

УДК 599 (47)

КРИПТИЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ ТА ЗМІНИ ПОГЛЯДІВ НА СКЛАД ТЕРІОФАУНИ

Ігор Загороднюк

Луганський національний університет імені Тараса Шевченка (м. Луганськ, Україна)

Адреса для зв'язку: І. Загороднюк; Луганський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Оборонна 2; м. Луганськ, 91011 Україна; e-mail: zoozag@ukr.net

Криптичне різноманіття та зміни поглядів на склад теріофауни. — Загороднюк І. — Проаналізовано темпи змін поглядів на склад глобальної та регіональної теріофауни і показано суттєвий внесок у ці зміни рівнів вивченості фауни та виявлення різних проявів криптичного різноманіття. Докладно розглянуто зміни фауни ссавців України та зміни поглядів на склад фауни відносно реконструйованого списку фауни часів Київської Русі. Регіональний список фауни диференційовано на 7 груп: типові аборигени, види-двійники, адвентивні види, червонокнижні види, втрачені види, фантомні види, помилково вказані види. На цій основі оцінено 5 показників стану і змін фауни в цілому для України та 17 біогеографічних округів: Максимальні значення Індексу змін фауни відмічені для степових округів, і індекс зменшується у 2–3 рази у північно-західному керунку. Найбільші значення Індексу проблемності відносяться до південного степу, і він суттєво нижчий у гірських та лісових округах.

Ключові слова: біорізноманіття, криптичні види, зміни фауни, Україна.

Cryptic diversity and changes of views on mammal fauna composition. — Zagorodniuk I. — Tempos of changes in views on composition of global and regional mammal fauna are analyzed, and essential contribution of in this changes is shown. Detailed analysis of changes in mammal fauna of Ukraine along with views on fauna set in comparison to reconstructed fauna list of Kievan Russ age are presented. Overall list of regional mammal fauna is divided into 7 groups: typical aborigines species, sibling species, alien species, red-listed species, extinct species, phantomed and mistaken species. Based on above, five indices of fauna state and fauna changes are estimated for Ukraine in a whole and specifically for 17 biogeographic districts. Maximum values of the Index of fauna changes (IFC) is established for steppe districts, and decreases in 2-3 times towards NW. The highest values of the Index of fauna ambiguity (IFA) obtained for southern steppe, and is essentially lower in both mountain and forest districts.

Key words: biodiversity, cryptic species, fauna changes, Ukraine.

Вступ

Однією з головних задач дослідження біорізноманіття є аналіз його структури та багаторічних змін, що передбачає аналіз таксономії, змін уявлень про рівні диференціації в різних систематичних групах, аналіз структури локальних угруповань та її динаміки у просторі та часі. Одним із головних міжнародних проєктів щодо опису структури й динаміки біорізноманіття та його охорони є ГТІ — Глобальна таксономічна ініціатива (Global..., 2010), яка діє в рамках Конвенції про біологічне різноманіття, КБР (Convention..., 2010). Ця конвенція, відкрита до підписання 1992 року, є центральною міжнародною угодою у царині впровадження в життя резолюцій ООН щодо збереження та невиснажливого використання біорізноманіття на глобальному та регіональному рівнях. Україна є стороною цієї конвенції з 1994 року.

Базові положення КБР стосуються питань його обліку, моніторингу і охорони біорізноманіття, а в основі цих форм діяльності лежать чіткі уявлення про таксономію та біогеографію складових біорізноманіття. Одним із суттєвих чинників змін поглядів на склад фауни та важливим фактором виявлення процесів динаміки фауни є криптичне (приховане) різнома-

ніття, представлене в сучасній теріофауні низкою видів-двійників, квазівидів, аловидів та форм невизначеного статусу (Загороднюк, Ємельянов, 2008).

Мета цієї праці — аналіз тенденцій та темпів змін систематичних списків ссавців — від глобальних до регіональних, а також аналіз темпів змін поглядів на склад теріофауни України, зокрема у зв'язку з виявленням криптичного різноманіття теріофауни.

Темпи збільшення кількості видів

Оцінка видового обсягу фауни залежить від багатьох складових, серед яких визначну роль грають три, дія яких веде до збільшення числа визнаних видів та надвидових груп:

- 1) загальна ступінь вивченості фауни, яка зростає з часом і визначає загальне збільшення числа відомих видів від часів Ліннея до сьогоднішнього,
- 2) розширення знань про вимерлі групи, число яких врешті виявляється значно більшим за число відомих сучасних видів і надвидових груп,
- 3) зміна поняття «вид», що йшла переважно від типологічної до політипної концепції, і далі — до біологічної, з появою понять видів-двійників та аловидів.

Світова фауна. У стосунку до різних систематичних груп організмів ці три фактори суттєво відрізняються. Проте, у стосунку до наземних хребетних (надклас Tetrapoda), а надто класу ссавців (Mammalia) останній фактор є визначальним. Зокрема, якщо у зведенні «Фауна України» І. Підоплічка (1956) наводить для сучасної теріофауни світу 3649 видів (923 роди), то вже за 25 років у новому виданні «Ссавці світу» подають цифру 4170 видів (Honacki et al., 1982). У наступному виданні цього зведення вказують вже 4629 видів (Wilson, Reeder, 1993), а ще за 12 років кількість визнаних видів сягнула 5416 (Wilson, Reeder, 2005).

У передмові до III видання «Ссавців світу» (Wilson, Reeder, 2005) зазначено, що завдяки вибуху таксономічних досліджень за минуле десятиліття, у тім числі у зв'язку з розвитком молекулярних методів дослідження, відбулися суттєві зміни переліків визнаних видів. Зокрема, за період між першим (1982) і другим (1992) виданнями «Ссавців світу» перелік видів збільшився на 171 новий вид. За наступні 12 років (1993–2005), що розділяють II і III видання, додалося ще 260 нових видів (табл. 1). Наразі у переліку сучасних таксонів маємо 5416 видів 1229 родів (Wilson, Reeder, 2005). Тобто, від часів К. Ліннея, власне від виходу 10 видання «Системи природи» (Linnaeus, 1758), в якій було наведено 184 види 39 родів ссавців, загальна кількість визнаних видів зросла у 29,4 рази, а родів — у 31,5 рази.

Закономірність ця є загальною, і ріст кількості визнаних видів ссавців є експоненційним (рис. 1). Очевидно, що цей процес продовжиться надалі. Загальний темп збільшення списку може бути оцінений так: за постлінейський період (245 років) маємо приріст 21,3 види на рік, а за останні 21 рік, що розділяють згадані 1–3 видання «Ссавців світу», темп приросту склав 59,3 (!) видів на рік. Тобто, швидкість виявлення нових видів у групі, як здавалося вивченою краще за інших, за останні 20 років порівняно з попереднім понад 200-літнім періодом зросла майже втричі. За оцінками фахівців, з часів К. Ліннея й дотепер приріст нових видів у загальному списку світової теріофауни (сучасні види) становить в середньому 223 види на одне десятиліття, і ця швидкість з часом тільки зростає (Reeder et al., 2007).

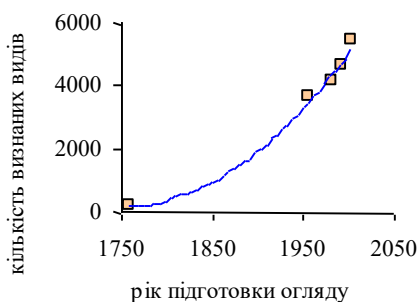


Рис. 1. Зміни кількості визнаних видів ссавців у зведеннях різної давнини: від виходу праці К. Ліннея (Linnaeus, 1758) до III видання «Ссавців світу» Уїльсона й Рідера (Wilson, Reeder, 2005). Очевидно, що ріст числа визнаних видів не має асимптоти, і він очевидно продовжиться. Значною мірою це пов'язано з описом прихованого (криптичного) різноманіття в межах загалом добре відомих надвидових груп.

Таблиця 1. Число відомих таксонів ссавців у системі Ліннея для фауни світу та аналогічні оцінки згідно із сучасними поглядами на склад фауни Східної Європи та світу*

Класифікація	Рядів	Родин	Родів	Видів
1758 — світова фауна (Linnaeus, 1758)	8	–	39	184
2001 — Східна Європа (Загороднюк, 2001 б)	8	31	82	142
1956 — світова фауна (Підоплічко, 1956)	17	–	923	3649
1982 — світова фауна (Honacki et al., 1982, вид. 1)	–	–	1033	4170
1990 — світова фауна (Соколов, 1990)	20	133	–	4128
1991 — світова фауна (Corbet, Hill, 1991)	–	–	–	4300
1993 — світова фауна (Wilson, Reeder, 1993, вид. 2)	27	136	1135	4629
2005 — світова фауна (Wilson, Reeder, 2005, вид. 3)	29	156	1229	5416

* Не всі цитовані тут видання на час написання статті були доступні автору в повному обсязі, тому підрахунки числа окремих таксонів (напр., родин) тут не наводяться.

