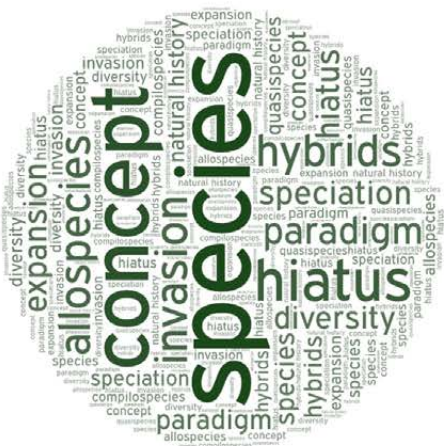


Novitates Theriologicae • Pars 12
p-ISSN 2709-491X e-ISSN 2709-4928

Вид у біології: теорія та практика

Species in Biology: theory and practices



Вид у біології: теорія та практика. За редакцією І. Загороднюка. Українське теріологічне товариство та Національний науково-природничий музей НАН України. Київ, 2021. 396 с. (Серія: *Novitates Theriologicae*. Pars 12)

Species in Biology: Theory and Practice. Edited by I. Zagorodniuk. Ukrainian Theriological Society and National Museum of Natural History, NAS of Ukraine. Kyiv, 2021. 396 pp. (Series: *Novitates Theriologicae*; Pars 12)

Видання присвячено матеріалам семінару, ініційованого Українським теріологічним товариством спільно з Національним науково-природничим музеєм, за темою «Вид у біології». У виданні представлено низку публікацій з оригінальними доробками та оглядами українських науковців та зарубіжних колег за темою «виду» — від його суто ейдологічних трактувань до практичних засад застосування в різних галузях біології. Збірник містить 35 праць, у т. ч. 12 праць теріологічного типу або праці загального плану, підготовлені теріологами.

The volume is devoted to seminar proceedings initiated by the Ukrainian Theriological Society along with the National Museum of Natural History titled "Species in Biology." The issue includes publications presenting original contributions and reviews by Ukrainian and foreign scientists on the topic of "species", from its purely eidological interpretations to use in practice in various fields of biology. The collection contains 35 works, including 12 articles in the field of theriology or in general issues prepared by theriologists.

Редколегія випуску:

З. Баркасі (заступник голови), А. Волох, В. Гриценко, І. Євстаф'єв, І. Ємельянов, І. Загороднюк (голова, упорядник), М. Коробченко, Е. Король, С. Мосякін, К. Очеретна, В. Палій, Л. Рековець, Н. Шиян.

Редагування, верстка, макет: Ігор Загороднюк

Редактор англomовних текстів: Золтан Баркасі



Novitates Theriologicae

Pars 12 • 2021

Bulletin of the Ukrainian Theriological Society
Бюлетень Українського Теріологічного Товариства
<http://terioshkola.org.ua/ua/novitates.htm>



p-ISSN 2709-491X • e-ISSN 2709-4928

ЗМІСТ

Вступна частина

Передмова редактора. Editor's foreword 9–12

Розділ 1. Загальні питання ейдології

Артем'єва, Є. Види-двійники як результат мікроеволюції (на прикладі лускокрилих)	13–23
Гордовський, О. Філософія еволюції	24–28
Гриценко, В. П. Критерії видів з точки зору палеонтології та іхнології, можливості використання іхнофосилій в геології	29–47
Загороднюк, І. Емерджентні властивості виду: існування між популяціями та угрупованнями	48–59
Межжерін, С. В. Генетична концепція виду та її універсальність	60–68
Павлінов, І. Я. Концептуалізація проблеми виду	69–85
Протасов, О. О. Вид з точки зору біоценології	86–96
Рековець, Л., Л. Кузьменко. Вид як система в системі	97–104

Розділ 2. Еволюція та процеси видоутворення

Артем'єва, Є. Про процеси симпатричного видоутворення в групі «жовтих» плісок на території Середнього Поволжя	105–111
Волох, А. Гібридизація у роді <i>Cervus</i>	112–126

Дикань, Н. І. Теоретичні засади систематичного вивчення викопних остракод (Arthropoda, Crustacea) у контексті проблеми виду в палеонтології	127–139
Доценко, І. Б. Про місце партеногенетичних хребетних в еволюційному потоці та застосовність до них поняття «вид»	140–152
Євстаф'єв, І., І. Загороднюк. Зоонози як фактор еволюції, динаміки популяцій та видоутворення	153–172
Зіненко, О. Континуум видоутворення та видові відносини між популяціями: у пошуках компромісу між теорією та практикою систематики	173–179
Попова, Л., Л. Рековець. Екологічний і географічний критерії виду у четвертинних ссавців, на прикладі ховрахів підроду <i>Colobotis</i> (Sciuridae, Rodentia)	180–195

Розділ 3. Особливості груп (ботаніка, мікробіологія)

Ена, А. В. Із виду в сорт та зворотно	196–202
Мельник, В. І. Про видову самостійність <i>Carlina cirsioides</i> Klokov (Asteraceae)	203–212
Палій, В., В. Гриценко, С. Мосякін. <i>Nemiana</i> Palij та <i>Beltanelliformis</i> Menner (<i>Beltanelloides</i> (Sokolov)) — синоніми чи різні роди?	213–220
Паллаг, О., Н. Бойко. Поняття виду та штаму мікроорганізмів за умов формування біоплівки як надорганізованих систем	221–226
Тохтарь, В. К. Вислизаючі критерії видів і парадигми ботаніки	227–236
Шиндер, О. І. Таксономічний комплекс <i>Centaurea stoebe</i> s. l. (Asteraceae) у флорі України	237–251

Розділ 4. Особливості груп (зоологія)

Глотов, С. Морфологічна мінливість сперматеки у <i>Mocyta fungi</i> (Insecta: Staphylinidae)	252–266
Дернов, В. Географічне поширення та видова діагностика представників карбон-пермського роду <i>Gzheloceras</i> (Cephalopoda: Nautiloidea)	267–273
Моргун, Г. М., М. О. Сон, С. Ю. Умєвський. Унікальність концепції виду в молюсків роду <i>Corbicula</i> через невідповідність мітохондріального та ядерного геномів	274–280

Ковальчук, О. Питання видової діагностики палеоіхтіологічного матеріалу	281–288
Саварин, А. А. До питання про диференціацію видів <i>Crociodura leucodon</i> та <i>C. suaveolens</i> фауни Білорусі: шви потиличного відділу	289–291
Сударикова, Є. До проблеми краніологічної диференціації двох видів зелених мавп: <i>Chlorocebus pygerythrus</i> и <i>C. aethiops</i> (Cercopithecidae, Primates)	292–299
Харчук, С. Огляд історії таксономії і критеріїв виду в родині котів (Felidae)	300–314

Розділ 5. Облік, моніторинг, охорона

Канарський, Ю. В. Рецентні зміни різноманіття ентомофауни у лучно-степових оселищах північно-західного Поділля (на прикладі Lepidoptera)	315–325
Очеретна, К. Зміни знань про обсяг фауни: крива видового накопичення у стосунку до жуків-пліснявиків Карпат	326–333
Тимошенко, В. Що потрібно для збереження хоча б одного виду тварин на окремо взятій заповідній ділянці?	334–341
Фесенко, Г. В. Значення уявлення про вид у формуванні вітчизняного зоологічного називництва	342–357
Шиян, Н. М. Колекції типів рослин та грибів в Україні: реалії та перспективи	358–370

Розділ 6. Персоналії та хроніка

Артем'єва, О. О. Сучасна еволюціоністика та погляди О. Любищева на проблему виду	371–379
Загороднюк, І. Київський період наукової роботи Феодосія Добрянського: ключові віхи та колеги (історія однієї фотографії)	380–395
Інформація про випуск	396

Contents

Introduction

Editor's foreword [ua, en]	9–12
----------------------------------	------

Chapter 1. General issues of eidology

<i>Artemieva, E.</i> Sibling species as a result of microevolution (a case study of Lepidoptera) [ru]	13–23
<i>Hordovskyi, A.</i> The philosophy of evolution [ru]	24–28
<i>Grytsenko, V.</i> Species criteria in palaeontology and ichnology and the possibilities of using ichnofossils in geology [ua].....	29–47
<i>Zagorodniuk, I.</i> Emergent features of species: existence between populations and communities [ua]	48–59
<i>Mezhzherin, S. V.</i> The genetic species concept and its versatility [ru]	60–68
<i>Pavlinov, I. Ya.</i> Conceptualization of the species problem [en]	69–85
<i>Protasov, A. A.</i> Species from the viewpoint of biocoenology [ru]	86–96
<i>Rekovets, L., L. Kuzmenko.</i> Species as a system within a system [ua]	97–104

Chapter 2. Evolution and speciation

<i>Artemieva, E.</i> On the processes of sympatric speciation in the group of "yellow" wagtails in the Middle Volga region [ru]	105–111
<i>Volokh, A.</i> Hybridization in the genus <i>Cervus</i> [ua]	112–126
<i>Dykan, N.</i> Some theoretical aspects of the systematic study of fossil ostracods (Arthropoda, Crustacea, Ostracoda) in the context of species problems in palaeontology [ua]	127–139
<i>Dotsenko, I.</i> On the position of parthenogenetic vertebrates in the evolutionary flow and the applicability of species concept to them [ru]	140–152
<i>Evstafiev, I., I. Zagorodniuk.</i> Zoonoses as factor of evolution, population dynamics, and speciation [ua]	153–172

<i>Zinenko, O.</i> The speciation continuum and species relations between populations: in search of agreement between the theory and practice of systematics [ua]	173–179
<i>Popova, L., L. Rekovets.</i> Ecological and geographical criteria of species in Quaternary mammals on the example of ground squirrels of the sub-genus <i>Colobotis</i> (Scuriidae, Rodentia) [ua]	180–195

Chapter 3. Specifics of groups (botany, microbiology)

<i>Yena, A. V.</i> From species to cultivar and backwards [ru]	196–202
<i>Melnyk, V.</i> On the species independence of <i>Carlina cirsioides</i> Klokov (Asteraceae) [ua]	203–212
<i>Paliy, V., Grytsenko, V., Mosyakin, S.</i> Are <i>Nemiana</i> Paliy and <i>Beltanelloides</i> Sokolov synonyms or different genera? [ua]	213–220
<i>Pallah, O., N. Boyko.</i> Concepts of species and strain in relation to micro-organisms under formation of biofilms as superorganismic systems [ua] ..	221–226
<i>Tokhtar, V. K.</i> Elusive species criteria and paradigms of botany [ru]	227–236
<i>Shynder, O.</i> The taxonomic complex <i>Centaurea stoebe</i> s. l. (Asteraceae) in the flora of Ukraine [ua]	237–251

Chapter 4. Specifics of groups (zoology)

<i>Glotov, S. V.</i> Morphological variation of the spermatheca of <i>Mocyta fungi</i> (Insecta: Staphylinidae) [ua]	252–266
<i>Dernov, V.</i> Geographical distribution and species diagnostics of the Carboniferous and Permian genus <i>Gzheloceras</i> (Cephalopoda: Nautiloidea) [ua]	267–273
<i>Morhun, H., M. O. Son, S. Utevsky.</i> Unique issues of the species concept in molluscs of the genus <i>Corbicula</i> : a mismatch of mitochondrial and nuclear genomes [ua]	274–280
<i>Kovalchuk, O.</i> Issues of species diagnostics of fossil fishes [ua]	281–288
<i>Savarin, A. A.</i> On the craniological differentiation of <i>Crociodura leucodon</i> and <i>C. suaveolens</i> of the Belorussian fauna species: occipital sutures [ru]	289–291
<i>Sudarikova, E.</i> On the problem of craniological differentiation in two species of the green monkeys: <i>Chlorocebus pygerythrus</i> and <i>C. aethiops</i> (Cercopithecidae, Primates) [ru]	292–299
<i>Kharchuk, S.</i> A review of the history of taxonomy and species criteria in the family Felidae [ua]	300–314

Chapter 5. Survey, monitoring, and conservation

<i>Kanarsky, Y.</i> Recent changes of entomofaunal diversity in meadow-steppe habitats of northwest Podillia (on example of Lepidoptera) [ua]	315–325
<i>Ocheretna, K.</i> Changes of knowledge on the fauna volume: species discovery curve in case of silken-fungus beetles of the Carpathians [ua]	326–333
<i>Timoshenkov, V.</i> What is needed to preserve at least one animal species in a particular protected area? [ua]	334–341
<i>Fesenko, H. V.</i> Importance of idea about species in forming the common zoological nomenclature [ua]	342–357
<i>Shiyan, N. M.</i> Type collections of plants and fungi in Ukraine: realities and prospects [ua]	358–370

Chapter 6. Personalities and chronicles

<i>Artemieva, E.</i> Modern evolutionism and the views of A. A. Lyubishchev on the problem of species [ru]	371–379
<i>Zagorodniuk, I.</i> Theodosius Dobrzhansky's scientific work in Kyiv: key milestones and colleagues (a story of one photograph) [ua]	380–395
Information about the volume [ua]	396



Цей випуск *Novitates Theriologicae* присвячено темі «Вид у біології» — одній із засадничих у дослідженнях структури та еволюції біотичного різноманіття. Видання впорядковане з нагоди 100-річчя початку наукової роботи Феодосія Добржанського (1900–1975), який розпочав свою наукову кар'єру 1 червня 1921 року в штаті Зоологічного музею Всеукраїнської академії наук у Києві, а у подальшому став одним із найвідоміших еволюційних біологів світу, серед доробків якого є низка праць про вид, зокрема й глава «*Види як природні одиниці*» в епохальній монографії «*Генетика і походження видів*» (Dobzhansky 1937)

Передмова редактора

Тема виду не нова, але щоразу дослідники з нею стикаються як із чимось абсолютно незвіданим. Чому? Бо кількість ситуацій, у яких дослідник замислюється, чи це той вид, про який мала би йти мова, чи правильно визначено вид, чи не пропустили в матеріалі рідкісний і мало відмінний вид, є значною. Особливо в умовах дедалі більшого розростання знань про склад біоти, дедалі більшого звуження критеріїв видів та зменшення ваги морфологічних ознак. А ще дедалі більше дослідників все менше стикаються з видом у цілому, його поширенням, мінливістю, екологією, і все частіше видом називають позицію у списку біоти або й окремий зразок, зокрема й пробірку з невидимими неозброєним оком рештками біологічного матеріалу.

На початку 2020 року наше товариство виступило з ініціативою обговорити з колегами різних суміжних біологічних спеціальностей поточні доробки та уявлення про «вид». Актуальність цього визначалася тим, що в різних галузях біології йде виразна спеціалізація не тільки за об'єктами, напрямками й методами досліджень, але й спеціалізація у розумінні й використанні загальнобіологічних понять, серед яких незмінно є й поняття «вид». Очевидно, що спільні знаменники в дослідженні й описі біотичного різноманіття дедалі більше втрачають свою універсальність. І це важливо обговорювати.

Серед проблем, пов'язаних з поняттям виду, з якими ми стикаємося найчастіше, вирізняються такі: чи мають бути визнані видами алопатричні форми; чи можна довіряти молекулярним даним, у яких критерій виду фактично відсутній; як можуть уживатися в одній класифікації види, ревізовані 100 років тому, й нововизнані види з молекулярних ревізій; чи не є родами або й навіть родинами окремі «види» у палеонтологів; як бути з видами в агамних та клональних форм життя; чому уживається стільки різних, а часом і таких, що взаємно заперечують одна одну, концепцій виду і чи не є ідея концепційного плюралізму звичайною втечею від реальних задач; чи реальним є пошук універсального критерію виду; де межа між видом і популяцією; наскільки високим має бути допустимий рівень гібридизації суміжних форм, щоби вважати їх окремими видами, *etc., etc., etc.*

Врешті, значною організаційною проблемою стала сама постановка теми семінару і збірника наукових праць. Деякі колеги, які є авторами десятків нових видів — як у цілому для науки, так і для фауни України — з недовірою ставилися до самої постановки проблеми і відмовлялися від участі, мотивуючи це тим, що їм немає що сказати про те, що таке «вид» чи «критерії виду», що ця тема надто теоретична і віддалена від практичних задач таксономії та діагностики. У частині випадків міркування про «вид» обмежуються заданими в тій чи іншій галузі стандартами і шаблонами.

Прочитання статті Камеліна про таксономію як мистецтво веде до очевидного висновку, що такі фахівці можуть і не знати, що таке вид. Врешті, найбільший внесок у розуміння видів роблять ті, кому випало ревізувати описане другими, оцінювати й впорядковувати все те, що породили сплітери. Відома в історії української ейдології дослідницька пара — Михайло Котов та Михайло Клоков — найкраща тому ілюстрація.

І ще одне важливе питання, почуте від колег у процесі роботи над змістом цього видання і пошуку авторів: а яка мета?

Питання по суті, і тому маю відповісти: 1) треба ініціювати колег на осмислення загальних і спільних для всіх тем, повертаючись до змісту й мети наукової роботи та основ нашого знання; 2) у нас практично не було подібних зібрань у формі обміну думками, збірників праць та матеріалів семінарів, за винятком хіба що цікавої дискусії на шпальтах УБЖ на межі 1970–1980-х років; 3) ми маємо бути готовими до нових дискусій і переоцінок поняття «вид» та суміжних понять на позначення біотичних одиниць — штамів, клонів, ліній, хромосомних рас, гаплогруп, аловидів тощо, надто з огляду на наближення дев'ятого валу нових фактів, породжених новими методиками виявлення біотичної неоднорідності матеріалу.

Досвід впорядкування цього видання яскраво засвідчив загальну кризу в попиті на загальнобіологічні знання та потребу володіння ними. Серед них і концепції та критерії виду, і поняття гіатусу та феномени мінливості і, звісно, механізми видоутворення. Понад те, в сучасних класифікаціях поруч уживаються види, обгрунтовані й описані і 150, 15 років тому за принципово різними критеріями і часом вкрай протилежним розумінням концепції виду. Все це важливо осмислювати й виносити на обговорення. Поступово, за рік, що минув (а формувалося видання цілий рік), нам вдалося зібрати команду авторів, які переймаються темою «вид», від його концепцій до повсякденної практики застосування.

Дуже хотілося б, щоб це видання стало надалі приводом до підготовки однойменної колективної монографії про тему виду в біології, де відповідні фахівці написали би свої розділи в рамках єдиного змісту, підпорядковані одній ідеї і взаємодоповняльні. В Україні таких видань не було, але для всіх нас важливо, щоб вони були надалі. Оскільки саме вони пояснюють суть того, що ми робимо. І насамкінець: 2021 рік — це сота річниця початку професійної праці і творчого злету Феодосія Добржанського, який 1921 року став науковцем Зоологічного музею новоствореної ВУАН (1.06.1921), а з роками — одним з найвідоміших еволюційних біологів світу. Цій події і присвячуємо це видання, а огляд київського періоду роботи Добржанського, підготовлений саме з цього приводу, відіслано до Вісника НАНУ, анотацію цього огляду вміщено в кінці нашого видання.

Ігор Загороднюк
упорядник та редактор

Editor's foreword

The topic of species is not new, but each time researchers encounter it as something completely unknown. Why? Because there are numerous situations when the researcher wonders whether the organism in question is a species, whether the species identification is correct, or whether a rare and slightly different species was omitted in the material studied. This issue becomes especially relevant at the time when our knowledge on the composition of the biota increases rapidly, species criteria narrow, and the role of morphological characters decreases. And more and more researchers encounter species, its distribution, variation, and ecology less and less frequently, and increasingly identify species with positions in biota checklists or even a single specimen, including a test tube with invisible biological matter.

In early 2020, our society has initiated a discussion with colleagues of related biological specialities on the issue of current ideas on species and contributions into the species concept. Such discussion appeared to be relevant since there is clear specialisation in different branches of biology not only by the objects, fields, and methods of research, but also by the understanding and use of general biological concepts, including the concept of species. It became obvious that the common denominators in the study and description of biotic diversity are progressively losing their universalism. And it should be addressed.

Among the problems related to the species concept and what we encounter the most often are whether allopatric forms should be recognized as species; whether molecular data, which practically lack any species criteria, can be trusted; how can species revised 100 years ago and newly recognized ones based on molecular data “co-exist” within a single classification; could “species” described by palaeontologist be genera or even families; how to treat species in agamic and clonal life forms; why are there so many different and contradictory, and sometimes even mutually exclusive, species concepts and could the idea of conceptual pluralism be simply an escape from the real problems; whether it is realistic to search for a universal species criterion; where is the boundary between species and population; how high must be the allowable level of hybridization between adjacent forms to consider them as separate species, *etc.*, *etc.*, *etc.*

Eventually, the very formulation of the topic of the seminar and of the collection of scientific papers became a significant organizational. Some colleagues who described dozens of new species—both new to science and to the fauna of Ukraine—were skeptical of the problem itself and refused to participate, citing the fact that they have nothing to say about what are “species” or “species criteria,” and that this topic is too theoretical and remote from the practical problems of taxonomy and diagnostics. In some cases, considerations about “species” are limited to standards and templates set in a particular field of research.

Reading Camelin's article on taxonomy being an art leads to the obvious conclusion that specialists should not necessarily know what a species is. Eventually, the greatest contribution to the understanding of species is made by those who revise what was described by others, evaluate and organize everything that was created by splitters. The best example of this is the duo of well-known researchers in the history of Ukrainian eidology, Mykhailo Kotov and Mykhailo Klovok.

Another important question received from colleagues in the process of working on this issue and searching for authors was "What is the purpose?"

This question is essential, and therefore I must answer: 1) we need to encourage colleagues to understand general and common for all topics, returning to the meanings of our own scientific work and the foundations of our knowledge; 2) we have not had such meetings in the form of opinions, collections of papers and seminar materials, except for an interesting discussion on the columns of the Ukrainian Botanical Journal at the turn of the 1970s and 1980s, 3) we should be prepared for new discussions and re-assessments of the species concept and related concepts used to denote biotic entities — strains, clones, lines, chromosomal races, haplogroups, allospecies, etc., especially given the approach of the ninth wave of new facts generated by new methods for detecting biotic heterogeneity of materials.

The experience of compiling this issue has clearly shown the general crisis in the demand for general biological knowledge and the need of possessing them. Among them are the concepts and criteria of species, the concept of hiatus, the phenomena of variability, and, of course, the mechanisms of speciation. Moreover, in modern classifications, there are species substantiated and described 150 and 15 years ago based on fundamentally different criteria and sometimes on very opposite understanding of the species concept. All the above is important to be comprehended and discussed. Gradually, during the past year (the publication has been formed for a whole year), we managed to gather a team of authors who are concerned with the issue of "species", from its concept to everyday practice.

I would like this publication very much to become a reason to prepare a collective monograph of the same title on the topic of species in biology, where respective experts would write their sections within a single content, subordinated to one idea and being complementary. There have been no such publications in Ukraine, but it is important for all of us to have them in the future. Because they explain the essence and also other aspects of what we are doing. And, finally, 2021 is the centennial of the beginning of professional work and creative rise of Theodosius Dobrzhansky, who in 1921 became a scientist of the Zoological Museum of the newly created All-Ukrainian Academy of Sciences (1 June 1921), and subsequently one of the most famous evolutionary biologists in the world. We dedicate this issue to this event, and a review of Dobrzhansky's work in Kyiv prepared on this occasion was sent to the Bulletin of the National Academy of Sciences of Ukraine; an annotation of this review is placed at the end of this publication.

Igor Zagorodniuk
compiler and editor

Виды-двойники как результат микроэволюции (на примере чешуекрылых)

Елена А. Артемьева

Ульяновский государственный педагогический университет им. И. Н. Ульянова
(г. Ульяновск); e-mail: hart5590@gmail.com; orcid: 0000-0001-5261-3421

ARTEMIEVA, E. Sibling species as a result of microevolution (a case study of Lepidoptera). —

This article is devoted to the problems of diagnosis and taxonomy of sibling species in Lepidoptera of different taxonomic groups. The most important advances in understanding the reality of species include: species are real and objectively exist; each species has specific spatial characteristics and its own biological time, which may not coincide with the physical one. The main criteria for the reality of a species include the following: a certain stability in space and time, isolation from the surrounding world, a certain opposition to the environment; material continuity over time; a certain degree of indivisibility; the presence of special, distinctive properties in relation to other similar systems; the presence of a certain number of degrees of freedom in relation to higher taxa; the presence of a given set of individuals of a lower order, a certain hierarchy of individuals; continuity in space and time. Through the construction of a natural system of phenotypes of the wing pattern, it is possible to build a system of groups of populations of a species and create a population taxonomy, while the phenotype should act as a reliable diagnostic feature of a specific population or groups of populations. In the landscape complex of Lepidoptera populations of a particular geographic region, as a rule, only one of the available forms is the most often found, which is also the most often collected and described as typical. All other forms are found in populations with a lower frequency, so they can be described as atypical, up to giving them the status of new species. This applies primarily to European populations of Lepidoptera, individuals of which were once accepted by taxonomists as typical and therefore received the status of nominative species and subspecies. Individuals from populations at the border of ranges, for example, from mountainous areas, are most often described as new taxa. Quite often, polytypical Lepidoptera species have a wide phenotypic diversity of the wing pattern, which makes rare forms in central populations often found in peripheral populations of the range. Therefore, the species of Lepidoptera should be considered in the light of a biological concept. Based on an integrated approach to studying the phenotypic variability of the wing pattern, it is possible to carry out taxonomic studies of Lepidoptera populations and the separation of sibling species.

Памяти Юрия Павловича Некрутенко (1936–2010), Учителя и одного из непревзойденных знатоков лепидоптерофауны, работавшего темы видов-двойников у чешуекрылых, уникального и неповторимого исследователя дневных бабочек, блестящего научного редактора, переводчика и художника, бескорыстного Рыцаря в Науке и великого Мастера.

В его душе найдем мы прихотливое сплетенье иронии, изящества и вдохновенья... Эпиграмма на Ю. П. Некрутенко

Введение

В результате сравнительно-морфологического анализа фенокompлекса крылового рисунка были установлены таксономические статусы групп популяций целого ряда политипических видов чешуекрылых из разных семейств и найдены отличительные признаки-маркеры многих видов-двойников.

Сопоставление спектров фенотипического разнообразия крылового рисунка позволило найти надежные отличительные признаки-маркеры двух близких видов *Argynnis* (Артемьева 1993). Так, *A. adippe* Rott. хорошо отличается от *A. niobe* L. следующими особенностями фенокompлекса крылового рисунка: субмаргинальные лунки с перламутровыми чешуйками; экстернальный элемент в ячейке M_2-M_3 заднего крыла исчезает; маргинальный элемент в ячейке M_2-M_3 заднего крыла исчезает; маргинальные и дискальные элементы с перламутровыми чешуйками; дискальные элементы задних крыльев теряют ржавый налет; дискальный штрих нерезкий, исчезающий; анальная ячейка с перламутровыми чешуйками; окраска фона нижней поверхности задних крыльев с золотистым оттенком.

В свою очередь крыловой рисунок *A. niobe* L. тоже имеет уникальный фенокompлекс: субмаргинальные лунки без перламутровых чешуек; экстернальные элементы задних крыльев с густым ржавым налетом; маргинальный элемент в ячейке M_2-M_3 заднего крыла в виде точки; маргинальные элементы задних крыльев без перламутровых чешуек; дискальные элементы с рыжеватым налетом; постдискальные элементы без перламутровых чешуек; дискальный элемент с черной точкой; базальные элементы без перламутровых чешуек; анальная ячейка без перламутровых чешуек.

Установлено, что популяции голубокрылки алексиды *Glaucopsyche alexis* Poda (Lycaenidae) в ареале четко различаются фенотипической структурой крылового рисунка, что невозможно объяснить только влиянием факторов среды. С целью выяснения природы изменчивости крылового рисунка были исследованы выборки из различных областей ареала этого вида (Артемьева 1998).

Результаты морфологического анализа крылового рисунка и особенностей генитальных структур показали фенотипическую гетерогенность выборок *G. alexis* из популяций, обитающих в Карадаге (Крым), Среднем Поволжье, Юго-Западном Казахстане, на Алтае. К разделительным признакам таксонов-двойников относятся: угол при вершине и форма внешнего края передних крыльев; размеры, число и топография маргинальных глазков на нижней стороне крыльев; окраска и ширина окантовки верхней стороны крыльев; окраска базальной области нижней стороны задних крыльев; форма вальв, лопастей укуса и положение ветвей гнатоса.

Проведенные исследования фенотипической изменчивости крылового рисунка двух близких видов белянок *Pontia daplidice* (L., 1758) и *Pontia edusa* (Fabricius, 1777) на всем протяжении ареалов показывают, что эти виды-двойники довольно сложно разделять. Их ареалы охватывают Европу до

66 градуса северной широты, Северную Африку (Higgins & Riley 1970), Малую и Среднюю Азию, Сибирь, Забайкалье, Приамурье, Приморье, Сахалин (Некрутенко 1985; Коршунов & Горбунов 1995; Kudrna 2002). Эти виды имеют перекрывающиеся ареалы и встречаются совместно на большей части Палеарктики, в том числе Среднем Поволжье.

В исследованных выборках из популяций, обитающих в Южной Европе и Западной Азии, обнаруживаются оба эти генетически обособленные парapatрические виды, которые являются двойниками и достоверно различаются только по электрофоретическим признакам (Geiger & Scholl 1982; Geiger *et al.* 1988). Поэтому целесообразно исследовать популяции этих видов с помощью комплексного подхода для обнаружения видовых маркеров — фенотипов крылового рисунка, что может дать интереснейшие результаты (Некрутенко 1968, 1990; Wagener 1988). Так, в ультрафиолетовой части спектра становится видимым крыловой рисунок, который сильно различается у представителей рода *Gonepteryx* и при обычном освещении совершенно не заметен: хорошо различимы на верхней стороне передних крыльев темная краевая полоса, темная медиальная линия и светлая центральная область, а на верхней поверхности задних крыльев — контрастные темная краевая область и светлое центральное пятно. Данные выявленные признаки — надежные диагностические маркеры каждого из таксонов рода *Gonepteryx*, которые определяют уровень эволюции крылового рисунка данной группы, что было блестяще показано при их филогенетическом и зоогеографическом исследованиях (Некрутенко 1968). Это нашло отражение в обзоре исследований темы «вид» в Украине: «исследователем применена методика выявления криптического рисунка крыльев, видимого в ультрафиолете, что позволило провести ревизию таксономии и подготовить эйдологические разделы, в том числе «Обсуждение категорий видового и подвидового уровней». Ключевым признаком вида Юрий Павлович считал ареал. Исследователь работал на строго типологических принципах, что нашло продолжение во всех его трудах» (Загороднюк 2019: 21).



Рис. 1. В Лаборатории лепидоптерологии ЗИН РАН (Санкт-Петербург); верхний ряд: Сергей Синев, Светлана Барышникова (Сексяева), Екатерина Ставицкая, Владимир Кузнецов; нижний ряд: Александр Львовский, Михаил Козлов, Юрий Некрутенко, Эвелина Данциг. Из архива автора; автор фотографии — Петр Устюжанин, начало 80-х гг.

В результате анализа фенотипической структуры крылового рисунка в популяциях в ареале выделены признаки и их состояния — фенотипы, которые имеют определенную частоту встречаемости и маркируют собой три группы популяций, являющиеся смесью видов *P. daplidice*, *P. edusa* и *P. hybrida*. Примерно одна треть особей имеет промежуточные фенотипы крылового рисунка, сохраняющиеся на большей территории ареалов, и маркирует область гибридизации видов *P. daplidice* и *P. edusa*. Эти особи, вероятно, представляют гибридные популяции из перекрывающихся областей ареалов приведенных выше видов — Южная Европа, Западная Азия, Кавказ, Закавказье, Среднее и Нижнее Поволжье, Средний и Южный Урал, Алтай, Саяны, до Забайкалья, Казахстан и Средняя Азия. Гибридные популяции не являются самостоятельным видовым таксоном, однако характеризуются постоянством компонентов фенокомплекса крылового рисунка и частот встречаемости его фенотипов, а также имеют ряд особенностей строения вальв, эдеагусов и брюшных чешуек самцов. Гибридные популяции сохраняют морфологическое постоянство на всем протяжении зоны гибридизации.

С этой позиции становится понятной симпатрия исследуемых таксонов, которая имеет эколого-генетическую природу: *P. daplidice* — преимущественно степной вид, *P. edusa* — преимущественно лесной вид, а гибридные популяции освоили лесостепную зону, языками проникающую и в леса и в степи. Эти популяции более пластичные, перешедшие на питание не только крестоцветными, но и бобовыми, вслед за которыми распространились далеко на северо-восток. Высокий процент гибридов поддерживается постоянной эмиграцией в лесостепи особей *P. daplidice* и *P. edusa*.

Сезонная форма *f. bellidice* Ochs. наиболее близка к *P. daplidice* (закругленные на вершинах вальвы и правильной эллиптической формы брюшные чешуйки, лишенные зубчиков). Данная форма является результатом сезонного диморфизма, характерного для некоторых дневных чешуекрылых, например, *Araschnia levana* L. (Nymphalidae).

Виды-двойники *Pontia daplidice* и *P. edusa* хорошо различаются фенотипами вальв самцов (Reinhardt 1992). Выделяют 6 фенотипов в строении вальв по форме и пропорциям. В популяциях этих белянок, обитающих в областях перекрытия ареалов, наблюдается постоянное процентное соотношение форм: 70 % самцов *P. daplidice*, 50 % самок *P. daplidice* и 3 % самцов *P. edusa*, 5 % самок *P. edusa*. В некоторых популяциях фенотипическое соотношение меняется, но незначительно, — 54 % *P. daplidice* и 11 % *P. edusa*, что подтверждает проведенные исследования. Различия этих форм существуют на уровне энзимов (по данным электрофореза).

Виды-двойники как результат микроэволюции

По ряду особенностей фенокомплекса крылового рисунка разделены ряд симпатрических видов толстоголовок (Hesperiidae) рода *Erynnis*: *E. popoviana* (Nordmann), *E. tages* (L.), *E. marloyi pathan* Evans, *E. m. max* Evans (Devyatkin 1996a–b).

Парусник *Zerynthia polyxena* D. et S. образует в Венецианских Предальпах особый подвид *Z. p. decastroi* (Sala & Bollino 1992). Ближайшие популяции из Северной Италии и Северо-Западной Югославии хорошо различаются по фенотипам крылового рисунка и имеют статус подвидов: *Z. p. padana*, *Z. demnosia*, *Z. p. aemiliae*.

Белянка *Pieris brassicae* L. имеет эндемичного двойника из Южной Европы *P. cheiranthi* Hbn., который обитает на эндемичном растении *Crambe strigosa* (Brassicaceae). В смежных областях ареала обычны гибридные популяции, где особи развиваются на *Brassica oleracea*. Виды различаются на уровне энзимов, по фенотипам крылового рисунка, размерами. Дифференциация происходит по кормовым объектам (Wiemers *et al.* 1992).

Виды-двойники *Apatura ilia* и *Apatura metis* (Nymphalidae) хорошо различаются только на уровне гениталий самцов (форма и пропорции вальв), у *A. metis* преобладают рыжие тона в окраске верхней стороны крыльев и меньшие размеры (Weidemann 1982; Slamka 1989), кроме того, существуют различия в экологии этих видов.

Сенница *Coenonympha arcania* (Satyridae) имеет несколько видов-двойников, при этом показано, что признаки крылового рисунка связаны с определенными аллеломорфами, по которым различаются данные виды (Porter *et al.* 1995). Аналогичная картина установлена и для *Hipparchia wyssii* (Satyridae) (Smith & Owen 1995). Некоторыми авторами *C. arcania* включается в комплекс видов *C. gardetta-arcania-darwiniana*, который после сравнительного морфологического анализа крылового рисунка удалось разделить на несколько самостоятельных таксонов. *C. arcania* — понтос-средиземноморский вид, широко распространенный, обладающий достаточно высоким уровнем полиморфизма; *C. gardetta* — типично горный вид, образующий серию симпатрических подвидов. *C. g. gardetta* населяет весь альпийский регион, *C. g. darwiniana* — обитатель долин Центральных и Юго-Восточных Альп, *C. d. orientalis* встречается в пределах ареалов обеих предыдущих форм (Boillat 1990).

Комплекс *Plebeius pylaon* (Lycaenidae) включает несколько видов-двойников. Сравнительный анализ крылового рисунка показал, что данный комплекс содержит не только самостоятельные таксоны видового, но и родового ранга. Так, были выделены род *Maurus* на основе *P. vogelii*, ряд видов (*P. laewi*, *P. lucifera*, *P. evermanni*, *P. felicitis*) отнесены к роду *Polyommatus*. При этом для *P. felicitis* выделен подрод *Patricius*. В целом оказалось, что в состав комплекса *P. pylaon* входят 15 таксонов видового и подвидового ранга, распространенных в аридных и семиаридных горных областях Палеарктики (Северо-западная Африка, горы Атлас, Памир, Афганистан, Пакистан) (Balint & Lukhtanov 1990).

У видов-двойников пядениц *Casilda antophilaria* и *C. consecraria* есть четкие фенотипические отличия по крыловому рисунку (Raineri 1992). Существует несколько цветковых форм: *f. excaecaria*, *intermediaria*, *parallelaria* (*C. consecraria*); *f. rosearia*, *subrosearia* (*C. antophilaria*).

Существуют виды-двойники в роде *Palaeochrysophanus* (Lycaenidae), — *P. hippothoe* и *P. candens*, которые образуют ряд внутривидовых форм. При помощи филогеографических исследований удалось установить, что данные виды имеют перекрывающиеся ареалы: *P. hippothoe* обитает от Испании до Приморья, а *P. candens* встречается в Северном Иране, на Кавказе, в Турции и на Балканах. В областях перекрытия ареалов виды образуют ряд гибридов, которые описаны как исключительно кавказские подвиды: *P. h. eurydame* Hoff., *P. h. candissima* Pf., *P. c. pfeifferi* Beuret.

Род *Agrodiaetus* (Lycaenidae) имеет максимальное число видов-двойников, различающихся деталями строения рисунка и кариотипов, которые могут образовывать гибридные формы на пограничных участках ареалов (Kocak 1977; Forster 1960, 1961; Dantchenko 1994; Munguira *et al.* 1995).

Род *Celastrina* (Lycaenidae) богат представлен видами в Юго-Восточной Азии. На территории Приморья обитают два близких вида — *C. argiolus* L. и *C. sachalinensis* Esaki. Там же был обнаружен и описан симпатрический вид-двойник — *C. phellodendroni* Omelko, который отличается от *C. argiolus* по биологии и признакам крылового рисунка и особенностям строения гениталий (Омелько & Омелько 1987). *C. phellodendroni* по окраске крыльев занимает промежуточное положение между *C. sugitanii* Mats. и *C. argiolus* L. По строению гениталий очень близок к *C. argiolus* L., отличаясь небольшим прямоугольным выступом на нижнем крае вальвы, строением вершины эдегуса, некоторыми деталями строения гениталий самки. В данном случае, видимо, особенности полифазии *C. argiolus* выступают как фактор дивергенции вида. Существует ряд устойчивых изолирующих механизмов, препятствующих встрече этих видов в областях совместного обитания: смещение видов в более узкие станции, несовпадающая по времени дневная активность бабочек, приуроченность к разным ярусам леса. В репродуктивной изоляции видов определенную роль играют сжатые сроки лета *C. phellodendroni*.

Происхождение *C. phellodendroni*, возможно, было связано с дивергенцией лесных популяций *C. argiolus*, трофически связанных в прошлом с бархатом амурским. Прототипом таких лесов могли быть обедненные бобовыми (особенно весной) долинными кедрово-широколиственными и ясеневыми лесами, в которых плотность *C. phellodendroni* самая высокая. В дальнейшем в результате узкой специализации к этому растению (стабильная окраска гусениц, питание преимущественно листьями) новый вид оказался более конкурентноспособным и вытеснил с него *C. argiolus*. Одна генерация в развитии *C. phellodendroni*, вероятно, была обусловлена как питанием молодыми развивающимися листьями бархата амурского, так и конкуренцией со стороны *C. argiolus*.

Виды рода *Zephyrus* (Theclinae, Lycaenidae) наиболее разнообразны в Восточной Азии. В географическом отношении виды этого рода заслуживают большого внимания, так же как и виды родов *Colias* (Pieridae), *Oeneis*, *Erebia* (Satyridae), *Brenthis* (Nymphalidae) (Куренцов 1970). Среди восточноазиатских *Zephyrus* встречается ряд гомогенных видов, поэтому филогеографиче-

ское изучение этих групп даст много нового в понимании процессов формообразования и видообразования в роде *Zephyrus*.

Критерии реальности вида в современной таксономии

В настоящее время известно более 16 точек зрения на критерии реальности в таксономии (Афанасьев 1986). К наиболее важным достижениям в понимании реальности видов относятся: виды реальны, объективно существуют; каждый вид обладает конкретными пространственными характеристиками и собственным биологическим временем, которое может не совпадать с физическим.

Вид есть пространственно-временная, морфологическая, функциональная, динамическая и генетическая система, непрерывно взаимодействующая с внешней средой. Вид представляет собой многоуровневую, иерархичную систему, состоящую из отдельных популяций (в конечном счете, из особей). Можно выделить следующие уровни целостности вида (терминология дана по Берталанфи, с небольшими изменениями):

- разделительный (определяется ассортативным скрещиванием особей в популяциях);
- пространственный (определяется взаимным пространственным положением популяций относительно друг друга, формированием специфического популяционного рисунка вида на территории ареала);
- генетический (определяется уникальностью генома каждой популяции вида, вытекающей отсюда причинной зависимостью, — степенью гибридизации, — отдельных популяций по отношению друг к другу);
- морфологический (определяется фенотипами разного масштаба, от внутривидовых до межвидовых);
- физиологический (определяется метаболическими процессами сначала на уровне особей, затем на уровне популяций и групп популяций);
- сегрегационный (определяется процессами эмбриогенеза и онтогенеза сначала на уровне особей, затем на уровне популяций и групп популяций);
- интеграционный (определяется степенью взаимодействия между собой популяций и ареальных групп популяций).

К основным критериям реальности вида можно отнести следующие: определенная устойчивость в пространстве и времени, обособленность от окружающего мира, известная противопоставленность среде; материальная преемственность во времени; определенная степень неделимости; наличие особых, отличительных свойств по отношению к другим подобным системам; наличие определенного числа степеней свободы по отношению к вышестоящим таксонам; наличие в составе данной совокупности индивидуально-стей низшего порядка, определенной иерархии индивидуальностей; континуальность в пространстве и времени. Существует несколько точек зрения на проблему реальности видов в природе (Афанасьев 1986).

1. Вид как категория систематики есть умозрительная абстракция, реально не существует, реальны только индивиды (Ф. Лейман, Г. Дильс, П. Самуэльсон, Р. Веттштейн).
2. Вид есть идея Платона, морфологическое описание вида есть более или менее адекватное определение этой идеи (Т. Реган, Дж. Симпсон, Г. Гильмар).
3. Вид есть только таксономическое понятие. Реальна лишь популяция, так как ее генетическая целостность и специфичность выражены гораздо отчетливее вида, и она является единицей эволюционного процесса. Основной объект изучения биологии — особи. Из целостности особей вытекает разнокачественность и разноплановость популяций и видов (П. Эрлих, Р. Холм).
4. Биологическая концепция вида основана на репродуктивной изоляции в природных условиях. Целостность вида поддерживается постоянным обменом генами (Э. Майр).
5. Морфологическая концепция вида предполагает, что основным видовым критерием является хиатус в изменчивости полигенных фенотипических признаков, позволяющий отличить внутривидовые формы от видов. Целостность вида поддерживается стабилизирующим отбором, направленным на сохранение устойчивости онтогенеза особей и популяций.
6. Вид характеризуется определенными численностью, типом организации, воспроизведением, дискретностью, экологией, географией, многообразием форм, устойчивостью, историзмом, целостностью (К. М. Завадский).
7. Вид характеризуется общими морфологическими, биохимическими, географическими, экологическими, физиологическими признаками (М. М. Сетров).
8. Вид характеризуется таксономической системностью и целостностью. Реальны таксономические единицы подсистем вида. Они являются формой его существования и ступеньками возникновения нового вида (И. А. Шаталкин).

Фенотипический критерий вида на основе комплексного подхода

Построив естественную систему фенотипов крылового рисунка, мы подходим вплотную к построению системы групп популяций вида и созданию популяционной таксономии. При этом фенотип должен выступать в качестве надежной диагностической характеристики конкретной популяции или групп популяций. Система фенотипов крылового рисунка может быть основана на многообразии выборок и музейных коллекций, на сравнительном материале и представлять собой каталоги фенотипов как отдельных популяций, так и групп популяций (Артемьева 1997, 2003; Артемьева & Воронов 2016).

В ландшафтном комплексе популяций чешуекрылых того или иного географического региона наиболее часто встречается, как правило, только одна из имеющихся форм, которую чаще всего собирают и описывают как типичную. Все остальные формы встречаются в популяциях с меньшей частотой, поэтому они могут описываться как нетипичные, вплоть до придания им статуса новых видов. Это относится прежде всего к европейским популяциям чешуекрылых, особи из которых были приняты в свое время систематиками как типичные и получившие поэтому статус номинативных видов и подвигов. Особи из популяций на границе ареалов, например, из горных районов, чаще всего описываются как новые таксоны. Очень часто политипические виды чешуекрылых обладают широким фенотипическим разнообразием крылового рисунка, что делает редкие формы в центральных популяциях часто встречаемыми в периферических популяциях в ареале. Так, в популяциях *P. icarus* встречаются фенотипы крылового рисунка в определенных соотношениях на территории ареала.

Поэтому виды чешуекрылых следует рассматривать в свете биологической концепции, а не типологической, как это принято, к сожалению, до сих пор в таксономии чешуекрылых. Согласно биологической концепции вид рассматривается как группа скрещивающихся популяций, репродуктивно изолированных от других таких же групп (Майр 1968). Все фенотипическое разнообразие крылового рисунка чешуекрылых в разной степени сформировано отбором и дрейфом генов, изоляцией, что показано на *Plebeius actus*-группе (Goodpasture 1973) и *Philotes*-группе (Shields 1977).

Аналогичное явление показано и на филогеографии окраски оперения желтой трясогузки *Motacilla flava* на территории Беларуси: южные и северные популяции характеризуются клинальной изменчивостью окраски и принадлежат к различным подвидам, — *M. f. flava* на юге, на севере происходит смешение с *M. f. thunbergi* (Гричик 1990).

Таким образом, на основе комплексного подхода изучения фенотипической изменчивости крылового рисунка возможно проведение таксономических исследований популяций чешуекрылых и разделение видов-двойников.

Благодарности

Исследование проведено при поддержке РФФИ: проект № 18-44-730002/19.

Литература

- Артемьева, Е. А. 1997. Голубянка *Agrodiaetus ripartii* (Freyer, 1830) (Lepidoptera, Lycaenidae) из Среднего Поволжья. *Русский энтомологический журнал*, 6 (1–2): 127–128.
- Артемьева, Е. А. 1998. Изменчивость крылового рисунка голубокрылки алексиды *Glaucopsyche alexis* (Poda) (Lepidoptera, Lycaenidae). *Проблемы энтомологии в России. Том I*. Сб. науч. тр. РАН. С.-Петербург, 24.
- Артемьева, Е. А. 1993. Изменчивость признаков крылового рисунка некоторых видов *Rhoparctos* в Карпатах и Закарпатье. *Фауна Східних Карпат: сучасний стан і охорона*. Міжнар. конф. (Ужгород, 13–16 вересня 1993). Ужгородський університет, Ужгород, 157–158.

- Артемьева, Е. А. 2003. *Крыловой рисунок чешуекрылых: микро- и макроэволюция*. Ульяновский ГПУ, Ульяновск, 1–95.
- Артемьева, Е. А., Л. Н. Воронов. 2016. *Теория эволюции и эволюционная экология с основами концепций современного естествознания, истории науки и палеонтологического краеведения: Учебник для студентов биологических специальностей*; Ульяновский государственный педагогический университет им. И. Н. Ульянова. Корпорация технология продвижения, Ульяновск, 1–427.
- Афанасьев, В. Г. 1986. *Мир живого: системность, эволюция и управление*. Изд-во политической литературы, Москва, 1–334.
- Гричик, В. В. 1990. Географическая изменчивость и таксономическая принадлежность популяций желтой трясогузки (*Motacilla flava* L.) Белоруссии. *Вестник Белорусского гос. университета*, 2 (2): 26–29.
- Загороднюк, І. В. 2019. Концепції виду в біології: розвиток ідей в Україні. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 46–47: 7–36.
- Коршунов, Ю. П. 1995. *Дневные бабочки азиатской части России: Справочник*. Изд-во Урал. ун-та, Екатеринбург, 1–202.
- Куренцов, А. И. 1970. *Булавоусые чешуекрылые Дальнего Востока СССР (Определитель)*. Наука, Ленинград, 1–163.
- Майр, Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. Мир, Москва, 1–336.
- Некрутенко, Ю. П. 1968. *Филогения и географическое распространение рода Gonepteryx (Lepidoptera, Pieridae)*. Наукова думка, Киев, 1–148.
- Некрутенко, Ю. П. 1985. *Булавоусые чешуекрылые Крыма*. Наукова думка, Киев, 1–152.
- Некрутенко, Ю. П. 1990. *Дневные бабочки Кавказа: Определитель*. Наукова думка, Киев, 1–216.
- Омелько, М. М. 1987. *Celastrina phellodendroni* sp. n. — новый вид-двойник *Celastrina argiolus* L. (Lepidoptera, Lycaenidae) из Южного Приморья. *Чешуекрылые Дальнего Востока СССР*. Владивосток, 116–122.
- Boillat, H. 1990. *Coenonympha (superspecies gardetta) orientalis rebel* Mise au point taxinomique (Lepidoptera: Satyridae, Satyrinae). *Alexanor*, 16 (7): 395–412.
- Balint, Z., V. A. Lukhtanov. 1990. *Plebejus (Plebejides) pylaon* (Fischer von Waldheim, 1832) s. str. et ses sous-especes (Lepidoptera: Lycaenidae). *Linnaea belgica*, 12 (7): 274–292.
- Dantchenko, A. V. 1994. New taxa of the genus *Polyommatus* Latreille, 1804 from Tadzhikistan. *Atalanta*, 25 (1–2): 203–206.
- Devyatkin, A. L. 1996a. New Hesperidae from North Vietnam, with the description of a new genus (Lepidoptera, Rhopalocera). *Atalanta*, 27 (3–4): 595–604.
- Devyatkin, A. L. 1996b. Taxonomic notes on the genus *Erynnis* Schrank, 1801 (Lepidoptera, Hesperidae). *Atalanta*, 27 (3–4): 605–614.
- Forster Von, W. 1960. Bausteine zur Kenntnis der Gattung *Agrodiaetus* Scudd. (Lepidoptera, Lycaenidae) II. *Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gessellschaft*, 45: 105–116.
- Forster Von, W. 1961. Bausteine zur Kenntnis der Gattung *Agrodiaetus* Scudd. (Lepidoptera, Lycaenidae) II. *Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gessellschaft*, 46: 8–13, 38–47, 74–79, 88–94, 110–141.
- Geiger, H., H. Descimon, A. Scholl. 1988. Evidence for speciation within nominal *Pontia daplidice* (Linnaeus, 1758) in Southern Europe (Lepidoptera, Pieridae). *Nota lepidoptera*, 11: 7–20.
- Geiger, H., A. Scoll. 1982. *Pontia daplidice* in Sudeuropa — eine Gruppe von zwei Arten. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 5: 109–114.
- Goodpasture, C. 1973. Biology and systematics of the *Plebejus* (Icaricia) acton group (Lepidoptera: Lycaenidae). I. Review of the group. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 46: 468–485.
- Higgins, L. G., N. D. Riley. 1970. *Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas*. Paul Parey, Hamburg, Berlin, 1–378.
- Kocak, A. O. 1977. Studies on the family Lycaenidae (Lepidoptera). *Atalanta*, 8 (1): 41–62.
- Kudrna, O. 2002. The Distribution Atlas of European Butterflies. *Oedipus*, 20: 102–104.
- Munguira, M. L., J. Martin, M. Perez-Valiente. 1995. Karyology and distribution as tools in the taxonomy of Iberian *Agrodiaetus* butterflies (Lycaenidae). *Nota Lepidoptera*, 17 (3–4): 125–140.

- Porter, A. H., R. W. Schneider, A. Pric Brad. 1995. Wing pattern and allozyme relationships in the *Coononympha arcania* group, emphasising the *C. gardetta-darwiniana* contact area at Bellwald, Switzerland (Lepidoptera, Satyridae). *Nota Lepidoptera*, **17** (3–4): 155–174.
- Raineri, V. 1992. Some considerations about *Casilda anthophilaria* (Hubner, 1813) and *C. consecraria* (Staudinger, 1871) (Lepidoptera, Geometridae). *Atalanta*, **23** (3–4): 619–622.
- Reinhardt, R. 1992. Zum Vorkommen und zur Verbreitung des Resedaweisslings speziell in Deutschland und im angrenzenden Europa. *Atalanta*, **23** (3–4): 455–479.
- Sala, G., M. Bollino. 1992. *Zerynthia polyxena* Denis & Schiffermuller from Venetian Prealps: a new subspecies (Lepidoptera: Papilionidae). *Atalanta*, **23** (3–4): 449–454.
- Shields, O. 1977. Studies on North American Philotes (Lycaenidae). V. Taxonomic and biological, notes continued. *The Journal of Research on the Lepidoptera*, **16**: 1–67.
- Slamka, F. 1989. *Apatura ilia* (Dennis et Schiffermuller, 1775) and *Apatura metis* (Freyer, 1829) (Lepidoptera, Nymphalidae). *Biologia*, **44**: 601–604.
- Smith, D. A. S., Owen F. D. 1995. Inter-island variation in the butterfly *Hipparchia* (*Pseudotergumia*) *wyssii* (Christ, 1889) (Lepidoptera, Satyridae) in the Canary Islands. *Nota Lepidoptera*, **17** (3–4): 175–200.
- Wagner, S. 1988. What are the valid names for the two genetically different taxa currently included within *Pontia daplidice* (Linnaeus, 1758)? (Lepidoptera: Pieridae). *Nota lepidoptera*, **11**: 21–38.
- Weidemann, H. J. 1982. Bemerkungen zu Lebensraum und Lebensweise des “*Donauschillerfalters*” *Apatura metis* und seiner Praimaginalstadien (Lepidoptera: Nymphalidae). *Entomologische Zeitung*, **92**: 259–262, 265–274, 281–289, 297–309.
- Wiemers, M. 1992. *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758) auf Lanzarote — Erstnachweis für die Kanarischen Inseln. *Atalanta*, **23** (1–2): 103–106.

Резюме

АРТЕМ'ЄВА, Є. Види-двійники як результат мікроеволюції (на прикладі лускокрилих). — Розглянуто проблеми діагностики і таксономії видів-двійників у лускокрилих різних систематичних груп. Серед важливих досягнень в розумінні реальності видів — види реальні, об'єктивно існують; кожен вид має конкретні просторові характеристики і власний біологічний час, який може не збігатися з фізичним. До основних критеріїв реальності виду можна віднести такі: певна стійкість в просторі й часі, відособленість від навколишнього світу, певне протиставлення середовищу; матеріальна спадкоємність у часі; певна ступінь неподільності; наявність особливих, відмінних властивостей по відношенню до інших подібних систем; наявність певного числа ступенів свободи по відношенню до вищих таксонів; наявність у їхньому складі індивідуальностей нижчого порядку, певної ієрархії індивідуальностей; континуальність у просторі й часі. Через побудову природної системи фенотипів крилового малюнка можлива побудова системи груп популяцій виду та створення популяційної таксономії, при цьому фенотип повинен виступати в якості надійної діагностичної характеристики конкретної популяції або груп популяцій. У ландшафтному комплексі популяцій лускокрилих того чи іншого географічного регіону найбільш часто зустрічається, як правило, тільки одна з наявних форм, яку найчастіше збирають і описують як типову. Всі інші форми зустрічаються в популяціях з меншою частотою, тому вони можуть описуватися як нетипові, аж до надання їм статусу нових видів. Це стосується, перш за все, європейських популяцій лускокрилих, особини з яких прийняті в свій час систематиками як типові і тому отримали статус номінативних видів і підвидів. Особини з популяцій на межах ареалів, наприклад, з гірських районів, найчастіше описуються як нові таксони. Дуже часто політичні види лускокрилих мають широку фенотипову різноманітність крилового малюнка, що робить рідкісні для центральних популяцій форми такими, що часто зустрічаються у периферійних популяціях. Тому види лускокрилих слід розглядати в світлі біологічної концепції. На основі вивчення фенотипової мінливості крилового малюнка можливе проведення таксономічних досліджень популяцій лускокрилих і розрізнення видів-двійників.

Философия эволюции

Александр Гордовский

Kyiv Assotiation of Free Philosophers (Kyiv); e-mail: tot7@i.ua

HORDOVSKYI, A. The philosophy of evolution. — An attempt to combine the science of biology with philosophy in the understanding of the evolution in general and the species concept and its variability in particular is presented. The aim of the article is to return to the origins of natural philosophy. The article uses a hermeneutic approach to the study of sacred science as the only undistorted source of all knowledge on the planet. The article is dedicated to all non-stereotypically thinking scientists who have devoted themselves to the search for the truth.

Введение

Человек — существо мыслящее и наблюдательное. Иногда решительное. Стремление к знаниям привело его к решению создания науки натурфилософии. Накопление информации и последующее её обобщение сформировало структуру научного сообщества. Научный прогресс поднял на новую ступень развития интеллектуальный уровень человека. Но, несмотря на эту позитивную тенденцию, проявились негативные признаки расхождения некоторых наук в структуре научного мира. В частности, между биологией и философией образовалась явная пропасть.

Наука является таковой, если обладает фундаментом. Фундамент состоит из законов и понятий. Он необходим для сохранения целостности конструкции научной мысли. Мыслительная деятельность человека, в общей своей массе, весьма ограничена. Человек использует мышление картинками, в философии это мышление называется — *мыслительные формы*. Примитивизм мыслительных форм не позволяет пристально обратить внимание на фундаментальные истины. Кроме мыслительных форм существует большое количество *мыслительных парадигм*, применяемых в определённых задачах, без которых эти задачи не имеют решения.

Мыслительные парадигмы

Главными мыслительными парадигмами являются следующие пять.

Системное мышление. Весь мир состоит из подобных, относительных и бесконечных систем. Системное мышление позволяет осознать материальный мир, при всём его кажущемся разнообразии, как многоуровневый мир — фрактал, состоящий из подобных систем, находящихся на разных уровнях,

потому относительных и бесконечных в своём проявлении. На всех уровнях фрактала действуют одни и те же законы и понятия, без исключений. В этом заключается простота понимания бесконечного мира.

Структурное мышление. Любая система обладает своей структурой, состоящей из минисистем, находящихся уровнем ниже. В свою очередь любая систем является частью структуры макро системы. И так до бесконечности. Все существующие структуры объединены в единую сеть причинно-следственными связями. Поэтому случайность исключается. Структурное мышление позволяет производить структурный анализ событий и механизмов, происходящих в природе. Главное правило структурного мышления: «Структуры правят миром!» Поэтому, если существует следствие, то всегда можно найти причину в структуре при помощи причинно-следственной связи.

Программное мышление. Все системы без исключения обладают персональным программным продуктом, который в процессе существования перепрограммируется фоновыми инсталляциями программ, видоизменяясь в потоке событий.

Волновое мышление. Все материальные системы рассматриваются, как волны. Это позволяет осознавать мир как пространственно-временной поток.

Временное мышление. Любая система имеет своё персональное время. Как правило, человек путает понятие «время» и «событие». Ручные часы не отражают персональное время человека, они отображают события. Часы его программируют, ограничивая его поток жизни. Отображением персонального времени систем являются песочные часы, так как время — это материя, накапливающаяся в системе.

Существует огромное количество видов мыслительных парадигм, позволяющих заглянуть человеку за пределы галактики, Вселенной и бесконечности.

Понятия в мыслительных парадигмах

В мыслительных парадигмах особое место уделяется понятиям.

Все понятия имеют многоуровневую природу, обладая свойством относительности. В современной науке понятия оформлены в устоявшийся нормативный вид. Ни о каком многоуровневом характере понятий и их относительности речи быть не может. Хотя то же понятие «эволюция» обладает различными механизмами и встречается на различных уровнях фрактала. Основным механизм эволюции происходит через перепрограммирование системы.

Понятие «вид» — весьма абстрактно. Процесс эволюции вида — это волновой процесс событий, при котором происходит постоянное перепрограммирование персональных систем различными структурами. В любой структуре на её перифериях звенья структуры обладают различными программами. Соответственно, они обладают различными внешними признаками. Попадая

в чужую структуру, находясь под действием причинно-следственных связей, система изменяется, обретая программу и персональные характеристики, близкие к структурным, в течение нескольких циклов событий. Как правило, проявление перепрограммированных систем в виде информационного возрождения в перепрограммирующей структуре в будущем, происходит в гибридной переходной форме с последующим окончательным программированием и обретением, соответствующих структуре, внешних характеристик.

В большинстве случаев этот процесс растягивается не на один цикл событий. К примеру, рассмотрим животное, оказавшееся в структуре семьи, и ставшее её членом. При абстрактном мышлении пёс получил имя и прожил свои годы в семье людей, став её любимцем и точка. На этом история этого пса заканчивается. Но при структурном мышлении, пёс является звеном структуры, обладая своей программой, которая в процессе его жизни перепрограммируется самой структурой, в которой он находится. На излёте лет пёс обретает программу близкую к системе человека, находящегося в структуре. В этом месте точка не ставится. Так как структура обладает памятью. Эта память помогает продолжению рода людей. Соответственно, структура сама себя регенерирует, используя свою память. Когда у человека рождается ребёнок, структура подбирает для него наиболее подходящие характеристики, в соответствии с действующими в данный момент времени зачатия ребёнка причинно-следственными связями. Соответственно, решает какую программу извлечь из своей памяти для его старта, используя свои законы. Иногда, структура извлекает из памяти характеристики перепрограммированных систем — гибридов. В структуре рождается ребёнок с синдромом.

Поэтому понятие «вид» в абстрактном мышлении имеет смысл. Но если использовать мыслительные парадигмы, отличные от мыслительных форм, то проявятся процессы, свидетельствующие о непрерывном движении и видоизменении материи, позволяющие взглянуть на понятие «вид» как на очередной переходный этап структурного перепрограммирования форм жизни как материальных систем.

Кроме эволюционного процесса структурного перепрограммирования и образования гибрида (с дальнейшей адаптацией программы мини системы в структуре в процессе нескольких циклов событий) ещё существует эволюционный процесс изменения сознания мини системы в структуре макро системы, происходящий в результате поддержания равновесия в структуре. Любая простая структура обладает линейной причинно-следственной связью. Она делится на две подсистемы: экстравертную — командную и интровертную — информационно-накопительную подсистемы.

Если брать в пример человека, то экстравертная подсистема обладает правой доминантой асимметрией мозга. Интровертная подсистема — левой доминантой асимметрии мозга. В крайних мини системах структуры асимметрия максимальная и противоположная по значению. Доминанту асимметрии мозга у человека определяет наличие статических нейронов в обоих полушариях мозга. Статические нейронные соединения

являются реакцией на постоянные фоновые раздражители электромагнитными волнами через органы осязания. Кроме того, они являются продуктом усвоения информации в подсознании человека. Поэтому статические нейронные соединения генерируют длительную память человека. Кроме статических нейронных соединений, существуют динамические нейронные соединения. Они относятся к краткосрочным воспоминаниям. Но самые интересные нейронные соединения, относящиеся к эволюционному изменению сознания — стабилизационные статические нейронные соединения. Стабилизационные нейронные соединения отвечают непосредственно за работу мозга. Ибо статические нейронные соединения есть асимметрия — реакция на внешние раздражители.

Механизм запуска стабилизирующей статики в мозге человека начинается в весьма раннем возрасте. Когда ребёнок рождается, у него есть два-три года относительного баланса полушарий мозга, т.е. работы мозга, необходимой для усвоения неискаженной информации и иммунитета. А дальше всё зависит от родственников. Как правило, основная масса структур семей имеет асимметричный характер. Это связано с наличием асимметричного мира; с социальными условиями; с отсутствием образования; с наличием информационных интервенций; и вообще, с наличием ума и нравственности. Крайне редко встречаются семейные структуры, старающиеся соблюдать равновесие между подсистемами структуры. Необходимость равновесия структуры определяет дальнейшую жизнь ребёнка, находящегося на стыке двух подсистем структуры, в точке минимальной асимметрии. Этот статус в структуре позволяет ребёнку накапливать стабилизирующие статические нейроны и запускать работу мозга, что указывает у него на наличие ума. Умение увеличивать скорость работы мозга, определяет гениальность человека. Стабилизирующая статика, запустившая мозг человека в раннем детстве, продолжает накапливаться всю его жизнь. Она изменяет уровень его сознания и позволяет ему при увеличении скорости работы мозга проникать в Пустоту, где он может осознавать иные виды парадигм мышления, проникая через границы своего мировосприятия и навсегда изменяя свою суть.

В парадигме многоуровневости материального мира все процессы проходят по одним и тем же законам на всех его уровнях. Поэтому, вышеописанный эволюционный процесс изменения сознания в структурах присущ для всех форм жизни, для всех существующих видов при наличии равновесия в структурах, в которых они находятся. Такой эволюционный процесс позволяет наглядно оценить относительность понятия «вид» при использовании структурного мышления и осознании системности окружающего мира. Бесконечный материальный мир находится в непрерывном движении. Любое знание, которым владеет человек, ежесекундно стареет. Представление человека о многих понятиях, в том числе о понятии «вид» иллюзорно. Ибо непрерывное движение материи приводит к неуклонному изменению характеристик материальных систем. Устоявшиеся нормативные понятия — это анахронизм. Поиск научной информации, поиск истины — процесс безостановочный.

вочный. Однажды познанная истина уже не является таковой. Она трансформируется в догму, а затем в стереотип.

Литература

- Высокий герметизм (герметический свод). Перевод с фр. *Онлайн библиотека tinlib.ru*. <https://bit.ly/3hC7ZPM> [Ориг.: А.-Ж. Festugiere, А. D. Nock. 1945–1954. *Corpus Hermeticum*. Les Belles Lettres, Paris (в 4-х томах)].
- Шадрин, Д. А. 2008. Понятие о причинно-следственных связях. *Логика: конспект лекций*. Эксмо, Москва, 1–160. <https://textarchive.ru/c-1577419-pall.html>
- Lotsy, J. P. 1918. Quintessence de la théorie du croisement. *Archives néerlandaises des sciences exactes et naturelles*. Série III-B, Tome 3.

Резюме

Гордовський, О. Філософія еволюції. — Представлено спробу об'єднати науку біологію з філософією в розумінні еволюції в цілому і концепції виду і його змінності зокрема. Метою статті є повернення до витоків натурфілософії. У статті використано герменевтичний підхід до вивчення сакральної науки як єдиного не викривленого джерела всіх знань на планеті. Статтю присвячено науковцям, які мають нестереотипне мислення та присвятили себе пошуку істини.

Критерії видів з точки зору палеонтології та іхнології, можливості використання іхнофосилій в геології

Володимир П. Гриценко

Національний науково-природничий музей НАН України (Київ)
e-mail: favosites@ukr.net; orcid: 0000-0003-2904-4851

GRYTSENKO, V. Species criteria in palaeontology and ichnology and the possibilities of using ichnofossils in geology. — Paleontology is a science between biology and geology thus paleontologists use both biological and geological approaches to solve different kinds of problems. One of the main issues for paleontologist is the use of species criteria and species identification. The fossil record shows evidence of evolution of separate phyla and the biosphere in general. A significant part of the biosphere is represented by soft-body animals. The marks of activities different animals have appeared in the fossil record at least from rocks of Ediacaran to modern age. They could be imprints of “sitting” or moving tracks (of invertebrates or vertebrates), evidence of birth (for instance, egg fragments), crawling traces of molluscs, etc. There are a plenty of issues regarding the identification of the nature of ichnofossils. Sometimes it is possible to identify animal species that left their traces or imprints. We observe ichnofossils on the surface and inside sedimentary rocks, but their identification is often impossible. Therefore, an artificial nomenclature is used for the naming of “species” of ichnofossils. Ichnofossils of different age and from various facial conditions are investigated on all continents. Ichnology as a relatively new branch of geology is developing due to the use of modern technological approaches.

Вступ

Розуміння виду в іхнології дещо відрізняється від поняття виду в біології та в палеонтології, розділом якої являється відносно новий напрямок знань, що активно розвивається. У більшості випадків ми не маємо можливості визначити організм, який залишив слід на поверхні нашарування в сучасних чи древніх відкладах. Ця обставина вимушує іхнологів для позначення іхновидів та іхнородів використовувати штучну номенклатуру і такі терміни: *ichno-species* — скорочено *isp.* та *ichnogenus* — *igen.* В англomовній літературі використовується також поняття — «*ichnofabric*», що означає виробник слідів. Частото цей термін використовують разом з терміном *фація*, що визначає специфічні умови, які відобразилися на/в породі. Якщо переважають характерні сліди — розрізняють певні іхнофації. Наприклад, *фація Arumberia* в едіакарських відкладах чи *фація Scolitos* для різних систем фанерозою.

Перші систематичні описи та зображення слідів з'явилися у працях А. Зейляхера, який був автором терміну «іхнологія». В шестидесятих роках минулого сторіччя іхнологію в радянську наукову літературу впровадив український академік О. С. Вялов.

Особливо важливо вивчати сліди життєдіяльності у товщах, де відсутні звичні фосилізовані рештки — черепашки, їхні ядра, скелети, панцирі різних тварин та петрифіковані рештки рослин, тощо.

Проблемою у використанні та визначенні їхновидів та їхнородів є зміни вигляду відкладів та їхнофосилій, які містяться на/в породі. Завдяки перетворенню осадових відкладів у породу відбуваються процеси ущільнення, деформації, розчинення та літифікації матеріалу. Характер цих змін здебільшого важко оцінити і врахувати. Дослідник у більшості випадків опиняється перед фактом.

Важливими ускладнюючими чинниками є гідродинаміка — інтенсивність дії хвиль та течій, які розмивають відкладений матеріал, та біотурбація, котра змінює структуру відкладів. Підвищена щільність й активність інфауни та епіфауни може бути фактором, який веде до неможливості визначення їхновидів.

Для палеонтологічних видів перше місце посідає морфологічний критерій. В останні декади впроваджуються біохімічні дослідження. Нажаль, для цих методів критичною являється модифікація біохімічного складу решток завдяки літифікації та епігенетичним процесам. Але в деяких випадках унікальної збереженості решток цей метод працює (Bobrowskiy *et al.* 2018).

Критерії визначення біологічних і палеонтологічних видів

В останні кілька десятиріч обґрунтування визначення палеонтологічних видів, наближаються до обґрунтування біологічних видів. Дослідники окремих груп викопних тварин все більше використовують біологічні підходи — «біологізуються». Запроваджують дослідження онтогенезів та виокремлюють їхні стадії (Бондаренко 1992), намагаються дослідити рештки популяцій (тафоценози, танатоценози), геоеценози (комплекси решток тварин та рослин в геологічному середовищі).

Відповідно до біологічної концепції видом є група природних популяцій, представники якої релевантно чи потенційно можуть схрещуватися та репродуктивно ізольовані від інших таких груп (Mayr 1942).

Хоча викопний літопис будь-якого виду завжди має дефіцит у вертикальному (в часі), латеральному (в просторі) та в морфологічному вимірі, тверді частини деяких форм — особливо черепашкових морських безхребетних (брахіопод, молюсків тощо) — являється цілком придатним матеріалом для визначення виду. Впровадження кількісного визначення віку (абсолютна геохронологія) та наявність повних стратиграфічних розрізів дає можливість палеонтологам корелювати ключові рівні часу та ставити ряд еволюційних та палеонтологічних питань, на які палеонтологічний літопис (fossil record) дає однозначні відповіді.

Спостерігати свідчення репродуктивної ізоляції напряму не можливо у палеонтологічному літописі (Sheldon 1990). Ця сентенція придатна для будь-якої групи викопних організмів, без виключень.

Біологи застосовують низку критеріїв. Найпоширеніший критерій виду морфологічний. Цей критерій придатний для палеонтологічних робіт.

Часто застосовується географічний критерій, який полягає в тому, що ареали близьких видів у переважній більшості випадків не перетинаються. В палеонтології розрізняють види з вузьким географічним поширенням та види космополіти.

Поняття *вид* у палеонтологів певним чином відрізняється від біологічного. Головна відміна — складність, а у більшості випадків і неможливість застосування певних критеріїв виду, які прийняті біологами. Трактовка обсягу виду залежить від прийнятої концепції виду. У табулят вона ґрунтується на наявному матеріалі та методах його дослідження (Тесаков 1978).

Палеонтологи для визначення видів використовують географічний критерій як додатковий. На основі поширення решток певних викопних організмів створюють палеогеографічні реконструкції.

У географічному вимірі розповсюдження видів викопних решток може бути вузьким (ендемичні види), широким та глобальним (види космополіти). Космополітне поширення вважається характерним для багатьох едіакарських організмів, яскравим прикладом можуть бути мешканці едіакарських морів *Nemiana simplex* Palij, *Dickinsonia costata* Sprigg. Для нижнього палеозою таким прикладом можна вважати граптолітів *Tirassograptus uniformis* Tsegelnyuk, 1976, які є індикаторним видом першої зони *uniformis* жединського віку раннього девону (Цегельнюк 1976; Цегельнюк *et al.* 1983).

Екологічний критерій спирається на те, що певні види формують власну екологічну нішу, або оселяються і виживають лише за сприятливих умов середовища. Несприятливі умови пригнічують розвиток організмів, примушують їх до міграції або знищують.

Молекулярно-генетичний критерій базуються на різниці геномів близьких видів. Застосування в палеонтології цього методу можливе до муміфікованих решток (Дыкань *et al.* 2009).

Біохімічний критерій полягає у різниці складу макромолекул. Біохімічний аналіз все ширше застосовується і в палеонтології для визначення природи викопних решток (Bobrovskiy *et al.* 2018). В застосуванні цього критерію існує певне застереження через можливість зміни біохімічного складу решток та вміщуючих порід за літифікації та процесів епігенетичних змін.

Фізіологічний критерій полягає у відмінностях життєвих процесів різних видів. Зокрема, звичайно різні види не дають плідного потомства (репродуктивна ізоляція), хоча існують винятки. Цей критерій неможливо застосувати до викопних організмів.

Підсумовуючі наведені вище критерії зазначимо, що в палеонтології та іхнології види в певних випадках чітко визначаються. До них з низкою застережень можна застосувати морфологічний, екологічний (фаціальний), географічний та стратиграфічний (геохронологічний) критерії.

Морфологічний (типологічний) критерій полягає в тому, що вид приймався в обсязі, який відповідає типовому екземпляру. Відхилення від голотипу визначалися як *різновидності (варієтети) або нові види* (Тесаков 1978). Завдяки абсолютизації типологічного підходу дослідники «наплодили» більше 200 видів роду *Favosites* (Тесаков 1978) та 180–200 видів роду *Heliolites* (Бондаренко 1991) тощо.

К. Тріпп (Tripp 1933) зробив значні відступи від типологічної концепції під тиском фактичного матеріалу. Але, на думку Ю. А. Тесакова, він не дав строго теоретичного обґрунтування варіацій та використовував орієнтування шипів та диференціацію коралітів для встановлення видів. Таким чином природні «популяції» фавозитид він розділив на штучні види (Тесаков 1978: 6). З оцінкою Ю. І. Тесакова щодо ролі диференціації коралітів можна погодитися, але орієнтація шипів може мати таксономічне значення (рис. 1).

В подальшому Ю. І. Тесаков відступив від загально прийнятих критеріїв у встановленні видових таксонів табулят при описі *Pachyfavosites kozlowskii* Sokolov та *Tiverina vermicularis* Sokolov et Tesakov. Він вивчив мінливість цих видів, яка виявилася такою широкою, що кількісні критерії виділення видів табулят були взяті ним під сумнів. Ю. І. Тесаков почав цілеспрямовано вивчати видові та внутрішньо видові таксони табулят на основі популяційного та біоценотичного аналізу (Тесаков 1978).

Популяції

Популяції це групи індивідуумів одного виду, які займають певний географічний регіон. Таке прямолінійне визначення маскує значну складність особливо в розпізнанні викопних популяцій, які являються предметом селективних знахідок, часткової збереженості та можливого посмертного транспортування. В деяких випадках воно доводить складність застосування цього визначення і стосовно живих організмів тому, що межі між сусідніми популяціями часто не є чіткими або навіть перекриваються.

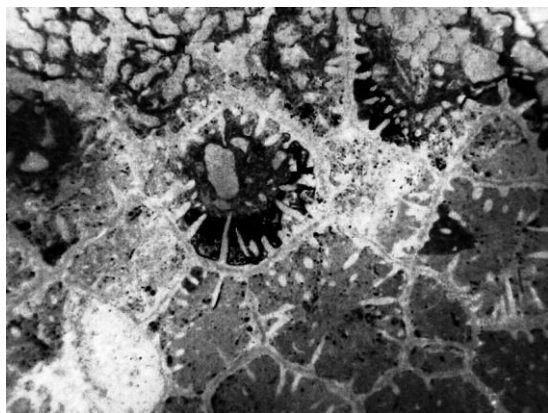


Рис. 1. *Calamopora alveolaris* Goldf. Поліпняки невеликі, переважно кулькоподібні. Інтенсивно диференційовані кораліти мають від 4 до 8 граней, обмежені відносно товстими стінками, в яких наявні пори поблизу ребер. Характерні довгі *загнуті вгору шипи*. ГВ № 8911, св. 5463, гл. 361 м. Вид поширений у баговицькій та конівській світах Поділля (=верхній частині венлоцького та в нижній частині лудловського відділів силурійської системи).

Більше того, розподіл індивідів збережених популяцій може бути далеким від гомогенного для рухливих організмів, які мігрували з однієї популяції до іншої (або рослини, насіння яких переносилися вітром, водою чи тваринами). Гетерогенна структура популяцій привела екологів до встановлення ієрархічних підрозділів популяцій в декількох демах (або локальних популяціях), кожна з яких складена з варіабельного числа споріднених груп.

