982, 1986, 1990, 1994, 1999, 2003 рр.); III-й всесоюзній науковій нараді “Рідкісні види ссавців СРСР та їх охорона” (Москва, 1983); III-й всесоюзній науковій нараді “Проблеми регіональної екології тварин у циклі зоологічних дисциплін педвузу” (Вітебськ, 1984); VIII-й всесоюзній науковій нараді “Перспектива і ретроспектива зоогеографії суші” (Ленінград, 1985); всесоюзній науковій нараді з проблеми кадастру і обліку тваринного світу (Москва, 1986); VII-й всесоюзній науковій нараді по гризунах (Свердловськ, 1988); загальних зборах Українського відділення всесоюзного теріологічного товариства (Київ, 1987); міжнародному симпозіумі по лосю (Сиктивкар, 1990); Євро-Американському теріологічному конгресі (Іспанія, Сант’яго де Кампастела, 1998); міжнародних наукових конференціях та нарадах: “Фауна східних Карпат: сучасний стан і охорона” (Ужгород, 1993); “Рідкісні ссавці Росії та прилеглих територій” (Москва,

1997); “Актуальні питання збереження і відновлення степових екосистем на півдні України” (Асканія-Нова, 1998); “Збереження біорізноманіття басейну Дністра” (Кишинів, 1999); “Великі ссавці Карпат” (Івано-Франківськ, 2000); “Геоекологічні і біоекологічні проблеми Північного Причорномор’я (Тирасполь, 2001); “Структура і функціональна роль тваринного населення в природних і трансформованих екосистемах” (Дніпропетровськ, 2001); “Муфлон: вчора, сьогодні, завтра” (Німеччина, Галле, 2003); “Інтегроване управління природними ресурсами басейну транскордонної ріки Дністер” (Кишинів, 2004); всеукраїнських наукових і науково-практичних конференцій: “Зоологічні дослідження в Україні на межі тисячоліть” (Кривий Ріг, 2001); “Соціально-економічні проблеми природокористування та екології (Миколаїв, 2001); “Лісове господарство, лісові меліорації на Нижньодніпровських пісках: стан, проблеми, перспективи (Цюрупинськ, 2002); “Наукові читання до 170-річчя заснування кафедри зоології Київського національного університету ім. Тараса Шевченка та 100-річчя з дня народження проф. О.Б. Кістяківського” (Київ-Канів, 2004); національних та міжнародних школах–семінарах теріологів природно-заповідних територій і біологічних стаціонарів (Харків – Гайдари, 1997; Тернопіль – Гутисько, 1999; Львів – Івано-Франкове, 2002; Сімферополь – Прохолодне, 2003).

Публікації. По темі дисертації опубліковано 63 роботи (24 у фахових виданнях); серед них: 3 – розділи у монографіях, 12 – у наукових журналах, 18 – у збірниках наукових праць, 30 – у матеріалах конференцій, нарад тощо.

Структура і обсяг роботи. Дисертація складається з вступу, восьми розділів, висновків, списку літератури та додатків. Огляд та аналіз літератури (644 джерел) міститься проміж тексту кожного розділу. Дисертаційна робота викладена на 439 стор. (у т. ч. 303 стор. основного тексту), містить 86 рисунків і 85 таблиць.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

СУЧАСНІ УМОВИ ІСНУВАННЯ ВЕЛИКИХ ССАВЦІВ НА ПІВДНІ УКРАЇНИ

Наведено фізико-географічну характеристику степової зони, стисло розглянуто особливості рельєфу, клімату, рослинності та зміни співвідношення земельних угідь за характером їх використання у XIX-XX ст. Зроблено висновок про значне погіршення умов існування тварин внаслідок використання біля 80% території регіону для виробництва сільськогосподарської продукції. Хоча кліматичні умови у степовій зоні є сприятливими для мешкання великих ссавців, посухи, ожеледиця, різке зниження температури при сильних вітрах, пилові бурі спроможні завдати значної шкоди їх угрупованням. Не викликає сумнівів важливе кормове значення агроценозів, які без інших угідь втрачають свою цінність для більшості великих ссавців. Але,

взагалі упродовж XX ст. умови існування тварин у Південній Україні змінилися так суттєво і швидко, як цього ніколи не відбувалось в доісторичні часи.

МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Дисертаційна робота є підсумком тривалих досліджень (1976-2003 рр.) автором фауни, екології, зоогеографії та морфології великих ссавців у південній Україні. У якості основних об'єктів вивчення були обрані угруповання лося, козулі, благородного оленя, муфлона, дикого кабана, русака, єнотоподібного собаки, лисиці, вовка та ондатри. При розгляді різних питань залучались власні дані по інших ссавцях (білка, бобр, дикий кріль, лань, плямистий олень, шакал тощо). Відповідна увага надавалася вивченню тварин, яких включено до Червоної книги України (перев'язка, видра, степовий тхір, борсук та європейська норка).

У степовій зоні було досліджено біотопний розподіл дикого кабана ($n=3014$), козулі ($n = 2232$), лося ($n=519$), благородного оленя ($n=4455$), єнотоподібного собаки ($n=472$) та зайця-русака ($n=8013$), а також структуру стад кабана ($n=612$), європейської козулі ($n=656$), благо-родного оленя ($n=372$) та лося ($n=273$). На Обитічній косі в Азовському морі у 1995/01 рр. вивчалася динаміка чисельності благородного оленя. При дослідженні просторового розподілу ссавців використовувався метод “найближчого сусіди” (Одум, 1975). Упродовж 1971/03 рр. було обліковано 1805 поросят, 716 телят козулі, 336 – оленя та 91 – лося, на основі чого вираховано показник участі самок у репродукції, встановлено розмір виводків та приплодів. Окрім того, шляхом анатомування самок копитних ($n=84$) та зайця-русака ($n=144$) вдалося дослідити їх плодючість. Особлива увага приділялася збиранню відомостей про загибель ссавців ($n=1304$), та встановленню їх причин. У польових умовах здійснювалося дослідження екстер'єрних показників і маси благородного оленя ($n=69$), зайця ($n=543$), єнотоподібного собаки ($n=78$) та лисиці ($n=42$). У 5 областях, з залученням мисливців ($n=537$), на дослідних ділянках площею 117,6 тис. га вивчався вплив полювання на угруповання русака.

З метою дослідження популяційної та географічної мінливості краніологічних ознак, було проведено вимірювання черепів дикого кабана ($n=210$) за методикою П.Г. Козло (1975) та козулі ($n=244$) з врахуванням відповідних рекомендацій (Соколов, Данилкин, 1981). Визначення віку ссавців проводилось за лініями склеювання у періостальній зоні нижньої щелепи та за шаруватістю цементу зубів (Клевезаль, 1988), за масою сухого кришталика ока (Semisrova, 1975), за особливостями розвитку і стертості зубів (Козло, 1973; Шостак, 1988), у муфлона – за приростом епідермісу на рогових чохлах (Hromas, Zach, 1977). Були також визначені трофейні

параметри і досліджена вікова мінливість іклів самців дикого кабана ($n=93$), рогів козулі ($n=202$) та муфлона ($n=62$).

З метою вивчення особливостей пульсації меж ареалів та формування південних популяцій великих ссавців проводилося вивчення палеозоологічних матеріалів у музеях, дослідження викопних решток із слов'янських поселень XII-XIII ст. на о-ві Хортиця та анкетне опитування. Для з'ясування особливостей формування південних популяцій дикого кабана та встановлення їх засновників, проводилося дослідження форми луски слізної кістки, як популяційного маркера. Порівняльні еталони для цього були отримані під час експедицій у Диканське ДЛМГ (1975 р.), на Далекий Схід (1988 р.) та у Карпати (1998/99 рр.), оскільки саме з цих місць завозилися кабани у різні райони України. Спеціальна увага приділялася дослідженню їх імуногенетичного поліморфізму ($n=34$) за групами крові, яке проводилося разом з співробітниками Інституту цитології і генетики СВ Російської АН (Князев и др., 2003).

Морфологічний матеріал у відповідності до досліджуваного питання було піддано регресивному та кластерному аналізу. Кластеризацію матриць подібності виконували зваженим парногруповим методом (Sneath, Sokal, 1973). Виявлення розходжень проводилося за комплексом характеристик з використанням відстані Махаланобіса. У якості метода кількісної оцінки подібності при вивченні мінливості застосовувався кореляційний аналіз. Основні підходи до опрацювання матеріалу та його тлумачення відповідають уявленням Е. Майра (1971).