Фауна України. Подібні процеси відбуваються на рівні регіональних фаун. Враховуючи, що обсяг теріофауни України складає близько 2,2 % від світової фауни (бл. 120/5400 видів), очікуваний темп приросту може сягати 3,7 види на рік. Звісно, такі темпи приросту видових переліків для нашої фауни недосяжні через високий ступінь її вивченості, проте процес збільшення кількості визнаних видів має місце, при тому без тенденції до уповільнення.

За оцінками, наведеними в одному з перших наших оглядів щодо фауни України (Загороднюк, 1998 а), темп приросту числа видів склав 22 види за період з 1965 р. (від праці: Корнеєв, 1965) до 1998 р. (перші підсумки сучасних ревізій складу фауни: табл. 2). Значна частка цих змін пов'язана з виявленням видів-двійників. Загальний приріст обсягу визнаного видового багатства за цей час склав +16 %. З урахуванням очікуваних нових видів, відомих з прилеглих територій, таке прирощення за оцінками на 1998 р. становило близько 22 %, тобто 1 % за рік, або у абсолютному вимірі — до 1 виду на 1–2 роки (Загороднюк, 1998 а).

Ці темпи у подальшому підтвердилися: протягом 1999–2009 рр. обґрунтовано наявність у нашій фауні таких нових видів, як нічниця північна *Myotis brandtii* (1999), мишівка темна *Sicista severtzovi* (2000), нетопир пігмей *Pipistrellus pygmaeus* (2001), мишівка донська *Sicista strandi* (2007), і цей процес розширення переліків видів триває (Загороднюк, 2007 а; Загороднюк, Ємельянов, 2008).

Зокрема, є підстави вважати східноукраїнські популяції пергача пізнього окремим видом *Eptesicus lobatus* (Загороднюк, 2009), західноукраїнських «вусатих» нічниць — видом *Myotis alcathoe* (Загороднюк, Дикий, 2009; Bashta et al., 2010), а східноєвропейських (отже, й українських) нетопирів білосмугих — окремим видом *Pipistrellus lepidus* (Mayer et al., 2007; Porczyk et al., 2008). Найбільші зміни відбуваються у найбільших за обсягом систематичних групах (рядах), і загалом такі зміни пропорційні обсягу цих груп (рис. 2).

На рис. 3 показано зміни кількості родів і видів ссавців, відомих у складі теріофауни України: очевидно, що має місце ріст, при тому без жодної тенденції до уповільнення. Причин цього є багато, проте головними з них є експансії нових видів (частина експансій напевно мала місце у нещодавньому минулому) (Загороднюк, 2006 б) та подрібнення таксонів з числа загалом добре відомих «місцевих» видів, що виявилися складними надвидовими комплексами, як представленими алопатричними формами (напр., у «крапчастих» ховрахів та «вусатих» нічниць), так і симпатричними видами-двійниками (напр., у «хатніх» мишей, «лісових» мишаків та «звичайних» полівок) (для огляду див.: Загороднюк, Ємельянов, 2008).

Щодо експансій. Очевидно, що частина видів, які вважаються в Україні місцевими, значно змінила свої ареали в нещодавньому минулому, у т. ч. частина їх вселилася на терени України «ззовні», а інші — суттєво розширили (або скоротили) межі поширення.

Таблиця 2. Число видів на надвидових таксонів ссавців, зареєстрованих на території України за останні 100 років згідно зі зведеннями різної давнини (за даними з праці: Загороднюк, 1998 б, з доповненнями)

Ранг таксонів	Рік публікації зведення						Повний список***	Приріст 2010 / 1965
	1938 р.	1952 р.	1965 р.	1984 р.	1998 р.*	2010 р.**		
Рядів	6	7	7	7	7	9	10 (10)	29 %
Родин	19	21	22	24	28	28	32 (29)	27 %
Родів	57	58	58	63	67	72	81 (77)	24 %
Видів	88	101	103	109	118	134	149 (139)	30 %
Сума	170	187	190	203	220	243	272 (255)	28 %

* Для 1998 року враховано усі види контрольного списку фауни (Загороднюк, 1998), за винятком тих, що відомі з суміжних територій, проте наявність яких у фауні України не підтверджена ("?" у списку).

** Список 2010 року — все відоме різноманіття (Загороднюк, 2010 а), без людини, свійських (закритого утримання), фантомних та однозначно зниклих видів ссавців (разом 15 видів, 9 родів, 4 родин, 1 ряд).

*** Повний список — всі таксони за списком 2010 року (Загороднюк, 2010 а); цифри у дужках — повний список ХХ століття, що враховує чужорідні види, які регулярно перебувають у природних місцезнаходженнях (вкл. людину і свійських тварин), проте без фантомних і однозначно вимерлих до ХХ ст.

До вселенців варто віднести строкатку степову (*Lagurus lagurus*), тхора степового (*Mustela eversmanni*), нетопира білосмугого (*Pipistrellus kuhlii* = ? *lepidus*), шакала (*Canis aureus*) тощо, до локальних інвайдерів — пергача пізнього (*Eptesicus serotinus*), ховраха подільського (*Spermophilus odessanus*) та низку лісових і лісостепових видів у нинішньому «степу», у тому числі мишака жовтогрудого (*Sylvaemus tauricus*), норицю лісову (*Myodes glareolus*), мідичю малу (*Sorex minutus*) тощо (Загороднюк, 2006 б, 2010 б та ін.). Поява у складі теріофауни України шляхом розселення із суміжних територій припускається і для інших видів.

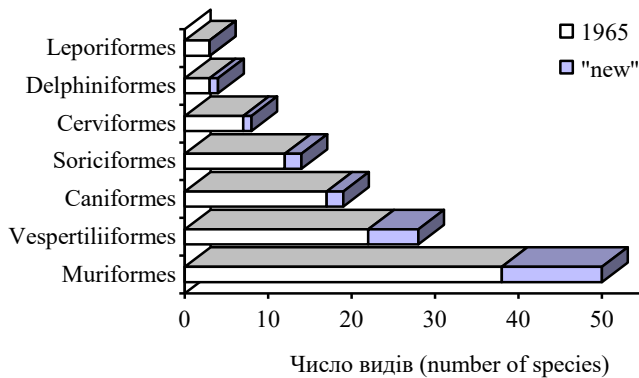


Рис. 2. Таксономічний об'єм рядів ссавців фауни України і частка видів, що додані до списку фауни після базових зведень 1952–1965 рр. (Корнєєв, 1952, 1965; Підоплічко, 1956; Татаринов, 1956, Сокур, 1960). Точка відліку — визначник ссавців України О. Корнєєва, 1965 (рис. за: Загороднюк, 1998 а, з уточненнями на 2010 рік).

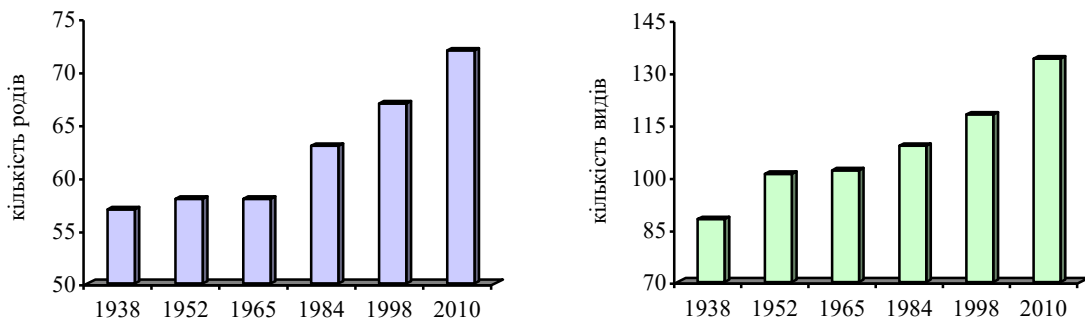


Рис. 3. Зміни кількості визнаних у складі дикої теріофауни України родів (ліворуч) та видів (праворуч) за зведеннями різної давнини (за даними з табл. 2).