Застосування до викопних популяцій такого розділу також досить ускладнює отримання результату, хоча використання комп'ютерних реконструкцій для дослідження структури викопних популяцій привело до значного прогресу в цьому напрямку (Curry 1990).

Колоніальність

Термін колонія найбільш послідовно використовується для популяцій простих видів, члени яких ростуть (розростаються, відбруньковуються) один від одного, але залишаються фізично прикріпленими до них (рис. 2). Із цього випливає, що колоніальність відноситься до габітусу (способу або форми) життя в колонії.

Існують інші популяції, щільні поселення яких теж називають колоніями, тут може спостерігатися фізичне наростання (устричні банки, агрегати серпулід), сесильні та мобільні агрегації (церрипедії, офіуроїдеї), та окремі тварини, які живуть у функціональних або соціальних системах (колонії морських птахів, зграї риб та цефалопод, стада копитних). Такі угруповання не враховуються.

Отже визначення колоніальності базується на сумісному способі росту, більшість організмів таким чином являються — морфологічно ідентичними тому, що вони явно складені чисельними подібними членами колонії (зооїди, поліпи). Таким чином, моховатки та граптоліти загалом відносяться виключно до колоніальних, в той же час Hydrozoa, Anthozoa та покривники (Tunicata) також мають колоніальних представників.

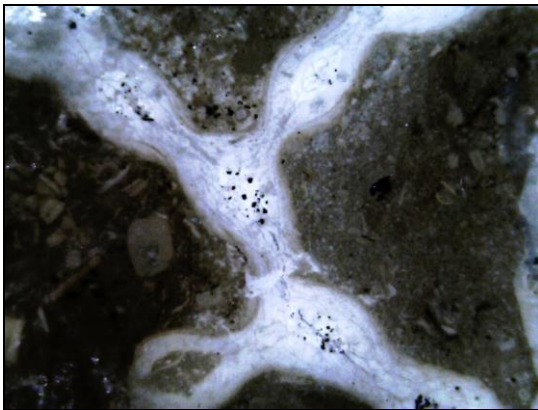


Рис. 2. *Catenipora escharoides* Lamarck — ланцюжкова колонія. Овальні в перетині трубочки коралітів мають слабо ввігнуті табули. Септи не виходять за межі обідка. Кораліти утворюють ряди (ланцюжки), що розгалужуються та замикаються, обмежуючи лакуни, які заповнюються осадами. Вид поширений у ландоверському відділі силуру Поділля (теремцівська світа) і Західної Європи (адаверський горизонт Естонії тощо).

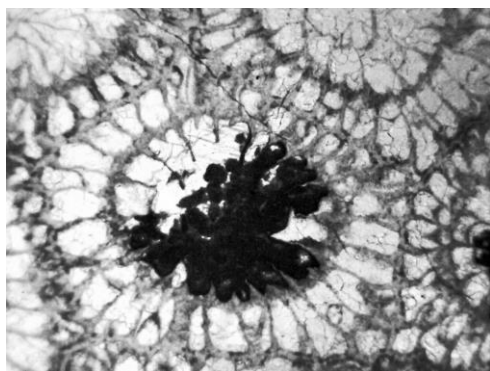


Рис. 3. *Acervularia ananas* L. № 8543, св. 5351, гл. 580,3 — масивна колонія. Поліпняки нагадують буханець різного розміру в залежності від фаціальних умов. Кораліти призматичні, переважно 5–6-гранні. Септи двох порядків, їхні розширення утворюють внутрішню трубочку на відстані $2/5$ радіусу. Септи першого порядку можуть бути вдвічі довшими за септи другого порядку. В центральній частині є днища, в зовнішній — дисіпименти. Вид поширений переважно в біогермах баговицької та конівської світ Поділля, лудлові Західної Європи.

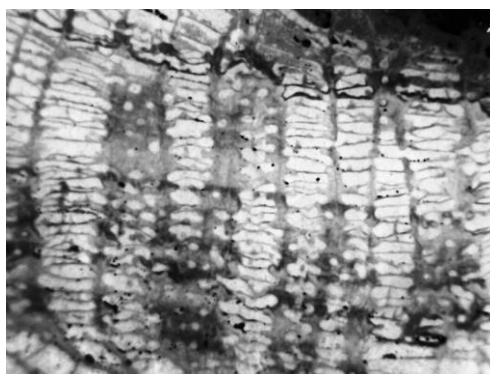


Рис. 4. *Squameofavosites intricatus* Barr. — № 3713, відслонення 45 (с. Рашків), звенигородська світ, пржидольський відділ силуру. Поліпняки сплюснені, побудовані призматичними коралітами, діаметром 1,5–2 мм. Порожнина коралітів заповнена табулами, які розташовані відносно відстані 0,2–0,5 мм, вони часто спираються на септальні лусочки. Стінки коралітів пронизані великими порами в 2–3 ряди. Поліпняки мають зональну будову (тонкі темні зони і більш широкі світлі). Для виду характерна дуже слабка диференціація коралітів за поперечним перетином.

Губки є загадовими тому, що вони не мають очевидних послідовних рис, за якими їх можна вважати членами колонії, та, відповідно, є одиночними побудованими багатьма клітинами «виробниками» (Rosen 1990).

Видові ознаки

Для різних викопних організмів вчені використовують різні ознаки видів. Наприклад М. Я. Спасский вважає видовими ознаками ругоз деталі будови, кількісні характеристики та екологічні відміни (Спасский 1977). Серед ругоз (тетракоралів) зустрічаються одиночні та колоніальні форми (рис. 3).

У табулятоморфних коралів діагностичними являються зовнішня форма та будова колоній, форма коралітів, наявність чи відсутність проміжних тканин, їхня будова та мікроструктура, наявність/відсутність септ, пор, частота і форма табул (днищ) та інші ознаки (рис. 4).

Для геліолітид важливими діагностичними ознаками вважається наявність ореолів (діадам) навколо коралітів, будова та мікроструктура проміжної тканини, відстань між коралітами, наявність та кількість септ (септальних шипів), форма поперечних та повздовжніх перетинів коралітів й проміжних тру-

бочок, бакулярної або пухиристої цененхіми (Бондаренко 1978). При виділенні видів обов'язковою є числова характеристика (Бондаренко 1981). Геліолітоїдеї дуже різноманітні, поширені від ордовіка до девону (рис. 5–7).

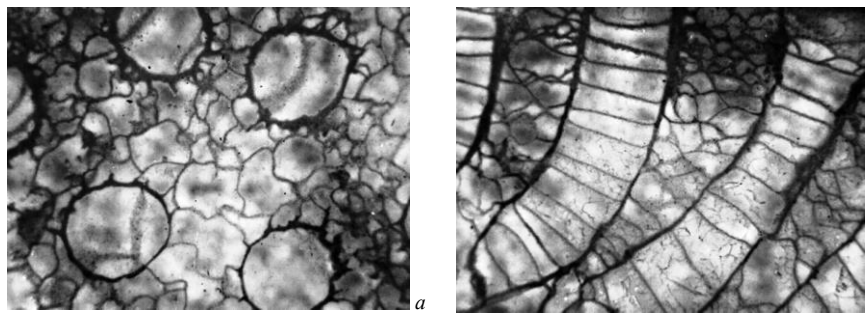


Рис. 5. *Rotalites leleshusi* Grytsenko, 2014 — вид зустрічається у пржидольському відділі силуру (дарахівська світа та її аналоги). Циліндричні кораліти, розділені пухиристою цененхімою. Відстань між коралітами майже дорівнює їхньому діаметру. На зовнішніх стінках коралітів розвинуті екстратекальні виступи, до яких примикають пухирі. Діаметр коралітів 2,5–3 мм. Табули майже рівні (горизонтальні), розташовані на різних відстані: а — ГВ № 9245 — поперечний перетин, б — ГВ № 9246 — повздовжній перетин.

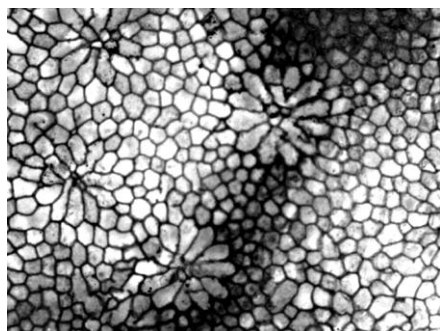


Рис. 6. *Stelloporella lamellata* Pošta ГВ № 1474, св. Коропець-Пишківці — 3, гл. 1230, 6 м. Поліпняки лінзовидні, сплюснені, складені зірчастими коралітами, які розділені дрібними призматичними трубками цененхіми. В середині коралітів є 12 септ, більшість з яких досягають центральної зони, де знаходяться від 2 до 4 трубок. Деякі септи з'єднуються попарно не доходячи до центру. В коралітах наявні табули. Проміжні трубки диференційовані за розмірами, іноді з ознаками поділу.

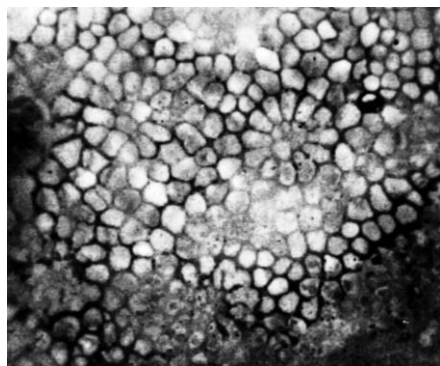


Рис. 7. *Syringoheliolites contraries* Bondarenko, 1971 — ГВ № 7780, св. 1871, гл. 206 м (гринчуцька підсвіта рихтівської світи, лудловський відділ, силур). Поліпняки лінзоподібні та напівсферичні, перетин коралітів зірчастий. Септи утворюють осьову трубку, яка ділиться на дольки. Табули горизонтальні в осевій трубці. В периферійній зоні між септами розвинуті 12 дисипіментів. Призматичні цененхімальні трубки мають різноманітні перетини (від шестиграних до округлих в темних зонах та меандричних у світлих). У голотипа осьова трубка розкрита у фосулу, а у центрі коралітів може бути тонкий осевий стовпчик.

За особливостями будови поліпників в родині *Heliolitidae* Lindström, 1876 за кількістю ценехімальних трубок навколо коралітів виділяються щонайменше п'ять підродин. Найбільш по шириною з них є підродина *Heliolitinae* Lindström, 1876. Яскравими діагностичними ознаками в цій родині відзначаються *Stelliporella* Wentzel, 1895 та *Syringoheliolites* Bondarenko, 1971 (рис. 6 та 7 відповідно).

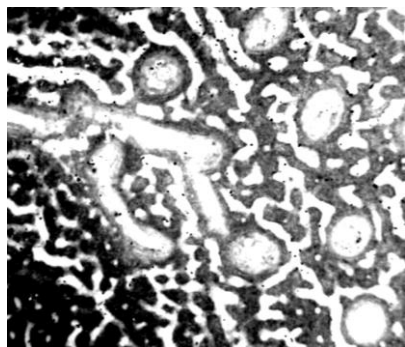
Деяким палеозойським целентератам притаманний симбіоз. Особливо часто це явище спостерігається у сирингопорід разом зі строматопорами. Приклади коменсалізму знаходимо в публікаціях І. І. Чудинової (1971). Подібні зразки наявні і в колекціях ГВ (рис. 8). Такий спосіб симбіозу підпадає до категорії коменсалізм — взаємовигідне співіснування. Сирингопора утворила спільний скелет з строматопорою.

Для описів видів брахіопод важливими вважаються обриси стулок (форма) черепашок (раковин), зовнішня будова (орнаментация) та внутрішня будова раковин (спинної та черевної стулок): наявність зубних пластин, зубів, відбитків м'язів, серединної септи, адукторів їхня форма тощо (рис. 9 а–б).

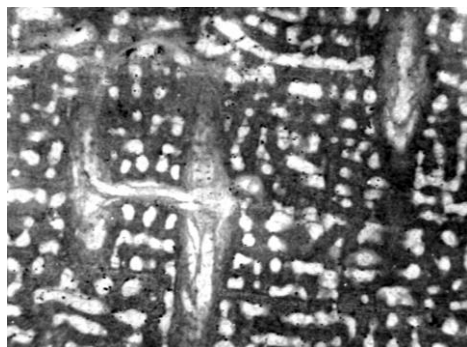
В описах видів брахіопод також зазначають географічне поширення та екологію. Якщо стулки не відпрепаровані, то застосовують серії пришлифок, які дають змогу реконструювати внутрішню будову раковин (рис. 9).

В ряду штучних видів знаходяться дуже важливі для стратиграфії та геохронології конодonti. Як правило їх знаходять у вигляді розрізнених елементів або (дуже рідко) у вигляді природних скупчень елементів (зубних?) апаратів конодонтоносіїв (мультиелементні види).

Найбільш розповсюджені консервативні елементи (раміформні). Вони можуть бути спільними для кількох родів. Більш важливі «елементи, що швидко змінювали свою форму, морфологічно чітко відрізняючись навіть на підвидовому рівні» (Дригант 2010: 48).



а



б

Рис. 8. Симбіоз *Parallelostroma communis* Bogoyav. та *Syringopora venusta* Tchud. — відслонення 42 на правому березі Дністра проти с. Сокіл, кінівська світла: а — поперечний перетин ГВ №1424, б — повздовжній перетин ГВ №1423.

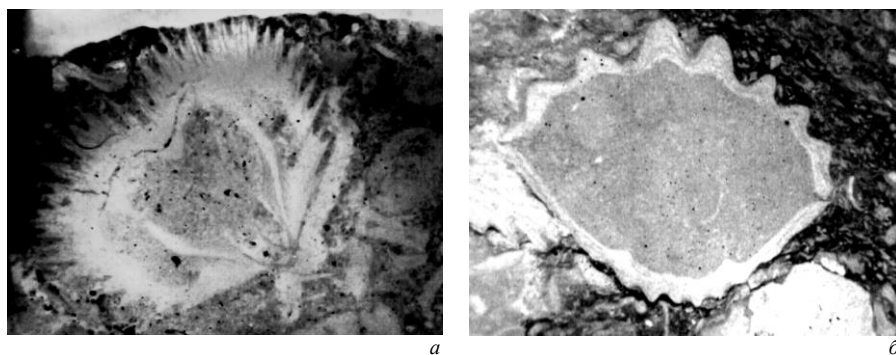


Рис. 9. Перерізи брахіопод: *a* — *Platyorthis ovalis* Pašk., ГВ №8507, св. 5353, гл. 246,7 м (рідкісний випадок в переріз потрапили адуктори та гострі ребра, звенигородська світа, пржідольський відділ силуру); *б* — ГВ № 5946, св.3641, гл.153 м (баговицька світа, лудловський відділ силуру).

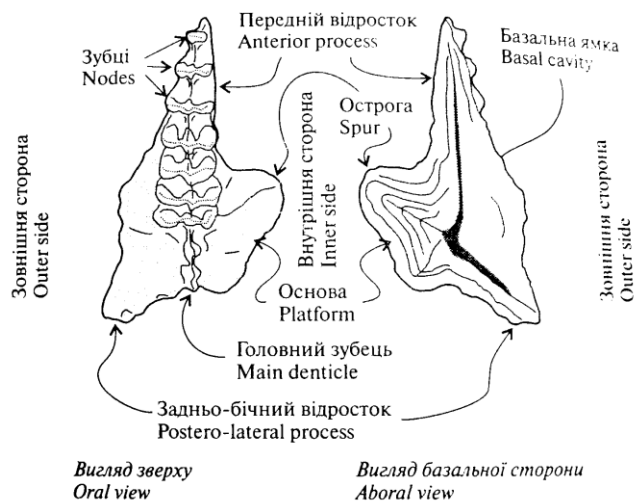


Рис. 10. Морфологічні елементи конодонтів родів *Caudicriodus* та *Icriodus* (за: Дригант 2010: Рис. 2.2).

Видовими ознаками конодонтів є висота, кількість та щільність потрійних зубців, ширина та довжина основи, форма базальної ямки, розмір та форма вушок (губ), форма килю тощо (рис. 10).

Таксономічна оцінка головних ознак та обсяг видів

Оцінка таксономічного значення різних ознак викопних решток вимерлих організмів являється найбільш важким питанням в роботі палеонтологів. Головною систематичною категорією є вид. Які ознаки мають видове значення? Яким чином відрізнити вид від іншого виду?

Біологи використовують відміни в будові (морфологічний критерій), спосіб життя (екологічний критерій), особливості біохімії та фізіології — фізіолого-біохімічний критерій, відміни в поширенні (географічний критерій). За О. Б. Яблоковим, сутність всіх цих відмін полягає в тому, що вони можуть забезпечити генетичну самостійність кожного виду (Яблоков 1978: 10).

В палеонтологічній практиці нема можливості використовувати в однаковому ступені всі наведені відміни. Палеонтологи в якості головного використовують морфологічний критерій. В меншому ступені — географічний та екологічний критерії. Можливості геоісторичного критерію палеонтологи використовують відносно широко. Все більшого поширення набуває асто-філогенетичний критерій різниці видів (Бондаренко 1978). Таким чином, палеонтологи в певному сенсі, мають певні переваги й знаходяться в більш вигідному положенні ніж біологи.

В практиці побудови систематичних систем палеонтологи використовують принцип декількох провідних ознак. Звичайно набір ознак не збігається у різних дослідників, але якщо навіть окремі ознаки співпадають, їм надають різне значення. Одна з систем ругоз обґрунтована М. Я. Спасським, яка базується на вивченні онтогенезу та філогенезу, палеоекології, морфології, біогеографії та біостратиграфії групи тварин, яка розглядається (Спасский 1977: 23). Провідними систематичними ознаками за Спасським є тип розмноження та форма колоніальності.

Існує поширена точка зору про те, що саме кількісні відміни відіграють головну роль при виділенні видів, якісні відміни важливі при виділенні родів.

Переконливим прикладом залежності обсягів видів від вихідного матеріалу та методів його вивчення були роботи В. Л. Лелешуса стосовно ступені спорідненості між колоніями із застосуванням електронно-обчислювальної техніки За В. Л. Лелешусом, обсяг видів ґрунтувався на основі матеріалу по екземплярам, які попередньо відносились до одного типологічного виду. Якщо ступінь спорідненості між колоніями не більший одиниці, то вони відносяться до одного виду. Коли ступінь спорідненості досягає 1,5, види вважаються різними (Лелешус 1968, 1970).

У дослідників табулят другої половини двадцятого століття час від часу спостерігався частковий відхід від типологічного розуміння виду. У їхньому підході намічалось розширення рамок мінливості деяких ознак аж до повної відмови від градацій видових ознак. Тому на озброєння були взяті інші ознаки для діагностування видів. Для прикладу, І. Саттон, який вивчав невеликі вибірки фавозитид, прийшов до висновку про значні варіації диференціації коралітів, товщини стінок та довжини септальних шипів, а за діагностичну ознаку прийняв діаметр коралітів (Satton 1966).

Близькі види

Якщо досліджене певне угруповання морфологічно подібних зразків, на конкретній території та на визначеному стратиграфічному рівні, то цілком логічно припустити, що ми маємо справу з «палеопопуляцією» виду. Для

прикладу візьмемо «популяції» широко розповсюдженого виду табулят *Favosites gothlandicus* Lam. із силурійських відкладів Поділля, для її представників характерні караваєвидні поліпняки, переважно гексагональні в перетині (призматичні) кораліти, наявність двох рядів овальних пор на гранях, рівномірне розташування дниць та відсутність (голчатих) септ тощо. Для представників близького виду *Favosites forbesi* M. Edw. et H. характерні диференційовані за розмірами кораліти та наявність шипів в темних зонах.

Д. Дж. Лі та Дж. П. А. Нобль вважають, що з усіх морфологічних характеристик, які використовують в таксономії фавозитид, розмір перетину коралітів найбільш часто має більшу вагу, ніж інші ознаки, через простоту вимірів та, вірогідно, меншу мінливість (Lee & Noble 1988).

На основі комп'ютерних зображень ними був здійснений швидкий та точний підрахунок розмірів поперечних перетинів коралітів та побудовані діаграми розподілу цієї ознаки. Для цього вони застосували комп'ютерну програму, яка забезпечила швидкі та точні виміри. Аналіз створених комп'ютером діаграм вимірів поперечних перетинів коралітів району (Гаспе, Квебек, Канада) дозволив оцінити та реабілітувати розмір перетину коралітів завдяки застосуванню статистичного підходу до кількох палеопопуляцій фавозитид верхнього силуру рифового комплексу Вест Пойнт.

Найкращим матеріалом були дорослі кораліти, тому в своїх висновках вони ґрунтувалися на результатах вивчення зрілих частин мінімум 100 коралітів. За основу вони брали середнє (медіанне) значення вимірів 10 % поперечних перетинів найбільших коралітів в дорослій частині колоній. Це дослідження також доводить, що в межах виду мінливість розміру коралітів часто значно більша завдяки фенотиповій пластичності, але саме ця ознака на практиці може бути досить корисною. Такі самі висновки, вірогідно, вірні для більшості інших морфологічних ознак. В деяких випадках, однак, одна чи дві риси залишаються незмінними в межах палеопопуляції одного виду та можуть бути визнані діагностичними. Ті самі характеристики виявляються гранично мінливими у інших видів (Lee & Noble 1988).

Різноманітність докембрійських Metazoa

Палеонтологія як наука виникла більше 200 років тому, а перші описи докембрійських тварин з'явилися значно пізніше — лише в першій половині минулого століття. Характерною рисою докембрійської біоти вважалася відсутність мінералізованих скелетів та відносно низька кількість біомаси метазоїв у докембрійських екосистемах.

Залишки докембрійської біоти тепер відомі з Австралії, Африки, Америки, Європи та Азії. Найбільш перспективні на думку М. О. Федонкіна є місцезнаходження з серії нама, Намібія; серії паунд, південна Австралія; серії чарнвуд Велика Британія; серії концепшин, південно-східний Ньюфаундленд (Канада); валдайської серії Поділля в Україні, на Онезькому півострові та серії хорбусуонка в північній Якутії (Glassner 1984; Fedonkin 1987).

Останніми десятиріччями місцезнаходження з унікальними формами збереженості виявили в Сибіру, Намібії та Китаї (Hagadorn *et al.* 2006).

Серед докембрійських (едіакарських, вендських) фосилій розрізняють: циклічні та двобічносиметричні форми; знайдені петалонами — форми, які схожі на листки (fronds) з дисками в основі, що прикріплені до ґрунту; описані представники з трипроменевою симетрією; вірогідні губки та моховатки; іхнофосилії; рештки грибів, водоростей, мікрофосилії (Coutts *et al.* 2016; Grytsenko 2016, 2020), протисти (Seilacher *et al.* 2003) тощо.

Спостерігається варіабельність прикріплювальних дисків у петалонах та відзначається відсутність кореляції між їхнім діаметром та розміром (frond) листків (Coutts *et al.* 2016).

Найбільш розповсюдженими у венді (едіакарії) є відбитки *Nemiana simplex* Palij, варіація діаметрів, товщини їхніх лінзовидних структур та малюнок скульптури коливаються в широких межах. Для розрізнення видів *Nemiana* потрібні додаткові статистичні дослідження.

Іхнофосилії

Іхнофосилії (викопні сліди) це біологічно створені седиментаційні структури, які включають треки, сліди, нори заривання, свердління, фекальні пелети та інші сліди вироблені організмами. Виключення складають відмітини, які не віддзеркалюють життєві функції, тобто є результатом катання, дрейфування мертвих тварин, уламків каміння, деревини.

Маючи органічну природу, іхнофосилії можуть одночасно рахуватися палеонтологічними та седементологічними суб'єктами, об'єднуючими розрив між двома головними розділами (піддисциплінами) в осадовій геології. Сучасні підсумки, що стосуються головних принципів іхнології, можуть черпатися з праць Р. В. Фрея, А. Зейляхера та С. Г. Пембертона та ін. (Frey 1975; Frey & Seilacher 1989; Frey & Pemberton 1984, 1985).

Іхнофосилії не завжди є рештками тіл, скоріше вони представляють поведінку тварин. А. А. Еклад з колегами (Eklad *et al.* 1984) розрізняють сім категорій поведінки: сліди покою (*cubichnia*), сліди руху (*repichnia*), структури свердління (*domichnia*), сліди пасьби (*pascichnia*), свердління з метою годування (*fodinichnia*), системи «ферм» (*agrichnia*) та сліди втечі (*fugichnia*). Такі фундаментальні поведінкові сліди та візерунки, хоча генетично контрольовані, філогенетично не обмежені. Ці основні етологічні категорії для більшої частини іхнофосилій зберігаються протягом фанерозою.

Наприклад, поживні відклади накопичуються у спокійних умовах, де відклади харчових продуктів найбільш рясні. Напроти, умови турбулентних вод не дуже сприятливі — поживні елементи виносяться за їхні межі. Це справедливо і для поживних суспензій. Так само, сліди руху мулоїдів (*pascichnia*) та сліди покою (*cubichnia*) можуть зберігатися у вузьких умовах довкілля, в зонах спокійної гідродинаміки (рис. 11).

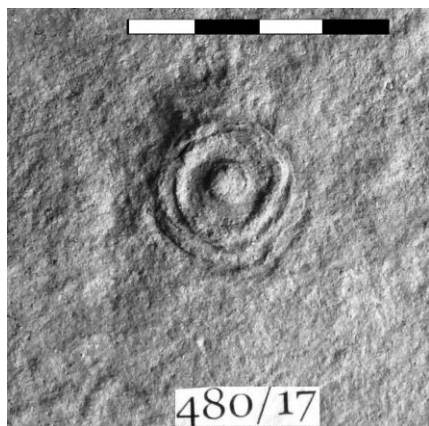


Рис. 11. Слід покою (*cubichnia*) — *Aspidella* sp. — диск прикріплення невизначеної петалонами. Диски прикріплення зберігаються краще самої тварини. В даному випадку відбиток умовно віднесений до категорії негативний ерірельсф. Чітко видно два кільця та в центрі — місце відриву столону. Зовнішній діаметр відбитку — 23–25 мм, діаметр столону в місці відриву — 7,5 мм.

Попри локальне чи регіональне розповсюдження, сліди тварин потенційно здатні надавати істотну кількість інформації для палеонтологічних, палеоекологічних та седиментологічних висновків.

Значення іхнології

На локальному та регіональному рівні іхнофосилії потенційно придатні для отримання значної кількості палеонтологічної, палеоекологічної та седиментологічної інформації.

У загальному, найбільш важлива інформація, яку можливо отримати від аналізу іхнофауни включає: 1 — різноманітність способів діяльності та фіксації у палеонтологічному літописі організмів, які не збереглися; 2 — просторова кореляція та структурний стан ще м'яких (не літифікованих) осадків; 3 — утворення, зміна та консолідація седиментаційних текстур та виробників слідів; 4 — фації та послідовність фацій; 5 — батиметрія, співвідношення нагромадження та розмиву осадків, рівень кисню, солоність та когерентність й стабільність субстрату (Frey & Seilacher 1980; Pemberton *et al.* 1990).

Концепція іхнофацій

Важлива суть дослідження іхнофосилій у групуванні характерних іхнофосилій у рекурентні іхнофації. Ця концепція впроваджена А. Зейляхером у п'ятдесятих та шістдесятих роках двадцятого сторіччя і спочатку ґрунтувалася на тому факті, що багато параметрів, котрі контролюють розповсюдження іхнофосилій, підтверджують тенденцію до прогресивного збільшення глибини. Були виділені дев'ять послідовних (рекурентних) іхнофацій. Назву кожної представляли такі іхнороди: *Scoyenia*, *Trypanites*, *Teredolites*, *Glossifungites*, *Psilonichnus*, *Skolithos*, *Cruziana*, *Zoophycos* та *Nereites*.

Ці асоціації іхнофосилій віддзеркалюють адаптації організмів, які виробляють сліди, до численних факторів середовища, таких як консистенція субстрату, можливість отримувати їжу, рівень турбулентності, солоність та вміст

кисню (Frey & Pemberton 1984). Траси неморських (континентальних) асоціацій (*Scoyenia*) являються узагальненими і підлягають ревізії. Морські іхнофації м'якого ґрунту (*Psilonichnus*, *Skolithos*, *Cruziana*, *Zoophycos* та *Nereites*) розподілені відповідно численним параметрам середовища; іхнофосилії щільного ґрунту (*Glossifungites*) ті, що оселяються в деревині під водою (*Teredolites*) та твердого ґрунту (*Trypanites*) — ці асоціації розповсюджені відповідно типу субстрату та його консистенції. Представництво появи різних іхнофацій підсумовано дослідниками (Frey & Seilacher 1980; Pemberton *et al.* 1990). Хоча кожна може виявитися в іншому положенні, яке визначено специфічним розташуванням періодичних параметрів довкілля, які викликані змінами рівня моря за трансгресій та регресій або кліматичними змінами. З позиції екологічних вимог організмів виробників слідів припливний задній бар'єр довкілля майже не відрізняється від умов припливного переднього бар'єру та може містити віртуально однакові світи слідів життя.

Іхнофація *Scoyenia* містить досить узагальнену асоціацію слідів, які знаходяться у типових континентальних червоноколірних верствах. Перспективи розпізнання додаткових неморських іхнофосилій залишається підбадьорюючими. Наприклад, Екдайл з колегами (Ekdale *et al.* 1984) помітили що виразні світи іхнофосилій характеризують та дозволяють розрізняти еолові дюни, флювіальні узбережжя, викопні ґрунти та озерні умови.

Іхнофація *Psilonichnus* асоціюється з супралітораллю — верхньою літораллю з відносно низькою енергією моря та/або еоловими умовами, які типові від пляжу до заберегу та дюнних умов. Тут характерні вертикальні нірки розміром від малих структур, деякі з розширеннями у вигляді цибулин, до більших неправильних J-, Y-, або U-подібних структур свердління; сліди добування їжі та повзання безхребетних та хребетних тварин; сліди хребетних та копроліти; низька щільність та різноманітність; безхребетні — здебільшого хижі; та хребетні — переважно хижі та травоядні.

Іхнофація *Skolithos* звичайно асоціюється з високою енергією піщаних мілководних морських умов. Іхнофосилії характеризуються переважно вертикальними циліндричними та U-подібними структурами свердління, зрідка горизонтальними, рідко структурами продукованими мобільними організмами; низькою різноманітністю, хоча окремі форми можуть бути рясними; більшість ходів свердління створені мулоїдами.

Іхнофація *Cruziana* звичайно асоціюється з інфралітораллю — мілководною циркулітораллю (неритовою зоною) нижче хвильового базису вище базису штормових хвиль. Іхнофосилії характеризуються: змішаною асоціацією вертикальних, похилих та горизонтальних структур; присутністю слідів побудованих мобільними організмами; звичайно високим різноманіттям та рясністю; здебільшого слідами годування та випасання — наприклад, на бактеріально-водоростевих матах, які створюють поживні рівні (горизонти) у відкладах.

Іхнофація *Zoophycos* відповідає циркуліторалі-батіалі, спокійній морській воді, мулам або мулистим піскам; нижче базису штормових хвиль до чистих

глибоких вод; в зонах вільних від турбидитних потоків аж до зон з дефіцитом кисню. Іхнофосилії характеризуються низькою різноманітністю, але окремі сліди можуть бути рясними. Слідам повзання та випасання створеним у поживних відкладах, притаманні горизонтальні та слабко нахилені структури.

Іхнофація *Nereites* зазвичай асоціюється з батіаллю–абісаллю, низькою енергією, оксигенованими морськими умовами, предмет періодичних турбидитних потоків. Іхнофосилії характеризуються високим різноманіттям та рясністю; комплексом горизонтальних слідів випасання та візерунків нірок мулоїдів; численними слідами повзання; сиуозними фекальними зліпками; та структурами створеними мулоїдами, детритофагами (смітниками) або збирачами їжі.

Останні три іхнофації спеціалізовані, вони контрольовані субстратом та середовищем й дуже широкі за обсягом.

Іхнофація *Glossiphungites* розвинута на твердих але не літифікованих субстратах, тобто це зневоднені глини (мули). Такі субстрати можуть втрачати воду в результаті поховання та ущільнення. Іхнофація створена наявними виробниками слідів, які стають помітними в результаті ерозії. Екстумація (розмив) може відбуватися в мілководних умовах в результаті берегових ерозійних процесів або у підводних каналах, які врізаються у раніше відкладені осади. Такі горизонти можуть бути важливими для концепції секвенсстратиграфії, яка розвивається.

Іхнофація *Trypanites* характеризується цілковито літифікованими морськими субстратами, такими як тверді ґрунти, рифи, скельні береги, неузгодження та інші типи, пов'язані з опусканням рівня моря. Іхнофація *Teredolites*, з іншого боку, охоплює специфічні асоціації свердління у морських ксилітних субстанціях (деревині), які відрізняються від кам'яних субстратів трьома ознаками: 1 — вони можуть бути гнучкими замість жорстких; 2 — вони складаються з горючих матеріалів — замість мінеральної речовини; вони легко піддаються біологічному розкладанню (деградації). Така різниця означає, що засоби, завдяки яким ці два типи субстратів протинаються, різні. Притаманні їм асоціації будуть мати велике значення для визначення секвенсних та парасеквенсних границь.

Палеобіологічне застосування

Іхнофосилії переважно являються записом активності бентосних організмів, багато з яких являються м'якотілими (не мають скелетів, твердих покривів тощо) і тому рідко зберігаються у викопному стані. Вони включають такі філуми: немертини, нематоди, нематоморфи, анеліди, сіпункуліди, ехіуриди, погонофори, пріапуліди, фороніди та ентеропнеусти. Додаються класи антозоїв, аплакофорів, голотуроїдів та демоспонгій.

Багато з цих родоводів дуже різноманітними (тепер відомо 18000 сучасних видів анелід, 15000 видів нематод, 900 видів немертин та 320 видів сепункулід), багато з них походять з початку фанерозою.

Наприклад, анеліди, ехіури, погонофори, пріапуліди, фороніди та ентеропнеусти відомі з кембрійських відкладів. Палеонтологам важко прослідкувати філогенетичні стосунки їхнофосилій. Обережний аналіз побічних доказів може представити досить переконливі й важливі інтерпретації (Freu 1975).

Повнота палеонтологічного літопису

Починаючи з 1850 року, найбільш прикрою особливістю викопного літопису є його явна неповнота, яка заважає еволюціоністу простежити шляхи органічної еволюції через безліч відсутніх ланок. Але викопний літопис містить багато доказів, які свідчать на користь органічної еволюції, що являють собою неповні ряди видів, морфологія яких перекривається і які розташовані клинальним чином в часі (Буко 1979).

Час від часу дослідники знаходять нові відслонення з викопними рештками, котрі заповнюють пробіли у літописі та дають підстави для роздумів і висновків. Особливо важливі знахідки решок тварин з відбитками м'яких тканин в так званих лагерштетах (Butterfeld 1990) тощо.

Заключення

Палеонтологи намагаються застосовувати концепцію палеобіотичного угруповання, яка ґрунтується на дослідженнях палеопопуляцій видів. Але тут виникає обмеження у зв'язку з неповнотою палеонтологічного літопису. Як зазначали класики, біоценози в геологічному середовищі проходять стадії таноценозу, тафоценозу і остання — оріктоценоз. На кожній стадії біоценоз (угруповання) втрачає частину інформативності (Bret 1990). Відновлення первинних угруповань на основі оріктоценозів становить проблему для палеонтологів.

Сучасні види займають певне місце в екосистемі — екологічну нішу. Викопні організми також «прив'язані до певних фацій». Такий висновок в першу чергу справедливий для донних прикріплених організмів, які здебільшого знаходяться на місці первинного оселення.

Для багатьох видів критичними можуть бути умови їхнього існування і відповідно до резистентності до умов розрізняють стенобіонтні та еврібіонтні види. Для визначення впливу умов середовища на викопні види палеонтологи з певними застереженнями використовують «принцип актуалізму». Найбільші проблеми постають перед палеонтологами, коли вони мають справи з давно вимерлими організмами. І чим древніший організм, тим складніші задачі потрібно вирішувати.

Деякі організми мають широкі межі мінливості, які пов'язані з різними чинниками. Для водного середовища це: солоність, температура, гідродинамічна активність, кількість розчинених газів та їхній склад тощо.

В залежності від досвіду та наявного фактичного матеріалу дослідники «розуміють» вид в широкому чи вузькому сенсі.

Викопні організми вилучають з різних гірських порід, які спочатку були осадами на дні моря або ґрунтом на суходолі. За складом порід та викопних решток можливо з певними обмеженнями відновлювати первинне середовище існування різних видів організмів.

Висновки

Поняття вид в палеонтології та іхнології дослідники розуміють різним чином. Формальний підхід дозволяє палеонтологам використовувати це поняття в широкому та вузькому сенсі.

Використання біологічного підходу певним чином зближує позиції геологів (палеонтологів) та біологів.

Видом в палеонтології можливо вважати угруповання решток організмів, які характеризуються певним набором морфологічних ознак, поширені у визначеному діапазоні стратиграфічної послідовності (= часі) та займають обмежену екологічними та кліматичними умовами територію або являються космополітами. При визначенні видів необхідно враховувати вікові зміни фенотипу (циклморфоз для колоніальних форм), мінливість ознак (морфологічні варіації) та можливий вплив зовнішнього середовища.

Іхновиди виділяють на основі штучної номенклатури, вони здебільшого віддзеркалюють поведінку організмів, які створюють певні «сліди», тому вони досить умовні через складності ідентифікації, зміни зовнішнього вигляду в процесі літифікації та пост седиментаційних (екзогенних) процесів.

За іхнофосиліями виділені іхнофації, які корисні для відновлення екологічних умов та визначення приблизної глибини палеобасейну та інших чинників древнього довілля.

Спільними зусиллями біологів, палеонтологів, іхнологів та геологів можна досягнути значного синергітичного ефекту у вирішенні проблеми виду.

Подяка

Автор щиро вдячний І. В. Загороднюку та З. Баркасі за корисні поради та корективи в процесі підготовки рукопису статті до друку.

Література

- Бондаренко, О. Б. 1971. Вертикальное распространение гелиолитоидей в Подолии и возраст вмещающих отложений. *Вестник МГУ, Серия геологическая*, 2: 42–48.
- Бондаренко, О. Б. 1981. Числовая диагностика табулятоморфных кораллов. *Вестник МГУ. Серия геологическая*, 2: 46–53.
- Бондаренко, О. Б. 1992. *Система гелиолитоидей*. Московское общество испытателей природы. Москва, 1–196. ISBN 5-7154-0006-6.
- Буко, А. 1979. *Эволюция и темпы вымирания*. Мир, Москва: 1–320.
- Дригант, Д. М. 2010. *Девонські конодонти південно-західної країни Східноєвропейської платформи (Волино-Поділля, Україна)*. Академперіодика, Київ, 1–156.
- Дыкань, Н. И., В. В. Пермяков, А. П. Ольштинская. 2009. Уникальная находка мумифицированной ископаемой остракоды *Cyprideis torosa* (Arthropoda, Crustacea) в плейстоценовых отложениях Украины. *Вестник зоологии*, 43 (5): 409–424.

- Лелешус, В. Л. 1970. Ревизия некоторых раннесилурийских представителей рода *Favosites* (применение электронно-вычислительных машин при выяснении вопроса о синонимике. *Палеонтологический журнал*, **8**: 34–40.
- Лелешус, В. Л. 1968. Об определении степени различия между ископаемыми организмами. *ДАН Таджикской ССР*, **10**: 50–53.
- Спасский, Н. Я. 1977. *Девонские ругозы СССР (систематика, стратиграфическое и географическое значение)*. Изд-во Ленинградского университета, Ленинград: 1–344.
- Тесаков, Ю. И. 1978. Табуляты. Популяционный, биоценотический и биостратиграфический анализ. *Труды Института геологии и геофизики*, Наука, Москва, **409**: 1–262.
- Цегельнюк, П. Д. 1976. Позднесилурийские и раннедевонские монографитиды юго-западной окраины Восточно-Европейской платформы. *Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы*, Наукова думка, Киев, 91–133.
- Цегельнюк, П. Д., В. П. Гриценко, Л. И. Константиненко, А. А. Ищенко, А. Ф. Абушик, [et al.]. 1983. *Силур Подолии: Путеводитель экскурсии*. — *The Silurian of Podolia: A guide to the excursion*. Наукова думка, Киев, 1–224.
- Яблоков, А. В. 1977. Критерии вида. *Биология в школе*, **6**: 9–14.
- Чудинова, И. И. 1971. Внутривидовая изменчивость силурийских сиригнопор. *Табуляты и гелиолитоидеи палеозоя СССР*. Наука, Москва, 62–91.
- Bobrovskiy, I., J. M. Hope, A. Krasnova, A. Ivantsov, J. J. Brocks. 2018. Molecular fossils from organically preserved Ediacara biota reveal cyanobacterial origin for Beltanelliformis. *Nat. Ecol. Evol.* **2**: 437–440.
- Bret, C. E. 1990. 3.3 Destructive taphonomic processes and skeletal durability. Derek E. G. Briggs and Peter R. Crowther (Eds.) *Paleobiology. Synthesis*. Blackwell Science Ltd, 223–226.
- Butterfeld, N. J. 1990. Organic preservation of non-mineralizing organisms and the taphonomy of the Burgess shale. *Paleontology*, **16**: 272–286.
- Charlesworth, B. 1990. 2.2 Speciation. Derek E. G. Briggs and Peter R. Crowther (Eds.) *Paleobiology. Synthesis*. Blackwell Science Ltd, 100–106.
- Coutts, F. J., J. G. Gehling, D. C. Garcia-Bellido, 2016. How diverse were early animal communities? An example from Ediacara Conservation Park, Flinders Ranges, South Australia. *Alcheringa*, **40**: 407–421.
- Curry, G. B. 1990. 4.5 Populations. Derek E. G. Briggs and Peter R. Crowther (Eds.) *Paleobiology. Synthesis*. Blackwell Science Ltd, 326–330.
- Fedonkin, M. A. 1987. *The non-skeletal fauna of the Vendian and its place in the evolution of metazoans*. Nauka, Moscow: 1–176. (In Russian)
- Fedonkin, M. A. 1990. 1.3 Precambrian Metazoans. Derek E. G. Briggs and Peter R. Crowther (Eds.) *Paleobiology. Synthesis*. Blackwell Science Ltd, 17–24.
- Frey, R. W. (ed.). 1975. *Study of Trace Fossils*. Springer Verlag. New York: XIV+1–562.
- Frey, R. W. S. G. Pemberton. 1984. Trace fossil facies models. In: E. G. Walker (ed.) *Facies model (2nd ed) Geoscience Canada. Reprints Series*, **1**: 189–207.
- Frey, R. W. S. G. Pemberton. 1985. Biogenic structure in outcrop and cores. 1. Approaches to ichnology. *Bulletine of Canadian Petroleum Geology*, **33**: 72–115.
- Frey, R. W., A. Seilacher. 1980. Uniformity in marine invertebrate ichnology. *Lethaia*, **13**: 183–207.
- Glaessner, M. F. 1984. The dawn of animal life. Biohistorical study. Cambridge University Press, Cambridge: xi+1–244.
- Grytsenko, V. 2014. New species of Rotalites (Corals) from Silurian Pridolian series of Volyn' and Podillia (Ukraine). *Paleontological Review*, **46**: 133–141.
- Grytsenko, V. 2016. A New Discovery of Metazoa Imprints and Ichnofossils in the Vendian Mohylyv Suite from Bernashivka Quarry. *Proceeding of the National Museum of Natural History*, **14**: 23–34.
- Grytsenko, V. 2020. Diversity of the Vendian fossils of Podillia (Western Ukraine). *Geo & Bio*, **19**: 3–19.
- Hagadorn, J. W., S. Xiao, P. C. J. Donoghue, S. Bengtson, N. J. Gostling, [et al.]. 2006. Cellular and Subcellular structure of neoproterozoic animal embryos. *Science*, **314**: 291–294.

- Ekdale, A. A. 1985. Paleoeecology of the marine endobenthos. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoeecology*, **50**: 63–81.
- Ekdale, A. A., R. G. Bromley, S. G. Pemberton. 1984. Ichnology: trace fossils in sedimentology and stratigraphy. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course Notes*, **15**: 1–914.
- Mayr, E. 1942. *Systematic and the origin of species*. Columbia University Press. New York, 1–120.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Columbia University Press. New York, XVI+1–797.
- Lee, D. J. J. P. A. Noble. 1988. Evaluation of Corallite Size as a Criterion for Species Discrimination in Favositids. *Journal of Paleontology*, **62** (1): 32–40. <https://www.jstor.org/stable/1305251>
- Pemberton, S. G., R. W. Frey, T. D. A. Saunders. 1990. 4.11 Trace Fossils. Derek E. G. Briggs and Peter R. Crowther (Eds.) *Paleobiology. Synthesis*. Blackwell Science Ltd, 355–362.
- Rosen, B. R., 1990. 4.6 Coloniality. Derek E. G. Briggs and Peter R. Crowther (Eds.) *Paleobiology. Synthesis*. Blackwell Science Ltd, 330–335.
- Sheldon, P. R. 1990. Microevolution and the Fossil Record. Derek E. G. Briggs and Peter R. Crowther (Eds.) *Paleobiology. Synthesis*. Blackwell Science Ltd, 106–110.
- Tripp, K. 1933. Favositiden Gothlands. *Paleontographica A*, **79**: 75–142.
- Coutts, F. J., J. G. Gehling, D. C. Garcia-Bellido. 2016. How diverse were early animal communities? An example from Ediacara Conservation Park, Flinders Ranges, South Australia. *Alcheringa*, **40**: 407–421.
- Seilacher, A., D. Grazhdankin, A. Legouta, 2003. Ediacaran biota: the dawn of animal life in the shadow of giant protists. *Paleontological Research*, **7**: 43–54.

Резюме

ГРИЦЕНКО, В. П. Критерії видів з точки зору палеонтології та іхнології, та можливості використання іхнофосилій в геології. — Палеонтологічна наука займає місце між біологією та геологією, саме тому палеонтологи використовують біологічний та геологічний підходи для вирішення різного роду проблем. Одна з головних проблем для палеонтологів застосування критеріїв та розпізнання видів. Вкопний літопис демонструє докази еволюції окремих філумів та біосфери в цілому. Значна частина біосфери представлена м'якотілими тваринами. Сліди активності різноманітних тварин в Україні зустрічаються в осадових породах від едіакарського (вендського) віку до сучасних. Це можуть бути відбитки «сидіння» чи треки руху (безхребетних або хребетних), свідчення народження (наприклад, фрагменти яєць), траси повзання молюсків і таке інше. Існує безліч проблем визначення природи іхнофосилій. Ми спостерігаємо іхнофосилії на поверхнях нашарування (древньому дні) та в середині осадової породи (інфауна). Здебільшого їхнє визначення неможливе, саме тому як правило для ідентифікації «видів» іхнофосилій використовують штучну номенклатуру. Іноді виникають можливості ідентифікувати сліди або відбитки до виду. Іхнофосилії за варіюючих фаціальних умов різного віку вивчають на всіх континентах. Тепер іхнологія як відносно новий напрямок розвитку геологічної науки завдяки використанню дослідниками сучасних технологічних методів модернізується.

Ключові слова: іхнологія, іхновиди, палеонтологія, геологія, фації.

Емерджентні властивості виду: існування між популяціями та угрупованнями

Ігор Загороднюк

Національний науково-природничий музей НАН України (Київ)
e-mail: zoozag@ukr.net; orcid: 0000-0002-0523-133X

ZAGORODNIUK, I. Emergent features of species: existence between populations and communities. — The key block of tasks in defining species as a phenomenon, as a concept, and as a category — its emergent features, is considered. These include 5 systems of features, such as 1) diagnosis (primarily morphological, including unique apomorphies); 2) genotype in the broadest sense (including karyotype); 3) system of reproduction and protection of the gene pool from mixing with foreign forms (reproductive isolation); 4) geographical range (including type habitats and distribution limits); 5) system of variability (including the presence and features of age-related changes, sexual differences, and trends in geographical variation). There is evidence that species as a reality is characterized by the properties of "repeating structures". To the latter the author includes the following six: 1) limited volumes of species composition of communities; 2) limited body-size rows of guilds; 3) parallelisms and the phenomenon of isomorphism; 4) limited number of ecotypes and the phenomenon of vicariates; 5) homeomorphies and restrictions of morphological types; 6) synperates as overlaps of range boundaries. Areas of non-alternative application of the concept of "species", including red lists, checklists, descriptions of unique parts of communities (endemics, rarities, etc.), and objects of economic value are given.

Вступ

Концепт «вид» є дуже суперечливим через багатолікість цього поняття та відсутність єдиних критеріїв виду — вид як назва, категорія, класифікаційна одиниця, таксономічний ранг, рівень окремішності, елемент біорізноманіття, біогеографічний елемент тощо (Парамонов 1943; Загороднюк 2019). Ще більшими стають складності інтерпретації, якщо розглядати вид у різноманітті його проявів у просторі й часі.

Тому розуміння поняття має бути сформоване через ті сутнісні його особливості, які й породжують факт його існування. Звісно, для багатьох вид — це абстракція, а тому, відповідно, робота систематиків — це фантазії¹. Проте це не зовсім так (а інколи й зовсім не так), оскільки є однозначні й очевидні ситуації, коли ми можемо говорити про види як елементи біорізноманіття. Наприклад, що в Голосіївському лісі живуть 16 видів гризунів або в Чорному морі — три види дельфінів. Тому варто зважати, що вид — не лише продукт класифікування елементів чи фрагментів філогенезу, він ще й складова угру-

¹ За своїм змістом і призначенням всі систематичні процедури стосуються не особин, а надорганізмових систем, тобто абстракцій, а по суті — гіпотез (Загороднюк 2019: 82).

повань, живе і розвивається в екосистемах. А там його формують не тільки особливості його філогенезу, але й стосунки з іншими видами, що входять до тих самих угруповань — будь-які взаємодії, окрім репродукції.

Про емерджентність біосистем

«Я думаю, в цілому, підтримую твердження, до якого систематики так стійко прихилилися під усіма нападами еволюційних філософів, що, хоча ми не можемо чітко визначити види, вони все ж мають властивості, яких у сортів немає, і розрізнення полягає не лише у ступені» (Bateson 1913: 242)

Емерджентні (новонабуті) ознаки властиві певному рівню організації систем: наприклад, організму, популяції, угрупованню. Їхня кількість *падає* зі збільшенням рівня інтеграції біосистем (Salt 1979). Вид існує на всіх рівнях організації біосистем, з екологічної точки зору вид проявляє свої властивості одночасно як група особин, і як популяція, і член угруповання та еволюційна окремість. Так само вид є багатолитим у таксономічній системі: ми його можемо бачити як типовий зразок або типову серію, тобто бути малою частиною наявного морфологічного (чи генетичного) різноманіття, але так само вид може бути єдиним представником роду або родини. Екологічний та таксономічний дуалізм виду і залежність розуміння концепту від масштабу породжують низку суперечностей.

Унікальною особливістю всіх біосистем є їхня ієрархічність. Ясно, що багатоклітинний організм — це не колонія одноклітинних, а популяція — не сума особин. Всі елементи знаходяться у певних взаємодіях — просторових, мутуалістичних, трофічних, репродуктивних тощо. І ці взаємодії породжують нові якості, які не властиві окремим складовим. Наприклад, на популяційному рівні такими особливостями є вікова, просторова, статева структура популяцій; народжуваність, смертність, репродуктивний потенціал.

На рівні міжпопуляційних взаємодій формуються конкуренція, коменсалізм, мутуалізм, хижацтво, паразитизм, а самі системи організуються у гільдії та угруповання тощо. Врешті, на рівні угруповань маємо ще один блок властивостей, якими, за Бігоном з кол., є «видове різноманіття, межі схожості конкуруючих видів, структура харчової мережі, біомаса і продуктивність угруповань» (Бигон *et al.* 1989: 115). До емерджентних властивостей угруповань й екосистем можна також додати ємність, повночленність, а вищих за рангом систем — екотони, сукцесії, рослинність, фауністичний комплекс. Серед важливих особливостей екосистем є й повторюваність трофічної структури, незалежно від фактичного видового складу угруповань.

Очевидно, що емерджентні властивості (ознаки) формуються природою так само, як і будь-які інші. Ймовірність появи емерджентних властивостей в екологічних одиницях буде пропорційною можливістю природного добору діяти на компоненти, коли ті є разом (Salt 1979). Оскільки зв'язність елементів біосистем зменшується зі збільшенням рівня інтеграції біосистем, кількість емерджентних ознак *падає* зі збільшенням цього рівня (*ibid.*).

Ієрархічність біосистем є багатоплановою — це і таксономічні ієрархії, і екологічні, і хорологічні, і ландшафтні тощо. У запропонованій колегами «Схемі ієрархічних рівнів біотичного і ландшафтного різноманіття» (Шеляг-Сосонко & Емельянов 1997) є п'ять «ліній» ієрархічного різноманіття, з яких позицію «вид» містить одна — перша, названа авторами «генетичною». Вона включає наступні підпорядковані множини: індивідуум, популяція, вид, рід, родина, ряд, клас, тип, царства. Жодна інша лінія позицію «вид» не включає, проте всі вони включають «індивідуум» і більшість — «популяцію» з різними варіантами (локопопуляція, екопопуляція, фаціальна популяція).

Відсутність «виду», «гільдії» й «угруповання» в екологічних лініях схеми може бути пояснена тим, що обсяг «виду» завжди виходить за межі угруповань: вид в угрупованні представлений лише однією популяцією (з багатьох), а тому не може бути його частиною. Тому виходить так, що, беручи за основу таксономічний «вид», дослідники угруповань досліджують взаємини окремих популяцій, що відносяться до різних видів, а не стосунки видів.

З іншого боку, саме це — існування у складі угруповань — і формує ознаки виду і є тестом на видовість, тому необхідно визнати, що вид як концепт, як явище біологічної диференціації, проявляється саме через угруповання і формується саме в угрупованні, через взаємодії з іншими видами, і формування його ознак йде саме через системи конкуренції, кооперації та інших форм взаємодій, і добір реалізується через зміни в популяціях.

Видовість як позначення окремішності й цілісності

Це поняття загалом не нове, проте існує низка відмінностей у тлумаченнях. Видовість розглядають як істинне природне явище, як повторювану сутність (див. далі), як те, що може існувати поза людськими концепціями, з ієрархічною підпорядкованістю «рід: вид».

Аналізуючи науковий спадок Авіцени, Д. Янош (Janos 2020) зазначає, що «він чітко відділяє родовість [genusness] і видовість [speciesness] (інакше "бути родом" та "бути видом") від чистої природи або сутності речі; зокрема родовість від тваринності [animalness] та видовість від людськості [humanness]. Самі по собі сутності "тваринності" і "людськості" не є ні родом, ні видом». Розвиваючи подібні думки, філософи відзначають, що «еволюція є фактом, що стосується видів, і в цьому розумінні "річ" [thing] — це таксони, і їхній "атрибут" можна назвати "видовістю" [specieness], тобто атрибутом належності до певного таксономічного рангу» (Casetta 2014). За Любарським, видовість — це результат епістемічної дії, спрямованої на вичленення видового рівня поміж всіх інших проявів різноманіття.

В авторському позначенні «видовість» (speciesness) розуміється як прояв окремішності разом із системою її підтримання й репродукції (Загороднюк 2020). Вид як окремішність існує в трьох площинах: як морфологічна окремішність, як філогенетична окремішність і як окремішність біотична, у структурі угруповань (Загороднюк 2021). З цих рівнів окремішності найбільш верифіковуваним є філогенетичний: «хоча філогенетична видова концепція не є

більш точним описом «видовості», ніж будь-яка інша, він [парадокс виду] пов'язує визначення видів з діагностикою видів за чіткими критеріями, що робить філогенетичні види більш підданими емпіричному тестуванню, ніж види, визначені іншими концепціями.» (Brower 2002).

Видовість розглядається сутнісною властивістю видів незалежно від способів поділу родів: «види існують саме як види, а не якісь інші сутності, тому що наділені спільною якістю "бути видом чого-небудь", тобто якістю «видовості» (Павлинов 1992: 437); «якщо мова йде про види, нехай і виділені за різними ознаками, то в будь-якому випадку "речами одного роду" їх робить [їхня] наділеність певною загальною сутнісною властивістю, яка позначається як "видовість"» (Павлинов 2011: 51). Ця точка зору розвинута в низці подальших праць, зокрема і в цьому збірнику, при тому саме в конотаційній версії «specieshood» (Pavlinov 2021).

Система ознак виду

Якщо виходити з практики таксономічних ревізій різних груп, то кількість ознак виду буде надвисокою, відповідно до того, що було провідними ознаками еволюційної диференціації в межах роду або просто доступно для дослідника. Проте є й більш загальні *системи ознак*, на яких і зупинимся. Система тут наведена відповідно до авторського огляду «Про вид, його реальність та типи видів» (Загороднюк 2021). Спільним знаменником всіх систем ознак є система взаємин виду з іншими подібними сутностями. До базових ознак видів автор пропонує відносити такі п'ять особливостей:

- 1) діагноз (насамперед, морфологічний), тобто унікальні морфологічні ознаки, властиві всім особинам та популяціям (принаймні на одній зі стадії індивідуального розвитку), включно з відмінностями від суміжних видів та апоморфіями як унікальними новонабутими ознаками (не обов'язково морфологічними, напр. поведінковими);
- 2) генотип в найширшому розумінні, включно з каріотипом (який по суті також є системою морфологічних ознак) та окремими найбільш виразними й відмінними від інших спадковими ознаками й особливостями;
- 3) система репродукції та охорони генофонду від змішування з чужорідними формами (популяціями інших видів), яку називають репродуктивною ізоляцією та механізмами її підтримання, що дозволяє утримувати власну еконішу в угрупованні та власне місце в межах гільдії;
- 4) географічний ареал виду включно з типовими оселищами та межами їх поширення, які й визначають географічні межі поширення виду, цілісність ареалу та створення мережі обміну особинами, аелями як системи підтримання необхідного рівня мінливості й адаптивності;
- 5) система мінливості, включно з особливостями вікових змін, відмінностей статей та інших внутрішньовидових груп, особливостей мінливості у просторі (географічної висотної, екогеографічної).

Цей набір включає не тільки стандартні морфологічні й генетичні ознаки, що формують діагноз (пп. 1–2), але й ознаки фруктифікацій та репродукції (п. 3). Серед ознак є й такі, що важливі для характеристики виду і систем його функціонування (пп. 4–5), проте не можуть бути формалізовані для використання у таксономічній системі та не завжди годні для кладистичних побудов, оскільки не є апоморфіями і не характеризують монофілетичні групи. Проте вид — не тільки елемент філогенезу, але й складова угруповань.

Попри тотальне захоплення дослідників різноманіття філогенетикою (інколи й філогеографією) та фруктифікаціями, тобто в умовах тотального відходу від аналізу ознак існування видів (розміри, трофіка, поведінка) маємо еволюційну тріаду, існування якої визнають всі. Зокрема, при описі видів як складових угруповань та екосистем дослідники незмінно звертаються до концептів «репродуктивна ізоляція чи гібридизація», «конкуренція чи кооперація [тощо]», «симпатрія чи алопатрія».

Всі три компоненти найбільш яскраво реалізуються на рівні угруповань (щонайбільше на рівні регіональних біот) та при розгляді морфологічно й еволюційно близьких видів (Загороднюк 2011). Тобто, розвиток міжвидової *кооперації* (унікнення *конкуренції*) при підтримання репродуктивної *ізоляції* в умовах *симпатрії* — це і є ключові міжвидові взаємодії, які проявляються в екосистемах і які не можна реєструвати будь-якими методиками філогенетичного аналізу різноманіття.

Ітераційні структури (структури, що повторюються)

Одним із важливих принципів оцінки факту та визначення реальності та коректності опису складних біологічних структур, надто надорганізмових, є тест на їхню повторюваність. Це повною мірою стосується і концепту «вид». Як зазначено в книзі М. Бігона з колегами, «Головна мета екології угруповань — встановити, чи відповідають такі властивості повторюваним структурам навіть в тому випадку, коли угруповання суттєво різняться за видовим складом» (Бигон *et al.* 1989: 116). Ця теза стосовно «виду» підтверджується багатьма прикладами. Серед них ключовими автор вважає такі сім:

- лімітовані обсяги видового складу угруповань — загальна особливість багатьох типів угруповань, яка полягає у приблизно однакових оцінках видового багатства в різних за походженням, проте подібних за структурою типів угруповань, незалежно від регіону та природи таких угруповань. Явище загалом можна пов'язати з поняттям «ємність середовища» (Емельянов 1984), а головною особливістю є подібність оцінок видового різноманіття попри різну їхню природу (Ємельянов *et al.* 2001);
- обмежені розмірні ряди гільдій — види в угрупованнях формують повторювані розмірно-залежні комплекси, які й визначають склад гільдії (Бигон *et al.* 1989); у великорозмірних тварин мова звичайно про розмірну тріаду «малий-середній-великий» (Вишневецький 2002), у дрібніших форм

довжина розмірного ряду гільдії помітно зростає (Загороднюк 2008)²; структура гільдій повторювана в дуже різних локальних фаунах та різних регіонах; стабільність гільдійної структури може розглядатися як фактор рівності видових обсягів в різних типах місцезнаходжень, проте брак ресурсів призводить до закономірного випадіння окремих видів, завдяки чому в угрупованнях виявляються тільки крайні або центральні форми/Понад те, при існуванні у маргінальних умовах відбувається монотипізація таксонів, коли кожна гільдія або кожний рід чи родина виявляються представленими тільки одним видом (Загороднюк *et al.* 1995);

- паралелізми та явище ізоморфізму: паралелізми — загалом одне з найпоширеніших і добре вивчених явищ, що розвивається завдяки однотипним змінам близьких груп в подібних умовах, звичайно при порівнянні родів і більш високих таксонів до класів включно, проте явище також відоме для близьких видів і описане як ізоморфізм (Степанян 1983). Суть явища ізоморфізму полягає у зближенні ознак і без того близьких (сестринських) видів, внаслідок чого формується вторинна двійниковість, детально описана на птахів (Степанян 1983) і очевидно широко поширена й серед ссавців. Можливі моделі формування двійниковості у групах близьких видів ссавців описано автором раніше (Загороднюк 2003).

- обмеження числа екотипів та формування вікаріатів — поширене явище, у тому числі й у межах одного регіону, надто серед рослин: наприклад в угрупованнях, що зростають на різних типах ґрунтів: такі приклади наведено В. Альохінім при порівнянні вікарних списків «чорноземних» і «піщаних» видів рослин (Алехин 1944: 41). Аналогічні явища описано для багатьох груп живих організмів, і нерідко їх наводять як набори життєвих форм (для віддалених таксонів, напр. кріт та «сумчастий кріт») або як класичні вікаріати (для близькородинних видів);

- гомеоморфії та обмеження морфологічних типів — особливість багатьох полівидових систем, коли кількість ознак диференціації та їх комбінацій значно менша за кількість сформованих видів; явище описано і охарактеризовано на малакологічних матеріалах (Анистратенко 1998), проте очевидно поширене ширше. Такі перекомбінації ознак описані для багатьох груп, зокрема й гризунів (напр. полівок, ховрахів тощо), коли суттєво відділені за географічним критерієм види, що відділені й філогенетично, за «традиційними» класифікаціями відносили до інших надвидів, ніж це показують дані з тонкої морфології, цитогенетики чи інших сучасніших підходів (напр. монгольську полівку нерідко розглядали у складі західнопаlearктичних *Microtus arvalis*, даурського ховраха — у складі надвиду *Spermophilus citellus*) (Малыгин 1983 та ін.);

² Повторюваність проявляється і в екоморфологічних дистанціях між видами (стала Хатчінсона), і в тому, що різноманітність дрібних форм завжди більша, ніж великорозмірних (там само).

- синперати як збіги або смуги згущення меж ареалів (Кузнецов 1936); різні види мають подібні типи і контури ареалів, особливо яскраво виразні у формі синперат, які, власне, і визнаються межами різних біогеографічних одиниць (напр. межі степу й лісостепу) або збігаються з великими географічними координатами (напр. долини великих річок для степових видів наземних тварин). Синперати є особливостями саме видів, а не популяцій чи гільдій, і такі явища не раз описані для фауни України, зокрема й щодо поширення в Україні ссавців (Попов 1939); явище широко поширене і серед водних тварин (Мордкович 2005);

- повторюваність таксономічної структури певних таксономічних груп, отриманої різними способами та із застосуванням різних підходів і методик до аналізу таксономічної неоднорідності біоти (вид в угрупованнях) та неоднорідності філогенезу (вид в філогенетиці), отримання по суті одних і тих самих результатів (часто ідентичних) при роботі різними методами, з різними системами ознак та в різних наукових центрах.

Різноманіття ітераційних структур стосовно виду загалом велике. Одним із особливих прикладів, з практики автора, є поведінка «моногольдії» карпатських мишаків. Ця гільдія демонструє динамічну структуру і динамічну повторюваність. У фауні Карпат присутні три види мишаків — дрібний *Sylvae-mus uralensis*, середньорозмірний *S. sylvaticus* та найбільших з них *S. tauricus*. Всі три поширені на передгірній рівнині, проте на більшій частині гір, вкритих буковими й мішаними лісами, поширений тільки *S. tauricus* (Загороднюк & Покин'ючерда 1997; Barkaszi & Zagorodniuk 2016). У роки великого врожаю букових горішків відбувається осіннє і потім майже цілорічне розмноження мишаків, внаслідок чого формується псевдо-трюхвидова гільдія, в якій роль двох дрібніших видів (*uralensis* + *sylvaticus*) виконують новоприбулі та молоді особини *S. tauricus*. Це яскраво видно з розподілу вибірок за розмірами тварин (довжини тіла та лапки)³. По мірі виїдання кормових запасів розмноження мишаків припиняється, чисельність падає і менша та середня розмірні групи зникають, залишаються тільки дорослі мишаки.

У описаному випадку фактично тільки за рахунок ростових процесів один вид формує багаточленну гільдію у період надлишку трофічних ресурсів, зменшуючи цим внутрішньовидову конкуренцію. Всі форми диференціації вікових чи статевих груп *Sylvaemus* виявилися унікальним механізмом, який по низці позицій суперечить як типологічній, так і семіотичній концепціям⁴, проте все це лише посилює розуміння виду як члена біотичного угруповання. Чимало видів настільки щільно «вросли» в певні типи угруповань, що сформували високо диференційовані внутрішньовидові групи, якими є личинки й імаго, касти, репродуктивні та нерепродуктивні групи тощо.

³ Цю модель автор сформулював ще у 1985–2000 роках, проте описана вона тільки тут.

⁴ Як справедливо зауважує Г. Любарський (2015), вид як продукт систематики не має мінливості й значної частини морфології; він є коміркою в системі, що і є ідеалом системи.

Важливим прикладом є також явище ітеративної (повторюваної) еволюції, описане для повторних проявів ознак при потраплянні в подібні умови. Відомим став приклад з нелітаючими підвидами пастушків, які принаймні двічі формувалися (по суті «видоутворювалися») на знаменитому своїми ендеміками атолі Альдабра в Мозамбікській протоці (Hume & Martill 2019);

Повторюваність структур є основою формування гіпотез щодо причин такої повторюваності, тобто розвитку знань. Власне, одним з ключових у цьому переліку фактів є те, що можна назвати «зліченністю» видів: види, на відміну від популяцій, гільдій або угруповань, можна порахувати. Принаймні, це можливо на рівні угруповань, і оцінки багатства і різноманіття та повторюваність структури угруповань є чудесною їх особливістю.

Галузі застосування терміну «вид»

Тепер важливо розібратися з тим, де і коли концепт виду вживається на практиці коректно. Уявлень про реальність виду і про те, що вид — це лише зручний концепт для опису неоднорідності біоти, а також абстракція, є чимало. Проте з огляду на головну задачу цього дослідження (окреслення ознак виду як критеріїв його реальності) маємо назвати галузі, де це поняття є однозначним або його однозначність задана ідеєю його застосування (передовсім шляхом звуження задач). Отже, найбільш однозначно поняття «видів» застосовують у низці галузей дослідницької, просвітницької або й господарської активності. Такими галузями, зокрема, є:

- аналіз біотичних комплексів — оцінки видового багатства, видового й таксономічного різноманіття угруповань та локальних біот або окремих територій чи акваторій;
- визначення та опис унікальності регіональних біот — характеристика рівня унікальності біот за наявністю ендеміків (ендемічних видів, рідше географічно ізольованих підвидів);
- визначення об'єктів першочергової уваги — червоні списки та різноманітні контрольні списки (напр. регіональні об'єкти охорони, списки карантийних видів, видів CITES тощо);
- зрізи знань про зареєстроване біорізноманіття — каталоги колекцій, зокрема й бази даних та каталоги фондів й експозицій природничих музеїв, зоологічних музеїв та гербаріїв;
- описи об'єктів уваги й поширення знань, зокрема довідники й підручники, сайти й інформаційні таблиці зоопарків та ботсадів;
- визначення природоохоронної цінності окремих територій або акваторій — документи на обґрунтування природної цінності територій або акваторій, зокрема з метою створення заповідних об'єктів;
- робота на національному рівні та в мовних спільнотах — всі форми взаємодії наукового знання з фолк-таксономією та фолк-номенклатурою, з метою їх розвитку; розвиток словників.

Важко уявити, що в одній із цих галузей замість виду (хоча би номінального, тобто як назви) буде використовуватися поняття популяції або вибірки. І одним з ключових факторів є те, що всі види у цих галузях мають одну з найзагальніших особливостей — вони є назвами. Проте так само ці назви несуть величезне смислове навантаження, що включає фактично повний гіподигм⁵ таксону — сумарну інформацію про його діагноз, мінливість, взаємини з близькими видами, ареал, біотопи, еволюцію та історію таксономії з усім набором синонімів та змінами уявлень про його обсяг.

Не-види

Види в описах локальних (регіональних) фаун — це майже завжди родовиди, тому й описи місцевих фаун нерідко створюють з родових назв, що характерно для всіх фолк-таксономій і фолк-номенклатур (Atran 1990; Любарский 2015). Типовим представленням родовидів є запис на кшталт «в урочищі мешкають заєць, олень, сарна» (і нікого не має хвилювати, скільки інших видів зайців, оленів чи сарн живе по інших куточках світу).

Пов'язано це з тим, що зазвичай в одних і тих самих місцезнаходженнях кожний рід (підрід, група видів) представлений тільки одним видом, що репрезентує на регіональному рівні весь аловидовий комплекс (тобто всю систему мінливості виду, включно з географічною). Тому в описах локальних біот мова нерідко йде про представлені в них роди або групи видів (не види). І через це дослідники в описах локальних біот часто *пропускають* знахідки інших видів того ж роду (надвиду), надто рідкісних. Феномен загалом типовий, і через нього та через шаблонне визначення нерідко рідкісні види стають ще більш рідкісними або й відсутніми в результатах обліків.

Важливим аспектом застосувань є те, що на практиці нерідко поняття «вид» змішують або й плутають з суміжними ієрархічними рівнями, як нижчими (напр. популяція або особина), так і вищими (суміжні види гільдії або роди в цілому), при тому не лише формально, а контекстно, що впливає на характер інформації та її важливість для подальшого використання.

Наприклад, від зоозахисників нерідко можна чути про знищення вовка (єнота, зубра тощо); але мова по суті йде про особин, вкрай рідко про популяцію і напевно не про вид. Така практика зміщення проблеми з охорони особин на охорону популяцій й виду (а по суті підміни понять) невинуватена, особливо у випадках, коли ньюз-мейкерами є «журналісти» з біологічною освітою, які втратили зв'язок зі спеціальним знанням.

Зворотною ситуацією є видавання особини за популяцію, інколи вид, а, буває, й родину. Особина може представляти вид, навіть бути його типом, проте вона не є ні популяцією, ні видом, навіть у модулярних організмів, оскільки не несе відповідних ознак (напр. мінливість, ареал тощо).

⁵ Гіподигм — весь обсяг матеріалу, характеристик та особливостей, які входять у первинний або подальші описи виду. В нормі мова про підстави первинного опису, який не обов'язково включатиме всі ці матеріали, але який неодмінно базується на них (Загороднюк 2019).

Наприклад, автору повідомили (типова ситуація), що у певній місцевості живуть «нетопири малі», проте єдиний їх зразок «раптом» при перевірці виявився належним до іншого надвиду, при тому це знахідка за межами відомого ареалу. Тобто, вид з'явився у списку як назва, проте не представлений популяцією, та й при перевірці цей єдиний зразок має діагностичні ознаки іншого виду. Ситуацій «вид є, але популяції немає» дуже багато, особливо у «заповідних фаунах», а по суті лише списках, часто не верифікованих.

Післямова

Пошук ознак і галузей застосування концепту «вид» свідчить про наявність такого «поля» інформації та спектру його застосування в теорії і на практиці. Тобто вид має ознаки не тільки абстракції, але й реальності. Ця реальність реалізується, як показано у статті, практично тільки в екологічній сфері, екологічній площині, при описах і аналізі регіональних або локальних біот. Власне цю тезу про однозначність виду тільки на такому (екологічному) рівні автор писав не раз і раніше (Загороднюк 2001, 2008, 2019; Загороднюк & Ємельянов 2003 тощо). Цей аналіз дозволив підвести більш структуровану систему обґрунтувань цього твердження.

Існування двох модусів — реального й однозначного виду на рівні локальних біот (угруповань) та виду-абстракції й неоднозначності на рівні таксономії й філогенетики всього роду — є суперечністю, яка має отримати розв'язку. Очевидно, що це дуже різні розуміння «виду», хоча вони суттєво перекриваються у кожній конкретній точці простору і часу, в яких існує вид. І по суті, зоною такого перекриття (тобто простором, а по суті точкою однозначності) цих двох статусів є зона існування *виду як члена угруповання*. Окрім того, вид в системі ієрархічних рівнів біотичного різноманіття, вміщений у таксономічну («генетичну») лінію і не передбачений в усіх інших (по суті екологічних) лініях — це також суперечність. І вона також має бути розв'язана. Розв'язка ця може бути у визнанні того, що вид якраз однозначний в екологічних ієрархічних рядах (хоч там йому не передбачено місця), а не у філогенетиці (де його вміщено).

Обидві суперечності розв'язуються визнанням реальності виду в екології на відміну від умовності категорії в філогенетиці. У складі біотичних угруповань розкриваються майже всі його емерджентні властивості, включно з системою охорони його самобутності, що доповнюється тими з них, які розкриваються у просторі й часі. Перші забезпечують автономну репродукцію, мінливість і внутрішньовидову диференціацію, збереження екоморфологічних дистанцій. Другі формують ареал, географічну мінливість та системи підтримання цілісності виду у просторі через дисперсію прибулих, міграційну активність та обмін генофондом між суміжними популяціями.

Подяки

Дякую всім, хто сприяв розвитку висловлених автором ідей, надто проф. І. Ємельянову та проф. Л. Рековцю. Дякую З. Баркасі за правки резюме статті.

Література

- Алехин, В. В. 1944. *География растений (Основы фитогеографии, экологии и фитоценологии)*. Второе издание. Советская наука, Москва, 1–455.
- Анистратенко, В. В. 1998. Гомеоморфия: суть явления и его значение для систематики и филогенетики (на примере брюхоногих моллюсков). *Вестник зоологии*, **32** (1–2): 98–107.
- Бигон, М., Дж. Харпер, К. Таунсенд. 1989. *Экология. Особи, популяції та сообщества. Том 2*. Мир, Москва, 1–477.
- Вишневський, Д. О. 2002. Аналіз угруповань унгулят України з позиції сталості Хатчінсона. *Вісник Луганського педагогічного університету імені Тараса Шевченка. Серія Біологічні науки*, № 1 (45): 195–197.
- Емельянов, И. Г. 1984. О понятии «емкость среды». *Биогеоценологические исследования на Украине: Тезисы докладов III республик. совещ. Под ред. М. А. Голубца. Львовское отделение Института ботаники АН УССР, Львов*, 8–11.
- Емельянов, И. Г., И. В. Загороднюк, В. Н. Хоменко. 1999. Таксономическая структура и сложность биотических сообществ. *Екологія та ноосферологія*, **8** (4): 6–17.
- Загороднюк, И. В., И. Г. Емельянов, В. Н. Хоменко. 1995. Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов. *Доповіді НАН України*, № 7: 145–148.
- Загороднюк, И., В. Покинчереда. 1997. Таксономія ссавців східнокарпатського регіону. В кн.: Загороднюк И., В. Покинчереда, О. Киселюк, Я. Довганич. *Теріофауна Карпатського біосферного заповідника*. Ін-т зоол. НАНУ, Київ, 16–23. (Додаток 5 до "Вестник зоологии").
- Загороднюк, И. В. 2003. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців. *Доповіді НАН України*, № 11: 179–187.
- Загороднюк, И. В., И. Г. Емельянов. 2003. Вид в екології як популяційна система та як компонент біотичного угруповання. *Вісник Дніпропетровського університету. Серія Біологія, Екологія*, **11** (1): 8–13.
- Загороднюк, И. 2008. Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **24**: 11–23.
- Загороднюк, И. 2011. Міжвидова гібридизація і фактори її формування на прикладі теріофауни Східної Європи. *Studia Biologica*, **5** (2): 173–210.
- Загороднюк, И. 2019. Концепції виду в біології: аналіз сутностей. *Geo&Bio*, **18**: 77–117.
- Загороднюк, И. 2020. Види-ідеї, матеріальні види та концепт видовості (про реальність виду, типи видів та їх різноманіття). *Geo&Bio*, **19**: 32–53. <http://doi.org/10.15407/gb1905>
- Загороднюк, И. 2021. Про вид, його реальність та типи видів. *Geo&Bio*, **20**: 34–49. <http://doi.org/10.15407/gb2006>
- Кузнецов, Б. А. 1936. О некоторых закономерностях распространения млекопитающих по Европейской части СССР. *Зоологический журнал*, **15** (1): 96–127.
- Любарский, Г. Ю. 2015. *Рождение науки. Аналитическая морфология, классификационная система, научный метод. Языки славянской культуры*, Москва, 1–192.
- Мальгин, В. М. 1983. *Систематика обыкновенных полевых*. Наука, Москва, 1–208.
- Мордкович, В. Г. 2005. *Основы биогеографии*. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 1–236.
- Павлинов, И. Я. 1992. Есть ли биологический вид, или в чем «вред» систематики. *Журнал общей биологии*, **53** (5): 757–767.
- Павлинов, И. Я. 2011. Как возможно выстраивать таксономическую теорию. *Зоологические исследования*, № 10: 45–100. https://zmmu.msu.ru/personal/pavlinov/doc/tax_theor_p.pdf
- Парамонов, С. Я. 1943. Что такое вид в биологии. *Советская ботаника*, № 2: 3–18.
- Попов, Б. М. 1939. К вопросу о географическом распространении некоторых млекопитающих в УССР. *Зоологический журнал*, **18** (2): 331–335.
- Степанян, Л. С. 1983. *Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР*. Наука, Москва, 1–294.
- Atran, S. 1990. *Cognitive Foundations of Natural History: Towards an Anthropology of Science*. Cambridge University Press, Cambridge, England, i-xii + 1–360.