СТИСЛИЙ НАРИС ІСТОРІЇ ФОРМУВАННЯ МАКРОТЕРІОФАУНИ

У древньому плейстоцені фауна півдня мала африканський вигляд з великою кількістю антилоп, газелей, коней, оленів тощо. У вюрмі, під впливом похолодання, вона дуже змінилась і в ній стали домінувати мамонт, волохатий носоріг, первісний бізон, песець, північний олень та інші представники тундрового комплексу (Підоплічко, 1938). Натомість теплолюбні ссавці були відтиснені на територію сучасної степової зони і в передгір'я Криму. У вюрмі-валдаї відбулося потепління клімату, яке перетворило тундрові та лугові степи на низькопродуктивні заболочені ценози (Верещагин, 1959); це сприяло зменшенню різноманіття великих ссавців з 38 (палеоліт) до 28 (неоліт) видів. Після зростання площі заплавлених лісів під час зволоження і похолодання клімату, які чергувались у Європі з потеплінням, у V-IV ст. до н.е., на південь проникли такі лісові види, як лось, лісова куниця, рись, россомаха та білка (Бибикова, 1963). Пізніше під впливом скотарства повсюдно розвинулась пасовищна дигресія рослинного покриву (Динесман, 1982), що поліпшило умови існування бабака, ховрахів, і, вслід за збільшенням їх чисельності, призвело до зростання популяцій дрібних кунячих. Наступні суттєві фауністичні зміни відбулися після

переселення у XVIII ст. в степову зону біля 100 тис. чоловік (Кириков, 1983), основним заняттям яких стало землеробство і тваринництво. Їх діяльність сприяла витісненню диких копитних з водопоїв і кращих пасовищ, поширенню нетипових для півдня хвороб та зникненню деяких видів. Пізніше, у зв'язку з скороченням чисельності тварин, широкого вжитку набула їх інтродукція. В СРСР була розроблена концепція “Збагачення та реконструкція фауни”, котру схвалили на I-у з'їзді з охорони природи та сприяння розвитку природних багатств (1933 р.). Її доцільність у 1948 р. підтвердила постанова ЦК ВКП (б), яка передбачала створення полезахисних лісонасаджень з інтродукцією аборигенних і екзотичних ссавців, і, таким чином, вперше в світовій історії зміни фауни набули державного значення. З 1918 до 2000 р. у степовій Україні та в Криму було розселено велику кількість ссавців 20 видів, 13 з яких утворили нові популяції або підсилили існуючі осередки. Негативні наслідки мали спроби випуску тварин (хохуля, нутрія, дикий кріль, сагайдак) за різкого погіршення умов їхнього існування. У 1960/70 рр. інтродукція досягла апогею і призвела до збільшення різноманіття великих ссавців. Якщо у VI ст. макротеріофауна південної України складалась з 31, у VII-XII ст. – з 29, на початку XX ст. – з 20 видів, то наприкінці XX ст. вона нараховувала 32 види. Успіху інтродукції також сприяли: посилення кримінальної відповідальності за бра-кон'єрство, природоохоронні заходи та розвиток лісівництва у степовій зоні.

ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПІВДЕННИХ МЕЖ СУЧАСНИХ АРЕАЛІВ

Межі ареалів великих ссавців досить лабільні, а їх динаміка вже давно визначається відношенням суспільства до певних видів. У XIX-XX ст. всі відомі скорочення популяцій припадають на періоди не природних, а соціальних катаклізмів, упродовж яких відбувалося винищення тварин та руйнація основних біотопів. Внаслідок цього, у першій половині XX ст. значно скоротились ареали хижих та гризунів, які були об'єктами хутрового промислу, а також копитних. Особливо катастрофічні наслідки це мало у південних рівнинних районах України через невелику площу придатних біотопів, їх ізольованість та спорадичність розташування осередків тварин.

Основні етапи динаміки меж ареалів. *Європейська козуля.* Під час найбільшої депресії південна межа її ареалу проходила через Дубосари, Умань, Корсунь, Переяслав-Хмельницький, Конотоп, Валуйки (Гептнер и др., 1961). У 1930 р. південніше неї козуля мешкала у Савранському, Чорному, Самарському, Серебрянському лісах та у гірському Криму. У 1927/41 рр. вона з'явилась на півночі Миколаївської області, на заході Дніпропетровської і проникла на Херсонщину. На Правобережжі козуля по заплавах Інгульця, Інгулу, Південного Бугу, Дунаю і

Дністра просунулась у степову зону (рис. 1). На Лівобережжі її чисельність збільшувалась дуже повільно через відсутність значних осередків та браконьєрство. Після звільнення півдня від німецької окупації, вона стала швидко зростати і до 1947 р. козуля заселила більшість лісів Луганської, Полтавської і Харківської областей. У 1948/54 рр. вона проникла в Базавлуцькі та Кінські плавні на Дніпрі, у Велико-Анадольський ліс та з'явилася на півночі Запорізької області. Розселенню козулі на Одещині сприяли заходи по її охороні у Молдові та Румунії, що у 1950/53 рр. призвело до утворення осередків виду у Тарутинському та Іванівському р-нах, а в 1956/60 – в інших районах області. Але загалом відновлення ареалу відбувалося дуже повільно і стало помітним лише в 60-х роках. Цьому сприяло

Рис. 1. Динаміка сучасного ареалу козулі в Україні.

переселення козуль ($n=101$) у 1953/60 рр. з правобережного лісостепу на Лівобережжя, що збагатило генофонд і прискорило їх розселення. У 1972/75 рр. козуля заселила всі континентальні приазовські та причорноморські райони.

Лось. Внаслідок міграції тварин з Росії та Білорусії, у 1944/64 рр. південна межа поширення лося по заплаві р. Дніпра просунулась на 350-500 км, а по заплаві р. Сіверського Дінця – на 200-250 км. На Правобережжі поява окремих тварин була зафіксована в Вінницькій, Кіровоградській, Львівській областях (Галака, 1964). До 1958 р. лосі повністю заселили східний лісостеп і стали освоювати південні райони України (табл. 2). При цьому вони виявляли значну дисперсію і у 1957/64 рр. з'явилися у степовій зоні. Після 1965 р. для розселення лося на Лівобережжі основне значення стала мати міграція з Харківської і Луганської областей, де в заплавах р. Сіверського Дінця сформувалося значне

Рис. 2. Динаміка південної межі ареалу лося в Україні.

угруповання виду. На Правобережжі суттєво зросла чисельність тварин у лісах Кривбасу, Кіровоградської та Вінницької областей. Це супроводжувалося інтенсивним розселенням лосів і в 1975/79 рр. вони з'явилися в різних районах Миколаївщини і Одещини. На 1980 рік південна межа ареалу лося в Україні досягла максимуму – південніше неї існувало лише декілька дрібних осередків. Зараз, під тиском антропогенного чинника, вона піднялась у лісостепову зону і

тенденція до скорочення ареалу зберігається.

Дикий кабан. Ареал кабана в історичний час охоплював територію всієї України, але у XIX ст. дуже скоротився. На початку XX ст. цей вид мешкав лише в Карпатах та в деяких місцях Полісся, звідки мігруючі кабани проникали в інші райони. У 30-і роки вони з'явилися у Вінницькій, Хмельницькій, Чернігівській і Київській областях (Корнєєв, 1964). Після запровадження охоронних заходів, з 1950 р. почалося інтенсивне зростання чисельності і розселення тварин на значному просторі. На 1955 р. ареал кабана в Україні складався з декількох віддалених одне від одного осередків, найбільш значними з яких були: поліський, карпатський та басарабський. За межами їх перебувала незначна кількість кабанів на Поділлі, Полтавщині та Кіровоградщині (рис. 3). З метою прискорення розселення та збільшення чисельності, в Україні у 1957/72 рр. було інтродуковано біля 500 тварин. Внаслідок цього, простір навколо місць випусків дуже швидко заповнився мігрантами. На 1965 р. вся степова

Рис. 3. Динаміка південної межі ареалу кабана в Україні.

зона, окрім східних приморських районів, була заселена кабаном. Освоєння території відбувалось так швидко, що окремі осередки виникли на Запоріжжі, Луганщині, Миколаївщині та Херсонщині вже в 1966/69 рр. В останню чергу це відбулося у Красноперекіпському р-ні АР Крим, Новотроїцькому (1975) та Каланчацькому (1976) р-нах Херсонської області. Наступні випуски кабанів ($n=121$) у 1972/97 рр. на території Дні-пропетровської, Запорізької, Одеської, Миколаївської областей та АР Крим вже не мали суттєвого впливу на формування ареалу. Загалом сучасні популяції копитних сформувалися внаслідок скорочення чисельності вовка та розселення тварин із уцілілих осередків, прискореного охороною, штучним розведенням і подальшою інтродукцією.

У 70-х роках XX ст., завдяки запровадженню спеціальних охоронних заходів, почалося розселення шакала з Балкан, яке призвело до його появи у 13 державах Європи (рис. 4) і, зокрема, в Україні. Зменшення тиску на кавказьке угруповання виду також сприяло розширенню ареалу і формуванню його осередків у Ростовській області та Краснодарському краї. Звідси шакал у 2001 р. проникнув на територію Донбасу та з'явився на косі Тузла у Керченсь-

Рис. 4. Сучасне поширення звичайного шакала в Європі:

1 – місця зустрічі тварин; 2 – напрямки розселення;

3 – новий осередок в Україні.

кій протоці. Гіпотези таких інвазій припускають постійність відповіді виду на динаміку середовища (Арнольди, 1957), яка може бути підсилена впливом інших чинників. Так, зниження мисливського тиску та потепління клімату сприяли розширенню ареалу видри, а просування у степову зону борсука та лісової куниці стало наслідком створення густої мережі лісонасаджень.

Сучасна роль рефугій і екологічних русел. Для багатьох великих ссавців відкриті ландшафти були суттєвими перепонами при розселенні. Винятки становили заплавні ліси у долинах великих рік, які зв'язували окраїнні південні степи з лісовими та лісостеповими районами. Але на початку XX ст. їх було знищено, тому неможливість притоку мігрантів створила вкрай ризиковану ситуацію для копитних і деяких хижих ссавців. Південні межі їх ареалів змістились в лісостепову зону та Полісся з невеличкими залишковими осередками, відкіля, після впровадження охорони та обмеження використання ресурсів, почався зворотній процес. Цьому сприяло відновлення заплавних лісів і створення системи полезахисних лісосмуг, які дозволяли ссавцям мігрувати без суттєвого переборювання спотвореного середовища. Але у другій половині XX ст. карпатські і поліські рефугії зазнали значної фрагментації, стали доступними через розвиток транспортних магістралей і, таким чином, втратили минуле зоогеографічне і популяційне значення. Ліси гірського Криму, незважаючи на появу мережі лісосмуг, залишаються відокремленим від рівнинних осередків більшості великих ссавців “біогеографічним островом”.