Докладний аналіз різноманітних проявів «двійниковості» у теріофауні України та суміжних країн представлено у попередніх працях автора (напр., Загороднюк, 1998 б; Загороднюк, Ємельянов, 2008). Тут варто відмітити те, що у цій фауні є повний спектр варіантів таксонів різного рівня диференціації — від морфологічно близьких видів та симпатричних видів-двійників до квазівидів, аловидів і форм (рас) невизначеного рангу. Це різноманіття рівнів диференціації стосується всіх груп, проте найпоширеніше серед малорозмірних ссавців, зокрема, серед мишовидих гризунів та лиликовидих кажанів.

Загальні закономірності. Як на глобальному, так і на регіональному рівнях відбувається постійне подрібнення таксонів, що веде до поступового зміщення рангів і розуміння обсягів таксономічних категорій. У ліннеївській «Системі природи» (Linnaeus, 1758) основними категоріями були: клас, ряд, рід та вид. З часом ліннеївські ряди подроби́ли, роди стали родинами (родин у системі Ліннея не було), а місце родів посіли ліннеївські види (напр., *Canis vulpes* → *Vulpes vulpes*), більшість з яких, у свою чергу, поділили на низку дрібніших видів.

Очевидним є не тільки подрібнення класифікації, але й збереження співвідношення між числами таксонів суміжних рангів. Однією з ілюстрацій цього є порівняння числа таксонів різних рангів в системі Ліннея із сучасними оцінками таксономічного різноманіття ссавців (табл. 1). Зокрема, число визнаних нині у фауні Східної Європи родів (82) становить 45 % від числа відомих Ліннею видів (184), а число визнаних тепер родин (31) майже досягло числа ліннеївських родів (39). Врешті, число всіх сучасних родин ссавців (136) стало сурозмірним до числа ліннеївських видів (184). Подекадні прирости кількості нових видів у світовій фауні (+102 види за 1982–1993 роки, +260 видів за 1993–2005 роки: табл. 1) сурозмірні загальній кількості відомих К. Ліннею видів загалом (Wilson, Reeder, 2005).

Отже, поняття і роду, і виду постійно звужують, і в усіх випадках рід визначають через поняття «виду». Роди у вузькому їх визначенні¹ найбільше відповідають клоківським поняттям «філон» і «сувиддя» (дрібний різновид філону) (Клоков, 1977). У філогенетичному розумінні рід є добре відокремленим видом чи монофілетичною групою близькородинних видів, у класифікаційному розумінні — групою близьких за певними ознаками видів.

Попри загальні і, здавалося, загалом зрозумілі тлумачення поняття «вид», кількість *визнаних видів* навіть у добре досліджених систематичних групах та регіонах росте й за відсутності процесів розселення нових видів із суміжних регіонів. Цей ріст визнаного видового багатства пов'язаний з тим, що відбувається подальше звуження концепції виду, її поступове зміщення від ліннеонів до жорданонів, рас та інших варіантів «малих» видів (Загороднюк, 2001 а; Загороднюк, Ємельянов, 2008). Для чіткого окреслення груп родинних видів знову подрібнюють роди, а слідом — триби та родини.

Це веде до зростання формальних оцінок таксономічного багатства, навіть на тлі очевидних процесів вимирання і зникнення раніше відомих видів у тих чи інших регіонах. Процес зростання регіонального біорізноманіття посилюється дедалі потужнішими процесами розселення видів, що провокується 1) розвитком транспортних мереж та інших штучних екокоридорів (водоканали, лісосмуги, придорожні смуги) та 2) розвитком мережі квазіприродних територій (сільгоспугіддя, штучні ліси, міські агломерації тощо). На наших очах відбувається глобальне перемішування фаун та посилення ролі динаміки ареалів у прогнозах змін видового багатства регіональних фаун та навіть розумінні процесів видоутворення. Дедалі більшою стає роль географічного критерію у тлумаченні поняття вид.

Якщо зміни оцінок видового багатства на глобальному рівні залежать більше від концепції виду і критеріїв «видовості», то на регіональному рівні, де роди часто представлені одним або невеликою кількістю видів, ключовим фактором змін стає інвазійна компонента, посилена (на рівні списків) змінами номенклатури аловидових форм.

¹ Тут не розглядаються ні проблема встановлення монотипних родів, ні проблема збереження у класифікаціях «великих» (збірних) родів. У кожному разі близькі види, що становлять надвиди (види-двійники, аловидові комплекси тощо), утворюють внутрішньородові групи [Степанян, 1970; Загороднюк, 1998 б].

Фактори змін фауни

Одним із ключових факторів змін списків фауни є ревізія окремих систематичних груп з описом нових видів. Тобто, йде постійне розширення списків, у тому числі за рахунок все менш видимих за звичайними традиційними критеріями видів. З'явилися навіть такі терміни, як «хромосомні види», «малі види», «молекулярні види». Все це — криптичне різноманіття, тобто «прихована» за новими, часто далеко не морфологічними критеріями частина таксономічного різноманіття. Процес виявлення криптичного різноманіття є тривалим і продовжується протягом всього часу вивчення фауни, а критерії видів з часом дедалі більше звужуються¹. Темп опису та визнання нових для науки видів ссавців у мірили світової фауни складає не менше 20 видів на рік, і в останні два десятиліття завдяки появі нових (переважно молекулярних) методик аналізу гетерогенності матеріалу він зріс утричі (див. вище).

Існує кілька різнорідних процесів, які ведуть до змін актуальних фауністичних списків, і ці процеси суттєво позначаються на змісті регіональних фауністичних переліків:

- 1) вивчення раніше не охоплених увагою систематичних груп і регіонів,
- 2) ревізія раніше відносно добре досліджених систематичних груп,
- 3) поява (вселення і згодом реєстрація) нових адвентивних видів,
- 4) зникнення видів внаслідок скорочення меж поширення і чисельності,
- 5) штучне вселення (або «втеча з культури») неаборигенних видів,
- 6) формування напівприродних популяцій свійських видів.

Реальна кількість факторів, які впливають на оцінки різноманіття та стабільність угруповань є значно більшою, проте навіть цього переліку достатньо для того, щоб зрозуміти, наскільки наші оцінки біорізноманіття мають бути обережними і виваженими. Серед цих факторів найскладнішим для аналізу є другий, пов'язаний з криптичним різноманіттям. Його важливість пов'язана з тим, що криптичне різноманіття стосується переважно аборигенної фауни, яка, власне, і є основним об'єктом природоохоронних ініціатив.

У кожному разі варто розрізняти два процеси (за: Загороднюк, 2008–2009):

- фактичні зміни фауни,
- зміни наших поглядів на її склад.

Нерідко нові дослідження дають настільки поновлені (змінені) переліки видів для раніше, здавалося б, добре досліджених фаун, що відмінності між попереднім та наступним списками фауни можуть відрізнятися більше, ніж списки суміжних зональних фауністичних комплексів. У той же час фактичні зміни фауни також відбуваються, проте можуть залишатися непоміченими, особливо у тій частині, яка стосується криптичного різноманіття. Врешті, поява нових адвентивних видів часом носить характер змін криптичного різноманіття, і нові види ідентифікуються і визнаються далеко не відразу. Таке, зокрема, останніми роками відбулося з двома видами, які були виявлені не відразу (нетопир Куля і шакал), і такі реєстрації у більшості регіонів України відбувалися з певним запізненням, оскільки дослідники продовжували працювати за певним шаблоном, не вирізняючи ці види.

Співвідношення процесів змін фауни і змін поглядів на її склад докладно розглянуто автором у працях, присвячених опису різноманіття теріофауни України загалом (Загороднюк, 2007 б) та східних областей країни (Загороднюк, 2006 а).

¹ Напр., види-двійники та морфологічно близькі види часів 1950–1960-х років тепер такими не вважаються і поділені на ще «дрібніші» види, зокрема в групі *Sylvaemus sylvaticus-flavicollis* (тільки в межах фауни України нині розрізняють 4 види). Те саме стосується таких пар видів, як норки аборигенна та американська (нині як різні роди), миші лісова й степова (тепер як два різні надвиди), полівки підземна і татринська (нині як різні групи видів), нетопирі лісові й малі (різні надвиди) тощо. У той же час окремі пари видів залишаються проблемними з давніх часів: нічниця велика та гостровуха, тхори лісовий і степовий тощо.