- Barkasi, Z. L., I. V. Zagorodniuk. 2016. Spatial distribution of the micromammal fauna in the Ukrainian Carpathians. *Regional Aspects of Floristic and Faunistic Research*. Proceedings of the Third International Scientific Conference. Ed. by I. V. Skilsky, A. V. Yuzyk. Druk Art, Chernivtsi, 5–11.
- Bateson, W. 1913. *Problems of Genetics*. Yale University Press & Humphrey Milford, New Haven & London, 1–258. <https://bit.ly/38P2riu>
- Brower, A. V. Z. 2002. Cladistics, populations and species in geographical space: the case of *Heliconius* butterflies. In: R. DeSalle, W. Wheeler, G. Giribet (eds). *Molecular Systematics and Evolution: Theory and Practice*. vol. 92. Birkhäuser, Basel, 5–15. https://doi.org/10.1007/978-3-0348-8114-2_1
- Casetta, E. 2014. Are species social objects? Some Notes. *Rivista di estetica*, **57**: 173–183. <https://doi.org/10.4000/estetica.741>
- Janos, D. 2020. *Avicenna on the Ontology of Pure Quiddity*. Publisher De Gruyter, Berlin, i-xii + 1–762. ISBN 9783110652086
- Hume, J. P., D. Martill. 2019. Repeated evolution of flightlessness in Dryolimnas rails (Aves: Rallidae) after extinction and recolonization on Aldabra. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **186** (3): 666–672. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlz018>
- Pavlinov, I. Ya. 2021. Conceptualization of the species problem. In: Zagorodniuk, I. (ed.). *Species in Biology: Theory and Practice*. Ukrainian Theriological Society & NMNH NAS of Ukraine, Kyiv, 69–85. (Series: Novitates Theriologicae; Pars 12).
- Salt, G. W. 1979. A comment on the use of the term emergent properties. *The American Naturalist*, **113** (1): 145–148. <https://doi.org/10.1086/283370>

Резюме

ЗАГОРОДНЮК, І. Емерджентні властивості виду: існування між популяціями та угрупованнями. — Розглянуто ключовий блок задач у визначенні виду як явища, як концепту, як категорії — його емерджентні особливості. До таких віднесено 5 систем ознак, у т.ч. 1) діагноз (насамперед, морфологічний, включно з унікальними апоморфіями); 2) генотип в найширшому розумінні (включно з каріотипом); 3) система репродукції та охорони генофонду від змішування з чужорідними формами (репродуктивною ізоляцією); 4) географічний ареал (включно з типовими оселищами та межами їх поширення); 5) система мінливості (включно з наявністю й особливостями вікових змін, відмінностей статей та проявів географічної мінливості). Наведено свідчення того, що вид як реальність характеризується властивостями «повторюваних структур». До останніх автором віднесено такі шість: 1) лімітовані обсяги видового складу угруповань; 2) обмежені розмірні ряди гільдій; 3) паралелізми і явище ізоморфізму; 4) обмеження числа екотипів та явища вікаріатів; 5) гомеоморфії та обмеження морфологічних типів; 6) синперати як збіги меж ареалів. Наведено галузі безальтернативного застосування концепту «вид», включно з червоними списками, чеклістами, описами унікальних частин угруповань (ендеми, раритети тощо), об'єкти господарської уваги.

Генетическая концепция вида и ее универсальность

Сергей В. Межжерин

*Институт зоологи им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины (Киев, Украина)
e-mail: smezhzherin@gmail.com; orcid: 0000-0003-2905-5235*

MEZHYZHERIN, S. V. The genetic species concept and its versatility. — A review of the species criteria of the four most popular species concepts (typological, genetic, biological, and evolutionary-phylogenetic) shows that they are essentially the same. In each of them, the fact of fixing alternative alleles in diverging populations is a key circumstance in one form or another. Such groups of populations should be considered as a kind of evolutionary genetic discreteness supported by a protected gene pool. Therefore, a biological species should be understood as a set of populations, individuals of which have the fixation of common unique alleles for a number of structural genes. Differences between the concepts are secondary and are due to the emphasis on different sides of the same phenomenon or the use of different methods for determining the genetic structure. It is indicated that there are subjective difficulties in the application of the genetic concept (the reluctance of traditional taxonomists to lose their monopoly) and objective problems caused by the unequal period of divergence of taxa of the species rank and different ways of forming genetically discrete entities.

Введение

Системы взглядов, по-разному трактующие понятие «биологический вид», часто являются местом научных столкновений. И это неслучайно, поскольку вид как элементарная таксономическая единица лежит в основе классификационных построений биологического разнообразия. Отсюда необходимым условием становится единая трактовка научного содержания этого понятия. Тогда как неоднозначные или размытые представления о том, что такое вид, приводят не только к спорным таксономическим интерпретациям одного и того же объекта представителями разных научных школ, но и искажают объективную таксономическую иерархию, разрабатываемую специалистами разных систематических групп. В конечном счете, это приводит к несопоставимости как частных результатов, так и обобщений, основанных на оценках видового богатства, темпов эволюции, экосистемных и биогеографических построениях.

Можно насчитать до 10 научных концепций вида — систем взглядов, трактующих вид на основе определенных критериев, которые в практической систематике называются диагностическими характеристиками (признаками). Поскольку многие концепции не имеют однозначной трактовки, а также, по сути, дублируют друг друга, то следует проанализировать самые известные концепции, видовые критерии которых имеют реальную ценность.

Разнообразие концепций

Типологическая, или линнеевская концепция вида основана на анатомических особенностях строения организмов, наличии морфологических диагностических признаков общих для особей одного вида и строго отличающих их от индивидуумов других (Майр 1968, 1971). Это самая практичная концепция, поскольку 99 % видов описаны именно по особенностям строения тела. Актуальные недостатки: субъективность оценки значимости признаков, наличие модификационной и возрастной изменчивости, невозможность определения на личиночных стадиях.

Основы **генетической концепции вида** начали формироваться в 1920-х годах (Вавилов 1931) и к 1970-м этот процесс завершился, когда было достигнуто принципиальное понимание механизмов генетической дифференциации популяций в процессе видообразования (Dobzhansky, 1970). Тогда и стало ясно, что морфологическая (фенотипическая) неповторимость особей одного вида, передаваемая потомству, — следствие мутационной изменчивости и уникальности аллельного состава, формирующего особый генотип. При этом существенным моментом, определяющим стабильность вида, является защищенность генофонда популяций за счет полной или частичной репродуктивной изоляции в природе. К этому следует добавить, что практическая диагностика таксономической принадлежности с использованием генных маркеров по фиксациям аллельных состояний в природных популяциях, по сути, достигает 100% надежности.

Существует несколько способов оценить уникальность генотипа и факт фиксаций альтернативных аллелей. Реально эти подходы — не что иное, как последовательные ступени развития генетических методов исследования популяций, предпринимавшиеся генетиками нескольких поколений с целью изучения их генетической структуры

1. Оценка уникальности генотипа по фенотипу. Первичный и самый примитивный способ генетического анализа. Именно этот подход задействован в классической типологической концепции. Ограничения его применения: субъективность оценки веса признаков, модификационный и возрастной характер изменчивости.

2. Гибридологический анализ — в современном исполнении заключается в попытках не столько доказать сам факт репродуктивной изоляции в лабораторных условиях, сколько по проявлению генетического дисгенеза у потомства установить факт некомплементарности генетических аппаратов родительских особей. Метод трудоемкий и представляет собой длительную процедуру, так как требует не только получения гибридов второго поколения, но и зачастую доведения этого потомства до половозрелого состояния. Следует также учесть, что скрещивания в лабораторных условиях во многих случаях просто невозможно осуществить по техническим причинам. Кроме того, этот критерий неприменим к клоновым видам.

3. Кариологический анализ является естественным продолжением гибридологического, поскольку различия в наборах хромосом родителей автоматически предполагают гибридный дисгенез у потомства. Этот метод достаточно трудоемкий, хотя, благодаря высокой очевидности результатов, в середине прошлого столетия был очень популярным средством решения спорных таксономических вопросов (Воронцов 1958). Он мало подходит к мелким объектам и организмам с низким выходом метафазных пластинок. Принципиальное ограничение — его неприменимость к группам родового и семейственного уровня со стабильным кариотипом.

4. Аллозимный анализ — первый универсальный метод, который можно было использовать для решений запутанных таксономических вопросов, в принципе, у всех групп организмов. Его идея заключается в анализе изменчивости электрофоретических спектров белковых продуктов ряда структурных генов. Благодаря этому обстоятельству получил название «мультилокусный анализ». Внедрен в систематические исследования в первой половине 1970-х годов (Ayala *et al.* 1970, 1974; Selander *et al.* 1971; Lakoovaara *et al.* 1972; Avise *et al.* 1974a–b; Hedgcock & Ayala 1974). Именно тогда и была сформирована идея генетического мономорфизма, согласно которой эволюционные события связаны с качественными преобразованиями генетически консервативной части генома (Алтухов & Рычков, 1972; Алтухов 2003). На основе аллозимного метода разработана концепция генетических дистанций (Nei 1972), дальнейшее развитие получила идея молекулярных часов (Nei 1972, 1975; Kumar 2005). Главные недостатки этого подхода: невозможность длительного хранения проб даже при низких температурах, технические сложности при работе с микрообъектами, необходимость реперных особей на электрофореграмме.

5. Анализ нуклеотидных последовательностей ДНК в таксономии и эволюционной биологии — система разнообразных методов (Avise 1994). В ситуации использования микронавесок и прижизненных исследований требуется использование полимеразной цепной реакции. Самым убедительным способом решения спорных систематических вопросов является секвенирование нуклеотидных последовательностей нескольких структурных генов. Преимущества метода: применимость к любому объекту, использование микропроб, возможность создания баз данных, легко поддающихся биоинформационному анализу, длительное хранение и транспортировка проб в этаноле. Кроме того, в отличие, например, от кариотипирования, требующего серьезного лабораторного опыта, анализ ДНК — это инженерные манипуляции, поставленные на поток. Трудности анализа связаны в большей степени с интерпретациями данных, требующими генетического образования. Кроме того, в ситуации гипервариабельных участков ДНК размываются границы дифференциации между видами и популяциями.

Биологическая концепция обычно отождествляется с «фактом репродуктивной изоляции в природе» и с авторством Э. Майра. Тем не менее, в известном труде «Зоологический вид и эволюция» (Майр 1968) в качестве

главного критерия выступает факт генетической прерывистости в природе, а вид представлен как информационно (генетически) защищенная система, что следует устанавливать по уникальности аллельного состава. В последующем своем труде «Принципы зоологической систематики» (Майр 1971), подтверждая свою приверженность биологической концепции, Э. Майр четко формулирует, что в основном биологическом смысле: «вид есть защищенный генофонд» (с. 40). Очевидно, что применения оборота «защита генофонда» имеет смысл в ситуации его уникальности, которую формирует определенный набор аллелей. Несмотря на популярность репродуктивных критериев, концепция малоприменима на практике. Межвидовая гибридизация, как выяснилось в последние десятилетия (Arnold 1972; Genovart 1989; Abbotti *et al.* 2018), у животных явление более чем обычное, а у близких видов растений, в случае симбиотопии, обязательное (Грант 1984). Кроме того, отсутствует возможность применения биологической концепции к клоново воспроизводимым организмам и географически изолированным таксонам, статус которых дискутируется.

Эволюционная, или филогенетическая концепция вида — представление о виде, как, независимой эволюционирующей единице, берет начало еще от Г. Симпсона (Simpson 1951). В ситуации мультилокусного анализа идея претерпела ряд незначительных изменений (Wiley 1978; McKittrick & Zink 1981), акцентированных на факт эволюционно-генетической дискретности. Ключевой диагностирующей характеристикой, как и в случае генетической концепции, выступает уникальность аллелей. При этом вводится понятие генетической дистанции — количественной оценки степени отдаленности эволюционирующих сущностей на основе мультилокусных данных (Nei 1972, 1975) или гомологичных нуклеотидных замещений одного структурного гена (Nei 1985). Видами считаются группы популяций, достигшие порогового значения генетической дивергенции. Превышение этого уровня обычно является свидетельством того, что анализируемые группы популяций по историческим меркам достаточно долго эволюционировали независимо друг от друга, что позволило им накопить необходимое число мутаций, делающих изменения в строении тела и функционировании организма необратимыми. На основе генетических дистанций легко реконструируются филогенетические взаимоотношения, для чего формируется матрица, а затем строятся дендрограммы. Если исходить из концепции молекулярных часов (Nei 1975; Kumar 2005), то период видовой дивергенции у животных находится в диапазоне 1–3 млн. лет. Эти цифры подтверждают и данные палеонтологических исследований, в частности, проводившиеся на палеарктических мелких млекопитающих (Межжерин 1997а–б; Межжерин *et al.* 1995) — группе, изученной палеонтологами, достаточно подробно.

Нетрудно заметить, что все четыре концепции — по сути, одно и то же, поскольку в качестве главного видowego критерия сравниваемых сущностей так или иначе выступает факт фиксации альтернативных аллельных состояний. Это обстоятельство можно определить по особенностям фенотипа (мор-

фологическим признакам), проявлению гибридного дисгенеза у потомства, особенностям макростроения генетического аппарата (кариотипу), последовательностям аминокислотного состава гомологичных белков (аллозимный анализ) или гомологичным нуклеотидным последовательностям нуклеиновых кислот.

Трудности реализации генетических критериев вида

Их можно разделить на две группы: субъективные и объективные.

Субъективные трудности связаны с нежеланием маститых систематиков-типологов переходить на генетические «рельсы», таким образом сохраняя «статус кво» в своей группе. Этот стиль живуч в малоизученных группах, являющихся вотчиной узких специалистов, но оказывается неприемлемым для популярных групп, с которыми постоянно работают исследователи разных направлений. Недопустимость такого стиля связана с тем, что определительные ключи, построенные по признакам, требующим «глаза систематика» и не подкрепленные каким-либо количественным анализом изменчивости, являются неэффективными при массовом использовании разными специалистами, а результаты видовых определений часто невоспроизводимы.

К **объективным проблемам**, прежде всего, относится системная организация вида (Вавилов 1991; Красилов 1998). Еще в 1920-х годах стало ясно, что практически любой широкоареальный полиморфный вид состоит из генетически отличных локальных мономорфных форм. Первых называли «линнеонами», вторых «жорданонами» (Филипиченко 1929). На современном уровне знаний согласно пункту 6.2 Международного кодекса зоологической номенклатуры «линнеоны» следует рассматривать как надвидовые комплексы (*superspecies*), а «жорданоны» — викарными видами. Иерархическая структура вида обусловлена разным возрастом таксонов. Период дивергенции широкоареальных полиморфных видов, согласно генетическим дистанциям (Межжерин 1997а–б; Межжерин *et al.* 1995), оценивается в диапазоне 2–3 млн. лет, вторых — где-то 0,5–1,0 млн. лет. Вероятно, что за разным возрастом дивергенции скрываются и неоднозначные механизмы образования таксонов. В первом случае, это могут быть качественные перестройки мономорфной части генома (Алтухов 2003), во втором — накопление генетических различий при пространственной изоляции на протяжении длительного времени. Особую сложность вызывает определение принадлежности к разным викарным видам особей, которых идентифицируют «на сериях», поскольку устойчивые генетические различия в этом случае минимальны. Более того, в ситуации парапатрии между викарными видами практически всегда имеет место интрогрессивная гибридизация, в результате которой образуются либо узкие гибридные зоны, либо широкие области генных интрогрессий, которые рассматриваются как генные потоки. Еще одной проблемой является неопределенность возраста дивергенции викарных видов. Обычно она составляет сотни тысяч лет, но при этом нижняя планка строго не обозначена.

Это приводит к тому, что викарных видов, особенно при анализе гипервариабельных участков мтДНК, можно надробить «сколько душа пожелает».

Еще одной объективной проблемой применения генетической концепции является гибридное или мгновенное видообразование, при котором вследствие гибридизационных процессов реализуются два эволюционных сценария. Первый — возникновение амфидиплоидии — амфимиктических гибридов-аллополиплоидов, которые обычно имеют два, реже три и даже четыре кратных набора хромосом родительских видов. Наличие двойных родительских хромосом позволяет сохранить конъюгацию в профазе-1 и с помощью мейоза осуществлять переход к гаплоидным стадиям (у животных продуцировать гаметы). В царстве растений примеров амфилоидии множество (Грант 1984). У животных явление обычно во многих группах голарктических беспозвоночных, в частности, у малощетинковых червей (Межжерин *et al.* 2018). У рыб амфилоидия представлена не только у всех представителей родов *Barbus*, *Carassius*, *Cyprinus*, но и у целых семейств (Acipenseridae, Catostomidae, Salmonidae, Thymallidae) (Васильев 1985). Среди земноводных амфидиплоидными являются такие широкоареальные виды как данатинская жаба *Bufo danatensis* (Межжерин & Писанец 1995) и североамериканская квакша *Hyla versicolor* (Vrijenhoek 2006). Особенностью амфилоидии является и то обстоятельство, что, как правило, предковые диплоидные формы отсутствуют, очевидно, вымирают, реже генетически существенно трансформируются, что означает несводимость генома амфидиплоидов к геномам предполагаемых родительских видов.

Второй сценарий — межвидовая гибридизация, сопровождающаяся отказом от мейоза и переходом на амейоз и партеногенетическое клонирование. В этой ситуации предковые виды обычно рецессивны и, как правило, установлены. У животных классический партеногенетический вид представляет собой ряд разноплоидных форм с некратным набором геномов от двух и более родительских видов, число которых может варьировать от 2 до 8, хотя чаще всего это триплоиды. Такой вид можно трактовать как некую сетку генетически дискретных сущностей (Боркин & Даревский 1980), образующихся в результате беккроссирования или последовательных скрещиваний гибридов с близкородственными видами.

В ситуации с амфилоидией и критериями вида, в принципе, мало, что меняется. Проблемными оказываются только филогенетические построения, основанные на концепции генетических дистанций и идее молекулярных часов. Последнее предполагает постепенное накопление генетических изменений в дивергирующих филумах, тогда как в случае с амфилоидами речь идет о мгновенном видообразовании. В случае с партеногенетами все выглядит не так однозначно. С одной стороны, их способность к автономному воспроизводству и наличие четко выраженных генетических отличий от родительских видов, дает основание считать их самостоятельными генетическими сущностями, с другой, из-за выводимости геномов этих форм из геномов родительских видов их следует признавать гибридами. Последний подход

вполне адекватен, однако и тут есть свои исключения. Первое: хотя бы один из родительских видов неизвестен, а может даже и вымер, как, например, в ситуации с дождевыми червями рода *Aporrectodea* (Межжерин *et al.* 2018), карасем серебряным *Carassius gibelio* (Mezhzherin *et al.* 2020) и пиренейским голавлем *Squalius alburnoides* (Cunha *et al.* 2011). Второе: имеются целые группы даже уровня подкласса, в частности речь идет о бделлоидных клещевидных Bdelloidea (Welch *et al.* 2009), у которых все рецентные виды являются партеногенетами.

Особый вопрос — это эволюционное значение гомеозисных мутаций, внутриклеточных паразитов типа *Wolbachia*, вирусов и мобильных элементов. Все эти факторы могут приводить к быстрому изменению программ индивидуального развития, способов размножения, репродуктивной изоляции, а значит, стать причинами запуска видообразования (Wade 2001; Корочкин 2002). Однако остается неясным, насколько изменения, вызванные этими факторами, являются необратимыми. Кроме того, в отличие от стандартного дивергентного видообразования, в этом случае не мутируют структурные гены, кодирующие разнообразные белки. Весьма вероятно, что все эти нетрадиционные эволюционные факторы действительно приводят к появлению морфологически отличных и репродуктивно изолированных существ. Однако, кроме того, что эти изменения вполне могут быть обратимыми, следует учесть, что возраст дивергенции такого рода «таксонов» составляет только десятки и сотни лет. Поэтому их правильно считать провидами и не более.

Выводы

1. Генетическая концепция, основанная на представлении о виде, как эволюционно-генетической дискретности, является универсальной. В ее основе лежит уникальность генофонда популяций, обусловленная фиксациями уникальных аллелей, что в той иной форме присуще видовым критериям всех основных концепций.

2. Генофонд вида следует рассматривать как защищенную систему. Несмотря на обширность гибридизационных событий его уникальность сохраняется либо благодаря репродуктивной изоляции, пусть и ограниченной, либо пространственному розобщению родственных форм.

3. Использование аллельных состояний, как видовых признаков, обладает высокой практической ценностью и позволяет на 100 % определять особей конкретного вида или признавать их гибридами.

4. Объективные проблемы применения генетической концепции — это в большей степени вопрос научных договоренностей: каким признать минимальный уровень дивергенции викарных видов, что считать видом в ситуации клонового видообразования, какой статус придавать потенциальным видам — провидам, а не следствие ущербности генетических критериев как таковых.

Литература

- Алтухов, Ю. П. 2003. *Генетические процессы в популяциях*. Академкнига, Москва, 1–431.
- Алтухов, Ю. П., Ю. Г. Рычков. 1972. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение. *Журнал общей биологии*, **33** (3): 281–300.
- Боркин, Л. Я., И. С. Даревский. 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных. *Журнал общей биологии*, **41** (4): 485–506.
- Вавилов, Н. И. 1931. Линнеевский вид как система. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*, **26** (3): 109–134.
- Васильев, В. П. 1985. *Эволюционная кариология рыб*. Наука, Москва, 1–299.
- Воронцов, Н. Н. 1958. Значение хромосомных наборов для систематики млекопитающих. *Бюлл. МОИП., отд. биол.*, **6** (2): 5–36.
- Грант, В. 1984. *Видообразование у растений*. Мир, Москва, 1–528.
- Корочкин, Л. И. 2002. Онтогенез, эволюция и гены. *Природа*, № 7: 10–19.
- Красилов, В. А. 1988. Вавиловский вид как система. *Эволюционные исследования. Вавиловские темы*. ДВО РАН, Владивосток, 6–16.
- Майр, Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. Мир, Москва, 1–597.
- Майр, Э. 1971. *Принципы зоологической систематики*. Мир, Москва, 1–454.
- Межжерин, С. В., С. Ю. Морозов-Леонов, И. А. Кузнецова. 1995. Биохимическая изменчивость и генетическая дивергенция полевок *Arvicolidae* Палеарктики. *Генетика*, **31** (6): 788–797.
- Межжерин, С. В. 1997. Пунктуализм или градуализм: данные по генетической дифференциации мелких млекопитающих Палеарктики. *Генетика*, **33** (4): 518–523.
- Межжерин, С. В. 1997. *Мыши Северной Евразии: систематика и сравнительная молекулярная эволюция*. Автореф. ... докт. биол. наук. Киев, 1–48.
- Межжерин, С. В., Е. М. Писанец. 1995. Генетическая структура и происхождение тетраплоидной жабы *Bufo danatensis* Pisanetz, 1978 (*Amphibia*, *Bufo*nidae) Средней Азии. Описание генных систем и уровень биохимического полиморфизма. *Генетика*, **31** (1): 43–53.
- Межжерин, С. В., А. В. Гарбар, Р. П. Власенко, И. П. Онищук, И. Ю. Коцюба, Е. И. Жалай. 2018. *Эволюционный парадокс партеногенетических дождевых червей*. Наукова Думка, Киев, 1–232.
- Филиппченко, Ю. А. 1929. *Изменчивость и методы ее изучения*. 4-е изд. Госиздат, Москва, Ленинград, 1–275.
- Abbotti, R., D. Albado, S. Ansell, et al. 2013. Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology* **26** (2): 229–246.
- Avise, J. C., M. H. Smith, R. K. Selander. 1974. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. VI. Systematic relationships in the boylii species group. *Journal of Mammalogy*, **55** (4): 751–763.
- Avise, J. C., M. H. Smith, R. K. Selander. 1974. Biochemical genetics of sunfish. II. Genic similarity between hybridizing species. *The American Naturalist*, **108** (962): 458–472.
- Avise, J. C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. Chapman and Hall, International Thompson Publishing company, 1–398.
- Ayala, F. J., C. A. Mourao, S. Perez-Salas, R. Richmond, T. Dobzhansky. 1970. Enzyme variability in the *Drosophila willstoni* group. I. Genetic differentiation among sibling species. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, **67** (1): 225–232.
- Ayala, F. J., M. L. Tracey, D. Hedgecock, R. C. Richmond. 1974. Genetic differentiation during the speciation process in *Drosophila*. *Evolution*, **28** (4): 576–592.
- Arnold, M. L. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **22**: 237–261.
- Cunha, C., I. Doadrio, J. Abrantes, M. M. Coelho. 2011. The evolutionary history of the allopolyploid *Squalius alburnoides* (Cyprinidae) complex in the northern Iberian peninsula. *Heredity*, **106** (1): 100–112.
- Dobzhansky, Th. 1970. *Genetics of the evolutionary process*. Columbia Univ. Press, New York, 1–505.
- Genovart, M. 2009. Natural hybridization and conservation. *Biodiversity and Conservation*, **18** (6): 1435–1439.

- Hedgecock, D., F. J. Ayala. 1974. Evolutionary divergence in the genus *Taricha* (Salamandridae). *Copeia*, No. 4: 738–747.
- Kumar, S. 2005. Molecular clocks: four decades of evolution. *Nature Reviews Genetics*, **6** (8): 654–662.
- Lakoovaara, S., A. Saura, C. T. Falk. 1972. Genetic distance and evolutionary relationships in the *Drosophila obscura* group. *Evolution*, **26** (1): 177–184.
- McKittrick, M., R. Zink. 1988. Species concepts in ornithology. *The Condor*, **90** (1): 1–14.
- Mezherin, S.V., P. P. Pukhtaevych, S.V. Kokodiy. 2020. The polyclonal structure of unisexual prussian carp (*Carassius gibelio* (Bloch, 1782)) settlements in Northern Ukraine: comparison analysis of allozyme markers and chromosome numbers. *Cytology and Genetics*, **54** (1): 55–62.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, **106** (949): 283–292.
- Nei, M. 1975. *Molecular population genetics and evolution*. North-Holland, Amsterdam, 1–288.
- Nei, M. 1987. Genetic distance and molecular phylogeny. *Population Genetics and Fishery Management*. Seattle, WA, University of Washington Press, 193–223.
- Selander, R. K., M. H. Smith, S. Y. Young, W. E. Johnson, J. B. Gentry. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. *University of Texas Publications*, **7103**: 49–90.
- Simpson, G. G. 1951. The species concept. *Evolution*, **5** (4): 285–298.
- Vrijenhoek, R. C. 2006. Polyploid hybrids: multiple origins of a treefrog species. *Current Biology*, **16** (7): 245–247.
- Wade, M. J. 2001. Infectious speciation. *Nature*, **409**: 675–677.
- Welch, D. B. M., C. Ricci, M. Meselson. 2009. Bdelloid Rotifers: progress in understanding the success of an evolutionary scandal. *Lost Sex. The Evolutionary Biology of Parthenogenesis*. Springer. 259–279.
- Wiley, E. O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Biology*, **27** (1): 17–26.

Резюме

МЕЖЕРИН, С. В. Генетична концепція виду та її універсальність. — Огляд видових критеріїв чотирьох найпопулярніших концепцій виду (типологічної, генетичної, біологічної та еволюційно-філогенетичної) доводить, що за своєю сутністю вони однакові. У кожній в якості ключової обставини в той чи іншій формі виступає факт закріплення альтернативних алелів у популяціях, що дивергують. Такі групи популяцій повинні розглядатися як еволюційно-генетична дискретність, що підтримується захищеним генофондом. Тому під біологічним видом слід розуміти сукупність популяцій, особини яких мають фіксацію спільних унікальних алелів по ряду структурних генів. Відмінності між концепціями другорядні і зумовлені акцентуванням на різні сторони одного явища або використанням різних методів визначення генетичної структури популяцій. Вказується, що існують як суб'єктивні труднощі застосування генетичної концепції (небажання традиційних систематиків втрачати монополію), так і об'єктивні проблеми, що обумовлені неоднаковими періодом дивергенції таксонів видового рангу і різними способами утворення генетично дискретних сутностей.

Conceptualization of the species problem

Igor Ya. Pavlinov

Research Zoological Museum at Lomonosov Moscow State University (Moscow)
email: igor_pavlinov@zmmu.msu.ru; orcid: 0000-0003-1461-1884

PAVLINOV, I. Ya. Conceptualization of the species problem. — The species problem is understood as a result of the contradiction between aspiration and inability to reduce diversity of species conceptions (SCs) to a single one. Any SC represents the natural species phenomenon in a certain cognitive situation and serves as a heuristic model of this phenomenon in the latter. SCs of various levels of generality emerge as a result of sequential multiple reduction cascade; the more reduction steps lead to a particular SC, the less it is adequate to the natural species phenomenon. The entire array of SCs can be represented by a conceptual pyramid, within which various SCs occur as particular interpretations of more general (inclusive) concepts and have no sense without contexts imposed by them. It is suggested that, in order to define natural “species in general,” a certain concept of biota should be fixed at the top of conceptual pyramid allowing to distinguish between species and non-species (such as life form, syntaxa, guilds) phenomena. The ontology of the natural species phenomenon is presumably determined by its essence, viz. specieshood. The latter is a part of the entire natural history of organisms, so its manifestations are group-specific and evolve with the evolutionary development of the structure of biota.

Introduction

The general concept of species takes an accentuated position in the basic thesaurus of biology along with concepts of gene, cell, organism, ecosystem, evolution, etc. Recognition of the fundamental significance of species is evidenced by a proposal to single out a biological discipline dealing with various species issues, it was designated as *hexonomy* (Skvortsov 1967), or *eidology* (Zavadsky 1968) (not in the sense of Husserl), or *eidonomy* (Dubois 2011).

A specific “enclosure” of the species concept is shaped by an equally fundamental species problem. On the whole, it is caused by a variety of different species conceptions, though its main content and historical origins can be thought of in different ways. Some authors considered it from a philosophical perspective (Ereshefsky 1992, 2009, 2010; Ruse 1995; Ellis 2011; Wilkins 2009; Bartlett 2015; Nathan 2017), whereas others accentuate on its biological content (de Queiroz 2005; Reydon 2005; Pavlinov 2009, 2013a; Amitani 2015; Zachos 2016; Mishler 2021). This conceptual *species uncertainty* (Hey *et al.* 2003) can be traced back to Aristotle’s natural philosophy, who burden the general notion of species, or rather *eidos*, with several fundamentally different meanings (Balme 1962). As a peculiar scientific phenomenon, the species problem was recognized and denoted explicitly as early as in the first half of the 20th century (Robson 1928; Hawkins 1935). It has been being actively discussed since then, with several festschrifts (Mayr 1957;

Wilson 1999; Wheeler & Meier 2000; Pavlinov 2013b) and monographs (Volkova & Filyukov 1966; Ghiselin 1997; Hey 2001a; Morgun 2002; Stamos 2003), including most recent ones (Wilkins 2009; Richards 2010; Zachos 2016; Mishler 2021), being published on this matter. These still lasting hot debates, with no clear “light at the end of the tunnel,” motivated Scott Atran to point out that “ongoing inquiry into the ‘species problem’ surely counts as one of the basic set of scientific puzzles by which to measure success” of theoretical biology (Atran 1987: 270).

Regardless of particular perspectives, from which this “scientific puzzle” can be considered—empirical and theoretical, biological and philosophical, ontological and epistemological, etc., it is clear that all its considerations are theory-burden. Therefore, the whole of the species problem is to be subject to the thorough conceptual analysis aimed at the uncovering fundamental causes of the species uncertainty—philosophical, cognitive, historical, etc. Such an analysis is significant both in itself and eventually by paving the possible ways toward transforming the species problem into a resolvable task.

To make it (hopefully) clearer what is presumed by conceptualist standpoint with regard to the species in general and the species problem in particular, let us consider three basic modes of ontologizing the species phenomenon. According to *nominalism*, species does not exist in nature at all, so it is but a cognitive artifact. According to *realism*, the natural species phenomenon exists, and its existence is self-evident and does not require any reasonable justification. According to *conceptualism*, an initial assumption asserts that there some complexly organized multifold structure of the diversity of living matter exists, and one of its manifestations is species. To recognize the latter and to distinguish between “species” and “non-species” phenomena, a certain theoretical construction—namely, general concept of species—is needed (Pavlinov 2009, 2017; Richards 2010; Amitani 2017). Particular conceptions result from focusing attention at different aspects of the complex species phenomenon, so they acknowledge substantively different particular species units within that multifold structure.

This article investigates a possible format of contemplation of the species problem within the context of contemporary conceptualism, as it is outlined by Chris Swoyer (2006). Accordingly, it will be first outlined briefly the structure of cognitive situation, within which this problem is considered from a conceptualist standpoint, including its three-component partitioning, reduction cascade responsible for generating the whole of species uncertainty, and conceptual pyramid of particular species conceptions of various levels of generality. These philosophical reflections will be continued with the analysis of fuzzy nature of the general notion of species as one of the causes (and noticeable manifestations) of the species problem, including an important issue of species definition(s). At last, contribution of the contemporary essentialism to the conceptualization of the problem in question will be highlighted, with emphasizing on the specieshood as an integrated part of the whole natural history of organisms, with its diversity being largely responsible and thus partly explaining ontologically the species problem.

Why the species problem?

The reason for emergence and persisting of the species problem in its traditional understanding was indicated above: it is due to the existence of different particular species conceptions. However, it seems to be only a part of the problem in question; another (and probably most fundamental) one is a contradiction between an aspiration and inability of biologists and natural science philosophers to reduce this diversity to a single species conception, be it the most general (“omnispective”) or a certain privileged particular one (Pavlinov 2013a, 2017, 2018). From the conceptualist perspective, the latter contradiction can be thought of as a manifestation of a more general confrontation between monistic and pluralistic treatments of both Nature itself and the ways of its cognition.

The monistic attitude is rooted in the Antique natural philosophy with its idea of the fundamental “first principle” of Nature, which was strengthened in the Middle Ages by the Biblical faith in that this “first principle” was actually the Divine plan of creation. This standpoint underlies the whole of classical natural sciences with its aspiration to describe and explain everything by a unified and thus universal theory operating with universal notions and concepts. In classical biology, the universal Natural System of organisms appeared to be such theory, one of the basic notions of which was that of species. That is why classical paradigm in biology is aimed at searching for such universal species concept applied uniformly to all groups of organisms; this is so-called *species monism*.

The non-classical philosophy of science recognizes that any natural phenomenon is too complex to be explained exhaustively by such a unified “theory of everything” and represented adequately by a single universal concept. This is because any concept is but a simplified account of such a complex phenomenon unable to generalize it in an exhaustive form. So, supposing for granted that there *is* (or *might be*) species as a natural phenomenon inherent in Nature, viz., *natural species* in the sense of Kunz (2012), any one particular species conception captures only its certain particular manifestation. Accordingly, the most adequate “omnispective” representation of such generally understood natural species can be approximated only by a certain combination of these conceptions. This presumes *species pluralism* that was considered by many authors on various grounds, both philosophical (Kitcher 1984; Ereshefsky 1992, 1998; Stanford 1995; Dupré 1999; Hull 1999; Nathan 2017) and biological (Mishler & Donoghue 1982; Pavlinov 2009, 2013a; Zachos 2016; Minelli 2020).

Trying to put species monism and pluralism in a certain balance, it seems to be reasonable to distinguish between two major levels of conceptual generalizations about species. One of these is a general *idea of species*, to which a certain *general concept of species* may accord. It is a legacy of that stage in the development of natural science when species was thought of as a fundamental element of the natural-philosophically understood System of Nature being a universal law of nature (Atran 1987; Pavlinov 2018, 2021). The latter became outdated subsequently, but its integrating effect remained to unite all particular treatments of this general concept in a certain way. Such treatments correspond to more or less formalized par-

ticular species conceptions representing various treatments of the general idea/concept. So, one of the key issues in the species problem, as it is seen from the conceptualist standpoint, is to understand interrelations between general and particular species conceptions within such hierarchy (Mayden 1997; Naomi 2011; Pavlinov 2013a).

Cognitive situation

Modern conceptualism, coupled with cognitive science (Swoyer 2006; Velichkovsky 2006), acknowledges a fundamental role of three-partitioned *cognitive* (or *knowledge*) *situation*, in which all the cognitive activity is conducted (Wood 1940; Yudin 1997). Accordingly, conceptualist analysis of the species problem should begin with the clarifying how the respective cognitive situation is structured and functioning.

The latter is composed of ontological, epistemological, and subjective basic components. They interact with each other in a complex manner, and it is their interaction that shapes the structure of cognitive situation. Aphoristically, the latter can be represented as a kind of *cognitive triangle*: its vertices correspond to these three components, while its edges signify their mutual interrelations (Pavlinov 2017, 2018, 2021).

The *ontological component* outlines *what* is studied in the given cognitive situation; this “what” refers to an object being cognized, species phenomenon in our case. It is important to emphasize that the component in question is not natural species as such, i.e., as a natural phenomenon outside and besides a cognitive situation, but its representation in the latter by the general species concept. According to one of its possible interpretations, such concept can be considered a *cognitive model* (in the sense of Wartofsky 1979) of what the natural species is or may be. Since this concept is obviously not the natural phenomenon itself, but its partial representation (cognitive model), an *ontological gap* arises between them (Williamson 2000), which is responsible largely for the species problem. The general concept together with all its particular interpretations outlines the ontologically (metaphysically) sound *conceptual space* (in the sense of Gärdenfors 2000), so the latter looks like a kind of “patchwork” with particular conceptions as its “patches” (Novick & Doolittle 2021). Being a cognitive model, each conception functions as a kind of heuristic designed to arrange the diversity of organisms into an ordered set of certain units traditionally called species. So, the main task of developing ontological component of cognitive situation is to make the species concept an adequate representation of natural species, which simultaneously makes the model in question most reliable as an heuristic.

The *epistemological component* is about *how* the natural species phenomenon can and should be represented and explored in the respective cognitive situation. Its main task is to develop some episteme as a means of comprehension of and dealing with this phenomenon being conceptualized ontologically one or another way. This episteme includes the rational conditions of acknowledging natural species phenomenon existing and knowable, together with the rational principles of its

cognition conceptually and distinguishing practically. The occurrence of the epistemological component in the cognitive situation leads to a hidden epistemic pitfall due to ignoring or downplaying the above ontological gap. This pitfall is brightly expressed by one of the Zen Buddhism aphorisms: “a person mistakes his finger pointing at the moon for the moon itself.” This means that, when biologists analyze the species diversity, they hardly take into account that it is a particular species conception (a “finger”) that makes them seeing in nature a certain phenomenon they call species (the “moon”).

The significance of the *subjective component* of the cognitive situation is determined by the very fact that such situation does not exist without a knowing subject (Toulmin 1972; Haack 1979). It is the latter that creates and configures the entire situation by fixing, some or another way, the above two its basic components and their interrelations. In fact, it is the subject (scientific community, research school, person) that is responsible for both inventing a general idea of species and elaborating and implementing particular species conceptions, according to which it is decided what species is and what it is not, whether it is real or nominal, is it stationary or evolving, etc. Thus, a subject’s influence is inevitably present in any scientific knowledge, and its formative input in the species problem should not be ignored.

The above-considered distinction between two basic levels of species concepts, general and particular ones, makes it reasonable to distinguish between similar levels in the structure of overall cognitive situations, with which the (still non-existing) “theory of species” operates. A lower one corresponds to the particular rather simply construed situations, each dealing with a particular species conception. So the latter can be thought of as a focal center of the respective cognitive triangle. A higher level corresponds to a common meta-situation colligating particular ones, just as particular species conceptions are colligated by the general one. The respective “meta-triangle” has in its focal center not only the general species concept but also the species problem. In fact, the latter does not exist in any one of particular situations, and it encompasses all uncertainties generated by attempting to combine them.

Reduction cascade

According to one of the principal ideas put forward in the previous section, the multi-faceted natural species phenomenon is represented in the respective cognitive situation not by itself, but by a certain more or less formalized concept serving as its cognitive model. Another important idea is that such a concept (model) is simpler as compared to the phenomenon in question. This means that construing such a cognitive situation involves certain *ontological reduction*, which means both “cutting” an investigated species phenomenon from its natural “environment” and its simplification. Such a reduction is an obligatory part of the epistemological component responsible for the above-mentioned ontological gap.

Epistemological justification of the ontological reduction is two-fold. On the one hand, its fundamental cause is the above-emphasized limited ability of human

cognitive means. On the other hand, an ultimate aim of the epistemological component is to elaborate certain operational conceptions as concrete tools for the analysis of species diversity in nature. From this perspective, more simple conceptions are preferable to more complex (Mishler & Donoghue 1982); e.g. phenetic or cladistic conceptions are “better” in this respect as compared to the evolutionary one.

The whole reduction operation can be represented in the form of a descending stepwise *reduction cascade*. It begins with the recognizing certain structures or processes within biota, one of which elements is supposed to be the natural species. The next is reduction of the general species concept to certain particular conceptions, each being defined with the reference to particular processes (causes) structuring biota; these may be evolutionary or phylogenetic or ecological conceptions. The latter may be, of necessity, reduced to far more particular ones; for instance, several particular theoretical conceptions (such as lineage, node-based, etc.) can be separated within the more complex phylogenetic one. The stepwise reduction is finalized by elaboration of the operational conceptions and criteria for delineating particular species based on the empirical data.

Biota is a complexly organized hierarchical system, whose constituting elements and processes of different levels of generality interact with each other both “horizontally” (within each level) and “vertically” (between levels). It is evident that the more of such interactions are “cut off” at each of the succeeding reduction steps, the less the respective conception thus construed retains references to the properties of the real nature. Respectively, the more of effects of epistemological and subjective components of the cognitive situation are accumulated in it that are responsible for the ontological reduction. Therefore, the longer the reduction cascade is, the wider is the ontological gap between an idea of natural species phenomenon and a particular species conception produced ultimately by this reduction. This means that the more steps are involved in the reduction cascade leading to a particular species conception, the less the latter is “natural” (refers to something actually existing in nature) and the more it is “artificial” (refers to something non-existing out of a particular cognitive situation).

At each sequential step of this reduction cascade, recognition of certain phenomena of various levels of generality are justified by certain substantive theoretical considerations. This means that the higher-order considerations serve as a kind of the conceptual frameworks for respective lower-order ones making the latter *framework-relative* (Bartlett 2015). This makes the whole cascade clearly conceptualized from the very beginning to the end.

Conceptual pyramid

As far as the above-discussed ontological reduction means simplification, there is a potential possibility for the natural species phenomenon to be represented by several particular conceptions, each of which being adequate to its certain manifestation or aspect. For instance, “species in general” can be reduced either to ecological or phylogenetic species conceptions, and the phylogenetic one can be decom-

posed into narrower conceptions depending on the treatments of species as a particular fragment of phylogenetic tree (node, internode, lineage, etc.). Therefore, the reduction cascade leads inevitably to a consequential multiplication of the species conceptions: more general and inclusive ones are less in their number than more particular ones. Accordingly, a hierarchy of species conceptions of various levels of generality is generated that may be imagined as a *conceptual pyramid* as another representation of the cognitive situation dealing with the species problem. It formalizes Richard Mayden's idea about hierarchical relationships between species conceptions (Mayden 1997, 1999; Naomi 2011; Pavlinov 2013a; Zachos 2016).

It is of prime importance to emphasize that at each level of generality of the conceptual pyramid thus construed, save for the highest one corresponding to undefined "unique beginner" (in the sense of Berlin *et al.* 1973), the lower-level species conceptions arise not by themselves, but as more detailed interpretations of the higher-level ones. It is such interpretations that make respective particular conceptions meaningful according to a certain biologically sound generalizations operating at higher levels of generality. Correspondingly, without reference to the latter, any particular species conception seems to be introduced *ad hoc* without serious biologically meaningful justification.

This leads to an important conclusion concerning operational species conceptions: these are the theoretical ones that make operational ones biologically sound. So, figuratively speaking, it is the particular theoretical conception that "dictates" a researcher how the empirical data should be analyzed and which units of biodiversity should be recognized as the concrete species. Therefore, the empirical conceptions of least recognizable or least inclusive units, though preferable from a pure pragmatic standpoint (Cracraft 1989; Brasier 1997; Claridge *et al.* 1997; Pleijel & Rouse 2000; Seifert 2014), seem to be "biologically empty" to the extent they do not refer to any biologically sound metaphysics. This conclusion, followed from the above-mentioned framework-relative epistemology, agrees with the general conceptualist idea of the theory-ladenness of any empirical observations in natural sciences (Quine 1969; Carrier 1994).

Defining species

One of the profound outcomes of the conceptual pyramid for consideration of the species problem is that it implies certain epistemological limitations to the fundamental issue of defining species as a natural phenomenon.

One of them is imposed by the classical hierarchically organized genus–species scheme of logical definitions (Voyshvillo 1989), according to which any notion of species of whatever particular meaning can be consistently defined as a "species particular" in the context of respective "generic universal." Following this argumentation scheme, no species conception of a certain level of generality can be rationally defined outside a framework context provided at a higher, more inclusive level within the respective conceptual pyramid. From this perspective, the most popular definition of species as a "group of organisms" (either similar or cross-breeding or else) cannot be considered logically consistent: it refers not to a higher-

level “generic universal” (evolutionary process, structure of biota, etc.) but to a lower-level “species particular” (organisms etc.). Unlike this, say, definition of species as a phylogenetic lineage looks more consistent by referring to a higher-level phenomenon, viz., phylogenetic pattern.

In this regard, a fundamental question inevitably arises as to how to define the general notion of natural species phenomenon to meet the provisions of the genus–species scheme. It seems that a valid answer to this question can hardly be obtainable within a conceptual pyramid with the general species concept taking its top position: in such a pyramid, the respective notion would remain an undefined “unique beginner.” Therefore, in order to answer this question correctly, the sought highest level of generality is to be set by a more general biologically sound notion as a “logical genus,” by which division it would become possible to get a “logical species” containing general definition of natural species phenomenon. It is to emphasize that, in order to avoid logical “genus–species” tautology, it is necessary to define simultaneously in the same more general context (“logical genus”), some other biological units (other “logical species”) of the same level of generality as the natural species proper, but which are certainly not species. For instance, it is of importance to distinguish between species and life form (biomorph), syntaxa, guilds, etc., which all are equally significant units of biodiversity. Such an approach is aimed at understanding what the species phenomenon is and how it differs from any “non-species” phenomena. Otherwise, it seems to appear impossible to decide conceptually why we think of particular biodiversity units as of species and not anything else.

Thus, a certain natural phenomenon is requested to set at a top of the conceptual pyramid as the “logical genus,” with reference to which structural/functional units of a certain level of generality could be defined as its various “logical species.” Taking into consideration that both “species” and “non-species” units are thought of as the elements of evolving and structured biota, it seems reasonable to fix a framework concept of the latter at the top of the respective conceptual pyramid (Pavlinov 2013a, 2018, 2021). In this regard, treating biota as a developing non-equilibrium system looks very attractive: it allows making the main emphasis on those natural causes (factors) that operate at the level of biota and structure it, as it develops and functions, thus generating and individualizing its various structural supra-organismal units. The joint co-action of these causes yields dynamic stability of both the whole biota and its various structural-functional units, including species, as one of their most fundamental properties to be comprehended (Brooks & Wiley 1986). This means that, in order to get both logically consistent and metaphysically sound definition of the natural species phenomenon, the entire conceptual pyramid should be construed as a descending cascade of the causes that structure biota and provide dynamic stability of both “species” and “non-species” units.

Such standpoint yields a causal and, by this, explanatory conceptualization of the species phenomenon aimed, first of all, at comprehension of why such a phenomenon got generated by the evolution of biota. Accordingly, if a multi-causal nature of the natural species is acknowledged, then its sought definition should be

not reductive by indicating only one particular cause (historical, ecological, functional, etc.), but as exhaustive (omnispective) as possible to incorporate all causes ensuring its existence (Sluys 1991; Wilkins 2009; Pavlinov 2013a; Nathan 2017). Accordingly, a conjoint consideration of these causes responsible for the dynamic stability of the species units in different groups of organisms seems to may become one of the main issues in eidology. On the one hand, this would provide a comprehension of what makes “species in general” just the species and not some other unit of the structure of developing and functioning biota. On the other hand, this would allow recognizing more clearly the causes responsible for particular manifestations of the natural species reflected in respective particular conceptions.

Another epistemic limitation is yielded by the principle of *inverse relation between the rigor and meaningfulness of concept definition* (Voyshvillo 1989). It states that the more rigorously a notion is defined, the less likely there something exists in nature to which it may correspond. In the case of species, a “negative” effect of this principle is evident in different interpretations of species as a historical unity (Hull 1997; Hey 2001b; Pavlinov 2009, 2013a; Wilkins 2009; Kunz 2012). In fact, all attempts to make its definitions more rigid lead to the introduction of reductionist conceptions (cladospecies, apospecies, paraspecies, etc.) departing from the initial general idea and thus becoming least “natural.”

“Fuzzy” species

An apparently reasonable means to circumvent the just above epistemic limitations is provided by realizing that any definition of species as a rather complex natural phenomenon, claiming to be meaningful biologically, is deemed to be non-rigid semantically. Because of this, the epistemic component of cognitive situation dealing with the species problem should include some elements of fuzzy logic. One of the latter’s important features is that it formalizes a possibility of operating with non-rigid context-dependent definitions (Kosko 1993). The relevant probabilistic concept of language (Nalimov 1979) presumes that in a conceptual space “fuzzily” understood, every conception is represented by a certain probabilistic distribution of its possible particular meanings that are fixed contextually in particular cognitive situations. Employing such logic presumes that, when defining a particular species notion, it makes sense to fix somehow the latter’s “core” and not to try to formalize its “periphery.” As a result, different species conceptions of the same level of generality (e.g., different interpretations of generative conception) will inevitably overlap by their semantic “peripheries.”

A fuzzy (imprecise) character of any sound species definitions entails an unfeasibility of strict and unambiguous applications of the respective conceptions in the practical studies. First, such definitions cannot be invariably applied to all groups of organisms; their explications seem to be dependent on the contexts set by biological specifics of these groups (Pavlinov 2013a, 2017, 2021; Maxwell *et al.* 2020; Mishler 2021; Novick & Doolittle 2021). This conclusion follows from a metaphysical supposition that the essential properties of species as natural phenomenon, whatever they might be, do not exist by themselves but are constituents

of the whole natural history of organisms (see below). Besides, definition fuzziness leads to impossibility, in some groups, of an unambiguous decision as to how to interpret respective units of the structure of their diversity. For example, in fungi, it is usually difficult to distinguish unambiguously between the species, be they defined either reproductively or genealogically, and the life forms (biomorphs) defined mainly morpho-ecologically (Parmasto 1986; Brasier 1997). For the same reason, various species units distinguished in different groups on the basis of apparently the same conception may not strictly coincide in a biologically meaningful way.

Such a fuzzy vision of species conceptions makes “fuzzy” the entire species problem with all its ingredients including both species recognition and species ranking. They refer to different manifestations of the natural species phenomenon, so the conceptual relation between them is among the most relevant to the problem in question. The concepts of species unit and species rank (category), although usually considered separately, are intercorrelated: in fact, the species rank is attributed to a certain unit (viz., species unit), while the latter is presumed to be of a certain fixed level of generality (viz., species rank). Therefore, when any one of them is considered, the other is always present in mind.

Their interrelatedness implies that the species rank (category) should not be treated as rigorously and discretely ordered as in the classical “Linnaean” hierarchy, but rather more or less blurred. Indeed, it seems illogical to anticipate that any species rank definition might be less fuzzy than any species unit definition. Such an attitude would make surplus most of the debates concerning precise fixation of the “neighbor” ranks, be it species, mesospecies, semispecies, allospecies, super-species, etc., as far as they cannot be both unambiguously defined in theory and distinguished in practice. So it might be more reasonable to speak about some “around-species” ranks in a fuzzy hierarchy rather than about discretely distinguished particular ranks to which particular units should be definitely allocated (Mikhailov 2003; Pavlinov 2017; Pfander 2018).

Evolving specieshood

The attempts to conceptualize the general notion of natural species in a metaphysically sound manner seem to plunge the entire species problem into the context of “new essentialism” quite pertinent to modern biology (Ellis 2001; Okasha 2002; Devitt 2008; Wilson *et al.* 2009; Rieppel 2010; LaPorte 2017; Maxwell *et al.* 2020). This means acknowledging that, if species is not reducible to just a sum of its constituent organisms, it must be endowed with a certain emergent intrinsic property (Sober 1980; Devitt 2008), even though of a fuzzy character. Such a property of whatever content, considered in the whole, may be informally designated as *specieshood* distinguishing the species from any “non-species” with their own essences or “-hoods” (Pavlinov 1992, 2009, 2013a, 2018, 2021; Griffiths 1999; Wilkins 2007; LaPorte 2017; Barker 2019). From this conceptualist perspective, one of the main issues of the species problem becomes searching for such

specieshood as a kind of emergent quality (essence) of the natural species phenomenon.

The first noticeable step toward biologically substantive understanding of the specieshood had been imposed by defining species as a syngameon (Poulton 1904), which was subsequently transformed into biological (actually, interbreeding) species conception by Dobzhansky–Mayr. It became clear thereafter that, for different organisms possessing different systems of reproduction, there should be different species conceptions corresponding to different “kinds of species” (Cain 1954; Mayr 1963; Richards 2010). This linking hypothetical specieshood to the species reproductive system, viewed from a more general metaphysical perspective, turns out to be quite important for understanding of possible biological meaning of the specieshood. This presumes imagination of the latter, however concretely conceptualized, an *integrated part of the overall natural history of organisms* (Pavlinov 2013a, 2018, 2021). It incorporates, in a certain unobvious way, particular mechanisms responsible for the dynamic stability of particular species—their self-reproduction and mutual isolation, their place in the niche structure of ecosystems, their persistence as genealogical lineages, etc.

Such understanding evidently yields an assumption that specieshood should depend, to a more or less degree, on other aspects of the integrated natural history of organisms. This inevitably makes specieshood group-specific: even if we suppose that the natural species phenomenon may be endowed with certain emergent properties common to all (or to the vast majority of) living beings, it may have different manifestations depending on the particular biological properties of the particular groups of organisms. So, the existence of different “kinds of species” associated with different breeding systems is but one of the outcomes of such group-specific specieshood manifestations.

Taking this dependence for granted, it might be assumed next that the presumed specieshood manifestations change together with other biological properties of organisms in the course of biological evolution along with the development of functional and structural organization of biota in general and its various elements in particular (Pavlinov 2013a, 2018, 2021). So we have here something like an “evolving essence” which might be pertinent to the so called “historical essentialism” (Griffiths 1999; Pedroso 2012; Maxwell *et al.* 2020). Among other things, this yields a supposition that the biological mechanisms responsible for the dynamic stability of species and constituting their respective specieshoods were quite loose at the beginning of the biological evolution. At its end, more perfect intrinsic mechanisms shaping the specieshood became developed in more advanced organisms thus making respective species units more cohesive and discrete (Dobzhansky 1970; Eldredge 1985; Brooks & Wiley 1986).

So, the loosely and fuzzily integrated “around-species” units of viruses, prokaryotes, and lower eukaryotes may properly be termed *quasispecies* or *pseudospecies* (Eigen 1983; Nowak 1992; Van Regenmortel 1997; Domingo 2002; Wilkins 2006; Andino & Domingo 2015). In contrast to them, the more strongly integrated “around-species” units emerged at the final phase of the evolution of the species-

hood may be termed *euspecies*; this term has been coined to designate a particular step of the speciation process (Dillon 1966), but it seems to be quite apt to use it in this more general sense. An integrity of quasispecies seems to be provided mostly extrinsically by specific ecological niche occupancy, while in the case of *euspecies*, it is supported greatly by certain intrinsic mechanisms of within-species interactions (Brooks & Wiley 1986; Van Regenmortel 1997; Richards 2010; Pavlinov 2013a).

It is to be noted that it should be an important task of comparative eidology/eidonomy to study distribution of various kinds of species, with their particularly manifested specieshoods, among the groups of organisms with different natural histories. Resolving of this task would be aimed at revealing whether there are indeed any intercorrelations between these “-hoods” and “histories,” which would provide a more reasonable ground for discussing possible causes of the evolution of both specieshood and its intercorrelations.

The species pluralism

The conceptualist look at the species problem leads to the acknowledging irreducible plurality of species conceptions and thus to the recognition of *species pluralism* (Pavlinov 2009, 2013a; Bartlett 2015). The latter has a significant impact on various aspects of research and applied activity addressing the biological diversity. So the problem in question encompasses several issues concerning the handling of the species pluralism.

It is to be emphasized, first of all, that such a pluralistic standpoint legalizes an application of different species conceptions as heuristics (research instruments) in different groups of organisms that are most adequate to their biological properties responsible for their diversity (Richards 2010; Pavlinov 2013a, 2017; Bzovy 2016; Maxwell *et al.* 2020). This seems to be more productive than the endless and fruitless debates about appropriateness of one or another particular species conception to all groups of living beings.

Facing the species pluralism, one of the fundamental tasks to be resolved is a constructive combination of different conceptions without eliminating any one of them from the respective conceptual space. One of its possible solutions may be the development of something like a *faceted classification* (see: Kwasnik 2000; Broughton 2006 on it). The latter provides a possibility to combine particular species conceptions, based on different causalities, into a single pool by means of an appropriate meta-language with an exhaustive substantive ontology for a general cognitive meta-situation “patched” by particular conceptions. One of the main objectives of developing such meta-language is to make various particular conceptions mutually interpretable within the framework of a common conceptual space. This seems to allow overcoming the problem of substantive, or “taxonomic” (in the sense of Sankey 1998), incommensurability of particular species conceptions fixing different biological features of the natural species phenomenon.

For such faceted classification of species conceptions to be theoretically well-founded instead of being just a fairly artificially composed “patchwork,” it would

be important to reconsider the whole of the diversity of these conceptions and to find a broad meaningful basis for making them mutually compatible and comparable. The above-considered evolutionary interpretation of the diversity of particular manifestations of the supposed specieshood might be of use for outlining this basis and arranging species conceptions into an appropriate conceptual pyramid.

Such integrative approach would make meaningfully interpretable and comparable the species classifications elaborated for particular group of organisms within different conceptual frameworks. Due to this, species diversity in different groups of organisms can be effectively explored on the (roughly) same phenomenological basis, albeit conceptual treatments of species in these groups might be different (Sterelny 1999; Wilkins 2018). This might provide a constructive basis for incorporating diverse operational methods into a conceptually integrated toolkit for counting such phenomenologically understood species without their strictly uniform conceptualization (Claridge *et al.* 1997; Sites & Marshall 2004; Casiraghi *et al.* 2016; Reydon 2019; Garnett *et al.* 2020).

Acknowledgements

This article was prepared as a part of the Governmental Theme no. 121032300105-0 implemented by the Research Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University.

I am indebted to John Wilkins (University of Melbourne, Australia) and Frank Zachos (Naturhistorisches Museum Wien, Austria) for their useful comments on the early version of the article.

References

- Amitani, Y. 2015. Prototypical reasoning about species and the species problem. *Biological Theory*, **10** (4): 289–300.
- Amitani, Y. 2017. The general concept of species. *The Journal of Philosophical Ideas, Spec. Iss.*: 89–120.
- Andino, R., E. Domingo. 2015. Viral quasispecies. *Virology*, **479–480**: 46–51.
- Atran, S. 1987. Origin of the species and genus concepts: an anthropological perspective. *Journal of the History of Biology*, **20** (2): 195–279.
- Balme, D. M. 1962. Γένος and εἶδος in Aristotle's biology. *Classical Quarterly*, **12** (1): 81–98.
- Barker, M. J. 2019. Eliminative pluralism and integrative alternatives: The case of species. *The British Journal for the Philosophy of Science*, **70** (3): 657–681.
- Bartlett, S. J. 2015. *The species problem and its logic*. <https://bit.ly/3fABYsl>
- Berlin, B., D. E. Breedlove, P. H. Raven. 1973. General principles of classification and nomenclature in folk biology. *American Anthropologist*, **75** (1): 214–242.
- Brasier, C. M. 1997. Fungal species in practice: identifying species units in fungi. Ed. M. F. Claridge, H. A. Dawah, M. R. Wilson, *Species: The units of biodiversity*. Chapman & Hall, London, 135–170.
- Brooks, D. R., E. O. Wiley 1986. *Evolution as entropy*. Chicago, Univ. Chicago Press, 3–335.
- Broughton, V. 2006. The need for a faceted classification as the basis of all methods of information retrieval. *New Information Perspectives*, **58** (1/2): 49–72.
- Bzovy, J. 2016. *Species Pluralism: Conceptual, ontological, and practical dimensions*. PhD Thesis, Univ. Western Ontario. <https://bit.ly/3vfjog2>
- Cain, A. J. 1954. *Animal species and their evolution*. Hutchinson, London, 3–210.
- Carrier, M. 1994. *The completeness of scientific theories*. Kluwer Academic Publ., Dordrecht, 3–292.

- Casiraghi, M., A. Galimberti, A. Sandionigi, *et al.* 2016. Life with or without names. *Evolutionary Biology*, 43 (4): 582–595.
- Claridge, M. F., H. A. Dawah, M. R. Wilson. 1997. Practical approaches to species concepts for living organisms. Ed. M. F. Claridge, H. A. Dawah, M. R. Wilson, *Species: The Units of Biodiversity*, Chapman & Hall, London, 1–15.
- Cracraft, J. 1989. Species as entities of biological theory. Ed. M. Ruse, *What the philosophy of biology is: Essays dedicated to David Hull*, Kluwer Academic Publ., Dordrecht, 31–52.
- de Queiroz, K. 2005. Different species problems and their resolution. *BioEssays*, 27 (12): 1263–1269.
- Devitt, M. 2008. Resurrecting biological essentialism. *Philosophy of Science*, 75 (3): 344–382.
- Dillon, L. S. 1966. The life cycle of the species: an extension of current concepts. *Systematic Zoology*, 15 (1): 112–126.
- Dobzhansky, T. 1970. *Genetics of evolutionary process*. Columbia Univ. Press, New York, 3–505.
- Domingo, E. 2002. Quasispecies theory in virology. *Journal of Virology*, 76 (1): 463–465.
- Dubois, A. 2011. Species and “strange species” in zoology: Do we need a “unified concept of species”? *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Series IIA, Earth and Planetary Science*, 10 (2–3): 77–94.
- Dupré, J. 1999. On the impossibility of a monistic account of species. Ed. R. A. Wilson, *Species: New interdisciplinary essays*. MIT Press, Cambridge, 3–21.
- Eigen, M. 1983. Viral quasispecies. *Scientific American*, 269 (1): 42–49.
- Eldredge, N. 1985. *Unfinished synthesis: Biological hierarchies and modern evolutionary thought*. Oxford Univ. Press, New York, 3–256.
- Ellis, B. 2001. *Scientific essentialism*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 3–309.
- Ellis, M. 2011. The problem with the species problem. *History & Philosophy of the Life Sciences*, 33 (3): 343–363.
- Ereshefsky, M. 1992. Eliminative pluralism. *Philosophy of Science*, 59 (4): 671–690.
- Ereshefsky, M. 1998. Species pluralism and anti-realism. *Philosophy of Science*, 65 (1): 103–120.
- Ereshefsky, M. 2009. Darwin's solution to the species problem. *Synthese*, 175 (3): 405–425.
- Ereshefsky, M. 2010. Microbiology and the species problem. *Biology and Philosophy*, 25 (4): 553–568.
- Garnett, S.T., Christidis, L., Conix, S., *et al.* 2020. Principles for creating a single authoritative list of the world's species. *PLoS Biol* 18 (7): e3000736.
- Gärdenfors, P. 2000. *Conceptual spaces*. MIT Press, Cambridge, 3–307.
- Ghiselin, M. T. 1997. *Metaphysics and the origin of species*. State Univ. New York, New York, 3–377.
- Griiffiths, P. E. 1999. Squaring the circle: Natural kinds with historical essences. Ed. R. A. Wilson, *Species: New interdisciplinary essays*. The MIT Press, Cambridge, 209–228.
- Haack, S. 1979. Epistemology with a knowing subject. *Review of Metaphysics*, 33 (2): 309–335.
- Hawkins, H. L. 1935. The species problem. *Nature* 136: 574–575.
- Hey, J. 2001a. *Genes, categories, and species. The evolutionary and cognitive cause of the species problem*. Oxford Univ. Press, New York, 3–217.
- Hey, J. 2001b. The mind of the species problem. *Trends in Ecology and Evolution*, 16 (7): 326–329.
- Hey, J., R. Waples, M. Arnold *et al.* 2003. Understanding and confronting species uncertainty in biology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 18 (11): 597–603.
- Hull, D. L. 1997. The ideal species concept—and why we can't get it. Ed. M. F. Claridge, A. H. Dawah, M. R. Wilson, *Species. The units of biodiversity*. Chapman & Hall, London, 357–380.
- Hull, D. L. 1999. On the plurality of species: Questioning the party line. Ed. R. A. Wilson, *Species: New interdisciplinary essays*. MIT Press, Cambridge, 23–48.
- Kitcher, P. 1984. Species. *Philosophy of Science*, 51 (2): 308–333.
- Kosko, B. 1993. *Fuzzy thinking: The new science of fuzzy logic*. Hyperion, New York, 3–318.
- Kunz, W. 2012. *Do species exist? Principles of taxonomic classification*. Wiley-VCH Verlag, & Co, Weinheim, 3–280.
- Kwasnik, B. H. 2000. The role of classification in knowledge representation and discovery. *The School of Information Studies*: 147. <http://surface.syr.edu/istpub/147>.
- LaPorte, J. 2017. Modern essentialism for species and its animadversions. Ed. R. Joyce, *The Routledge handbook of evolution and philosophy*, Routledge, New York, 182–193.

- Maxwell, S. J., B. C. Congdon, T. L. Rymer. 2020. Essentialistic pluralism: The theory of spatio-temporal positioning of species using integrated taxonomy. *Proceedings of the Royal Society of Queensland*, **124** (1): 1–17.
- Mayden, R. L. 1997. A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. Ed. M. F. Claridge, A. H. Dawah, and M. R. Wilson, *Species. The units of biodiversity*. Chapman & Hall, London, 381–424.
- Mayden, R. L. 1999. Consilience and a hierarchy of species concepts: Advances toward closure on the species puzzle. *Journal of Nematology*, **31** (2): 95–116.
- Mayr, E. (ed.). 1957. *The species problem*. A symposium presented at the Atlanta meeting of the American Association for the Advancement of Science, 28–29 Dec. 1955. American Association for the Advancement of Science, Washington, 3–395.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge, 3–797.
- Mikhailov, K. E. 2003. [Typological comprehension of “biological species”, and the way of stabilization of near-species taxonomy in birds.] *Ornitologia*, **30** (1): 9–24. (In Russian)
- Minelli, A. 2020. Taxonomy needs pluralism, but a controlled and manageable one. *Megataxa*, **1** (1): 9–18.
- Mishler, B. D. 2021. *What, if anything, are species?* CRC Press, Boca Raton, 3–168.
- Mishler, B. D., M. J. Donoghue. 1982. Species concepts: A case for pluralism. *Systematic Zoology*, **31** (4): 491–503.
- Morgun, D. V. 2002. [Epistemological foundations of the species problem in biology.] Moscow State Univ., Moscow, 1–104. (In Russian)
- Nalimov, V.V. 1979. [A probabilistic model of language. On relation between natural and artificial languages.] Nauka, Moscow, 3–304. (In Russian)
- Naomi, S.-I. 2011. On the integrated frameworks of species concepts: Mayden’s hierarchy of species concepts and de Queiroz’s unified concept of species. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **49** (3): 177–184.
- Nathan, M. J. 2017. Pluralism is the answer! What is the question? *Philosophy, Theory, and Practice in Biology*, **11** (1): 1–14.
- Novick, A., W. F. Doolittle 2021. ‘Species’ without species. *Studies in History and Philosophy of Science*, **87** (1): 72–80.
- Nowak, M. A. 1992. What is a quasispecies? *Trends in Ecology and Evolution*, **7** (4): 118–121.
- Okasha, S. 2002. Darwinian metaphysics: species and the question of essentialism. *Synthese*, **131** (2): 191–213.
- Parmasto, E. 1986. [Species problem in fungi.] Ed. E. Parmasto, [Species and genus problems in fungi]. Inst. of Zoology, Tallinn, 9–28. (In Russian)
- Pavlinov, I. Ya. 1992. [If there is the biological species, or what is the “harm” of taxonomy.] *Journal of General Biology*, **53** (5): 757–767. (In Russian)
- Pavlinov, I. Ya. 2009. [The species problem: Another look.] Ed. A. F. Alimov, S. D. Stepanyanz, [Species and speciation: An analysis of new views and trends]. Zoological Inst., St. Petersburg, 250–271. (In Russian)
- Pavlinov, I. Ya. 2013a. The species problem: Why again? Ed. I. Ya. Pavlinov, *The species problem: Ongoing issues*. InTech Open Access Publ., Rijeka, 3–37.
- Pavlinov, I. Ya. 2013b. *The species problem: Ongoing issues*. InTech Open Access Publ., Rijeka, 3–280.
- Pavlinov, I. Ya. 2017. [The species problem in biology, its roots and present.] [Species concept in fungi: A new look at old problem], Proc. 8th Russian Mycological Conference. Moscow State Univ., Moscow, 5–19. (In Russian)
- Pavlinov, I. Ya. 2018. [Foundations of biological systematics: Theory and history.] KMK Sci. Press, Moscow, 3–786. (In Russian)
- Pavlinov, I. Ya. 2021. *Biological systematics: history and theory*. CRC Press, Boca Raton, 3–270.
- Pedroso, M. 2012. Essentialism, history, and biological taxa. *Studies in History and Philosophy of Science, Part C, Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, **43** (1): 182–190.

- Pfander, P. V. 2018. [Tragedy of near-species taxonomy.] *The Russian Journal of Ornithology*, 27, Express Iss. **1558**: 301–335. (In Russian)
- Pleijel, F., G. W. Rouse. 2000. Least-inclusive taxonomic unit: A new taxonomic concept for biology. *Proceedings of the Royal Society, Ser. B*, **267** (1443): 627–630.
- Poulton, E. B. 1904. What is a species? *Proceedings of the Entomological Society of London* (for 1903): lxxvii–cxvi.
- Quine, W. V. 1969. *Ontological relativity & other essays*. Columbia Univ. Press, New York, 3–165.
- Reydon, T. A. C. 2005. On the nature of the species problem and the four meanings of species. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, **36** (1): 135–158.
- Reydon, T. A. C. 2019. Are species good units for biodiversity studies and conservation efforts? Ed. E. Casetta, J. Marquez da Silva, D. Vecchi, *From Assessing to Conserving Biodiversity: Conceptual and Practical Challenges*. Springer, Cham, 167–193.
- Richards, R. A. 2010. *The species problem: A philosophical analysis*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 3–236.
- Rieppel, O. 2010. New essentialism in biology. *Philosophy of Science*, **77** (5): 662–673.
- Robson, G. C. 1928. *The species problem: An introduction to the study of evolutionary divergence in natural populations*. Oliver & Boyd, Edinburgh, 3–283.
- Ruse, M. 1995. The species problem. Ed. G. Wolters, J. G. Lennox, *Concepts, theories, and rationality in the biological sciences*. Pittsburgh Univ. Press, Pittsburgh, 171–193.
- Sankey, H. 1998. Taxonomic incommensurability. *International Studies in the Philosophy of Science*, **12** (1): 7–16.
- Seifert, B. 2014. A pragmatic species concept applicable to all eukaryotic organisms independent from their mode of reproduction or evolutionary history. *Soil Organisms*, **86** (1): 85–93.
- Sites, J. W., J. C. Marshall. 2004. Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic*, **35**: 199–227.
- Skvortsov, A. K. 1967. [The main stages in the development of the concept of species.] *Bulleten Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody, Ser. Biol.*, **72** (1): 11–27. (In Russian)
- Sluys, R. 1991. Species concepts, process analysis, and the hierarchy of nature. *Experientia*, **47** (11–12): 1162–1170.
- Sober, E. 1980. Evolution, population thinking, and essentialism. *Philosophy of Science*, **47** (3): 350–383.
- Stamos, D. N. 2003. *The species problem. Biological species, ontology, and the metaphysics of biology*. Lexington Books, Oxford, 3–380.
- Stanford, P. K. 1995. For pluralism and against realism about species. *Philosophy of Science*, **62** (1): 70–91.
- Sterelny, K. 1999. Species as ecological mosaics. Ed. R. A. Wilson, *Species, new interdisciplinary essays*. MIT Press, Cambridge, 119–138.
- Swoyer, C. 2006. Conceptualism. Ed. E. S. Trawson, A. Chakrabarti, *Universals, concepts, and qualities: New essays on the meaning of predicates*. CRC Press, Boca Raton, 127–154.
- Toulmin, S. 1972. *Human understanding: The collective use and evolution of concepts*. Princeton Univ. Press, Princeton, 3–534.
- Van Regenmortel, M. H. V. 1997. Viral species. Ed. M. F. Claridge, H. A. Dawah, M. R. Wilson, *Species: The units of biodiversity*. Chapman & Hall, London, 17–24.
- Velichkovsky, B. M. 2006. [Cognitive science. Foundations of psychology of knowing.] Academia, Moscow, 3–448. (In Russian)
- Volkova, E. V., A. I. Filyukov. 1966. [Philosophical issues of the species theory.] Nauka & Tekhnika, Minsk, 3–211. (In Russian)
- Voyshvillo, E. K. 1989. [Concept as a form of thinking: Logical and epistemological analysis.] Moscow State Univ., Moscow, 3–239. (In Russian)
- Wartofsky, M. W. 1979. *Models: Representation and scientific understanding*. Springer, Boston, 3–424.
- Wheeler, Q. D., R. Meier (ed.). 2000. *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*. Columbia Univ. Press, New York, 3–230.

- Wilkins, J. S. 2006. The concept and causes of microbial species. *History and Philosophy of Life Science*, **28** (3): 389–408.
- Wilkins, J. S. 2007. The dimensions, modes and definitions of species and speciation. *Biology and Philosophy*, **22** (2): 247–266.
- Wilkins, J. S. 2009. *Species: A history of the idea*. Univ. California Press, Berkeley, 3–303.
- Wilkins, J. S. 2018. The reality of species: real phenomena not theoretical objects. Ed. R. Joyce, *Routledge Handbook of Evolution and Philosophy*. Routledge, Abingdon, 167–181.
- Williamson, T. 2000. *Knowledge and its limits*. Oxford Univ. Press, Oxford, 3–332.
- Wilson, R. A. (ed.). 1999. *Species: New interdisciplinary essays*. MIT Press, Cambridge, 3–325.
- Wilson, R. A., M. J. Barker, I. Brigandt. 2009. When traditional essentialism fails: Biological natural kinds. *Philosophical Topics*, **35** (1/2): 189–215.
- Wood, L. 1940. *The analysis of knowledge*. Routledge, Abingdon, 3–274.
- Yudin, E. G. 1997. [Methodology of science. Systemness. Activity.] Editorial URSS, Moscow, 3–391. (In Russian)
- Zachos, F. E. 2016. *Species concepts in biology. Historical development, theoretical foundations and practical relevance*. Springer, Basel, 3–220.
- Zavadsky, K. M. 1968. [Species and speciation.] Nauka, Leningrad, 3–396. (In Russian)

Резюме

ПАВЛІНОВ, І. Я. Концептуалізація проблеми виду. — Проблема виду розуміється як результат суперечності між прагненням і неможливістю звести різноманітність концепцій виду (КВ) до єдиної концепції. Будь-яка КВ представляє феномен природного виду в певній когнітивній ситуації і служить евристичною моделлю цього феномена. КВ різних рівнів узагальнення виникають в результаті каскаду послідовної множинної редукції; чим більше кроків редукції призводить до певної КВ, тим менше вона адекватна природному виду. Вся сукупність КВ може бути представлена концептуальною пірамідою, в межах якої різні КВ виникають як приватні інтерпретації більш загальних (що включають) концепцій і не мають сенсу поза їхніх контекстів. Пропонується для коректного визначення природного виду в його загальному розумінні на вершині концептуальної піраміди вводити поняття біоти, що дозволяє розрізняти видовий і «невидові» феномени (такі як життєві форми, синтаксони, гільдії). Онтологія феномена природного виду, як можна вважати, визначається його сутністю, що позначається як «видовість». Остання є частиною всієї природної історії організмів, тому її прояви специфічні для різних груп організмів і еволюціонують разом з історичним розвитком структури біоти.

Вид с точки зрения биоценологии

Александр А. Протасов

Институт гидробиологии НАН Украины (Киев)
e-mail: pr1717@ukr.net; orcid: 0000-0002-0204-2007

PROTASOV, A. A. Species from the viewpoint of biocenology. — Some questions of the use of the “species” concept in biocenology and hydrobiology are considered. The existence of certain difficulties and ambiguities in the use of this concept is shown. It is proposed to clarify the goals and objectives of identifying the species structure of biocenoses. The examples show that ecomorphs and coeno-ecomorphs are not less important elements of a biocenotic system and require thorough research. The question of the possibility and feasibility of definitions “to species level” of all members of the community is considered. The ecological niche concept is associated with species, although there is also the guild concept that unites species according to the principle of convergent similarity of trophic, topical, or other preferences. Various systems of bioindication have become widespread, which are based on the principle of compliance of a particular species population to certain conditions. First of all, we are talking about disturbed conditions, including various impacts by pollution. It was shown that not only species, but also more easily identifiable higher taxa could be used as bioindicators of certain conditions.