Міграції ссавців та їхня роль у формуванні меж ареалів. На півдні міграції мають особливу складність для аквабіонтів через обміління водойм, слабку гідрографічну мережу і високу уразливість з боку людини і хижаків. Інтродукована ще у 1944/45 рр. на Дніпрі ондатра швидко освоїла придатні водойми. Після створення Каховської (1955 р.) та Дніпродзержинської ГЕС (1964 р.) її основні біотопи було зруйновано, тому чисельність тварин скоротилася, а розселення уповільнилось. Хоча у 1977/81 рр. ондатра зустрічалася на багатьох притоках Дніпра, її не було в Приазов'ї. Поступово по р. Конці цей гризун у 1979/80 рр. досяг її верхів'я, яке знаходиться на Приазовській височині поряд з витоками багатьох річок. Після зростання чисельності ондатри в них, почалося її розселення вниз за течією в усі боки, яке було прискорене

повінню 1985 р. (рис. 5). Середня швидкість просування тварин становила $12,9 \pm 1,79$ км (6,9-31,6 км) на рік при загальній тенденції до скорочення, оскільки, по мірі просування тварин у верхів'я, зростала відстань між придатними біотопами та витрати часу на дослідницьку міграцію.

Рис. 5. Особливості проникнення ондатри в річки Приазов'я та її подальшого розселення.

Формування південно-західної популяції кабана відбувалося за участю тварин з Прикарпаття. Найчастіше в Причорномор'є проникали кабани 2 фенотипів, які в буковинському осередку зустрічалися з частотою понад 80%. Пізніше, унаслідок схрещування мігрантів з інтродуцентами, скрізь на півдні стали домінувати тварини гібридного походження. Інтродуковані у горах Криму уссурійські кабани (1957 р.) швидко заселили півострів, але не вплинули на формування континентальних популяцій. Натомість було виявлено проникнення у Крим тварин із пониззя Дніпра та Кубані. На Лівобережжі особливо помітний вплив створювали мігранти із Самарського лісу та пониззя Дону; на Правобережжі визначна роль належала кабанам з Кіровоградщини, Молдови, Румунії та Буковини. Загалом, міграція мала виключно важливе значення для відновлення південної межі ареалу виду та формування периферійних популяцій.

Для утворення українських угруповань лося першочергове значення мала його міграція з Білорусії і Росії (Болденков, 1975). Після зростання чисельності і виникнення нових осередків, розселення лосів набуло значної інтенсивності. Незважаючи на відсутність певної спрямованості лісосмуг та інших лісонасаджень, які є головними біотопами тварин, на Лівобережжі лосі рухалися переважно з північного сходу на південний захід під кутом $204,3 \pm 6,4^\circ$. Це відповідає загальному напрямку їх міграції із лісів, розташованих у заплаві Сіверського Дінця на території Харківської і Донецької областей.

Загальні особливості формування південних популяцій і меж ареалів. Для центру ареалу характерна велика площа оптимальних біотопів, що визначає високу і стійку чисельність організмів (Тимофеев-Рессовский и др., 1973). На півдні України, де знаходяться периферійні популяції копитних та деяких хижих, їх незрівнянно менше. Завдяки домінуванню агро- ценозів, у ХХ ст. тут сформувалася штучна ритміка захисних і кормових умов, обумовлена технологією вирощування сільськогосподарських культур. Після збирання врожаю на значній площі середовище існування багатьох ссавців руйнується, а після сівки – відновлюється. Незважаючи на тривалість цього явища, у ссавців не сформувалося здатності до упереджувальних міграцій.

Наслідком цього є переселення великої кількості тварин у стислі терміни, що супроводжується зростанням їх смертності і зниженням ефективності відтворювання популяцій.

При вивченні динаміки ареалів великих ссавців вдалося виявити, що раніше їх скорочення розпочиналось з периферії до центру ареалу, а відновлення відбувалось у зворотньому напрямку – від рефугій до окраїн. Ця закономірність ще спостерігалась в ХХ ст., але її неприродність уже була відчутною, оскільки формування периферійних популяцій і відновлення меж ареалів відбулося лише завдяки спеціальних заходів. Серед них найбільше значення мали: а) охорона осередків існування тварин (створення заказників, заповідників, заборона полювання); б) сприяння певним видам шляхом поліпшення умов існування та скорочення чисельності їх трофічних конкурентів і ворогів; в) інтенсивне штучне розселення. Зараз же, завдяки фрагментації основних біотопів та винищення тварин, зникнення стало загрожувати їм не лише на периферії, а й в центрі ареалу. За таких умов самостійне відновлення меж ареалів і формування нових популяцій, насамперед копитними, дуже ускладнилося, а для спеціалізованих видів взагалі стало неможливим. Найбільші шанси для розселення зберігають плодючі поліестричні та мало помітні моноестричні ссавці, які не являються об'єктами полювання.

ДИНАМІКА ПІВДЕННИХ ПОПУЛЯЦІЙ ВЕЛИКИХ ССАВЦІВ

Тривалість існування популяцій ссавців забезпечується лабільністю вікового і статевого складу, біотопного поширення та просторової структури, які укупі впливають на динаміку чисельності.

Використання біотопів. У степовій зоні всі копитні віддають перевагу лісовим та водно-болотним угіддям, де зустрічалось понад 75% лосів та 70% кабанів, біля 50% козуль та 35% оленів, ланей і муфлонів. Саме їх розташування визначає сучасний просторовий розподіл зазначених тварин на півдні України. Дуже залежним від цих територій також виявився єнотоподібний собака, 63.9% зустрічей і 80.9% притулків якого зареєстровано в водно-болотних угіддях. Натомість основними біотопами русака стали агроценози, де було обліковано 72,3% особин; найбільше значення зараз мають: озимина (24,1%), рілля (18,1%) та багаторічні трави (17,0%). Взагалі для інтродуцентів і іммігрантів найбільш важливими виявились інтразональні ландшафти, які сприяли проникненню ссавців на південь і створенню локальних угруповань. Натомість аборигенні степняки, які втратили основні біотопи, не змогли пристосуватись до нових умов, що підсилило їх залежність від антропогенного чинника та призвело до скорочення чисельності і ареалів.

Динаміка просторового розподілу ссавців. Було встановлено, що під час формування популяцій відстань між осередками великих ссавців скорочується і за пікової чисельності досягає мінімуму (табл. 1). За високої агрегованості, яка у кабана становить 5.1 ± 0.22 , у козулі

Таблиця 1

Динаміка просторового розподілу угруповань копитних, км

Фаза розвитку	Вид ссавців	Роки	$M \pm m$	Limit	σ
Освоєння території	Кабан	1963-1977	$41,6 \pm 3,28$	15,2 – 77,4	17,4
	Козуля	1963-1979	$44,6 \pm 3,42$	19,0 – 96,3	19,4
	Лось	1955-1971	$106,6 \pm 9,12$	13,1 – 300,2	62,5
Пік чисельності	Кабан	1978-1992	$11,2 \pm 1,15$	3,1 – 24,3	5,1
	Козуля	1980-1992	$8,0 \pm 0,51$	3,1 – 14,8	2,9
	Лось	1980-1990	$24,4 \pm 5,67$	3,1 – 135,0	31,0
Депресія популяцій	Кабан	1993-2002	$51,3 \pm 3,61$	21,2 – 105,0	19,8
	Козуля	1993-2002	$12,6 \pm 1,65$	5,2 – 39,1	8,3
	Лось	1993-2002	$125,7 \pm 7,02$	90,1 – 183,2	62,5

– 3.3 ± 0.06 , у лося – 1.9 ± 0.07 , у благородного оленя – 10.9 ± 1.33 особин, щільність населення і конкуренція швидко зростають, що спричиняє переселення частини ссавців із оптимальних біотопів у менш придатні місця. Під час депресії, яка розпочалася одночасно на великому просторі і була викликана винищенням тварин, відстань між осередками копитних дуже зросла і у більшості видів перевершила таку під час формування популяцій. В цей час просторовий розподіл тварин виявляв тісну залежність від розташування найліпших біотопів ($r=0,7-0,9$). В усі етапи розвитку популяцій суттєве значення мали державні заходи з охорони тварин та збереження середовища їх існування.

Стадність та її мінливість. Утворення й тривале існування стад є важливою здатністю популяцій копитних, що сприяє груповому добору та обміну інформацією, а сама стадність є вищою формою агрегованості. На південній межі ареалу дуже поширені сімейні групи з 2-5 особин, які переважають у козулі (64,2%), лося (39,1%) і оленя (41,5%); у кабана вони складаються з 3-10 особин (43,1%). Порівняно з іншими видами, у лося значну частку становлять одинаки (біля 60%), що є наслідком інтенсивної міграції за розпорошеності лісових біотопів у степовому просторі (табл. 2). Часто у копитних формуються міжсімейні групи, які характерні для кабана влітку та на початку осені (10-42 особин), у козулі – взимку (6-19), а у оленя (6-201) – в усі сезони. Загалом у південних популяціях, на відміну від лісової зони (Филонов,

Таблиця 2

Характеристика стадності копитних на півдні степової зони, %

Ссавці	Кількість		Число особин у стаді						
	стад	особин	1	2	3-5	6-10	11-20	21-50	> 50
Олень	372	4455	23,7	17,6	23,9	12,6	9,1	8,3	4,8
Козуля	667	2838	23,6	19,5	44,7	7,9	2,7	1,1	0,5
Лось	166	314	59,1	16,8	22,3	0,6	1,2	-	-
Кабан	617	3186	36,5	8,4	17,5	25,6	9,7	2,3	-

1977), показник стадності не залежить від чисельності і не може бути її індикатором.