Історичні зміни різноманіття теріофауни України

Огляд історичних змін теріофауни України на рівні феноменології цього явища докладно розглянуто О. Корнєєвим (1953), І. Сокуром (1961) та С. Кириковим (1983), аналіз змін фауни з кількісними оцінками масштабів цих змін у довготривалому часі в різних регіонах започатковано автором як у стосунку до окремих регіональних фаун (Загороднюк, 2006 б, 2007 в, 2008–2009, 2010 б), так і теріофауни України в цілому (Загороднюк, 2006 б, 2007 б) та окремих систематичних груп (Загороднюк, Ткач, 1996; Загороднюк, 1999 б). Основа таких досліджень — реконструкції попереднього стану фауни на підставі аналізу давньої літератури та колекцій. Окремий пласт досліджень складають палеозоологічні дослідження (напр., Пидопличко, 1951; Татаринів, 1983; Журавльов, 1993).

Загалом фауна ссавців України зазнала значних історичних змін, пов'язаних зі зникненням одних видів (пряме знищення або вимирання внаслідок втрати оселищ) і появою інших (інтродукція та інвазія через руйнацію природних бар'єрів та створення штучних екомереж). Ці зміни наразі є значно потужнішими за зміни у таксономії.

Окрім того, відбулися суттєві зміни поглядів на склад фауни, пов'язані зі зміною уявлень про обсяг видів, у тім числі через визнання географічних рас аловидами і через виявлення видів-двійників. Ще одна складова змін списку визначається такими факторами, як зміни номенклатури видів, часто пов'язані зі змінами поглядів на склад фауни віддалених територій, а також існуванням фантомної групи (невизнанні або сумнівно присутні у складі регіональної фауни). Аналіз таких факторів представлено у низці спеціальних праць і, зокрема, в огляді складу теріофауни східних областей України (Загороднюк, 2006).

У зв'язку з цим будь-який огляд регіональної фауни має включати опис та аналіз змін обсягу фауни у двох аспектах — географічному та історичному, на основі чого з'являється можливість з'ясувати тенденції змін складу локальних та зональних угруповань. Ця частина праці подається як розвиток ідей, викладених у праці автора «Ссавці України: географічні та історичні зміни різноманіття фауни і угруповань» (Загороднюк, 2007 б).

Диференціація списку фауни. Очевидним є різnorodність будь-якого фауністичного списку, в якому присутні аборигенні та аллохтонні види, високораритетні і фантомні тощо. Для оцінки сучасного складу фауни та аналізу історичних і географічних змін видового багатства автором пропонується індексувати списки видів за кількома критеріями (рис. 4). Такі часткові списки (напр., адвентивні та червонокнижні види) можна порівнювати за частками у загальному списку. Найважливішими у формальних списках фауни є види, що зникли або ймовірно зникли, та види, що з'явилися протягом історичного або останнього часу. Суми таких видів використано для порівнянь. Автор пропонує розрізняти такі 7 категорій видів:

- «N» («normal», базовий список фауни) — типові аборигенні види,
- «S» («sibling», список видів-двійників) — нещодавно визнані види,
- «A» («alien», адвентивні види) — акліматизовані та інвазійні види,
- «R» («rare», раритетні види) — види з Червоної книги України,
- «E» («extinct», втрачені види) — аборигени, що зникли в історичні часи,
- «F» («phantom», фантомні види) — види, наявність яких не доведена,
- «M» («mistake», помилкові види) — види, яких вказували помилково.

Перші чотири категорії відносяться до фактично присутнього набору видів (N+S+A+R). Три останні категорії (EFM) відносяться до дискусійних як у масштабі України, так і окремих її регіонів. Аналіз історичних змін проведено за трьома часовими координатами відповідно до зведень О. Мигуліна «Звірі УРСР» (1938), О. Корнєєва «Визначник звірів УРСР» (1965) та «Ссавці України під охороною Бернської конвенції» (Загороднюк, 1999 а) з низкою уточнень (поточний склад фауни). Дані щодо видів, незаконірно присутніх у складі природних угруповань (вкл. втечі з культури), при розрахунках не враховували.

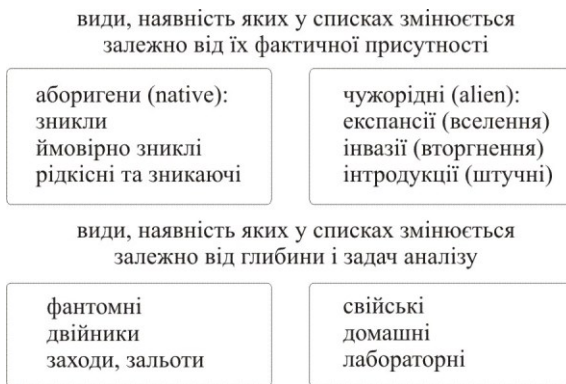


Рис. 4. Складові видового багатства регіональної фауни у історичному та гносеологічному аспектах. Ці 4 групи (категорії) видів в різних комбінаціях існують у регіональних списках нарівні з основною групою — типових і загально визнаних аборигенних видів. Теоретично всі ці групи видів можуть бути присутніми у складі природних угруповань і формувати природні, незалежні від людини популяції.

Обсяг змін фауни та індекси. На основі наведених вище статусів видів, відомих у складі фауни України, сформовано матрицю розподілу видів за 18 районами, в якій для кожного району присутність виду відмічена одним із семи позначень.

Зміст запропонованих показників змін такий (за: Загороднюк, 2007 б):

«base» — базовий склад фауни на поточний період: $B = N+S+R$;

«base2» — фактичний склад фауни на поточний період: $B' = N+S+A+R$;

«total» — повний список таксонів: $T = N+S+A+R+E+F+M$ (всі групи);

«change» — загальний обсяг змін фауни: $C = A+E$ (з'явилося + зникло);

«index-1» — індекс змін фауни: $IFR = (C/2) / B * 100$ (%) (раніше як «I_C»);

«index-2» — індекс проблемності: $I_p = (S+F+M) / T * 100$ (%).

Дві останні оцінки відрізняються тим, що перша визначає масштаб фактичних змін (сума доданих і втрачених видів по відношенню до базового списку), а друга — частку проблемних таксонів (сума двійників, фантомів і помилкових видів по відношенню до повного списку формально відомих таксонів). Іншими словами, перша оцінка пов'язана з фактичними змінами фауни, а друга — зі змінами поглядів на склад фауни. Перший показник запропоновано і апробовано автором при аналізі фауни заповідних територій як «відсоток видів, що ротувалися, відносно вихідного стану фауни» (Загороднюк, 2007 в).

Оцінки багатства і зміни поглядів на склад фауни. Погляди на склад теріофауни України постійно змінювалися, що пов'язано з двома групами причин (рис. 4): 1) фактичні зміни фауни, пов'язані з такими процесами, як вимирання, інтродукції, втечі з культури, інвазії; 2) зміни знань і дослідницьких парадигм, у т. ч. розширення обсяг досліджень, зміни рангу географічних рас, виявлення видів-двійників, згадки фантомних видів.

Загальними тенденціями змін фауни є розширення списків через збільшення обсягу території досліджень (цей фактор нівельовано шляхом апроксимації даних на відому на той час фауну Карпат, західної України та Понто-Азову), численних інтродукцій нових видів (переважно мисливської фауни), формуванням синантропної фауни та нових інвазій видів із суміжних біомів, а також змінами поглядів на таксономію і, зокрема, подрібненням «класичних» видів з відповідним визнанням видового рангу для низки алопатричних форм та виявленням низки видів-двійників. Ці процеси значно перевищували темпи зникнення видів, у тім числі внаслідок повних вимирань або скорочення ареалів у регіоні.

Загалом маємо таку статистику в ряду зведень (станів фауни) за 1938, 1965 і поточний рік: базовий список ($B=N+S+A$) складає 88, 98 та 112 видів, кількість адвентивних видів (A) змінюється в цьому ж ряду як 1, 5, 11; кількість двійників та визнаних аловидів — 1, 1, 19. Повний список таксонів зростає у цьому ж ряду як 89, 103, 138 видів (табл. 3). Порівняно з вихідним станом фауни маємо 10 зниклих видів, 3 фантомні та 2 помилково вказані, 41 червонокнижний вид (1994), у т. ч. два фактично зниклі види та один адвентивний.