Введение

Понятие вида в биоценологии, в частности, в гидробиологической, лишено достаточной конкретности. Понятие и термин «вид» применяют к видовым популяциям, которые, собственно и образуют сообщество или биоценоз. При этом, в силу того, что исследователи имеют дело с весьма ограниченной выборкой (некоторое количество проб, тем или иным образом полученных в природе), популяции как таковые не исследуются, находка в пробе нескольких экземпляров организмов, как правило, трактуется как наличие в сообществе определённой ценопопуляции. Однако само понятие популяции в биоценозах гидросферы, где широко распространена гетеротопия, где транспорт расселительных стадий водой на огромные расстояния обычное явление, бывает крайне размыто. Большое количество видов, входящих в водные, особенно в континентальноводные сообщества, имея соматическую продукцию, не имеют в водной среде генеративной. Водная часть биосферы принципиально гораздо более гетерогенна, разнородна, нежели наземная. Если сравнивать ценотическую структуру населённой гидросферы и суши, то, в первом приближении можно сказать, что на суше есть один тип сообществ, сходный по своему характеру с бентическими в гидросфере: это биоценозы, образно говоря, на дне воздушного океана. При этом, воздушную среду совершенно невозможно сравнить с особой биокосной средой, какой является вода океанов, морей, рек или озёр.

Исходя из этих особенностей сред обитания, ценотических отношений, структуры биоценозов, методологических особенностей исследований, использование понятия «вид» в биоценологии имеет свои особенности.

Целью данной работы было рассмотреть некоторые из этих особенностей.

Понятие биоценоза, которое изначально было введено в гидробиологии (Möbius 1877), затем распространилось в экологии, включает в себя как один из постулатов формирование биоценозов, сообществ из *видовых* популяций. К. Мёбиус в структуру биоценоза изначально включил два важных компонента: биоценоз «это такое сообщество живых существ, соответствующее определённым жизненным условиям количества **видов** и **индивидуумов**, которые обуславливают друг друга и, благодаря размножению, длительно сохраняются в данной области» (цит. по Кафанов 2005: 27). То есть, ёмкость среды определяет как богатство популяций, так и обилие отдельных организмов. Важно подчеркнуть эту двухкомпонентность структуры: биоценоз как 1) некоторое количество видов, видовых популяций, представленных 2) определённым количеством особей. Последнее регулируется в системе ценотических и средовых отношений, является функцией размножения и смертности, но, что определяет богатство, общее количество видовых популяций? Как полагали Ч. Дарвин и, вслед за ним, Г. Ф. Гаузе, это конкурентные отношения, более или менее эффективный способ использования ресурсов. Длительное существование биоценоза детерминировано его функционированием, которое поддерживает круговороты вещества и потоки энергии, но вряд ли можно привести примеры биоценозов, которые бы состояли из всего трёх популяций — вида-автотрофа, продуцента, вида-гетеротрофа и видаредуцента. Реальные сообщества формируются и функционируют на основе определённого видового разнообразия. Богатство видов в биосфере не могло формироваться иначе, чем через интегральное богатство видов в ценозах и богатство (общее количество) самих биоценозов. Сумма видов в биосфере всегда была суммой сумм.

Представления о длительном существовании живых и биокосных систем на основе циклических процессов в биосфере не имеют альтернативы, поэтому гипотеза В. И. Вернадского о происхождении биосферы сразу в виде простых экосистемоподобных структур (Вернадский 2013), появления жизни не в форме протоорганизмов, впоследствии объединившихся в экологические ассоциации, ансамбли, а сразу в виде протосообществ (Маргалеф 2011) выглядят достаточно убедительными. С точки зрения биоценологии эволюция видов, видообразование было одним из важнейших путей повышения надёжности элементов биосферы и биосферной системы в целом. Видовая дифференциация живого вещества обусловила дальнейшую эволюцию биосферы в ключевых её направлениях — возрастания устойчивости, повышения эффективности использования, а также создания новых типов ресурсов, более эффективной экспансии жизни, «растеканию живого вещества» (Камшилов 1974; Вернадский 1978; Бурковский 2006; Маргалеф 2011).

В целом эти процессы были связаны с диверсификацией, дивергенциями, которым, однако, всегда диалектически противостоят и дополняют их процессы интегративные, конвергентные.

Фрактальное устройство различных биокосных систем, в том числе, биосферы, позволяет рассматривать сходные диверсификационные и интеграционные процессы на разных уровнях, в том числе и на ценотическом. Концептуальный подход, который обусловил внимание биоценотических исследований именно к видам, видовым популяциям, строится на признании сложности систем, базирующейся именно на разнообразии элементов, обладающих свойством самоподдержания, самоидентификации, самовоспроизводства.

Сложнее обстоит дело с другой частью парадигмы, связанной с интеграцией. Здесь, в первую очередь, стоит задать вопрос: что дают биоценозам процессы интегративные, явления конвергенции, сворачивания разнообразия? Представляется, что они «работают» на фиксацию и эффективное использование определённых форм взаимодействий, отношений, которые закрепляются далее, как наиболее эффективные. Например, трофические группы в биоценозах формируются из весьма далёких таксономически групп организмов. То же можно сказать об экоморфах и ценоэкоморфах. То есть, определённые преимущества, например, фильтрационного питания используются в экоморфе, представленной разными видами.

За полтора века общая концепция биоценоза-сообщества принципиально не изменилась. Биотические сообщества рассматриваются как «любая совокупность популяций, населяющих определённую территорию или биотоп. Оно представляет собой живую часть экосистемы» (Одум 1975). Биоценоз рассматривается как система, состоящая из популяций разных видов, с различными взаимосвязями между входящими в неё видами (Алимов *et al.* 2013). Сообщество рассматривается как организованная система, основным, если не единственным, элементом её выступает «вид», то есть совокупность в сообществе всех организмов, относящихся к одному биологическому виду. Именно такой подход приводит к безусловной постановке и выполнению задачи идентификации «до вида» всех организмов, которые встречены в случайных выборках (пробах), взятых из того или иного местообитания.

Необходимость идентификаций «до вида»

В гидробиологии существует масса публикаций, диссертационных работ, в обязательном порядке включающих фразы типа: «всего, в данном водоеме обнаружено X видов», «сообщество планктона/бентоса включало Y видов беспозвоночных/водорослей».

Существует определенная практика оценки тщательности выполненной работы именно как оценки величины списков обнаруженных видов, даже, если работа и не имеет фаунистической или флористической направленности. Однако вопрос о безусловной необходимости и абсолютной целесообразности, неизбыточности как можно более подробного определения видового состава, как минимум, неоднозначен.

На практике преобладает подход, когда отдельную найденную в пробе особь называют словом «вид», обозначая её видовым названием. Поскольку «проба» имеет определённые пространственные параметры, легко делается пересчет на некоторую площадь или объём пространства, формально — на весь водоём или околугрунный биоценоз. Возникает иллюзия знания численности, биомассы, продукции ценопопуляции. Тем не менее, при всей иллюзорности, относительности полученных данных, изобретение и внедрение в практику различных гидробиологических пробоотборников (ценотических — в широком смысле) имело большое, даже революционное значение. Это позволило получить дистанционно данные в чуждой для исследователя среде. Дночерпатель Петерсена можно сравнить с «Луноходом».

Таким образом, понятие «вид» используется подобно некоему «словарю», в котором можно найти вербальный эквивалент всем найденным организмам в некоторой выборке и распространить его на описание всего биоценоза.

Можно сформулировать вопрос этого раздела и таким образом: какие основополагающие экологические принципы делают необходимым для практической гидробиологии, как и наземной биоценологии выявление именно видовой структуры, видового состава, соотношения количественной представленности организмов того или иного *вида*? Что, собственно, даёт нам знание видового богатства сообществ — биоценозов?

Всегда при изучении структуры сообществ, постановке задачи на максимальное познание видового состава, целесообразно иметь в виду следующее замечание: хотя вид и является частью природы, он также есть и частью научного знания, а вид в научном понимании — это некая система формальных процедур, прохождение которой приводит к доказательству правильности названия (Загороднюк 2020). Даже если эти процедуры — биохимическая идентификация. Что даёт нам знание об идентичности ДНК у личинки-велигера и взрослой особи моллюска, если они представляют собой совершенно различные экоморфы и ценоэкоморфы, обитают в различных биотопах и средах? Здесь к череде «формальных процедур» присоединяется ещё и знание онтогенеза, неявного включения фактора времени, что формально поддерживает идею целостности вида, но ничего конструктивно не добавляет к пониманию принципов экологической дифференциации.

Концепция ограниченной толерантности, привязки к определенным условиям, приуроченности организмов одного вида к определённому набору, сочетанию экологических факторов, принятая в экологии, имеет несколько следствий. Зная количество видов, мы можем судить о сложности сообщества, сложность в значительной мере определяется одной из компонент разнообразия — видовым богатством.

Кроме того, мы можем в явной или неявной форме судить о сложности элементов местообитания. Исходя из оценки разнообразия-сложности, можно судить о функционально-энергетических характеристиках сообществ, поскольку поддержание высокосложной системы требует больших энергетических затрат (Алимов 2000).

Таким образом, при определённых допущениях, благодаря знанию видового состава, богатства видовых популяций, может быть получено довольно много дополнительных знаний о биоценозах и среде их обитания.

Списки видов и структура ниш

Одной из причин, заставляющих как можно более точно устанавливать полноту видовых списков является сентенция, ставшая в экологии практически постулатом, о том, что все виды абсолютно индивидуальны и занимают только им присущую экологическую нишу. Это следует из принципа Гаузе. Исходя из этого, максимально полное описание состава рассматривается как надёжная информация о структуре, во всяком случае, как о богатстве экологических ниш. Но всегда ли ниша занята видом как таковым?

Введение в экологию понятия «гильдия» (Дедю 1989) перевело вопрос о строгой ограниченности ниш, как минимум, в область более размытой и иерархической системы. Вместо представлений о чёткой изоляции, отграниченности вида в сообществе от других видов, что только и «спасало» его от конкуренции, исход которой непредсказуем, понятие гильдии закрепило переход к представлениям о том, что вообще-то виды имеют много сходных адаптаций к сходным условиям, используют близкие ресурсы. Но! (Это «Но» всегда стоит рядом). Раз они, виды, сосуществуют, всё-таки есть какая-то тонкая, может нам и не известная, граница между нишами. Так, личиночные стадии тех же дрейссенид могут быть помещены в гильдию планктонных фильтраторов, а взрослые особи — донных. При этом, велигеры двух видов *Dreissena* неразличимы морфологически и питаются сходным образом. Но, поскольку они симпатричны, неизбежно существование каких-то различий между ними.

В целом понятие гильдии носит весьма условный вспомогательный характер, нам не известны какие-либо классификации гильдий. Здесь, вероятно, следует решать вопрос компромиссно. В природе существует как конвергенция, что приводит к сосуществованию, поскольку типы ресурсов ограничены, варианты использования принципиально не столь многообразны, экоморфная основа также имеет свои ограничения. С другой стороны, дифференциация, действительно снижает напряженность конкурентных отношений, причём, как было показано для моллюсков-фильтраторов (Makhutova *et al.* 2013) это разделение в рационе может быть очень тонким, что удалось обнаружить на основе изучения состава полиненасыщенных жирных кислот.

Гетеротопия многих видов гидробионтов ярко демонстрирует, что различные экоморфные стадии онтогенеза занимают совершенно разные местообитания, различное место в трофических структурах разных биоценозов. Экологическую нишу занимает не только, а чаще — не столько, видовая популяция, а определённая экоморфа или ценоэкоморфа. И, напротив, вполне очевидно, что, если к одной экоморфе могут принадлежать различные виды, то ниша может быть занята разными видами. Такое сосуществование не исключает, однако, и тех или иных конкурентных отношений внутри ниши.

Примером может быть встречающееся совместное обитание двух видов дрейссенид *Dreissena polymorpha* Pall. и *D. bugensis* Andr. Как правило, первый вид бывает пионером в заселении новых водоёмов, появление второго вида приводит к снижению плотности популяций первого, однако в дальнейшем во многих местообитаниях они продолжают жить в совместных поселениях, с разным соотношением численности. Оба вида — прикреплённые фильтраторы, имеют сходную стратегию размножения. Имеются указания на существование их гибридных форм.

Номенклатура биоценозов

Выявление видового состава биоценозов представляется обязательным и потому, что названия их, более или менее развитая биоценотическая номенклатура основана на видовых названиях доминирующих, характерных, ключевых видов в биоценозе. Практика наименования биоценозов по доминирующим видам распространена (Жадин 1950; Pligin 2012). Она базируется на явном или неявном признании того, что именно популяция доминирующего, например, по биомассе, вида определяет основные черты облика сообщества. Но очевидно, что виды различаются по своей видоспецифической эдифицирующей роли в биоценозах. Предложенная нами концепция биоценотического градиента (Протасов 2011) призвана упорядочить эту систему разнообразия типов биоценозов. Необходимо учитывать, что различные ценоэкоморфы одного и того же доминирующего вида имеют разный потенциал эдифицирования условий. Обратившись к тому же примеру биоценозов с доминированием дрейссены, можно видеть, что сообщества с доминантом, образующим пространственную структуру в виде «щеток» совершенно иначе формируют сообщества, нежели при доминировании ценоэкоморфы «агрегация друз». Называть такие сообщества «биоценоз *D. polymorpha*» недостаточно, тем более, что второй вид дрейссенид (как и других прикрепленных двустворчатых моллюсков) может формировать очень сходные по своему характеру биоценозы. В сообществах, которые располагаются на другом полюсе биоценотического градиента, доминирование явно формальное, даже если вид-доминант имеет потенциальные возможности в других условиях становиться эдификатором. Название сообщества по доминанту в этом случае будет условным. Больше информации в данном случае будет, вероятно, нести название по основным ценоэкоморфам.

Остаётся открытым важный вопрос: видоспецифичны ли эдифицирующие свойства и всегда ли они видоспецифичны? В концепции видово-экосистемных инженеров (Gutierrez *et al.* 2003) постулируется именно роль видов. Однако «инженерные свойства» видов это скорее свойства экоморфы. Примером могут служить сообщества, которые формируют близкие морфологически прикреплённые двустворчатые моллюски в перифитоне морей и пресных вод. Моллюски родов *Mytilus*, *Dreissena* формируют пространственно сложные поселения, фильтрационная их активность создаёт специфические микрогидродинамические условия, поверхность раковин представляет собой

дополнительный твёрдый субстрат для поселения других гидробионтов. Все эти эдифицирующие функции не имеют выраженного видоспецифического характера, они свойственны своеобразной ценоэкоморфе — прикрепленному раковинесущему фильтратору.

Биоиндикация

Еще одна из причин, в соответствии с которой считается необходимым выявление видового состава, это использование методов биоиндикации для оценки состояния среды, например, качества вод. В принцип биоиндикации заложена экологическая идея соответствия толерантности отдельных видов довольно узкому диапазону условий обитания (Абакумов 1981). Существуют внушительные списки организмов, в которых установлено соответствие тому или иному виду определённых условий обитания, то есть, наличие данного вида в сообществе указывает на определённый характер местообитания (Баринова *et al.* 2019). По сути, это тот же принцип соответствия видовой структуры структуре экологических ниш. Индексы, используемые для оценки качества среды учитывают и количественную представленность видов (или более высоких таксонов), исходя из принципа большего количественного присутствия тех или иных индикаторов как доказательства надёжности оценок. Изначальный подход в использовании принципов биоиндикации был основан на выявлении только присутствия или отсутствия организмов индикаторных видов.

Но, на практике принцип соответствия именно вида и ниши часто нарушается, скорее, оказывается, что более высокие таксоны, которые практически можно легче определить, идентифицировать, обладают некими обобщёнными свойствами видов и могут быть успешно использованы в биоиндикации. Известно, что виды из трёх подсемейств хирономид имеют сходные характеристики. Поэтому индекс Е. В. Балушкиной (1997) для определения качества вод основан именно на соотношении обилия подсемейств хирономид. Разработана довольно цельная система оценки качества вод на основе учета семейств бентических организмов (Чертопруд 2002). Но, не только таксономические группы, но и трофические могут выступать в качестве биоиндикаторов. Разработана довольно подробная система трофических групп зообентоса, как биоиндикаторов различных типов загрязнений (Pavluk *et al.* 2000).

Эмблемные виды

Существующее в аутэкологии разделение видов на стенобионтов и эврибионтов основано на эмпирических данных с широте адаптаций к различным условиям и факторам среды. И, хотя очень узкие стенобионты, как и сверхширокие эврибионты, крайне редки, то есть преобладают средние по адаптационным способностям виды, выделяют эмблемные (*emblematic species*) виды. Например, выделяют группу эмблемных видов для экосистем рек (Malmqvist & Rundle 2002). В русско- или украиноязычной терминологии их скорее можно назвать характерными.

Довольно наглядно такое использование понятия «вид» можно видеть на биогеографических картах, особенно учебных, где на берегах Ледовитого океана изображён белый медведь, на берегах Антарктиды — императорский пингвин и т.д. Также эмблемные виды мы находим в одном из вариантов речного континуума, а именно — распределении видов рыб по зонам реки (Никольский 1974). Для горного участка реки это хариус, для среднего течения — лещ, щука, для эстуарного — атерина.

Что касается бентических организмов, то В. И. Жадин (1948), в пионерном варианте речного континуума, для лентических условий выделяет как характерный вид олигохет *Limnodrilus hoffmeisteri*, а при переходе к лентическим условиям — уже другой вид — *Tubifex tubifex*. Кроме того, он отмечал смену в этом градиенте условий, а именно — изменения в составе сообществ: переход от доминирования видов первичноводных организмов к видам вторичноводным. В профундали озёр, водохранилищ эмблемным видом, скорее, следует считать *Chironomus plumosus*. Для биоценолога с определённым опытом за эмблемными видами стоит довольно целостная картина, как условий среды, так и особенностей состава биоценоза. Однако эмблемные виды далеко не всегда являются и доминирующими, тем более — эдификаторами.

Сочетание условий, основных факторов среды не бесконечно, а напротив, довольно ограничено в масштабах климатических зон, и биосферы в целом. Это позволяет говорить об ограниченном количестве биогеомов как типов экосистем биосферы (Protasov 2016; Протасов 2017). В разных географических областях одного биогеома сходные функции выполняют разные виды, поэтому эмблемными для биогеомов будут уже не виды, а экоморфы, жизненные формы.

Неполнота видовых списков

На практике видовые списки сообществ чрезвычайно редко бывают полными. Чаще всего даже не ставится задач полного описания состава биоценоза, исследователи выясняют состав таксоценов (например, при исследовании рыбного населения, ихтиоценозов) или экотопических группировок (бентос, планктон), исследование фитоценозов сформировалось уже как самостоятельная отрасль экологии. Кроме того, существует немало предпосылок отсутствия полных списков, даже отдельных групп организмов.

Причин реальной, практической невозможности определения организмов до вида может быть достаточно много. От механических повреждений организмов при сборах до отсутствия специалистов-систематиков и определителей по довольно многим группам беспозвоночных, а также некоторых групп водорослей. Кроме того, у гидробионтов широко распространено явление гетеротопии, и многие личиночные стадии не могут быть идентифицированы до вида без имагинальных стадий. Всё это приводит к тому, что в гидробиологии всё большее распространение получает понятие и термин низший определённый таксон или НОТ (Баканов 1997).

Как в этом случае можно говорить о ценопопуляции, например, *Tubifex* sp. или какого-то другого организма, по тем или иным причинам не идентифицированного «до вида», остаётся неясным. Это ещё раз подчеркивает достаточно большую сложность использования понятия «вид» в биоценологии.

Заключение

Концепция биотического сообщества, биоценоза изначально была построена на принципе приоритетности именно видовой популяции в формировании их структуры. Видовая популяция выступала как основной элемент биоценотической системы. Основная функция её — это поддержание необходимого (или максимально возможного) обилия особей данного вида в данных условиях, генеративная функция. Но организмы данного вида занимают определённое место в системе ценологических отношений не столько как представители данного вида, сколько в качестве определённых экоморф, ценоэкоморф. Организм занимает определённое место в трофических отношениях, в трофических сетях, которые также формируются отнюдь не только по таксономическому принципу.

Можно сделать заключение, что понятие, категория «вид» используется в биоценологии неоднозначно и в разных смыслах. Как «словарь» для названия и достаточно формального учёта членов биотического сообщества. Как маркер особых условий, позволяющих судить о состоянии среды. Как доминирующий или эмблемный элемент сообществ, позволяющий их классифицировать. И это на фоне того, что идентификация до вида в биоценологических исследованиях отнюдь не всегда возможна. Таким образом, использование понятия «вид» в биоценологии имеет определённые особенности, многообразие и ограничения, что требует дальнейших исследований и уточнений.

Представляется, что одним из важных направлений исследований в этой области является разработка концептуальных положений относительно таких понятий, как видовая популяция, ценопопуляция, экоморфа, ценоэкоморфа, жизненная форма, гильдия. В ценологических исследованиях необходимо учитывать, что роль и место той или иной группы организмов в сообществе определяют не всегда и не столько видоспецифические свойства, сколько характер экоморф или ценоэкоморф. Также, особенно в водных сообществах, необходимо учитывать гетеротопный характер онтогенетических стадий, онтогенез вообще представляет собой смену экоморфных состояний, каждая из которых может занимать своё особое место в биоценозе.

Литература

- Абакумов, В. А. 1981. К истории контроля качества вод по гидробиологическим показателям. *Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям*. Гидрометеопиздат, Ленинград, 46–74.
- Алимов, А. Ф. 2000. *Элементы теории функционирования водных экосистем*. Наука, СПб, 1–147.
- Алимов, А. Ф., В. В. Богатов, С. М. Голубков. 2013. *Продукционная гидробиология*. Наука, СПб, 1–343.

- Баканов, А. И. 2003. Регионально-типологические и биотопические нормативы как основа мониторинга и оценки качества грунтов пресноводных водоемов. *Экологические проблемы бассейнов крупных рек*. ИЭВБ, Тольятти, № 3: 23.
- Барина, С. С., Е. П. Белоус, П. М. Царенко. 2019. *Альгоиндикация водных объектов Украины: методы и перспективы*. Издательство Университета Хайфы, Хайфа, Киев, 1–367.
- Балушкина, Е. В. 1997. Применение интегрального показателя для оценки качества вод по структурным характеристикам донных сообществ. *Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. Труды Зоол. института РАН*, **272**: 266–292.
- Бурковский, И. В. 2006. *Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем*. Тов-во науч. изданий КМК. Москва, 1–285.
- Вернадский, В. И. 1978. *Живое вещество*. Наука, Москва, 1–358.
- Вернадский, В. И. 2012. Об условиях появления жизни на Земле. *Геохімія живої речовини, Том 4, книга 2*. Київ, 318–334.
- Дедю, И. И. 1989. *Энциклопедический экологический словарь*. Гл. Ред. Молд. Сов. Энциклопедии, Кишинев, 1–406.
- Жадин, В. И. 1948. Донная фауна Волги от Свияги до Жигулей и ее возможные изменения. *Сб. работ по проблеме реконструкции фауны Волги. Труды ЗИН АН СССР*, **8** (3): 413–466.
- Жадин, В. И. Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии. *Жизнь пресных вод СССР. Том 3*. Под ред. Е. Н. Павловского, В. И. Жадина. Изд-во АН СССР, 1950. Москва, Ленинград, 7–112.
- Загороднюк, І. 2020. Види-ідеї, матеріальні види та концепт видовості (про реальність виду, типи видів та їх різноманіття). *GEO&BIO*, **19**: 32–53. <https://doi.org/10.15407/gb1905>
- Камшилов, М. М. 1974. *Эволюция биосферы*. Наука, Москва, 1–254.
- Кафанов, А. И. 2005. *Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии*. Изд-во Дальневост. ун-та, Владивосток, 1–208.
- Маргалев, Р. 2011. *Перспективы в экологической теории*. Пер. с англ. А. Г. Розенберг, Г. С. Розенберга, Г. А. Шараева. Под ред. Г. С. Розенберга. ИЭВБ РАН; Кассандра, Тольятти, 1–122.
- Никольский, Г. В. 1974. *Экология рыб*. Высшая школа, Москва, 1–367.
- Одум, Ю. 1975. *Основы экологии*. Мир, Москва, 1–740.
- Протасов, А. А. 2011. *Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии*. Академперіодика, Київ, 1–704.
- Протасов, О. О. 2017. *Біогеоміка. Екосистеми світу у структурі біосфери*. Академперіодика, Київ, 1–382.
- Чертопруд, М. В. 2002. Модификация метода Пантле-Букка для оценки загрязнения водотоков по качественным показателям макробентоса. *Водные ресурсы*, **29** (3): 337–342.
- Gutierrez, J., C. Jones, D. Strayer, O. Iribarne. 2003. Mollusks as ecosystems engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, **101**: 79–90.
- Makhutova, O. N., A. A. Protasov, M. I. Gladyshev, A. A. Syliaeva, N. N. Sushchik, [et al.]. 2013. Feeding spectra of bivalve mollusks Unio and Dreissena from Kanevskoe Reservoir, Ukraine: are they food competitors or not? *Zool. studies*, **52** (56): 1–10. www.zoologicalstudies.com/content/52/1/56.
- Malmqvist, B., S. Rundle. 2002. Threats to the running water ecosystems of the world. *Environ. Conserv.*, **29** (2): 134–153.
- Möbius, K. 1877. *Die Auster und Austernwirtschaft*. Verlag Hempel, Parey. Berlin, 1–127.
- Pavluk, T., A. bij de Vaate, H. Leslie. 2000. Development of an index of trophic completeness for benthic macroinvertebrate communities in flowing waters. *Hydrobiologia*, **427**: 135–141.
- Pligin, Yu. V. 2012. Realization of conceptual dualism in biocenology by example of zoobenthos of the lowland reservoir. *Hydrobiological Journal*, **48** (5): 3–18. DOI: 10.1615/HydrobJ.v48.i5.10
- Protasov, A. A. 2016. Biogeomes of hydrosphere and land as elements of the biosphere structure. *Ecology and noospherology*, **27** (1–2): 5–15.

Резюме

ПРОТАСОВ, О. О. Вид з точки зору біоценології. — Розглянуто деякі питання використання поняття «вид» в біоценології, гідробіології. Показано існування певних складнощів і неоднозначності у використанні цього поняття. Пропонується уточнити цілі і завдання виявлення видової структури біоценозів. На окремих прикладах показано, що екоморфи, ценоекоморфи є не менш важливими елементами біоценотичної системи і вимагають глибокого дослідження. Розглянуто питання про можливість і доцільність визначень «до виду» всіх членів біоценозу. Саме з видами пов'язують поняття екологічної ніші, однак існує поняття гільдії, яка об'єднує види за принципом конвергентної подібності трофічних, топічних чи інших преферендумів. Поширення отримали різні системи біоіндикації, в основі яких лежить принцип відповідності тієї чи іншої видової популяції певним умовам. В першу чергу мова йде про порушені умови, в тому числі і різними забрудненнями. Показано, що не тільки види, але і вищі таксони, які менш складно ідентифікувати, можуть використовуватися як біоіндикаторів тих чи інших умов.

Вид як система в системі

Леонід Рековець¹, Людмила Кузьменко²

¹Національний науково-природничий музей НАН України (Київ)

¹e-mail: leonid.rekovets@upwr.edu.pl; orcid: 0000-0001-9934-7095

²Ніжинський державний університет ім. Миколи Гоголя (Ніжин)

REKOVETS, L., KUZMENKO, L. Species as a system within a system. — The article presents the results of an analytical review of general laws of nature development and their relationships with the laws of biological evolution in terms of general theory of systems and their synergetic manifestation at different levels of organization. The basis of such analysis is the interpretation of the species as a system, as a structure with self-organizing and complicating abilities, as well as a unit of evolutionary diversity and taxonomy. At the same time, as a system, the species occupies an appropriate position in system subordination, in the hierarchy of biological evolution, and in systems of taxonomic division and phylogeny. Its synergistic connections in the system characterize its complexity, functionality, self-organization, and alternative development, which is manifested through saltation, relative balance and constant absorption of energy to organize chaos as a source of order. These characteristics accompany the non-integrated development of biological systems as open and unbalanced by intraspecific polymorphism. Analytical delineation of the species as a system within a system involves defining it as a structure, an element, and a carrier of properties and functions at different organizational (ontogenetic, biocenotic, and evolutionary) levels of biological systems.

Вступ

Початок різнонаправлених міркувань про угруповання організмів, які потім означили як *Вид* — *species*, почались ще задовго до того як цей термін було введено до наукового обігу у 1686 році Джоном Раєм (John Ray) в його відомій праці *Historia plantarum generalis*. Дискусії про те, як потрібно розуміти терміни Аристотеля „*genos*” і „*eidos*” і до сьогодні актуальні для науковців (Загороднюк 2019). Від старожитності до середньовіччя поступово формувалися концептуальні поняття про структуру живих організмів та їх угруповань, шляхи їх утворення, подібності та різниці, приуроченість до середовища, практичне використання і ін. Більш активний етап свого утвердження переживав вид після праць Карла Ліннея та Ж. Б. Ламарка, коли більш чітко і однозначно визначилася роль виду в еволюції та його значення для таксономії, систематики і філогенії. Тоді дискусії торкалися переважно природи його виникнення та змінності без більш глибокого розуміння біологічної істоти та значення в системі природничих наук. Зміна парадигми в біології наступила після опублікування праць Ч. Дарвіна та А. Уоллеса в середині XIX ст., які і до цього часу не залишають поза увагою проблему виду в найбільш широкому його трактуванні, а головне — часу. Відкриття генетики та молекулярних основ життя дозволило сформулювати основні і (перекона-

ний) не остаточні концепції виду, які значно поглибили і розширили діапазон розуміння виду та його сутності і значно активізували сферу наукових дискусій навколо цього поняття, його визначення, сфери впливу та значення в системі наук біологічного циклу (Матеріали актуального збірника).

Дискусії тривають і особливо активно від часу другої половини ХХ ст. коли в науковий обіг твердо ввійшли такі поняття як система, самоорганізація, тектологія, синергетика, хаос та ін., які стосуються різних рівнів організації та функціонування матерії — категорії реально існуючої та філософської. Одним напрямків таких дискусій є характеристика виду як системи в системі (ієрархія під системного поділу), що тісно переплітається з такими взаємозалежними поняттями як структура, властивості та функція. А це вказує і на тісний зв'язок елементів в структурі системи на основі енергії, яка, в свою чергу, є в основі розуміння та прояву дії загальної теорії систем (Калужский 2013). В цьому розумінні вид займає одне з центральних місць в пізнанні біологічних систем, чому і присвячена пропонована аналітична праця.

Аналітичні результати

За висловом В. А. Черлина, *«Эволюционное учение — вершина, квинтэссенция биологических знаний, река, в которую вливаются все достижения биологии»* (Черлин 2012: 8). Без сумніву, це висловлювання можна застосувати і до розуміння виду як біологічного поняття і як елементу структури живої природи. Вид як чорна діра поглинає в собі всі досягнення в біології з тією лише різницею, що вид має зворотній інформаційний зв'язок (на відміну від чорної дірки) і дозволяє все глибше і глибше пізнавати себе і, відповідно, віддавати частину своєї інформації на зовні. Власне на таких взаємо-зворотних інформаційних зв'язках тримається цілісна структура, елементи якої в небіологічних системах пов'язані властивостями, а в біологічних — з функцією. На цьому полягає сутність розуміння систем, які завжди мають ієрархічну структуру пов'язань і як «мотрійки» вкладені самі в себе від відомих на сьогодні атомно-кваркових чи ферміоно-бозонових структур (теорія стандартової моделі) до структур Всесвіту які хоча і кінцеві, але все ж таки є безграничними. Напевно, одна з перших таких систем ієрархій самоорганізації матерії була запропонована Ж. О. Ламетри у 1745 році поділом на абіоту, рослин, тварин і людину, яка мислить (цит. за: Калужский 2013).

Засновник теорії самоорганізації систем, Нобелівський лауреат І. Р. Пригожин розкрив один з механізмів дії цієї теорії, який характеризує потенційно мінімальну передачу енергії в оточуюче середовище (Пригожин & Стенгерс 1986). Слід зрозуміти, (а власне з цього і випливає), що це є передача інформації в формі енергії на вищий рівень в ієрархії організації систем, які в такий спосіб підтримують свою врівноваженість, а одночасно характеризують свою адаптивність. На думку Е. С. Федорова системи (а надто біологічні — Л.Р.) повинні мати потенційні механізми здатності до адаптивності (а не просто адаптації) і здатності до вдосконалення структури (а не звикла її стійкість) (Федоров 1891). В живих системах це забезпечується мінливістю, починаючи

від генетико-молекулярного рівня її прояву, і здатністю її реалізовуватись в залежності від умов, різnorodність яких творить різnorodність біологічну на засадах принципу альтернативного різноманіття (Смельянов 1999).

При цьому, аксіоматичним положенням в біології є те, що еволюція з покоління на покоління творить (продукує) виключно особини (індивідууми) на підставі спадковості, тобто реалізує генетичну інформацію, закодовану в системі триплетів ДНК функціонально (і енергетично) пов'язаних між собою. В результаті повстає хаотичне і необмежене розмаїття тісно зв'язаних між собою структурних елементів біоти (системи Біосфери) на тлі порівняно обмеженого різноманіття (навіть за умови комбінованого їх характеру) умов як реалізація законів еволюції. За цим потім повстає ієрархічна, струнка і, водночас постійно не стабільна, система різноманіття таксономічного, яка повинна бути віддзеркаленням реального процесу еволюції, реконструйованого на основі спорідненості (як того вимагає кладистика), а не на основі подібності (Зеленков 2012).

Ще у 1923 році видатний біолог-еволюціоніст XX ст. А.А. Любищев стверджував, що поняття системи в широкому розумінні повинно передбачати, перш за все, ідентичність з поняттям внутрішньої впорядкованості в основі якої є властиві тільки їй ознаки (цит. за: Мейен 2015). Теоретично, впорядкованість структур (таксонів) системи в систематиці повинна відповідати впорядкованості структур (кладів) в системі філогенетичних пов'язань, що практично є недосяжним. І як би ми не намагались оцінювати ці системи — вліво чи вправо, вниз чи до верху, все рівно методологічно підпадаємо під засади їх системного аналізу як цілісних структур за принципом «мотрійки» — структура в структурі з функціональними синергетичними зв'язками між ними і між структурними елементами кожної системи (Каретин 2017).

Загальна теорія систем, основи якої були закладені Федоровим, Богдановим, Вінером та Бергаланфі у першій половині XX століття спирається на засади структурної самоорганізації і функціональної залежності в системах, що як найкраще проявляється в характеристиці біологічних систем, які є найбільш складно організованими і вимагають енергії для підтримання гомеостазу. Центральне місце в тематичних розважаннях цього напрямку займає *Вид* як умовна і в той же час реальна категорія і одиниця діалектичного розуміння дискретності і безперервності еволюційного процесу, який постійно протікає в умовах протистояння другому началу термодинаміки. Вид — центральна категорія в біології навколо якої вже багато століть точаться гострі дискусії концептуального і більш прикладного змісту. Вид — це самоорганізуюча структурна цілісність одиниць (особин) і функціональна система, насичена незчисленною кількістю пов'язань енергетичного і інформативного змісту. Вид — це абстракція, універсальна ідея, яка поєднує подібних хоча і мінливих особин в певну структуру. З точки зору теорії систем вид виступає як *система в системі* і займає певне (своє) місце в цій ієрархії підсистем без якої безперервний і нескінчений ланцюг був би невинновдано розірваний. Висловлюючись мовою біолога вид — це структурно-таксономічна і еволю-

ційно заавансована одиниця. Вид — це сконцентрована сутність біологічних знань. Ці положення про вид не є новими чи оригінальними в границях підняття авторами проблематики і претендують лише на аналітичне впорядкування та деяке переосмислення існуючої інформації.

При переході до розважань з позицій синергетики процес біологічної еволюції через видоутворення, є процесом самоорганізації. Життєстійкість, відповідно і функції біологічних систем (включаючи вид як систему), є залежні від їх здатності до самоорганізації структури на різних рівнях складності. Останнє, хоча і має критерії визначення (ієрархічність, кількість елементів, багатство зав'язків, функціональність...) все ж залишається відносним і базується на функціональних стосунках всередині системи, які визначають її інтегрованість, а відповідно, і здатність до еволюції.

Популяція не інтегрована і до певного рівня хаотична і відкрита система, яка має необмежені і водночас різнонаправлені можливості до еволюції. Популяція це не сума особин, а система, яка пов'язана функцією розмноження. Відповідно вид (якщо притримуватись його біологічної концепції) — це сума (а можливо одна) популяцій з функцією еволюції, тобто ускладнення структури (видоутворення) з адекватним ускладненням функції за рахунок постійного притоку енергії. Належну послідовність в напрямках еволюції відображають перехідні внутрішньовидові форми (екотипи, раси, лінеони, жордани...) перш за все як характеристика географічного генетичного поліморфізму. Такі рівневі чи фазові (технічно висловлюючись) переходи в еволюції або в системі підсистем, характеризують життя, в першу чергу, як процес за яким повстає структура. При цьому розуміючи, що самі процеси теж включають почергові структурні рівні: фізичні, хімічні та біологічні.

Певною мірою такий перехід одночасно є відображенням сальтацій в еволюції (модель переривчастої рівноваги), які завжди мають місце в конкретних лініях (кладах) без уваги на неповноту палеонтологічного літопису на тлі безперервного і скерованого природним добром еволюційного процесу Біосфери як цілісної системи (Епштейн 1999). Основною причиною їх повстання є біфуркальні флуктуації мутацій та випадковості, які надають хаотичність структурі (як джерело порядку) і постійно та спонтанно виникають в самоорганізуючих системах. Необхідною умовою, а одночасно і закономірністю еволюційного процесу є функціональна альтернативність (прояв Гегелівських законів діалектики), дискретність та історизм, які виступають на всіх рівнях ієрархії системи. Отже, сальтації, рівні, напрямок, альтернативність та інші характеристики супроводжують неінтегрований розвиток біологічних систем як відкритих і розбалансованих внутрішньовидовим поліморфізмом. Основним джерелом такого процесу і видоутворення виступає зовнішня енергія — енергія Сонця, яка водночас формує структуру самоорганізації системи (Каретин 2017).

Аналітична характеристика виду як системи передбачає визначення (окреслення) його як структури, як елементу структури і як носія властивостей та функцій на різних рівневих організаціях — онтогенетичному, біоцено-

тичному і еволюційному (рис. 1). В онтогенезі, включаючи ембріогенез, структурними елементами виступають статеві клітини з власною структурою і властивостями з наступним утворенням зиготи теж з певною структурою і функцією поділу. Черговою стадією (за: Шмальгаузен 1940) є диференціація структурна (поява органів) і, відповідно, їх диференціація функціональна, що ще не є системою. Після цього в розвитку настає інтегральна функція ембріогенезу з утворенням структурної єдності — організму як самофункціональної системи. У біології найменшою такою системою, очевидно, є клітина. На цьому шляху має прояв нескінченна різноманітність синергетичних зв'язків, які формують структуру та її функцію. При цьому важливим є розуміння того, що функції організму це не є сума функцій його структурних елементів (органів), а є ще і загальні функції (наприклад вища нервова діяльність) які не властиві окремим органам (концепція холізму). Саме вони вимагають все більш глибокого вивчення, адже саме вони мають суттєвий вплив на формування структури в онто- і філогенезі, особливо на морфо-генетичному рівні — кореляції і координації в онто- і філогенезі (Шмальгаузен 1940).

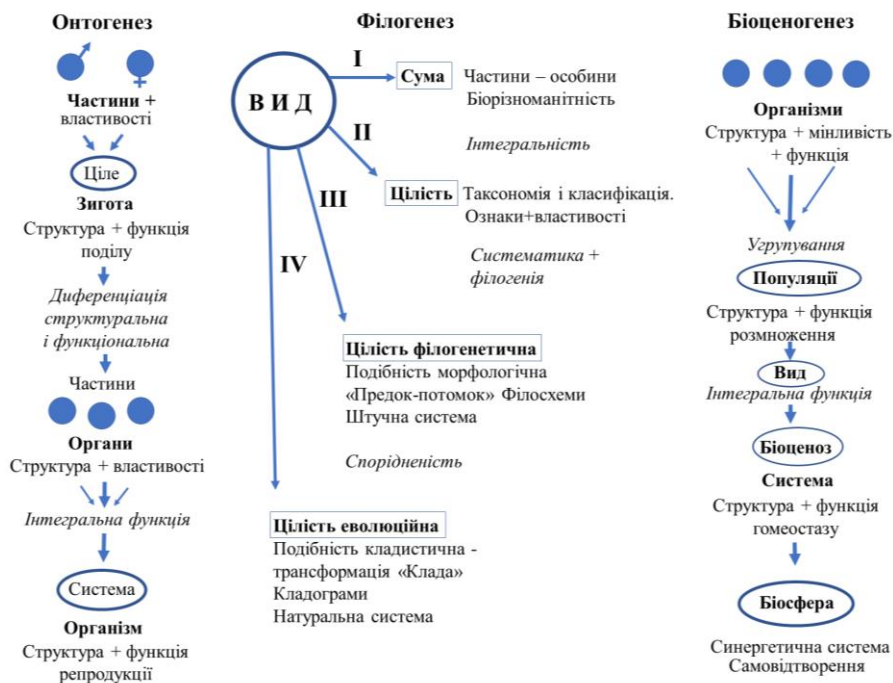


Рис. 1. Структурно-функціональна організація ієрархії біологічної системи різних рівнів. I–IV — почерговість в формалізації еволюційного процесу.

На черговому рівні організації живої матерії (біоценогенез) особини на підставі функції схрещування, тобто здатності до репродукції, творять угруповання — популяції з основною функцією — розмноження.

Згідно з засадами синтетичної теорії еволюції саме на цьому рівні відбувається видоутворення та формується різноманітність. Такі групи умовно названі видами. Окремі угруповання видів (і популяцій) творять чергову структурну одиницю — біоценоз з функцією гомеостазу, який підтримується різними шляхами. В підсумку — на планеті Земля повстає Біосфера зі складною структурою біоценозів (екосистем) на основі їх самоорганізації та не менш складною функцією — самовідтворення та еволюції на тлі абіотичного середовища, що відображено в основному біологічному законі Рудольфа Сеченова.

Здатність структури до самовдосконалення складає одно із основних положень синергетики, що в абіотичному середовищі проявляється через хімічні автохвильові циклічні процеси (теорія гіперциклів, які могли передувати життю), а в біотичному — через самовідтворення та еволюцію. Базується вона на таких положеннях як мінливість, розмноження, реляції, покровність та парсимонія. Останнє часом підпадає під вплив наукових дискусій (Зеленков 2015). Основною функцією її є заавансований розвиток структури, яка, хоча і скерована на посилення протидії ентропії, але все ж зберігає відносно зрівноважений стан термодинамічний. В такій системі вид структурно і функціонально є провідним і найбільш активним учасником різних почергових стадій перебігу цього процесу.

Формалізований підхід до пізнання еволюційного процесу, на нашу думку, може бути представлений як філогенез (див. рис. 1). На початковому його етапі існуюче біорізноманіття сформоване з частин (особин), які мають певні властивості та творять потенційно функціональну суму, а не систему. На другому етапі — це створення певної цілісності в постаті угруповань систематичних груп, що виступає як інтегральна функція різноманіття — творення системи класифікації на підставі властивостей ознак. Третій пізнавальний етап еволюції спирається на максимально можливу реконструкцію стосунків (емерджентність) між елементами структури (таксонами) спочатку на основі порівняння морфологічних ознак, тобто на засадах „предок — нащадок” де функцією виступають структурна подібність та хіатуси, а результатом — філогенетичне дерево. На завершальному етапі формалізованого пізнання процесу еволюції функцію приймає на себе спорідненість — вимога кладистична, а структура — це створення натуральної системи класифікації організмів, максимально наближеної до реальної протікання процесу еволюції. Результатом виступає система ієрархії таксономічної (систематика) та філогенетичні схеми у формі кладограм чи дендрограм та в інших і досить різноманітних формах графічного вираження. Таким є реальне (і формальне) представлення процесу еволюції та його співзалежних функціональних зв'язків, яке знаходиться в сфері впливу теорії систем в самому широкому її розумінні та наповнює її основні положення біологічним змістом.

Підсумки та висновок

Проаналізовані дані та власні погляди авторів дозволяють представити проблему співвідношення біологічної еволюції та загальної теорії систем як реально насиченою та наповненою фактами і теоретичними розважаннями структуру, яка має спільні та загальні закономірності прояву (функціонування) на підставі синергетичних зв'язків. Структури та їх функції в абіотичному та біотичному середовищах є подібні в своїх причинно-наслідкових зв'язках, відповідають засадам ієрархічності, альтернативності, скерованості та цілісності і еволюціонують, підпадаючи під дію законів термодинаміки. Специфіка їх прояву є добре пов'язаною і визначальною для результатів — творення структури хаосу абіоти як джерела впорядкованості біологічної. Провідне місце в цих процесах належить енергії, яка по різному проявляє себе у відкритих чи закритих системах. Її концентрація в біологічних системах спричиняє структурне вдосконалення — еволюцію через різномірність і видоутворення, та творення, при цьому, спів залежних «мотрійкових» систем різної ієрархії. Такий системно-підсистемний характер еволюції проявляється від найпростіших біологічних структур (клітин) до біосфери в цілому, що частково та формально було проаналізовано в пропонованій праці.

Основним висновком її є концептуальна відповідність дій в межах самих законів природи як окремих систем, прояв яких пов'язаний з процесом постійного наукового пошуку в сфері пізнання все більш *глибинних* (вихідних) структур в будові атома чи молекул життя та основ їх функціональності. Водночас це є напрямком до пізнання рівнів та сфери прояву все більш *загальних* закономірностей в природі і Всесвіті. Наприклад, загальна теорія еволюції життя (над дарвінівська теорія) чи теорія програмової матерії, теорія суперструн (поєднання теорії відносності та засад квантової механіки) чи теорія всього. Висновки з аксіоматичної теорії систем є фундаментальними і мають прояв на різних рівнях оточуючого нас Всесвіту, включаючи біологічну його сутність. Таким є діалектичний шлях пізнання всього, що є навколо нас і в центрі цього процесу стоїть людина, яка здатна мислити аналітично і синтетично, *не творити, а відкривати* цю фундаментальність з конкретними її проявами у Всесвіті та на Землі.

Література

- Загороднюк, І. 2019. Концепції виду в біології: аналіз сутностей. *Geo&Bio*, **18**: 77–117.
- Зеленков, Н. В. 2012. Кластистический анализ, эволюция и палеонтология. *Современная палеонтология: классические и новейшие методы*. ПИН РАН, М., 9–25.
- Зеленков, Н. В. 2015. Методы филогенетики и эволюционной биологии: достижения и ограничения. *Доклады XIV Междунар. орнитол. конференции Северной Евразии*. Ред. А. Ф. Ковшарь. Орнит. общества. Алматы, 138–164.
- Епштейн, В. М. 1991. Теория биологической эволюции как прототип общей теории развивающихся систем. *Вестник зоологии*, **33** (4-5): 3–10.
- Емельянов, И. Г. 1999. *Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем*. Международный Соломонов университет, Киев, 1–168.
- Калужский, М. Л. 2013. Общая теория систем. Директ–Медиа, М.: 1–177.

- Каретин, Ю. А. 2017. *Самоорганизация живых систем*. Морской гос. ун-т, Владивосток, 1–230.
- Красилов, В. А., С. С. Барина. 2017. Системный подход к определению биологического вида, как ключевая проблема современной биологии. *Проблемы современной биологии*. Материалы VI Международной конференции посвященной 130-летию со дня рождения Н. И. Вавилова. Луганск, 22–25 мая 2017 г. Ред. И. Д. Соколов. Луганск, Изд. ун-та, 64–72.
- Любищев, А. А. 1923. О форме естественной системы организмов. *Известия Биол. НИИ при Пермском ун-те*, 2 (3): 99–110.
- Мейен, С.В. 2015. А. А. Любищев: введение в круг его идей. *Lethaea rossica*. 11, 16–46.
- Пригожин, И. Р., И. Стенгерс. 1986. *Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой*. Прогресс, Москва, 1–140.
- Федоров, Е. С. 1891. Симметрия правильных систем фигур. *Записки Минералогического общества*, 2 сер., 28.
- Черлин, В. А. 2012. *Организация процесса жизни как системы*. Изд-во Русско-Балт. информ. центр БЛИЦ, Санкт-Петербург, 1–124.
- Шмальгаузен, И. И. 1940. *Пути и закономерности эволюционного процесса*. Изд-во АН СССР, Москва, Ленинград, 1–230.

Резюме

РЕКОВЕЦЬ, Л., КУЗЬМЕНКО, Л. Вид як система в системі. — У статті представлено результати аналітичного перегляду дії загальних законів розвитку природи та їх співвідношення із законами біологічної еволюції з погляду загальної теорії систем та синергетичного їх прояву на різних рівнях організації. Основою такого аналізу є трактування виду як системи, як структури зі здатністю до самоорганізації та ускладнення, а також як одиниці еволюційного різноманіття та таксономії. Одночасно, як система, вид займає відповідні позиції у системних підпорядкуваннях, в ієрархії біологічної еволюції та в системах таксономічного поділу і філогенії. Його синергетичні зв'язки в системі характеризують її складність, функціональність, самоорганізацію та альтернативність в розвитку, що проявляється через сальтації, відносну зрівноваженість і постійне поглинання енергії для впорядкування хаосу як джерела порядку. Ці та інші характеристики супроводжують неінтегрований розвиток біологічних систем як відкритих і розбалансованих внутрішньовидовим поліморфізмом. Аналітичне окреслення виду як системи в системі передбачає визначення його одночасно як структури, як елементу і як носія властивостей та функцій на різних рівнях організації біологічних систем — онтогенетичному, біоценотичному та еволюційному.

О процессах симпатрического видообразования в группе «желтых» трясогузок на территории Среднего Поволжья

Елена А. Артемьева

Ульяновский государственный педагогический университет им. И. Н. Ульянова
(Ульяновск); e-mail: hart5590@gmail.com; orcid: 0000-0001-5261-3421

ARTEMIEVA, E. On the processes of sympatric speciation in the group of "yellow" wagtails in the Middle Volga region. — This article discusses the mechanisms of sympatric speciation in the group of species of "yellow" wagtails based on hybridization. Interspecific and intraspecific hybridization can be attributed to the genetic mechanisms of divergence of populations of "yellow" wagtails. The existence of hybridization between the subspecies of the white-eared yellow wagtail *M. flava beema* and the yellow-fronted wagtail *M. lutea* leads to the emergence and further accumulation in the population of individuals with a light-colored head to varying degrees, the so-called "gray-headed" individuals. Intraspecific hybridization of subspecies forms of the yellow wagtail *M. flava* — nominative *M. f. flava* and white-eared *M. f. beema* leads to constantly occurring genotypic splits, which support intraspecific polymorphism of populations and provide the basis for further genetic divergence of these subspecies and species. The form of "gray-headed" hybrids is characterized by maximum genetic distances (1306.67–1375.67), which may correspond to the species rank. The modern polytypic complex of *M. flava* (in the narrow sense, a series of species and subspecies of only *M. flava*) probably formed in historical time on the basis of fan hybridization between the original forms of *M. f. flava* and *M. lutea*. Thus, the factors of genetic differentiation and divergence, along with ecological and geographical isolation, play a leading role in the formation of the spatio-temporal and genetic structure of the genus *Motacilla*. Currently, there is an active process of genetic divergence and separation of subspecies and species forms of "yellow" wagtails under conditions of wide sympatry within a single polytypic complex based on intraspecific and interspecific hybridization in the European part of Russia.

Введение

Эколого-генетическая основа симпатрии у видов группы «желтых» трясогузок (Passeriformes, Motacillidae), в Среднем Поволжье остается малоизученной (Зарудный 1891; Федорович 1915; Артоболевский 1923–1924; Дементьев 1937, 1941). Над этой проблемой работали и работают многие исследователи, которые в настоящее время достаточно продвинулись в ее решении. На основании морфологических признаков окраски оперения самцов в брачный период была разработана схема таксономии этого политипического комплекса (Береговой 1970; Гричик 1992; Сотников 2006; Завьялов *et al.* 2009; Артемьева & Муравьев 2012).

Цель работы — выявление процессов видообразования на основе гибридизации в популяциях «желтых» трясогузок на территории Ульяновской области (Среднее Поволжье) в условиях симпатрии.

Материал и методы

В течение полевых сезонов 2011–2020 гг. проводились исследования совместных гнездовых поселений желтой *Motacilla flava flava* Linnaeus, 1758, белоухой *Motacilla flava beema* (Sykes, 1832) и желтолобой *Motacilla lutea* (S. G. Gmelin, 1774), желтоголовой *Motacilla citreola* Pallas, 1776 трясогузок на территории Ульяновской области (Среднее Поволжье), которые обитают симпатрично на территории европейской части России. Выявлены совместные гнездовые поселения трех видов «желтых» трясогузок — *M. flava*, *M. lutea*, *M. citreola*, которые закартированы.

Для проведения молекулярно-генетического анализа исследованы кладки данных видов: яйца желтолобой трясогузки (3 экз.) (от 20.05.2013, ООПТ «Озеро Песчаное», Чердаклинский район); яйца желтолобой трясогузки (3 экз.) (25.05.2013, ООПТ «Озеро Песчаное», Чердаклинский район); яйца желтолобой трясогузки (3 экз.) (23.05.2015, ООПТ «Озеро Песчаное», Чердаклинский район); яйца желтой трясогузки (4 экз.) (7.06.2015 г., ООПТ «Озеро Песчаное», Чердаклинский район); яйца гибридов желтой и желтолобой трясогузок (4 экз.) (7.06.2015, ООПТ «Озеро Песчаное», Чердаклинский район).

Выделение ДНК из биологических образцов (яйца, перья и пр.), полимеразная цепная реакция, секвенирование фрагментов ДНК, биоинформационная обработка выполнены по стандартным методикам, использованным автором в предыдущих исследованиях (Artemieva *et al.* 2016a, 2016b).

Результаты

Механизм образования совместных гнездовых поселений «желтых» трясогузок

Желтоголовая трясогузка — наиболее влаголюбивый вид из трех и является «видом-основателем» новых мест гнездования; впоследствии за ним устремляется и желтолобая трясогузка, которая занимает более сухие мезофильные станции. Затем при появлении сухих суходольных станций к ним присоединяется и желтая трясогузка, которая их занимает и начинает гибридизировать с желтолобой трясогузкой. Впоследствии в гнездовом поселении процент гибридных особей нарастает, пока совершенно не перекроет численность желтолобой трясогузки.

Желтоголовая трясогузка постепенно перестает гнездиться на данном участке, ее численность стремится к нулю (рис. 1). Это может связано и с изменением влажности (точнее, снижением влажности, «высушиванием») самих гнездовых биотопов.

Состав популяций желтой трясогузки

Правобережье и Левобережье р. Волга в пределах Ульяновской области достоверно различаются по содержанию генотипов и фенотипов особей в **выборках**, которые соответствуют подвидовым таксонам *M. flava*.

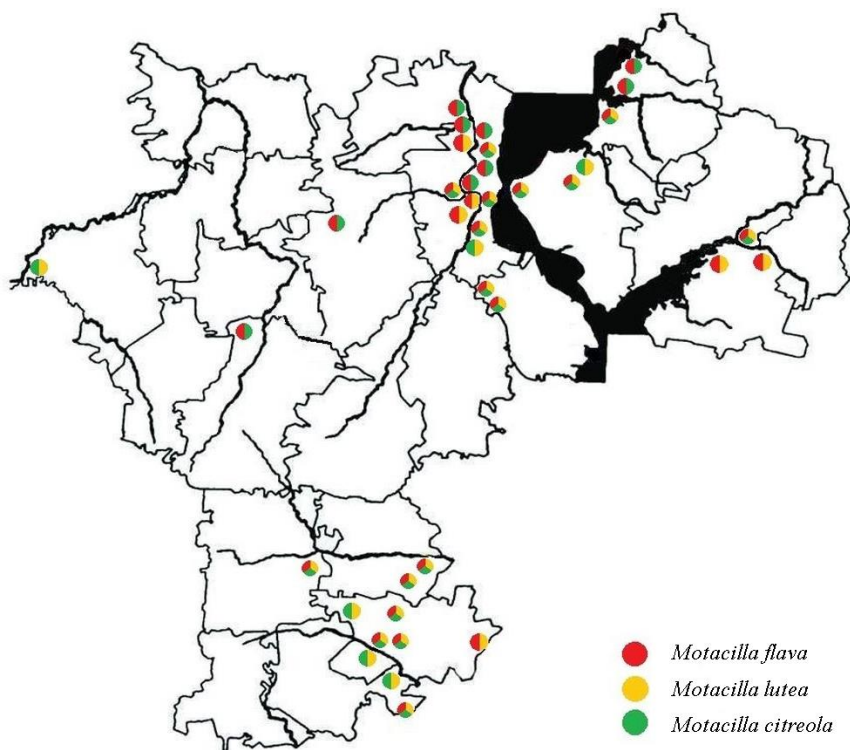


Рис. 1. Генетическая структура совместных гнездовых поселений видов «желтых» трясогузок в условиях симпатрии на территории Ульяновской области (ориг.).

В выборках популяций желтой трясогузки северной части Правобережья доминируют генотипы и фенотипы *M. f. flava* (от 75 % до 100 %), в южной части Правобережья их частота достигает 60–70 %. В выборках желтой трясогузки с Левобережья преобладают особи *M. f. beema* — от 75 % до 95 %.

Хорошо различаются три группы популяций желтой трясогузки и по содержанию более редких генотипов и фенотипов, которые соответствуют подвидам *M. f. thunbergi* (до 10 % в популяциях Левобережья) и гибридам *beema-lutea* (до 5 % в популяциях Левобережья).

В выборках популяций Правобережья содержание данных подвидов крайне малочисленно и не превышает 0,2–0,8 % (рис. 2, b).

Состав популяций желтолобой трясогузки

Правобережье и Левобережье р. Волга в пределах Ульяновской обл. достоверно различается по содержанию генотипов и фенотипов особей, кото-

рые соответствуют чистым линиям *M. lutea* и ее гибридам с разными подвидами желтой трясогузки *M. flava*. Выборки популяций желтолобой трясогузки из Правобережья характеризуются максимальными частотами особей чистой линии *M. lutea* (до 90–100 %).

В выборках популяций желтолобой трясогузки Левобережья преобладают гибридные особи — гибриды *lutea* × *flava* (до 50 %) и гибриды *lutea* × *beema* (до 45 %). В выборках северных правобережных популяций *M. lutea* частоты гибридных особей *lutea* × *flava* и *lutea* × *beema* не превышают 15 %, в выборках южных популяциях *M. lutea* частоты гибридных особей *lutea* × *flava* не превышают 15 %, а *lutea* × *beema* — 10 % (рис. 2, *a*).

Состав популяций желтоголовой трясогузки

Состав выборок популяций *M. citreola* Правобережья и Левобережья Ульяновской обл. достоверно различается по содержанию генотипов и фенотипов особей, которые соответствуют подвидам *M. c. citreola*, *M. c. werae* и гибридам *citreola* × *werae*. В выборках популяций желтоголовой трясогузки, населяющих Правобережье, преобладают особи *M. c. werae* (малая желтоголовая трясогузка) — до 80–100 %. В выборках популяций этого вида на Левобережье доминируют особи *M. c. citreola* — до 50–65 %.



a



b



c

Рис. 2. Самцы трясогузок: *a* — желтолобой *Motacilla lutea*, *b* — желтой *M. flava beema*, *c* — желтоголовой *M. citreola*. Фото автора.

Частота гибридных особей в выборках достигает максимума в северной части Правобережья (до 12 %). В выборках популяций *M. citreola* южной части Правобережья гибридные особи отсутствуют. В выборках *M. citreola* с Левобережья частота гибридов не превышает 1–3 % (рис. 2, с).

Формирование пространственных групп популяций «желтых» трясогузок

В настоящий момент на территории Ульяновской обл. в условиях симпатрии исторически сформировались три пространственных группы популяций «желтых» трясогузок — северная правобережная, южная правобережная и левобережная, которые достоверно различаются по градиенту частот фенотипов и генотипов и характеризуются определенными частотами фенотипов и генотипов, которые формируют уникальный пространственно-временной региональный паттерн популяций.

Современный политипический комплекс *M. flava* (в узком смысле, серия видов и подвидов только *M. flava*), вероятно, сформировался в историческое время на основе веерной гибридизации между исходными формами *M. f. flava* и *M. lutea*. Таким образом, факторы генетической дифференциации и дивергенции наряду с экологической и географической изоляцией играют ведущую роль в формировании пространственно-временной и генетической структуры рода *Motacilla*. В настоящее время происходит активный процесс генетической дивергенции и обособления подвидовых и видовых форм «желтых» трясогузок в условиях широкой симпатрии в рамках единого политипического комплекса на основе внутривидовой и межвидовой гибридизации на европейской части России.

К генетическим механизмам дивергенции популяций «желтых» трясогузок можно отнести межвидовую и внутривидовую гибридизации. Существование гибридизации между подвидами желтой трясогузки *M. flava* и желтолобой трясогузкой *M. lutea* является важнейшим лимитирующим фактором распространения и численности последней, приводит к появлению и дальнейшему накоплению в популяции светлоголовых («седоголовых») особей (Редькин 2001a–b; Pavlova et al. 2003).

Внутривидовая гибридизация подвидовых форм желтой трясогузки *M. flava* — номинативной *M. f. flava* и белоухой *M. f. beema* приводит к постоянно происходящим генотипическим расщеплениям, которые поддерживают внутривидовой полиморфизм популяций и обеспечивают основу для дальнейшей генетической дивергенции данных подвидов и видов.

К генетическим механизмам дивергенции популяций «желтых» трясогузок можно отнести межвидовую и внутривидовую гибридизации.

Существование гибридизации между подвидами желтой трясогузки *M. f. flava*, *M. f. beema* и желтолобой трясогузкой *M. lutea* является важнейшим лимитирующим фактором распространения и численности последней,

приводит к появлению и дальнейшему накоплению в популяции особей гибридных светлоголовых («седоголовых») трясогузок. Гибридные особи светлоголовых трясогузок (а именно гибриды *M. f. flava* × *M. lutea* и *M. f. beema* × *M. lutea*) характеризуются максимальными генетическими дистанциями (1306,67–1375,67) по сравнению с «чистыми» особями *M. f. beema* и *M. lutea*, что соответствует практически видовому рангу.

Современный политипический комплекс *M. flava* (в узком смысле, серия видов и подвидов только *M. flava*), вероятно, сформировался в историческое время на основе веерной гибридизации между исходными формами *M. f. flava* и *M. lutea*. Таким образом, факторы генетической дифференциации и дивергенции наряду с экологической и географической изоляцией играют ведущую роль в формировании пространственно-временной и генетической структуры рода *Motacilla*. В настоящее время происходит активный процесс генетической дивергенции и обособления подвидовых и видовых форм «желтых» трясогузок в условиях широкой симпатрии в рамках единого политипического комплекса на основе внутривидовой и межвидовой гибридизации на европейской части России (Артемьева *et al.* 2016; Artemieva *et al.* 2016 a–b).

Таким образом, особенности генетической структуры популяций видов рода *Motacilla* формируются на основе генетической дифференциации и дивергенции наряду с экологической и географической изоляцией.

Благодарности

Автор благодарит А. В. Мищенко, доцента кафедры географии и экологии Ульяновского ГПУ им. И. Н. Ульянова, сотрудника техноцентра «Кванториум» за проведение молекулярно-генетического анализа собранного материала. Данное исследование проведено при поддержке РФФИ: проект № 18-44-730002/19.

Литература

- Артемьева, Е. А., А. В. Мищенко, Д. К. Макаров. 2016. Эколого-генетическая неоднородность природных популяций «желтых» трясогузок (Passeriformes, Motacillidae) в Среднем Поволжье (Ульяновская область). *Принципы экологии*, **5** (3): 21.
- Артемьева, Е. А., И. В. Муравьев. 2012. Симпатрия «желтых» трясогузок (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae): география, экология, эволюция. Часть 1 (География и экология видов). Часть 2 (Гнездовая биология видов). Флинта, Москва, 1–152 + 1–200.
- Артоболевский, В. М. 1923–1924. Материалы к познанию птиц юго-востока Пензенской губернии. *Бюллетень МОИП. Новая сер. отд. биол.*, **32** (1/2): 162–193.
- Береговой, В. Е. 1970. Феноанализ окраски головы желтой трясогузки в зоне контакта сероголовой и желтолобой форм. *Экология*, № 6: 102–107.
- Гричик, В. В. 1992. Феногеография полиморфизма желтых трясогузок в связи с проблемами систематики и генезиса комплекса «*Motacilla flava*»: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Киев, 1–16.
- Дементьев, Г. П. 1937. Воробьиные. Птицы СССР (Полный определитель птиц СССР С. А. Бутурлина и Г. П. Дементьева). Том 4. Изд-во КОИЗ, М.-Л., 1–334.
- Дементьев, Г. П. 1941. Дополнение к томам I–IV «Полного определителя птиц СССР». Бутурлин С. А., Дементьев Г. П. *Полный определитель птиц СССР*. Т. 5. КОИЗ, М.-Л., 12–95.

- Завьялов, Е. В., В. Г. Табачишин, Н. Н. Якушев, Е. Ю. Мосолова, Г. В. Шляхтин, [et al.]. 2009. *Птицы севера Нижнего Поволжья: в 5 кн. Кн. IV. Состав орнитофауны*. Под ред. Е. В. Завьялова. Изд-во Саратов. ун-та. Саратов, 1–268.
- Зарудный, Н. А. 1891. О гибридах между *Budytes flava* и *Budytes campestris*. *Труды Санкт-Петербургского о-ва естествоиспытателей, отд. зоол. и физиологии*, **22** (1): 27–38.
- Редькин, Я. А. 2001a. Окраска оперения некоторых форм группы желтых трясогузок *Motacilla flava sensu lato* в ювенильном наряде. *Русск. орнит. журн.*, Экспресс-выпуск, **128**: 3–27.
- Редькин, Я. А. 2001b. *Таксономические отношения форм в эволюционно молодых комплексах птиц на примере рода Motacilla L., 1785 (таксономическая ревизия подрода Budytes)*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. МПГИ. Москва, 1–19.
- Сотников, В. Н. 2006. *Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Воробьинообразные. Том 2. Часть 1*. ООО «Триада+», Киров, 1–448.
- Федорович Ф.Ф. 1915. Звери и птицы Пензенской губернии. *Труды Пенз. общ-ва люб. естествознания. Вып. 2*. Пенза, 41–45.
- Artemieva, E. A., A. V. Mishchenko, D. K. Makarov. 2016a. Divergence of populations of yellow wagtail, *Motacilla flava*, and citrine wagtail, *Motacilla citreola* (Motacillidae, Passeriformes), in the Middle Volga of Russia. *Vestnik zoologii*, **50** (2): 135–146.
- Artemieva, E. A., A. V. Mishchenko, D. K. Makarov. 2016b. Genetic divergence of the species of the yellow wagtails group (Motacillidae, Passeriformes) in European territory of Russia. *Vestnik zoologii*, **50** (2): 279–282.
- Pavlova, A., R. Zink, S. V. Drovetski, Y. Red'kin, S. A. Rohwer. 2003. Phylogeographic patterns in *Motacilla flava* and *Motacilla citreola*: species limits and populations history. *The Auk*, **120** (3): 744–758.

Резюме

АРТЕМ'ЄВА, Є. Про процеси симпатричного видоутворення в групі «жовтих» плисок на території Середнього Поволжя. — В даній статті розглянуті механізми процесів симпатричного видоутворення в групі видів «жовтих» плисок на основі гібридизації. До генетичних механізмів дивергенції популяцій «жовтих» плисок можна віднести міжвидову та внутрішньовидову гібридизації. Існування гібридизації між підвидом плиски жовтої білоухої *M. flava beema* та плиски жовтолобої *M. lutea* призводить до появи і подальшого накопичення в популяції особин зі світлим (в різному ступені) забарвленням голови, так званих «сивоголових» особин. Внутрішньовидова гібридизація підвидових форм плиски жовтої *M. flava* — номінативної *M. f. flava* та білоухої *M. f. beema* — призводить до постійно триваючого генотипного розщеплення, яке підтримує внутрішньовидовий поліморфізм популяцій і забезпечує основу подальшої генетичної дивергенції цих підвидів та видів. Форма «сивоголових» гібридів характеризується максимальними генетичними дистанціями (1306,67–1375,67) порівняно з «чистими» особинами *M. f. beema* та *M. lutea*, що може відповідати видовим рангу. Сучасний політипний комплекс *M. flava* (у вузькому сенсі, тобто серія видів і підвидів тільки *M. flava*), ймовірно, сформувався в історичний час на основі вялової гібридизації між вихідними формами *M. f. flava* та *M. lutea*. Таким чином, фактори генетичної диференціації та дивергенції поряд з екологічної та географічної ізоляцією грають провідну роль у формуванні просторово-часової та генетичної структури роду *Motacilla*. В даній час відбувається активний процес генетичної дивергенції та відокремлення підвидових і видових форм «жовтих» плисок в умовах широкої симпатрії в рамках єдиного політипного комплексу на основі внутрішньовидової і міжвидової гібридизації на європейській частині Росії.

Гібридизація у роді *Cervus*

Анатолій Волох

Таврійський державний агротехнологічний університет імені Дмитра Моторного
(Мелітополь); e-mail: volokh50@ukr.net; orcid: 0000-0003-1291-921X

VOLOKH, A. Hybridization in the genus *Cervus*. — Representatives of the genus *Cervus* are able to hybridize with the formation of intermediate forms that can reproduce between themselves. An example of this is the Askanian deer, which has absorbed the morphological and biological qualities of the founders, but has a unique and stable ecotype. This is a demonstration of the possible sympatric formation of some of the modern cervids. According to external and craniological parameters and the ability of their offspring to breed, the red deer of hybrid origin from the Askania-Nova Biosphere Reserve can be given a subspecies status *Cervus elaphus falz-feini*.

Вступ

Представники роду *Cervus* поширені на багатьох континентах, що обумовлено їхньою високою господарською цінністю як об'єктів полювання та сільськогосподарського розведення. Найбільші ареал та чисельність мають олені: благородний (*C. elaphus* Linnaeus, 1758), плямистий (*C. nippon* Temminck, 1838) та вапіті (*C. canadensis* Erxleben, 1777). Раніше до роду *Cervus* відносили європейську та іранську ланей, а також індокитайських оленів (аксис, барасинга, замбар та ін.), які зараз належать до інших таксонів (Grubb & Gardiner 1998).

У зв'язку з тривалою географічною ізоляцією угруповань оленів, на основі морфологічних ознак у благородного (*C. elaphus*) було виділено кілька підвидів. У Західній та Південній Європі — це номінативний (*elaphus*), іспанський (*hispanicus*), корсиканський (*corsicanus*), шотландський (*scoticus*), атлантичний (*atlanticus*), середньоевропейський (*hippelelaphus*), в Україні — карпатський (*montanus*) та кримський (*brauneri*), в Азії — кавказький (*maral*), ізюбр (*xanthopygus*), марал (*sibiricus*), хангул (*bactrianus*) та ще кілька підвидів (Данилкін 1999). Вапіті, історичний ареал якого охоплює майже всю Північну Америку — від Аляски на півночі до Техасу та Аризони на півдні, зараз представлений чотирма підвидами: каліфорнійський (*nannodes*), олені Рокі Маунтин (*nelsoni*), Манітоба (*manitobensis*) та Рузвельта (*rooseveltis*) (Brown 1992).

Плямистий олень поширений в Амуро-Уссурійському краї, Східній Маньчжурії, Північній Кореї, Китаї, Тайвані та Японії. На більшій частині його ареалу мешкає уссурійський підвид (*C. n. hortulorum*), у Японії — номінативний (*C. n. nippon*), на тихоокеанських островах — рідкісні *C. n. taiouanus*,

C. n. keramae, а у лісах Північного Китаю — вимираючі *C. n. mandarinus*, *C. n. grassinus*, *C. n. kopsch* (Grubb & Gardiner 1998).

Незважаючи на морфологічні відмінності представників роду *Cervus* між собою та мешкання у складі різних, іноді досить віддалених одна від одної географічних популяцій (Гептнер *et al.* 1961; Grubb & Gardiner 1998), для них характерна подібність каріотипу. У європейського оленя благородного і у північноамериканського вапіті диплоїдне число хромосом $2n = 68$, у хангула $2n = 66$ –68, у оленя плямистого $2n = 62$ –68 (Графодатский & Раджабли 1985).

Міжвидова гібридизація

З огляду на незначну генетичну мінливість, між видами у роді *Cervus* за можливості частіше, ніж у оленів інших родів відбувається гібридизація. Причому її наслідком є збільшення гетерозиготності і репродуктивного потенціалу нащадків (Hartington 1985). Загалом міжвидова гібридизація в дикій природі є не таким вже й рідкісним та унікальним явищем, як вважалося раніше. Наприклад, на території Нової Зеландії вона була виявлена між двома видами альпійських коників, трьома видами високогірних тарганів, а також між різними представниками родів *Metrosideros* та *Nothofagus* (Morgan-Richards *et al.* 2009).

Утворення здатних до репродукції гібридів зафіксовано багатьма зоологами в місцях спільного проживання благородного та плямистого оленів у природних угіддях Приморського краю РФ (Бромлей & Кучеренко 1983). У місцях симпатрії ареалів різних видів відомі різні проміжні форми. Ще на початку XX ст. у місцях зіткнення популяцій марала і изюбра були описані своєрідні *C. wachei* Noack та *C. biedermanni* Matschi (Matschi 1907). Тому не дивно, що у країнах з розвинутою мисливської культурою, таких як: Австрія, Німеччина та інших у XIX ст. для поліпшення трофейних якостей благородного оленя часто схрещували представників європейських популяцій з вапіті, маралом і кавказьким оленем (Meerwarth 1909), не піклуючись про еволюційні наслідки. У Західній Словаччині і Чехії в результаті схрещування карпатського (*C. e. montanus* Bot.) з іншими підвидами утворилася форма, яку називали альпіно-атлантичним або середньоєвропейським оленем (*C. e. hippelelaphus* Erx.) (Герцег 1983).

У XX ст. інтенсивно розселяли благородних оленів різного походження і на території колишнього СРСР, де інтродукували ~5 тис. особин, що представляють різноманітні форми і раси. В 1961–1977 рр. у лісах Львівської та Чернівецької областей, де мешкає чистокровний карпатський олень, було розселено 58 особин із Воронезького заповідника і 83 — із Біловезької Пущі (Павлов 1999). Вважається, що описаний М. Шарлеманем кримський підвид (*Cervus elaphus braueri* Charlemagne, 1920) представляє собою унікальну форму благородного оленя, який добре відрізняється від інших підвидів морфологічними особливостями. У зв'язку з цим, одні зоологи (Пузанов 1931) говорили про його ендемічність, інші (Бибикова 1975) вважали реліктом вимерлої континентальної популяції.

Однак відомий знавець південної фауни О. О. Браунер (1915, 1935) скептично ставився до ідеї аборигенного походження кримського оленя. Грунтуючись на відсутності в гірському Криму типово лісових ссавців (білка, соні, лісова куниця тощо), він вважав, що зазначена тварина з'явилася на півострові порівняно недавно: або вона самостійно проникли з Кавказу, або була завезена кримськими ханами. Ця точка зору не знайшла підтримки у відомих зоологів колишнього СРСР (Гептнер & Цалкин 1947; Гептнер *et al.* 1961), які вказували на те, що кримський підвид є добре відокремленою формою, що займає проміжне положення між карпатським і кавказьким оленями.

Хоча палеозоологічні останки благородного оленя відомі в Криму з плейстоценових, голоценових, техноценових і пізніших відкладень (Бачинский & Дублянский 1968), виключити вплив інших підвидів на кримську популяцію не можна. Відомо, що в 1912 р. на територію Кримського п-ова завозили особин кавказького походження, яких утримували у вольерах. Після порушення огорожі, для збереження чистоти кримського оленя, нібито всі (?) вони були відстріляні адміністрацією імператорського звіринця. Під час революції 1917 р. так само вчинили з кавказькими оленями, які мешкали на огороженій території в маєтку князя Юсупова «Орлиний заліт».

Зважаючи на значну масу тіла і високий вихід м'яса, у XIX–XX ст. на територію Австрії, Австралії, Аргентини, Нової Зеландії, Німеччини, Словаччини, України (Асканія-Нова), Чехії (1887–1915), Чилі для створення нових популяцій і для поліпшення екстер'єру місцевих оленів завозились вапіті. Гібриди від схрещування благородного оленя з вапіті було виявлене у місцях їх сумісного мешкання на території Нової Зеландії, що згодом було перенесено на оленячі ферми (Yerex 2001). У Центрі сільськогосподарських досліджень «Інвермай» (Нова Зеландія) самців вапіті використовували в якості основних плідників, що покривали самиць благородного оленя. В результаті цього народжувалися більш крупні телята зі швидкими темпами зростання, що помітно збільшувало виробництво оленини, а також сприяло кращому розвитку пантів. Але було встановлено, що наслідком парування самців вапіті з молодими або невеликими самицями благородного оленя спостерігалось ускладнене отелення через значну величину плоду, що іноді призводило до загибелі матері та теляти (Pearse 1992).