Динаміка чисельності. Під час експансії лося в степову зону спостерігався високий приріст його чисельності (13-49%), що було зумовлено зростанням поголів'я за рахунок репродукції та міграції (рис. 6). Після досягнення піку чисельності у 1973/74 рр. розпочалося скорочення його ресурсів ($y=1,61-80,48x$), яке підсилилося у 1991-2000 рр. ($y=2,34-117,06x$), коли річний приріст набув від'ємних значень ($-25,3\pm 5,80\%$). Зараз на півдні вціліло декілька десятків лосів, які мешкають у східних лісах. Натомість степові популяції козулі розвивалися дуже довго і досягли свого піку лише у 1991/92 рр. ($y=1,80+924,37x$). При цьому спостерігався дуже низький приріст чисельності (у 1970/91 рр. $=4,3\pm 2,06\%$). У 1978 р. було зафіксоване скорочення чисельності на 14,5%, а у 1981 р. – зростання на 21,7%. Незважаючи

Рис. 6. Динаміка чисельності деяких копитних

(1) і її приросту (2) у степовій зоні України.

на відмінність екологічних умов, було виявлено збіг фаз динаміки на півдні з іншими районами України. Це опосередковано свідчить про тісну залежність чисельності від впливу антропогенного фактору, що обумовлено подібністю підходів у використанні ресурсів і у межах всієї країни. З 1991/93 рр. скрізь відбулося скорочення чисельності козулі ($y=6,13-3,06x$), яке триває дотепер.

Розвиток степових популяцій кабана відзначався значною стрімкістю, чому сприяла його висока здатність до відтворення. Але в початковий період (1971/79 рр.), приріст чисельності був незначним і становив $23,1\pm 7,66\%$ на рік, а пізніше став ще нижчим. Причиною цього було надмірне вилучення тварин та руйнація структури популяцій внаслідок переважного відстрілу плідників. Вже в 1979 р. південні угруповання кабана досягли високої чисельності (12,6 тис. особин), після чого розпочалася їх стабілізація, яка була перевана у 1983/85 рр. Це стало наслідком неефективного використання угруповань виду, що підсилилося високою смертністю

тварин під час суворої зими 1984/85 рр., коли ресурси кабана зменшились на 21,01%. Упродовж 1992-2000 рр. у всіх південних областях відбулося скорочення його чисельності ($y=1,46-727,01 x$) при від'ємному прирості ($-7,7\pm 2,89\%$ на рік), що співпало у часі з таким у всій Укра-їні. Це не має ніякого відношення до природної циклічності популяцій, а є наслідком вилучення кабанів у кількості, яка перевищує розмір відтворювання. За даної соціально-економічної ситуації в країні, зупинити скорочення чисельності копитних дуже важко, оскільки зараз негативний вплив антропогенного фактору суттєво перевищує усі інші.

В ізолюваному угрупованні благородного оленя упродовж його формування (1976/84 рр.) річний приріст чисельності становив $31,2\pm 2,77\%$. З початком використання ресурсів у 1984 р., відбулося їх скорочення з 209 особин (пік чисельності) у 1989 р. до 34 (депресія) у 1995 р. Після припинення полювання у 1996/01 рр. чисельність стрімко відновила з швидкістю $27,2\pm 4,69$ ($16,5-44,1$)% на рік, а темпи зростання майже повністю співпали з такими у 1978/84 рр. (рис. 7). Але загалом за 28 років мешкання оленя на Обитічній косі пересічний приріст чисельності становив $15,2\pm 4,63\%$, що відзначається у багатьох місцях України і є наслідком надмірного вилучення тварин та відсутності ефективного управління ресурсами.

Рис. 7. Динаміка чисельності благородного оленя (1) і її приросту (2) (коса Обитічна, Азовське море).

Найбільшими коливаннями на півдні відрізняється чисельність зайця-русака, які сягають 8-360% (Галака, 1969). Їх причиною є значна залежність виживаності тварин від впливу антропогенного фактора та погодних умов. Упродовж 1971-2001 рр. річний приріст чисельності русака змінювався у широких межах – від -19,8 до +30,9%, а його пересічна величина була надто низькою $+1,8\pm 1,78\%$ (рис. 8). Але, якщо максимум 1986 р. був наслідком високого виживання тварин під час теплої зими та ранньої весни, то депресії 1997 р. (-9,2%) та 1999 р. (-19,8%) виникли від надмірного вилучення зайців через збільшення кількості полювань – з 6 до 24 на рік.

Рис. 8. Динаміка чисельності зайця (1) і її приросту (2) у степовій зоні України.

Для зайців характерні циклічні осциляції, які не мають стійкої повторюваності (Keith, 1983). В Україні упродовж 30 років були помітні 4 цикли середньою тривалістю $6,0 \pm 0,82$ (4-8) років. Це узгоджується з циклічністю кліматичних аномалій, які надавали динаміці одномаїтного ритму на значній території. Але, враховуючи значну залежність динаміки чисельності зайця-русака на півдні України від полювання та сільськогосподарського виробництва, популяційні цикли часто мають згладжений характеру і проявляються лише в окремі роки У різних областях степової зони піки чисельності співпадали у 1975, 1996, 1998 рр., а депресії – у 1976, 1997 рр. Їх тривалість майже не відрізнялася між собою, але, якщо скорочення чисельності відбувалося за $1 \pm 0,2$ - $2 \pm 0,4$ (1-3) роки, то зростання – за $2 \pm 1,0$ - $2 \pm 0,8$ (1-6).

ВІДТВОРЮВАЛЬНА ЗДАТНІСТЬ ПІВДЕННИХ УГРУПОВАНЬ ССАВЦІВ

Засобом зв'язку між біогеоценозом і популяцією є розмноження, завдяки якого в неї впливається нова генерація зі своїми спадковими особливостями. У цій взаємодії формується певна статеві-вікова та соціальна структура, що обумовлює динаміку угруповань і їх відтворювальну здатність.

Відтворювальна здатність копитних. Для їх південних угруповань характерні високі темпи відтворення, яке має найбільші розміри у дикого кабана. Зазвичай у репродукції приймає участь $74,4$ – $82,4$ ($75,3 \pm 3,32$)% свиней, що, за кількістю молодняку, здатне забезпечити відтворення до $141,5\%$. Висока здатність до відтворення також характерна і для козулі, в популяціях якої щорічно з'являється $51,4\%$ нащадків. За ізолюваного розташування осередків оленя, в них розмножується $76,5$ – $85,2\%$ самок. При цьому щорічний приріст становить $13,4$ – $44,1$ ($27,2 \pm 4,69$)% від загальної чисельності або $39,3$ – $63,9\%$ за кількістю молодняку. Найнижчі показники відтворення спостерігались у лося. Хоча величина приплоду становила $1,3 \pm 0,10$ на 1 вагітну самку, участь їх у розмноженні становила лише $36,8$ – $44,5\%$. Висока яловість самок була наслідком ускладнення зустрічей тварин через великі відстані між лісами – під час парування з 280 дорослих лосів $46,1\%$ самців і $53,9\%$ самок перебували у віддалених одне від одного біотопах, що негативно вплинуло на приріст чисельності, розмір якого становив $5,9\%$.

Відтворювальна здатність угруповань копитних дуже залежить від їх статеві-вікової структури (рис. 9). Найменша частка дорослих самців зустрічається в угрупованнях дикого кабана, для якого характерна висока смертність підсвинків чоловічої статі під час міграцій, найбільша – у лося. Майже однакову кількість самців зафіксовано в угрупованнях благородного оленя і козулі, що є наслідком статеві-вікового добору. Частка дорослих самок була найменшою у дикого кабана, а її розмір впливає на кількість поросят ($r=+0,6$). Загалом частка молодняку в

угрупованнях копитних є чи не найвищою в Україні. Натомість серед напівдорослих тварин вона висока лише у оленя (20,2%), осередки якого відчують

Рис. 9. Розподіл копитних у степовій зоні за статтю і віком.

найменший вплив хижацтва та браконьєрства. Загалом від різних чинників у перший рік життя гине біля 70% поросят та майже 60% козуль. Упродовж другого року висока смертність, яка перевищує 68% від кількості новонароджених, спостерігається у лосів під час розселення. Найчастіше копитні гинуть від вогнепальних поранень, які були причиною смерті 46.8% лосів, 30.3% козуль, 23.5% кабанів і 9.4% оленів від всіх зареєстрованих випадків. У останні роки значно зріс тиск вовка на інших великих ссавців, що зумовлено відновленням його угруповань у степовій зоні та значним зростанням чисельності – від 18 особин у 1970 р. до 1,4 тис. у 2000 р.

Відтворювальна здатність зайця-русака. Розмноження русаків у степових районах України триває майже цілий рік, лише в серпні їх статева активність дещо зменшується, а наприкінці року припиняється (Корнєєв, 1960). Із досліджених нами в листопаді-січні 144 самок лише 5 (3,4%) були вагітними. Для виду характерна значна мінливість відтворення, суттєвою причиною чого є висока елімінація зародків через несприятливе харчування зайців у відповідальні періоди репродуктивного циклу. Тривалий кормовий песимум, який на півдні обумовлений зимовими ожеледцями та літніми посухами, сприяє скороченню ефективності розмноження з 0.9 до 0.7, а виживання – вдвічі: з 76,4% до 37,7% (Белова, 1990). Внаслідок цього резорбується 4-5% ембріонів і гине на стадії органогенезу біля 30% зародків (Шевченко, 1974). Незважаючи на різну інтенсивність відтворювання за роками, частка молодняку у здобичі коливається у незначних межах (рис. 10) і становить $60,3 \pm 2,58\%$ у зв'язку з

Рис. 10. Розподіл добутих зайців за статтю і віком.