Таблиця 3. Оцінки таксономічного багатства теріофауни України за окремими складовими та розрахунки індексів фактичних змін фауни (Index-1) і змін поглядів на її склад (Index-2)

Показники	Позначення та зміст показника	1800	1938	1965	2010*
<i>Часткові</i>					
normal	N — типові аборигенні види	122	87	97	93
sibling	S — нещодавно визнані види	0	1	1	19
aliens	A — акліматизовані та інвазійні види	0	1	5	11
rare	R — види з Червоної книги України**	0	0	0	(41)
extinct	E — аборигени, що зникли в історичні часи	0	0	0	10
phantom	F — види, наявність яких не доведена	0	0	0	3
mistake	M — види, яких вказували помилково	0	0	0	2
<i>Інтегральні</i>					
Total	T = N+S+A+R+E+F+M — повний список	122	89	103	138
Base	B = N+S+R — базовий склад	122	88	98	112
Changes	C = A+E — обсяг змін фауни	0	1	5	21
Index-1***	IFR = (C/2) / B — індекс змін фауни %	0,0	0,6	2,6	9,4
Index-2	I _p = (S+F+M) / T — індекс проблемності %	0,0	1,1	1,0	17,4

* Обсяги фауни різної давнини прийнято за наступними працями: «1800» та «2010» — за: Загороднюк, 2007 г, 1938 — за: Мигулін, 1938, 1965 — за: Корнєєв, 1965. «1800» — умовна дата реконструйованого вихідного списку, яка може стосуватися всього часу до регулярних досліджень фауни (тобто до поч. XIX ст.). ** Враховано дані ЧКУ 1994 р. (Червона..., 1994), види з ЧКУ одночасно мають й інші категорії. *** Цей індекс, спочатку названий «I_c», автор запропонував позначити як IFR (Index of Fauna Rotation) (Загороднюк, 2010 б).

Географія змін складу фауни

Для розуміння процесів змін фауни у просторі нами розглянуто такі зміни за природними регіонами. За основу поділу території взято схему лісогосподарського районування України (Генсірук, 1992), деталізовану до рівня округів. Таких округів є 15, з яких один (Причорноморсько-Приазовський південно-степовий, № 10) відповідно до особливостей поширення ссавців поділено на дві частини — лівобережну та правобережну (позначено як «10а», «10б»). Додано також басейни Чорного (округ «17») і Азовського морів (округ «18»).

Як і на рівні України загалом, так і регіональному рівні діють дві групи змін фауністичних списків з часом — фактичні (історичні) зміни фауни та зміни поглядів на склад фауни. Фактичні зміни визначаються процесами вимирань та інвазій з інтродукціями. Основним вектором інвазій є північний. Останній приклад — поява шакала в Причорномор'ї з подальшим розселенням його на північ і схід, при тому в частині регіонів (зокрема, «8» та «9») вид залишається у статусі фантомного. Те саме стосується нетопира білосмугого, який за останні десятиліття з фантомного в Криму став звичайним в межах округів № 2–12.

До регіональних фантомів належать нічниця Іконнікова у Закарпатті (= *Myotis alcaethoe?*), підковоноси південний і Мегеля (*Rhinolophus ferrumequinum?*) і сункус етрусський (*Crocidura suaveolens?*) у Криму, мідія середня на Поліссі та у Донецьких степах (*Sorex araneus?*), норича темна на Харківщині (*Microtus levis?*), сарна сибірська на Дніпропетровщині тощо, що значимо впливає на оцінки різноманіття. Те саме стосується двійникових комплексів, оскільки на регіональному рівні частина видів-двійників залишається у статусі фантомів. Традиційно складною є ситуація з видами у статусі *sensu lato* (auctorum) / *sensu stricto*: нерідко без уваги до спеціальних публікацій регіональні фахівці продовжують описувати для місцевих фаун види у їхньому старому й широкому розумінні, фактично ігноруючи той факт, що такі «види» давно поділено на 2–3 «нові» види, з яких в даному регіоні поширена зовсім не номінальна форма. Це «додає» у формальні списки неіснуюче різноманіття.

За основними анонованими вище показниками складу фауни маємо таку картину.

«**Базова фауна**» (N+S+R) за 18 дослідженими регіонами змінюється в межах 38–71 вид (в морських округах лише 1–3 види). При цьому найвищі значення характерні для лісостепових округів (61–71 вид) з певним зниженням у Поліських округах (57), карпатських (58–66) та північних варіантах степу (54–57). У південному степу (50–53) та в кримських округах (38–40) має місце двократне зниження багатства цього сегменту фауни.

«**Обсяг змін фауни**» (сума доданих і втрачених видів, $C = A+E$) також має виразні географічні тренди: він змінюється в межах $C = 2-22$ види (в морях 0–1), з виразними мінімумами в Карпатах (2–4) та Криму (4–5). Максимальні значення відносяться до північного степу (16–22) та південного степу (17), тоді як в лісостепових і поліських округах ці значення на третину менші (10–14). Тобто, за цим показником маємо найбільші обсяги змін у степових округах і найкращі (мінімальні) значення — у гірсько-лісових округах.

«**Індекс змін фауни**» (IFR, відношення обсягу змін до базису) дає подібну картину і змінюється в межах $IFR = 2-20\%$ (в морях від 0 для Азову до 17 в Чорному морі). Максимальні значення (14,0–20,4) відмічені для всіх варіантів степових округів (№ 8–10: табл. 4), і цей індекс закономірно зменшується у північно-західному керунку до 7,2–9,9 у всіх варіантах Полісся та Лісостепу і досягає мінімуму в карпатських округах ($IFR = 1,7-5,3$).

«**Індекс проблемності**» визначається дослідницькою компонентою (двійники + фантомні + помилкові, віднесені до суми всіх облікованих видів, STM/T) і змінюється в межах $I_p = 3,8-17,0\%$ (в морях 0–20). Найменші його значення характерні для карпатських (5,8–9,2), поліських (4,3–6,8) та лісостепових округів (3,8–8,9) з виразною клиною до зменшення у західному і північному керунках. Найвищі його значення відносяться до південного степу (11–14), лівобережних варіантів північного степу (12,2–16,3) і Криму (17,0–17,7).

Розподіл значень двох останніх індексів за 17-ма біогеографічними округами (лісогосподарські округи Генсірука) показано на мапах (рис. 5 та 6).

Таблиця 4. Значення індексів багатства і змін теріофауни України за лісогосподарськими округами

Статус*	Код	Лісогосподарські області та округи (за Генсірук, 2002)**															
		Полісся		Лісостеп				Північний степ			Степ		Крим Гори		Карпати		
		A1	A2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	Г10а	Г10б	Д11	Д12	E13	E14	E15
Всі види	T	69	74	80	86	80	79	79	82	80	70	73	46	47	69	62	76
<i>групи видів:</i>																	
• Normal	N	41	42	46	46	46	43	40	37	37	29	28	23	24	43	39	46
• Sibling	S	1	2	2	4	3	3	2	4	6	5	7	5	5	3	3	4
• Aliens	A	6	8	6	7	7	7	11	12	12	13	13	3	2	3	1	5
• Rare	R	15	13	21	21	14	15	15	13	14	16	18	10	11	18	16	16
• Extinct	E	4	6	4	7	7	7	8	10	4	4	4	2	2	1	1	2
• Phantom	F	2	2	0	0	2	3	2	3	4	1	0	0	0	0	1	1
• Mistake	M	0	1	1	1	1	1	3	3	2	3	3	3	3	1	1	2
<i>індекси:</i>																	
Base	B	57	57	69	71	63	61	57	54	57	50	53	38	40	64	58	66
Changes	C	10	14	10	14	14	14	19	22	16	17	17	5	4	4	2	7
Індекс змін	I_c	8,8	12,3	7,2	9,9	11,1	11,5	16,7	20,4	14,0	17,0	16,0	6,6	5,0	3,1	1,7	5,3
Індекс проблемності	I_p	4,3	6,8	3,8	5,8	7,5	8,9	6,3	12,2	16,3	11,4	13,7	17,4	17,0	5,8	8,1	9,2

* Тлумачення статусів видових груп див. також у тексті та в табл. 3.

** Степ поділено на два сектори — 10а та 10б, оскільки Дніпро є визначною біогеографічною координатою.

Отже, існують історичні та географічні вектори змін різноманіття фауни загалом та локальних угруповань. Ці зміни є найбільшими у південних районах, насамперед в південних (безлісних) і північних (байрачних) степах. Найвищі показники видового багатства аборигенних фауністичних комплексів і найменші зміни фауни (як фактичні, так пов'язані з поглядами на склад фауни) характерні для карпатських і лісостепових округів (табл. 4).