З метою збагачення мисливської теріофауни, в Австралії, Австрії, Азербайджані, Вірменії, Казахстані, Киргизстані, Латвії, Литві, Молдові, Новій Зеландії, Німеччині, Росії, Таджикистані, Угорщині, Україні, Чехії та в інших країнах світу було інтродуковано багато плямистих оленів. Після завезення їх у 1860 р. до Великобританії та Ірландії та за утримання у вольерах з місцевими благородними була зафіксована поява здатних до розмноження гібридів (Senn 2009). У 1920 р. такі особини з'явилися у природних угіддях північно-західної Англії, що створило загрозу виживання аборигенної форми *C. e. scoticus* Lönnberg (Lowe & Gardiner 1975). Поява зазначених гібридів була зафіксована й у лісах Республіки Молдова (Чегорка 1990) та у інших місцях. Між тим, у Великобританії було встановлено, що, незалежно від ступеня інтрогре-

сії, відрізнити зазначені гібриди від представників аборигенних форм благородного оленя неможливо. Їх вдалося виокремити лише за допомогою канонічного аналізу і лише тоді, коли дані, що використовувались для побудови базової матриці, були однорідними та біологічно значущими (Lowe & Gardiner 1974). Зараз в мисливських угіддях Європи мешкає понад 30 тис. особин оленя плямистого, що суттєво спотворило природний гено- та фенотип благородного оленя. І з огляду на сказане, генофонд його багатьох популяцій на значній площі природного ареалу зазнав серйозних змін.

Це змушує нас переглянути ставлення до штучних угруповань не тільки благородного оленя, а й інших тварин, які утворилися в результаті гібридизації і які існують досить тривалий період. Адже класичне уявлення про вид, як про основну одиницю популяційної біології та систематики сильно похитнулося. Проте, в сучасній, штучно встановленій, ієрархії не знайшлося місця для груп, проміжних між видом і підвидом, а в таксономічній структурі не було створено категорій, які б відповідали напіввидам, доцільність виділення яких визнається популяційними екологами (Грант, 1980).

Асканійський благородний олень

Прикладом міжвидової гібридизації є так званий «асканійський благородний олень». Його засновниками були 12 особин марала, п'ять особин середньо-європейського, дві особини (самець і самиця) кримського оленів, а також два самці ізюбра і дві особини (самець і самка) вапіті. Не виключено, що в утворенні цього гібриду міг брати участь і плямистий олень (Ільїна 1956; Салганский *et al.* 1963). Незважаючи на порівняно невелику кількість особин, гібридизація різних за походженням оленів сприяла формуванню стійкого, хоча і своєрідного екотипу, про що свідчать:

- 1) великий ареал з різноманітними екологічними умовами;
- 2) невисока вимогливість до якості біотопу і здатність жити в пожежозахисних лісосуходах, агроценозах, очеретяних заростях, в заплавах і тайгових лісах, а також на морських островах;
- 3) значна тривалість періоду існування (понад 100 років), упродовж якого не відбулося зниження репродуктивного потенціалу.

Хоча популяції асканійського благородного оленя в різних країнах (Казахстан, Республіка Молдова, Російська Федерація) існують багато років (Павлов 1999; Треус 1968), а їх чисельність порівняно значна, його морфологія та генетичні особливості вивчені досить слабо. Цьому є кілька причин, найбільш важлива з яких — зневажливе ставлення зоологів до гібридних угруповань благородного оленя взагалі (Гептнер & Цалкин 1947; Гептнер *et al.* 1961) і асканійського зокрема (Банников 1975). Між тим, генетична чистота багатьох з аборигенних популяцій є сумнівною, а таксономія виду *Cervus elaphus* — надзвичайно заплутаною (Данилкин 1999).

За екстер'єрними показниками асканійського благородного оленя слід віднести до крупних форм. Маса тіла телят, здобутих на Обитічній косі у грудні,

досягала 70 кг, хоча у деяких особливо великих молодих самців, які народилися в квітні, вона наближалася до 100 кг. Інші показники були також досить значними. Для порівняння, в колишній НДР середня маса тіла самиць у листопаді становила 53 (максимум — 58), а самців — 61 (максимум — 65) кг (Briedermann *et al.* 1989). Незважаючи на характерний для виду вторинний статевий диморфізм, у перший рік життя виявити такого нам не вдалося. За масою і довжиною тіла самці перевершували самиць, за висотою в плечах вони не відрізнялися між собою, а за більшістю інших самиці незначно перевершували самців. Майже всі виявлені морфологічні відмінності між самцями і самицями серед телят виявилися статистично достовірними (табл. 1).

Вияток становила лише довжина хвоста, яка у самиць є більшою ($t = 2,90$ за $P = 0,01$), ніж у самців. Однак, слід зауважити, що для цього показника, судячи за величиною коефіцієнту варіації, характерна значна індивідуальна мінливість у звірів обох статей у всіх вікових групах. Наприклад, серед телят у самців різниця між максимальною і мінімальною довжиною хвоста склала 120,0, а у самиць — 27,8 %; у однорічних тварин, відповідно, — 72,0 і 60,0 % і у дорослих — 125,0 і 107,8 %. З огляду на те, що телята обох статей за висотою в плечах мають однакову величину, а в крижах у самиць вона більша, ніж у самців, це визначає своєрідний профіль тіла тварин у ранньому віці. За співвідношення висоти тіла оленят в крижах до такої в плечах (самці / самиці = 1.09 / 1.16), тварини обох статей виглядають як би трохи нахиленими вперед, що характерно і для телят великої рогатої худоби.

У асканійського оленя в однорічному віку самці перевершують самиць майже за всіма показниками, крім довжини хвоста, однак достовірно — лише за масою тіла (табл. 1). У порівнянні з телятами, цей показник виявився у самців в 1,9, а у самиць в 1,7 рази більшим, проте всі інші — значно меншими. Наприклад, однорічні олені обох статей перевершують телят: за довжиною тіла в 1,31, за довжиною голови (самці / самиці) — в 1,41 / 1,39, за похилою довжиною тулуба — в 1,26 / 1,21, за обхватом тіла у грудях — в 1,37 / 1,27 і за висотою в плечах — в 1,21 / 1,14 рази.

У оленів річного віку зберігається перевищення висоти тіла в крижах над таким в плечах, однак, у порівнянні з телятами, ця різниця є меншою (самці / самиці = 1,07 / 1,11). Хоча у однорічних звірів обох статей, судячи за коефіцієнтом варіації, мінливість деяких екстер'єрних показників (довжина голови, похила довжина тулуба, висота в крижах, довжина кисті і плесна) зменшилася, однак інших — зросла. Причому в деяких випадках, наприклад, збільшення довжини тіла спостерігається у тварин обох статей, в інших (висота в плечах) має місце збільшення у самців і значне зменшення у самиць. Така неоднаковість пов'язана з алометричним зростанням різних частин тіла, що взагалі характерно для різних представників тваринного світу (Huxly 1929). Серед дорослих тварин самці достовірно перевершують самиць майже за всіма екстер'єрними показниками, крім довжини вуха, хвоста і похилої довжини тулуба. Два останніх у самиць виявилися більшими, ніж у самців.

Таблиця 1. Екстер'єрні показники асканійського благородного оленя.

Показники	Sex	Телята (10♂; 9♀)			1-річні (20♂; 10♀)			Дорослі (23♂; 46♀)		
		M±m	Min	Max	M±m	Min	Max	M±m	Min	Max
Маса тіла, кг	♂	69,8±3,88	62,0	95,0	129,1±3,27	100,0	155,0	199,3±10,21	115,0	290,0
	♀	65,0±1,67	60,0	70,0	110,6±5,40	80,0	138,0	149,3±4,05	110,0	222,0
Довжина тіла, см	♂	132,7±1,80	122,2	137,0	174,2±2,96	147,0	192,0	206,8±2,83	181,0	227,0
	♀	128,9±4,93	97,0	144,0	168,7±5,69	140,0	190,0	198,3±1,38	180,0	221,0
Довжина голови, см	♂	31,9±1,31	24,0	36,0	45,4±1,10	39,5	58,0	53,4±1,44	44,0	64,0
	♀	31,8±1,01	24,0	33,2	44,0±1,00	38,6	47,2	49,2±0,67	44,0	61,0
Довжина похила, см	♂	89,9±1,97	85,0	107,0	113,4±1,73	101,0	126,0	116,0±3,15	92,5	143,0
	♀	92,4±4,10	79,3	107,0	112,1±2,18	104,0	123,9	126,2±2,14	99,1	155,0
Обхват тіла у грудях, см	♂	91,2±1,71	86,2	98,5	124,6±1,58	114,0	145,0	149,3±3,15	125,0	185,0
	♀	95,2±2,56	90,0	114,0	120,8±3,49	104,0	140,0	138,3±1,93	120,0	178,0
Висота в плечах, см	♂	103,2±1,95	98,5	112,0	124,4±2,11	107,0	137,0	142,4±1,70	130,0	160,0
	♀	103,2±4,95	70,0	122,0	118,0±2,14	106,0	124,0	130,7±1,25	108,8	146,0
Висота в крижах, см	♂	112,7±2,17	106,7	124,2	132,4±1,65	118,0	144,0	147,6±1,47	135,0	160,0
	♀	120,0±6,16	71,0	130,0	130,4±1,88	118,0	136,7	142,3±0,98	130,0	157,0
Довжина кисті, см	♂	39,2±1,43	32,6	46,2	43,5±0,61	40,0	50,2	49,4±0,51	46,5	53,5
	♀	43,2±2,01	32,6	46,4	42,5±0,48	40,0	45,0	45,4±0,39	40,3	49,0
Довжина плесна, см	♂	47,6±1,30	42,5	55,0	55,7±0,69	50,5	61,0	60,7±0,58	52,0	66,0
	♀	51,4±1,27	47,0	55,2	53,8±1,22	47,0	58,0	58,6±0,45	54,0	68,3
Довжина хвоста, см	♂	7,8±0,56	5,0	11,0	11,9±0,42	9,3	16,0	12,1±0,52	8,0	18,0
	♀	9,8±0,42	9,0	11,5	12,8±0,61	10,0	16,0	12,7±0,36	9,0	18,7
Довжина вуха, см	♂	17,3±0,54	13,0	18,5	20,0±0,38	17,0	23,0	21,9±0,51	12,0	25,0
	♀	16,6±0,91	11,0	20,0	19,9±0,55	16,0	22,0	21,1±0,16	17,5	24,0

Найменші достовірні відмінності між особинами різних статей були виявлені при порівнянні таких показників, як: похила довжина тулуба ($t = 2,69$ за $P = 0,01$) і довжина плесна ($t = 2,82$ за $P = 0,01$).

У дорослих оленів відношення висоти тіла в крижах до такої в плечах стає ще меншим, ніж у особин однорічного віку. У самців його величина становить 1,04, а у самиць — 1,09. Цікаво, що перевищення висоти тіла у благородного оленя в крижах над таким в плечах спостерігається не лише при порівнянні між собою середніх, а й мінімальних та максимальних показників. З настанням статевої зрілості зростання тіла оленя не припиняється — збільшення маси та інших екстер'єрних показників триває приблизно до 10 років (Briedermann *et al.* 1989).

Маса тіла дорослих самців, здобутих в 1988–1990 рр. після гону на території колишнього Азово-Сиваського ДЗМГ (п-в Бирючий), дорівнювала 235 (223–255) кг, довжина тіла — 225 (217–238), висота в плечах — 144 (136–156), висота в крижах плечах — 150 (140–160) см. Звертає на себе увагу те,

що, як і за результатами наших досліджень, відношення висоти тіла в крижах до такої в плечах у самців також дорівнювало 1,04. За іншими даними, в різні роки максимальна маса тіла рогалів на Бирючому становила 304,5, а середня ($n = 11$) — 260 кг; максимальна ж маса самиць — 233, а середня ($n = 15$) — 200 кг. У цьому випадку величина всіх екстер'єрних показників виявилася істотно вищою, ніж це було виявлено нами на Обитічній косі. Можливо, причиною цього були інтенсивні біотехнічні заходи (посів сільськогосподарських культур, підгодівля зерном, коренеплодами і фруктами в зимовий час), а також селекційний відстріл, який почали широко застосовувати в Азово-Сиваському ДЗМГ ще з 1959 р. Але, скоріш за все, після досягнення оленями оптимальних екстер'єрних кондицій непомірні відстріли значної кількості трофейних рогалів в період, що пішов за розвалом СРСР, призвів до подрібнення звірів у всій Україні. На жаль, це не раз спостерігалось під час революцій, воєн і різних політичних негараздів на територіях багатьох країн...

Вимірювання і зважування оленів ($n = 108$) на Обитічній косі у 1989–2009 рр. показало, що дорослі особини за одними показниками (маса і довжина тіла) дуже близькі до тварин середньоєвропейського підвиду із Біловезької пущі (Козло 1983; Шостак 1983), за другими (висота в плечах) — до марала із Алтаю (Федосенко 1980), за третіми (обхват у грудях) — до середньо-європейського оленя із Центрального Чорнозем'я (Простаков 1996), а за четвертими (довжина плесна) — до ізюбра із Прибайкалля (Свиридов 1981). Іншими словами, благородний олень асканійського походження увібрав у себе багато якостей своїх засновників, що і визначило своєрідність його екстер'єру. Це демонструє вірогідне гібридне утворення деяких із сучасних цервін.

Важливими популяційними характеристиками ссавців є розмір і пропорції черепа, які у всіх оленевих мають яскраво виражений статевий диморфізм. Як правило, дорослі самці за краніометричними показниками перевершують самиць. У кримського оленя, який є одним з родоначальників асканійської форми, це добре проявляється після досягнення тваринами віку 2,5 років. З цього часу самці помітно перевищують самиць за такими показниками черепа: вилична ширина, максимальна ширина, ширина рила над першим кутнім зубом, ширина потиличних виростків (Бёме 1957).

Краніометричні дослідження навіть невеликої кількості матеріалу ($n = 18$) із заповідника «Асканія-Нова» показали істотну і достовірну перевагу дорослих самців над самицями майже за всіма показниками, крім довжини верхнього ряду кутніх зубів і ширини потиличних виростків (Кравченко 1971). Хоча вони у самців були також більшими, ніж у самиць, проте ці відмінності виявилися статистично не достовірними (табл. 2). Оскільки на значно більшому матеріалі (табл. 3) нам цього виявити не вдалося, можливо, причиною був невеликий обсяг дослідженої вибірки. При порівнянні краніометричних показників асканійських самців із такими, що представляють інші форми (марал, кавказький, кримський і європейський олень), деякі дослідники стверджували, що за більшістю їх гібридний олень із заповідника «Асканія-Нова» близький до марала і європейського оленя.

Таблиця 2. Розміри черепа благородного оленя із заповідника «Асканія-Нова» за працею Р. С. Кравченко (1971)*

Виміри, мм	Стать	n	M±m	Min	Max	CV, %	t**
Максимальна довжина	♂	13	453,0±2,12	431	463	1,72	3,72
	♀	5	388,6±17,17	346	442	9,88	
Кондило-базальна довжина	♂	13	426,4±0,80	418	430	6,68	5,02
	♀	5	369,4±11,33	338	395	6,86	
Основна довжина	♂	13	401,8±0,80	395	406	0,72	5,74
	♀	5	344,4±9,97	315	371	6,47	
Вилична ширина	♂	13	171,1±2,25	155	182	4,71	3,58
	♀	5	146,0±6,64	127	160	9,86	
Максимальна ширина (між задніми краями орбіт)	♂	13	187,5±1,21	180	197	2,31	4,17
	♀	5	157,2±7,17	137,0	173	10,21	
Міжорбітальна ширина	♂	13	136,1±2,59	110	149	6,84	4,52
	♀	5	114,0±4,15	105	123	8,30	
Довжина від дистального краю орбіт до такого міжщелепних кісток	♂	13	255,0±0,84	249	259	1,19	4,30
	♀	5	218,2±8,51	197	242	8,72	
Відстань від зчленівних відростків до альвеоли M ₃	♂	13	175,8±1,07	168	182	2,20	4,22
	♀	5	145,8±7,03	129	164	10,79	
Ширина рила над іклами	♂	13	79,6±1,46	73	84	6,63	3,65
	♀	5	59,2±5,40	41	71	20,99	
Ширина рила над M ₁	♂	13	137,5±1,62	125	144	4,25	3,82
	♀	5	114,0±5,93	101	128	11,63	
Довжина верхнього ряду кутніх зубів	♂	13	112,8±1,13	109	122	3,62	1,56
	♀	5	107,8±3,01	100	118	6,24	
Ширина зчленівних відростків	♂	13	79,6±1,34	7,2	87	6,09	2,18
	♀	5	71,6±3,41	66	82	10,66	
Ширина зовнішнього носового отвору	♂	13	57,8±0,96	52	63	5,00	3,64
	♀	5	43,8±3,72	32	53	18,99	

* Критерій достовірності відмінностей вираховано нами.

Про це буцімто свідчать максимальна, кондило-базальна і основна довжина, а також вилична та міжорбітальна ширина, лицьова та кондило-молярна довжина, відстань від заднього краю зчленівних виростків до альвеол кутніх зубів, ширина рила над іклами і ще кілька ознак, за якими асканійський олень достовірно не відрізняється від зазначених підвидів (Кравченко 1971). Однак цей автор також наводить результати вимірювань, які свідчать не на користь зроблених ним висновків. Так, за довжиною зубного ряду верхньої щелепи асканійський олень достовірно поступається маралу, але не відрізняється від особин кримського і середньоевропейського підвидів. За шириною рила над першим кутнім зубом він достовірно перевершує всі вихідні форми, і ці відмінності можна наводити й далі. З огляду на сказане, а також на те, що цитований дослідник порівнював тільки самців різних підвидів, наше бачення є іншим (табл. 3).

Таблиця 3. Краніометричні характеристики дорослих особин (3–18 років) асканійського благородного оленя

Виміри, см	Стать	n	M±m	Min	Max	CV, %	t
Максимальна довжина	♂	26	42,3±0,53	36,5	47,8	6,38	4,70
	♀	26	39,5±0,31	38,2	45,0	4,02	
Кондило-базальна довжина	♂	26	40,2±0,46	35,3	45,4	5,85	5,06
	♀	26	37,7±0,13	36,5	39,3	1,76	
Основна довжина	♂	26	38,0±0,51	32,8	43,6	6,86	5,09
	♀	26	35,1±0,24	30,0	36,8	3,47	
Найбільша ширина	♂	26	17,8±0,25	15,7	19,7	6,92	6,41
	♀	27	16,0±0,13	14,7	17,4	4,17	
Вилична ширина	♂	27	16,0±0,20	14,3	17,6	6,47	4,39
	♀	27	15,0±0,10	13,9	15,7	3,43	
Міжорбітальна ширина	♂	27	12,8±0,24	9,8	15,0	9,92	4,28
	♀	27	11,7±0,17	10,1	15,0	7,69	
Лицьова довжина, від дистального краю орбіти до такого міжщелепних кісток	♂	27	24,7±0,30	21,5	27,6	6,24	5,07
	♀	27	23,1±0,13	21,8	24,2	2,82	
Найбільша довжина носових кісток	♂	26	15,1±0,22	13,2	17,1	7,42	5,52
	♀	27	13,6±0,17	12,4	15,1	6,41	
Ширина зовнішнього носового отвору	♂	26	5,1±0,13	4,0	6,4	12,85	2,26
	♀	27	4,8±0,09	4,3	6,9	6,98	
Ширина рила над іклами	♂	26	7,4±0,14	5,9	8,8	9,36	4,11
	♀	26	6,7±0,09	5,8	7,7	6,98	
Ширина рила над M ₁	♂	27	12,6±0,17	10,9	14,2	7,20	1,50
	♀	28	12,3±0,08	11,3	13,1	3,53	
Довжина верхнього ряду кутніх зубів	♂	26	11,9±0,12	11,1	13,2	5,08	4,16
	♀	27	11,2±0,12	10,0	12,1	5,47	
Довжина рила від альвеоли Pm ₁ до дистального краю міжщелепних кісток	♂	26	13,3±0,18	11,5	14,8	6,72	3,05
	♀	27	12,7±0,13	12,0	13,7	3,85	
Кондило-молярна довжина (від зчленівних виростків до альвеоли M ₃)	♂	26	16,1±0,28	13,3	18,7	9,01	3,05
	♀	28	15,0±0,22	13,7	20,2	7,92	
Ширина мозкової капсули	♂	28	10,0±0,11	8,4	10,9	5,97	4,70
	♀	27	9,4±0,05	8,9	9,8	2,55	
Ширина зчленівних виростків	♂	27	7,7±0,08	6,9	9,1	5,64	4,87
	♀	27	7,0±0,11	5,4	8,0	8,14	
Довжина нижньої щелепи	♂	23	33,6±0,57	29,9	37,1	8,08	1,88
	♀	27	32,5±0,21	29,5	34,3	3,42	
Довжина нижнього ряду кутніх зубів	♂	23	13,6±0,12	11,7	14,2	4,18	3,19
	♀	27	13,0±0,11	11,8	13,6	4,26	
Довжина діастеми нижньої щелепи	♂	23	10,0±0,17	8,7	10,9	8,24	3,76
	♀	27	9,3±0,07	8,7	10,0	4,12	

Результати наших досліджень, виконаних на великому матеріалі, зібраному в різних місцях мешкання асканійського благородного оленя, також показали значну перевагу самців над самицями за більшістю краніометричними показниками. Однак за шириною зовнішнього носового отвору це має місце ($t = 2,26$) при $P = 0,04$, а за шириною рила над першим кутнім зубом і за довжиною нижньої щелепи достовірних відмінностей у звірів різної статі виявити не вдалося. У самиць і у самців досліджених нами тварин довжина верхнього ряду виявилася достовірно меншою, ніж довжина нижнього ряду кутніх зубів, відповідно: $t = 8,01$ і $5,53$.

Така закономірність характерна і для звірів інших популяцій. Незважаючи на те, що групу дорослих оленів входили особини, вік яких і, відповідно, розміри черепа коливалися в широких межах, для всіх краніометричні показники характерна незначна індивідуальна мінливість. Проведений нами аналіз результатів краніометричних досліджень Р. С. Кравченко (1971), а також порівняння промірів черепів оленів з такими із інших регіонів колишнього Радянського Союзу, показало схожість асканійського оленя за величиною максимальної та конділо-базальної довжини черепа із забайкальським ізюбром (Самойлов 1973), а за довжиною верхнього ряду кутніх зубів — з кримським оленем (Бёме 1957). За всіма іншими ознаками ніяких аналогій нам знайти не вдалося. Наприклад, ізюбр із Якутії (Тавровский і др. 1971) перевершує асканійського благородного оленя за всіма екстер'єрними і краніометричними ознаками.

Порівняння вимірів черепів благородного оленя із заповідника «Асканія-Нова», проведених в 1967–1969 рр. (Кравченко 1971), зі здійснених нами на Обитічній косі, п-ові Бірючий та о-ві Джарилгач у 1995–2019 рр., показало, що черепи дорослих самців за багатьма показниками стали достовірно меншими, а самиць, хоча і недостовірно, але більшими (табл. 4).

Таблиця 4. Мінливість краніометричних показників дорослих благородних оленів асканійського походження у часі*

Показники, см	1967–1969	1995–2019	t	1967–1969	1995–2019	t
	Самиці ($n = 13$)	Самці ($n = 26$)		Самиці ($n = 5$)	Самці ($n = 26$)	
Максимальна довжина	45,3±0,21	42,3±0,53	4,77	38,9±1,72	39,5±0,31	0,34
Конділо-базальна довжина	42,6±0,08	40,2±0,46	4,83	36,9±1,13	37,7±0,13	0,70
Вилична ширина	17,1±0,23	16,0±0,20	3,46	14,6±0,64	15,0±0,10	0,61
Міжорбітальна ширина	13,6±0,26	12,8±0,24	2,18	11,4±0,42	11,7±0,17	0,46
Ширина рила над іклами	8,0±0,15	7,4±0,14	2,83	5,9±0,54	6,7±0,09	1,48
Довжина верхнього ряду кутніх зубів	11,3±0,11	11,9±0,12	4,30	10,8±0,30	11,2±0,12	1,53
Ширина зчленівних вирос-тків	8,0±0,13	7,7±0,08	1,90	7,2±0,34	7,0±0,11	0,56

* Дані за 1967–1969 роки — за: Р. С. Кравченко (1971).

У самців не змінилися міжорбітальна ширина і ширина потиличних виростків, а довжина верхнього ряду зубів навіть стала достовірно більшою. З огляду на невелику кількість матеріалу із заповідника «Асканія-Нова» і відсутність достовірних відмінностей можна стверджувати, що величина краніометричних показників у самиць не змінилася. Вірогідно, основною причиною зменшення розміру тіла і черепа самців асканійського благородного оленя є інтенсивне полювання, яке в місцях проведення досліджень проводилося упродовж багатьох років. Найчастіше воно спрямоване на вилучення великих самців з метою отримання видатних трофеїв, результатом чого стало здрібнення тварин, що мало місце в багатьох країнах світу.

Генетичні дослідження оленів роду *Cervus*

За результатами досліджень мітохондріальної ДНК, виконаних за керівництва проф. О. О. Данилкіна, було побудоване філогенетичне дерево (рис. 1), на якому виявилися відокремленими два великих кластера (Кузнецова *et al.* 2007). Перший утворений переважно азійськими оленями, всередині якого виокремилися групи «ізіюбрів» із Іркутської області, Красноярського і Хабаровського країв, Амурської області і Китаю, «маралів» — із Алтаю і Туви, «вапіті» — із Північної Америки, а також гібридні особини (Сер: 48, 49, 94) асканійського походження із України.

До другого кластеру увійшли тварини із Австрії, Болгарії, Угорщини, Іспанії, Франції, Китаю, Німеччини, Польщі, Республіки Білорусь, Калінінградської області РФ, Норвегії, Тунісу, Румунії, Туреччини, Белгородської області, Краснодарського краю та Північного Кавказу, чистокровні особини із Карпат (Сер: 70) і Криму (AY148966; Сер: 43, 72, 73), а також гібридні (Сер: 45, 46, 97, 98) — зі степової зони України.

З одного боку, це вказує на спорідненість кримського оленя з тваринами Західної, Північної та Південної Європи, а з іншого — з такими із Туреччини, Краснодарського краю, Дагестану, Карачаєво-Черкесії й Північної Осетії. Тобто, «кавказький слід» у генетичній карті кримського оленя є. Загалом, зразки із України зайняли протилежні позиції, що підтверджується наявністю в популяціях *Cervus elaphus* мтДНК «алтайського типу». Цікаво, що ні кримські, ні карпатські, ні кавказькі олені не утворили на філогенетичному дереві (рис. 1) відокремлених груп, які б генетично підтвердили їхній підвидовий статус (Кузнецова *и др.* 2007). У порівнянні з іншими видами оленевих, нуклеотидна мінливість у особин асканійського походження та представників інших географічних популяцій виявилася досить високою і склала 3,6%, тоді як у плямистого оленя вона коливалась у межах 1,4–2,5 % (Randi *et al.* 1998).

Аналіз фоно та сонограм, що характеризують голоси асканійських оленів, видаваних ними в шлюбний період, показав, що за структурою і за гармонічною модуляцією вони дуже близькі до марала. Проте, нарівні зі звуками цього оленя, часто виявлялися й такі, які характерні для представників західної елафної групи підвидів (Никольський & Чегорка 1985).

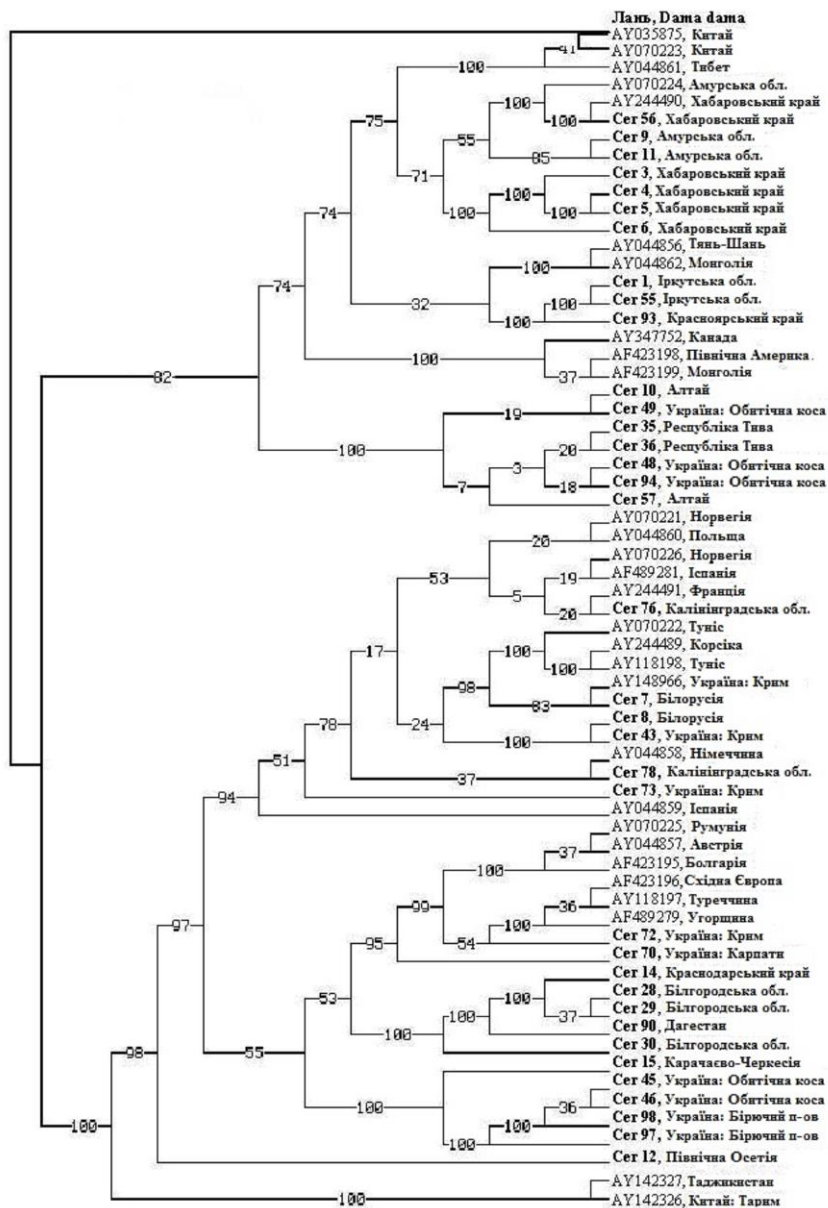


Рис. 1. Філогенетичне дерево благородного оленя: за алгоритмом максимальної правдоподібності (Кузнецова *et al.* 2007).

Однак, при порівнянні тварин за поліморфізмом білків крові з п-ова Бирючий та заповідника «Асканія-Нова» з родичами з Алтайського краю (РФ), було встановлено їхню велику схожість за ряснотою генів в Sa2-глобуліновому і трансферріновому локусах (Кравченко & Кравченко 1971). Це свідчить про домінуючий вплив сибірського марала на формування асканійської степової форми благородного оленя, що підтверджується і результатами наших досліджень мітохондріальної ДНК (Кузнецова *et al.* 2007).

Заклучне слово

Підсумовуючи результати досліджень, з достатньою впевненістю можна стверджувати, що представники різних видів (підвидів?) роду *Cervus* певним чином вплинули на більшість європейських популяцій. Це потребує спеціального вивчення їхніх генотипів і таксономічної оцінки цих змін.

Враховуючи певну морфологічну та генетичну своєрідність благородного оленя асканійського походження, відносно високу чисельність і значний ареал, він заслуговує на присвоєння підвидового статусу *C. e. falz-feini*. Адже, по суті, поява даного екотипу є результатом симпатричного видоутворення за особливих умов.

Оскільки більшість екологічних та екстер'єрних характеристик цього благородного оленя визначаються спорідненістю з тваринами азійського походження, найбільш прийнятним для цієї гібридної форми оленя є назва «асканійський марал».

Подяки

Висловлюю вдячність колишньому директору НПП «Азово-Сиваський» Є. С. Поповчуку і колишнім директорам ДП «Приморський лісгосп» С. П. Рибалкіну, Н. О. Островській та М. М. Заболотному за допомогу в організації та проведенні багаторічних досліджень. Дуже важливими є особисті повідомлення колишніх головних мисливствознавців Азово-Сиваського державного заповідно-мисливського господарства Є. І. Рибіна та М. П. Тхора.

Література • References

- Банников, А. Г. 1975. Проблемы о-ва Бирючего. *Охота и охотничье хозяйство*, **1**: 4–6.
- Бачинский, Г. А., В. Н. Дублянский. 1968. О времени и палеогеографической обстановке образования глубинных карстовых полостей Крыма. *Природная обстановка и фауна прошлого*. Научкова думка, Киев, **4**: 79–101.
- Бёме, Р. Л. 1957. Краниологическая характеристика крымского оленя. *Зоологический журнал*, **34** (10): 1557–1564.
- Бибикова, В. И. 1975. О смене некоторых компонентов фауны копытных на Украине в голоцене. *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*, **88** (6): 67–72.
- Браунер, А. 1915. О млекопитающих Крыма. *Школьные экскурсии и школьный музей*. Одесса. **8**: 1–7.
- Браунер, А. А. 1935. Прошлое фауны южной Украины. *Природа и социалистическое хозяйство*, **7**: 8–14.
- Бромлей, Г. Ф., Кучеренко С. П. 1983. *Копытные юга Дальнего Востока СССР*. Наука, Москва: 1–305.

- Гептнер, В. Г., А. А. Насимович, А. Г. Банников. 1961. *Млекопитающие Советского Союза. (Парно- и непарнокопытные)*. Высшая школа, Москва: 1: 1–776.
- Гептнер, В. Г., В. И. Цалкин. 1947. *Олени СССР (систематика и зоогеография)*. МОИП, Москва, 1–176.
- Герцег, А. Б. 1983. *Охота в иллюстрациях*. Priroda, Братислава, 1–590.
- Грант, В. 1980. *Эволюция организмов*. Мир, Москва, 1–408.
- Графодатский, А. С., С. И. Раджабли. 1985. Хромосомы трёх видов Cervidae. *Зоологический журнал*, **64** (8): 1275–1279.
- Данилкин, А. А. 1999. *Олени (Млекопитающие России и сопредельных стран)*. ГЕОС, Москва, 1–552.
- Ильина, Г. И. 1956. Экологические особенности пятнистого оленя и перспективы его акклиматизации в европейской части СССР. *Учёные записки Московского городского пединститута имени В. П. Потёмкина*, **61** (4–5): 3–90.
- Козло, П. Г. 1983. Морфометрическая характеристика благородного оленя Беловежской пушчи. *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*, **88** (6): 21–30.
- Кравченко, Р. С. 1971. Морфологические особенности черепа и рогов гибридного асканийского оленя благородного степного. *Вестник зоологии*, **1**: 52–57.
- Кравченко, Д. Н., Р. С. Кравченко. 1971. Полиморфные системы белков сыворотки крови благородного оленя (*Cervus elaphus*). *Цитология и генетика*, **4**: 311–315.
- Кузнецова, М. В., А. М. Волох, В. И. Домнич, В. Е. Тышкевич, А. А. Данилкин. 2007. Молекулярно-генетическая изменчивость благородного оленя (*Cervus elaphus*, Cervidae) Восточной Европы. *Вестник зоологии*, **41** (6): 505–509.
- Никольский, А. А., П. Т. Чегорка. 1985. Акустическая диагностика благородных оленей (*Cervus elaphus*), населяющих заповедник «Кодры». *Зоологический журнал*, **64** (12): 1886–1890.
- Павлов, М. П. 1999. *Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР*. Волго-Вятское книж. изд-во, Киров, **3**: 1–666.
- Простаков, Н. И. 1996. *Копытные животные Центрального Черноземья*. Изд-во Воронеж. гос. ун-та, Воронеж, 1–376.
- Пузанов, И. И. 1931. Фауна Крыма и её происхождение. *Труды IV Всесоюзного съезда зоологов, анатомов и гистологов*, Киев, Харьков, 63–64.
- Розанов, М. П. 1929. Опыт разведения пантовых оленей в степях заповедника «Чапли» (Аскания-Нова). *Пушное дело*, Москва, **11–12**: 30–39.
- Салганский, А. А., И. С. Слесь, В. Д. Треус, Г. А. Успенский. 1963. Семейство оленьих. В кн.: *Зоопарк «Аскания-Нова»*. Урожай, Киев, 81–135.
- Самойлов, Е. Б. 1973. *Изюбр Восточного Забайкалья (черты морфологии, экология и хозяйственное значение)*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1–32.
- Свиридов, Н. С. 1971. Некоторые морфологические характеристики изюбрей Юго-Западного Прибайкалья. *Пути повышения эффективности охотничьего хозяйства*, Том 2. Матер. науч.-практ. конф., Иркутск, 120–122.
- Тавровский, В. А., О. Е. Егоров, В. Г. Кривошеев, М. В. Попов, Ю. В. Лабутин. 1971. *Млекопитающие Якутии*. Наука, Москва, 1–660.
- Треус, В. Д. 1968. *Акклиматизация и гибридизация животных в Аскания-Нова*. Урожай, Киев, 1–316.
- Федосенко, А. К. 1980. *Марал*. Наука, Алма-Ата, 1–200.
- Чегорка, П. Т. 1990. Благородный и пятнистый олени: проблемы гибридизации. *Охота и охотничье хозяйство*, **11**: 18–20.
- Шостак, С. В. 1983. *Морфо-экологический анализ и динамика популяции европейского благородного оленя Беловежской пушчи*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Институт зоологии, Киев, 1–23.
- Briedermann, L., G. Dittrich, K.-W. Lockow. 1989. Rotwild *Cervus elaphus* L. *Buch der Hege: Haarwild*, **1**: 2–56.
- Brown, D. R. (Editor). 1992. *The Biology of Deer*. Springer-Verlag, New York, 1–593.

- Grubb, P., A. L. Gardiner. 1998. List of species and subspecies of the families Tragulidae, Moschidae and Cervidae. *Deer Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC. Deer specialist group.* Oxford. Inform. Press, 6–16.
- Harrington, R. 1985. Hybridization in deer — its detection and uses. In: *Biology of Deer Production*. Ed. by P. Fennessy & K. Drew. Royal Soc. New Zealand Bull., **22**: 62.
- Huxly, J. S. 1929. *Growth gradients and the development of animal form*. Nature, 1–563.
- Lowe, V. P. W., A. L. Gardiner. 1974. A re-examination of the subspecies of red deer (*Cervus elaphus*) with particular reference to the stocks in Britain. *Journal of Zoology*, **174** (2): 185–202.
- Lowe, V. P. W., A. L. Gardiner. 1975. Hybridization between red deer (*Cervus elaphus*) and sika deer (*C. nippon*) with particular reference to the stocks in N. W. England. *Journal of Zoology*, **177** (4): 553–566.
- Matschi, P. 1907. Die wissenschaftliche Bezeichnung der sogenannten Altai-Hirsche. *Sitzungsbericht der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin*, **8**: 221–228.
- Meerwarth, H. 1909. *Lebensbilder aus der Tierwelt. Säugetiere 1*. Verlag R. Voigtländer, Leipzig, **1**: 1–628.
- Morgan-Richards, M., R. D. Smissen, L. D. Shepherd, G. P. Wallis, J. J. Hayward, C. Chan, G. K. Chambers, H. M. Chapman. 2009. A review of genetic analyses of hybridisation in New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, **39** (1): 1–34.
- Pearse, A. J. 1992. Farming of Wapiti and Wapiti Hybrids in New Zealand. *The Biology of Deer*. Springer-Verlag, New York, 173–179.
- Randi, E., M. Pierpaoli, A. Danilkin. 1998. Mitochondrial DNA polymorphism in populations of Siberian and European roe deer (*Capreolus pygargus* and *C. capreolus*). *Heredity*, **80** (4): 429–437.
- Volokh, A. 2015. Investigation of Red Deer (*Cervus elaphus*) antlers in the Ukrainian Steppe and results. *Beiträge zur Jagd & Wildforschung, GmbH*, **40**: 145–163.
- Senn, V. H. 2009. *Hybridisation between red deer (Cervus elaphus) on the Kintyre Peninsula, Scotland*. Thesis ... Doctor of Philosophy. The University of Edinburgh, 1–248.
- Yerex D. 2001. *Deer — The New Zealand Story*. Canterbury University Press, Christchurch, 1–200.

Резюме

Волох, А. Гібридизація у роді *Cervus*. — Представники роду *Cervus* здатні до гібридизації з утворенням проміжних форм, які можуть розмножуватись. Прикладом цього є асканійський марал, який увібрав морфологічні та біологічні якості засновників але відрізняється своєрідним та стійким екотипом. Це є демонстрацією можливого симпатричного утворення деяких із сучасних цервін. За екстер'єрними та краніологічними показниками та за здатністю їх наслідування нащадками благородному оленю гібридного походження із біосферного заповідника «Асканія-Нова» можна надати підвидовий статус *C. e. falz-feini*.

Теоретичні засади систематичного вивчення викопних остракод (Arthropoda, Crustacea) у контексті проблеми виду в палеонтології

Наталія І. Дикань

Інститут геологічних наук НАН України (Київ)
e-mail: natalidykan@gmail.com; orcid: 0000-0001-6631-7041

ДЫКАН, N. Some theoretical aspects of the systematic study of fossil ostracods (Arthropoda, Crustacea, Ostracoda) in the context of species problems in palaeontology. — Theoretical contributions into the systematics and taxonomy of fossil ostracods conducted according to unified methodological stands have resolved some key problems of paleontology. For example, this is a problem of species and its derivatives, namely the identification of species, the estimation of the taxonomic weight of morphological characters, the determination of diagnostic characters of different taxonomic ranks, and taxa diagnoses. The unification of the terminology and the formalization of morphological description of fossil shells made it possible to estimate the taxonomic weight of morphological elements. A scheme to identify the rank of taxonomic characters (pyramid principle) has been developed. A unified terminological dictionary has been prepared to describe the morphological elements of ostracod shells in detail.

Вступ

Палеонтологія починається з систематики і таксономії. Основною таксономічною одиницею систематики, ключем до розуміння еволюції органічного світу є вид, а головною теоретичною проблемою й до сьогодні залишається проблема виду: «Що таке вид? Серед систематиків немає єдиної точки зору. Це стосується не тільки суперечностей між системами рослин і тварин, але й систем з окремих груп. Жоден систематик не може ще зробити з систематичного матеріалу узагальнюючих висновків, які були б прийнятними для усіх його колег» (Майр 1947). Проблема виду — дискусійне питання ще з часів Ч. Дарвіна, який писав про «невпійману сутність виду», відмічаючи принципову невизначеність ознак видового рангу від інших таксонів (Походження видів... 1859).

Найповнішою характеристикою зоологічного виду й до сьогодні залишаються сформульовані К. М. Завадським (Завадський 1968) десять ознак, серед яких шість ознак притаманні також і викопному виду. Це — історичність (існування в часі як окремої філогенетичної гілки, здатність до еволюції), стійкість (здатність зберігати видову якість визначеність протягом певного геологічного часу), географічна визначеність (поширення у природі на певній території), екологічна визначеність (конкурентно спроможний вид, що займає певну екологічну нішу), різноманітність форм, чисельність.

Водночас, дослідження викопної фауни має свої особливості, пов'язані з: неповнотою геологічного літопису — обмеженістю фактичного матеріалу, що виникає внаслідок випадковості його знахідок у відкладах різного геологічного віку, тобто відсутністю фіксованої безперервності філогенезу; особливостями збереженості викопного матеріалу — фрагментарністю та різним ступенем збереженості знахідок, збереженістю лише твердих частин організму (у остракод — кальцитової черепашки, муміфіковані рештки м'якого тіла є рідкісними знахідками; Дикань 2009) чи їхніх відбитків, що унеможлиблює використання генетичних, біохімічних (білкових, мікроструктурних тощо) та інших сучасних методів дослідження живих організмів.

Палеонтологу необхідно враховувати, що викопний вид — у минулому живий організм, який існував за правилами і законами, близькими до сучасного органічного світу (розмноження, внутрішньовидова та міжвидова конкуренція, формування екологічної ніші та ареалу тощо). У цьому контексті розроблено теоретичні положення систематичного вивчення викопних остракод, які спрямовані на максимальне зменшення суб'єктивізму при визначенні головної структурної та класифікаційної одиниці в систематиці — виду, мають універсальний характер, тобто стосуються систематичного вивчення викопних організмів взагалі і відповідають нагальним задачам, які життя ставить перед палеонтологами, незалежно від досліджуваної ними групи організмів.

Результати дослідження

Остракоди (Arthropoda, Crustacea) поширені у відкладах різного геологічного віку — від кембрію до голоцену, де часто є єдиними представниками мікрофауни, численні і мають достатню для видового виду ступінь збереженості викопної черепашки. Це визначає палеонтологічну унікальність остракод, які широко використовуються для палеогеографічних реконструкцій абіотичних факторів водного середовища і біоіндикації ступеню забрудненості водойм. Водночас, у практичній геології і, в першу чергу у нафтовій геології, стратиграфічний потенціал остракод не використовується. Причина — наявний підвищений суб'єктивізм видових визначень, який є засторогою коректного біостратиграфічного розчленування відкладів та їх кореляції.

У цьому контексті теоретичні розробки з систематики й таксономії викопних остракод, проведені з єдиних методологічних позицій, жорстким дотриманням визначених принципів, чітким формулюванням критеріїв і принципів визначення таксонів дозволили підійти до практичного розв'язання деяких аспектів проблеми виду, а саме ідентифікації виду, визначені таксономічної ваги морфологічних ознак черепашки та діагностичних ознак різнорангових таксонів, діагностики таксонів. При цьому визначальним залишається підхід до самого поняття таксону й виду зокрема. Систематичне вивчення викопних остракод базувалося на розумінні таксону як стійкого адаптивного типу, збалансованого та єдиного у своїй організації (Дикань 2006) і виду як динамічної біологічної системи, теоретично обґрунтованою еволюційною

концепцією, яка найповніше характеризує вид за загальними морфологічно-фізіологічними (наявність чітких діагностичних ознак), біохімічними та поведінковими (спільна етологія) ознаками (морфолого-функціональний критерій виділення виду), здатна до взаємного схрещування, що дає плодове потомство (генетичний критерій виділення виду), закономірно поширена в межах певного ареалу (географічний критерій виділення виду) і така, що подібно морфологічно змінюється під впливом факторів зовнішнього середовища (еволюційний критерій виділення виду) (Реймерс 1991).

Найпоширенішим при видовому визначенні викопних остракод був і залишається типологічний підхід до розуміння виду — ідентифікація викопної черепашки за малюнком чи фотозображенням, а причиною такого підходу — різна повнота і ступінь деталізації описів черепашки у довідковій літературі та використання авторами при описах розлогої, неоднозначної чи довільного трактування термінології. Складність діагностики остракод викликана також особливостями будови екзоскелету рачка, пов'язаними зі статевим диморфізмом, який проявляється в різній будові черепашок у різностатевих рачків, а також наявністю суттєвих морфологічних відмінностей черепашки на різних стадіях онтогенезу остракод, що проходять дев'ять стадій розвитку. Як наслідок, ми маємо необґрунтоване виділення кількох самостійних таксонів на базі однієї реально існуючої таксономічної одиниці, як нових видів.

Тому основним напрямом у дослідженні викопних остракод стало удосконалення ідентифікації виду на базі безпосередньо типології шляхом уніфікації і формалізації палеонтологічних описів. Порівняльно-морфологічний аналіз черепашки проводився не лише з позицій формального опису і порівняння її структурних елементів, а й з урахуванням біологічної сутності організму — мінливості ознак під впливом факторів середовища існування, границь екологічної резистентності.

Дослідження викопної черепашки остракод складалось з двох етапів: уніфікація і жорстка формалізація опису морфології черепашки та розробка уніфікованої системи таксономічних ознак для ієрархічної ланки «ряд–вид», яка базується на формалізації особливостей будови черепашки.

Основними напрямками першого етапу аналізу викопної черепашки стали:

- використання виключно уніфікованої термінології для характеристики морфологічних елементів зовнішньої та внутрішньої будови черепашки і особливо — таксономічних ознак. P.S. Під терміном розуміється чітка, однозначна назва морфологічного елементу черепашки, що використовується при визначенні таксону будь-якого систематичного рівня;
- виявлення всіх морфологічних елементів зовнішньої і внутрішньої будови черепашки, з котрих надалі виділяються таксономічні ознаки; інші ознаки є випадковими (наприклад, нехарактерний тип охоплення черепашки) або малоінформативними;
- детальний опис будови кожного морфологічного елементу;

- формалізація якісних ознак (форма спинного краю, форма максимальної опуклості тощо);
- визначення числових параметрів для морфологічних елементів, які мають кількісні характеристики (кути нахилу, скосу, увігнутості; лінійні кількісні, відносні значення). P.S. Ознаки, які мають числові характеристики, притаманні кожному таксону і віддзеркалюють властиві йому морфологічні особливості; їхнє використання дозволяє надати однозначний опис таксону і визначити його систематичне положення;
- статистична оцінка кількісних параметрів і формалізація якісних ознак (наприклад, форма черепашки у боковій проекції);
- обов'язкове врахування діапазону мінливості морфологічних елементів (граничні межі діапазону мінливості ознак для викопних остракод неможливо відтворити внаслідок відсутності необхідної статистики);
- визначення таксономічного значення кожної морфологічної ознаки. P.S. Морфологічною ознакою є будь-який елемент зовнішньої та внутрішньої будови черепашки, важливий для її всебічної характеристики. Таксономічна ознака — це морфологічна ознака, яка є характерною для певного таксону, тобто діагностує його, і за якою даний таксон відрізняється від інших таксонів цього ж рангу. Водночас, таксономічні ознаки вищих рангів є спільними для всіх підпорядкованих таксонів, а тому діагностичну функцію вони виконують лише для свого рангу;
- формалізація опису кожного таксону.

Складено термінологічний словник, який містить вже існуючі і нові терміни із зазначеною послідовністю та ступенем детальності опису морфологічних елементів зовнішньої та внутрішньої будови черепашки, а також схеми опису черепашки та кожного морфологічного елементу (Дикань 2006). У подальшому, у палеонтологічних описах усю різноманітність морфологічної будови черепашки та прояви її мінливості описано тільки у відповідності до розробленого словника. Таким чином, мовна одноманітність таксономічних діагнозів і видових описів дозволила провести порівняльний аналіз досліджуваних черепашок, зіставити їх між собою та з літературними джерелами.

Уніфікований термінологічний словник

1. Форма у боковій проекції: субовальна, неправильно субовальна, субокруглена, неправильно субокруглена, округлено субпрямокутна, неправильно округлено субпрямокутна, округлено субтрапецієвидна, неправильно округлено субтрапецієвидна, округлено субтрикутна, неправильно округлено субтрикутна, округлена субромбовидна, неправильно округлено субромбовидна, неправильна “капцеподібна”.

2. Наявність (відсутність) конвергенції до заднього кінця: конвергенція значна (слабка), без конвергенції.

3. **Товщина:** тонка (товста, дуже товста); прозора (напівпрозора, непрозора); матова, блискуча.

4. **Колір.**

5. **Тип охоплення:** лівоперекриваючий (правоперекриваючий); охоплення уздовж спинного краю, черевного краю, переднього кінця, заднього кінця, в області передньочеревної, передньоспинної, середньоспинної, середньочеревної, задньоспинної частини, передньоспинного кута.

6. **Довжина черепашки:** маленька (менша за 0.57 мм), середня (0.91–0.57 мм), велика (більша за 0.91 мм).

7. **Ступінь подовженості черепашки:** укорочена ($L/H < 1.7$), помірно подовжена ($1.7 \leq L/H \leq 2.1$), подовжена ($L/H > 2.1$).

8. **Ступінь опуклості черепашки:** сплющена ($L/W \geq 2.6$), помірно опукла ($1.6 \leq L/W \leq 2.6$), опукла ($1.3 < L/W \leq 1.6$), значно опукла ($L/W \leq 1.3$).

9. **Найбільша висота черепашки:** у передній третині, задній третині, посередині стулки, розташована уздовж усієї довжини стулки, частково зміщена відносно середини до переднього (заднього) кінця.

10. **Розташування максимальної опуклості черепашки:** у центральній, центральноспинній, середньоспинній, середньо-задній, задньоспинній, задньо-центральної, центральночеревної, задньочеревної частині.

11. **Форма максимальної опуклості черепашки:** у формі широкого (вузького), конусовидного, сфероподібного горбика, черевно-бокове розширення у формі криловидної складки (черевно-боковий кіль), опукла черевна складка, плеската; поступово спадає до кінців і країв, круто (вертикально) спадає до заднього кінця;

12. **Характер опуклості стулки:** сплющений (опуклий) козирок на передньому (задньому) кінці (ширина козирка складає n/m довжини стулки: вузька — складає $< 1/11$ довжини стулки, середньої ширини — складає $1/11$ – $1/6$ довжини стулки, широка — складає $> 1/6$ довжини стулки); поверхня сплющена у середньо спинній, у задньочеревній частинах, уздовж черевного краю; на межі задньої й центральної третин розташована широка (вузька) увігнутість.

13. **Спинний край:** *форма:* арковидний, опуклий (слабо опуклий, значно опуклий), прямий, увігнутий, опукло прямий, звивистий; *ступінь нахилу до переднього (заднього) кінця:* значно нахилений (кут нахилу $\geq 15^\circ$), слабо нахилений (кут нахилу $< 15^\circ$); *перехід до переднього й заднього кінців:* плавно округлений, спрямлений, слабо (значно) увігнутий, під широко округленим (вузько округленим, чітким) тупим (гострим, прямим) кутом у градусах; *кардинальні кути:* передній (задній) кут слабо (значно) виражений, невиражений.

14. **Черевний край** (якщо паралельний спинному краю — фіксується): *форма*: широко (вузько) опуклий, прямий, широко (вузько) увігнутий, хвилястий; *ступінь увігнутості*: слабо увігнутий ($\leq 10^\circ$), значно увігнутий ($> 10^\circ$); *найбільша увігнутість* розташована: у передній третині, посередині стулки, частково зміщена до переднього (заднього) кінця; *перехід до переднього і заднього кінців*: плавно (різко) скруглений, під скругленим (чітким) тупим (гострим, прямим) кутом у градусах.

15. **Різниця висоти переднього і заднього кінців**: незначна (кут нахилу спинного краю $< 11^\circ$), значна (кут нахилу спинного краю $\geq 11^\circ$), передній і задній кінці однієї висоти.

16. **Передній кінець** (при асиметричній будові черепашки описується окремо права і ліва стулки): *співвідношення зі заднім кінцем*: значно (частково) нижчий (вищий) за задній; кінці однієї (майже однієї) висоти; *форма*: плавно (різко) скруглений; широко (вузько) скруглений, загострений, наближається до вертикального, у формі скругленого тупого кута, уступа; *форма краю стулки*: край рівний, нерівний (хвилястий, гребневидний); *ступінь скосу в передньоспинній частині*: слабо скошений (під кутом $\leq 30^\circ$), значно скошений (під кутом $> 30^\circ$); *форма лінії скосу у передньоспинній частині*: прямовисна, слабо (значно) опукла (увігнута).

17. **Задній кінець** (див. опис переднього кінця):

каудальний відросток: *вираженість*: слабо (добре) виражений; *форма*: виросту (уступу);

виріст: *місце розташування* (нижче чи на рівні поздовжньої осі), *форма верхнього і нижнього країв* (прямовисна, слабо чи значно опукла, слабо чи значно увігнута), *спрямованість* (вгору, назад), *довжина* (короткий, довгий), *форма вершини* (округлена, гостра, зубчаста, нерівна, рівна прямо-висно скошена чи під кутом, з отвором на кінці (без отвору));

уступ: *місце розташування вершини* (нижче чи на рівні поздовжньої осі), *форма вершини* (округлена, у формі чіткого тупого кута), *край* (рівний, хвилястий).

18. **Поперечна розчленованість черепашки**: слабка чи значна, черепашка нерозчленована).

19. **Макроскульптура**: розвинена (нерозвинена), поверхня тонкоскульптурована (грубоскульптурована).

20. **Елементи макроскульптури I порядку**:

борозна: *вираженість* (слабо виражена, чітка); *за розташуванням* (передня, серединна, задня); *співвідношення борозен одна до одної, до поздовжньої осі*: паралельні (під кутом одна до одної), перпендикулярні (під кутом) поздовжній осі, починається від передньоспинного кута (спинного

краю на лінії поперечної осі, частково зміщена до переднього кінця); *розміри борозни за довжиною*: коротка (не доходить до лінії поздовжньої осі), довга (доходить чи перетинає лінію поздовжньої осі, доходить до субцентральної ямки, до червеного ребра); *розміри*: глибина (мілка, глибока), ширина (вузька, широка);

ребро за положенням: крайове переднє (заднє, спинне, черевне), поздовжнє спинне (задньоспинне, середнє, черевне), поперечне переднє (поперечне середнє чи преадукторне, постадукторне, заднє), концентричне, підкововидне; ізольовані (з'єднані між собою); чітке (згладжене); за *формою*: розщеплене (нерозщеплене), пряме (вигнуте), сплющене (округлене, загострене, пластинчасте), з чіткими (нечіткими) контурами підошви; *розміри*: довге, коротке; широке, вузьке; високе, низьке;

бугор за розташуванням: передні бугри — передньоспинний, середньопередній, передньочеревний; преадукторні бугри — субпередній спинний, субпередньо-середній, субцентральный, субпередній черевний; постадукторні бугри — субзадній спинний, субзадньо-середній, субзадній черевний; задні бугри — задньоспинний, середньо-задній, задньочеревний; передньо-центральный, задньо-центральный; *розміри*: високий, низький; *форма*: асиметричної (симетричної) форми, округлий (конусовидний, овальний, кулеподібний); *форма основи*: вузька (широка); *форма верхівки*: широко (вузько) округлена (гостра); *напрямок нахилу бугрів чи верхівок*: вертикальний, нахилений до заднього кінця; *ступінь нахилу*: слабо нахилений, значно нахилений;

ямка: *розміри*: маленька, велика; глибока, мілка; *дно* (рівне, опукле, увігнуте, гладеньке, дрібноямкувате).

21. **Елементи макроскульптури II порядку** (шипи, зубчики, зубчики-“лопати”, оторочка, маленькі бородавчасті бугорки): *розташування* (крайові, кінцеві), *кількість* (рідкісні, чисельні), *розміри* (маленькі, середнього розміру, великі), *форма* (ширина основи, форма верхівки, ступінь і напрям нахилу).

22. **Мезоскульптура**: розвинена (поверхня тонкоскульптурована, грубо-скульптурована), нерозвинена (поверхня гладенька, із тонким штрихуванням, з густими чи рідкими білими плямами).

23. Типи мезоскульптури:

ямкувата: за *розміром ямок* — дрібноямкувата, середньоямкувата, великоюямкувата; ямки розташовані рівномірно (нерівномірно); рідкісні (щільні); зміна розмірів ямок уздовж поверхні стулки;

коміркова: за *розміром комірок* — дрібнокоміркувата (до 30 мкм), середньокоміркувата (30–60 мкм), великокоміркувата (>30 мкм); за *формою комірок* — округлокоміркувата, кутоватокміркувата; за кількістю граней комірки — тригранна, чотиригранна прямокутна чи ромбічна, полігона-

льна п'ятигранна, шестигранна; *форма граней* — згладжена (чітка), загострена (округлена, пласка); тонка (середньої ширини, широка);

крапчаста, мозаїчна, штрихувата;

ребриста: *кількість ребер, за напрямком* — концентричні, поздовжні, поперечні, сітчасті, діагональні, радіальні, звивисті.

25. Плєма (бугорок) ока: є, відсутня.

26. Поверхневі порові канали (пк): *за будовою устя:* відкриті, ситовидні; *типи поверхневих порових каналів по місцезнаходженню на поверхні стулки, елементах макро– чи мезоскульптури:* прості, муральні, порові конули (шип з каналом посередині), пустули (бугорок, виступ на поверхні з поровим каналом); *вираженість каналів:* чіткі (малопомітні, непомітні) при збільшенні в N разів; *кількість:* рідкісні (численні); у разі нерівномірного розташування пор характеристика щільності дається по ділянкам поверхні стулки (на передньому, задньому кінці, уздовж спинного, черевного країв, у центральній частині); *характер устя по відношенню до поверхні стулки:* розташовані в площині поверхні стулки, заглиблені чи сильно заглиблені (нижче площини поверхні стулки), підвищені (вище площини поверхні стулки); *форма устя:* округлої форми (неправильної, субовальної); *діаметр устя* (в мікрометрах): маленькі ($d_u = <1.1$ мкм), великі ($d_u = \geq 1.1$ мкм); *наявність бортика по периметру:* без бортика (з бортиком); *форма бортика:* плескатий (слабо опуклий, опуклий, сильно опуклий); *висота бортика:* низький (високий); *ширина бортика:* широкий ($d_b = \geq 1.2$ мкм), вузький ($d_b = <1.2$ мкм); *наявність сенсорних щетинок:* з щетинками (без щетинок); *ситовидна пластинка — форма:* округла (неправильно округла, субовальна, рівна, опукла, увігнута, воронкоподібна), *розмір діаметру пластинки, наявність (відсутність) бортика по периметру пластинки, форма бортика* (плескатий, опуклий); *розміри бортика* (низький, високий; широкий, вузький); *внутрішні пори в ситовидній пластинці* — кількість, характеристика по відношенню до поверхні стулки, форма, розмір, наявність (відсутність бортика); наявність (відсутність) центральної поверхневої пори, особливості будови (відношення до поверхні стулки, форма, розмір, наявність чи відсутність бортика).

27. Структурні елементи внутрішньої пластинки (кайма, септи, контактний кнопковидний бугорок): розташування, орієнтація відносно інших структур, кількість, форма, висота, ширина:

септи: *місцезнаходження* — на передньому (задньому) кінцях, уздовж черевного краю, в передньочеревній, задньочеревній частинах; *кількість;* *напрямок розташування:* концентричні, радіальні, сітчасті; *розміри:* високі, низькі; вузькі, широкі; *форма* (округлені, загострені, плескаті);

кайма: *місцезнаходження* — на передньому (задньому кінцях); по вільному краю стулки, на внутрішній пластинці (симетрично чи асиметрично на передньому і задньому кінцях; між порово-канальною зоною й безструктурною пластинкою, на безструктурній пластинці), *кількість* (одна,

дві паралельних одна одній); *форма* (гребневидна складка, округлений валик), *розміри* (високі, низькі; вузькі, широкі).

28. Співвідношення між лінією зрошення і внутрішнім краєм: лінія зрошення зливається (не співпадає) з внутрішнім краєм на передньому й задньому кінцях, лінія зрошення співпадає з внутрішнім краєм на передньому кінці, лінія зрошення паралельна краю стулки в задній частині.

Безструктурна пластинка: *місцезнаходження:* розвинена на передньому і задньому кінцях (на передньому кінці); *форма на передньому і задньому кінцях:* півмісяця (нерівних обрисів) із рівним (зубчастим) зовнішнім краєм; *поверхня:* рівна (нерівна, з одним чи подвійним перегином); *ширина на передньому і задньому кінцях:* вузька ($<1/11$ довжини стулки), середньої ширини ($1/11-1/6$ довжини стулки), широка ($>1/6$ довжини стулки); *співвідношення з шириною порово-канальної зони на передньому й задньому кінцях:* у n разів ширша чи вужча за порово-канальну зону, дорівнює порово-канальній зоні.

Порово-канальна зона: *ширина на передньому кінці:* вузька ($<1/11$ довжини стулки), середньої ширини ($1/11-1/6$ довжини стулки), широка ($>1/6$ довжини стулки); *співвідношення з шириною порово-канальної зони на задньому кінці:* ширша (однієї ширини); *кількість крайових порових каналів на передньому кінці:* маленька (≤ 21), середня (22–40), велика (>40); збільшується (зменшується) у напрямі спинного й черевного країв;

порові канали: *розташування:* однарусне (двоярусне); рівномірно (нерівномірно) розташовані; поодинокі чи згруповані по n каналів (кількість каналів у групах); *загальна форма каналів:* прості (прямі, вигнуті, шпичасті); непрості (дихотомуючі — роздвоюються на два прямих чи вигнутих канали з основи, середини головного каналу чи в його верхівці; радіальні — пучок складається з n прямих каналів; розгалужені — розгалужуються на n хвилястих гілок від середини головного рівного каналу); *форма каналу:* рівні вузькі (широкі), ампуловидні з вузькою (широкою) основою, лійковидні; *довжина каналів:* довгі (короткі).

Замковий апарат:

замкові вушка: розвинені (нерозвинені); *форма:* арковидні виступи (конусовидні), рівні (загнуті всередину); *розміри:* широкі, вузькі; високі, низькі;

тип замка — адонтний (підтипи: ректодонтний, пріонодонтний, псевдоадонтний), лофодонтний (підтипи: лофодонтний, пентодонтний), десмодонтний, меродонтний (підтипи: палеомеродонтний, голомеродонтний, антимеродонтний, гемімеродонтний), гетеродонтний, ентомеродонтний, лободонтний, амфідонтний (підтипи: парамфідонтний, геміамфідонтний, голоамфідонтний), шизодонтний, гонгілодонтний; різноелементний (двоелементний, триелементний...); рівноелементний (різноелементний); лівоваликівий (правоваликівий, лівожолобково-валиковий); співвідношення

довжини бокових (переднього, заднього) відділів і середнього відділу; *будова бокових відділів на правій і лівій стулках*: чим представлені (зуби, ямки), їхня насиченість (гладенькі, насічені), висота (високі, низькі), форма зубів (бугоркуватий, конусовидний, пластинковий, гребнеподібний, двоступеневий); *будова середнього відділу на правій і лівій стулках*: чим представлені (валик, лезоподібний край, жолобок, ямки, зуби), насиченість (гладенькі, насічені), висота (високий, низький), ширина (товстий, тонкий), форма (шаблеподібний жолобок).

Відбитки м'язів адуکتорної підгрупи: добре видно (слабо видно, не видно); *тип розташування*: розетковий, центричний, однорядний, багаторядний (дворядний, трирядний...); *кількість, детальний опис розташування*; нерозщеплені (розщеплені на n частин, їхнє розташування); *розмір*: великі (середнього розміру, маленькі); *форма*: овальна (округла, подовжена, кутувата, неправильна).

Відбитки м'язів мандибулярної підгрупи: *розташування* відносно адуکتорної підгрупи; *кількість*; *розмір*: великі (маленькі); *форма*: овальна (округла, неправильна, подовжена, кутувата).

Відбитки м'язів фронтальної підгрупи: *кількість* відбитків; нерозщеплені (розщеплені на n частин); *розмір*: великі (середнього розміру, маленькі); *форма*: овальний (V-подібний, J-подібний, C-подібний).

Обговорення

Дотримання на практиці всіх перерахованих правил і, насамперед, жорстка формалізація та уніфікація термінології дозволили чітко сформулювати назву морфологічних елементів і визначити їхню таксономічну вагу, а також розробити уніфіковану систему таксономічних ознак для ієрархічного ланцюга «ряд–вид».

Ієрархія таксономічних ознак побудована за принципом піраміди — чим нижчий ранг таксону, тим ширший спектр його ознак (рис. 1).

Ознаки таксонів нижчих рангів лежать на нижчих рівнях піраміди, ознаки таксонів вищих рангів — на вищих рівнях. На першому, нижчому щаблі піраміди лежать ознаки найнижчого таксону ієрархічного ряду «вид», який має найширший спектр діагностичних ознак. Основою початкового діагностування слугують вже виділені таксономічні ознаки, максимально доповнені відповідно до вищезазначених принципів систематичного вивчення остракод. Першим критерієм виділення таксономічних ознак є визначення спільного і відмінностей у будові морфологічних елементів черепашки. Другим критерієм є ступінь їхньої деталізації — при підвищенні рангу таксону (рід, підродина, родина...) ступінь деталізації ознак зменшується. Таксономічна вага морфологічних ознак визначається методом аналізу і синтезу, послідовно для кожного таксономічного рівня, починаючи з найнижчого (виду). При переході з одного рівня на інший відбувається поступове виокремлення ознак відповідно до рангу таксону, що аналізується.

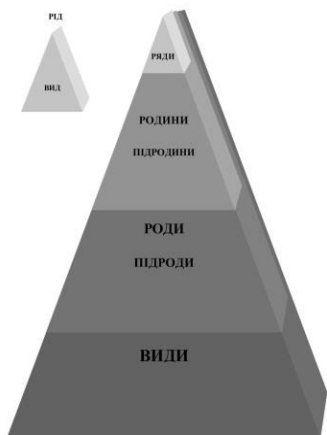


Рис. 1. Ієрархія таксономічних ознак (принцип піраміди).

Оскільки таксономічна вага деяких ознак у різних груп остракод частково не співпадає (наприклад, ознаки роду в одній родині є ознаками виду в іншій родині), аналіз морфологічних ознак і різноманітності їх проявів проводився без будь-якої попередньої оцінки їхньої таксономічної ваги (наприклад, для кожної родини і підпорядкованих їй таксонів ряду *Podocopida* розроблена власна система таксономічних ознак).

Першим етапом є виділення видових діагностичних ознак, за якими види конкретного роду відрізняються одне від одного. Ознаки, які залишилися, є загальні ознаками вищих рангів (від роду до ряду) і притаманні усім видам цього роду у рівній ступені. Таксономічні ознаки роду визначаються за аналогічною схемою — на ознаки, за якими роди в межах однієї родини відрізняються між собою (діагностичні ознаки роду) і ознаки, загальні для всіх родів цієї родини (ознаки від підродини до ряду). При поступовому переході від одного рівня на інший відбувається відокремлення таксономічних ознак відповідно рангу таксона, що аналізується.

Таксони одного рангу (наприклад, роди однієї підродини) мають однаковий чи близький набір діагностичних ознак. Існує наступна залежність: що вищий ранг таксону — то більший діапазон мінливості таксономічної ознаки нижчих рівнів він має. Наприклад, родина включає роди з різними типами замка, тоді як кожен із цих родів має один тип замка з можливою мінливістю його середнього відділу, а у видів кожного роду замок практично є сталою ознакою, оскільки можлива мінливість лише його крайових частин. Ознаки мікротаксонів (виду, роду) є певною мірою комбінаторними. Для рангу «підрід» таксономічні ознаки мають значний діапазон збігу своїх параметрів і можуть бути використані, як діагностичні, лише за межами цього діапазону. По описаній методиці для викопних остракод ряду *Podocopida* була розроблена власна система таксономічних ознак (Дикань 2006).

Задекларовані методичні підходи до систематичного вивчення викопних остракод дозволяють вирішувати інші нагальні проблеми виду, як то розмежування спадкової та неспадкової (індивідуальної) мінливості у остракод, визначення безпосередньо обсягу виду в генеалогічному ряді споріднених філумів (таксонів).

Існує два діаметрально протилежні підходи до визначення об'єму викопного виду — невинправдане звуження об'єму виду (відокремлення від “материнського” виду морфологічно близьких форм, відмінності між якими насправді є проявом індивідуальної мінливості) та невинправдане розширення об'єму виду (об'єднання близьких форм виключно за подібністю їхньої морфології).

Перший підхід — це звуження об'єму виду, відокремлення від “материнського” виду морфологічно близьких форм, відмінності між якими насправді є проявом індивідуальної мінливості. Причиною є недостатність викопного матеріалу, що не дозволяє виявити межі індивідуальної мінливості морфологічних ознак і відрізнити їх від спадкової мінливості. Наслідком є визначення у вільній номенклатурі (aff., cf., ex gr.) та виділення великої кількості нових видів. Для викопних остракод основним критерієм спадкової мінливості, тобто еволюційними змінами і підставою для виділення нових таксонів, визначено достатню частоту знахідок черепашок із морфологічними змінами одного напрямку і ступеню прояву, зафіксовані у геологічному часі. Одноразові, неповторювані у часі і просторі зміни морфології черепашки розглядаються як прояв індивідуальної (модифікаційної) мінливості. Прикладом спадкової мінливості у остракод може слугувати філогенетична гілка прісноводного роду *Ilyocypris* (Європа-Азія, 5 млн. р., пліоцен-сучасні водойми; Дыкань 2003). У морфології черепашок викопних видів *Ilyocypris salebrosa* Step. (один-три маленьких горбки конусоподібної, вузько подовженої форми; пліоцен-середній плейстоцен, час існування — 4.6 млн.р.) — *Ilyocypris postsalebrosa* Дук. (широкий горбок і слабо виражене черевне ребро, яке утворилося злиттям двох горбків; верхній пліоцен-середній плейстоцен, час існування — 2.7 млн. р.) — рецентного виду *Ilyocypris carinata* Kov. (добре розвинене ребро уздовж черевного краю; голоцен-сучасні водойми, час існування — 9 тис. р.) зафіксована спрямована тенденція в розвитку черевних елементів макроскульптури із збереженням загального плану їхнього розташування. У процесі природного добору ця ознака була відібрана, закріпилась і максимально розвинулась у сучасного виду *Ilyocypris carinata*.

Інший підхід до визначення викопного виду — розширення об'єму виду, об'єднання близьких форм виключно за подібністю їхньої морфології, яка є адаптацією до умов середовища, а не успадкуванням ознак всередині виду. Причиною такого підходу є все той же брак інформації щодо крайніх проявів індивідуальної мінливості та абсолютизація типології. У разі поганої збереженості таких викопних решток висновок щодо оцінки спадкової або адаптаційної природи може бути помилковим. Треба шукати інші ознаки, які засвідчать таксономічну тотожність чи віддаленість таких форм.

Висновки

Теоретичні розробки з систематики і таксономії викопних остракод, проведені з єдиних методологічних позицій, жорстким дотриманням визначених принципів, чітким формулюванням критеріїв і принципів визначення таксонів дозволили вирішити деякі аспекти засадової проблеми палеонтології — проблеми виду, як то проблему рангу таксонів (їх об'єктивності, порівнянності, розмежування), якості діагностики таксонів та критеріїв їх діагностичної оцінки, таксономічної ваги морфологічних ознак черепашки. Їх вирішення має важливе практичне значення, оскільки правильне визначення виду є основою біостратиграфічного розчленування відкладів і сприяє зменшенню суб'єктивізму при визначенні викопного виду і таксону загалом.

Уніфікація і формалізація опису морфології черепашки є основою для розробки уніфікованої системи таксономічних ознак. Формалізація опису таксону дозволяє використовувати комп'ютерні технології в палеонтологічних дослідженнях. Ранг таксонів визначається за принципом піраміди. Таксономічна вага морфологічних ознак визначається методом синтезу й аналізу послідовно для кожного рівня ланцюга «вид–ряд», починаючи з найнижчого.

Основним критерієм спадкової мінливості викопних остракод визначено достатню частоту знахідок черепашок із морфологічними змінами одного напрямку й ступеню вияву, зафіксованими в геологічному часі. Критерієм неспадкової мінливості викопних остракод є разові, неповторювані зміни морфології черепашки.

Література

- Дыкань, Н. И. 2003. Эволюция вида *Ilyocypris salebrosa* Stepanaitys, 1959 на протяжении плиоцена-голоцена. *Доповіді АН України*, № 9: 121–124.
- Дыкань, Н. И. 2006. *Систематика четвертинных остракод Украины*. ІГН НАНУ, Київ, 1–430.
- Дыкань, Н. И., В. В. Пермяков, А. П. Олыштинская. 2009. Уникальная находка мумифицированной ископаемой остракоды *Cyprideis torosa* (Arthropoda, Crustacea) в плейстоценовых отложениях Украины. *Вестник зоологии*, 43 (5): 409–424.
- Завадский, К. М. 1968. *Вид и видообразование*. Наука, Ленинград, 1–393.
- Майр, Е. 1947. *Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога*. Гос. изд-во иностранной литературы, Москва, 1–496.
- Реймерс, Н. Ф. 1991. *Популярный биологический словарь*. Наука, Москва, 1–535.

Резюме

ДИКАНЬ, Н. Теоретичні засади систематичного вивчення викопних остракод (Arthropoda, Crustacea) у контексті проблеми виду в палеонтології. — Теоретичні розробки з систематики і таксономії викопних остракод, проведені з єдиних методологічних позицій, дозволили вирішити деякі аспекти засадової проблеми палеонтології — проблеми виду (ідентифікація виду, визначення таксономічної ваги морфологічних ознак, визначення діагностичних ознак різних таксономічних рангів, діагнози таксонів). Уніфікація термінології і формалізація опису морфології викопної черепашки підвищують якість діагностики таксонів викопних остракод і дозволяють визначити таксономічну вагу морфологічних елементів. Розроблено схему визначення рангу таксономічних ознак («принцип піраміди»). Розроблено термінологічний словник для опису морфологічних елементів черепашки остракоди.

О месте парthenогенетических позвоночных в эволюционном потоке и применимости к ним понятия «вид»

Ирина Б. Доценко

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины (Киев)
e-mail: icoronella@gmail.com

DOTSENKO, I. On the position of parthenogenetic vertebrates in the evolutionary flow and the applicability of species concept to them. — The review is devoted to the analysis of literature sources considering the concepts of "species" and its criteria, "speciation", "reticulate evolution" and "Darwinian evolution", "divergence", "hybridization", and "parthenogenesis". The evolutionary fate and place of parthenogenetic organisms (in particular, among vertebrates) in the general evolutionary flow are considered. The reasons for the predominance of bisexual reproduction despite the obvious energetic and quantitative benefits of parthenogenesis are analysed. The applicability of the term "species" to parthenogenetic organisms is considered, considering their discrepancy with the main (genetic and reproductive) species criteria according to most concepts.

«Не стану я обсуждать здесь различные определения, которые предлагаются для термина «Вид». Ни одно из них не удовлетворило всех натуралистов; и, однако, каждый натуралист смутно понимает, что он разумеет, говоря о виде.» (Дарвин 1987)

Введение

Вид — пожалуй, единственный таксон, отражающий определённую биологическую реальность, среди таксонов различного уровня, из которых составлены иерархические системы, являющиеся, по сути, нашими умозрительными построениями, или так называемыми «спекуляциями». По этому поводу один из столпов теории эволюции (СТЭ) Дж. Симпсон пишет:

«Абсолютные определения высших таксонов невозможны. Одна из уникальных особенностей вида состоит в том, что он может быть определён без ссылки на какую-либо иную категорию. Определения же высших категорий могут быть даны только относительно таковых других категорий, указывая относительное положение рангов в иерархии и теоретико-множественные отношения таксонов. Так, семейство не может быть определено как таковое, но лишь в его отношениях с категориями следующего более высокого (обычно надсемейство, подотряд или отряд) или более низкого [...] рангов» (Симпсон 2006).