селективним впливом полювання. Це також підтверджується відсутністю кореляції між частками вилучених самок і їх нащадків ($r = -0,14$). За нашими даними, у південних районах України у різні роки на 1 дорослу самку припадає 2,8 зайченяти: від 2,2-3,1 (скорочення чисельності) до 2,8-3,5

(зростання). Взагалі південні популяції русака мають значну відтворювальну здатність (120-155%), яка нівелюється високою смертністю. Остання становить 33,1-48,6% для зайченят або 50-70% для тварин всіх вікових груп.

У розділі наводяться дані про причини, рівень смертності великих ссавців та його вплив на розмір південних популяцій. Показана залежність відтворювальної здатності різних видів від якості кормів, хижацтва, хвороб та полювання.

ХАРАКТЕРИСТИКА ДЕЯКИХ МОРФОЛОГІЧНИХ ПОКАЗНИКІВ ССАВЦІВ

На півдні України більшість угруповань великих ссавців перебуває в умовах ізоляції. Насамперед це стосується копитних, панміксія між якими ускладнена через значну відстань між осередками, низьку чисельність та неефективну міграцію. Разом з іншими ссавцями вони піддаються природному добору, що проявляється у певних морфологічних адаптаціях.

Мінливість краніологічних показників ссавців з відновлених популяцій. При порівнянні поросят півдня з перевесниками з центру ареалу (Білорусія, Карпати) з'ясовано, що вони достовірно перевершують їх за всіма краніологічними показниками. Це пов'язано з кращим забезпеченням тварин кормами у період інтенсивного росту на тлі більш тривалого вегетаційного періоду та позитивних температур. Але, отримані в дитинстві переваги, у дорослих особин повністю нівелюються і вони за жодним показником не відрізняються між собою, що свідчить про стабілізацію норми реакції виду в нових умовах існування та досягнення кабаном параметрів, обумовлених відповідними генотипами. Натомість, за даними краніометрії, дорослі тварини з віддалених рівнинних районів півдня виявились дуже подібними між собою а представники кримської популяції – відмінними від усіх (рис. 11).

Рис. 11. Популяційна мінливість краніологічних показників дикого кабана.

Останнє є наслідком інтродукції у 1957 р. в гірські ліси усурійських кабанів, популяція яких розвивалася без впливу континентальних мігрантів. Їх проникнення у степові райони було механічно обмежене «пляшковим горлечком» Перекопського і Чонгарського перешийків. Хоча ефект засновника і не може істотно змінити загальний напрямок природного добору, проте він призводить до великих змін генофонду і сприяє дивергенції (Wright, 1977). В результаті поглинального схрещування інтродуцентів з носіями інших генотипів, у гірському Криму склалася

своєрідна географічна популяція з домінуванням кабанів усурійського підвиду. У тварин материкових угруповань не вдалося виявити алель *Bdfi*, який має високу концентрацію у тварин європейського підвиду, та алотип *Lpp3*, відсутність якого типова для генотипу *S. s. ussuricus*. Але, при подібності з ним, вони відрізняються за фенотипом та наявністю антигену *Ga*, невідомого для усурійських кабанів (Горелов, 1990). Таким чином, у зв'язку з розселенням великої кількості тварин усурійського підвиду під час депресії українських популяцій, відбулася трансформація генотипу кабана на півдні України. Наслідком цього стала краніологічна подібність угруповань, розташованих на великій відстані одне від одного, обумовлена спільністю походження від представників усурійського підвиду.

Незважаючи на географічну віддаленість предкових осередків козулі, між степовими популяціями не виявлено суттєвих відмін за краніологічними ознаками. Це може бути наслідком взаємодії генотипу і одноманітних умов існування та їх перемішування під час останнього сплеску чисельності. Натомість, між рівнинними і гірськими угруповання козулі, які тривалий час ізолювані одне від одного, існує помітна дивергенція (рис. 12). Козулі

Рис. 12. Популяційна мінливість краніологічних показників козулі.

гірського Криму також суттєво відрізняються за фенотипом, часто мають спрощену будову та асиметрію рогів, що вказує на збіднення генотипу і є характерною рисою острівних форм. За швидких змін середовища такі популяції нездатні до адекватної еволюційної реакції, так як цьому заважає дефіцит мінливості (Грант, 1980). Загалом, за краніологічними ознаками телята із степової зони перевершують перевесників із півночі ареалу, а дорослі козулі є одними з найкрупніших в Європі. Це може бути наслідком реалізації спадковості лісостепового виду за переважного використання якісних кормів антропогенного походження на тлі сприятливих кліматичних умов.

Мінливість морфологічних ознак у аборигенних ссавців. Зайці із південних популяцій мають найменші розміри в Україні і суттєво поступаються тваринам із лісостепу за масою тіла. Їх також переважають самці із Полісся, які дещо більші степових зайців за довжиною стопи та масою тіла (табл. 3). Порівнюючи наші дані з віддаленими у часі (Корнєєв, 1960), слід зазначити, що цей

консерватизм є характерним для русака, який, незважаючи на поліпшення умов харчування, на півдні України зберігається дотепер. Скоріш за все, це явище має спадкову природу, оскільки, за даними В.О.Архипчука (1983), зайченята і дорослі русаки із лісостепу суттєво переважали таких із степової зони за масою тіла ($t = 2,7$). Причому зазначена перевага (на $16,3 \pm 0,84\%$) упродовж трьох років зберігалась і серед їх нащадків при вольєрному розведенні.

Хоча зайця-русака відносять до видів з реверсивним статевим диморфізмом (Ralls, 1965), суттєвої відміни між одновіковими тваринами за масою тіла і екстер'єром виявити не вдалося. Але локально, під час депресії чисельності, самки можуть перевершувати самців за масою тіла, висотою вуха і довжиною ступні. Це є наслідком вікового кросу і пояснюється

Таблиця 3

Характеристика екстер'єрних показників і маси тіла зайця-русака із різних частин ареалу

Показники	Стать	Степ (n = 405)		Лісостеп (n = 98)*		Полісся (n = 46)*	
		M $\pm$ m	Limit	M $\pm$ m	Limit	M $\pm$ m	Limit
Маса тіла, кг	♂	3,7 $\pm$ 0,04	2,0-4,9	4,1 $\pm$ 0,09	2,2-5,8	3,8 $\pm$ 0,16	2,3-4,6
	♀	3,6 $\pm$ 0,04	2,2-5,0	4,7 $\pm$ 0,12	2,8-6,5	4,2 $\pm$ 0,15	2,6-5,5
Довжина тіла, см	♂	56,9 $\pm$ 0,27	44,5-67,5	58,3 $\pm$ 0,64	48,0-70,0	57,6 $\pm$ 1,27	49,0-72,0
	♀	57,0 $\pm$ 0,28	47,0-67,0	58,1 $\pm$ 0,77	45,4-70,0	58,9 $\pm$ 0,72	53,5-68,0
Довжина хвоста, см	♂	9,4 $\pm$ 0,11	5,5 -13,5	9,2 $\pm$ 0,15	6,0-11,2	9,9 $\pm$ 0,26	7,0-11,5
	♀	9,3 $\pm$ 0,11	6,0-15,5	9,4 $\pm$ 0,16	7,0-11,0	10,0 $\pm$ 0,19	8,0-11,0
Довжина плюсни, см	♂	15,2 $\pm$ 0,08	11,5-18,0	15,4 $\pm$ 0,14	11,0-17,0	15,8 $\pm$ 0,15	14,9-17,0
	♀	15,0 $\pm$ 0,07	11,7-17,2	15,5 $\pm$ 0,21	10,0-18,5	15,6 $\pm$ 0,12	14,5-17,0
Висота вуха, см	♂	10,6 $\pm$ 0,08	7,0-14,0	10,7 $\pm$ 0,11	8,7-14,0	10,6 $\pm$ 0,17	9,3-11,7
	♀	10,3 $\pm$ 0,08	6,9-3,5	10,4 $\pm$ 0,16	6,3-11,5	10,6 $\pm$ 0,11	9,5-12,0

*За матеріалами Л.С.Шевченко.

тим, що серед самок домінують дорослі особини (18-30 місяців), а серед самців – молоді (8-20 місяців). Оскільки у русака ріст, хоча і з меншою швидкістю, продовжується і протягом другого року життя, то виявлені розходження цілком зрозумілі.

Лисиці південних популяцій також являються найменшими за більшістю екстер'єрних і краніологічних ознак в Україні (Шевченко, 1987), що підтверджують і наші дослідження. Це може бути наслідком природного добору дрібних тварин, більш стійких до тривалого впливу високих температур, що має відповідне фізіологічне пояснення. Але в останній час у хижих ссавців спостерігається соматична акселерація (Раменский и др., 1985), наслідком якої є згладжування дивергенції і навіть її втрата за деякими ознаками.