Розрахунки «індексу змін» для окремих локальних і регіональних фаун автор пропонував подавати у нормованому вигляді з перерахунком на 100 років спостережень, позначаючи його як IFR_{100} (Загороднюк, 2010 б). Так, для фауни Слобожанщини за період у 160 років індекс змін склав $IFR = 22\%$, що у перерахунку на 100 років становить $IFR_{100} = 14\%$. Важливо пам'ятати, що темп змін постійно наростає в часі. Зокрема, для теріофауни України загалом порівняно з умовно вихідним станом фауни цей індекс складає:

для даних на 1938 р. (зведення О. Мигуліна, 1938) — $IFR = 0,6\%$

для даних на 1965 р. (зведення О. Корнєєва, 1965) — $IFR = 2,6\%$

для даних на 2008 р. (Загороднюк, Ємельянов, 2008) — $IFR = 9,4\%$.

Та сама картина спостерігається при оцінках індексу проблемності (рис. 6): він є найбільшим у південних регіонах, найбільш змінених людиною і, очевидно, тому задіяних у арені історично недавніх прохорезів з появою тут східних аловидових форм, які є вікарними щодо типових для України видів (напр., види степового фауністичного комплексу). Значною мірою це пов'язано і з рівнем попередніх знань та довготривалим віднесенням степових форм до тих самих видів, що поширені на іншій території.

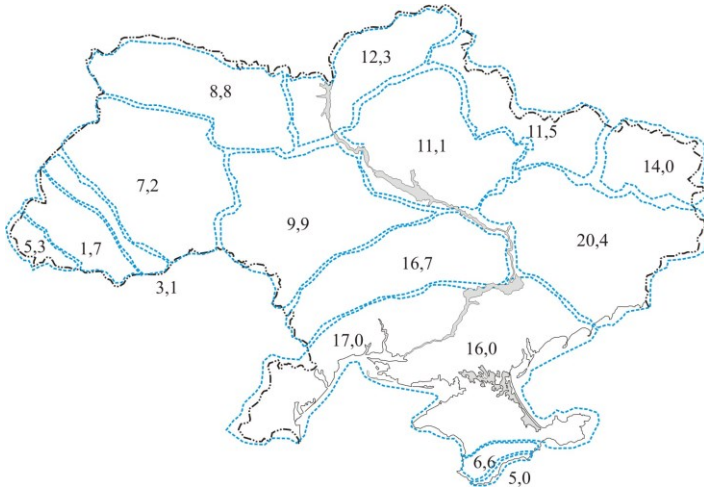


Рис. 5. Географічні зміни Індексу ротації фауни (IFR) за біогеографічними зонами України (лісгосподарські округи, за: Генсірук, 2002). Під індексом ротації розуміється відношення суми зниклих + доданих видів до базового списку фауни: $IFR = 1/2 (A+E) / B$.

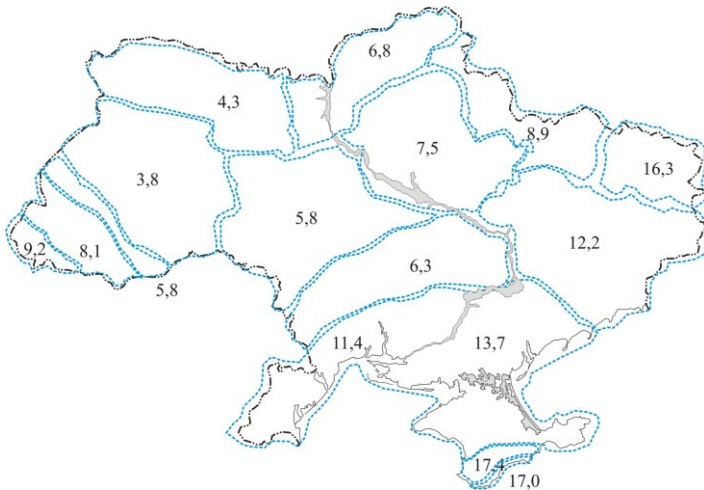


Рис. 6. Географічні зміни Індексу проблемності фауни за лісгосподарськими округами. Індекс проблемності — це відношення кількості видів-двійників, фантомних і помилково наведених видів до базового списку фауни: $I_p = (S+F+M) / T (\%)$.

Загальні оцінки змін: гносеологічний аспект

Подрібнення видів відбувається завжди, і його вершиною став опис великої кількості місцевих (локальних, регіональних) форм як елементарних видів¹. Загалом можна говорити про те, що кількість «малих» видів пропорційна числу дослідників і методик аналізу таксономічної гетерогенності. Так, синонімія *Mus musculus* в середині ХХ ст. включала 112 форм (Ellerman, Morrison-Scott, 1951), до ревізії яких закономірно поверталися на початку кожного з періодів таксономічної історії цього виду, що йшов під знаком вивчення мінливості чергового комплексу ознак: спочатку екстер'єру, далі — черепа і зубів, потім — хромосом і протеїнів (Загороднюк, 1996). Щоразу, після чергового буму, кількість визнаних таксонів зменшувалася, проте ставала більшою за формальне різноманіття на початку ревізії.

Значною мірою процеси подрібнення посилювалися кризою в меронемії: на кожному етапі систематичних ревізій традиція описувати нові види посилювалася новими засобами виявлення гетерогенності матеріалу, проте ці процеси закономірно входили у протиріччя із вже досягнутим високим ступенем вивченості біоти, і це, у свою чергу, вимагало зниження планки виду (Загороднюк, 2001 а, 2003).

У поточний період ревізій кількість визнаних видів знову суттєво зростає, проте варто підкреслити, що це збільшення відбувається не у природі, а на папері внаслідок звуження наших уявлень про вид. Так, за півстоліття видів амфібій в Європі «стало» майже удвічі більше (Veith, 1996); перелік теріофауни України протягом ХХ ст. збільшився на 22 % (Загороднюк, 1998 б). Це подрібнення видів є закономірним наслідком розвитку методик опису і аналізу різноманіття і зачіпає всі рівні таксономічної ієрархії тварин, так що закономірно зростає також кількість визнаних родів і родин.

На сьогодні маємо виразну кризу концепції «вид», первинно морфологічної, а наразі все більше генетичної. Значну роль відіграють також географічні критерії. Зокрема, тепер видами визнають чи не кожен географічно диференційовану географічну расу. Для прикладу, в групі *Myotis «mystacinus»* тепер розрізняють близько 5 видів тільки в межах європейських вибірок, проте жодний фахівець не береться визначати всі ці види за морфологічними ознаками.

Високе видове різноманіття: є і було чи не було і стало

Виявлення видів-двійників у сучасний період розвитку таксономії не може означати, що таких видів не було у складі фауни раніше. але так само ніхто не може бути впевненим без спеціального аналізу давніх зразків, що криптичне різноманіття існувало й раніше, а не виникло, наприклад, внаслідок серії нещодавніх прохорезів або більш швидких інвазій «сестринських» видів із суміжних регіонів.

Наприклад, ніхто тепер не може однозначно сказати, чи дійсно у фауні України й раніше було три види «звичайної полівки» (група *Microtus «arvalis»*). Ці види могли змінювати свої ареали, які й тепер знаходяться в динаміці, і симпатрія яких, ймовірно, з часом наростає, а межі ареалів не відповідають наявним біогеографічним координатам (Загороднюк, 2005). До того ж, критерії, за якими наразі надійно розрізняють такі види, не доступні для аналізу на давніх колекційних зразках. По-третє, умови проживання багатьох видів ссавців в Україні та в цілому по Європі за останні 2–3 століття суттєво змінилися (про що свідчить динаміка ареалів видів з надійною ідентифікацією), і це реально могло позначитися на складі криптичної частини видового різноманіття. Врешті, велика кількість змін у наших знаннях відбувається не лише внаслідок біогеографічних змін, пов'язаних із сучасним глобальним перемішуванням фаун, але й унаслідок зростання уваги до аналізу різноманіття.

Тобто, може йти зростання обсягів *визнаного* нами різноманіття (зокрема, й видового багатства) на фоні зростання фактичного різноманіття локальних угруповань. Варіативна частина списку ссавців, відомих для фауни України, сягає щонайменше 50 видів (табл. 5).

¹ Ч. Дарвін (1937) слідом за де-Кандолем називав їх «тимчасовими, провізорними видами».