Виды же можно более или менее чётко определить в их границах и, по существующим ныне представлениям, живое на Земле существует как совокупности видов.

В контексте темы, посвященной проблеме определения понятия «вид», парадоксально выглядит разнообразие самых различных групп организмов (с некоторыми оговорками признаваемых видами в современной таксономии), с одной стороны, являющихся результатом межвидового скрещивания, которым, с другой стороны, свойственно размножение без скрещивания и обмена генетическим материалом внутри своих «видовых» границ. Речь идёт о партеногенетических «видах».

Парадокс в том, что в большинстве определений «свободное скрещивание» и обмен генетическим материалом являются основными критериями, определяющими границы вида и обособленность от других видов, с которыми скрещивание с получением фертильных гибридов признаётся невозможным. С другой стороны, в современном естествознании понятие «Вид» является неотделимым от понятия о процессе видообразования, поскольку всякий вид признаётся развивающейся системой в общем потоке эволюционного процесса. Естественно, эволюция партеногенетических видов в отсутствие свободного скрещивания происходит существенно иным образом, чем у раздельнополых скрещивающихся организмов.

Одновременно возникает целый ряд таксономических проблем и вопросов. Согласно постулатам СТЭ, видом считается совокупность особей, имеющих общую генеалогию и скрещивающихся между собой; виды образуются исключительно путем разделения прежде однородных скрещивающихся совокупностей; статус вида может быть присвоен только монофилетической группе (Hennig 1965).

При таком подходе все иные случаи, в т.ч. партеногенетические организмы, выпадают из рассмотрения. Таким образом, встаёт вопрос — если это не виды, то что это — хотя бы в таксономическом смысле?

Здесь рассматривается вопрос о применимости к партеногенетическим животным понятия «вид» в понимании СТЭ и возможном расширении определения этого понятия с учётом результатов развития «неортодоксальных» эволюционных теорий и, в частности, сетчатого видообразования. Ещё один существенный аспект партеногенеза — его связь с полиплоидией и с существованием естественных клонов. Изучение клонов и полиплоидов — одно из важных практических направлений современной прикладной генетики.

Краткий обзор концепций вида и видообразования

Подробный обзор эволюции самого понятия «вид» от античности до современности содержится в презентации И. Я. Павлинова¹. Но, иллюстрируя проблематику применимости понятия «вид» к партеногенетическим организмам, следует рассмотреть хотя бы несколько определений наиболее авторитетных авторов, «столпов» современного эволюционизма, представляющих основные концепции вида и видообразования.

¹ Павлинов И. Я. Представления о виде в биологии (презентация). <https://bit.ly/3v9ceKc>

Взгляд Ч. Дарвина на понятие «вид» приведен в качестве эпиграфа к этой работе. Оно весьма уклончиво, и Э. Майр (1968) по этому поводу заметил, что Дарвин «...уничтожил вид как конкретную естественную единицу».

Творцы «биологической концепции вида» — Т. Добржанский и Э. Майр. Добржанский признавал, что существует не один, а несколько способов видообразования. Однако он недвусмысленно заявлял:

«У видов с половым размножением есть виды, у видов с бесполом размножением видов нет». «Вид, прежде всего, является сложной генетической системой, а его целостность обеспечивается за счет защиты этой системы от проникновения генов другого вида в результате возникновения и развития изолирующих механизмов» (Dobzhansky 1951, 1972).

Согласно Э. Майру (1970), «Вид — это группа скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированных от других таких популяций».

По Хеннигу, основателю кладизма, «видом считается совокупность особей, имеющих общую генеалогию и скрещивающихся между собой; виды образуются исключительно путем разделения прежде однородных скрещивающихся совокупностей; статус вида может быть присвоен только монофилетической группе, т. е. такой, виды которой более родственны между собой, чем с любым другим видом» (Hennig 1965; цит. по: Городницкий 2002).

Дж. Г. Симпсон, выдвинул представление об эволюционном виде, особи которого составляют поток «с единой эволюционной ролью и эволюционными тенденциями». В рецензии на его книгу (Кирейчук 2006) указано:

«такое понимание позволяет применять это понятие и к агамным организмам, а скрещивание трактуется не как атрибут вида, а как свойство, позволяющее сохранять единство роли.» (Кирейчук 2006).

Во второй половине XX в. появилось множество концепций «вида» и «видообразования». Они подробно проанализированы в работах Л. Боркина и др. (Borkin *et al.* 2004). Наибольший потенциал для поиска убедительного критерия видовой обособленности дали генетические исследования.

«Для оценки степени генетической дифференциации между популяциями (видами) М. Ней предложил два показателя:[...] генетическое сходство (genetic identity, I) отражает долю структурных генов, идентичных в сравниваемых популяциях, [...] и генетическое расстояние (genetic distance, D), которое вычисляется через натуральный логарифм генетического сходства. [...] Неизбежно возник вопрос [...]: можно ли предложить критерий («шаблон»), на практике отличающий подвид от вида? Действительно, анализ [...] показал, что в 98 % случаев внутривидовые значения D меньше 0,10, а межвидовые — большие 0,15 [...] Соблазн установления критического порога в 15 % генетических различий (Avice, 1975), по достижению которого сравниваемые популяции якобы следует относить к разным видам, вызвал серьезную критику.» (Боркин & Литвинчук 2010).

Те же исследователи указывают на значительные отличия в результатах для разных групп животных (амфибий):

«минимальное генетическое расстояние между видами амфибий заметно различается в разных группах, варьируя от 0,02 до 0,65. Таким образом, минимальные

межвидовые значения D среди амфибий в разных родах могут различаться в 30 раз...» (Боркин & Литвинчук 2010).

Кроме того, авторы указывают, что уровни этих значений связаны с кладогенезом, а это иной путь эволюции, чем рассматриваемый здесь.

Таким образом, из приведённых работ можно заключить, что, хотя современная наука не достигла определённости в понимании категории «биологический вид», исторически эволюционные концепции не могли обойтись без включения в определения «вида» критериев свободного скрещивания внутри вида и репродуктивной изоляции, определяющих его границы. В дальнейшем исследователи отказываются от абсолютизации этих двух критериев, чем допускают существование в ранге видов агамных и гибридных форм (Симпсон 2006). На этой основе сформулирована концепция эволюционного вида (Wiley & Mayden 1985), суть которой в следующем: вид состоит из организмов и сохраняет свою индивидуальность в пространстве и времени, имеет собственную эволюционную судьбу и тенденции исторического развития.

Дарвиновская дивергенция и сетчатое видообразование

Согласно теории эволюции по Дарвину, видообразование происходит путем дивергенции, как об этом свидетельствует приведенная в его «Происхождении видов...» схема (Дарвин 1987). Это понимание видообразования «по Дарвину» надолго стало определяющим — своеобразной «библией» в эволюционных концепциях видообразования.

С открытием природных клонов, партеногенетических организмов и межвидовых гибридов, способных к воспроизводству в ряду поколений, возникают «неортодоксальные» теории видообразования. К ним относится теория «сетчатой эволюции», которая «...предполагает образование новых таксонов путём комбинирования уже существующих» (Боркин 2010).

Поскольку многие партеногенетические виды произошли путём гибридизации близких видов, т. е. путём, противоположным Дарвиновой дивергенции, то картинка происхождения приобретает не образ ветвящегося дерева, а скорее сети, отсюда и название — «сетчатое видообразование».

«Полный цикл сетчатого видообразования включает несколько этапов: 1) межвидовая гибридизация диплоидных бисексуальных видов и возникновение новых клональных (гиногенетических у рыб и амфибий или партеногенетических у рептилий) или полуклональных (гибридогенетических у рыб и амфибий) видов; 2) возвратная гибридизация клональных или полуклональных видов с одним из исходных или с третьим диплоидным бисексуальным видом, в результате чего возникают триплоидные клональные виды; 3) гибридизация триплоидных клональных видов с одним из исходных бисексуальных видов и образование тетраплоидных клональных и/или, что более важно, восстановление бисексуальности и возникновение тетраплоидных бисексуальных видов. Впервые полный цикл сетчатого видообразования удалось проследить благодаря открытию и изучению диплоидно-триплоидно-тетраплоидного комплекса рыб циповок р. Cobitis» (Васильев & Васильева 1982). «Этот способ видообразования можно охарактеризовать следующим образом: от диплоидных бисексуальных видов с помощью гибридизации,

однополого размножения (или клонального наследования) и полиплоидии — к тетраплоидным бисексуальным видам» (Васильева & Васильев 2011).

Среди рыб и амфибий найдено немалое число бисексуальных видов, имеющих полиплоидное происхождение, нередко случаи полиплоидии и партеногенеза и среди рептилий.

Партеногенез и его виды

Партеногенез — размножение без оплодотворения. При этом женские половые клетки без оплодотворения развиваются во взрослый организм. Такое размножение не сопровождается слиянием мужских и женских гамет, однако партеногенез тем не менее является именно половым размножением, так как организмы потомков развиваются из половых клеток, формирующихся в гонадах (многие авторы, тем не менее, употребляют термин «бесполое размножение», «бесполое виды»).

Из множества различных форм и проявлений партеногенеза и различных классификаций партеногенетического размножения здесь рассматриваются те, которые встречаются у позвоночных. Различают мейотический и амеиотический партеногенез в зависимости от того, происходит ли при формировании яйцеклетки второе деление мейоза, т.е. редукция хромосом вдвое, или нет. Соответственно тому, сохраняется ли при этом свойственное виду число хромосом вследствие выпадения мейоза или это число восстанавливается после редукции слиянием ядра яйцеклетки с ядром направительного тельца или иначе — различают зиготический и аутомиктический партеногенез.

*«При обычном способе полового размножения после двух делений клетки в процессе мейоза образуются четыре гаплоидные гаметы, каждая из которых, соединяясь с гаметой особи противоположного пола, участвует в создании диплоидной зиготы. При партеногенезе известно два основных механизма формирования генома потомства (рис. 1). Одна форма однополого размножения — аутомиксис — также предполагает мейоз, однако образовавшиеся гаметы попарно соединяются друг с другом. При этом зигота может получить либо копии обеих материнских хромосом (центральное слияние), либо две копии одной из них (терминальное слияние). Вторая форма — эндомитоз — с мейозом не связана. Происходит так называемое премейотическое удвоение хромосом с последующим делением клетки. Каждая дочерняя клетка получает точную копию генома матери (аналогично происходит и клонирование). Именно такой механизм лежит в основе партеногенеза у однополых ящериц р. *Darevskia* и является разновидностью клонального размножения. У двуполых видов, у которых партеногенез отмечается лишь в отдельных случаях (например, вараны), он, очевидно, определяется аутомиксисом» (Семёнов 2007).*

Различают партеногенез облигатный — единственный для данной группы особей способ размножения, а также факультативный — редкий или исключительный (запасной) способ размножения у в норме двуполых форм, и циклический (закономерно чередуется с другими способами размножения). Также различают естественный — нормальный для некоторых организмов способ размножения в природе, и искусственный — вызывается действием раз-

ных веществ на неоплодотворенную яйцеклетку в эксперименте. По полноте протекания партеногенеза выделяют зачаточный — неоплодотворённые яйцеклетки начинают развитие, но оно прекращается на ранних стадиях (редко продолжается до конечных стадий — случайный) и полный — развитие во взрослую особь. Наконец, по полу потомства: аррентотокция — из неоплодотворённых яиц развиваются только самцы (например, партеногенетические линии индеек); телитокция — развиваются исключительно самки (самый обычный вариант); дейтеротокция — особи обоего пола. Различают также генеративный, или гаплоидный, и соматический партеногенез. Вероятно, полиплоидные раздельнополые виды животных произошли путём партеногенеза, совмещенного с отдалённой гибридизацией.

Соревнование двух типов размножения

Учитывая, что партеногенетическое размножение намного эффективнее, т.к. потомство приносит каждая особь популяции, а не пара особей, становится понятно, что половое размножение в сравнении с ним энергетически затратно и не выгодно. Отсюда возникает вопрос, называемый «*королевой эволюционной проблемой*» (формулировка Г. Белла): почему большинство организмов пошли по пути полового размножения?

«... зачем вообще существует в природе половое размножение, если размножение бесполом способом, как минимум, в два раза выгодней» (Рухленко 2010).

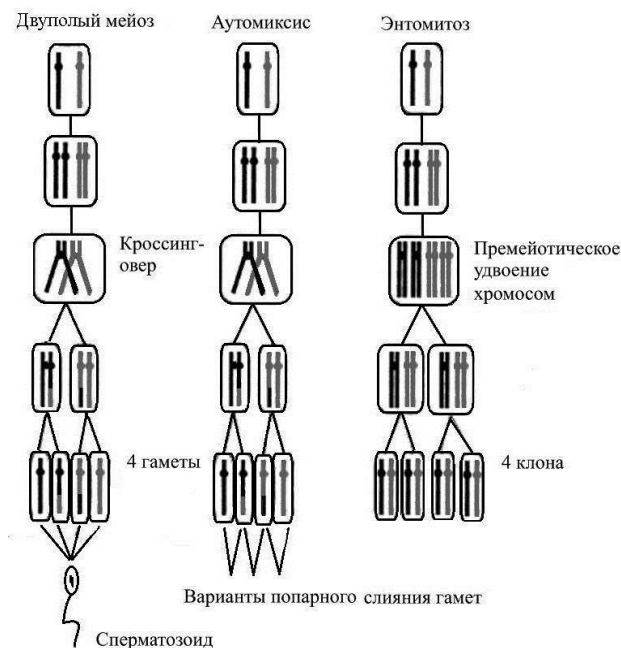


Рис. 1. Механизмы полового размножения и партеногенеза (по: Семёнов 2007).

Детально этот вопрос рассмотрел К. Ю. Попадын (2005):

«Вейсман предположил, что если половое размножение существует, то у образованной в результате оплодотворения ядерной субстанции должно быть какое-то преимущество, а именно — изменчивое потомство, поставляющее материал для естественного отбора. Намного позднее Мэйнард-Смит (Maynard-Smith, 1971), формализовал парадокс полового размножения, рассмотрев стационарную анизогамную половую популяцию с соотношением полов 1:1 и предположив появление в ней мутации, приводящей к партеногенезу. Самки с такой мутацией производят себе подобных партеногенетических самок, тогда как самки двуполых видов половину энергии вкладывают в самцов [...]. Поскольку партеногенетическая линия увеличивает численность вдвое за каждое поколение, она должна вытеснить родительскую половую популяцию. Т. е., при прочих равных, однополое размножение обладает двукратным преимуществом по сравнению с двуполым, и именно его мы ожидаем увидеть в качестве доминирующей или даже единственной формы размножения. Однако, на самом деле для подавляющего большинства эукариот характерно двуполое размножение (облигатное или факультативное). Именно в этом несоответствии теоретических и фактических данных заключается парадоксальность ситуации. [...]

Четыре лидирующие гипотезы поддержания полового размножения, две из которых действуют на коротких временных отрезках (гипотеза Мэннинга и мутационная детерминистическая), а две — на больших (экологическая гипотеза Чёрной Королевы и мутационная гипотеза — храповик Мёллера):

1. Мутационная детерминистическая гипотеза. В бесполой популяции действует правило Мёллера (Muller, 1950): одна мутация — одна генетическая смерть. В половой же популяции, в результате рекомбинации аллелей элиминированная особь может иметь несколько вредных мутаций. Таким образом, хотя количество новых вредных мутаций как в бесполой, так и половой популяциях предполагается одинаковым, для удаления их из генофонда половой популяции необходимо элиминировать значительно меньше особей, нежели в случае бесполой (Kimura & Maruyama, 1966). То есть смертность потомков в половых популяциях будет ниже, чем в бесполой, что может компенсировать начальный проигрыш половых организмов в скорости размножения. В этом заключается мутационная детерминистическая гипотеза (Kondrashov, 1988). [...]

2. Гипотеза Мэннинга (Manning, 1984). Анизогамия, увеличивающая вдвое цену полового размножения, также ответственна за существование полового отбора — мощной эволюционной силы, отсутствующей в бесполой популяциях. Конкуренция за спаривание, как правило, касается самцов по причине незначительного вклада их энергии в потомство. В результате пониженного успеха спаривания плохих (с большим количеством мутаций) самцов (Zahavi, 1975) из генофонда популяции удаляются вредные мутации, и средняя приспособленность возрастает.

3. Гипотеза Чёрной Королевы. Ван Вален (Van Valen, 1973) предположил, что каждое эволюционное приобретение любого вида может расцениваться как ухудшение условий существования других видов. Поэтому необходимо эволюционировать как можно быстрее просто для того, чтобы выжить. Таким образом, скорость эволюции должна иметь решающее значение в процессе вымирания видов. Поскольку половые виды способны к более быстрой эволюции [...], именно это свойство может обеспечивать половым популяциям эволюционное преимущество. Необходимость в высокой скорости эволюции диктуется быстро изме-

няющимися факторами среды, в первую очередь биотическими. Гамильтон (Hamilton, 1980) предположил, что наиболее важным биотическим фактором может оказаться пресс паразитов с коротким жизненным циклом: быстро эволюционирующие паразиты вынуждают своих хозяев “убегать” от них, накапливая изменения, делающие их невосприимчивыми к данному типу паразитов. Беспольные виды, из-за неспособности к быстрой эволюции, подвержены более сильному воздействию паразитов, что и уменьшает их первоначальное преимущество в скорости размножения. [...]

4. Храповик Мёллера (Muller, 1964) основывается на том, что любая новая слабо-вредная мутация в партеногенетически передающемся генотипе может быть удалена из популяции только за счёт гибели несущих её особей. Соответственно, число мутаций в партеногенетическом генотипе может либо оставаться постоянным, либо увеличиваться. Следовательно, случайная элиминация “наилучших” генотипов (с минимальным числом вредных мутаций) в партеногенетической популяции необратима. Со временем происходит постепенное увеличение числа вредных мутаций, приводящее к вымиранию партеногенетических видов. Основа храповика — случайная элиминация “наилучших” генотипов (в результате вымирания родителей, отсутствия у них потомства или появления в них новой вредной мутации) — противоположна механизму естественного отбора, элиминирующего наихудшие генотипы. Поэтому храповик может работать только при условии, когда судьба мутантного аллеля определяется генетическим дрейфом, а не отбором. [...] Приняв, что партеногенетическая линия не способна существовать бесконечно долго из-за работы храповика Мёллера, можно решить проблему полового размножения лишь с позиции группового отбора: двуполое размножение есть признак, который выгоден группе (половой популяции), позволяя ей существовать бесконечно долго, но не каждому конкретному организму. Так, любая самка в половой популяции в случае перехода к партеногенезу сразу же получает преимущество в скорости размножения, но её линия обречена в будущем (возможно, достаточно отдалённом) на вымирание в результате накопления вредных мутаций.». И далее: «Для однополых организмов, на которые приходится 1 % от общего числа видов эукариот, характерна короткая эволюционная история и отсутствие дочерних бесполой таксонов (Maynard Smith, 1978). Поэтому переход от полового размножения к бесполому ранее считался эволюционным тупиком.» (Попадьин 2005).

Однако некоторые авторы выступают против такого заключения.

Например, «положению об эволюционном тупике облигатного партеногенеза противоречит факт полного отсутствия самцов у некоторых бделлоидных коловраток, которые, видимо, и эволюционировали исключительно при партеногенетическом размножении. [...] На видах с перемежающимся партеногенетическим и половым размножением у коловраток, трематод, тлей и перепончатокрылых [...] можно видеть, что именно в конкурентной борьбе возникают «удачные» клоны, дающие затем массу половых особей, носителей «удачных» генов, обеспечивающих успех. Таким образом, популяция следующего года сразу же насыщается полезными аллелями. [...] При этом в жизненном цикле продвинутыми фазами оказываются не депрессивные половые стадии (особенно самцы), а партеногенетические особи клона» (Хлебович 2008).

«Важными встречными аргументами, указывающими на несопоставимость темпов мутирования однополых и двуполых организмов и на не столь существен-

ную роль работы храповика Мёллера, стали исследования, выяснившие следующее. [...] Повышенная мутагенность самцов (*male-driven evolution*) хорошо доказана для птиц, грызунов и приматов [...] Обнаружена положительная корреляция между частотой рекомбинации определённого участка ДНК и полиморфизмом нуклеотидов на нём при сравнении геномов человека и мыши (Leurcher, Hurst, 2002). Там, где выше частота рекомбинации, чаще появляются новые точечные мутации. Причина мутагенности рекомбинации может заключаться в неточной репарации двуцепочечных разрывов ДНК, которые инициируют процесс рекомбинации. [...] Инактивация вредных, вертикально распространяющихся мобильных элементов в партеногенетических линиях. Саморегуляция: преимущество получают те транспозоны, которые инактивируются и не вызывают падения приспособленности хозяина. Таким образом, у однополых организмов количество транспозонов должно стремиться к нулю. Все три рассмотренные выше причины должны приводить к значительному снижению темпа мутирования однополых линий (в 10–30 раз). Следовательно, и накопление вредных мутаций происходит медленнее и не приводит к прогнозируемым катастрофическим для однополых популяций результатам» (Попадьин 2005).

Ряд убедительных аргументов в пользу преимуществ в размножении однополых популяций приводит И. А. Рухленко (2010):

«Бесполое размножение имеет еще и другие, не столь значительные, но тоже заметные достоинства, делающие его выгодным даже более чем в два раза: 1. Отсутствует рекомбинация — следовательно, уже отобранные (предполагаемым естественным отбором) полезные сочетания генов не разбиваются рекомбинацией в следующих поколениях (т.е. знаменитый «кошмар Дженкина» для бесполой организмов не актуален); 2. Половым клеткам не надо тратить энергию и время на поддержание процессов мейоза, сингамии и кариогамии. 3. Нет необходимости в «перекрестном оплодотворении», а значит, вообще нет проблемы поиска полового партнера. 4. Отсутствует риск травмы при копуляции. 5. Отсутствует риск заразиться паразитами во время копуляции. 6. Не нужно участвовать в конкурентной борьбе за половых партнеров, т.е. тратить время и ресурсы на “любовные игры”». «Компьютерное моделирование показывает, что если в какой-то половой популяции появятся мутантные особи, размножающиеся бесполом способом, то за счет двойного преимущества в размножении (при прочих равных) доля бесполой особей составит в популяции 95 % уже к 15 поколению. А примерно к 25 поколению половые особи должны быть вытеснены...». «Экспериментальная проверка гипотезы «храповика Мёллера» [...] показала, что полученная величина снижения приспособленности в этом случае составила всего 7–10 %. Становится ясно, что гипотеза «храповика Мёллера» не выдержала экспериментальной проверки ...» (Рухленко 2010).

Обсуждая причины, по которым половое размножение получило преимущество, И. А. Рухленко указывает:

«... постулат Дарвина о стремлении организмов к безудержному размножению имеет огромное число исключений — хорошо известно, что очень многие популяции имеют механизмы самоограничения своей численности». По его мнению «можно предположить, что половое размножение... является одним из вариантов адаптации организмов к эффективному самоограничению собственной численности». (Рухленко 2010).

Партеногенез у позвоночных

Партеногенез весьма распространен среди растений. У животных это явление изучено менее, и, хотя известно у беспозвоночных давно, для позвоночных долгое время считалось невозможным. Однако в 30-х годах стали известны популяции американских рыб *Poecilia formosa*, состоящие из одних самок (Hubbs & Hubbs 1932), позже у них обнаружен гиногенез при участии самцов других видов. Подобные популяции обнаружены и у карася *Carassius auratus gibelio* (Берг 1947; Головинская *et al.* 1947); гиногенез описан у саламандр (Uzzell 1964; Macgregor & Uzzell 1964). Среди амфибий насчитывается более 15 гибридных видов, но у большинства из них гибридизация приводит чаще к полиплоидии. К триплоидам относится и гибридный *Pelophylax kl. esculentus* — результат скрещивания *Pelophylax ridibundus* с *P. esculentus*, который имеет статус не вида, а «клептона» (Dubois & Günther 1982).

Тем не менее, партеногенез у позвоночных более 30 лет рассматривался как редкий и не заслуживающий внимания тупик, встречающийся лишь на низших ступенях организации у организмов с наружным оплодотворением.

Революционным стало обнаружение партеногенеза у рептилий, в том числе у скальных ящериц (Даревский 1958; Даревский & Куликова 1961) и кнутохвостых ящериц *Cnemidophorus lemniscatus* (Teiidae) (Pennock 1965). К настоящему времени партеногенетические популяции обнаружены у многих родов ящериц: тейид, лацертид, гекконов, хамелеонов, шипохвостов, игуан. Такие популяции состоят исключительно из самок (тип размножения — эндомиоз). У рептилий выявлены и другие варианты партеногенеза:

«У варановых [...] отмечены случаи факультативного партеногенеза при содержании в неволе самок, не имевших контактов с самцами [...] У варанов во время аутомиктического партеногенеза мейоз протекает нормальным образом, что приводит к гаплоидной яйцеклетке, способной к оплодотворению. Диплоидная зигота образуется путём слияния с полярным телом, которое образуется в процессе мейоза (рис. 1). Таким образом, аутомиксис является своего рода самооплодотворением, и вполне возможно, отсутствие самца может вызвать этот феномен (Lenk *et al.*, 2005). [...] В течение последних десятилетий эта форма факультативного партеногенеза обнаружена у нескольких групп позвоночных (вараны, подвязочные змеи, гремучие змеи, индюки, акулы). [...] Наиболее важным преимуществом аутомиктического партеногенеза может быть способность колонизировать новые острова, достигаемые самками. В случае варанов такая самка могла бы создать самца. [...] После этого нормальное половое размножение может увеличить численность популяции» (форум «Serpentes»).

Ряд исследований показал связь между партеногенезом и появлением полиплоидов у рептилий. Из Австралии описаны три диплоидных бисексуальных цитотипа и три триплоидных партеногенетических клона гекконовых ящериц, *Heteronotia binoei*, существующих в дикой природе, там же обнаружены тетраплоидные гибридные самки, произошедшие от скрещивания самок-триплоидов с самцом бисексуального цитотипа (Moritz 1984).

Таким образом, игнорировать несомненную весомость партеногенетических организмов и их роли в «едином эволюционном потоке» (по Симпсону)

стало уже невозможно. Например, Дж. Богарт (Bogart 1980), анализируя возрастающее число известных полиплоидных видов амфибий и рептилий, отмечает, что партеногенез и полиплоидия могут играть значительную роль в популяционной генетике и видообразовании.

«Среди птиц также отмечены случаи партеногенеза, но лишь в неволе и в условиях эксперимента. В 1952 г. обнаружено, что некоторый уровень развития (мембраны, кровь, эмбрионы) произошёл у 17 % неоплодотворённых яиц индейки, хотя крупные эмбрионы развивались только у 0,2 % яиц (Olsen & Marsden 1953). Была начата программа увеличения случаев партеногенеза у индейки. К 1962 году [...] из 2519 инкубированных яиц вылупились только 94 птенца, и только 25 % из них выжили. Все цыплята были самцами. Некоторые даже могли производить жизнеспособную сперму» (форум Serpentes со ссылкой на: «Weishmann 2012»).

У домашних кур, индеек и голубей описаны случаи вылупления жизнеспособных особей, зачатых партеногенетически, а у зебровых амадин известны случаи зачаточного партеногенеза². Однополых форм млекопитающих не обнаружено (Surani *et al.* 1984; Reik *et al.* 1990). Причины гибели партеногенетических эмбрионов млекопитающих оставались загадкой — вплоть до открытия феномена геномного импринтинга. Было установлено, что в результате дифференциальной экспрессии аллелей импринтированных (метилированных) локусов родительские геномы являются функционально неэквивалентными. Поэтому для нормального развития млекопитающих необходимо наличие материнского и отцовского геномов, а партеногенез и андрогенез невозможны (Конюхов & Платонов 2001).

Заключение

Возвращаясь к применимости понятия «вид» к партеногенетическим организмам, при рассмотрении эволюционной судьбы и «эволюционной роли» (по выражению Дж. Г. Симпсона) их совокупностей нам, видимо, с наибольшими основаниями следует придерживаться именно концепции «эволюционного вида». Но при решении практических вопросов таксономической принадлежности и таксономического статуса таких групп особей придется, видимо, исходить из типологической концепции вида, наиболее применимой при работе с коллекционными образцами, и в этом смысле за ними придётся сохранить статус видов. Для указания их особого положения и особой филогенетической судьбы, возможно, стоило бы закрепить за ними дополнительное обозначение, например, «партеновид», дабы разрешить противоречие, состоящее в разнокачественности видов, имеющих дивергентное происхождение и производных «сетчатого видообразования».

Эпилог

Биологические системы обладают таким уровнем сложности, что к ним едва ли можно применить подход, выражающийся мыслью И. Канта «*В каждой естественной науке заключено столько истины, сколько в ней есть ма-*

² Веб-сайт *Pro Science*: Кому нужен партеногенез? (А. Брутер), 2015. <https://bit.ly/3oGRJCe>

тематики» из-за того, что всякая математическая модель страдает неполнотой по отношению к биологическим объектам вследствие невозможности учесть все разнообразные факторы влияния. Для таких систем применим принцип холизма — целое всегда больше суммы его частей.

Поэтому дискуссии, касающиеся базовых понятий, едва ли найдут решение. При анализе способов воспроизводства живых организмов, включая различные формы партеногенеза, обнаруживается невероятная гибкость жизненных форм в решении задач продолжения существования своих видов. Полнее всего это выражено в словах Мефистофеля³:

«Суха теория, мой друг, но зеленеет жизни древо».

Література

- Берг, Л. С. 1947. Об "однополем" размножении у карасей. *Вестник ЛГУ*, 7: 55–59.
- Боркин, Л. Я. 2010. *Сетчатое видообразование: эволюция не по Дарвину?* Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 1–67. <https://bit.ly/3oDITGa>
- Боркин, Л. Я., С. Н. Литвинчук. 2010. Вид и видообразование: молекулярно-генетическая оценка (генетические расстояния). В кн.: Колчинский, Э. И. (ред.). *Чарльз Дарвин и современная биология*. Нестор-История, Санкт-Петербург, 236–250.
- Васильев, В. П., Е. Д. Васильева. 1982. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб. *Доклады Академии наук СССР*, 266 (1): 250–252.
- Васильева, Е. Д., В. П. Васильев. 2011. Сетчатое видообразование и полиплоидная эволюция рыб. *Проблемы популяционной и общей генетики*. Конф. памяти Ю. А. Алтухова, 57–58.
- Головинская, К. А., Д. Д. Ромашов. 1947. Исследование по гиногенезу у серебряного карася. *Труды Всесоюзного НИИ пруд. рыбн. хоз-ва*, 4: 73–113.
- Городницкий, Д. Л. 2002. *Две теории биологической эволюции*. Научная книга, Саратов, 1–160.
- Дарвин, Ч. 1987. *Происхождение видов путем естественного отбора*. Просвещение, Москва, 1–383.
- Даревский, И. С. 1958. Естественный партеногенез у некоторых подвидов скальной ящерицы (*Lacerta saxicola*), распространенных в Армении. *Доклады АН СССР*, 122 (4): 730–732.
- Кирейчук, Г. С. 2006. Дж. Г. Симпсон: "Принципы таксономии животных" — публикация перевода замечательной книги по таксономии (Предисловие). В кн.: Симпсон, Дж. Г. *Принципы таксономии животных*. КМК, Москва, 1–293.
- Конахов, Б. В., Е. С. Платонов. 2001. Геномный импринтинг у млекопитающих. *Генетика*, 37: 5–17.
- Майр, Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. Мир, Москва, 1–598.
- Майр, Э. 1974. *Популяции, виды и эволюция*. Мир, Москва, 1–460.
- Мэйнард-Смит Дж., 1981. *Эволюция полового размножения*. Мир, Москва, 1–271.
- Попадьин, К. Ю. 2005. *Эволюция бесполовых линий: эколого-генетические механизмы происхождения и поддержания*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1–28.
- Рухленко, И. А. 2010. «Королева эволюционных проблем» — краткий анализ отдельных экспериментальных результатов. *Вестник Волжского университета. Серия Экология*, 10: 58–67.
- Семёнов, Д. С. 2007. Партеногенез у пресмыкающихся. *Биология*, 4. <https://bit.ly/3hQeclL>
- Симпсон, Дж. Г. 2006. *Принципы таксономии животных*. КМК. Москва, 1–293.
- Хлебович, В. В. 2008. Предисловие к кн. Гребельный, 2008. Клонирование в природе. *Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры*. Санкт-Петербург, 5–7.
- Bogart, J. 1980. Evolutionary implications of polyploidy in amphibians and reptiles. In: Lewis, W.H. (ed.). *Polyploidy: Biological relevance*. Plenum Press, New York and London, 341–378.

³ И. В. Гете, «Фауст». Перевод Б. Пастернака.

- Borkin, L. J., S. N. Litvinchuk, Yu. M. Rosanov, D. V. Skorinov. 2004. On cryptic species (an example of amphibians). *Entomological Review*, **84**, Suppl. 1: 75–98.
- Darevsky, I. S., V. N. Kulikova. 1961. Natürliche Parthenogenese in der polymorphen Gruppe der kaukasischen Felseidechse (*Lacerta saxicola* Eversmann). *Zool. Jb. Syst.*, **89**: 119–176.
- Dobzhansky, Th. 1951. *Genetics and Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York, 1–264.
- Dobzhansky, Th. 1972. Species of *Drosophila*. *Science*, **177** (4050): 664–669.
- Dubois, A., R. Günther. 1982. Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zool. Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie & Biologie der Tiere*, **109**: 290–305.
- Hennig, W. 1965. Phylogenetic systematics. *Ann. Rev. Entomol.*, **10**: 97–116.
- Hubbs, C. L., L. C. Hubbs. 1932. Apparent parthenogenesis in nature, in a form of fish of hybrid origin. *Science*, **76**: 628–630.
- Macgregor, H. C., T. M. Uzzell. 1964. Gynogenesis in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum*. *Science*, **143** (3): 1043–1045.
- Moritz, C. 1984. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae). 1. Chromosome banding studies. *Chromosoma*, **89**: 151–162.
- Pennock, L. A. 1965. Triploidy in parthenogenetic species of the teiid lizard, genus *Cnemidophorus*. *Science*, **149**: 539–540.
- Reik, W., S. K. Howlett, M. A. Surani. 1990. Imprinting by DNA methylation: From transgenes to endogenous gene sequences. *Development* Cambridge, England, Suppl., 99–106.
- Surani, M. A., S. C. Barton, M. L. Norris. 1984. Development of reconstituted mouse eggs suggests imprinting of the genome during gametogenesis. *Nature*, **308** (5959): 548–550.
- Uzzell, T. M. 1964. Relations of the diploid and triploid species of the *Ambystoma jeffersonianum* complex (Amphibia, Caudata). *Copeia*, **2**: 257–300.
- Wiley, E. O., R. Mayden. 1985. Species and speciation in phylogenetic systematics, with examples from the North American fish fauna. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **72** (4): 596–635.

Резюме

ДОЦЕНКО, І. Б. Про місце партеногенетичних хребетних в еволюційному потоці та застосовність до них поняття «вид». — Огляд присвячено аналізу літературних джерел, що розглядають поняття «вид» і його критерії, «видоутворення», «сітчаста еволюція» і «еволюція за Дарвіном», «дивергенція», «гібридизація», «партеногенез». Розглянуто еволюційну долю і місце партеногенетичних організмів (зокрема, хребетних) в загальному еволюційному потоці. Аналізуються причини переважання двостатевого розмноження, незважаючи на очевидну енергетичну та кількісну перевагу партеногенезу. Розглянуто можливість застосування терміну «вид» до партеногенетичних організмів з урахуванням їх невідповідності основним (генетичним і репродуктивним) критеріям «виду» у більшості концепцій.

Зоонози як фактор еволюції, динаміки популяцій та видоутворення

Ігор Євстаф'єв¹, Ігор Загороднюк²

¹ Кримська республіканська санепідстанція (Сімферополь)

² Національний науково-природничий музей НАН України (Київ)

¹ e-mail: zooeco@gmail.com; ² e-mail: zoozag@ukr.net

EVSTAFIEV, I., ZAGORODNIUK, I. Zoonoses as factor of evolution, population dynamics, and speciation. — The role of zoonoses in changes of animal populations and communities is considered. The analysis was carried out using examples of population dynamics of small mammals distributed in the Crimean Peninsula, under the influence of the main zoonoses common for this territory, in particular tularaemia, leptospirosis, Marseille fever, viral tick-borne encephalitis, Ixodes tick-borne borreliosis, Crimea-Congo fever, KU fever, HFRS, and many others. Such data were analysed according to databases on the state of small-mammal populations and zoonoses common in these populations, obtained by original studies over the past 40 years. The role of zoonoses as factors of evolutionary changes in populations of small mammals is considered, in particular as a factor of mortality leading to significant reductions in population numbers and fragmentation of species ranges, as well as factors determining co-evolution of pathogens, vectors (arthropods), and small-mammals as hosts. Both groups of factors lead to the formation of population diversity due to changes in character variability and the formation of new characters associated with adaptations to zoonoses.

Постановка проблеми

Серед факторів еволюції та видоутворення найчастіше називають зміни середовища та мутаційні процеси, що провокують та закріплюють зміни в ознаках популяцій. Такі процеси є типовими складовими еволюційних змін. Проте серед факторів еволюції значну роль відіграють зміни у міжвидових взаєминах, у т.ч. впливи хижацтва, конкуренції, паразитизму тощо (Бигон *et al.* 2008 та ін.). Такі зміни, як вважається, лише модифікують популяційні показники, зокрема норму реакції, активність, темпи росту й розмноження, ширину трофічних і просторових ніш, морфологічну й генетичну мінливість, екоморфологічні дистанції.

Проте такі взаємодії можуть бути й фактором еволюції, провокуючи зміни ефективних розмірів популяцій, фрагментацію ареалів, ефекти пляшкового горла та засновника, колонізацію та експансію, інші явища, що ведуть до еволюційних змін та видоутворення. Зоонози є чинником, який може суттєво пришвидшувати мікроеволюційні процеси, «зрізаючи» значну частину мінливості, провокуючи зміни частот ознак, знищуючи проміжні форми, порушуючи клінальну мінливість, формуючи гіатуси, закріплюються в популяціях рідкісні генотипи. Крім того, зоонози як фактор мортальності можуть форму-

вати ефекти стабілізаційного добору, зрізаючи найбільш крайні класи варіативних рядів мінливості за кожною з вагомих ознак.

Цю працю, власне, присвячено опису явних впливів зоонозів на популяції і ймовірних впливів на мікроеволюційні процеси. Аналіз проведено на прикладі дрібних ссавців, що є активними учасниками зоонозів і одночасно є однією з найбільш еволюційно змінних груп тварин, для яких властиві високі рівні таксономічної диференціації.

Завдяки попередньому досвіду авторів у нашому розпорядженні є значний масив даних про зоонози дрібних ссавців Криму, на прикладі яких далі розглянуто зміни в популяціях та можливі їхні еволюційні ефекти.

1. Паразитологічна частина

1.1. Основні поняття і термінологія

Зооноз — природно-вогнищева (осередкова) інфекція, поширена в популяціях диких тварин, яка за сприятливих умов може передаватися людині та свійським тваринам (Гоц *et al.* 2007). Природне вогнище — це територія, у межах якої здійснюється циркуляція збудника без внесення його зовні. Тобто, у межах цієї ділянки збудник зберігається необмежено тривалий час у по суті пригніченому або скритному стані, але за сприятливих умов, зокрема при зростанні чисельності або міграційної активності тварин, він може поширюватися на значні, до цього вільні від збудника, території. Дика фауна багата на природні інфекції, які можуть стати джерелом зараження свійських тварин та людей (Kruse *et al.* 2004).

У різних частинах розглянутого нами регіону в природних умовах функціонує велика кількість зоонозів (Алексеев *et al.* 1996a-b, Маркешин *et al.* 1992). Найбільш вивченими з них є: туляремія, лептоспіроз, марсельська лихоманка, вірусний кліщовий енцефаліт, іксодовий кліщовий бореліоз, лихоманка Крим-Конго, лихоманка-КУ, ГЛНС (геморагічна лихоманка з нирковим синдромом), ієрсиніоз, сказ, гранулоцитарний анаплазмоз людини, моноцитарний ерліхіоз людини, пташиний грип та ін. (Евстафьев 2001, 2017; Товпинец & Евстафьев 2003; Evstafiev & Tovpinets 2020).

Для розуміння місця зоонозів у структурі біоти необхідно оцінювати її ієрархічну структуру. Так, у межах Криму при епізоотологічному моніторингу розрізняють дві макроекосистеми, або природні зони: рівнинну степову та гірсько-лісову¹. У межах кожної існують мезоекосистеми, або біогеоценози. Будь-яка мезоекосистема включає дві злиті в одне ціле одиниці: екотоп (утворений ґрунтом і атмосферою) та біоценоз, який являє собою структуровану сукупність видів рослин, грибів, тварин та мікроорганізмів, що формують

¹ Інколи в окрему зону виділяють передгірний Крим, або зону куєстових гряд, а також південно-бережжя. Ці два виділи особливо важливі при аналізі рослинного покриву і частково безхребетних (надто комах), проте мікротеріофауна не формує виразного самостійного комплексу.

екологічну єдність продуцентів органіки та консументів (Емельянов 1999; Разумовський 1999; Цветков 2003).

Кожний біогеоценоз включає безліч різноякісних і різнорозмірних екосистем нижчих рівнів (Шульц 1967; Одум 1986). Найважливіша властивість біогеоценозів — їхня здатність до саморегуляції, тобто підтримки оптимальної структури угруповань та оптимальної чисельності популяцій шляхом обмеження масового розмноження всіх видів. Основою стабільності біогеоценозів є різноманітні форми взаємовідносин видів, зокрема й мутуалізм, коменсальізм, паразитизм, хижацтво (Контримавичус 1982; Брудастов 1985; Рубцов 1985).

З них паразитизм є надзвичайно поширеним у природі, і число видів паразитичних тварин становить до 20 % від загального їх числа (Догель 1962; Price 1980). Тільки вірусів, за оцінками фахівців, існує понад 100 млн видів, а бактерій — близько 1,5 млн видів, і на сьогодні описано не менше 250 патогенних для людини бактерій (Curtis & all. 2002; Schloss & Handelsman 2004; Talaro & Chess 2017). При цьому будь-який паразит здатний реалізувати свої життєві функції тільки у складі екопаразитарної системи, тим самим впливаючи на неї. Все це засвідчує надзвичайну роль паразитарних взаємодій у динаміці та еволюції популяцій та угруповань.

1.2. Паразитоценоз та природне вогнище

При проведенні зоолого-екологічних та епізоотологічних досліджень необхідно розрізняти такі поняття як: паразитоценоз і природне вогнище інфекції. Якщо паразитоценоз (синекологічна паразитарна система) охоплює всіх членів елементарних паразитарних екосистем, що функціонують у конкретному біогеоценозі, то до складу природного вогнища входять члени тільки тих елементарних паразитарних екосистем, які безпосередньо пов'язані з популяцією збудника осередкової інфекції.

Паразитоценоз конкретного біогеоценозу може містити безліч природних вогнищ, що залежить від різноманітності популяцій збудників природно-вогнищевих інфекцій в його біотопі. При цьому межі будь-якого природного вогнища дуже динамічні як у просторі, так і в часі, що залежить від поєднання безлічі різних факторів, як біотичних, так і абіотичних, які впливають на співчленів природного вогнища.

Саме з цієї причини межі природного вогнища часто не збігаються з межами конкретного паразитоценозу, і частіше за все, вони охоплюють території (біотопи) декількох або багатьох біогеоценозів. Тому природне вогнище в просторовому плані — поняття ширше, ніж паразитоценоз; з іншого боку, в рамках конкретного біогеоценозу члени природного вогнища є складовою паразитоценозу, як його екопаразитарна система.

Щоби розуміти роль природно-вогнищевих зоонозів як фактору динаміки популяцій тварин та чинника їхньої еволюції, необхідно розглянути особливості функціонування природно-вогнищевих екопаразитарних систем.

1.3. Природне вогнище інфекції

Вчення про природні зоонозні інфекції сформульоване Е. Н. Павловским (1964), воно є одним із найважливіших розділів паразитоценології та екології в цілому (Павловский 1960; Литвин & Коренберг 2003).

В основі будь-якого природного вогнища перебуває популяція збудника, яка є специфічним компонентом його зоопаразитарної екосистеми (Коренберг 1983, 2003; Литвин & Коренберг 1999). Популяція збудника в такому осередку неоднорідна (Беклемишев 1959): окремі її частини можуть населяти різні середовища: гостальну (організми теплокровних), векторну (організми членистоногих переносників), «позаорганізмову» — ґрунт, водойми, рослини (Литвин 1983а). Роль кожної з них у збереженні збудника в різних умовах, в різні сезони і роки може помітно відрізнятися.

Другою складовою екопаразитарної системи є хранителі збудника, які є його резервуаром (хребетні, в нашому випадку дрібні ссавці), і переносники — різні членистоногі кровосисні ектопаразити (для трансмісивних природних вогнищ). І оскільки носії і переносники збудника не є специфічними для природного вогнища, то вони можуть ставати співчленами інших паразитарних екосистем, що існують паралельно (Литвин & Коренберг 2003).

Всі компоненти природного вогнища пов'язані між собою трофічними та іншими біологічними зв'язками, що забезпечують самовідтворення і саморегуляцію чисельності партнерів екопаразитарної системи в певних просторово-часових межах (Балашов 1991). Межі природного вогнища визначає ареал збудника інфекції, який своєю чергою залежить від ареалів основних хранителів та переносників збудника.

В основі функціонування природних вогнищ лежить епізоотичний процес — тобто процес безперервної взаємодії популяції збудника з популяціями його природних господарів і зовнішнім середовищем, що забезпечує існування збудника, а циркуляція збудника — це лише певна фаза епізоотичного циклу (Kogenberg 1982; Коренберг 1983). Епізоотичний процес складається з послідовних епізоотичних циклів, кожен з яких включає фазу резервації і фазу епізоотичного поширення (циркуляції) збудника. Тому, дискретність епізоотичного процесу в наземних екосистемах може бути обумовлена або резервацією збудника, або його періодичною циркуляцією поза даною паразитарною системою (Kogenberg 1989). Тому будь-який ланцюг циркуляції збудника (епізоотичний ланцюг) — кінцевий, він неминуче обмежений у часі та просторі (Baltazard 1964; Солдаткин & Иванов 1980 та ін.).

Функціонування природних вогнищ різної етіології залежить від багатьох факторів, серед яких на території Криму вирішальне значення належить:

1) сезонним абіотичним факторам, 2) сезонній і багаторічній динаміці чисельності ссавців (як резерватів збудників) і кровосисних членистоногих (як переносників і зберігачів збудників).

Саме ці чинники обумовлюють циркуляцію збудника серед членів природного вогнища зоонозу.

Найбільш вивченими є сезонні (внутрішньорічні) періоди, обумовлені приходом холодного зимового сезону, що призводить до деактивації членистоногих ектопаразитів і сезонного переривання циркуляції збудників більшості трансмісивних зоонозів. Багаторічні міжепізоотичні періоди можуть тривати роками, а іноді й десятиліттями. Їхня причина часто криється в багаторічних циклах динаміки чисельності ссавців (як основних резерватів збудників), що найчастіше обумовлено дією абіотичних факторів.

Розглянемо мікромамалії як ключовий структурний і функціональний компонент багатьох природних вогнищ зоонозних інфекцій (Овчаров & Евстафьев 2012; Євстаф'єв 2017).

2. Теріологічна частина

Ця частина праці присвячена опису динаміки популяцій та угруповань дрібних ссавців як активних учасників зоонозів, що проаналізовано нами на прикладі теріофауни Криму. Головна її мета — показати коливання рівнів чисельності дрібних ссавців як учасників зоонозів, залежно від сезонів, років, природної зональності, а також активності зоонозів, які є одним із факторів її подальших різких спадів.

2.1. Ссавці як резервуари збудників природно-вогнищевих зоонозів

Фауна наземних ссавців представлена в Криму двома комплексами: степовим і гірсько-лісовим (Євстафьев 2015, 2016). Степовий комплекс за видовим складом і структурою є продовженням фауни степової зони України. Гірсько-лісовий комплекс характеризується острівним типом, а більшість поширених тут видів ссавців представлені ізольованими популяціями (Євстафьев 2012). Саме така ізольованість і надає унікальності місцевим зоонозам. На карті поширення центрів біорізноманіття гірсько-кримський осередок є одним із найбільш виразних в Україні (Загороднюк 2004a).

З дрібних ссавців основними хранителями збудників більшості зоонозів на території Кримського півострова є миші (хатня і курганцева), мишаки (уральський, степовий, жовтогрудий), полівки (гуртова та алтайська), хом'ячок сірий, землерийки (білозубки мала і білочерева, мідія мала), а також пацюки (сірий і чорний), хом'як звичайний, ховрах малий. Важливу роль резервуарів деяких інфекцій можуть відігравати й інші тварини, надто зайці, лисиці, єноти, вовки, шакали, свині, сарни, олені.

Найважливішим показником, що характеризує популяції дрібних ссавців Криму і відіграє вирішальну роль у функціонуванні природно-вогнищевих екопаразитарних систем, служить динаміка їхньої чисельності.

2.2. Зміни чисельності мікромамалій

Колівання чисельності у популяціях дрібних ссавців є своєрідними «хвилями життя», які мають як сезонну (періодичну), так і несезонну природу

(Дулицкий *et al.* 1997; Товпинец & Евстафьев 2010). Чим більша амплітуда таких коливань, тим виразніша й пульсація меж популяцій.

Для аналізу теріокомплексів нами використано матеріали з двох баз даних епізоотологічних досліджень, що проводилися зоологами Кримської протичумної станції (1980–1999 рр.) та біологами Кримської СЕС (1984–2019 рр.), узагальнені авторами. Загалом за 40 років відпрацьовано 667'060 пастко/ночей і зловлено 69'066 особин дрібних ссавців 13-ти видів².

Попри такий багатий зоологічний матеріал, отримані екологічні дані не дозволяють робити повноцінний аналіз чисельності мікромамалій, що пов'язано з нерівноцінними обсягами лову в різних природних зонах Криму (рис. 1)³. Аналогічно до цих обсягів змінювалася й кількість здобутих тварин (рис. 2). На основі цього матеріалу отримано наступні дані щодо багаторічної динаміки чисельності мікромамалій (рис. 3).

При аналізі динаміки чисельності мікромамалій (рис. 3) необхідно вносити корективи в такі трактування, враховуючи обсяги відловів (рис. 1–2)⁴. Аналіз багаторічних змін відносної чисельності мікромамалій (рис. 3, з урахуванням зазначеної неповноти даних за окремі роки) показує, що динаміка чисельності на території всієї степової зони має подібні характеристики. Це рівною мірою стосується обох степових районів, різних за рядом біотичних та абіотичних характеристик: рівнинним Кримом і Керченським півостровом. Це може свідчити про подібні причини, що впливають на функціонування степових екосистем.

Звертає на себе увагу факт майже рівних значень індексу трапляння мікромамалій у всіх чотирьох зонах (див. рис. 1–2): при середньому для всього масиву даних індексі 10,35 % за зонами він варіював від 10,13 % в передгір'ях до 10,55 % на Керченському півострові. Невисокими є й масштаби перепаду сумарної чисельності мікромамалій: мінімальні значення індексу трапляння лежать в межах 3–5 %, а максимальні — 13–16 %. Звісно, що у стосунку до окремих видів такі перепади були набагато більшими.

Як приклад, відносна чисельність білозубки малої, найпоширенішого виду комахоїдних, коливалася від нульових значень на рік у 1984 та 2001 роках (попри великі обсяги виставлених пасток), до 299 (у 1997 р.) та 211 екз. (в 1999 р. (на приблизно ті самі обсяги ловів) (табл. 1). В окремі роки цей вид переходить із числа відсутніх в уловах у домінуючі позиції, тобто чисельність змінюється не в рази, а в сотні разів, а в окремих місцезнаходженнях

² До цієї праці (по суті до цієї бази даних) не увійшли гризуни, яких обліковують іншими способами лову — пацюки, тушкани, хом'яки, ховрахи, сліпачки.

³ Для наочності цих даних (рис. 1 та 2) графік розірвано по межі «2001 р.», щоби збільшити масштаб його правої частини, дані на якій отримано при помітно зменшеному обсязі пасток.

⁴ Так, пік чисельності мікромамалій у 2004 році в горах визначався вибірковістю лову: в той рік було виставлено тільки дві лінії пасток (225 шт.) і в місцях з численними норами і активними гризунами (що вимагали задачі). Тому ці дані не можна екстраполювати як на весь 2004 рік і на весь гірський Крим. Аналогічні результати отримано при аналізі піку чисельності в передгірській зоні у 2006 р., через що загальний індекс трапляння зріс на 3,1 %.

трапляється у 25–38 % пасток. Такі перепади чисельності засвідчують їхній значний еволюційний ефект. Аналогічні результати можна навести і для багатьох інших видів землерийок та гризунів.

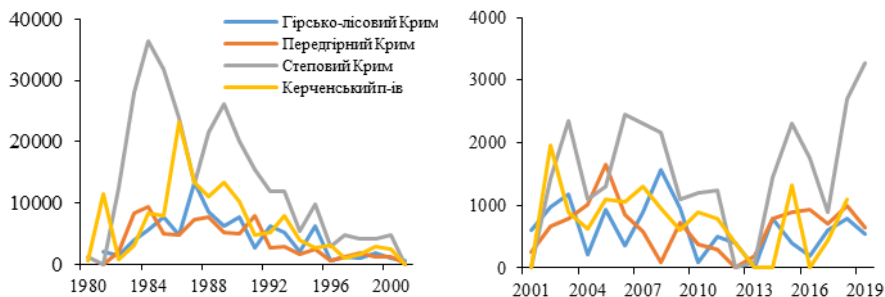


Рис. 1. Кількість пасток, виставлених у різних природних зонах за роками.

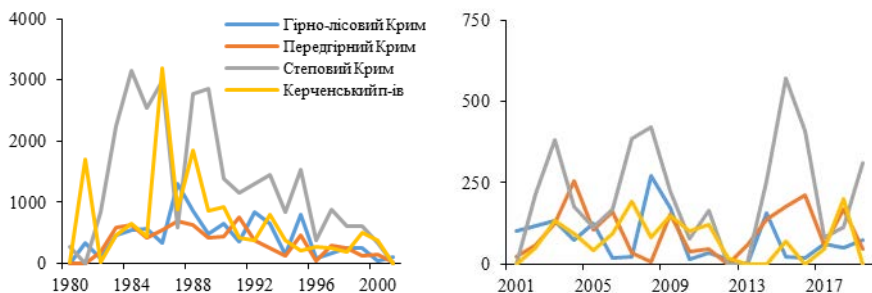


Рис. 2. Кількість звірят, здобутих на пастки, у різних природних зонах за роками.



Рис. 3. Багаторічна динаміка чисельності мікромамалій за природними зонами.

Таблиця 1. Приклади з оцінками відносної чисельності (екз./100 п./діб) білозубки малої (*Crocidura suaveolens*) у степовій зоні Криму за 28 років спостережень (чисельник — кількість і частка років з відповідним значенням, знаменник — роки)

Частини ареалу	Депресія (0–0,20)	Низка (0,21–0,99)	Середня (1,00–1,99)	Висока (2,00–2,99)	Дуже висока (3,00–8,74)
Керченський півострів	8 (28,6 %): 1984–1985, 1989, 1993– 1996, 2002	7 (25,0 %): 1986–1987, 1997, 2004–2005, 2008, 2011	3 (10,7 %): 1983, 1988, 1990	4 (14,3 %): 1991–1992, 1998, 2007	6 (21,4 %): 1999–2000, 2003, 2006, 2009–2010
Рівнинний Крим	8 (28,6 %): 1984–1987, 1990, 1994, 2000, 2002	13 (46,4 %): 1983, 1988–1989, 1991–1993, 1995, 2003–2006, 2009– 2010	5 (17,9 %): 1996, 1998– 1999, 2007– 2008	1 (3,6 %): 2011	1 (3,6 %): 1997

Аналіз динаміки чисельності *Crocidura suaveolens* — виду, який значною мірою виконує роль санітара серед мікромамалій, часто поїдаючи загиглих, в тому числі й від хвороб, дрібних ссавців, — показав її значні перепади в окремі роки. Так, у 1994 р. цей вид на Керченському півострові цей вид знаходився в стані глибокої депресії (0,09 екз./100 п./діб); за наступні два роки його чисельність зросла у 10,6 разів, а в 1997 р. вона вже становила 8,74 екз. на 100 п./діб, або в 97,1 рази більше, ніж у 1994 р. У наступні три роки чисельність цієї землерийки коливалася на високому рівні (2,7–4,3 екз./100 п./діб) і тільки в 2002 р. вона знову впала майже в 60 разів у порівнянні з максимумом, до 0,15 екз./100 п./діб. На цей рік приходить і максимум позитивних результатів на носійство збудників зоонозів серед мікромамалій, що може свідчити про тісний зв'язок чисельності гризунів та землерийок із активністю природних вогнищ зоонозів.

У зв'язку із сезонністю розмноженні більшості видів дрібних ссавців значну роль в ході їхньої популяційної динаміки та оцінках цієї динаміки відіграє фактор сезону. Сезонні зміни відносної чисельності мікромамалій показано на рис. 4. Із цих даних видно, що мінімальна чисельність популяцій мікромамалій найбільша в осінні місяці, знижується за зиму й досягає мінімуму до середини весни. Після цього чисельність дрібних ссавців починає зростати внаслідок розмноження перезимувалих особин.

І тільки у степових районах, де основні місця перебування гризунів — це агроценози, їхня чисельність продовжує знижуватися й на початку літа. Тут на полях і в природних рослинних угрупованнях гризунам вдається «облаштуватися» тільки до середини літа, а пік розмноження тут випадає на час дозрівання зернових та інших культур. Середньо-багаторічний розмах зміни сезонної чисельності тут не перевищує *двократної величини*. Відносна чисельність мінімальна (7,5 %) на Керченському півострові навесні, а максимальна — восени у передгір'ях (14,1 %).

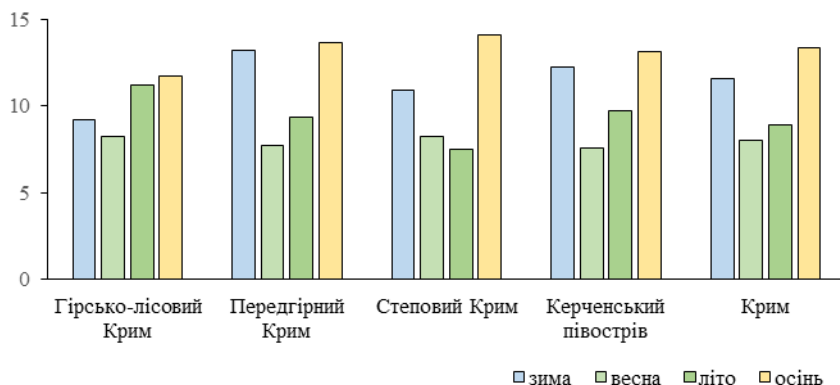


Рис. 4. Сезонні зміни відносної чисельності дрібних ссавців за природними зонами. Вісь ординат — відносна чисельність мікромамалій, екз. на 100 пастко/ночей.

Багатолітні спостереження за динамікою чисельності мікромамалій у межах Кримського півострова показали відсутність чітких багаторічних циклів, які не мають правильної періодичності, так само як і чітко виражених максимумів та мінімумів. Все дуже мозаїчно. На нашу думку, це пов'язано з вираженою мозаїчністю біотопів та природних екосистем в цілому, та невеликими їх площами, а також сильним антропогенним пресом. Виражені періоди «великих хвиль», можуть спостерігатися одночасно тільки на великих просторах з подібними природними умовами, що трапляється в інших регіонах (Кучерук *et al.* 1979).

Окрім кліматичних факторів, на популяційні цикли дрібних ссавців впливають, у доповнення до їхніх трофічних взаємодій у системі «хижак-жертва», також численні зоонози, які можуть суттєво змінювати хід популяційної динаміки. І ще одним суттєвим фактором є те, що практично всі види мають тут межі ареалів, а популяційні процеси на межах ареалів завжди підвладні низці інших впливів, оскільки види знаходять зону свого оптимуму лише в окремих мозаїчно розташованих місцезнаходженнях, умови в яких не стабільні через малі їх розміри й суттєві впливи суміжних біотопів.

Таким чином, провідне значення для динаміки чисельності мікромамалій відіграють кліматичні умови, природно-ландшафтна структура біоценозів та функціонування на їх території різних зоонозних інфекцій.

2.3. Динаміка активності природних вогнищ зоонозів

Судити про активність вогнищ і стан популяцій збудників зоонозів можна за кількома показниками, серед яких головними є: 1) зараженість носіїв і переносників збудниками зоонозів; 2) наявність антигену збудника туляремії в кісткових рештках дрібних ссавців з пелеток хижих птахів.

Збудники інфекційних захворювань постійно циркулюють у популяціях дрібних ссавців й істотно впливають на динаміку чисельності мікромамалій, виступаючи в ролі регульовального чинника. З досліджених серологічними методами 24424 особин дрібних ссавців антитіла до туляремії були виявлені у 554 екз. (2,3 %), ієрсиніозу — 223 екз. (0,9 %), лептоспірозу — 149 екз. (0,6 %), псевдотуберкульозу — 51 екз. (0,2 %). Ці показники кратно вищі в активних вогнищах, де збудники циркулюють постійно. За межами вогнищ (особливо стацій переживання збудника), сліди діяльності збудника реєструються значно рідше, під час розлитих епізоотій та після їх згасання.

Туляремія — найбільш вивчена природно-осередкова інфекція. Найбільш сприйнятливими до туляремії є полівки, землерийки та зайці. Середня зараженість дрібних ссавців у Криму за 40-річний період спостережень становить близько 2,3 % (за даними серологічних досліджень на антитіла туляремії в крові дрібних ссавців). Максимальна зараженість збудниками туляремії зареєстрована для полівки алтайської (7,8 %), білозубки білочеревої (7,2 %), миші курганцевої (5,2 %), полівки гуртової (5,2 %), білозубки малої (4,9 %). Численні факти виявлення антигену туляремійного мікроба в пелетках хижих птахів (надто сов) свідчать про циркуляцію збудника туляремії на значній частині півострова (Алексеев *et al.* 1996b).

Очевидно, що такі цифри є усередненими за багато років. Якщо оцінювати втрати популяцій від зоонозів на рівні 5–7 %, то це незрівнянно менше від впливів хижацтва або погодних умов. Проте якщо порівнювати такі дані з вибірками з вогнищ, а вогнища можуть досягати великих розмірів (розлиті епізоотії), то цифри є вищими. Так, за оцінками для сходу України для туляремії рівень розвитку зоонозу становить 3 %, проте у місцях виявлення вогнищ її реєструють у 10–15 % особин (Коробченко 2006); у випадку з лептоспірозом оцінки становлять до 1 % в середньому для регіону і 20–25 % особин у вогнищах, тобто різниця сягає 50 крат (Коробченко 2006). За даними О. Зорі, на Харківщині зараженість нориці рудої (*Myodes glareolus*) на ГЛНС становить 4,8 % від всіх обстежених особин цього виду і 67,0 % від всіх заражених дрібних ссавців (Зоря 2015).

У межах кожного природного вогнища частка тварин, заражених збудниками зоонозів, змінюється в широкому діапазоні, що залежить від багатьох причин, тому їх розміщення по території носить яскраво виражений агрегований характер. Тому виявити такі агрегації тварин, які є по суті центрами (стаціями) переживання збудником несприятливих умов якогось року або сезону, — дуже складно. Наведені в таблиці 2 окремі приклади показують, наскільки високою (до 30–45 %) може бути зараженість тварин збудниками зоонозних інфекцій в конкретному біотопі.

Із даних, наведених у таблиці 2, видно, що тварини, спіймані на одній обліковій лінії, можуть одночасно бути членами екопаразитарних систем різних зоонозів. Тобто один і той самий гризун може бути носієм збудників кількох різних зоонозів, завдяки чому на різних територіях функціонують різні за складом і числом учасників *мікст-інфекційні* вогнища.

Таблиця 2. Ступінь зараженості тварин зоонозними інфекціями на окремих облікових лініях (приклади з високими рівнями залучення в зооноз)

Адміністративний район	Зона	Паст-ки	Тварин (екз.)		Зоонозна інфекція			
			Всього на лінії	З них позитивних	Туля-ремія	Іерси-ніоз	Лепто-спіроз	Псевдо-туберку-льоз
Сімферопольський	гори	100	45	40	0	34	6	0
Бахчисарайський	гори	200	70	25	23	0	2	0
Бахчисарайський	гори	50	25	19	19	0	0	0
Бахчисарайський	гори	50	23	19	18	0	1	0
Ленінський	керч п-ів	100	23	18	6	10	0	2
Нижегородський	степ	50	22	15	15	0	0	0
Советський	степ	75	23	13	8	2	3	0
Бахчисарайський	гори	100	29	13	0	12	1	0
Красноперекопський	степ	100	26	12	0	4	1	7
Красноперекопський	степ	100	14	12	0	5	2	5
Бахчисарайський	гори	100	17	12	0	6	3	0
Советський	степ	75	26	12	4	4	3	1
Красноперекопський	степ	50	25	10	8	2	0	0
Ленінський	керч п-ів	100	47	10	8	0	2	0
Ленінський	керч п-ів	75	39	10	6	4	0	0

У даному випадку вивчали носійство чотирьох інфекцій, а їх циркулює в популяціях диких тварин напевно більше. Наявність значної кількості збудників різних зоонозів напевно негативно впливає на чисельність мікромамалій.

Звісно, дрібні ссавці не тільки є носіями, але й хворіють на ці інфекції, і тому й помирають. Це призводить до значних змін у природних циклах популяційної динаміки. Понад те, це може призводити до вимирання значної частки особин, чим провокуватиме суттєві зміни у багатьох ознаках та частотах їх виявлення, як морфологічних, так і генетичних.

На думку ряду дослідників, зниження чисельності диких тварин, викликане паразитами, стає все більш поширеним явищем і може становити значний ризик для існування їхніх природних популяцій (Pedersen *et al.* 2007). Понад те, зростає й роль у динаміці популяцій мікромамалій і емерджентних інфекцій, тобто нових зоонозів, раніше не діагностованих у відповідних регіонах, надто через розвиток транспорту (Евстафьев 2020).

Також важливо відмітити виражені хвилі чисельності ще двох видів ссавців з ряду гризунів, з групи немишовидих, яких, на жаль, ми мало досліджували з огляду на участь в зоонозах, — хом'яка звичайного (*Cricetus cricetus*), якого аналізували лише час від часу, та вивірку телеутку (*Sciurus vulgaris exalbidus*), яка до лабораторії не потрапляла. Ясно, що ці види так само задіяні в зоонози, проте не здобуваються на стандартні пастки.

Чисельність хом'яка була дуже високою в 1998–1999 роках, і їх можна було зустріти майже в кожному селі, на полях, в лісополосах та містах степового та передгірного Криму, коли вони наносили суттєву шкоду сільськогосподарським культурам. У цей час ареал хом'яка в Криму був майже суцільний. Але весною-влітку 2000 року, із незрозумілих нам причин, цей вид перестав зустрічатися майже скрізь, а його ареал враз став дуже мозаїчним, з рідкісними і малочисельними локальними поселеннями. З глибокої депресії чисельності вид почав виходити тільки у середині 2010-х років, досягнувши максимуму в 2019–2020 роках, проте вже в 2021 р. знову став досить рідкісним (напр., в Сімферопольському р-ні). Аналогічні піки чисельності в Криму відмічені авторами і для місцевої вивірки телеутки. Максимуми її чисельності прийшлися на 1984–1986 рр. та 1997–1998 рр., коли вид зустрічався майже скрізь, не тільки в природі, а й в населених пунктах далеко за межами гірсько-лісового Криму (напр., в лісонасадженнях Керченського півострова на берегах Казантипської затоки). Повністю чисельність вивірки не відновилася й тепер. Причини таких різких спадів чисельності не встановлені; це можуть бути як природно-кліматичні, так і епізоотичні фактори.

Смертність звірків залежна від багатьох факторів: несприятливих метеоумов, діяльності хижаків, поширення хвороб. Із відомих захворювань найбільш істотне значення як фактор смертності для полівок і деяких інших дрібних ссавців мають *епізоотії туляремії*. Їхньою особливістю є те, що туляремійні епізоотії можуть мати як локальне поширення, так і охоплювати великі території. У Криму, зазвичай, найбільш активні вогнища туляремії на території Керченського п-ва, звідки вони «розливаються» під час розлитих епізоотій і на суміжні території степового Криму (Кіровський, Советський та Нижньогірський р-ни).

Є безсумнівна залежність інтенсивності епізоотії від рясноти полівок (а в окремі роки також і миші курганцевої та білозубки малої), але не кожний, хай навіть високий, підйом їхньої чисельності супроводжується широким поширенням інфекції в Криму. Аналогічні закономірності відмічали і для інших регіонів в межах ареалу туляремії (Кучерук *et al.* 1979).

3. Еволюційна складова

3.1. Особливості груп, що є активними учасниками зоонозів

Ключовими впливами, які можуть здійснювати зоонози на популяції й угруповання дрібних ссавців (і загалом видів, залучених до зоонозів), є такі.

1) Значні коливання чисельності мікромамалій, які суттєво перевищують межі варіювання значень, що очікуються від впливів хижих тварин (напр. сов, лисиць тощо), тобто з моделей «хижак-жертва», через те, що смертність від зоонозів може суттєво перевищувати втрати популяцій від хижацтва. В окремі роки і в окремих популяціях, як показують фактичні дані, частка залучених (хворих, приречених) особин мікромамалій може сягати значних величин: розрахунки на основі наведених в табл. 2 прикладів показують, що така

частка в межах представленої вибірки ($n = 15$) становить в середньому 58 %, а п'ятірка максимальних серед них значень — 76–89 %.

2) Існує майже функціональна залежність між кількістю інфікованих особин дрібних ссавців і чисельністю їхніх популяцій (Наглов 2014). Це засвідчує визначну роль зоонозів у «зрізанні» піків чисельності дрібних ссавців, коли смертність фактично визначається такою інфекцією. Зооноз як регулятор чисельності по суті стає для всіх видів, що мають високий потенціал розмноження, стримувальним фактором їхнього популяційного росту. Серед таких видів нашої фауни, це, насамперед, види з родів *Microtus* (поза Кримом також *Myodes*), *Mus*, *Sylvaemus* (поза Кримом також *Apodemus*).

3) Найбільші показники видового багатства так само характерні для названих груп — представників підродини щурові (Arvicolinae) та родини мишеві (Muridae). Як приклад, у фауні України щурових відомо 15 видів, а мишевих — 10 видів, що становить 47 та 31 % від загального видового багатства мишовидих гризунів (32 види Muroidea). У розглянутому тут кримському сегменті таксономічного різноманіття ті самі родини є типовими і найбільш характерними для всіх типів угруповань: фактично в кожному з них на домінантних позиціях є хоча б один із видів зі складу згаданих у попередньому пункті *Microtus*, *Sylvaemus* та *Mus*.

4) Як показують кримські приклади і загалом приклади з мікротеріофауни приморських областей, практично всі види в цьому регіоні мають межі свого поширення і в низці випадків представлені ізольованими популяціями, з високим рівнем морфологічної окремішності. Чимало з них формують тут самостійні підвиди, як гірськокримські, так і нижньодніпровські або приазовські, як от *Microtus obscurus iphigeniae* Heptner, *Microtus socialis nikolajevi* Ognev, *Microtus levis ponticus* Zag., *Sylvaemus uralensis baessleri* Dalh, *Sylvaemus tauricus* (s. str.) Pallas, *Sylvaemus witherbyi falzfeini* Mezh. et Zag., *Spalax arenarius* Reshetnik, *Scirotopoda telum falzfeini* Brauner, *Sorex pusillus dahli* Zag., *Neomys anomalus mokrzeckii* Martino тощо.

5) Для ізольованих популяцій мікротеріофауни, особливо локалізованих у гірській зоні, характерна ектопаразитофауна кровосисних членистоногих (блохи, гамазові та іксодові кліщі), яка в своїй основі також являється специфічною, з ізольованими ареалами. Тому в Криму функціонують зоонози, які включають два основних членів — хазяїна та переносника збудників, із характерними для них генофондами, які певною мірою відрізняються від таких у основних популяцій, завдяки географічній ізоляції протягом багатьох тисячоліть. Аналогічно, популяції збудників деяких зоонозів, також представлені ізольованими популяціями і тому мають свої характерні риси.

6) Якщо ми порівнюємо рівні хромосомної диференціації видів з рівнями залученості в зоонози, взявши для кращої статистики всю фауну гризунів України, то закономірності будуть такими самими: ховрахи (4 види, всі цитогенетично диференційовані), полівки роду *Microtus* (s. lato) (8 видів, всі цитогенетично диференційовані), на рівні груп видів так само високо диференційовані за каріотипами групи (роди, підродини і надвиди) з родин Muridae,

Soricidae, Cricetidae. Тобто, всі групи мікромамалій, які активно залучені в зоонози, демонструють високі рівні цитогенетичної диференціації і таксономічного багатства.

7) Групи, на динаміку популяцій яких зоонози впливають найбільше, — на рівні регіональної фауни це види, що формують агреговані поселення, колонії, сезонні скупчення. Такими, насамперед, є полівки, надто гуртові, а до певної міри й із групи «звичайних», а також миші, надто миші курганцеві. Ще одну групу активну формують білозубки, які нерідко полюють на полівок, поїдають їхні трупі та займають їхні гнізда. Власне, саме цей набір видів і відмічений вище як найбільш активно залучена група видів у зооноз туляремії: у всіх них середній багаторічний рівень залученості в зооноз туляремії становить 4,9–7,8 %.

3.2. Ключові фактори сприяння еволюційним змінам

Зоонози є суттєвим фактором існування популяцій, який впливає на них і змінює їхню життєздатність. Ключовими впливами, який здійснюють зоонози на популяції ссавців, що залучені в такі вогнища, є такі три.

1) Сильні перепади і спади чисельності, які можуть сягати 10–20 і більше крат і які стають у такому разі потужними еволюційними факторами, що ведуть до зміщень частот ознак, інших проявів ефектів засновника, надто в умовах існування ізольованих або частково ізольованих популяцій та популяцій, що існують на краях видових ареалів.

Коливання чисельності популяцій («хвилі життя») є одночасно характеристикою популяцій та потужним фактором змін у популяціях (Іванов *et al.* 1938); вони сприяють змінам концентрації різних генотипів і впливають на інтенсивність і спрямованість добору. Власне, із цим пов'язано явище «дрейфу генів», тобто зміни частот алелів з часом в силу випадкових причин (Purves *et al.* 2003; Karesh *et al.* 2012). Різке зниження чисельності популяції внаслідок розвитку зоонозу (як й інших факторів) веде до скорочення спадкової мінливості та перенесення в наступне покоління лише певних варіантів ознак, набір яких може суттєво відрізнятися від їх набору і частот у вихідній (до спалаху інфекції) популяції. Процес видоутворення може бути саме результатом подібних мікроеволюційних змін у системах мінливості, хоча деякі нечисленні популяції мають вкрай низьку мінливість, що добір фактично не змінює їх (Altizer *et al.* 2003).

2) Можливість (зокрема після пікових активностей зоонозів і викликаной ними популяційної депресії) швидкого відновлення чисельності й подальших експансій із заселенням нових територій та поширенням нових ознак або їхніх комбінацій, відповідно до моделі ампліфікованої концепції виду та видоутворення (Загороднюк 2004b).

Очевидно, в історії багатьох видів мала місце одночасна дія багатьох факторів, як з ефектами засновника (надто у полівок, ховрахів, мишівок), так і неодноразових скорочень ареалів і нових вселень на нові для виду ділянки й

у нові регіони (надто у мишаків, землерийок, сліпаків). Окремі з моделей з прикладами та реконструкціями стосовно близьких видів дрібних ссавців розглянуто нами окремо (Zagorodniuk 2019). Загалом сума доступних даних і реконструкції засвідчують, що регіон Східної Європи є постійним полігоном еволюційних змін дрібних ссавців, в історії яких завжди присутня епідеміологічна компонента і чергуються періоди значних скорочень ареалів і нових експансій (Zagorodniuk 2005). У результаті цього сформувалися географічно і цитогенетично диференційовані популяції багатьох груп ссавців, представлених у регіоні серіями аловидів, відмінних за ареалами, морфологією, хромосомними числами тощо (Zagorodniuk 2005, 2019b).

3) Вимирання (часом кількаразове) географічно проміжних форм у системі популяцій, що набули відмінностей внаслідок ізоляції, ефектів засновника та пляшкового горла, що складають основу моделей географічного видоутворення шляхом подрібнення і диференціації материнського виду (Майр 1974). Такий процес є найбільш очевидним, а тому й, очевидно, найбільш поширеним способом видоутворення, і він напевно мав місце і в ланцюгу популяцій дрібних ссавців дослідженого нами регіону, як у складі степового, так і лісового фауністичних ядер.

Для сучасного стану природних екосистем характерне таке явище, як дроблення видових ареалів на відокремлені й відносно нечисленні популяції. Це може вести до вимирання як окремих популяцій, так і цілих видів, що ми і спостерігаємо зараз унаслідок низки причин, а надто антропогенних змін середовища. У світовому масштабі дикі ссавці зараз переживають справжню хвилю вимирання, а багато видів, що знаходяться під загрозою зникнення, представлені фрагментованими й нечисленними популяціями (Woodroffe 1999; Purvis *et al.* 2000; Cardillo *et al.* 2005).