Морфологічні зміни у акліматизованих ссавців. У єнотоподібного собаки відбулися зміни екстер'єру: самці і самки достовірно перевершують представників вихідної форми за довжиною

тіла, а також не вкладаються у межі її мінливості (табл. 4). Причиною цього є більша швидкість росту тварин у перший рік життя на півдні України, ніж на Далекому

Таблиця 4

Екстер'єрні особливості єнотоподібного собаки з природного і штучного ареалу

Виміри	Приамур'є (n = 53)*		Причорномор'є (n = 57)		t
	Limit	M ± m	Limit	M ± m	
С а м ц і					
Маса тіла, кг	4,1-10,6	6,5±0,3	5,5-8,7	7,5±0,9	0,1
Довжина тіла, см	54,0-56,0	59,0±0,4	65,0-86,0	80,2±5,7	3,7
Довжина хвоста, см	16,0-24,0	20,1±0,3	16,0-23,0	19,5±3,8	0,2
Висота вуха, см	4,0- 6,0	5,0±0,2	4,0-6,1	5,5±0,2	1,8
Обхват у грудях, см	44,0-49,0	46,0±0,6	43,0-47,0	44,9±0,5	1,4
С а м к и					
Маса тіла, кг	4,1-8,5	5,4±0,2	5,6-9,0	6,8±0,9	1,5
Довжина тіла, см	50,0-64,0	57,4±0,4	67,1-85,8	77,1±6,2	3,2
Довжина хвоста, см	17,0-22,5	19,6±0,2	18,0-23,0	20,0±1,3	0,3
Висота вуха, см	4,5-5,5	4,8±0,2	4,6-5,7	5,0±0,5	0,4
Обхват у грудях, см	40,0-46,0	44,0±0,7	42,0-45,0	43,5±0,4	0,6

* За: В.Г.Юдін (1977).

Сході, за якісного харчування, поліфагії та відсутності гібернації. При нестатку кормів у дитинстві, хижаки ніколи не досягають максимально можливих показників екстер'єру (Сегаль, 1975). Тому висока концентрація кормів антропогенного походження та сприятливі кліматичні умови регіону поліпшили реалізацію генотипу. Таким чином, збільшення довжини тіла у єнотоподібного собаки є проявом модифікаційної мінливості виду.

УПРАВЛІННЯ РЕСУРСАМИ ТА ОХОРОНА ВЕЛИКИХ ССАВЦІВ

Управління тваринними ресурсами стало важливою умовою їх ефективної експлуатації та збереження, але в Україні воно підмінюється збиранням урожаю дичини та збереженням певного поголів'я для його відтворення.

Оптимізація управління ресурсами великих ссавців у XXI ст. Упродовж використання людиною диких тварин сформувалися три його основних різновиди: мисливство, розведення у неволі та естетичне споглядання. У нас найбільш популярним залишається мисливство, якому завжди надавали лише рекреаційного значення. Між тим, в багатьох країнах воно являється прибутковою туристичною галуззю з відповідним науковим забезпеченням її розвитку. Для оптимального використання ресурсів тваринного світу було обгрунтовано екологічний підхід, за яким одиницею управління визнано популяцію (Тимофеев-Рессовский и др., 1973). Але на заваді

його впровадженню стали: складність у визначенні популяційних меж та адміністративний устрій територій. Більш реальним виявилось управління окремими угрупованнями ссавців, що зумовлено: а) мозаїчним розташуванням і розпорошеністю осередків копитних та деяких стенотопних видів (ондатра, бобер, байбак), які здатні до саморегуляції; б) великими розмірами популяцій інших (заєць-русак, лисиця, вовк), у різних частинах яких під впливом локальних чинників відбуваються несинхронні коливання чисельності.

Основною формою управління угрупованнями диких тварин в Україні залишається їх вилучення за кількісним принципом. В його основі лежить примітивна ідея використання ресурсів у розмірах, близьких до відтворювання. Саме це призвело до надмірного вилучення плідників в популяціях копитних, невластивого співвідношення вікових та статевих груп, наслідком чого стало скорочення їх чисельності. Після запровадження системи затвердження лі-мітів на вилучення мисливських тварин за результатами зимового обліку чисельності, воно стало плануватись на основі пересічних показників приросту. Але саме останні відзначаються найбільшими коливаннями, як і багато інших популяційних характеристик, що має місце і в інших країнах. Оскільки у степовій Україні продуктивність самок русака за роками відрізняється в 4,3 (Галака, 1969), у Польщі – в 3,7 (Pielowski, 1967), у Німеччині – в 3,4 (Möller, 1976) рази, то нововведення не враховує реального відтворювання. Наслідком цього стало надмірне вилучення зайців та скорочення їх чисельності у несприятливі 1999-2003 рр. Враховуючи негативні наслідки управління ресурсами великих ссавців за кількісним принципом, у багатьох країнах світу використовується кількісно-якісне регулювання.

Загалом ефективне управління всіма природними ресурсами неможливе без запровадження законодавчих, організаційних та практичних заходів. Суттєві труднощі для поліпшення його ефективності створює недосконале законодавство, за яким ресурси диких тварин являються власністю українського народу, а більшість середовища мешкання їх у степовій зоні вже знаходиться у приватній власності. Наслідком цього протиріччя є зростання впливу антропогенного впливу на тварин, що визначає їх високу смертність і низьку чисельність. Поліпшити ситуацію можна: 1) збільшенням державної частки угідь з подальшим створення державних мисливських господарств, наданням угідь в оренду громадським організаціям або приватним особам; 2) створенням нових заповідних територій та збільшенням площі існуючих; 3) наданням землевласникам пріоритетного права на полювання, що зробить доцільним запровадження ефективних систем управління ресурсами диких тварин, направлених на отримання прибутку і підтримку їх відповідної чисельності. Недосконалість Закону України про мисливство та полювання (2000 р.) вимагає внесення змін термінів полювання відповідно до

біологічного циклу ссавців. Враховуючи різноякісність та обмежену ємність середовища тварин у степовій зоні, а також перебування в них рідкісних видів, важливе значення має просторове регулювання. Його основною метою є організація вилучення тварин та встановлення охоронного режиму в окремих місцях для більш успішного їх відтворення і розселення. Для цього слід законодавчо визначити нижню межу розміру відтворювальних ділянок (від 1 тис. га), яка достатня для існування мінімального осередку копитних, здатного до саморегуляції. Враховуючи особливості розмноження русака, суттєвий вплив полювання та природних чинників на його просторову структуру, слід законодавчо впровадити двупільну систему регулювання. При цьому доцільно передбачити почергове використання сусідніх ділянок площею не менше 1 тис. га (територія мешкання 30-60 особин) з інтервалом у 1-2 роки, що дасть можливість ліпше реалізувати високий репродуктивний потенціал виду.

У розділі наводяться дані про регулювання чисельності угруповань великих ссавців за допомогою зміни термінів полювання відповідно до особливостей біологічного циклу тварин, рекреаційних потреб та економічної ефективності.

Розведення копитних у приватному секторі. У багатьох країнах для збільшення ефективності тваринництва розводять благородного оленя і лань на фермах, а також за їх допомогою використовують бідні пасовища. Щорічно європейські фермери на площі ~50 тис. га (розмір одного господарства – 1,7-7 га) вирощують понад 700 тис. голів оленячих і отримують 6,8 тис. т м'яса, виробництво якого координує Європейська федерація фермерів-оленьярів (Reinke, 1998). В таких господарствах велику частку доходів отримують від туризму і полювання, яке здійснюється упродовж року. Можливості України тут досить великі і обумовлені: а) наявністю власного племінного матеріалу (асканійський марал, лань, муфлон і дикий кабан – наводяться результати досліджень рогів, ікол, та дані про їх трофейну цінність); б) значною площею угідь, землеробське використання котрих збиткове. Тому до Закону України “Про фермерство” (1999 р.) слід включити спеціальний розділ про розведення та використання диких тварин у приватній власності, що має сприяти розвитку “ранчівництва” – нової галузі нашого господарства.

Стан угруповань деяких рідкісних видів та особливості їх охорони. У степовій Україні упродовж XX ст. кількість видів великих ссавців зросла з 20 до 32. Цьому сприяли інтродукція благородного і плямистого оленів, нутрії, лані, муфлона, ондатри, єнотоподібного собаки і американської норки, а також локальні та масштабні заходи з реакліматизації бабака, білки, бобра, кроля, козулі і кабана. То ж на даний час 22 види було визнано мисливськими, але на 2 з них (білка та норка американська) полювання не ведеться, а статус 2 (корсак та шакал) залишається не визначеним. Незважаючи на успіхи, 10 видів ссавців отримали статус таких, що потребують

термінової охорони, 8 було включено до Бернської конвенції, 7 – до Червоної книги України, 1 – до Червоної книги МСОП. Взагалі в структурі української теріофауни упродовж XX ст. значно зросла кількість видів, які потребують охорони, і суттєво (на 30,4%) скоротилася кількість мисливських. Найбільш загрозливий стан склався з угрупованнями хижих – у степовій зоні до категорії тварин, які потребують охорони, було включено 8 (47,1%) видів з 17, що мешкають на півдні України.

Наводяться дані щодо поширення та чисельності деяких ссавців та виказуються пропозиції щодо зміни їх охоронного та господарського статусу. Аналізуються причини скорочення популяцій перев'язки, степового тхора та європейської норки, зростання чисельності корсака, шакала, борсука і видри, а також пропонуються заходи щодо відновлення угруповань, яким загрожує зникнення.

ВИСНОВКИ

1. Упродовж XX ст. число великих ссавців у південних районах України зросло з 20 до 32 видів. Це відбулося за рахунок природного, а також штучного розселення тварин у різних частинах їх ареалу та спеціальних заходів з охорони. Його наслідками стали: а) розширення ареалу козулі, кабана, видри, борсука, лісової куниці, бабака, а також створення островних популяцій благородного і плямистого оленів, лані, муфлона та білки; б) формування угруповань лося та шакала; в) освоєння ондатрою всіх придатних водно-болотних біотопів, відновлення поселень бобра та непередбачене розселення американської норки.