Таблиця 5. Варіативна частина видового списку теріофауни України, за якою відрізняються списки ссавців у оглядах різного часу протягом XX ст. (без врахування вимерлих до XX ст. видів і змін в номенклатурі)*

Родина	Види, що визнаються або згадуються	Примітка
Leporidae	<i>Oryctolagus cuniculus</i> — кріль європейський	інтродукований, локальні популяції
Sciuridae	<i>Spermophilus odessanus</i> — ховрах подільський	розглядали у складі <i>S. suslicus</i>
— « —	<i>Marmota marmota</i> — бабак гірський	припускається в історичні часи
Gliridae	<i>Eliomys quercinus</i> — жолудниця європейська	вимер у II пол. XX ст.
Sicistidae	<i>Sicista strandi</i> — мишівка донська	розглядали у складі <i>S. betulina</i>
— « —	<i>Sicista severtzovi</i> — мишівка темна	розглядали у складі <i>S. subtilis</i>
Allactagidae	<i>Pygeretmus pumilio</i> — тушканчик малий	вимер не пізніше поч. XX ст.
Spalacidae	<i>Spalax arenarius</i> — сліпак піщаний	розглядали у складі <i>S. podolicus</i>
— « —	<i>Spalax graecus</i> — сліпак буковинський	розглядали у складі <i>S. podolicus</i>
— « —	<i>Spalax zemni</i> — сліпак подільський	розглядали у складі <i>S. microphthalmus</i>
Muridae	<i>Sylvaemus witherbyi</i> — мишак степовий	розглядали у складі <i>S. sylvaticus</i>
— « —	<i>Sylvaemus uralensis</i> — мишак уральський	розглядали у складі <i>S. sylvaticus</i>
— « —	<i>Mus spicilegus</i> — миша курганцева	розглядали у складі <i>M. musculus</i>
Arvicolidae	<i>Ondatra zibethicus</i> — ондатра	інтродукований в середині XX ст.
— « —	<i>Arvicola scherman</i> — шур гірський	розглядали у складі <i>A. amphibius</i>
— « —	<i>Terricola tatricus</i> — нориця татринська	розглядали у складі <i>T. subterraneus</i>
— « —	<i>Microtus levis</i> — полівка лучна	розглядали у складі <i>M. arvalis</i>
— « —	<i>Microtus obscurus</i> — полівка алтайська	розглядали у складі <i>M. arvalis</i>
Myocastoridae	<i>Myocastor coypus</i> — нутрія болотяна	інтродукований в середині XX ст.
Caviidae	<i>Cavia porcellus</i> — кавія звичайна	в культурі, без природних популяцій
Soricidae	<i>Sorex pusillus</i> — мідія кавказька	розглядали у складі <i>S. minutus</i> , підвид?
— « —	<i>Sorex caecutiens</i> — мідія середня	брак однозначних знахідок
Rhinolophidae	<i>Rhinolophus euryale</i> — підковик південний	фантом, мінливість <i>R. ferrumequinum</i>
Rhinolophidae	<i>Rhinolophus mehelyi</i> — підковик Мегея	фантом, мінливість <i>R. ferrumequinum</i>
Molossidae	<i>Tadarida teniotis</i> — тадарида європейська	фантом, невідтверджена знахідка
Vespertilionidae	<i>Myotis oxygnathus</i> — нічниця гостровуха	розглядали у складі <i>M. myotis</i>
— « —	<i>Myotis brandtii</i> — нічниця північна	розглядали у складі <i>M. mystacinus</i>
— « —	<i>Myotis aurascens</i> — нічниця кавказька	розглядали у складі <i>M. mystacinus</i>
— « —	<i>Myotis alcathoe</i> — нічниця мала	розглядали у складі <i>M. mystacinus</i>
— « —	<i>Plecotus austriacus</i> — вухань австрійський	розглядали у складі <i>P. auritus</i>
— « —	<i>Pipistrellus kuhlii</i> — нетопир білосмугий	фантом, широка інвазія в кінці XX ст.
— « —	<i>Pipistrellus nathusii</i> — нетопир лісовий	розглядали у складі <i>P. pipistrellus</i>
— « —	<i>Pipistrellus pygmaeus</i> — нетопир пігмей	розглядали у складі <i>P. pipistrellus</i>
— « —	<i>Eptesicus lobatus</i> — Пергач донецький	розглядали у складі <i>E. serotinus</i>
Canidae	<i>Nyctereutes procyonoides</i> — єнот уссурійський	інтродукований в середині XX ст.
— « —	<i>Canis aureus</i> — шакал золотавий	експансія в кінці XX ст.
— « —	<i>Vulpes corsac</i> — лис степовий (корсак)	рідкісний вид, неоднозначні факти
Phocidae	<i>Monachus monachus</i> — монах середземний	рідкісний, зник в середині XX ст.
Procyonidae	<i>Procyon lotor</i> — ракун північний	неоднозначна присутність, фантом
Mustelidae	<i>Neovison vison</i> — візон річковий	інтродукований в середині XX ст.
— « —	<i>Gulo gulo</i> — росомаха тайгова	зник на поч. XX ст.
Equidae	<i>Equus ferus</i> — кінь дикий	реінтродукція зниклого виду, XX ст.
— « —	<i>Equus hemionus</i> — кінь кулан	реінтродукція зниклого виду, XX ст.
Balaenopteridae	<i>Balaenoptera acutorostrata</i> — смугач малий	фантом, неоднозначні факти
Cervidae	<i>Dama dama</i> — лань звичайна	багаторазова інтродукція у XX ст.
— « —	<i>Cervus nippon</i> — олень японський	інтродукція у середині XX ст.
— « —	<i>Capreolus pygargus</i> — сарна азійська	невдалі інтродукції у XX ст., фантом
Bovidae	<i>Bison bonasus</i> — бізон європейський (зубр)	зникнення та реінтродукція у XX ст.
— « —	<i>Rupicapra rupicapra</i> — скельниця гірська	вимер на поч. XX ст.
— « —	<i>Ovis musimon</i> — баран муфлон	інтродукція у XX ст.

* Тут не наводяться відомості про людину і свійських тварин (пси, коти, корови, буйволи, вівці, коні тощо).

На це очевидно накладаються такі суб'єктивні фактори, як зміна концепцій виду, різні можливості і традиції до аналізу рецентних і фосильних зразків, ринок технологічних розробок для аналізу й опису гетерогенності матеріалу, що не може не впливати на стан наших знань про наявне біорізноманіття. При цьому можна припустити, що цей вплив вже створив значно більші зміни у поглядах на склад фауни, ніж змінилася сама фауна.

Попри це, зміни фауни відбуваються і поза нашими концепціями видів та розробленими діагностичними системами (напр.: Загороднюк, 2006 б; Dormann et al., 2009; Fløjgaard et al., 2009). Про це свідчать порівняння списків фауни — давніх і сучасних — за тими видами, діагностика яких не викликає сумнівів. Одним з доказів зростання фактичного (а не визнаного) різноманіття фауни є добре прослідковані приклади експансій видів, які не були характерними для України або окремих її регіонів. Отже, має місце динаміка видового багатства, значною мірою пов'язана з динамікою ареалів різних видів. Можна очікувати подальше зростання визнаного й наявного видового багатства теріофауни, чому сприятимуть як фактичні зміни, так і зміни у поглядах на таксономію наявних форм.