Останнє може підвищувати сприйнятливість тварин-господарів до збудників інфекційних захворювань (Lyles & Dobson 1993; McCallum & Dobson 1995; Pedersen *et al.* 2007). Тому інфекційні захворювання, викликані збудниками зоонозів, можуть викликати значне скорочення популяції диких тварин (Roelke-Parker *et al.* 1996; Daszak *et al.* 1999; Leroy *et al.* 2004; Pounds *et al.* 2006), що є додатковим фактором, який підвищує ризик стохастичного вимирання диких тварин (Woodroffe 1999; Daszak *et al.* 1999).

3.3. Коеволюційні процеси

Формування і функціонування природно-вогнищевих екосистем іде коеволюційний шляхом, тобто шляхом спільної еволюції всіх біологічних видів, які залучені в екопаразитарній системі.

Темпи розвитку еволюційних процесів, що відбуваються з різними членами природних вогнищ, мають значні відмінності. Безсумнівно, що процеси еволюції патогенів ідуть незрівнянно швидше, ніж їхніх ханителів та векторів, або переносників інфекцій (тобто членистоногих паразитів і хребетних хазяїв). Еволюція інфекційних хвороб іде постійно і в різних напрямках, з яких

можна виділити два: еволюцію відомих нозологічних одиниць і формування нових (Meslin 1992; Сидорчук 2012).

Збудники зоонозних інфекцій як природні співчлени екосистем мають селективний вплив на популяції хребетних та їхню еволюцію (Korenberg 1982, 1989; Коренберг 1983, 1986; Литвин & Коренберг 2003). І хоча різні члени природного вогнища еволюціонують з різною швидкістю, але зміни, що зачіпають ознаки одного виду, закономірно ведуть до змін у іншого, що сприяє гомеостазу екосистем (Моисеев 1997, 1998).

Важливою особливістю кримських екопаразитарних систем є їхня тривала ізоляція, що є важливим фактором еволюції й видоутворення. Саме завдяки ізоляції в популяціях мікромамалій іде накопичення комплексу змін в усіх системах ознак — генетичних, біохімічних, екологічних, етологічних та інших. Це веде до набуття ними відмінностей, тобто до формування певного рівня окремішності, відокремленості від інших систем, суть чого детально розглянута нами в окремій роботі (Загороднюк 2019a).

Кожна популяція збудника генотипно і фенотипно гетерогенна за низкою ознак, а при пасируванні через теплокровних носіїв і членистоногих переносників нерідко стається посилення вірулентності патогенних бактерій (Korenberg 1989; Литвин *et al.* 1998). Це пов'язано з клонально-селекційними процесами в популяції збудника, які забезпечують переважання окремих клонів, адекватних до конкретних умов еконіші (Беляков *et al.* 1987).

Нині реєструються зміни зоонозного потенціалу ряду хвороб, що обумовлено еволюційними й екологічними аспектами, а також появою нових збудників і нозологічних форм інфекційних хвороб на тлі глобальних змін біосфери (Проворова *et al.* 2019). Поява нових зоонозів має виражений еволюційний характер і є результатом зміни взаємин господарів і збудників (Meslin 1992). Останніми роками виникнення нових хвороб у різних популяціях тварин пов'язані з параміксовірусами (Paramyxoviridae), яких можуть резервувати кажани і гризуни. Такі інфекції можуть стати важливим фактором в еволюційних процесах, що змінюють сучасні екосистеми.

Резервуарами небезпечних інфекційних захворювань для диких ссавців можуть бути одомашнені тварини, яких утримують з високою щільністю особин, в умовах майже глобального поширення і нерідко в тісних контактах з природними екосистемами (Lafferty & Gerber 2002). Дикі ссавці піддаються високому ризику зараження новими для них паразитами від одомашнених форм, що включає й міжвидову передачу універсальних вірусів і бактерій (Pedersen *et al.* 2007; Li *et al.* 2005).

Звісно, хоча близько чверті видів ссавців перебувають під загрозою зникнення, паразити рідко є прямою причиною зникнення господаря в порівнянні з такими факторами, як втрата оселищ, мисливство чи впливи інвазивних видів (Wilcove *et al.* 1998; Purvis *et al.* 2000). Відомо, що паразити (в т.ч. інфекції) є причиною скорочення чисельності й загрозою вимирання близько 3-4 % тварин (Daszak *et al.* 2000; Lafferty & Gerber 2002; Smith *et al.* 2006). Проте ризику вимирання, викликані паразитами, можуть бути істотно недооцінені-

ми (Leendertz *et al.* 2006), що вимагає подальшого моніторингу зоонозів і оцінок їх впливів на популяції хребетних в цілому і людей зокрема (Armelagos & Dewey 1970).

Очевидно, що будуть виявлені і нові приклади швидких еволюційних змін в популяціях збудників інфекцій та їх жертв. Глобальні антропогенні зміни природних комплексів, розвиток транспорту, посилення ролі чужорідних видів і кліматичні зміни створюють для цього найсприятливіші умови.

Література

- Алексеев, А. Н., Л. А. Буренкова, И. С. Васильева, Е. В. Дубинина, С. П. Чунихин. 1996a. Функционирование очагов смешанных клещевых инфекций на территории России. *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*, **4**: 9–16.
- Алексеев, А. Ф., В. И. Чирный, Л. М. Богатырева, [et al.]. 1996b. Особенности эпизоотий туляремии в Крыму. *Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии*, № 6: 28–32.
- Балашов, Ю. С. 1991. Значение идей В. Н. Беклемишева о паразитарных системах и жизненных схемах видов в развитии паразитологии. *Паразитология*, **25** (3): 185–195.
- Беклемишев, В. Н. 1956. Возбудители болезней как члены биоценозов. *Зоологический журнал*, **35** (12): 1765–1779.
- Беклемишев, В. Н. 1959. Некоторые вопросы эпидемиологии и эпизоотологии клещевого энцефалита. *Медицинская паразитология*, **28** (3): 310–318.
- Беляков, В. Д., В. Д. Голубев, Г. Д. Каминский, В. А. Тец. 1987. *Саморегуляция паразитарных систем*. Медицина, Москва, 1–240.
- Бигон, М., Дж. Харпер, К. Таунсенд. 1989. *Экология. Особи, популяції та сообщества. Том 2*. Мир, Москва, 1–477.
- Брудастов, А. Н. 1985. Вопросы стиля мышления в паразитологии. *Паразитоценология на начальном этапе: Труды II Всесоюз. съезда паразитоценологов*. Наукова думка, Киев, 51–59.
- Гоц, Ю. Д., І. П. Колеснікова, Г. А. Мохорт. 2007. *Епідеміологія*. Асканія, Київ, 1–353.
- Догель, В. А. 1962. *Общая паразитология*. Изд-во ЛГУ, Ленинград, 1–464.
- Дулицкий, А. И., Н. Н. Товпинец, Н. Н. Щербак, А. А. Биркун, М. В. Юрахно, [et al.]. 1997. Млекопитающие. *Биоразнообразие Крыма: оценка и потребности сохранения*. Ред.: В. В. Корженевский, В. А. Боков, А. И. Дулицкий. Biodiversity Support Program, Симферополь, 54–57.
- Евстафьев, И. Л. 2001. Итоги двадцатилетнего изучения клещевого энцефалита в Крыму. *Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии*. Москва, № 2: 111–114.
- Евстафьев, И. 2012. Горно-лесной Крым как резерват изолированных популяций млекопитающих. *Теріофауна заповідних територій та збереження ссавців*. Упорядники: І. Загороднюк та З. Селюніна. Укр. теріол. тов-во, Гола Пристань, 54–55. (Серія: Novitates Theriologicae; Pars 8).
- Евстафьев, И. Л. 2015. Итоги тридцатилетнего изучения мелких млекопитающих Крыма. Часть 1. Введение, состав фауны, ареалы. *Праці Теріологічної школи*, **13**: 20–34.
- Евстафьев, И. Л. 2016. Итоги тридцатилетнего изучения мелких млекопитающих Крыма. Часть 2. Экология видов. *Праці Теріологічної школи*, **14**: 103–120.
- Евстафьев, И. Л. 2017. Итоги тридцатилетнего изучения мелких млекопитающих Крыма. Часть 3. Паразитофауна и эпизоотология. *Праці Теріологічної школи*, **15**: 111–135.
- Євстаф'єв, І. Л. 2017. Теріологічні дослідження: епізоотологічні аспекти (вступ до епізоотології). Облік ссавців: збір та обробка даних: зб. наук. пр. За ред. І. Загороднюка. УТТ та ННПМ НАН України, Київ, 18–32. (Серія: Novitates Theriologicae; Pars 10).
- Евстафьев, И. Л. 2020. Случайные и преднамеренные перемещения животных и возбудителей природно-очаговых инфекций на новые территории. *Хорологія ссавців та знахідки раритетів*. УТТ та ННПМ НАН України, Київ, 145–154. (Серія: Novitates Theriologicae; Pars 11).
- Емельянов, И. Г. 1999. *Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем*. Институт зоологии НАНУ, Киев, 1–168. ISBN 966-02-1410-3.

- Загороднюк І. В. 2004a. Гірські регіони як зони найвищого видового багатства наземних хребетних України. *Ученые записки Таврического национального университета. Серия Биология, Химия*, **17** (56, № 2): 33–38.
- Загороднюк, І. В. 2004b. Біологічний вид як ампліфікована сутність: ознаки буферизації та механізми її зрушення. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **14**: 5–15.
- Загороднюк, І. 2005. Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **17**: 5–27.
- Загороднюк, І. 2019a. Поняття виду в біології: аналіз сутностей. *Geo&Bio*, **18**: 77–117. <https://doi.org/10.15407/gb1807>
- Загороднюк, І. 2019b. Близькі види немишових гризунів у фауні України: відмінності, біогеографія, екоморфологія. *Theriologia Ukrainica*, **17**: 8–27. <http://doi.org/10.15407/pts2019.17.008>
- Зоря, О. 2015. Дрібні ссавці як основні носії збудників геморагічної гарячки з нирковим синдромом на території Харківської області. *Праці Теріол. Школи*, **13**: 87–90. <https://bit.ly/3wmGuld>
- Іванов, С. П., М. М. Левітт, С. М. Ємчук. 1938. *Масові розмноження тварин і теорії градацій*. Вид-во АН УРСР, Київ, 1–252.
- Контримавичус В. Л. 1982. Паразитизм и эволюция экосистем (экологические аспекты паразитизма). *Журнал общей биологии*, **43** (3): 291–302.
- Коренберг, Э. И. 1983. *Что такое природный очаг*. Знание, Москва, 1–64.
- Коренберг, Э. И. 1986. Методологические и общебиологические аспекты развития учения о природной очаговости болезней. *Вопросы природной очаговости болезней*. Алма-Ата, **14**: 12–24.
- Коренберг, Э. И. 2003. Клещевой энцефалит. *Природная очаговость болезней: исследования института Гамалеи РАМН*. Под ред. Э. И. Коренберга. Русаки, Москва, 35–63.
- Коробченко, М. 2006. Екологія природно-вогнищевих інфекцій за участю ссавців на Луганщині. *Праці Теріологічної Школи*, **7** (Теріофауна сходу України): 276–290. <https://bit.ly/2R4imo3>
- Кучерук, В. В., І. Л. Кулик, Т. Н. Дунаєва, А. Д. Бернштейн, Г. А. Корнєєв [et al.]. 1979. *Медицинская териология*. Под ред. В. Е. Соколова. Наука, Москва, 1–330. <https://bit.ly/2RoJY7K>
- Литвин, В. Ю. 1983. Популяционная экология возбудителей природно-очаговых инфекций: принципы, объекты, задачи. *Успехи современной биологии*, № 96 (1): 151–160.
- Литвин, В. Ю., А. Л. Гинцбург, В. И. Пушкарева, Ю. М. Романова, Б. В. Боев. 1998. *Эпидемиологические аспекты экологии бактерий*. Москва, 1–256.
- Литвин, В. Ю., Э. И. Коренберг. 1999. Природная очаговость болезней: развитие концепции к исходу века. *Паразитология*, **32** (3): 179–191.
- Литвин, В. Ю., Э. И. Коренберг. 2003. Природная очаговость болезней: развитие концепции к исходу века. *Природная очаговость болезней: исследования института Гамалеи РАМН*. Под ред. Э. И. Коренберга. Русаки. Москва, 12–34.
- Майр, Э. 1974. *Популяции, виды и эволюция*. Мир, Москва, 1–460.
- Маркешин, С. Я., С. Я. Смирнова, И. Л. Евстафьев. 1992. Оценка состояния природных очагов Крымской-конго геморрагической лихорадки в Крыму. *Журнал микробиологии*, № 4: 28–31.
- Моисеев, Н. Н. 1997. Козволюция природы и общества. Пути ноосферогенеза. *Экология и жизнь*, № 2–3: 7.
- Моисеев Н. Н. 1998. Еще раз о проблеме козволюции. *Экология и жизнь*, № 2: 24–28.
- Наглов, В. 2014. Значение видов мелких млекопитающих в эпизоотиях туляремии на территории Харьковской области. *Праці Теріологічної Школи*, **12**: 47–55.
- Овчаров, А., И. Евстафьев. 2012. Заповедные территории как центры очаговости природно-очаговых экосистем. *Теріофауна заповідних територій та збереження ссавців*. Укр. теріол. тов-во, Гола Пристань, 57–58. (Серия: Novitates Theriologicae. Pars 8).
- Одум, Ю, 1986. *Экология: в 2 томах*. Мир, Москва. Том 1: 1–328; Том 2: 1–376.
- Павловский, Е. Н. 1946. Основы учения о природной очаговости трансмиссивных болезней человека. *Журнал общей биологии*, № 7 (1): 3–33.
- Павловский, Е. Н. 1960. Современное состояние учения о природной очаговости болезней. В кн.: Е. Н. Павловский (ред). *Природно-очаговые болезни человека*. Медгиз, Москва, 6–40.
- Проворова, В. В., Е. И. Краснова, Н. И. Хохлова, [et al.]. 2019. Старые и новые клещевые инфекции в России. *Инфекционные болезни: новости, мнения, обучение*, **8** (2): 102–112.

- Разумовский, С. М. 1999. *Закономерности динамики биогеоценозов*: Избранные труды. КМК, Москва, 1–282.
- Рубцов, И. А. 1985. Симбиогенез и его значение для эволюции. Паразитоценология на начальном этапе. *Труды II Всесоюзного съезда паразитоценологов*. Наукова думка, Киев, 191–200.
- Сидорчук, А. А. 2012. Современные представления о зоонозах. *Российский ветеринарный журнал. Сельскохозяйственные животные*, 4: 6–7.
- Солдаткин, И. С., В. А. Иванов. 1980. Перспективы изучения природных очагов чумы. *Эпидемиология и эпизоотология чумы*. Саратов, 3–8.
- Сукачев, В. Н. 1945. Биогеоценология и фитоценология. *Доклады АН СССР*, 47 (6): 447–449.
- Товпинец, Н. Н., И. Л. Евстафьев. 2003. Природная очаговость зоонозных инфекций в Крыму: эпизоотологический и эпидемиологический аспекты. *Вопросы развития Крыма*, 15: 94–104.
- Товпинец, Н. Н., И. Л. Евстафьев. 2010. Распространение и динамика численности *Micromammalia* Крыма. *Праці Теріологічної школи*, 10: 95–106.
- Цветков, В. Ф. 2003. *Лесной биогеоценоз*. 2-е изд. Архангельск, 1–267.
- Чайка, С. Ю. 1998. Паразитизм — существование организмов в составе паразитарных систем. *Паразитология*, № 32 (1): 3–10.
- Шульц, Р. С. 1967. Паразитизм и его эволюция. *Чтения памяти академика Е. Н. Павловского*. Доклады... на I и II (1966–1967) ежегодных чтениях. Алма-Ата, 3–26.
- Altizer, S., D. Harvell, E. Friedle. 2003. Rapid evolutionary dynamics and disease threats to biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 589–596.
- Armstrong, G. J., J. R. Dewey. 1970. Evolutionary response to human infectious diseases. *BioScience*, 20 (5) : 271–275. <https://doi.org/10.2307/1295204>
- Baltazard, M. 1964. La conservation de la peste en foyer invetere. *Med. et Hygiene*, № 22: 1–15.
- Calisher, Ch., J. E. Childs, H. E. Field [et al.] 2006. Bats: Important reservoir hosts of emerging viruses. *Clin. Microbiol. Rev.*, 19 (3): 531–545.
- Cardillo, M., G. M. Mace, K. E. Jones, J. Bielby, O. R. P. Bininda-Emonds, [et al.]. 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309: 1239–1241.
- Curtis, T. P., W. T. Sloan, J. W. Scannell. 2002. Estimating prokaryotic diversity and its limits. *Proceedings NAS of the USA*, 99 (16): 10494–10499.
- Daszak, P., L. Berger, A. A. Cunningham, A. D. Hyatt, D. E. Green, R. Speare. 1999. Emerging infectious diseases and amphibian population declines. *Emerging Infectious Disease*, 5: 735–748.
- Daszak, P., A. A. Cunningham, A. D. Hyatt. 2000. Emerging infectious diseases of wildlife — threats to biodiversity and human health. *Science*, 287: 443–449. doi: 10.1126/science.287.5452.443.
- Evstafiev, I., N. Tovpinets. 2020. Small mammals as reservoirs and vectors of yersiniosis pathogens (*Yersinia enterocolitica* and *Y. pseudotuberculosis*). *Theriolgia Ukrainica*, 19: 115–121.
- Karesh, W. B., A. Dobson, J. O. Lloyd-Smith, J. Lubroth, M. A. Dixon, [et al.] 2012. Ecology of zoonoses: natural and unnatural histories. *The lancet*, 380 (9857): 1936–1945. <https://bit.ly/35hg74g>
- Korenberg, E. I. 1982. Epizootic process in zoonoses from the viewpoint of population ecology. In: A. Lysenko (ed.). *Zoonoses Control. Issue 1*. Moscow, 36–43.
- Korenberg, E. I. 1989. Population principles in research into natural focalities of zoonoses. A. Yablokov (ed.). *Sov. Sci. Rev. F. Physiol. Gen. Biol.*, № 3: 301–351.
- Kruse, H., A. M. Kirkemo, K. Handeland. 2004. Wildlife as source of zoonotic infections. *Emerging infectious diseases*, 10 (12): 2067–2072. <https://doi.org/10.3201/eid1012.040707>
- Lafferty, K. D., L. R. Gerber. 2002. Good medicine for conservation biology: the intersection of epidemiology and conservation theory. *Conservation Biology*, 16: 593–604.
- Leendertz, F. H., G. Pauli, K. Maetz-Rensing, W. Boardman, C. L. Nunn, [et al.]. 2006. Pathogens as drivers of population declines: the importance of systematic monitoring in great apes and other threatened mammals. *Biological Conservation*, 131: 325–337.
- Leroy, E. M., P. Rouquet, P. Formenty, S. Souquière, A. Kilbourne, [et al.]. 2004. Multiple ebola virus transmission events and rapid decline of Central African wildlife. *Science*, 303 (5656): 387–390. <https://doi.org/10.1126/science.1092528>
- Li, W., Z. Shi, M. Yu, [et al.] 2005. Bats are natural reservoirs of SARS-like coronaviruses. *Science*, 310 (5748): 676–679.

- Lyles, A. M., A. P. Dobson. 1993. Infectious disease and intensive management: population dynamics, threatened hosts and their parasites. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, **24**: 315–326.
- McCallum, H., A. Dobson. 1995. Detecting disease and parasite threats to endangered species and ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**: 190–194.
- Meslin, F. X. 1992. Surveillance and control of emerging zoonoses. *World Health Statistics quarterly. Rapport Trimestriel de Statistiques Sanitaires Mondiales*, **45** (2-3): 200–207. <https://bit.ly/2Rop1tq>
- Pedersen, A. B., K. E. Jones, C. L. Nunn, S. Altizer. 2007. Infectious Diseases and Extinction Risk in Wild Mammals. *Conservation Biology*, **21** (5): 1269–1279. <https://bit.ly/3gfvws9>
- Pounds, J. A., M. R. Bustamante, L. A. Coloma, [et al.]. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, **439**: 161–167.
- Price, P. W. 1980. *Evolutionary Biology of Parasites (Volume 15)*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1–256. ISBN: 9780691082578.
- Purves, W. K., D. Sadava, G. H. Orians, H. C. Heller. 2003. Genetic drift may cause large changes in small populations. *Life: The Science of Biology*. Sinauer Associates, Inc.; Sunderland, 468–469.
- Purvis, A., K. E. Jones, G. Mace. 2000. Extinction. *Bioessays*, **22**: 1123–1133.
- Roelke-Parker, M. E., L. Munson, C. Packer, R. Kock, S. Cleaveland, [et al.]. 1996. A canine distemper virus epidemic in Serengeti lions (*Panthera leo*). *Nature*, **376**: 441–445.
- Schloss, P. D., J. Handelsman. 2004. Status of the microbial census. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, **68** (4): 686–691. <https://doi.org/10.1128/MMBR.68.4.686-691.2004>
- Smith, K. F., D. F. Sax, and K. D. Lafferty. 2006. Evidence for the role of infectious disease in species extinction and endangerment. *Conservation Biology*, **20**: 1349–1357.
- Talaro, K. P., B. Chess. 2017. *Foundations in Microbiology*. McGraw-Hill Education, New York, 1–111. ISBN 978-1-259-70521-2.
- Wilcove, D. S., D. Rothstein, J. Dubow, A. Phillips, E. Losos. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, **48**: 607–615.
- Woodroffe, R. 1999. Managing disease threats to wild mammals. *Animal Conservation*, **2**: 185–193.
- Zagorodniuk, I. 2019. Range dynamics in sibling species: facts and reconstructions for the mammal fauna of Eastern Europe. *Theriologia Ukrainica*, **18**: 20–39. <http://doi.org/10.15407/pts2019.18.020>

Резюме

ЄВСТАФ'ЄВ, І., ЗАГОРОДНЮК, І. Зоонози як фактор еволюції, динаміки популяцій та видоутворення. — Розглянуто роль зоонозів у змінах популяцій та угруповань тварин. Аналіз проведено із залученням прикладів динаміки популяцій дрібних ссавців, поширених на території Кримського півострова, під впливом основних зоонозів, характерних для цієї території, зокрема туляремії, лептоспірозів, марсельської лихоманки, вірусного кліщового енцефаліту, іксодового кліщового бореліозу, лихоманки Крим-Конго, лихоманки-КУ, ГЛНС та багатьох інших. Такі дані проаналізовано на основі баз даних про стан популяцій дрібних ссавців та поширених в них зоонозів, отриманих на підставі оригінальних досліджень протягом останніх 40 років. Розглянуто роль зоонозів як чинників еволюційних змін у популяціях дрібних ссавців, зокрема як фактор смертності, що веде до суттєвих скорочень популяційної чисельності і фрагментації видових ареалів, а також як чинників, що визначають коєволюцією збудників, векторів (членистоногих) та хазяїв з-поміж дрібних ссавців. Обидві групи факторів ведуть до формування різноманіття популяцій внаслідок змін мінливості ознак та формування нових ознак, пов'язаних з адаптаціями до зоонозів.

Континуум видоутворення та видові відносини між популяціями: у пошуках компромісу між теорією та практикою систематики

Олександр Зіненко

Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна (Харків)
e-mail: oleksandrzenenko@gmail.com; orcid: 0000-0001-5228-9940

ZINENKO, O. The speciation continuum and species relations between populations: in search of agreement between the theory and practice of systematics. — From an evolutionary point of view, the achievement of species status by a group of populations is an ongoing process (except for rare cases of instantaneous speciation), during which isolated populations acquire traits and adaptations that minimize gene flow between them. However, depending on the group, the ways and timing of the gaining of reproductive isolation may be different. In such a complex group for systematics as small vipers (genus *Vipera*, subgenus *Pelias*), there are a number of problematic situations for species delimitation: the ability to form hybrids and hybrid populations between species, adaptive hybridization and hybrid speciation, and possible traces of reversed speciation, which indicate that complete and irreversible reproductive isolation may not be achieved at all. The effectiveness of reproductive isolation largely depends on external factors, mostly related to the range spatial structure, ecology of species in areas of sympatry, as well as climatic conditions and their changes, landscape dynamics, etc. The only species concept that allows to describe new species in the absence of reproductive isolation, recognizes the possibility of hybrid and reverse speciation — de Queiroz unified species concept — is practically unsuitable due to the need to consider as species a large number of isolated populations. Therefore, the solution is a conservative approach in practical taxonomy, which takes into account as a species criterion the ecological divergence of species, the possibility of their sympatric existence, which is usually achieved at 5% divergence of the mitochondrial cytochrome b gene. Stabilized hybrid populations occupying distinct ecological niche different from those of parental species also deserve recognition as species of hybrid origin. Not only species deserves to be protected, but also a distinguishable and diverged group of populations — Evolutionary Significant Unit (ESU) or subspecies in traditional taxonomy.

Вступ

Наріжний камінь великої кількості видових концепцій, в першу чергу біологічної концепції виду (Dobzhansky 1937; Mayr 1942; Orr 1996) — репродуктивна ізоляція, що вінчає процес видоутворення, робить дивергенцію популяцій незворотною. Її часто розглядають, як головний критерій видової самостійності попри факт, що видоутворення — поступовий і продовжений процес, який відбувається і зараз, а частина сучасних таксонів природно знаходиться у проміжному стані між дві внутрішньовидовою формою та окремим репродуктивно ізольованим видом; вже почала рух до самостійного існування, але частково ще не повністю ізольована від сестринського таксону.

Таким чином, завжди існує певна кількість близьких таксонів, що перебувають на стадії видоутворення, що відбувається, і наше рішення щодо їх видового статусу в рамках будь яких видових концепцій, що спираються на наявність репродуктивної ізоляції, завжди будуть сумнівними.

Ще більше ускладнюється питання про видову самостійність через потенційну здатність вже «впевнених» видів утворювати гібридів в штучному експерименті, в змінених умовах середовища тощо: механізми репродуктивної ізоляції часто є побічним продуктом дивергенції геномів (гени Добжанського-Батесона-Мюллера — Orr 1996), адаптації до контрастних умов та/або їх ефективність може бути зовнішньо обумовлена.

Рідкісна або штучна гібридизація між різними таксонами, сповільнений потік генів через гібридну зону ще не доводить того, що вони є одним видом. З іншого боку, таксони, що поширені алопатрично, не контактують, не утворюють гібридів, втім не обов'язково мають належати до різних видів. Якщо ж таксони не зустрічаються разом в природі, то вважається, що коректного способу визначити ступінь репродуктивної ізоляції, яка повністю реалізується лише в природних умовах, неможливо.

Гібридне видоутворення (Arnold 1997; Mallet 2007), хоча і загальновідоме і широко обговорюється, в зоології цікавить більше еволюційних біологів, ніж систематиків. Нечисленні види гібридного походження часто залишаються сумнівними, попри те, що ретельні дослідження доводять гібридну природу навіть частини популяцій людини (Durand *et al.* 2011).

Нарешті найгірше, що може собі уявити таксономіст і, знов таки, тема досліджень скоріше еволюційних біологів — зворотне видоутворення, поглинання одного виду іншим. Докладно описані випадки зворотного видоутворення рідкісні, їх важко виявити і довести, і лише спостереження чисельних випадків захоплення мітохондріальної ДНК, яка не належить жодному з існуючих таксонів і існує на тлі ядерного геному іншого виду (цитонуклеарне неспівпадіння — William *et al.* 2004; Godinho *et al.* 2008; Barbanera *et al.* 2009; примарні лінії мітохондріальної ДНК Zhang *et al.* 2019), знахідки геномних відбитків злиття видів виявлених завдяки появі мультилокусних та геномних досліджень (Kearns *et al.* 2018), всі разом дозволяють вважати, що це явище доволі широко поширене в природі.

Види та видові критерії: обсяг групи та погляди на її систематику

Гадюки роду *Vipera*, особливо представники кладу дрібних Палеарктичних щиткоголових гадюк (підрод *Pelias*, або група звичайної гадюки у широкому сенсі) — вдалий приклад складної та цікавої групи, де види на стадії утворення, гібридизація та інтрогресія, стабілізовані гібридні популяції та сліди поглинутих видів є дарунком для дослідника еволюції та видоутворення, але кошмаром для систематика. Це поєднується з довготривалою історичною цікавістю вчених та любителів до гадюк, мінливою морфологією, яка може бути доволі легко формалізована у вигляді стандартного опису і дає можливість визначити відмінності навіть окремих популяцій, які, як правило,

добре ізольовані одна від одної. Наразі було описано близько двадцяти валідних видів, та десятки підвидів, існують сотні синонімів, які позначають різні кольорові форми, гібридів, регіональні популяції тощо (Freitas *et al.* 2020).

Однією з головних особливостей групи є превалююча алопатрія таксонів. Лише види з найбільшими значеннями дивергенції та екологічними відмінностями всередині групи є наразі симпатричними — це степові *Vipera renardi* (Christoph 1861) s. l. та лучні *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) s. l. гадюки, з одного боку, і гадюки комплексу *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), та степові гадюки та гадюки комплексу *Vipera kaznakovi* Nikolsky, 1909.

Їх співіснування можливо через різні уподобання або до відкритих, або лісових біотопів у степової та звичайної гадюки відповідно, або гірських гумідних та гірських аридних біотопів у випадку кавказької та степової (у широкому сенсі) гадюк. Не зважаючи на те, що ці пари видів в межах регіону існують спільно, власне місць, де б вони жили справді разом і зустрічались в тих самих місцях перебування порівняно небагато.

Дивергенція за мітохондріальними генами та набуття ознак різних таксонів

Гадюки — малорухливі тварини з сильною географічною структурованістю ареалів. Групи популяцій, ізольовані географічно в кліматичних рефугіумах, зайнятих по мірі розселення або давніх частинах первинно суцільного ареалу, поступово накопичують екологічні та морфологічні відмінності, які стають помітними вже починаючи від значень генетичної відстані за цитохромом b на рівні 1–3 % (Freitas *et al.* 2020), але при цьому зберігають репродуктивну сумісність. Такі окремі філогенетичні лінії можуть гібридизувати, утворювати гібридні зони, гібридні популяції і навіть повністю змішуватися і на більших рівнях дивергенції.

Гарним прикладом такого градієнта є група звичайної гадюки.

Наразі майже еквівалентні за ступенем дивергенції філогенетичні лінії (2–3 % — Freitas *et al.* 2020) мають статус підвиду (*V. b. berus*, *V. b. bosniensis*), алопатричного виду (*V. barani*), виду або підвиду — *V. (b.) nikolskii*, або не мають визнання у якості таксону взагалі (італійська *V. berus*). Слід зазначити, що ступінь попарних екологічних і морфологічних відмінностей у цих філогенетичних ліній приблизно однакова, а гібридні зони задокументовані лише між *V. b. berus* та а) італійською гаплогрупою (Zangl *et al.* 2020; U. Joger, unpubl.) та б) гадюкою Нікольського (Zinenko 2004; Joger *et al.* 2012; Зіненко, неопубл. дані). Напевно немає інтрогресії з сестринськими гаплогрупами звичайної гадюки через географічну ізоляцію лише у *V. barani* з Туреччини.

Між добре дослідженими таксонами (наприклад, звичайною гадюкою та гадюкою Нікольського) є достатньо виразні відмінності за морфологічними ознаками (Milito & Zinenko 2005; Zinenko *et al.* 2010), екології (Zinenko 2006), репродукції (Зіненко *et al.* 2005), біохімії (Маленев *et al.* 2007) і т. і., але ступінь перемішування ознак цілком залежить від ландшафту у зоні контакту:

такі регіони, як Північ України на схід від Дніпра або Поволжя, наприклад, можуть бути заселені популяціями, які часто не можуть бути однозначно віднесені до жодного з підвидів (Zinenko 2004; Milto & Zinenko 2005; Бакиев *et al.* 2015), у той час як у географічних регіонах з більш виразними межами між ландшафтними зонами (Південні Карпати), кількість гібридних популяцій мінімальна і зона інтрогресії, вочевидь, вузька (Zinenko *et al.* 2010).

Симпатрія, гібридизація та гібридні види гадюк

Ступінь змішення таксонів і на більшому рівні дивергенції у гадюк залишається обумовленою зовнішніми чинниками — наявністю суміжних придатних для обох видів біотопів і утворенням зони парapatрії сестринських видів, ступенем порушеності природних екосистем, швидкістю змін у середовищі. Види, що знаходяться на рівні дивергенції, максимальної для групи (5–10 % за цитохромом b), теж утворюють гібридні популяції в природі, а у найбільш екстремальних випадках гібридизують види, що належать до різних підродів всередині роду *Vipera* (Saint Girons 1990; Venczel & Ghira 1994; Tarroso *et al.* 2004; Guiller *et al.* 2017).

Вже згадані степова та звичайна гадюка утворюють симпатричні популяції на прирічкових терасах в долинах великих річок — Дніпра, Волги, або в умовах континентального клімату Північної Азії, в Казахстані, коли степова зона та зона північних лісів сходяться разом. У двох випадках з районів, в яких були знайдені гібридні особини (Павлов *et al.* 2011; Зіненко, неопубл. дані), були описані самостійні таксони *V. r. bashkirovi* Garanin *et al.* 2004 та *Vipera altaica* Tuniyev, Nilson *et* Andrén 2010 (Garanin *et al.* 2004; Tuniyev *et al.* 2010). Так само, кавказькі гадюки та степові гадюки, що пов'язані з різними типами місць перебування — лісами та степом, контактують, але не гібридизують вздовж лінії лісів північного краю Кавказу (Tuniyev *et al.* 2009), але утворюють гібридні популяції лише в місцях перебування, порушених внаслідок зведення лісів в історичний час в Краснодарському краї (Zinenko *et al.* 2016) і були описані у якості самостійного виду *Vipera orlovi* Tuniyev and Ostrovskikh, 2001 (Tuniyev & Ostrovskikh 2001).

Такі гібридні популяції за рахунок змішування ознак, що є адаптивними для різних екологічних умов, отримують різноманіття фенотипів, яке утворює власний розширений простір можливих фенотипів, не зводимий до батьківських. Екологічні характеристики окремих з цих фенотипів можуть виходити за межі потенційних екологічних ніш батьківських видів і дозволяти засвоювати місця перебування, що за своїми умовами є несприятливими для батьківських видів (Mallet 2007; Joger & Zinenko, in press).

Гібридизація у такому випадку є еволюційним віком можливостей, шляхом якої можливе засвоєння нових екологічних ніш та виникнення нового гібридного виду, що буде також екологічно ізолюваний від батьківських. Таким чином, постає питання валідності гібридних таксонів гадюк, таких як гадюка Башкірова, алтайська гадюка та гадюка Орлова. Визнання можливості такого сценарію видоутворення вимагає зміни підходів до опису різноманіт-

тя, зміни кодексу зоологічної номенклатури, природоохоронного законодавства, списків охоронюваних видів тощо.

Безсумнівно, процеси інтенсивного обміну генетичним матеріалом між спорідненими видами гадюк відбувалися і раніше. Гібридна природа сучасних видів, окрім вищезгаданих, ще не доказана, хоча сліди минулої гібридизації можна побачити на геномних даних у номінативного підвиду звичайної гадюки (Зіненко, неопубл. дані). Поглинуті в результаті гібридизації, зворотного видоутворення таксони можуть пояснити існування примарної мітохондріальної ДНК у північних популяцій кавказької гадюки, де на тлі повної відповідності ядерної ДНК, дивергенція власного гаплотипу мітохондріальної ДНК між північними і південними популяціями того самого виду досягає майже максимального для групи рівня в 10 % і не є спорідненою з жодним іншим сучасним видом (Zinenko *et al.* 2016; Freitas *et al.* 2020).

Висновки: між теорією видоутворення та практикою систематики

Таким чином, будь які сучасні види гадюк підроду *Pelias* є репродуктивно сумісними, здатними, принаймні за особливих умов середовища, до утворення гібридних зон різної протяжності та стабілізованих гібридних популяцій, можуть утворювати гібридні види або зливатися в результаті зворотного видоутворення. Єдиною видовою концепцією, яка дозволяє подібні перетворення, є *об'єднана видова концепція* (unified species concept — de Queiroz 2005), яка розглядає види, як еволюційні лінії предків-нащадків і визнає можливість існування і валідність недиференційованих видів, які щойно розділилися, видів, що зберігають репродуктивну сумісність, здатні створювати гібридні лінії (види) і т. і.

Згідно з цією концепцією, всі алопатричні популяції та підвиди гадюк є видами, і її практичне застосування збільшило б кількість таксонів у разі, призвело б таксономічному хаосу через необхідність опису десятків ізольованих популяцій починаючи з найнижчих рівнів диференціації, інфляції охоронюваних статусів. Попри теоретичну бездоганність такого підходу, практика таксономічного опису біорізноманіття натомість мотивована описом у якості таксонів диференційованих (екологічно, морфологічно і т. і.) і відмінних спільнот організмів, зведення яких у один таксон призвело б до значної втрати практично важливої інформації.

Тому у випадку дрібних гадюк доцільним є консенсусний суто практичний підхід, нещодавно сформульований колективом авторів (Freitas *et al.* 2020), який стабілізує таксономію і, зокрема, рекомендує:

- консервативний підхід до виділення видів починаючи від рівня 5 % за послідовністю цитохрому b, тобто рівня, коли види стають екологічно відмінними і можуть співіснувати симпатрично (але за виключенням популяцій-носіїв примарних гаплотипів),
- збереження категорії підвидів, що дозволяє зберігати інформацію про еволюційно значущу мінливість всередині виду.

До цього слід додати визнання категорії гібридного виду по відношенню до стабілізованих популяцій із значною пропорцією батьківських геномів та власною екологічною нішею, та орієнтація на охорону внутрішньовидових форм, таких, як стабілізовані гібридні популяції, що мають еволюційну перспективу, підвиди та унікальні ізолювані популяції (Еволюційно Значущі Одиниці — Evolutionary Significant Units, ESU — Ryder 1986).

Література

- Бакиев, А. Г., В. И. Гаранин, Д. Б. Гелашвили, Р. А. Горелов, И. В. Доронин [et al.]. 2015. Гадюки (Reptilia: <...> Vipera) Волжского бассейна. Часть 1. Кассандра, Тольятти, 1–234.
- Маленев, А. Л., А. Г. Бакиев, О. В. Зайцева, И. В. Шуршина, А. И. Зиненко. 2007. Протеолитическая активность яда обыкновенных гадюк из некоторых популяций России и Украины. *Известия Самарского научного центра РАН*, **9** (4): 1040–1044.
- Павлов, А. В., А. И. Зиненко, У. Йогер, Н. Штумпель, И. В. Петрова [et al.]. 2011. Естественная гибридизация гадюк восточной степной *Vipera renardi* и обыкновенной *V. berus*. *Известия Самарского научного центра РАН*, **13** (5): 172–178.
- Arnold, M. L. 1997. *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford University Press, Oxford, 1–234.
- Barbanera, F., M. A. L. Zuffi, M. Guerrini, A. Gentilli, S. Tofanelli, M. Fasola, F. Dini. 2009. Molecular phylogeography of the asp viper *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) in Italy: Evidence for introgressive hybridization and mitochondrial DNA capture. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **52**: 103–114.
- de Queiroz, K. 2005. A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings. California Academy of Sciences*, **56** (June): 196.
- Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York, 1–310.
- Durand, E. Y., N. Patterson, D. Reich, M. Slatkin. 2011. Testing for ancient admixture between closely related populations. *Mol. Biol. Evol.*, **28** (8): 2239–52. doi:10.1093/molbev/msr048
- Freitas, I., S. Ursenbacher, K. Mebert, O. Zinenko, S. Schweiger, [et al.]. 2020. Evaluating taxonomic inflation: Towards evidence-based species delimitation in Eurasian vipers (Serpentes: Viperinae). *Amphibia Reptilia*, **41** (3): 285–311. <https://doi.org/10.1163/15685381-bja10007>
- Godinho, R., E. G. Crespo, M. Ferrand. 2008. The limits of mtDNA phylogeography: complex patterns of population history in a highly structured Iberian lizard are only revealed by the use of nuclear markers. *Molecular Ecology*, **17**: 4670–4683.
- Guiller, G., O. Lourdais, S. Ursenbacher. 2017. Hybridization between a Euro-Siberian (*Vipera berus*) and a Para-Mediterranean viper (*V. aspis*) at their contact zone in western France. *Journal of Zoology*, **302** (2): 138–147. <https://doi.org/10.1111/jzo.12431>
- Joger U., N. Stümpel, O. Zinenko. 2012. Speciation and species borders in palaearctic vipers. *Abstract book. World Congress of Herpetology*. Vancouver, Canada, 8–14 August, 2012. 346–347.
- Kearns, A. M., M. Restani, I. Szabo, A. Schröder-Nielsen, J. A. Kim, [et al.]. 2018. Genomic evidence of speciation reversal in ravens. *Nature Communications*, **9** (1): 906. <https://bit.ly/3iz0GME>
- Mallet, J. 2007. Hybrid speciation. *Nature*, **446**: 279–283. <https://doi.org/10.1038/nature05706>
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. New York, Columbia University Press, 1–334.
- Milto, K. D., O. I. Zinenko. 2005. Distribution and morphological variability of *Vipera berus* in Eastern Europe. In: Ananjeva, N., O. Tsinenko (eds). *Herpetologia Petropolitana*, 64–73.
- Orr, H. A. 1996. Dobzhansky, Bateson, and the genetics of speciation. *Genetics*, **144** (4): 1331–1335.
- Ryder, O.A. 1986. Species conservation and systematics: The dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution*, **1**: 9–10.
- Saint Girons, H. 1990. Morphologie comparée des hybrides de *Vipera seoanei* Lateste, 1879 x *Vipera aspis* (L.). *Amphibia-Reptilia*, **11** (2): 197–200.
- Tarroso, P., R. J. Pereira, F. Martínez-Freiria, R. Godinho, J. C. Brito. 2014. Hybridization at an ecotone: ecological and genetic barriers between three Iberian vipers. *Mol. Ecol.*, **23** (5): 1108–1123.

- Tuniyev, B. S., S. V. Ostrovskikh. 2001. Two new species of vipers of kaznakovi complex (Ophidia, Viperidae) from western Caucasus. *Russian Journal of Herpetology*, **8** (2): 117–126.
- Tuniyev, B. S., N. L. Orlov, N. B. Ananjeva, A. L. Agasjan. 2009. *The snakes of the Caucasus*. KMK Press, Saint-Petersburg, Moscow, 1–276.
- Venczel, M., I. Ghira. 1994. A preliminary study on the osteology of nose-horned viper (*Vipera ammodytes ammodytes* L.1758) from Boiu de Sus, Romania. *Sargetia. Ser. Scientia Naturae*, **16**: 145–50.
- William, J., O. Ballard, M. C. Whitlock. 2004. The incomplete natural history of mitochondria. *Molecular Ecology*, **13**: 729–744.
- Zangl, L., D. Dail, S. Schweiger, G. Gassner, S. Koblmüller. 2020. A reference DNA barcode library for Austrian amphibians and reptiles. *PLoS ONE*, **15** (3): e0229353. <https://bit.ly/3iv8u29>
- Zhang, D., L. Tang, Y. Cheng, Y. Hao, Y. Xiong, [et al.]. 2019. “Ghost Introgression” as a cause of deep mitochondrial divergence in a bird species complex. *Molecular Biology and Evolution*, **36** (11): 2375–2386. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz170>
- Zinenko, O. 2006. Habitats of *Vipera berus nikolskii* in Ukraine. In: M. Vences, J. Kohler, T. Ziegler, W. Bohme (eds). *Herpetologia Bonnensis II*. Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica. Bonn, 205–209.
- Zinenko, O. I. 2004. New data about hybridization between *Vipera nikolskii* Vedmederya, Grubant et Rudaeva, 1986 and *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758) and their contact zones in Ukraine. *Merten-siella. Verbreitung, Ökologie und Schutz der Kreuzotter (Vipera berus)*, **15**:17–28.
- Zinenko, O., V. Turcanu, A. Strugariu. 2010. Distribution and morphological variation of *Vipera berus nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 in Western Ukraine, the Republic of Moldova and Romania. *Amphibia-Reptilia*, **31** (1): 51–67. <https://doi.org/10.1163/156853810790457885>

Резюме

ЗІНЕНКО, О. Континуум видоутворення та видові відносини між популяціями: у пошуках компромісу між теорією та практикою систематики. — З еволюційної точки зору, набуття статусу виду групою популяцій — продовжений у часі процес (якщо не враховувати рідкісні випадки моментального видоутворення), протягом якого популяції, що відокремлюються, набувають ознак та адаптацій, які мінімізують потік генів між ними. Втім, в залежності від групи, шляхи і строки набуття репродуктивної ізоляції можуть бути різними. У такій складній для систематики групі, як дрібні гадюки (род *Vipera*, підрод *Pelias*) є ціла низка проблемних для виділення видів ситуацій: здатність до утворення гібридів та гібридних популяцій між видами, адаптивна гібридизація та гібридне видоутворення, можливі сліди поглинутих в процесі зворотного видоутворення таксонів, які свідчать про те, що повна і незворотна репродуктивна ізоляція може не бути досягнута взагалі. Ефективність репродуктивної ізоляції в значній мірі залежить від зовнішніх факторів, здебільшого пов'язаних з просторовою структурою, екологією популяцій видів у місцях симпатрії, а також кліматичними умовами та їх змінами, динамічністю ландшафтів тощо. Єдина видова концепція, в рамках якої можливий опис нових видів за умови відсутності репродуктивної ізоляції та визнається можливість гібридного та зворотного видоутворення — об'єднана видова концепція — практично непридатна через необхідність розглядання у якості видів великої кількості ізолюваних популяцій, що б призвело до таксономічної інфляції та хаосу. Тому виходом є консервативний підхід в практичній таксономії, який бере до уваги як критерій самостійності екологічну дивергенцію видів, можливість їх симпатричного існування, які зазвичай досягаються на рівні 5 % дивергенції мітохондріального гена цитохрому b. Стабілізовані гібридні популяції, що займають відмінну від батьківських видів екологічну нішу, також заслуговують на визнання у якості видів гібридного походження. Об'єктом охорони не обов'язково має бути лише вид, але й група популяцій, що має набір ознак, у тому числі генетичних, яка відрізняє її від решти популяцій виду (ESU — evolutionary significant unit) або підвид в традиційній систематиці.

Екологічний і географічний критерії виду у четвертинних ссавців, на прикладі ховрахів підроду *Colobotis* (Sciuridae, Rodentia)

Лілія В. Попова¹, Леонід І. Рековець^{2,3}

¹Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена (Київ)
e-mail: liliapopovalilia@gmail.com; orcid: 0000-0001-5008-8715

²Природничий університет (Вроцлав)

³Національний науково-природничий музей НАН України (Київ)
e-mail: leonid.rekovets@upwr.edu.pl; orcid: 0000-0001-9934-7095

ПОПОВА, Л., РЕКОВЕЦЬ, Л. Ecological and geographical criteria of species in Quaternary mammals on the example of ground squirrels of the subgenus *Colobotis* (Sciuridae, Rodentia). — Pleistocene small mammals demonstrate two main types of response to climatic changes: elastic (significant changes of species ranges) and resistant (stable ranges). Extinct ground squirrels of the subgenus *Colobotis* belonged to climate-resistant species and formed morphologically distinct subspecies. The dispersal of the Middle Pleistocene *Spermophilus* (*Colobotis*) *superciliosus* both on the left and right bank of the Dnipro corresponds to the absence of any isolating effect of the river under conditions of tectonic stability. In the Late Pleistocene, under the dominance of tectonic uplift and increasing isolating role of rivers, several subspecies were formed: *S. superciliosus palaeodesnensis* and *S. superciliosus fulvoides* on the left bank and another form on the right bank that was morphologically similar to *S. major*. The *major*-like form disappeared in the Holocene being replaced by *S. s. fulvoides*, which came from the Left-Bank Dnipro area.

Вступ

Географічний і екологічний критерії виду, як відображення біологічної природи об'єкту, є невід'ємними аспектами біологічного (популяційного) виду. Якщо екологічні чинники, що впливають на видовий ареал, можуть бути спрямовані різноманітним чином, то у сукупності біологічних чинників (ріст популяцій, внутрішньовидова та міжвидова конкуренція, в тому числі і за місця для заселення, можливостей для підтримання генетичної різноманітності та інше) завжди зберігається істотна доцентрова складова. В результаті вид, що розселяється, постає як такий, що прирощує свій неперервний ареал. Ізолят же завжди історично вторинний.

Особливої важливості критерій історично неперервного ареалу набувають для розуміння об'єму видів у випадку, коли біологічну природу об'єкту порівняно легко випустити із уваги; зокрема у випадку дослідження викопних решток. В цьому випадку, якщо єдиний ареал був в принципі неможливий, то попри всю морфологічну схожість, ізолят представляє собою інший вид.

Природно, вимоги до того, що вважати за ізолят, різняться залежно від екології та біології конкретного виду; більше того, вони, як буде показано нижче, залежать і від інтенсивності динаміки ландшафтно-кліматичних умов (чим більш інтенсивна ця динаміка, тим важче довести, що конкретна периферична популяція дійсно становила ізолят). Тому тут ми розглядаємо екологічний і географічний критерії виду разом.

Мета даної роботи — зіставити вибірки морфологічно подібних до *Spermophilus major* ховрахів з території України з типовими *S. major* та *S. superciliosus* і оцінити вірогідність існування плейстоценових чи голоценових *S. major* на території України в світлі географічного і екологічного критеріїв; запропонувати палеобіогеографічний сценарій формування часо-просторової структури морфологічного різноманіття у великих ховрахів підроду *Colobotis* із плейстоцену і голоцену України.

Особливості впливу географічних ізолюючих факторів на плейстоценових ссавців

Плейстоценові види-мігранти

Відомо, що географічний критерій до видів плейстоценової фауни слід застосовувати з обережністю, через виразну динаміку видових ареалів у відповідь на кліматичні зміни. І чим більш поглиблюються наші уявлення про історію четвертинної фауни, тим мобільнішими, в географічному сенсі, постають види (Васа *et al.* 2017). Так, територія Гірського Криму традиційно вважається рефугіумом лісових видів протягом гляціалів плейстоцену, зокрема оленя благородного. Але нещодавно палеогенетичні дослідження показали, що викопні рештки *Cervus elaphus* із Криму належать трьом незалежним послідовним у часі лініям, причому дві з них походять із Китаю. Кожна з цих ліній існувала протягом певного кліматичного оптимуму, а потім вимирила (Doan *et al.* 2018). Тобто, у багатьох видів в умовах потужних екологічних змін плейстоцену звичні сталі ареали практично не існують.

Види-опортуністи

З іншого боку, численні приклади екологічного оппортунізму, що проявляється в першу чергу в порівняно високій кількості надзвичайно обширних видових ареалів. Це явище характерне і для дрібної плейстоценової теріофауни, для якої підтримання єдності геному на площі приблизно в третину Європи, здавалося б, становить неабиякий виклик. Надзвичайно великі видові ареали спостерігаються не тільки у вимерлих полівок, таких як *Allophaiomys pliocenicus* чи *Microtus nivaloides* (ці види в кінцевому рахунку можуть виявитися комплексом видів чи напіввидів), але і у плейстоценових представників рецентних видів, щодо об'єму яких немає ніяких сумнівів. Так, присутність сіноставця *Ochotona pusilla* на території Польщі на межі пліоцену і плейстоцену (Fostowicz-Frelik & Frelik 2010) свідчить, що ця морфологічно

добре відособлена моновидова група вже тоді займала більшу частину свого півнопплейстоценового ареалу (від Британії до Прибайкалля).

Іншу яскраву ілюстрацію становить полівка вузькочерепна. Її плейстоценовий ареал вважався ще ширшим (практично вся Європа за виключенням півдня, та Сибір), поки недавні палеогенетичні дослідження не показали наявності серед вузькочерепних полівок пізнього плейстоцену двох близькоспоріднених видів — *Microtus anglicus* і власне *M. gregalis* (Basa *et al.* 2019). Але це саме і означає, що раз проникнувши на територію Західної Європи — а східні корені *Lasiopodomys* безсумнівні (Petrova *et al.* 2015, Basa *et al.* 2019) — полівки вузькочерепні стійко існували там навіть протягом інтергліacialів плейстоцену, а зовсім не заселявали цю територію повторно.

При цьому навіть у видів, чий ареали зазнавали значних змін під кліматичним впливом, реалізована екологічна ніша, здається, характеризувалася значною розпливчастістю. Наприклад, і *Rangifer tarandus* та *Cervus elaphus* з екосистем мамонтового степу, за даними аналізу мікрозносу та мезозносу зубів, на фоні цілком очікуваних значних регіональних відмін, виявилися ближче до коня, ніж до рецентних представників тих же видів (Rivals *et al.* 2010).

От зокрема через такі речі плейстоценові угруповання і зветься безаналоговими. Створюється враження, що для деяких видів географічний критерій в своєму звичайному розумінні зовсім не працює, а для інших — практично не працює екологічний критерій.

Застосування географічного та екологічного критеріїв виду у четвертинних ховрахів

Тим не менш, ці критерії доводиться застосовувати. Наприклад, ранньоплейстоценові ховрахи із свердловини Zuurland та кар'єру Maasvlakte визначені як *Spermophilus primigenius* (Reumer & van den Hoek Ostende 2003); причому автори зазначають, що за ізольованими молярами (якими представлені вивчені рештки), вони не бачать для свого матеріалу переконливої різниці не тільки з *S. primigenius*, але також і із рецентними *Spermophilus undulatus* (на той час самостійність роду *Urocitellus* ще не була доведена). Однак, присутність в місцезнаходженнях Zuurland та Maasvlakte виду *S. undulatus* маловірогідна: вони відділені від сучасного ареалу *S. undulatus* (Казахстан, Забайкалля, Північна Монголія, Далекий Схід) величезним, не заповненим іншим знахідками розривом (Reumer & van den Hoek Ostende 2003). Для моделі клаптикової ковдри (Popova *et al.* 2019, див. нижче) використано той самий підхід. У випадку перших, найбільш архаїчних європейських ховрахів (колишніх представників підроду *Urocitellus*) цей підхід виправдався, оскільки за краніологічними ознаками ці ховрахи дійсно *Spermophilus*, а не *Urocitellus* (Sinitza *et al.* 2019).

Аналогічна ситуація, тільки більш драматична, склалася навкруги великих ховрахів підроду *Colobotis*. Рештки *Spermophilus (Colobotis) major* періодично діагностуються в фаунах європейського плейстоцену, при чому існує великий географічний і хронологічний розрив, що відділяє ці знахідки від сучасного

ареалу виду і від того моменту геологічного часу (голоцен), з якого *S. major* безсумнівно присутній в фаунах Східної Європи (Громов *et al.* 1965; Агаджанян 2006; Chemagina *et al.* 2021). І, головне, ці плейстоценові *major*-подібні форми (якщо вони були) мали б бути симпатричні з іншим близькоспорідненим (предковим) видом *S. (Colobotis) superciliosus*.

Пустельно-степові ховрахи Colobotis

Ховрахи групи *Colobotis* протягом середнього-пізнього плейстоцену представлені в Європі єдиним широко розповсюдженим видом *S. (Colobotis) superciliosus* Каур. Цей вид представляє собою найкраще втілення того, що можна назвати «проблема виду в безаналогових угрупованнях». Гігантський ареал, дуже неоднорідний за палеоекологічними умовами (від Британії до Зауралля і від Білорусі до Криму). Немоżliвість визначитись навіть із найбільш базовими екологічними перевагами *S. superciliosus*.

Наприклад, є достатні підстави вважати вид добре адаптованим до перигляціальних умов. Так, Black & Kowalski (1974) звернули увагу, що у випадку співіснування *S. superciliosus* з одним із дрібніших видів (тобто, представників номінативного підроду — *S. citelloides*, *S. suslicus*) дрібний вид кількісно домінує під час теплих етапів, тоді як частка *S. superciliosus* збільшується з похолоданням; і врешті на крайній північній периферії адаптивної зони ховрахів тільки *S. superciliosus* і залишається. З іншого боку, вид чудово почувався в плейстоцені Криму; не вимер там і в голоцені (Громов *et al.* 1965). Більше того, на території України зберігався ще в історичний час, при чому — в лісостеповій зоні (Porova 2016b).

В межах такого великого, неоднорідного за екологічними умовами і розділеного географічними бар'єрами ареалу, цілком очікувано, спостерігалася географічна структурованість і були описані підвиди (Громов *et al.*, 1965; Рековец 1979). Це «хороші» підвиди — вони підтверджуються при використанні різного комплексу методів (Porova 2016b), а діагностичні відміни між ними належать до ознак високої таксономічної ваги, наприклад, *S. s. palaeodesnensis* відрізняється від інших підвидів будовою лобно-носового шва (Рековец 1979; і див. про значущість лобно-носового шва для діагностики ховрахів, наприклад, Загороднюк (2019), Sinitsa *et al.* (2021)). З іншого боку, ні у кого із дослідників не виникає сумнівів, що морфологічно відособлені форми *S. superciliosus* — саме підвиди, а не види.

За такої високої своєрідності не дивно, що урозуміння об'єму і контексту виду *S. superciliosus* далось нелегко. Після опису Каупом в 1839 р. вид був надовго забутий, а крупних викопних ховрахів з плейстоцену Європи визначали як *S. erythrogenis* або *S. rufescens* (огляд див.: Громов *et al.* 1965). Перші викопні знахідки крупних ховрахів з території України також були визначені Підоплічком як *S. rufescens* (синонім *S. major*). Коли пізніше було встановлено конспецифічність крупних ховрахів лівобережжя Дніпра з описаним з пізнього плейстоцену Німеччини *S. superciliosus* Каур, можлива присутність ви-

копних (голоценових) *S. major* на території України, з посиланням на роботи Підоплічка, все ще не виключалася (Громов *et al.* 1965).

Проблема присутності *S. major* в плейстоцені цілком вирішувана морфологічними методами, оскільки види підроду *Colobotis* досить упевнено діагностуються на викопному матеріалі (череп, зуби). Навіть *S. major* і *S. fulvus*, генетично дуже близькі (час дивергенції, орієнтовно, голоценовий) досить легко визначаються за морфологічними ознаками. Це ж стосується і предкового для *S. major* і *S. fulvus* вимерлого *S. superciliosus*. Громов *et al.* (1965) визначають *S. superciliosus* як вид, за розмірними показниками подібний до *S. major*, а за будовою зубної системи — до *S. fulvus* (звичайно, з деякими відмінами — частіше спостерігаються архаїчні ознаки, краще розвинутий гіпоконід р4). Паттерни бунодонтності у видів *Colobotis* також відрізняються: *S. superciliosus*, цілком очікувано, об'єднує в собі паттерни, властиві обома видам-нащадкам (Porova 2016b) і див. рис. 4.

На фоні безсумнівного домінування *S. superciliosus*, рештки, визначені як *S. major*, указують з ряду місцезнаходжень плейстоцену Європи (Громов *et al.* 1965, та ін.). Щодо деяких з них наголошено необхідність подальшої ревізії, наприклад, щодо місцезнаходження крупних ховрахів в Угорщині (Sebe *et al.* 2021) та знахідок з Білорусі (Мотузко 1985). В кожному конкретному випадку це питання має вирішуватись шляхом перевивчення відповідних викопних решток і їх стратиграфічної та палеогеографічної приуроченості. Викладений нижче аналіз часо-просторового розповсюдження плейстоценових ховрахів підроду *Colobotis* на території України покаже, що за такими мажор-подібними знахідками можуть стояти не тільки помилкові визначення.

Матеріал

Матеріал представлений викопними середньоплейстоценовими, пізньоплейстоценовими і голоценовими рештками крупних ховрахів, а саме:

- *Spermophilus superciliosus palaeodesnensis*: Новгород-Сіверський (n = 19, ізольовані зуби),
- *Spermophilus superciliosus fulvoides*: Костянець (череп з P4-M3 і нижня щелепа з повним зубним рядом від різних особин), Єрки (нижня щелепа з m1-m3), Бородаївка (нижня щелепа з р4, m2-m3), Кара-Коба, пізньопалеолітичні шари (n = 16, із них по одній нижній і верхній щелепі з повним зубним рядом; весь інший матеріал представлений фрагментами верхніх і нижніх щелеп з неповним зубним рядом та ізольованими молярами). Кара-Коба, мезолітичний шар (n = 2).
- Ранні *S. superciliosus*, датовані середнім та початком пізнього плейстоцену: Халеп'я (n = 12), Ржищів (n = 2), Пивиха (n = 2), Матвіївка (n = 2), Маланчин Потік (n = 1), Єриствський кар'єр (n = 2). Представлені тільки ізольованими зубами, крім Єриствського кар'єру, де знайдена також нижня щелепа з повним зубним рядом. Вірогідно, всі рештки цього часового відрізка належать до підвиду *S. superciliosus birulai* Gromov (1965), але через нечисленність і фрагментарність решток цих вибірок, повної упевненості в їх підвидовій приналежності немає.

- *Spermophilus superciliosus* (cf. *major*), морфологічно подібні до *S. major*: Межиріч (n=14, серед них один верхній зубний ряд) та Анетівка-2 (n=5).

Кількість спостережень стану дискретних ознак, на основі яких обчислювалися паттерни бунодонтності, наведена на рис. 4.

Інформацію щодо стратиграфічної приуроченості, тафonomії та фауни більшості досліджених вибором зібрано в роботі Ророва (2016b). Багатошарова археологічна пам'ятка Кара-Коба описана у Колосова (1960), Межиріч — у Рековця з кол. (Rekovets *et al.* 2004), Анетівка-2 — у Рековця й Старкіна (1990), Маланчин Потік — у Попової з кол. (2018), Пивиха — в праці Попової з кол. (Ророва *et al.* 2018).

Геологічна будова розрізу Ржищів описана у Матошка (Matoshko 1999), а мікротеріологічний матеріал звідти зібраний авторами в 300 м південніше відслонення Rzhyshiv-1 із нижньої частини двочленної товщі додніпровського алювію, що залягає під лімногляціальними відкладами, описаними Матошко (1999) і на відкладах київського регіоарусу палеогену.

Рештки *Spermophilus superciliosus* з місцезнаходжень Костянець, Халеп'я, Ржищів, Пивиха, Маланчин Потік, Сристівський кар'єр зберігаються в відділі еволюційної морфології Інституту зоології НАНУ. Інші матеріали зберігаються в відділі палеонтології ННПМ НАН України.

Методи і вихідні положення

Для діагностики викопного матеріалу використовувався комплекс ознак, описаний раніше (Ророва 2016a), а саме, паттерни бунодонтності (рис. 1) в поєднанні з якісними і кількісними ознаками зубної системи ховрахів, використаними при описі українських підвидів *S. superciliosus* (Громов *et al.* 1965; Рековец 1979). Слід наголосити, що паттерни бунодонтності мають діагностичну вагу як комплекси скорельованих ознак.

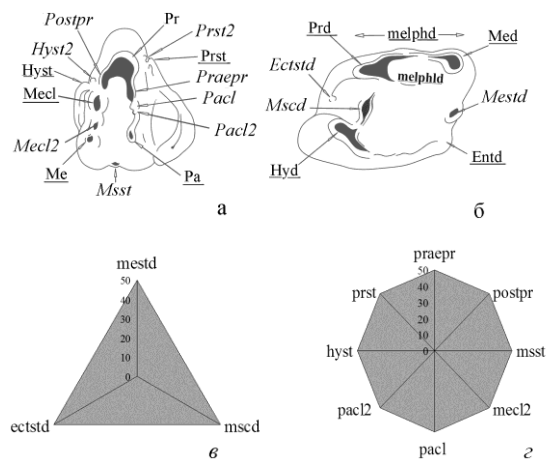


Рис. 1. Ознаки оклюзивної поверхні верхніх (а) та нижніх (б) щічних зубів ховрахів, використані в роботі (за Ророва 2016a) і паттерни бунодонтності нижніх (в) та верхніх (г) молярів уявної вибірки ховрахів, у якій всі досліджені ознаки зустрічаються в добре розвинутому стані в 50 % випадків.

Основні ознаки (постійно присутні горбки) підкреслено, додаткові ознаки (використані для обрахунку частот трапляння (паттернів бунодонтності) подано курсивом.

В даному випадку, оскільки матеріал представлений більш чи менш розрізненими рештками і не дозволяє дослідити повний комплекс ознак у особини, паттерни бунодонтності представлені як набір частот трапляння дискретних ознак для кожного типу премоляру чи моляру, що вивчався (p4, m1-2, m3, P4, M1-2). Але більшу діагностичну вагу мають співвідношення між частотами трапляння ознак, а не конкретні частоти трапляння, які, зокрема, виявляють значну внутрішньовидову мінливість в часі. При цьому характерна форма (паттерн) на пелюстковій діаграмі залишається досить стійкою.

Палеобіогеографічний сценарій для пояснення часо-просторової структури морфологічного різноманіття у великих ховрахів підроду *Colobotis* із плейстоцену і голоцену України запропоновано на основі моделі клаптикової ковдри (Porova *et al.* 2019), сутність якої викладено нижче.

«Модель «клаптикової ковдри»

Особливості ховрахів як життєвої форми зумовлюють заборону сталої в часі симпатрії між близькими видами і істотно обмежують можливості подолання географічних бар'єрів.

В результаті просторова структура всередині адаптивної зони ховрахів (взаєморозташування видових ареалів) схожа на клаптикову ковдру з нерівноцінними субмеридіональними і субпаралельними межами. Субпаралельні межі є кліматично контрольованими і представляють собою або межу існування з сусіднім видом, краще адаптованим до відповідних кліматичних умов, або просто межу адаптивної зони ховрахів (наприклад, південну межу лісової зони). Субмеридіональні межі ареалів зумовлені географічними бар'єрами, неподоланими для ховрахів (гірські хребти, великі ріки, тощо). Вони незалежні від клімату (Porova *et al.* 2019).

Роль великих рік у формуванні видових ареалів ховрахів залежить від тектонічного режиму території і може переключатися від ізолюючої — за типом сучасного Дніпра (Porova *et al.* 2019) до, так би мовити, стимулюючої (ізоляція в екологічному масштабі часу, яка підвищує генетичну різноманітність в ареалі виду, але не веде до утворення нового таксону) — за типом сучасного Дунаю (Ćosić *et al.* 2013; Sebe *et al.* 2021).

У випадку Палео-Дніпра, в ранньому і середньому плейстоцені, в зв'язку з тектонічною стабільністю території, неодноразові геологічно миттєві зміни русла (авульсії) підтримували генетичну єдність розділених Палео-Дніпром популяцій. В кінці середнього плейстоцену, під час або після максимального (дніпровського) зледеніння, відбулася зміна тектонічного режиму, і в подальшому переважаючи висхідні рухи забезпечили жорстко ізолюючий вплив Дніпра. Єдине відоме виключення (рис. 2) представляє собою виникнення нині вимерлого ізоляту малого ховраха на Правобережжі (Рековець 1979; Porova *et al.* 2019) в результаті зрізання Дніпром петлі, що нині зайнята заплавами рр. Ірдинь, Ірдинка, Тясмин. Відбулася ця подія, очевидно, наприкінці пізнього плейстоцену, в після-бузький час (Porova *et al.* 2019).

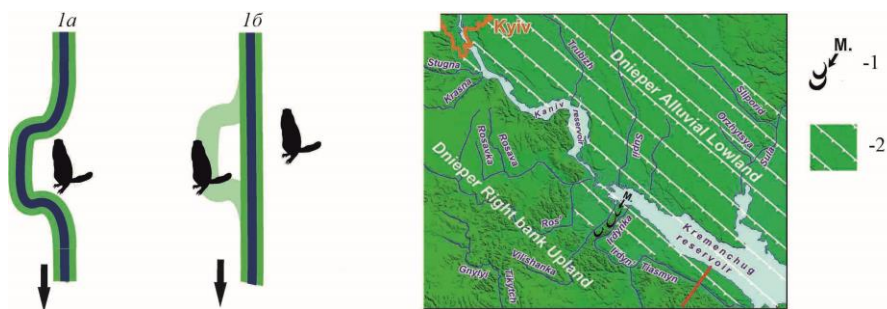


Рис. 2. Авульсія (1) — миттєва, в геологічному масштабі часу, зміна русла ріки, в даному випадку (2), Дніпра, яка відрізає частину території, в даному випадку, правобережжя, з усією наявною на цій території фауною і флорою, внаслідок чого дана територія приєднується до протилежного берега. Відрізняється від зрізання меандру тим, що з одного берега на інший передислоковується не частина заплави, а частина корінного берега. Якщо зрізання меандрів стосується в першу чергу фауни заплави, то авульсія — набагато більш потужний механізм фауністичних обмінів; і зустрічається рідше. Для ховрахів же авульсія як механізм розселення винятково важлива, оскільки вони уникають поселятися в затоплюваних місцях і взагалі пониженнях рельєфу (Громов *et al.* 1965) — отже зрізання меандрів на їх розселення не впливає; зимосплячі, отже не можуть долати водні перепони взимку по льоду; здатність до плавання у більшості видів дуже низька, а схильність до подолання великих рік власним ходом — практично нульова. На рис. 1.2: 1 — гляціодислокації т. з. Мошнігівського гребеня; 2 — території з типом рельєфу і геологічного розрізу, характерними для Лівобережжя Дніпра (Porova *et al.* 2019).

Ще слід зазначити, що заборона тривалої в часі симпатрії є вимогою всередині кожного з підвидів (*Colobotis* та *Spermophilus*); тоді як симпатрія між *Colobotis* та *Spermophilus*, навпаки, широко відома і була можлива, очевидно, внаслідок істотної різниці в розмірах у представників цих видів, чим послаблюється міжвидова конкуренція (правило Хатчінсона).

Результати

Ховрахи з місцезнаходжень Межиріч і Анетівка дійсно відрізняються від більшості викопних представників підроду *Colobotis*, відомих з території України, і натомість зближуються з *S. major* за укороченими передніми і задніми елементами зубного ряду, особливо ж P4 та P3 і M3 (рис. 3).

З іншого боку, P4 зовсім не укорочений, паттерни бунодонтності (рис. 4) демонструють значну частину особливостей *S. superciliosus* (високу частоту мезостилів і метастилідів, препротокон M1-2 зустрічається набагато частіше, ніж постпротокон, часто розвинуті параконулі). Риси подібності з *S. major* полягають в відсутності ектостилідів m1-2 та протостилів верхньощічних зубів. Однак спостережені відміни не виходять за межі мінливості, характерні для різних підвидів *S. superciliosus* (Порова 2016b), а головне, в цілому ці відміни не створюють паттерн бунодонтності *S. major* (для переконливої подібності з *S. major* решткам з Анетівки і Межиріччя не вистачає постпротоконів M1-2, а частота препротоконів, навпаки, зависока; надто висока частота всіх

мезостилів — рис. 4). Це дає підстави тут і далі називати крупних ховрахів з Меджибожу та Анетівки 2 *S. superciliosus* cf. *major*.

Як середньоплейстоценові *S. superciliosus* (гадано, *S. superciliosus birulai*), так і рештки *S. superciliosus fulvoides* знайдені і на лівому і на правому березі Дніпра, тоді як *S. superciliosus* cf. *major* — тільки на Правобережжі (рис. 5). На Правобережжі *S. superciliosus* cf. *major* та *S. superciliosus fulvoides* послідовно змінювали один одного в часі. Варто уваги також те, що вимерлі представники підроду *Colobotis* явно уникають найбільш посушливої частини зони сухих степів Приазов'я і Причорномор'я.

Обговорення

Сценарій становлення часо-просторової структури морфологічного різноманіття у крупних ховрахів підроду *Colobotis*, що впливає з рис. 5, добре вкладається в обмеження, задані палеогеографічними подіями на території України протягом плейстоцену і голоцену.

Поява *S. (C.) superciliosus* в Придніпров'ї відноситься до другої половини середнього плейстоцену (завадівський час), причому відомі знахідки і на Лівобережжі (Матвіївка, Пивиха) і на Правобережжі (Ржищів).

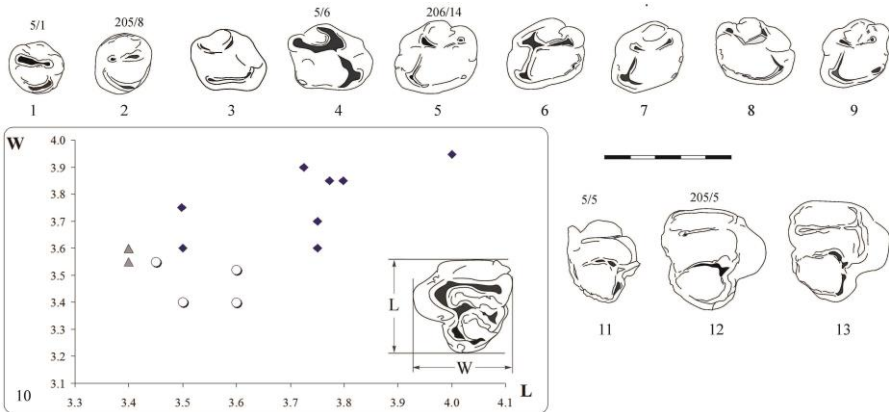


Рис. 3. Найбільш виразні риси схожості крупних ховрахів Межирича і Анетівки з *S. major*, в порівнянні з іншими викопними *S. superciliosus* з території України — укорочені р4 з розвинутим гіпоконідом, також укорочені р3 та М3.

1 — р3, Анетівка; 2 — р3, Кара-Коба, 3 — р4, Межиріч, 4 — р4, Анетівка; 5–9 — р4, Кара-Коба, Костянець, Єрстівський, Матвіївка, Пивиха, 10 — *major*-подібні ховрахи з Межирича (сірі трикутники) у порівнянні з іншими дослідженими *S. superciliosus* (темні ромби) і рецентними *S. major* (білі кола), за співвідношенням довжини (L) і ширини (W) М3; 11–12 — порівняння *major*-подібного М3 з Анетівки (11) з типовою морфологією цього зуба в вибірці Кара-Коби (12) та Костянця (13) (винести на графік (3.10) цей М3 з Анетівки неможливо, оскільки це уламок, але при безпосередньому порівнянні видно, що він також помітно вкорочений). Лінійка дорівнює 5 мм. Номери над зображеннями зубів — це номери за каталогом ННПМ.

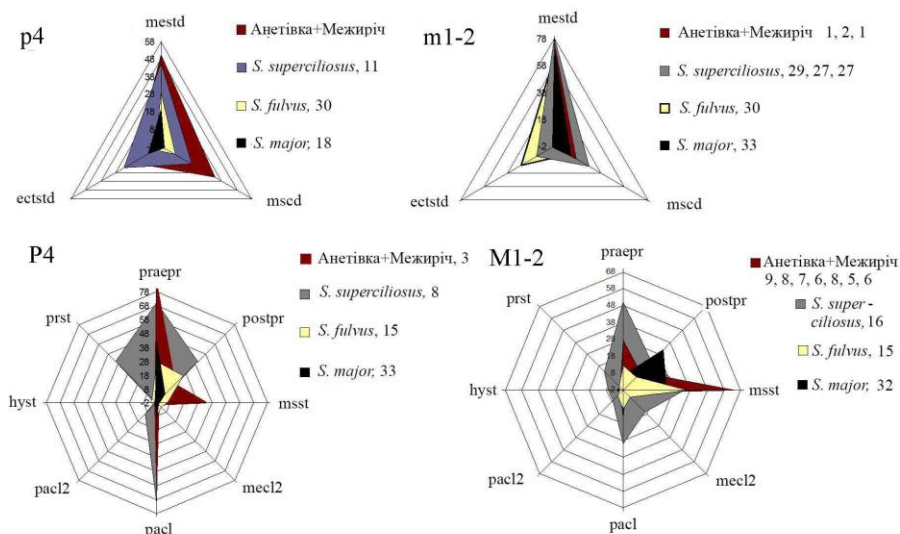


Рис. 4. Патерни бунодонтності. Цифри після назв вибірок в легендах — кількість спостережень дискретних ознак (наприклад, було тільки 3 спостереження ознак p4 в вибірці Анетівка + Межиріч, оскільки там наявні тільки 3 нижні премолари). Якщо викопний матеріал пошкоджений, то кількість спостережень дискретних ознак в вибірковому патерні може відрізнитись (наприклад, для M1-2 з вибірки Анетівка + Межиріч, дослідити присутність/відсутність ознаки можна було для 9 препротоконів, 8 постпротоконів, 7 мезостилів, 6 метаконулів-2, 7 паракокулів, 8 паракокулів-2, 5 гіпостилів та 6 протостилів).

Вони представлені, очевидно, тільки одним підвидом — *S. superciliosus birulai*. Цей етап в історії крупних ховрахів відповідає відсутності жорсткої ізоляції і «стимулюючій» ролі Дніпра в умовах тектонічної стабільності.

В пізньому плейстоцені на Лівобережжі формуються добре морфологічно відособлені підвиди: *S. superciliosus palaeodesnensis* (Подесення) та *S. superciliosus fulvodes* (лівобережжя Дніпра в середній та нижній течії, Крим). Межа між *S. s. fulvodes* та *S. s. palaeodesnensis*, наскільки можна судити за наявних даних, приблизно співпадає з межею між *S. severkensis* та *S. suslicus* (Рековець 1974).

Ця остання — кліматично контрольована, і, вірогідно, її ізолюючий ефект додатково підсилювався низовинними, можливо, неперіодично затоплюваними територіями в пониззях Десни, в долинах Трубіжу і Сейму (Popova *et al.* 2019). Очевидно, ті самі фактори діяли і на межі ареалів *S. superciliosus palaeodesnensis* та *S. superciliosus fulvodes*; тільки у випадку підвидів конкуренція між екологічно вікарними таксонами не відігравала такої істотної ролі, і у випадку підвидів *S. superciliosus* «субпаралельні» межі між підвидами не стільки кліматично контрольовані скільки просто кліматичні.