2. Створення значних масивів сільськогосподарських культур, мережі лісонасаджень порушило монотонність ландшафтів степової зони та сприяло поліпшенню умов існування копитних ссавців та деяких хижих (борсук, лісова куниця). На півдні всі вони віддають перевагу лісовим біотопам, розташування яких визначає сучасне просторове розміщення їх угруповань.

3. Наприкінці XX ст. відносно монолітна структура ареалів перетворилася на значну кількість дрібних осередків, відокремлених просторами малопридатних біотопів. Це ускладнило існування спеціалізованих видів (горностай, степовий тхір, перегузня, хохуля, європейська норка, лісовий кіт), призвело до втрати їх угрупованнями екологічної стійкості, скорочення чисельності та ареалів.

4. Деякі аборигенні ссавці (заєць-русак, лисиця, вовк, бабак) виявили велику здатність до існування у зміненому середовищі, обираючи для мешкання у певні фази біологічного циклу агроценози, а кам'яна куниця взагалі стала домінуючим видом хижих ссавців у населених пунктах.

5. За високої відтворювальної здатності, південні популяції великих ссавців відзначаються дуже низькими показниками приросту чисельності, що є наслідком загибелі великої кількості тварин у антропогенному ландшафті. У XX ст. найсуттєвішим фактором смертності для багатьох з них стало полювання, яке визначає стан ресурсів і динаміку чисельності більшості угруповань. Лише в деякі роки на неї суттєво впливають погодні умови, що найбільш яскраво проявляється в популяціях зайця-русака. Для копитних велике значення має не лише розмір вилучення тварин, а й тиск на окремі статеві-вікові групи. Це потребує вдосконалення системи управління їх ресурсами та прийняття відповідних законодавчих рішень.

6. У XX ст. на півдні чисельність великих ссавців стала дуже залежати від впливу господарської діяльності людини на біотопи. Упродовж нетривалого часу тут сформувалася штучна ритміка захисних і кормових умов, яка обумовлена технологією вирощування сільськогосподарських культур. Після збирання врожаю на значній площі середовище існування руйнується, а після сівби – відновлюється. Зазначена пульсація призводить до переселення великої кількості тварин у стислі терміни і супроводжується зростанням їх смертності, що знижує ефективність відтворювання популяцій.

7. Завдяки інтродукції великої кількості диких кабанів усурійського підвиду під час депресії аборигенних популяцій, на півдні України відбулася трансформація їх фенотипу. Наслідком цього стала краніологічна подібність угруповань, розташованих на великій відстані одне від одного, обумовленої спільністю походження.

8. Для південних угруповань козулі характерна невиразна дивергенція за краніологічними ознаками, що є наслідком тривалого існування виду за дуже одноманітних природних умов на значному просторі. Лише в гірському Криму, де аборигенна популяція козулі розвивалась без впливу континентальних мігрантів, спостерігається її морфологічна відмінність і фенетична своєрідність.

9. Аборигенні ссавці (засць-русак, вовк, лисиця) на півдні представлені дрібними формами, що за високого температурного градієнту має важливе адаптаційне значення. Натомість інтродуковані види у нових умовах досягли розміру предків, а деякі перевершили їх. У енотоподібного собаки скоротилася тривалість зимової сплячки та розширилися трофічні можливості за рахунок кормів антропогенного походження. Наслідком цього стала соматична акселерація, яка проявилась у збільшенні довжини тіла порівняно з вихідною формою.

10. Помітне скорочення чисельності мисливських рослиноїдних ссавців наприкінці XX ст. не пов'язане з циклічністю природних процесів, а є наслідком неефективного управління їхніми ресурсами. За даних умов популяційні механізми не в змозі виправити структурні зміни та

компенсувати втрати від надмірного вилучення тварин, тому деградація угруповань великих ссавців посилюється. Цьому сприяє висока чисельність вовка, хижацтво якого, за низької щільності альтернативних жертв, створює значний тиск на популяції копитних та зайця-русака.

11. Макротеріофауна Південної України відзначається нестабільністю, за якої спостерігається зникнення у багатьох місцях спеціалізованих степових ссавців, пульсація ареалів аборигенних та інтродукованих лісостепових видів. Значна динамічність характерна і для популяційних процесів, що виражається у великій амплітуді коливань чисельності, а також просторової та статеві-вікової структури популяцій. Це обумовлено суттєвим тиском антропогенного чинника на ресурси великих ссавців та середовище їх існування, а також значною частотою і різноякісністю природних аномалій.

НАЙГОЛОВНІШІ ПУБЛІКАЦІЇ ОСНОВНИХ ПОЛОЖЕНЬ ДИСЕРТАЦІЇ:

Статті у наукових виданнях:

1. Волох А.М. О взаимоотношении бобра и выдры в лесостепном Приднепровье // Поведение охот. животных: Сб. науч. ст. – Киров: Изд-во ВНИИОЗ. – 1981. – С. 102-104.
2. Волох А.М. Распространение и некоторые черты экологии бобрового жучка в бассейне Днепра // Экология. – 1982. – № 3. – С. 83-84.
3. Волох А.М. Расселение бобров в Кировоградской области // Вестн. зоол. – 1982. – № 6. – С. 86-87.
4. Волох А.М. Размножение европейского бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне среднего Днепра // Экология. – 1982. – № 6. – С. 72-75.
5. Волох А.М., Гаттерманн Р., Гейдеке Д. Некоторые особенности экологии эльбского бобра на речке Таубе // Вестн. зоол. – 1987. – № 4. – С. 63-66.
6. Волох А.М., Архипчук В.А., Гулай В.И. и др. Особенности динамики численности зайца-русака на территории УССР // Изуч. териофауны Украины, её рац. использ. и охрана. – К. – 1988. – С. 19-34.
7. Волох А.М. Тушканчик великий. Тхір степовий. Норка європейська. Перев'язка звичайна // Червона Книга України. Тваринний світ. К.: Українська енциклопедія. – 1994. – С. 392, 404-406.
8. Роженко М.В., Волох А.М. Поява звичайного шакала (*Canis aureus*) на півдні України // Вестн. зоол. – 2000. – Т. 34. – № 1-2. – С. 125-129.
9. Volokh A.M.. Land Mammals of the north-eastern Gydan Peninsula in 1989 // Heritage of the Russian Arctic: Research, conservation and international cooperation. – Moscow: Ecopros Publishers. – 2000. – P. 554-560.

10. Волох А.М. Нарис про ссавців Придунав'я і особливості менеджменту їхніх ресурсів // Заповідна справа. – Т. 6. – Вип. 1-2. – К. – 2000. – С. 28 – 35.
11. Волох А.М. Міграції кабана та їхня роль у формуванні південних маргінальних популяцій в Україні // Вопр. биоиндикации и экологии. – Запорожье: Изд-во Запор. гос. ун-та. – 2002. – Вып. 7. – № 2-3. – С. 203-210.
12. Волох А.М. Динаміка краніологічних показників європейської козулі на південній межі поширення в Україні // Вісн. Запорізь. держ. ун-ту. Фіз.-матем. та біол. науки. – 2002. – № 2. – С. 117-122.
13. Волох А.М. Роль міграції ондатри в формуванні приазовського осередку її ареалу // Вісн. Луган. пед. ун-ту. Біол. науки. – 2002. – № 1 (45). – С. 36–40.
14. Волох А.М. Екологічна регуляція чисельності лося у південній частині України // Вісн. Львів. нац. ун-ту. Сер. біол. – 2002. – № 30. – С. 49-54.
15. Волох А.М. Некоторые экологические характеристики южной маргинальной популяции дикого кабана в Украине // Зоол. журн. – М. – 2002. – № 12. – С. 1506-1514.
16. Woloch A. Wachstumsdynamik der Eckzähne des Schwarzwildes des südlichen Ukraine // Zeits. für Jagdwissenschaft. – Berlin. – 2002. – N 48. – S. 186-193.
17. Волох А.М. Структура популяції дикого кабана (*Sus scrofa*) в степній Україні // Вестн. зоол. – 2002. – Т. 36. – № 6. – С. 51-56.
18. Woloch A. Aktueller Stand der Muffelwildpopulation in der Ukraine // Beiträge zur Jagd & Wildforschung. – 2003. – Bd. 28. – GmbH. – S. 135-141.
19. Волох А.М. Сучасне поширення видри (*Lutra lutra* L., 1758) в Україні та її чисельність // Вісн. Запорізь. держ. ун-ту. Фіз.-матем. та біол. науки. – 2003. – № 1. – С. 133-139.
20. Волох А.М. Сучасне поширення та чисельність перев'язки (*Vormela peregusna* Güeld., 1770) в Україні // Вопр. биоиндикации и экологии: Меведомств. науч. сб. – Запорожье: Изд-во Запор. гос. ун-та. – 2003. – Вып. 7. – № 2-3. – С. 203-210.
21. Волох А.М. Значення біогеографічних островів у формуванні популяцій великих ссавців та пульсації меж ареалів // Вчені зап. Таврійського нац. ун-ту. Сер. біол., хім. – Сімферополь. – 2004. – Т. 17 (56). – № 2. – С. 12-22.
22. Князев С.П., Николаев А.Г., Волох А.М. и др. Анализ филогенетического сходства популяций домашних свиней и диких кабанов по антигенным профилям сывороточных аллотипов // Тр. Новосибирского гос. аграр. ун-та. – Новосибирск. – 2003. – Т. 183. – Вып. 1. – С. 128-134.