Література

- Генсірук С. А. Ліси України / Наук. тов-во ім. Шевченка; УкрДЛТУ. — Львів : 2002. — 496 с.
- Дарвін Ч. Происхождение видов / Перевод под ред. Н. И. Вавилова и В. Л. Комарова. — Москва; Ленинград : Сельхозгиз, 1937. — 608 с.
- Журавльов О. П. Історія фауни і тваринництва Нижнього Побужжя в античний час: Автореф. дис. ... канд. істор. наук. — Київ, 1993. — 20 с.
- Загороднюк І. В., Ткач В. В. Сучасний стан фауни та історичні зміни чисельності кажанів (Chiroptera) на території України // Доповіді НАН України. — 1996. — № 5. — С. 136–142.
- Загороднюк І. В. Вищі таксономічні ссавців у сучасній фауні України: склад, номенклатура та видове багатство // Доповіді НАН України. — 1998 а. — № 4. — С. 180–186.
- Загороднюк І. В. Політипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доповіді НАН України. — 1998 б. — № 7. — С. 171–178.
- Загороднюк І. Контрольний список теріофауни України // Ссавці України під охороною Бернської конвенції. — Київ, 1999 а. — С. 202–210. — (Праці Теріологічної школи; Вип. 2).
- Загороднюк І. В. Зміни фауни унгулят України в історичні часи // Вестник зоології — Supplement. — Київ, 1999 б. — Supplement 11. — С. 91–97. — (Кінь Пржевальського (*Equus przewalskii* Pol., 1881): проблеми збереження та повернення в природу. Матеріали VI Міжнародного симпозіуму).
- Загороднюк І. В. Вид в біології як неперервна система // Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення / За ред. І. Г. Ємельянова. — Київ : НВП «Вирій», 2001 а. — С. 153–181.
- Загороднюк І. В. Роди звірів східноєвропейської фауни та їх українські назви // Вісник Національного науково-природничого музею НАН України. 2001 б. — Том 1. — С. 113–131.
- Загороднюк І. В. Види нижчих тетрапод України: у природі та на папері // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. — 2003. — Вип. 33. — С. 80–90.
- Загороднюк І. Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. — 2005. — Вип. 17. — С. 5–27.
- Загороднюк І. Ссавці східних областей України: склад та історичні зміни фауни // Теріофауна сходу України. — Луганськ, 2006 а. — С. 216–259. — (Праці Теріологічної школи. Вип. 7).
- Загороднюк І. Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань // Фауна в антропогенному середовищі. — Луганськ, 2006 б. — С. 18–47. — (Праці Теріологічної школи; Вип. 8). — ISBN 966-02-3986-6.
- Загороднюк І. Аловиди гризунів групи *Sicista «betulina»*: просторові взаємини з огляду на концепцію лімітувальної схожості // Вісник Дніпропетровського університету. Серія: Біологія. Екологія. — 2007 а. — Вип. 15, том 1. — С. 45–53.
- Загороднюк І. В. Ссавці України: географічні та історичні зміни різноманіття фауни і угруповань // Біорізноманіття і роль тварин в екосистемах: Матеріали IV Міжнар. наук. конф. «Zoocenosis-2007». — Дніпропетровськ : Вид-во ДНУ, 2007 б. — С. 479–482.
- Загороднюк І. Дрібні ссавці заповідника «Кам'яні Могили»: аналіз складу фауни та історичних змін угруповань // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. — 2007 в. — Вип. 44. — С. 71–79.
- Загороднюк І. В. Ссавці північного сходу України: зміни фауни та знань про її склад від огляду О. Черная (1853) до сьогодення. Повідомлення 1 // Вісник Національного науково-природничого музею. — Київ, 2008–2009. — Вип. 6-7. — С. 172–213.

- Загороднюк І. Список ссавців України (види, відомі за останні два століття) // Териологічна школа: вебсайт Українського териологічного товариства. — 2010 а (версія 18.10.2010).
- Загороднюк І. В. Ссавці північного сходу України: зміни фауни та знань про її склад від огляду О. Черная (1853) до сьогодення. Повідомлення 2 // Вісник Національного науково-природничого музею. — Київ, 2010 б. — Том 8. — С. 33–60.
- Загороднюк І., Дикій І. Нічниця північна (*Myotis brandtii*) на заході України: ідентифікація, поширення, екоморфологія // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. — 2009. — Вип. 49. — С. 111–127.
- Загороднюк І., Ємельянов І. Криптичне різноманіття ссавців у Східній Європі як відзеркалення багатоманітності проявів виду // Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Серія Біологія. — 2008. — Вип. 22. — С. 166–178.
- Кириков С. В. Человек и природа степной зоны. Конец X — середина XIX в. (Европейская часть СССР). — Москва : Наука, 1983. — 126 с.
- Клоков М. В. Биологическая дифференциация в таксономическом и фитоэкологическом аспектах // Новости систематики высших и низших растений 1977. — Киев : Наукова думка, 1978. — С. 50–73.
- Корнеев О. П. Визначник звірів УРСР. — Київ : Радянська школа, 1952. — 216 с.
- Корнеев А. П. История промысла диких зверей на Украине. — Киев : Изд-во гос. ун-та, 1953. — 37 с.
- Корнеев О. П. Визначник звірів УРСР. — Видання друге. — Київ : Радянська школа, 1965. — 236 с.
- Мигулін О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). — Київ : Вид-во АН УРСР, 1938. — 426 с.
- Пидопличко И. Г. О ледниковом периоде. — Киев : Изд-во АН УССР, 1951. — Вып. 2. — 264 с.
- Пидопличко І. Г. Загальна характеристика класу ссавців (Mammalia). — Київ : Вид-во АН УРСР, 1956. — С. 7–69. — (Фауна України; Т. 1. Вип. 1).
- Соколов В. Е. Фауна мира. Млекопитающие. — Москва : Агропромиздат, 1990. — 254 с.
- Сокур І. Т. Ссавці фауни України та їх господарське значення. — Київ : Держучпедвид., 1960. — 211 с.
- Сокур І. Т. Історичні зміни та використання фауни ссавців України. — Київ : Вид-во АН УРСР, 1961. — 84 с.
- Степанян Л. С. Концепция надвида (superspecies) и пределы ее приложения // Зоол. журнал. — 1970. — Том 49, вып. 5. — С. 653–659.
- Татаринев К. А. Звірі західних областей України. — Київ : Вид-во АН УРСР, 1956. — 188 с.
- Татаринев К. А. Влияние населения эпохи палеолита на териофауну Среднего Приднестровья // Вестник зоологии. — 1993. — Том 27, № 4. — С. 68–74.
- Червона книга України. Тваринний світ / Під ред. М. М. Щербака. — Київ : Українська енциклопедія ім. М. П. Бажана, 1994. — 464 с.
- Червона книга України. Тваринний світ / За ред. І. А. Акімова. — Київ : Глобалконсалтинг, 2009. — 624 с. — ISBN 978-966-97059-0-7.
- Bashta A.-T., Pokrytiuk L., Benda P. Alcaethoe's bat *Myotis alcaethoe* — a new bat species (Chiroptera, Vespertilionidae) in Ukraine // Vestnik zoologii. — 2010. — Vol. 44 (6). — P. 552.
- Convention on Biological Diversity. — www.cbd.int. — 1992–2010.
- Corbet G. B., Hill J. E. A world list of mammalian species. — Oxford : Oxford University Press, 1991. — 243 p.
- Dormann C. F., Gruber B., Winter M., Herrmann D. Evolution of climate niches in European mammals? // Biol. Lett. (The Royal Society). — 2009. — Published online 15 October 2009. — 4+11 p.
- Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S. Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. — Tonbridge : Tonbridge Printers Ltd., 1951. — 810 p.
- Fløjgaard C., Morueta-Holme N., Skov F., Madsen A. B., Svenning J.-C. Potential 21st century changes to the mammal fauna of Denmark — implications of climate change, land-use, and invasive species // Beyond Kyoto: Addressing the Challenges of Climate Change. IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. — 2009. — Vol. 8. — N 012016. — 17 p.
- Global Taxonomy Initiative (GTI). — <http://www.cbd.int/gti/>. — 1998–2010.
- Honacki J. H., Kinnman K. E., Koeppl J. W. (eds.). Mammals species of the World. — Lawrence : Allen Press and Assoc. Coll., 1982. — 694 p. — ISBN 978-0-942924-00-8.
- Linnaeus C. Systema naturae. Regnum animaliae. — London, 1956 (1758). — 823 p.
- Mayer F., Dietz Ch., Kiefer A. Molecular species identification boosts bat diversity // Frontiers in Zoology. — 2007. — Vol. 4 (4). — 5 p. — <http://www.frontiersinzoology.com/content/4/1/4>
- Popczyk B., Lesiński G., Baumann A., Wojtowicz B. Kuhl's pipistrelle, *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) or *Pipistrellus lepidus* Blyth, 1845, in Central Poland — accidental record or a result of expansion? // Nyctalus (N. F.). — Berlin, 2008. — Bd. 13, Heft 4. — S. 279–281.
- Reeder D. M., Helgen K. M., Wilson D. E. Global Trends and Biases in New Mammal Species Discoveries. Occasional Papers, Museum of Texas Tech University. — 2007. — Vol. 269. — P. 1–36. — <http://goo.gl/bTJADq>
- Veith M. Molecular markers and species delimitation: examples from the European batrachofauna // Amphibia-Reptilia. — 1996. — Vol. 17. — P. 303–314.
- Wilson D. E., Reeder D. M. (eds.). The Checklist of Mammal Names // Mammal Species of the World. — Baltimore : Johns Hopkins University Press, 2005. — <http://www.bucknell.edu/msw3/> (pdf: <http://goo.gl/0PX2XG>)