23. Волох А.М. Сучасний стан популяцій степового тхора (*Mustela eversmanni* Lesson, 1827) в Україні // Наук. вісн. Ужгород. держ. ун-ту. Сер. біол. – 2004. – Вип. 15. – С. 105-109.
24. Волох А.М. Поширення і чисельність європейської норки (*Mustela lutreola* L., 1766) в Україні // Вісн. Львів. нац. ун-ту. Сер. біол. – 2004. – № 35. – С. 38-53.
25. Роженко Н.В., Волох А.М. Заселение енотовидной собакой Северного Приазовья и Причерноморья // Исслед. многообразия живот. мира: Труды зоомузея Одес. гос. ун-та. – Т. 3. – 1998. – С.133-137.
26. Волох А.М. Динамика стадности косули на южном пределе ареала в степной зоне Украины // Исслед. многообразия живот. мира: Тр. зоомузея Одес. гос. ун-та. – Т. 3.– 1998. – С. 138-141.
27. Волох А.М. Краткий очерк истории формирования современной фауны охотничьих зверей в южных районах Украины // Пробл. изуч. фауны юга Украины: Сб. науч. статей. – Одесса: Астро-Принт. – 1999. – С. 34-49.
28. Волох А.М. Деревно-чагарникова рослинність у живленні бобрів // Ліс. та мислив. журн. – К. – 2001. – № 2. – С. 41-42.
29. Волох А.М. Полувольное содержание и выращивание диких копытных с целью повышения экономической эффективности животноводства // Вісн. аграр. науки Причорномор'я. – Миколаїв. – 2001. – Вип. 3 (12). – Т. 2. – С. 393-400.
30. Волох А.М., Роженко М.В. Экстерьерные особенности енотовидной собаки из Причерноморья // Матер.по изуч. живот. мира: Тр. зоомузея Одес. гос. ун-та. – 2002. – Т. 4. – С. 116 –121.

Тези доповідей, матеріали наукових конференцій та нарад:

31. Волох А.М., Кухленко С.И. Влияние спортивной охоты на популяцию зайца-русака в южных районах Украины // Пробл. регион. экологии животных в цикле зоол. дисциплин педвуза: Тез. докл. 3 всесоюз. конф. зоол. педвузов. – Витебск. – 1984. – Ч. 1. – С. 47-48.
32. Волох А.М. Фауна Запорожья в IX-XI ст. по материалам раскопок славянского поселения на острове Хортица // Перспек. и ретроспектива зоогеогр. суши: Тез. докл. 8 всесоюз. зоогеогр. совещ. – Л. – 1985. – С. 24-26.
33. Волох А.М. Возможные подходы при составлении кадастра животного мира СССР // Тез. докл. всесоюз. совещ. по пробл. кадастра и учёта живот. мира. – М. – 1986. – Ч. 1. – С. 66-67.

34. Волох А.М. Особенности формирования южной границы современного ареала европейской косули на Украине // Тез. докл. 5 съезда всесоюз. териол. об-ва АН СССР. – М. – 1990. – Т. 1. – С. 122-123.
35. Волох А.М. Некоторые аспекты социальной организации лося в маргинальной популяции на юго-западе СССР // Тез. докл. 3 междунар. симпоз. по лосю. – Сыктывкар. – 1990. – С. 100.
36. Волох А.М. Половые различия морфологических признаков у зайца-русака в Приазовье // Актуаль. питання збереж. і відновлення степ. екосистем: Матер. міжнар. наук. конф. – Асканія-Нова. – 1998. – С. 250-252.
37. Volokh A.M. Craniological effects of the wild boar in the South Ukraine // Euro-American Mammal Congress. – Spain. – 1998. – 117. – P. 81.
38. Volokh A.M. The structure and reproduction of wild boar in the Ukrainen step // Euro-American Mammal Congress. – Spain. – 1998. – 399. – P. 246.
39. Волох А.М. Изменение фауны охотничьих зверей днестровской дельты в течение XX ст. // Сохран. биоразнообразия бас. Днестра: Матер. междунар. науч. конф. – Кишинёв. – 1999. – С. 43-45.
40. Волох А.М. Современный статус млекопитающих Придунавья и состояние их некоторых группировок // Геоэкол. и биоэкол. пробл. Сев. Причерноморья: Тез. докл. междунар. науч. конф. – Тирасполь. – 2001. – С. 58-60.
41. Волох А.М. Регуляція чисельності в маргінальних популяціях копитних // Зоол. дослід. в Україні на межі тисячоліть: Тез. допов. всеукраїн. зоол. конф. – Кривий Ріг. – 2001. – С. 152-154.
42. Волох А.М. Влияние интродукции на формирование полиморфного генотипа диких кабанов на Украине // Структура і функц. роль тварин. населення в природ. і трансформ. екосистемах: Тез. доп. 1 міжнар. наук. конф. – Дніпропетровськ. – 2001. – С. 124-125.
43. Волох А.М. Відтворювальна здатність ратичних із південних районів України // Сучасні проблеми зоологічної науки: Матер. Всеукр. наук. конфер. до 170-річчя кафедри зоології КНУ і 100-річчя з дня народж. проф. О.Б. Кістяківського. – Київ: Вид-во Київ. нац. ун-ту. – 2004. – С. 27-29.
44. Волох А.М. Долина Днестра как миграционный коридор крупных млекопитающих и проблемы управления их ресурсами // Интегриров. управ. природ. ресурсами бассейна трансграничной реки Днестр: Матер. междунар. науч. конф. – Кишинёв. – 2004. – С. 64-68.

Волох А.М. Великі ссавці Південної України у XX ст. (динаміка ареалів, чисельності, охорона та управління). Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 — зоологія. Інститут зоології ім. І.І.Шмальгаузена НАН України. Київ, 2004. Рукопис.

У дисертації розглядаються питання історії формування макротеріофауни з плейстоцену до нашого часу, особливості динаміки ареалів копитних та її причини. Наведено дані щодо проникнення шакала на Україну, розселення видри, борсука, а також скорочення ареалів і чисельності європейської норки, перев'язки, степового тхора тощо. Особлива увага приділена дослідженню морфологічних адаптацій, відворювальної здатності великих ссавців на південній межі поширення та динаміки їхніх угруповань. Виявлено значну залежність цих процесів від антропогенного впливу, який посилюється в останні роки. На основі проведених досліджень запропоновано комплекс законодавчих, організаційних та практичних заходів, спрямованих на відтворення, ефективне використання ресурсів та охорону великих ссавців на півдні України.

Ключові слова: великі ссавці, фауна, інтродукція, південь, акліматизація, динаміка, популяція, структура, міграція, управління, охорона.

Волох А.М. Крупные млекопитающие Южной Украины в XX ст. (динамика ареалов, численности, охрана и управление). Диссертация на соискание научной степени доктора биологических наук по специальности 03.00.08 — зоология. Институт зоологии им. И.И.Шмальгаузена НАН Украины. Киев, 2004. Рукопись.

Исследована история формирования фауны крупных млекопитающих в степной зоне Украины на основании анализа находок ископаемых остатков, особенностей расселения животных, а также определены современные тенденции её развития. Предложены концепции неустойчивости макротеріофауны в степной зоне и формирования окраинных популяций, воспроизведены основные этапы динамики южных границ ареалов некоторых видов, а также выяснена роль определенных рефугиумов и экологических русел в этом процессе. Изучены особенности проникновения на территорию Украины шакала, расселения выдры и лесной куницы, а также исследовано состояние популяций редких видов. Установлено изменение фено- и генотипа дикого кабана в южных популяциях, которое произошло под влиянием интродукции животных разных подвидов. Предложено использования фенетического метода при изучении миграций крупных млекопитающих и на его основе исследованы особенности миграций дикого кабана и европейской косули. Вывявлено своеобразие расселения ондатры в маловодных районах и изучена его зоогеографическая значимость для формирования приазовской части ареала. Установлены

доминирующие направления миграции лося в степной зоне, исследованы неудачные попытки расселения лани, благородного оленя и других млекопитающих, а также выяснены их причины.

При исследовании изменчивости краниологических показателей у копытных, установлено, что в молодом возрасте они превосходят животных из других популяций, а потом эти различия нивелируются. У лисицы и зайца-русака установлена тесная зависимость динамики экстерьерных показателей и массы тела от возрастной структуры популяций, биологического цикла и экологических условий, а у енотовидной собаки обнаружено увеличение длины тела по сравнению с предковой формой.

Особое внимание уделено изучению репродуктивных способностей, динамики структуры и численности млекопитающих, а также исследованы возрастная изменчивость параметров и трофейного качества клыков кабана, рогов муфлона, козули и благородного оленя. На основе полученных материалов предложены современные подходы к использованию ресурсов крупных млекопитающих и их охраны.

Ключевые слова: крупные млекопитающие, фауна, интродукция, акклиматизация, динамика, популяция, структура, миграция, управление, охрана.

Volokh A.M. Large mammals of South Ukraine in 20th century (dynamics of ranges, numbers, protection and management). Dissertation for degree of Doctor of Biological Sciences, specialty 03.00.08-zoology. Schmalhausen Institute of Zoology of Academy of Sciences of Ukraine. Kyiv, 2004. Manuscript.

The dissertation discusses items of history of the macroteriofauna development from the Pleistocene epoch till nowadays, characteristics of dynamics of ranges for hoofed animals and reasons of such dynamics. There are data on intrusion of the jackal into Ukraine, distribution of the otter and badger, contraction of ranges and numbers of the European mink, marbled polecat, steppe polecat, etc. Special attention is paid to the survey of morphological adaptations, reproductive power of large mammals at the southern limit of their distribution, and dynamics of their populations. A strong relationship has been discovered between these processes and anthropogenic influence, which greatly increased last years. A complex of legislative, organization and practical measures are proposed on the background of the taken investigation. These measures are directed at restoration, effective usage of resources and protection of large mammals in South Ukraine.

Key words: large mammals, fauna, introduction, south, acclimatization, dynamics, population, structure, migration, management, protection.