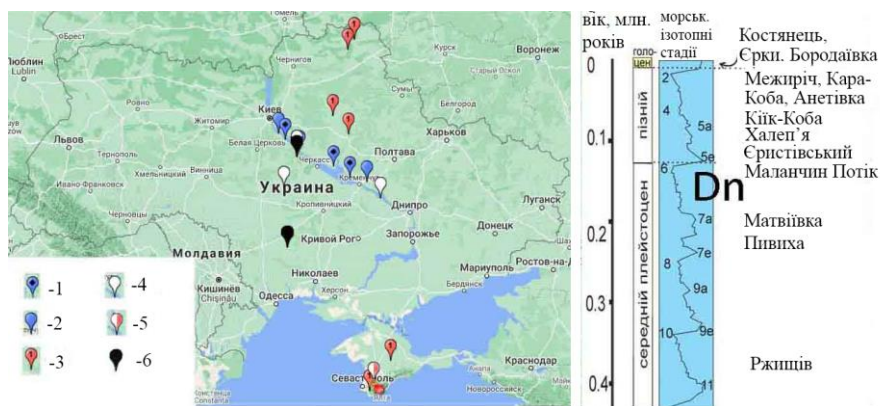


Рис. 5. Знахідки крупних ховрахів *Colobotis* на території України і їх стратиграфічний контекст: 1 — середній плейстоцен, 2 — перша половина пізнього плейстоцену; 3 — друга половина пізнього плейстоцену; 4 — голоцен; 5 — багатшарова стоянка (пізній плейстоцен, голоцен); 6 — *S. superciliosus* cf. *major*, друга половина пізнього плейстоцену. Dn — розвиток покровного (дніпровського) зледеніння. Місцезнаходження, з півночі на південь: Новгород-Сіверський, Мезін, Журавка, Халеп'я, Гінці, Ржищів, Костянець, Маланчин Потік, Межиріч, Матвіївка, Пивиха, Єристівський кар'єр, Єрки, Бородаївка, Анетівка, Кіік-Коба, Алімовський Навіс, Кара-Коба.

Spermophilus superciliosus з території Криму не виявляє ніяких відмін від *S. superciliosus fulvoides* з Лівобережжя, оскільки Крим у пізньому плейстоцені був переважно широко з'єднаний з територією Лівобережжя внаслідок низького рівня Чорного і Азовського морів.

На Правобережжі в другій половині пізнього плейстоцену з'являються крупні ховрахи з рисами подібності до *S. major* (можливо, окремий підвид *S. superciliosus*). Необхідною умовою появи такої, відмінної від лівобережних *S. s. fulvoides*, форми була географічна ізоляція. В голоцені цей *S. superciliosus* cf. *major* на Правобережжі зникає, і натомість там з'являється типовий *S. s. fulvoides*, в нашому дослідженні представлений рештками з Костянця, Єрків та Бородаївки. *S. s. fulvoides* потрапляють на Правобережжя, очевидно, внаслідок тої ж авульсії, що створила там вище згаданий ізолят *S. pygmaeus* (Porova et al. 2019). Як на Правобережжі так і на Лівобережжі Дніпра, *S. s. fulvoides* продовжує існувати до пізнього голоцену.

Можуть бути запропоновані і альтернативні сценарії. Перший із них — вивчені *major*-подібні вибірки з території України — це перші *S. major* — не узгоджується з наявними на сьогодні філогенетичними та палеогеографічними даними, з даними по палеобіогеографії інших видів ховрахів і не знаходить підтвердження палеонтологічними знахідками.¹

¹ За виключенням голоценових *S. major* станиці Цимлянської та Самарської Луки (Громов et al. 1965). Ці матеріали потребують ревізії, саме через їх важливість для розуміння ролі географічних бар'єрів в формуванні видових ареалів. Знахідки станиці Цимлянської та Самарської Луки були зроблені в середині XX ст., морфологічний опис їх в літературі відсутній, нових підтверджень

Дійсно, згідно такого сценарію, *S. major* виникає на Правобережжі Дніпра від ранніх *S. superciliosus*, існує там протягом пізнього плейстоцену, а потім вимирає; але перед цим має якимось чином дістатися до свого сучасного ареалу в Заволжжі. Для цього можливі два шляхи: 1) авульсія; 2) шлях через верхів'я Дніпра — так І. Г. Підоплічко пояснював поширення *S. superciliosus* (в його розумінні — *S. rufescens*) по обидва боки Дніпра.

Розглянемо спочатку варіант з авульсією. Внаслідок фундаментальних рис геологічної будови і рельєфу платформеної частини України (зчленування Українського щита, з його гранітами, і Дніпровсько-Донецької западини), прирізання лівобережних територій до Правобережжя, хоча і не є рядовою подією, але все ж набагато більш вірогідне, ніж приєднання правобережних ділянок до Лівобережжя. Приклад авульсій першого типу наведено на рис. 2.2; щодо авульсій другого типу ніяких свідчень немає. А шукана подія достатньо пізня — кінець плейстоцену-голоцен — отже мала б залишити сліди в рельєфі. Однак припустимо, що така подія все ж сталася. Тоді перед нами проблема, як розселити новий вид крізь території, вже заселені близькоспорідним *S. superciliosus*. В таких умовах у сучасних ховрахів спостерігається конкурентне витіснення, дещо ускладнене міжвидовою гібридизацією. Припустимо, що середовище кінця плейстоцену-початку голоцену сприяло новому виду (*S. major*). Тоді *S. superciliosus* на територіях, по яких розселювався новий вид, мав би зникнути; чого, однак, не спостерігається (*S. superciliosus fulvoides* не вимер на Лівобережжі і в голоцені).

Другий шлях — через північні частини плейстоценового ареалу *S. superciliosus* — крім того, що знову ставить нас перед проблемою конкурентного виключення, оскільки і в плейстоцені, і в голоцені (пребореал) Білорусі виявлені *S. superciliosus* (Мотузко 1985; Motuzko & Ivanov 1996), має ще одне обмеження. Територія басейну Верхнього Дніпра була більш-менш відкрита для розселення ховрахів тільки до кінця плейстоцену. З початком голоцену почалося заліснення північних територій, і ця частина адаптивної зони ховрахів досить швидко закривається. В цей час на півночі України зникає *S. severskensis*, в Білорусі також голоценові знахідки ховрахів відсутні після пребореалу.

А крім того, який би шлях розселення на схід наших гіпотетичних Правобережних *S. major* не прийняти — через верхів'я Дніпра чи авульсія — в кінці все одно чекає проблема їх переселення в межі сучасного ареалу, за Волгу.

Другий альтернативний сценарій — плейстоценові *major*-подібні форми є результатом екофенотипної мінливості. За цього сценарію пояснюються дані про присутність «*S. major*» на захід від Волги (Громов *et al.* 1965).

Так, дуже схожі на *S. major* крупні ховрахи місцезнаходження Рибна Слобода (Громов *et al.* 1965). Рибна Слобода — середньоплейстоценове місце-

присутності викопних *S. major* на захід від Волги більше не надходило (тоді як на Уралі є як голоценові, так і пізньоплейстоценові знахідки *S. major* (Chemagina *et al.* 2019). Врешті, сам Громов вважав центром походження *S. major* Заволжя.

знаходження, що відстоїть в часі від ховрахів Анетівки і Межиріча на 300 тис. років, а від ховрахів станиці Цимлянська та Самарської Луки (яких І. М. Громов визначає як *S. major*) ще на 10–20 тис. років. Отже, рештки ховрахів з Рибної Слободи — безсумнівно не *S. major*, оскільки протягом цих наступних 300 тис. років на території Європи є безліч знахідок *S. superciliosus* і ніяких знахідок, схожих на *S. major* — аж до кінця пізнього плейстоцену.

Тобто це виглядає як повторювана поява деяких рис *S. major* в популяціях *S. superciliosus*, можливо, кліматично зумовлена. Рибна Слобода — це ліхвін = гольштиній = завадівка, останнє по-справжньому тепле міжльодовиків'я, з кліматом, м'якшим за сучасний. Те, що в голоцені клімат став теплим і більш зволеним, загальновідомо. Але і умови, в яких існували *S. superciliosus* Правобережжя Дніпра також в цілому більш гумідні, ніж на Лівобережжі (особливо, якщо, відповідно до гіпотези клаптикової ковдри (Porova *et al.* 2019) брати до уваги не конкретно умови, в яких існували фауни Анетівки і Межиріч, а умови цілого палеогеографічного компартменту, в якому обмін генами міг би здійснюватись без істотного впливу географічних бар'єрів). Таким чином, екофенотипна мінливість як причина появи *major*-подібних форм серед *S. superciliosus* не виключена.

Однак, як це описано в основному сценарії, для ховрахів *Colobotis* території України спостерігається чітка кореляція між появою і зникненням морфологічно відмінних форм (підвидів) і станом палеогеографічних бар'єрів; це свідчить на користь того що ці морфологічно відмінні форми — таксони, а не екоморфи.

Крім того, і власне *S. superciliosus*, виходячи з його географічного і стратиграфічного розповсюдження (див. рис. 5) і всупереч визначенню *Colobotis* як пустельно-степових ховрахів (Громов *et al.* 1965), ніякою мірою не є ксерофільним видом. Він може зустрічатися в тафоценозах разом з ксерофільними формами — тушканчиками, жовтими строкатками, сліпушками — але таке спостерігається в складномозаїчному оточенні (Гірський Крим, лесові острови Подесення, тощо). В монотонно аридних біотопах цього виду немає, що характерно не тільки для України, але, очевидно, і для Північного Причорномор'я в цілому (напр., Petculescu 2013). Так що, по-перше, мезофільні умови були для *S. superciliosus* цілком звичними; а по-друге, наприклад, у голоценових екземплярів із Єрків, Бородаївки і Костянця ці умови не призвели до появи *major*-подібної морфології.

Висновки

Вимерлі ховрахи *Spermophilus (Colobotis) superciliosus* (середній плейстоцен-голоцен) відносяться до видів з переважанням резистентної стійкості над пружною, з стійким і надзвичайно обширним ареалом і широкими екологічними уподобаннями. Іншими словами, виникають певні проблеми щодо застосування до них екологічного критерію виду (обмеження для їх існування в межах адаптивної зони ховрахів, становлять, здається, тільки аридні умови); але географічний критерій до них цілком застосований.

Часо-просторова структура морфологічної різноманітності крупних ховрахів підроду *Colobotis* з території України змінюється в три основні етапи, відповідно до ізолюючої ролі Дніпра: середньоплейстоценовий етап з єдиним підвидом *S. superciliosus* — *S. s. birulai* — і слабкою ізоляцією Правобережжя і Лівобережжя; пізньоплейстоценовий етап, що характеризується формуванням добре морфологічно відособлених підвидів, за посилення ролі географічних бар'єрів, в першу чергу Дніпра; голоценовий етап, що почався з проникнення лівобережних форм на територію Правобережжя, а продовжився фрагментацією ареалу в умовах зволоження клімату і вимиранням, що почалося з північної і південної периферії (Білорусь, Крим). Найдовше (очевидно, до історичного часу) *S. superciliosus* протрималися в Середньому Придніпров'ї.

Визнання *S. superciliosus* cf. *major* з місцезнаходжень Анетівка і Межиріч за справжніх *S. major* викликає низку проблем при поясненні формування сучасного ареалу *S. major* і плейстоценового поширення *S. superciliosus*. Тому ми схильні розглядати ховрахів Анетівки і Межиріча в складі *S. superciliosus* (можливо, як окремий підвид).

Статус *major*-подібних форм з місцезнаходжень Анетівка і Межиріч залежить від статусу інших форм ховрахів *Colobotis* з території України, *S. superciliosus palaeodesnensis* та *S. superciliosus fulvoides*. Вони описані як підвиди (Громов *et al.* 1965; Рековец 1979), але зникнення *S. superciliosus* cf. *major* Правобережжя після проникнення на цю територію *S. superciliosus fulvoides* наприкінці плейстоцену-на початку голоцену виглядає надто схожим на конкурентне витіснення.

Подяки

Автори щиро вдячні І. В. Загороднюку за численні поради, консультації і обговорення динаміки ареалів у ховрахів; Ю. М. Векличу за допомогу в вивченні розрізів і обговорення палеогеографічних механізмів, що впливали на розселення ховрахів; І. А. Чернікову, Є. С. Нездолій, А. В. Вейбер, Т. О. Шевченку за їх участь в польових роботах і співробітникам відділу палеонтології ННПМ НАНУ за доступ до матеріалів і доброзичливу підтримку.

Література

- Агаджанян, А. К. 2006. Этапы эволюции сусликов северной Евразии. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, **111** (5): 4–17.
- Громов, И. М., Д. И. Бибииков, Н. И. Калабухов, М. Н. Мейер. 1965. Наземные белчьи (*Marotinae*). Е. Н. Павловский (ред.) Фауна СССР. Млекопитающие, **3** (2): 1–325.
- Загороднюк, І. 2019. Близькі види немишових гризунів у фауні України: відмінності, біогеографія, екоморфологія. *Theriologia Ukrainica*, **17**: 8–27.
- Колосов, Ю. Г. 1960. Раскопки пещеры Кара-Коба в Крыму. *Краткие сообщения Института Археологии АН УССР*, **10**: 17–22.
- Мотузко, А. Н. 1985. Грызуны антропогена Белоруссии и сопредельных территорий. М. А. Вальчик, М. Ф. Санько (ред.) *Проблемы плейстоцена*, 173–188.
- Попова, Л., В. Присяжнюк, О. Ковальчук, Л. Тустановська. 2018. Діапіроутворення в зоні канівських дислокацій: геологічний вік, чинники, та палеографічні умови. *Вісник Київського університету, Серія геологія*, **1** (80): 16–22.

- Рековец, Л. И. 1979. К систематическому положению сусликов из верхнеплейстоценовых отложений Украины. *Вестник зоологии*, 1: 35–42.
- Рековец, Л. И., Л. В. Старкин. 1990. Териофауна позднелепестового местонахождения Анетовка-2 юга Украины. *Вестник зоологии*, 3: 40–44.
- Baca, M., A. Nadachowski, G. Lipecki, P. Mackiewicz, A. Marciszak, D. Popović, P. Socha, K. Stefaniak, P. Wojtal. 2017. Impact of climatic changes in the Late Pleistocene on migrations and extinction of mammals in Europe: four case studies. *Geological Quarterly*, **61** (2): 291–304.
- Baca, M., D. Popović, A. Lemanik, K. Baca, I. Horáček, A. Nadachowski. 2019. Highly divergent lineage of narrow-headed vole from the Late Pleistocene Europe. *Scientific reports*, **9** (1): 1–10.
- Black, C. C., K. Kowalski. 1974. The Pliocene and Pleistocene Sciuridae (Mammalia, Rodentia) from Poland. *Acta Zoologica cracoviensia*, **19** (22): 461–486.
- Chemagina, D., T. Strukova, N. Pogodina, E. Kuzmina, D. Gudova. 2021. Ground squirrels of the genus *Spermophilus* from the Pleistocene and Holocene localities of the Middle and South Urals and Trans-Urals region: the dental features. *Historical Biology*, **33**: 1–14. <https://bit.ly/3a5SWO4>
- Ćosić, N., Š. Ričanová, J. Bryja, A. Penezić, D. Čirović. 2013. Do rivers and human-induced habitat fragmentation affect genetic diversity and population structure of the European ground squirrel at the edge of its Pannonian range? *Conservation Genetics*, **14** (2): 345–354.
- Doan, K., P. Mackiewicz, E. Sandoval-Castellanos, K. Stefaniak, B. Ridush, L. Dalén, A. Stankovic. 2018. The history of Crimean red deer population and *Cervus* phylogeography in Eurasia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **183** (1): 208–225.
- Fostowicz-Freluk, L., G. J. Freluk. 2010. The earliest occurrence of the steppe pika (*Ochotona pusilla*) in Europe near the Pliocene/Pleistocene boundary. *Naturwissenschaften*, **97** (3): 325–329.
- Matoshko A.V., 1999. Sedimentary model of the Staiky loess plateau, Pridniprovs'ka Uplend, Ukraine. *Geological Quarterly*, **43** (2): 219–232.
- Motuzko, A., D. Ivanov. 1996. Holocene micromammal complexes of Belarus: a model of faunal development during Interglacial epochs. *Acta zoologica cracoviensia*, **39** (1): 381–386.
- Petculescu, A. 2013. *Paleoclimatic reconstructions based on small mammals from carst deposits*. Editura AGIR, Bucharest, 1–186.
- Petrova, T. V., E. S. Zakharov, R. Samiya, N. I. Abramson. 2015. Phylogeography of the narrow-headed vole *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (Cricetidae, Rodentia) inferred from mitochondrial cytochrome b sequences: an echo of Pliocene prosperity. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **53** (2): 97–108.
- Popova, L. V. 2015. Small mammal fauna as an evidence of environmental dynamics in the Holocene of Ukrainian area. *Quaternary international*, **357**: 82–92.
- Popova, L. 2016a. Occlusal pattern of cheek teeth in extant *Spermophilus*: A new approach to the identification of species. *Journal of morphology*, **277** (6): 814–825. doi: 10.1002/jmor.20537.
- Popova, L. V. 2016b. Evolutionary lineage of *Spermophilus superciliosus* — *S. fulvus* (Rodentia, Sciuridae) in the Quaternary of the Dnieper Area: an ability of a biostratigraphical implication. *Quaternary International*, **420**: 319–328.
- Popova, L., Yu. Veklych, I. Chernikov. 2018. Middle and Late Quaternary history of the Pyvykha area (Poltava region, Ukraine) on the basis of small mammal findings and development of palaeoindications. In: *Monitoring of Geological Processes and Ecological Condition of the Environment: Proceedings of XII International Scientific Conference 13–16 November 2018, Kyiv, Ukraine*, 1–8.
- Popova, L. V., L. C. Maul, I. V. Zagorodniuk, Y. M. Veklych, P. S. Shydlovskiy, N. V. Pogodina, T. V. Strukova, S. A. Parfitt. 2019. 'Good fences make good neighbours': Concepts and records of range dynamics in ground squirrels and geographical barriers in the Pleistocene of the Circum-Black Sea area. *Quaternary International*, **509**: 103–120.
- Rekovets, L., D. Nowakowski, K. Lech. 2014. Analyse des micromammifères du site épigravettien de Mezhyrich (Ukraine). *L'Anthropologie*, **118** (5): 518–537.
- Reumer, J., L. W. van den Hoek Ostende. 2003. Petauristidae and Sciuridae (Mammalia, Rodentia) from Tegelen, Zuurland, and the Maasvlakte (the Netherlands). *Deinsea*, **10** (1): 455–468.
- Rivals, F., M. C. Mithlacher, N. Solounias, D. Mol, G. M. Semprebon, J. de Vos, D. C. Kalthoff. 2010. Palaeoecology of the Mammoth Steppe fauna from the late Pleistocene of the North Sea and Alaska:

- Separating species preferences from geographic influence in paleoecological dental wear analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **286** (1–2): 42–54.
- Sebe, K., G. Csillag, P. Pazonyi, Z. Ruzsiczay-Rüdiger. 2021. Quaternary evolution of the river Danube in the central Pannonian Basin and its possible role as an ecological barrier to the dispersal of ground squirrels. *Historical Biology*, **33**: 1–20. <https://bit.ly/3oP9kGH>
- Sinitsa, M. V., N. V. Pogodina, L. Y. Kryuchkova 2019. The skull of *Spermophilus nogaici* (Rodentia: Sciuridae: Xerinae) and the affinities of the earliest Old World ground squirrels. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **186** (3): 826–864.
- Sinitsa, M. V., A. Virág, P. Pazonyi, M. Knitlová. 2021. Redescription and phylogenetic relationships of *Spermophilus citelloides* (Rodentia: Sciuridae: Xerinae), a ground squirrel from the Middle Pleistocene-Holocene of Central Europe. *Historical Biology*, **33**: 1–21. <https://bit.ly/3854D4K>

Резюме

ПОПОВА, Л., РЕКОВЕЦЬ, Л. Екологічний і географічний критерії виду у четвертинних ссавців, на прикладі ховрахів підроду *Colobotis* (Sciuridae, Rodentia). — У плейстоценових ссавців спостерігаються два основні типи відповіді на кліматичні зміни плейстоцену — пружна (із значною динамікою ареалу) і резистентна (стійкі ареали). Вимерлі ховрахи підроду *Colobotis* належать до видів з резистентною динамікою, і водночас, формують морфологічно відособлені підвиди. Розселення середньоплейстоценових *Spermophilus* (*C.*) *superciliosus* на обох берегах Дніпра відповідає відсутності жорсткої ізолюючої ролі Дніпра в умовах тектонічної стабільності. В пізньому плейстоцені, за домінування висхідних тектонічних рухів і зростання ізолюючої ролі річок, формуються підвиди: на Лівобережжі, *S. superciliosus palaeodesnensis* та *S. superciliosus fulvoides*; на Правобережжі — форма, морфологічно подібна до *S. major*. В голоцені ця мажор-подібна форма заміщується на *S. s. fulvoides*, що вселяється з Лівобережжя.

Из вида в сорт и обратно

Андрей В. Ена

Агротехнологическая академия, Гербарий CSAU (Симферополь)
e-mail: an.yena@gmail.com; orcid: 0000-0003-4470-0255

YENA, A. V. From species to cultivar and backwards. — When one describes some plants, there are cases when natural selection produces cultivars, and the products of selective breeding appear to be species. The majority of specialists in fundamental and applied botany do not pay respective attention to this problem. Meanwhile, despite the formal following of the rules of respective Codes, there is a disregard to fundamental tenets of philosophy and mixing of natural and cultural objects. There is need to develop mechanisms that would prevent the conversion of species into cultivars and vice versa. The issue is considered on nomenclatural examples of taxa and culta of the genus *Hedera*.

При описании и наименовании некоторых растений имеют место случаи, когда природные виды, возникшие в результате естественного отбора, становятся сортами, а культивируемые сорта, продукты искусственного отбора, предстают как виды. Несмотря на формальное соблюдение определённых номенклатурных правил или же отсутствие запретов, здесь проявляются не только дефекты стыковки Кодекса ботанической номенклатуры (КБН) и Кодекса номенклатуры культивируемых растений (ККР), игнорирование специфики таксономии и культономии, но и нечто большее, имеющее отношение уже к философии — смешение объектов природы и культуры.

«Продукты природы — то, что свободно произрастает из земли. Продукты же культуры производит поле, которое человек ранее вспахал и засеял», — говорят философы (Риккерт 1998: 54).

Мы раскроем данную проблему на примерах номенклатуры таксонов и культонов из рода *Hedera*, в частности, *H. crebrescens* M. Bényei-Himmer et M. Höhn, *H. helix* L., *H. hibernica* (G. Kirchn.) Bean, *H. taurica* (Hibberd) Carrière.

Возможность одномоментного «превращения» вида в сорт предусмотрена в Прим. 4 Ст. 28.1. КБН (Turland *et al.* 2018) и в двух статьях ККР (Brickell *et al.* 2016). «Таксон, более не рассматриваемый в ранге вида или ниже согласно КБН, может быть обозначен как сорт, если такое обозначение считается полезным и соответствующим», — говорится в Ст. 2.4 ККР. «Конечный эпитет законного, согласно КБН, названия таксона рангом вид или ниже следует сохранить в латинской форме как эпитет сорта, если данный так-

сон впоследствии переклассифицирован как сорт», — диктует нам Ст. 21.5 ККР (здесь и далее все цитаты даны в переводе автора статьи).

Если руководствоваться внешне согласованными указаниями КБН и ККР, то при введении в культуру, например, плюща ирландского достаточно было произвести простую номенклатурную метаморфозу:

Hedera hibernica → *Hedera* ‘Hibernica’.

Прежде всего, перемещение видового эпитета в сортовой выглядит по меньшей мере ничем не оправданной и излишней операцией, дублирующей уже существующее название таксона и нарушающей общенаучный принцип парсимонии. Ведь оба Кодекса однозначно признают возможность сохранения законного названия растения при введении его в культуру из природы (Ст. 28.1. КБН; Ст. 1.1. ККР). Далее, в рассмотренном случае из законного латинского биоминнала вдруг выпадает видовой эпитет, делая комбинацию ущербной и придавая ей ложные признаки межвидового гибрида (использование знака «х» в названии межвидового гибрида опционально: см. Прил. VII ККР). С другой стороны, в ККР (Ст. 8.1., 21.2) узаконена необязательность, факультативность использования видового и внутривидовых эпитетов при представлении полного названия сорта: в его написании можно ограничиться лишь названием рода и сортового эпитета. Здесь мы, несомненно, сталкиваемся с непредумышленным торпедированием главной цели, которую по идее преследует научная номенклатура растений — дать объекту точное, уникальное название.

В дополнение будет нелишним отметить, что сорт, полученный при «прямом переводе» из вида, не несёт подразумеваемого отпечатка культурной деятельности человека: это, по сути, просто таксон, практически выкраденный интродуктором у природы и выдаваемый им за произведение селекции. Подобные случаи напоминают практику некоторых авангардистов объявлять произведением искусства любой натуральный предмет, как это сделала в своё время одна японо-американская художница в своей знаменитой инсталляции с зелёным яблоком (Ono 1966).

Разумеется, введение в культуру дикорастущих растений с морфологическими отклонениями от типа является одним из путей получения нового сорта (Ст. 20.2 ККР). С подобного акта начиналась всякая селекция культивируемых растений. Известно, к примеру, несколько хорошо отличимых по форме листьев клонов *H. hibernica*, которые получили сортовые названия, заимствованные из топонимики мест в Великобритании, где они были обнаружены (‘Sark’, ‘Glengariff’, ‘Hunterston’ и др.). Но бывает и так, что сортовой эпитет, произведённый из видового, присваивается нетипичной, нерепрезентативной особи, введённой в культуру. Именно это произошло с давно культивируемым сортом *Hedera* ‘Hibernica’, считавшимся эталонной формой дикорастущего вида *H. hibernica*. Однако оказалось, что данный сорт происходит из морфологически весьма своеобразного, к тому же узкоэндемичного природного клона *H. hibernica* (McAllister & Rhutherford 1990). Типовая же

форма *H. hibernica* имеет выраженную внешнюю схожесть с плющом обыкновенным, *H. helix*, и принималась за последний вид вплоть до 1990-х гг.

Превращение сорта в вид никак не регламентируется в обоих Кодексах. Тем не менее, подобные прецеденты также имеют место. Они основываются не столько на правовом принципе «разрешено всё, что не запрещено», сколько на неразборчивости некоторых систематиков. В этом отношении заслуживает внимания история появления во флоре Крыма плюща крымского, *H. taurica*.

В отечественной науке название *H. taurica* первой применила А. И. Пояркова (Пояркова 1950), обработавшая род *Hedera* для «Флоры СССР», и с тех пор оно стало часто употребляться в отношении дикорастущих растений из Крыма, прежде отождествлявшихся с *H. helix*. Каково же происхождение названия *H. taurica*? Оно возникло не в ботанической, а в садоводческой среде. Как мы установили, исходная номенклатурная комбинация с эпитетом *taurica* фактически относилась к старинному сорту *H. helix*, который по сегодняшним меркам можно было бы отнести к группе культиваров *Miniatures*. Название *H. helix* var. *taurica* впервые было напечатано в английской садоводческой периодике 1842 г., в небольшом каталоге поступивших растений для обозначения нового образца плюща с кратким его описанием: «особая разновидность с очень маленькими тёмно-зелёными листьями» (Booth 1842: 111). Несмотря на отсутствие в тексте прямых указаний на происхождение растений, по названию и контексту видно, что к этому, вероятнее всего, причастен Н. А. Гартвис, второй директор Никитского ботанического сада. Известно, что он занимался селекцией новых сортов декоративных растений и активно обменивался посадочным материалом с питомником автора упомянутого каталога (Арбатская & Вихляев 2011). В дальнейшем эпитет *taurica* многократно фигурировал с названием рода *Hedera* в видовом либо внутривидовом ранге и с несколькими версиями цитирования авторов, как садоводов, так и систематиков, причём в самых различных изданиях — от коммерческих прайс-листов до научных монографий.

Вплоть до начала XX в. эпитет *taurica* со всей очевидностью обозначал сугубо сортовой статус плюща, который широко выращивался на продажу рядом европейских и американских питомников с такой, например, сопроводительной информацией: «Ivy, Russian (*Hedera Taurica*) — Small leaved; very hardy. 25 cents each» (Moon 1883: 44). Нужно иметь в виду, что до того, как правила номенклатуры культивируемых растений были сформулированы в ККР, при обозначении сортов по умолчанию пользовались ботаническими терминами «разновидность» и «форма» или же прибегали к квазивидовым биноминалам и триниомиалам. Один из вариантов такого «садового» биноминала (*H. taurica* Carrière) и был воспринят А. И. Поярковой как обозначение вида, при этом произошло буквальное хорологическое истолкование видового эпитета.

Сегодня это название считается признанным во многих флористических и таксономических сводках. Тем не менее, морфометрический анализ, прове-

дённый по тридцати признакам, не подтвердил таксономической самостоятельности образцов из Крыма, относимых к *H. taurica*, что служит убедительным основанием для перевода данного названия в синонимы *H. helix* (Ackerfield & Wen 2002). Наши наблюдения в природе и анализ гербарных образцов также убеждают в том, что в Крыму действительно произрастает вид, по признакам полностью соответствующий *H. helix* subsp. *helix*.

Вместе с тем, окончательное решение проблемы с *H. taurica* должно сопровождаться определёнными номенклатурно-таксономическими процедурами, в частности, выделением неотипа данного названия. Однако аутентичного материала, относящегося к гартвисову сорту, история не сохранила. Как и многие другие старинные сорта плюща (McAllister & Marshall 2017), ‘*Taurica*’ был утерян после Первой мировой войны и сегодня отсутствует в коллекциях и питомниках декоративных культур по обе стороны Атлантики. Гербарных образцов этого культивара, как мы установили, нет в научных заведениях Европы. Наши поиски реликтов культивирования, которые бы соответствовали первичному описанию «*H. helix* var. *taurica*», не увенчались успехом ни в Никитском ботаническом саду, ни в бывшем имении Н. А. Гартвиса в Артеке. Ситуация усугублена тем, что морфологические признаки, которые рядом авторов на протяжении полутора веков приписывались совершенно разным таксонам и культонам плюща с присвоенным им эпитетом *taurica* (а таких случаев было не менее пяти), не сопоставимы между собой и не соответствуют исходным, которыми обладал старинный сорт ‘*Taurica*’ (Ена 2019).

В итоге мы видим, что ни подозрительные неясности, касающиеся происхождения названия «*H. taurica*», ни очевидные противоречия в морфологических описаниях предполагаемых таксонов, которым оно приписывалось, не вызывали серьёзных подозрений у систематиков и флористов, зато окончательное развенчание развесистого мифа, выросшего на этом названии, требует большой аналитической работы.

Прецеденты, подобные приведённому выше, случаются и сегодня. Венгерскими ботаниками недавно выделен новый вид плюща *H. crebrescens* (Bényei-Himmer *et al.* 2017), описанный по одичавшим растениям культурного клона, упорно не отождествляемого с *H. helix* и тем не менее не имеющего никаких существенных отличий от него. Прежде всего, это касается плоидности и строения трихом, ибо два этих признака являются главными в разделении видов в р. *Hedera* (McAllister & Marshall 2017). Форма и величина листьев и особенности формирования соплодий, трактуемые авторами «вида» как его диагностические признаки, являются в данном случае признаками, обычно характеризующими отличия разных клонов или сортов в пределах одного вида. Судя по описанию и фотографиям, речь может идти о старинном английском сорте ‘*Angularis*’, который выращивается в европейских странах со второй половины XIX в. При морфологическом сравнении «*H. crebrescens*» с *H. helix* и *H. hibernica* авторы допускают грубую осечку, так как на самом деле в морфометрическом анализе ими использованы, как они же и сообщают,

не типичные природные формы видов, а образцы двух сортов плюща — *H. helix* ‘Zebegény’ и *H. hibernica* ‘Hamilton’, имеющие существенные морфологические отличия от соответствующих природных типовых форм.

Данный фарс получил солидное продолжение в виде широко поставленного филогенетического анализа, который, разумеется, показал: «*Ближайшие по хлоропластному родственнымности [H. crebrescens] были выявлены в линии, включающей образцы H. helix*», однако и это не смутило авторов, которые продолжали настаивать на том, что «*существенные морфологические, фенологические и экологические различия исключают идентификацию H. crebrescens как H. helix*» (Major *et al.* 2020: 9).

В отношении распространения «*H. crebrescens*» указывается, что «новый вид» чаще всего встречается на железной дороге, в парках и на кладбищах, а тип собран в Будапештском арборетуме. Чего только стоит описание состава ценоза, характерного для «нового вида»: «*Он часто растёт в ассоциации с Ailanthus altissima, Acer negundo, Celtis occidentalis, Robinia pseudo-acacia*» (Bényei-Himmer *et al.* 2017: 234): здесь одни адвентивные древесные породы! Как видим, «новый вид» не встречен в естественных аборигенных растительных сообществах.

Если представить, что систематики вдруг решат воспользоваться подобными прецедентами в полном масштабе, то последовательное их развитие теоретически грозит абсурдной, но вполне осуществимой кульминацией, когда *все* интродуцированные дикоросы стали бы сортами, а *все* выведенные сорта получили бы таксономический ранг — видовой или внутривидовой. В подобной перспективе на самом деле не заинтересованы ни ботаники, ни растениеводы. Оба лагеря в итоге захлестнуло бы явление, которое резонно назвать номенклатурной и таксономической инфляцией. В частности, только в десятке важнейших декоративных культур насчитывается больше сортов, чем описанных видов Цветковых растений (Lange *et al.* 1999). О разрушении филогенетических и филогеографических построений говорить вообще не приходится.

Мы вынуждены констатировать, что естественнонаучная несостоятельность решений, продемонстрированных в изложенных примерах, мало заботит большинство специалистов как теоретической, так и прикладной ботаники. В этом, несомненно, видна живучесть досадной традиции взаимного неприязненного отношения ботаников и растениеводов друг к другу, восходящая к Линнею, который писал: «*Цветоводы-любители... пестуют собственную науку, ...и ни один здравомыслящий ботаник не должен переходить в их лагерь*» (Линней 1989: 212).

С другой стороны, не секрет, что дарвинисты редко перечитывают Дарвина, в особенности его высказывания относительно искусственного отбора, например, такое: «*Нет никакой вероятности, чтобы признаки, отобранные по прихоти человека, были похожи на различия, которые сохраняются при естественных условиях в силу своей непосредственной пользы для данного вида...*» (Дарвин 1951: 272).

Приходится говорить и о том, что по уровню разработанности понятийно-терминологического аппарата и стабильности номенклатуры ККР значительно отстаёт от КБН. Если первые «Правила ботанической номенклатуры» были приняты в 1867 г. (Turland *et al.* 2018), то Кодекс культивируемых растений появился только в 1953 г. (Brickell 2016). В нём, в частности, произошло разграничение областей приложения терминов «вид» (и внутривидовых категорий) и «сорт», но только в 1995 г., в восьмом его издании, появился (правда, лишь в глоссарии) термин *культон* — аналог таксона в селекции и растениеводстве. Оба кодекса содержат отдельные перекрёстные ссылки друг на друга, которые, как мы видим, не только не обеспечивают однозначность и стабильность номенклатуры таксонов, интродуцируемых в культуру или культонов, рассматриваемых как таксоны, но провоцируют принятие глубоко ошибочных решений.

Два Кодекса номенклатуры, которые регулируют наименование образцов дикой и культурной флор, должны обрести, наконец, инструменты, противодействующие эрозии границ их ответственности и сделать невозможными «путешествия» растений из вида в сорт и обратно.

Литература

- Арбатская, Ю. Я., К. А. Вихляев. 2011. Повесть о жизни и приключениях доблестного рыцаря Николая Ангора фон Гартвиса в Крыму и его прекрасных розах. Бизнес-Информ, Симферополь, 1–200.
- Дарвин, Ч. 1951. *Изменения домашних животных и культурных растений* / Дарвин, Ч. *Сочинения, т. 4*. Изд-во АН СССР, М., Л., 81–785.
- Ена, А. В. 2019. Есть ли в Крыму *Hedera taurica*? *Биологическое разнообразие и устойчивость лесных и урбоэкосистем*. ИТ «АРИАЛ», Симферополь, 38–39.
- Линней, К. 1989. *Философия ботаники*. Наука, Москва, 1–456.
- Пояркова, А. И. 1950. *Araliaceae* Vent. *Флора СССР, т. 16*. Изд-во АН СССР, М., Л., 1–36.
- Риккерт, Г. 1998. *Наука о природе и науки о культуре*. Республика, Москва, 1–413.
- Ackerfield, J., J. Wen. 2002. A morphometric analysis of *Hedera* L. (the ivy genus, Araliaceae) and its taxonomic implications. *Adansonia*. Sér. 3, **24** (2): 197–212.
- Bényei-Himmer, M., E. Gy. Tóth, Sz. Lengyel, I. Pintér, Gy. D. Bisztray, M. Höhn. 2017. *Hedera crebrescens* (Araliaceae) a newly identified diploid taxon and triploid ivies from Hungary. *Studia bot. hung.*, **48** (2): 225–252.
- Brickell, C. D. et al. (eds). 2016. International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. Ninth edition. *Scripta Horticulturae*, **18**: i–xvii + 1–190.
- Booth, J. 1842. Notice on some Ornamental Trees and Shrubs recently sent to Britain by Messrs. Booth of Hamburg. *The Gardener's Magazine*, **18**: 110–112.
- Lange, W., W. A. Brandenburg, T. S. M. De Bock. 1999. Taxonomy and cultonomy of beet (*Beta vulgaris* L.). *Botanical Journal of the Linnean Society*, **130**: 81–96.
- Major, E. I., E. Gy. Tóth, M. Bényei-Himmer, M. Höhn. 2020. Taxonomic evaluation of *Hedera crebrescens*: a potentially invasive ivy in Central Europe. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, **89**: 1–12. DOI: 10.5586/asbp.8935
- McAllister, H., R. Marshall. 2017. *Hedera. The complete guide*. Royal Horticultural Society, 1–430.
- McAllister, H. A., A. Rutherford. 1990. *Hedera helix* L. and *H. hibernica* (Kirchner) Bean (Araliaceae) in the British Isles. *Watsonia*, **18**: 7–15.
- Moon, W. H. 1883. *Moon's guide for the fruit and ornamental planter and descriptive catalogue of the Glenwood Nurseries*. Morrisville, PA, 1–48.

- Ono, Yoko. 1966. *Apple*. Plexiglas pedestal, brass plaque, apple, 45x6 11/16x6 15/16'' (114.3 x 17 x 17.6 cm). Private collection, The Museum of Modern Art. <http://www.moma.org>
- Turland, N. J., J. H. Wiersema, F. R. Barrie, et al. (eds). 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code)* adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Regnum Vegetabile 159. Koeltz Botanical Books. Glashütten. DOI <https://doi.org/10.12705/Code.2018>

Резюме

ЕНА, А. В. Із виду в сорт та зворотно. — Під час описування деяких рослин мають місце випадки, коли результати природного добору становляться сортами, а продукти штучного добору перетворюються у види. Більшість спеціалістів з ботаніки та рослинництва не придають цій проблемі належного значення. Між тим, незважаючи на формальне дотримання правил відповідних Кодексів, тут спостерігається зневаження фундаментальних положень філософії, змішування об'єктів природи і культури. Існує необхідність розробити інструменти, які б унеможливили перехід видів в сорти та навпаки. Проблема розглядається на прикладах номенклатури таксонів та культонів р. *Hedera*.

Про видову самостійність *Carlina cirsioides* Klokov (Asteraceae)

Віктор І. Мельник

Національний ботанічний сад ім. М. М. Гришка НАН України (Київ)
e-mail: melnykviktor6@gmail.com; orcid: 0000-0001-8315-8468

MELNYK, V. On the species independence of *Carlina cirsioides* Klokov (Asteraceae). — The systematic position and modern state of populations of the rare species of Ukrainian flora *Carlina cirsioides* Klokov (Asteraceae) are considered. Since this species is included into the Red Data Book of Ukraine (2009) and the European List of Globally Threatened Animals and Plants (1991), it is well-known for European botanists as an endemic of the Ukrainian flora. However, neither the authors of Flora Europaea (1976), nor monographers of the genus *Carlina* recognize *Carlina cirsioides* as a separate species. Comparative morphological, chorological, and coenotic analyzes does not allow *Carlina cirsioides* to be considered as a separate species, endemic and relic of the Ukrainian flora. According to morphological features, specimens from the plains of Ukraine are referred to the subspecies *Carlina acaulis caulescens*, which is distributed mainly in plain regions of Europe. Ecological and coenotic conditions of habitats of *Carlina acaulis* in the lowland part of Ukraine are different from its habitats in the Carpathians and Alps and are close to xerotherme grass communities with *Carlina acaulis* of plains of Central Europe. Steppe communities of *Festuco-Brometea* class with *Carlina acaulis* in the Volhynian-Podolian Upland are similar to xerotherme communities with *Carlina acaulis* of Central Europe. *Erico-Pinetea* class communities are common habitats for *Carlina acaulis* in the Ukrainian Polissia and north-eastern Poland. Lowering the species status of *Carlina cirsioides* from separate species to subspecies *Carlina acaulis caulescens* does not diminish its phytosozological value. Due to the low number of *Carlina acaulis* populations in the Volhynian-Podolian Upland and Polissia, all localities of this species in the lowland part of Ukraine need to be provided by protection.

Вступ

Відкасник осотоподібний (*Carlina cirsioides* Klokov, Asteraceae) вважається одним із найбільш відомих ендеміків флори України, оскільки він внесений не лише до Червоної книги України (2009), а й до Європейського червоного списку рідкісних видів тварин і рослин, які зникають у світовому масштабі (European... 1991). Однак, його видова самостійність не визнається ні авторами «Flora Europaea» (Webb 1976), ні монографами роду *Carlina* (Meusel & Kästner 1994). Щоб уникнути цього протиріччя і встановити систематичне положення цього виду, нами вивчалися його популяції у порівняльно-морфологічному, географічному та еколого-ценотичному відношеннях.

Матеріали та методи

В основу роботи покладені матеріали польових досліджень проведених в 2010–2020 рр. Вивчення популяцій *Carlina cirsioides* проводилось у рівнинній

частині України в Рівненській, Житомирській, Львівській, Івано-Франківській, Тернопільській та Хмельницькій областях.

Вивчені гербарні зразки *Carlina cirsioides*, що зберігаються у гербаріях Інституту ботаніки імені М. Г. Холодного НАН України (KW), Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України (KWH), Київського національного університету імені Т. Г. Шевченка (KWU*), Львівського національного університету імені Івана Франка (LW), Державного природознавчого музею НАН України у Львові (LWS), Інституту екології Карпат НАН України (LWKS), Рівненського обласного краєзнавчого музею.

Картосхеми поширення виду складено точковим методом. Фітоценотичні описи й вивчення вікової структури популяцій проводились за методикою, викладеною у роботі Т. О. Рабонтова (1983).

Для визначення онтогенетичних станів популяцій *Carlina cirsioides* використовувалися діагностичні ознаки етапів онтогенезу виду, виділені Т. К. та А. Т. Зеленчуками (1996). Облік щільності популяції здійснювався на трансектах завширшки 1 м², в межах яких закладалися пробні ділянки 1х1 м².

Результати та їх обговорення

Відкашник осотоподібний *Carlina cirsioides* Klokov був описаний М. В. Клоковим (Клоков 1954) за гербарним зразком зібраним А. Ракочі в 1901 р. в околицях с. Біличі поблизу Києва (зразок зберігається в Ботанічному інституті імені В. Л. Комарова РАН в м. Санкт-Петербурзі). Згідно з першоописом М. В. Клокова (Клоков 1954) та його опису у «Флорі УРСР» (Клоков 1962), *Carlina cirsioides* — це монокарпик, дворічна рослина, ендемік та релікт флори України. Його коренева система представлена міцним стрижневим коренем, який заглиблюється на 30–40 см. Стебла поодинокі, близько 5–55 см (до 1 м) завдовжки, звичайно розвинуті, рідко вкорочені. Прямостоячі, прості, клочкувато-павутинисті, до цвітіння тонкоповстисті, під опущенням брудно-пурпурові, досить густоулишені, з одним великим кошиком. Листки зібрані в прикореневу розетку та розміщені по стеблу, світло-зелені, жорсткуваті, черешкові, з коричнювато-брудно-пурпуровим, лише трохи розширеним при основі черешком, разів у три коротшим за пластинку, по краях позбавленим колючок або х невеликою їх кількістю, перисторозсічені, до перистороздільних або деякі (зовнішні в прикореневій розетці) перистонадрізані, в обрисі довгасто-еліптичні до еліптичних, близько 11–45 см завдовжки і 7–15 см завширшки, під час цвітіння помітно павутинисті з обох боків, в молодому віці досить густопавутинисті до тонкопавутинистих; бокові сегменти або лопаті листків у кількості 4–10 пар, близько 10–68 мм завдовжки і 6–50 мм завширшки, пальчатонадрізані та почасти роздільно з довгасто-ланцетними колючими лопатями, по краях (разом із верхівковою часткою) колючозубчасті. Кошик близько 4–5 см завдовжки (з простими внутрішніми листочками обгортки) близько 9–13 см в діаметрі (з відгорнутими горизонтальними листочками) диск кошика (без листочків) 4–7,5 см у діаметрі; верхівкові листочки, що підпирають кошик, почасти схожі з прикореневими та сте-

бловими, до 20 см завдовжки і 9 см завширшки, але здебільшого дрібніші, з широкими черешками та перистими розгалуженими колючками нижче середини, переходові за формою і розмірами до листочків обгортки зовнішнього ряду; останні сидять, з паристими розгалуженими колючками по краях, на верхівці трохи розширені або звужені, колючозагострені, в обрисі загалом довгасті, 14–50 мм завдовжки, 7–15 мм завширшки, здебільшого темно-бурі; колючки їх 2–8 роздільні; середні листочки яйцевидно- або вузько ланцетні, 11–25 мм завдовжки і 2,5–5 мм завширшки (при основі), тонко загострені, зовні бурувато-коричневі, помітно павутинисті, ширші й коротші з цих листочків вище середини по краях із помітними рясними колючечками; внутрішні листочки лінійні або вузько лінійні, 33–37 мм завдовжки і 2–5 мм завширшки; вище середини трохи розширені й тут з обох боків блискучі, жовтуваті, нижче середини з зовнішнього боку бурувато-темно-пурпурові, з внутрішнього майже такі ж, як і вгорі, на верхівці тонко загострені; віночки 11–13 мм завдовжки, з зубцями 1,2–1,7 мм завдовжки жовтуваті. Сім'янки довгасті, 3,8–6,0 мм завдовжки, 1,5–2,0 мм завширшки, темно-сірі, густоволосисті, на верхівці по краю з кільцем волосків до 2,5 мм завдовжки, чубок 14–17 мм завдовжки і щетинки його з'єднані по 5–7 у пучечки.

Підсумовуючи аналіз морфологічних ознак *C. cirsioides* як нового виду, М. В. Клоков (1954) зауважує, «наш вид добре відрізняється від *Carlina acaulis* L., окрім виражених розвинених стебел, іншою формою листків та більш вираженим на них опушенням, а також значно дрібнішими корзинками».

Чи достатньо таких дрібних ознак, щоб за ними ідентифікувати новий вид? Явно не достатньо. То ж не випадково цей вид не визнавали монографи роду *Carlina* (Meusel, Kästner 1994). Не визнаючи видової самостійності *C. cirsioides*, особини з добре вираженими стеблами вони відносили до підвиду *C. acaulis* ssp. *caulescens* (Lam) Schriber et Martens.

На відміну від безстеблового або короткостеблового підвиду *C. acaulis acaulis* (рис. 1), *C. acaulis caulescens* (рис. 2) являє собою рослину, що складається з добре розвинених квітконосних пагонів заввишки 20–40 (до 90) см., безлистих або зі стебловими листками. На відміну від *C. acaulis acaulis*, що поширений в горах Європи (Пиреней, Апенніни, Балкани, Альпи, Карпати) *C. acaulis caulescens* зростає не лише в горах, а й на рівнинах Європи. Так, в Герцинській Європі цей підвид поширений на Бургундській височині, Рейнських сланцевих горах, в Тюрінському лісі (Meusel & Kästner 1994).

Автор обробки роду *Carlina* у «Flora Europaea» (Webb 1976) також не визнавав видової самостійності *Carlina cirsioides*. Він виділяє два підвиди *C. acaulis*, підвиду *C. acaulis caulescens* монографів роду в нього відповідає підвиду *C. acaulis simplex* (Waldst. et Kit) Nyman. (= *Carlina acaulis aygreta* Waldst. et Kit) з розгалуженими або простими стеблами.

G. Hegi (1975) виділяє два підвиди *C. acaulis*, а в межах підвиду *C. acaulis acaulis* — форму var. *caulescens* Lam., яка відзначається розвиненими стеблами, завдовжки до 30 см і розеткою листків, що розміщені навколо суцвіття.



Рис. 1. Підвид *Carlina acaulis acaulis*.



Рис. 2. Підвид *Carlina acaulis caulescens*.

Інший підвид цього виду *Carlina acaulis aygreta* Waldst. et Kit (= *C. acaulis simplex* (Waldst. et Kit) має розвинені стебла, а розетка навколо суцвіття відсутня. У Флорі Румунії (Nyarady 1964) наведено три форми *Carlina acaulis* — типова *var. typical* Beck — без стеблових або короткостеблових з розеткою листків; *var. alpine* Beek. l.c. (*var. caulifera* Bauneg.) — з розвиненими стеблами — 10–40 (50) см та розеткою листків навколо корзинки; *var. aggregata* W. et K. — з розвиненими стеблами та поодинокими листками на них.

У Польщі *Carlina acaulis* широко поширена в гірських регіонах (Карпати, Судети), а також на Малопольській височині. На інших рівнинних територіях (Великопольща, Куяви, Мазурське Поозер'я, Помор'я) трапляється рідко. При цьому рівнинні популяції представлені переважно підвидом *C. acaulis caulescens* (Wasilowska & Wolkowski 2009).

Наведений огляд свідчить про те, що *C. acaulis* є складним сингамеонем, який складається із переважно гірського безстеблових або низькостеблових підвиду *C. acaulis acaulis* та переважно рівнинного підвиду *C. acaulis caulescens*. Морфологічні ознаки описаного М. В. Клоковим виду *C. cirsioides* тотожні ознакам останнього підвиду. Аналіз гербарних зразків *C. cirsioides*, що зберігаються в гербарії Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України показав, що тут представлені як рослини з добре розвиненими стеблами з розетками листків навколо суцвіття або без них, так і безстеблові рослини.

В папках під назвою «*C. acaulis*» в гербарії Інституту ботаніки імені М. Г. Холодного НАН України поряд із безстебловими та низькостебловими рослинами також представлені рослини з добре розвиненими стеблами, які морфологічно нічим не відрізняються від зразків, що зберігаються в папках під назвою «*C. cirsioides*». Вони відрізняються між собою лише географічним поширенням. Перші зібрані в Карпатах, останні — в рівнинній частині України. Виникає логічне запитання чому гірські рослини віднесено до *C. acaulis*, а рівнинні рослини — до *C. cirsioides*. Варто було б відмовитись від назви виду *C. cirsioides* і вживати пріоритетну назву *C. acaulis* для рослин зі всієї території України. До речі всі зразки рослин, що були зібрані на рівнинній території, починаючи від зборів В. Монтрезора, визначені як *C. acaulis caulescens*,

що задокументовано на етикетках. Вони були переведені до *C. cirsioides* після ревізії М. В. Клокова, про що свідчить його *nota critica*. Зважаючи на те, що рослинни з рівнинної частини України фігурують під назвою *C. cirsioides* у всіх виданнях Червоної книги України (Червона... 2009) та Міжнародних Червоних списках (European List... 1991) допустиме вживання цієї назви як синоніму *C. acaulis*.

Описуючи *C. cirsioides*, М. В. Клоков (1954, 1962) відносить його до дворічних монокарпиків. Слідом цей вид відносили до монокарпиків Б. К. Шишкін та Є. Г. Бобров (1962), Л. С. Белоусова зі співавт. (Белоусова *et al.* 1979) та інші. На основі спостережень в природі та в культурі А. Т. Зеленчук та Т. К. Зеленчук (1987) дійшли висновку, що *C. cirsioides* є багаторічним полікарпиком. Наші багаторічні спостереження за ростом та розвитком рослин цього виду в природі та в культурі підтверджують цю точку зору.

Наведені вище дані не дозволяють відносити популяції з рівнинної частини України до окремого виду *C. cirsioides*. За всіма морфологічними ознаками це *C. acaulis*. Виходячи з цього твердження М. В. Клокова (1962) про *C. cirsioides* як окремий вид, ендемік та релікт флори України є помилковим. Реліктову природу не підтверджують і ботаніко-географічні відомості. В ареалі цього «виду» відсутні характерні для реліктових видів диз'юнкції. Українські рівнинні популяції прилягають безпосередньо до карпатської частини ареалу *C. acaulis* та до рівнинних популяцій цього виду в Польщі.

В цілому, *C. acaulis* — середньоєвропейський вид, ареал якого охоплює переважно гірські регіони Європи (Пиреней, Альпи, Апенніни, Юри, Балкани, Карпати та прилеглі до них рівнини герцинської Європи (Бургундська височина, Рейнські сланцеві гори, Тюрінський ліс), Польщі (Помор'я, Мазурське Поозер'я, Великопольсько-Куявська рівнина, Малопольська височина) та України (Волино-Подільська височина та Подільська низовина).

В Україні *C. acaulis* є більш поширеним у Карпатах (рис. 3) а на рівнині вид перебуває поблизу Північно-Східної межі ареалу та є досить рідкісним (рис. 4). Ця межа проходить на краю Поліської низовини поблизу смт Деражне Костопільського району Рівненської області — міст Житомир, Київ, Бровари звідки повертає на південь і проходить поблизу міст — Бердичів, Вінниця, Хмельницький, Підволочиськ.

Згідно з даними М. В. Клокова (1962), описаний ним новий вид роду *Carlina* зростає у розріджених лісах, на сухих луках і степових схилах. Проведений нами детальний аналіз місцезростань виду рівнинної частини України показав, що на Волино-Подільській височині він приурочений, в основному, до лучних степів на схилах останцевих гір південної, західної та східної експозиції на збагачених кальцієм рендзинах.

Вид входить до складу формацій *Cariceta humilis*, *Brachypodieta pinnati*, *Bromopsideta inermis*, *Festuceta valesiaca*, *Festuceta rubrae*, *Anthericeta ramosi*, *Elytrigietia intermediae*, асоціацій *Carex humilis* + *Bromopsis inermis*, *Carex humilis* + *Thalictrum foetidum*, *Carex humilis* + *Anthericum ramosum*, *Festuca valesiaca* + *Inula ensifolia*, *Festuca valesiaca* + *Helictotrichon desertorum*,

Festuca rubra + *Elytrigia repens* + *Filipendula vulgaris*, *Anthericum ramosum* + *Carex humilis*, *Anthericum ramosum* + *Bromopsis inermis*, *Anthericum ramosum* + *Brachypodium pinnatum*, *Elytrigia intermedia* + *Inula ensifolia*, *Brachypodium pinnatum* + *Carex humilis*, *Brachypodium pinnatum* + *Anthericum ramosum*, *Brachypodium pinnatum* + *Festuca valesiaca*, *Brachypodium pinnatum* + *Inula ensifolia*, *Brachypodium pinnatum* + *Molinia caerulea* + *Elytrigia repens*, *Brachypodium pinnatum* + *Sesleria caerulea*, *Brachypodium pinnatum* + *Poa pratensis*, *Brachypodium pinnatum* + *Elytrigia intermedia*.

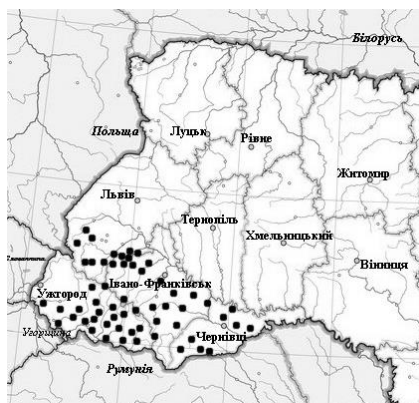


Рис. 3. Географічне поширення *Carlina acaulis* в Українських Карпатах (локалітети — за гербарними та літературними даними).



Рис. 4. Географічне поширення *Carlina cirsioides* (= *C. acaulis caulescens*) в рівнинній частині України.

Значно рідше *C. cirsioides* трапляється в екотопах між лісовою та лучною рослинністю та на лісових галявинах. На крайньому півдні Поліської низовини *C. acaulis* зростає в світлих соснових та мішаних лісах.

Отже, в рівнинній частині ареалу в Україні *C. acaulis* входить переважно до складу степових угруповань класу Festuco-Brometea значно рідше до лісових угруповань класу Erico-Pinetea та лучно-лісових екотонів. Гірські місцезростання *C. acaulis* значно відрізняються від рівнинних. В Карпатах *C. acaulis* — компонент гірських лук, приурочений до теплих схилів, вкритих щільнодернистими формаціями — біловусниками, куничниками, костричниками на висотах до 2000 м (Малиновський 1980). Подібні умови місцезростань виду в Альпах, де він є компонентом лучних угруповань із домінуванням *Bromus erectus*, *Nardus stricta*, *Festuca valesiaca* (Hegi 1987).

В рівнинних регіонах Середньої Європи місцезростання *C. acaulis* відмінні від гірських. Тут вид приурочений переважно до ксерофільних трав'янистих угруповань на ґрунтах багатих на кальцій. Такі угруповання наводяться до Вогезів, Шварцвальду, Баварського лісу, Швабського Альбу, Швабсько-Баварського плоскогір'я (Meusel & Kastner 1994).

На північному заході Німеччини *C. acaulis* входить до складу ксеротермічних кальцієфільних трав'янистих угруповань із домінуванням *Brachypodium pinnatum*, *Festuca gestphalica*, *Bromus eruthus*, та з участю *Cirsium acaule*, *Carlina vulgaris*, *Gentianella ciliata*. Разом із *Brachypodium pinnatum* *C. acaulis* зростає в низовині Вюрттембергу (Ellenberg 2009).

В Тюрінгському басейні *C. acaulis* зростає на ґрунтах багатих на кальцій і входить до складу угруповань утворених *Bromus erectus*, *Sesleria caerulea*, *Festuca ovina* разом із *Pulsatilla vulgaris*, *Gentiana cruciata*, *Bupleurum falcatum*, *Laserpitium latifolium* (Hegi 1987).

В північно-східній Польщі *C. acaulis* зростає у соснових борах (Wasilowska & Wolkowski 2009).

Порівняння еколого-ценотичних умов місцезростань *C. acaulis* показало значні відмінності між рівнинними та гірськими екотопами. В Карпатах і Альпах цей вид є компонентом гірських лук, а в рівнинних регіонах Європи він приурочений переважно до лучних степів на сході ареалу та до ксеротермічних трав'яних угруповань у західній частині. Ці угруповання близькі за флористичним складом і приурочені до ґрунтів збагачених кальцієм. Лісові угруповання із участю *C. acaulis* Поліської низовини близькі до прилеглих до них екотопів північно-східної Польщі. Отже, еколого-ценотичні умови місцезростань рівнинної частини України не є специфічними, вони є типовими для всієї рівнинної частини ареалу *C. acaulis*.

В цілому, дані морфології, хорології та фітоценології не дозволяють вважати описаний М. В. Клоковим *C. cirsioides* окремим видом, ендеміком та реліктом флори України. Рівнинні локуси цього «виду» в Україні допустимо умовно вважати географічною популяцією *C. acaulis*. Віднесення цієї популяції до *C. acaulis* ніскільки не знижує її фітосозологічної цінності.

Аналіз чисельності популяції *C. acaulis* в рівнинній частині ареалу виду в Україні дозволив установити, що поблизу східної межі ареалу цей вид є надзвичайно рідкісним. Підрахунок чисельності популяцій *C. acaulis* на Подільській височині показав, що до їх складу входить від 3 до 2000 особин. Найнижчою є чисельність популяції на горі Макітра (Львівська обл.) — лише три особини. В п'яти із 14 досліджених популяцій налічується кілька десятків особин — від 25 до 89, або кілька сотень особин — 138 до 627 особин і лише в двох локальних популяціях — на Чортовій горі в Івано-Франківській області та на горі Зарваниця в Тернопільській області чисельність популяції становить близько 1000 особин в кожній. Отже, чисельність популяцій є вкрай низькою. Середня щільність популяцій — 3–5 особин на 1 м², максимальна — 20 особин на 1 м² (Скоропляс 2015).

Наведені вище дані узгоджуються із матеріалами обліку популяцій цього виду проведених на Бурштинському Опіллі (Івано-Франківська обл.) в 2009–2011 рр. І. І. Дмитраш та Н. В. Шумською (2011). Чисельність особин із дев'яти досліджених ними популяцій становила від 23 до 5000 особин.

Поza межами Подільської височини, на краю Поліської низовини були виявлені лише поодинокі особини *C. acaulis*.

Популяції *C. cirsioides* (= *C. acaulis*) добре забезпечені охороною у рівнинній частині України. Вони охороняються у Національному природному парку «Галицький» (Івано-Франківська обл.), в природному заповіднику Медобори (Тернопільська обл.), ботанічних пам'ятках загальнодержавного значення: Лиса гора та гора Сипуха (Львівська обл.), Чортова гора та Касова гора (Івано-Франківська обл.), в ботанічному заказнику місцевого значення гора Могила та гора Куриліха (Тернопільська обл.), в заповідному урочищі «Адамові Займисько» (Хмельницька обл.).

За нашими рекомендаціями в Тернопільській області створено ботанічний заказник місцевого значення гора Куриліха. Зважаючи на високу фітосозологічну цінність *C. acaulis* поблизу східної межі ареалу, всі популяції виду на Волино-Поділлі та Поліссі необхідно взяти під охорону.

Висновки

Carlina cirsioides Klokov (*Asteraceae*) відомий як ендемік флори України насправді не є ендеміком. Порівняльно-морфологічний та географічний аналізи дозволили встановити, що популяції цього «виду» відносяться до *Carlina acaulis* L. і ні чим суттєво не відрізняються від популяцій в рівнинних регіонах Середньої Європи, що належать до підвиду *Carlina acaulis caulescens*. Діагностичні ознаки, за якими був описаний *Carlina cirsioides* настільки незначні, що вони не дають підстав для виділення його як окремого виду, відмінного від *Carlina acaulis*.

Віднесення популяцій із Волино-Поділля та Полісся до реліктів флори України є помилковим, оскільки вони не є відособленими, а безпосередньо прилягають до карпатської частини ареалу *Carlina acaulis* та до його рівнинних популяцій в Польщі.

Еколого-ценотичні умови місцезростань *Carlina acaulis* в рівнинній частині України відрізняються від її карпатських екоотопів і близькі до місцезростань у рівнинних регіонах Середньої Європи. Лучні степи формацій *Brachypodieta pinnati*, *Bromopsieta inermis*, *Cariceta humilis*, *Festuceta valesiacae*, до складу яких входить *Carlina acaulis* на Волино-Поділлі, за еколого-ценотичними умовами та флористичним складом близькі до ксеротермічних трав'янистих угруповань Середньої Європи, а світлі соснові та мішані ліси — це місцезростання *Carlina acaulis* на Поліссі та в північно-східній Польщі.

Незважаючи на пониження видового статусу популяцій рівнинної частини України в зв'язку з віднесенням їх не до ендемічного виду *Carlina cirsioides*, а до широко ареального європейського *Carlina acaulis*, їх фітосозологічна цінність лишається незмінною. Раритетність *Carlina acaulis* в рівнинній частині України обумовлена вузькою еколого-ценотичною амплітудою та негативним антропогенним впливом на місцезростання та популяції (заліснення схилів, збір рослин як лікарської сировини та букетів).

Із метою збереження генофонду *Carlina acaulis* слід узяти під охорону всі популяції *Carlina acaulis* поблизу східної межі ареалу виду.

Література

- Белюсова, Л. С., Л. В. Денисова, С. В. Никитина. 1979. *Редкие растения СССР: Справочник*. Лесная пром-сть. Москва, 1–216.
- Дмитраш, І. І., Н. В. Шумська. 2011. Поширення та еколого-ценотичні особливості *Carlina cirsioides* Klokov і *Carlina onopordifolia* Besser. ex Szafer, Kulcz. et Pawl. на Бурштинському Опіллі. Теоретичні та практичні аспекти флорології та фітосозології: збірник праць всеукраїнської наукової конференції присвяченої 90-річчю з дня заснування Ботанічного музею. Київ, 77–81.
- Зеленчук Т. К., А. Т. Зеленчук. 1996. *Онтоморфогенез и жизненная форма Carlina cirsioides Klokov в условиях Западной Подольи*. Львів, 1–13.
- Клоков, М. В. 1954. Новые украинские сложноцветные. *Ботанические материалы Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР*. Ленинград, 354–363.
- Клоков, М. В. 1962. Рід відкарик — *Carlina* L. *Флора УРСР*. Т. 2. Вид-во АН Української РСР. Київ, 419–431.
- Малиновський, К. А. 1980. *Рослинність високогір'я Українських Карпат*. Наук. думка, Київ, 1–280.
- Работнов, Т. А. 1983. *Фитоценология*. 2-е изд. Изд-во Моск. ун-та. Москва, 1–296.
- Червона... 2009. *Червона книга України. Рослинний світ*. За ред. Я. П. Дідуха. Глобалконсалтинг, Київ, 1–900.
- Скоропляс, І. О. 2015. *Рідкісні види роду Carlina L. флори України (географічне поширення, структура популяцій, охорона)*. Автореф. дис. ... канд. біол. наук; 03.00.05 — ботаніка. Київ, 1–24.
- Шишкин, Б. К., Е. Г. Бобров. 1962. Род *Carlina* L. *В кн.: Флора СССР*. Изд-во АН СССР. Москва, 27: 77–87.
- Ellenberg, H., C. Leuschner. 2010. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 1–1334.
- Hegi, G. 1975. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Ed. 2, Paul Parey, Berlin, 6 (2, V): 1–1386.
- Meusel, H., A. Kästner. 1994. *Lebensgeschichte der Gold and Silberdisteln. Monographie der mediterran-mitteleuropäischen Compositen — Gattung Carlina*. Wien, 1–657.
- Nyarady, E. I. 1964. Fam. 107. *Compositae* Adans. In: *Flora Republicii Populare Romine*. Editura Academici Republicii Populare Romine, Bucuresti, 154–957.

- Wasiłowska, E., D. Wolkowski. 2009. New localities of *Carlina acaulis* (Asteraceae) in north-eastern Poland. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica*, **16** (1): 59–64.
- Webb, D. A. 1976. *Carlina* L. In: *Flora Europaea*. Volume 4. University Press, Cambridge, 208–211.

Резюме

МЕЛЬНИК, В. І. Про видову самостійність *Carlina cirsioides* Klokov (Asteraceae). — Розглянуто систематичне положення та стан популяцій рідкісного виду флори України *Carlina cirsioides* Klokov (Asteraceae). Оскільки цей вид внесено не лише до Червоної книги України (2009), а й до Європейського списку зникаючих видів тварин і рослин, він добре знаний європейськими ботаніками як ендемік флори України. Однак, ні автори "Flora Europaea", ні монографи роду *Carlina* не визнають видової самостійності *Carlina cirsioides*. Порівняльний морфологічний, хорологічний та ценотичний аналізи не дозволяють вважати *Carlina cirsioides* окремим видом, ендеміком та реліктом флори України. За своїми морфологічними особливостями особини з рівнинної частини України відносяться до підвиду *Carlina acaulis caulescens*, який поширений переважно в рівнинних регіонах Європи. Еколого-ценотичні умови місцезростань *Carlina acaulis* в рівнинній частині України відмінні від екоотопів виду в Карпатах та Альпах і близькі до угруповань з *Carlina acaulis* на рівнинах Центральної Європи. Степові угруповання класу Festuco-Brometea з участю *Carlina acaulis* на Волино-Подільській височині близькі до ксерофільних угруповань з *Carlina acaulis* Центральної Європи. Угруповання Erico-Pinetea є характерними угрупованнями з участю *Carlina acaulis* Українського Полісся та південно-східної Польщі. Пониження систематичного статусу *Carlina cirsioides* від окремого виду до підвиду *Carlina acaulis caulescens* не применшує його фітосоцологічної цінності. В зв'язку з низькою чисельністю популяцій *Carlina acaulis* на Волино-Подільській височині та на Поліській низовині всі локалітети цього виду в рівнинній частині України потребують охорони.

***Nemiana* Palij та *Beltanelliformis* Menner (*Beltanelloides* (Sokolov)) — синоніми чи різні роди?**

Володимир Палій¹, Володимир Гриценко², Сергій Мосякін³,

¹Інститут геологічних наук НАН України (Київ)

²Національний науково-природничий музей НАН України (Київ)

³Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України (Київ)

²e-mail: javosites@ukr.net; orcid: 0000-0003-2904-4851

PALIJ, V., GRYTSENKO, V., MOSYAKIN, S. Are *Nemiana* Palij and *Beltanelliformis* Menner (*Beltanelloides* (Sokolov)) synonyms or different genera? — During recent decades, the issue of the nature of Ediacaran cyclic imprints, including the widely distributed in Podillia (southwestern Ukraine) *Nemiana simplex* Palij, 1976, and the less common *Beltanelliformis brunsae* Menner, 1974 (*Beltanelloides sorichevae* (Sokolov), 1965) has been actively debated. Several new and similar forms were discovered in other regions of the Globe. The disk-like outlines were considered to be sufficient characters to synonymize several earlier recognized genera and species. The main additional features used to distinguish cyclic genera included such features as the shape and sculpture of surfaces, facial differences, and geological age. Novel palaeobiochemical studies of these ancient remains opened a new phase of discussions on the possible identities of the organisms that formed these fossil structures. Sometimes the remains are covered with thin brown films providing biochemical evidence for the cyanobacterial nature of some structures, for example *Beltanelliformis brunsae*. However, these films are found only in clayey or carbonate environments (rocks). For *Nemiana* Palij, characteristic features are clustered communities and budding. In contrast, *Beltanelliformis brunsae* formed taphonomic communities of closely arranged disks almost identical in their shape and size. *Nemiana simplex* structures are confined to clastic rocks (mostly thin-grained sandstones or siltstone), which are not suitable for good preservation of imprints and organic remains of ancient animals, cyanobacteria, algae, and plants. Considering these and some additional considerations, synonymization of *Nemiana* та *Beltanelliformis*, as well as some other Ediacaran fossil structures differing in their morphology, is at best premature.

*Присвячуємо цю публікацію нашому покійному колезі і другу
Л. І. Константиненку, який був нашим гідом і колектором під час
багатьох експедицій починаючи з 1960-х років.*

Проблема

Видатний дослідник початку ХХ ст. О. В. Красовський одним із перших звернув увагу на лінзовидні відбитки на поверхні силурійських (як тоді вважалося) пісковиків на Поділлі. Він припустив, що ці утворення мають неорганічне походження і є відбитками крапель дощу (Красовский 1916).

Серед відбитків едіакарських (вендських) організмів часто трапляються циклічні форми, що дає підстави деяким дослідникам відносити подібні відбитки до одного роду або навіть виду.

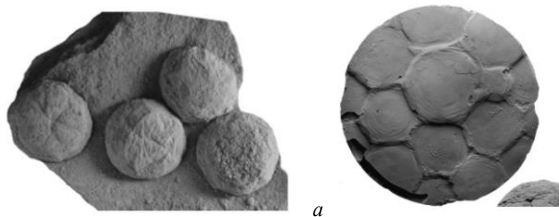


Рис. 1. Типові види родів, що порівнюються: *a* — *Nemiana simplex* Palij, *б* — *Beltanelliformis* (*Beltanelloides*) *sorichevae* Sok. (за: Иванцов *et al.* 2015).

Так сталося і з найпоширенішим у вендських пісковиках Поділля видом *Nemiana simplex* Palij. Очевидно, Ю. О. Гурєєв (1985) першим вирішив вважати цю назву синонімом *Beltanelloides sorichevae* (Sokolov).

До такої ж думки дійшли А. Ю. Иванцов з колегами (Ivantsov *et al.* 2014), які запропонували вважати таксономічно тотожними три раніше вперше описані з вендських відкладів Східноєвропейської платформи роди *Beltanelloides*, *Beltanelliformis* та *Nemiana*, які, згідно з принципом номенклатурного пріоритету, повинні мати назву *Beltanelliformis*.

Якщо з синонімічністю *Beltanelliformis* та *Beltanelloides* можна без особливих вагань погодитися, то *Nemiana* все ж відрізняється від них низкою морфологічних ознак, насамперед здебільшого опуклою формою, яка зберігається, незважаючи на можливість стиснення відбитків в процесі захоронення та літифікації (рис. 1).

На думку А. Ю. Иванцова, неміані зберігають об'єм за рахунок «кінкорпорації» піску в тіло цього організму (Ivantsov *et al.* 2014). Водночас відбитки *Beltanelliformis* (*Beltanelloides*) зазвичай трактувалися як утворені планктонними організмами (колоніями?) у вигляді сферичних оболонок, які після їх осідання на дно були поховані під шаром глинистого осаду, повністю сплющувалися і деформувалися з утворенням численних тонких концентричних та інших зморшок (свідчення наявності тонкої еластичної оболонки).

Важливо зазначити особливості поселень *Nemiana* у вигляді окремих кластерів, відокремлених один від одного та поєднаних навколо більших індивідів (ймовірних «материнських» особин). У не дуже щільних тафономічних угрупованнях добре спостерігається такий кластерний розподіл особин (Решетник *et al.* 2021). У щільних поселеннях *Nemiana* можливе утворення майже однакових за розмірами об'ємних форм.

Поширення

У венді (едіакарії) Поділля відбитки *Nemiana* зустрічаються у масовій кількості в ямпільських тонкошаруватих дрібнозернистих пісковиках могилівської світи. Існують посилання на знахідки їх також на інших стратиграфічних рівнях, аж до хмельницької світи нижнього кембрію, що на нашу думку малоімовірно. Найбільша кількість зразків отримана нами з ямпільських пісковиків кар'єрі між с. Бернашівка та греблею Дністровської ГЕС.

Матеріал

У розпорядженні авторів є близько трьох тисяч плиток пісковиків з відбитками та слідами життєдіяльності, більшість з яких представлені поселеннями неміан найрізноманітнішої чисельності та ступеня збереженості, з характерними ознаками більш або менш інтенсивних постмортальних деформацій. Деякі зразки відпрепаровані природним чином, більшість зразків представлена позитивними та негативними відбитками, є зразки з обома типами збереженості (відбитки та противідбитки поселень на зразках, розділених по площині нашарування).

Весь наявний матеріал дозволяє реконструювати вигляд продуцентів відбитків (ядер) *Nemiana* як примітивних організмів, що населяли мілководні ділянки едіакарського моря, вели сидячий спосіб життя на замуленому піщаному дні, ймовірно мали відкрите догори мішкоподібне або келихоподібне тіло із дещо загнутими досередини краями, яке при похованні заповнювалося осадам (піском), утворюючи єдине ціле з товщею осаду, що залягає вище.

Тривалий час ці організми, позбавлені будь-яких скелетних елементів, умовно відносили до кишковопорожнинних (Cnidaria) (Іванцов *и др.* 2015), або ж розглядали як проблематичні рештки невизначеного таксономічного положення (e.g., McCall 2006). Харчування згодом здійснювалося шляхом всмоктування поживних речовин, розчинених у морській воді, та завислих органічних частинок.

При раптовому надходженні нової порції піщаного осаду, що є звичайним явищем при процесах осадкоутворення, відбувалося поховання цих організмів *in situ*: їхні тіла заповнювалися осадам (піском), утворюючи зліпки (ядра), що становили єдине ціле з товщею осаду, яка залягає вище. Під вагою цієї осадкової товщі зліпки організмів могли більшою або меншою мірою деформуватися (сплощуватися). Зрідка зліпки *Nemiana* повністю відділяються від вміщуючої породи, що можна пояснити швидкою зміною мікроциклів седиментації, яка спричиняла наявність глинистого прошарку після утворення зліпків. У таких випадках іноді вдається простежити елементи будови верхньої частини організмів (рис. 2). При порівнянні типових зразків різниця між цими родами не викликає сумнівів (рис. 3).

Наші колеги робили спроби реконструювати утворення зліпків, відбитків та ядер цих організмів для різних фаціальних умов. М. В. Леонов (Leonov 2007) та А. Ю. Іванцов (Ivantsov 2014 *et al.*) прийшли до різних висновків, щодо природи організмів та їх систематичного положення (рис. 4, 5).

Дискусія

Зважаючи на те, що поселення подільських неміан утворювалися переважно на піщаному дні моря на різних глибинах евфотичної зони, від схилів дельт палеорічок до глибин, де ще спостерігається вплив хвиль, на нашу думку, не виключений симбіоз неміан з ціанопрокаріотами (синьозеленими «водоростями»).



Рис. 2. *Nemiana simplex* Palij. Зразок 2525-7 з колекції Геологічного відділу ННПМ НАН України. Ямпільська верстви могилівської світи, бернашівський кар'єр біля греблі Дністровської ГЕС. Угрупування представників різного розміру (віку від «юних» до «дорослих»). Відбитки верхніх частин організмів. Негативний гіпорельєф. Поділки масштабу — 10 мм.

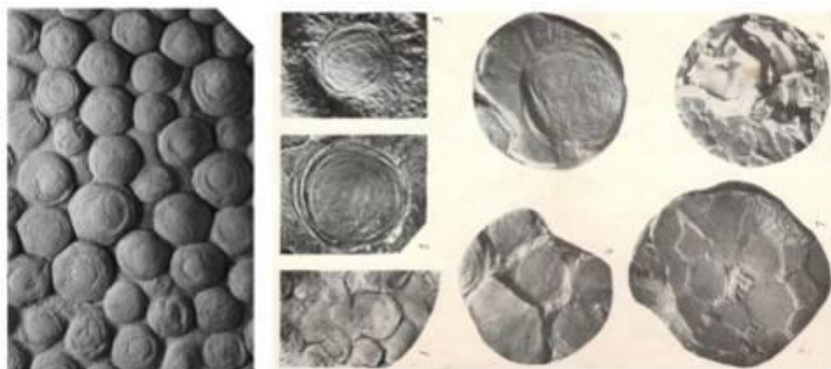


Рис. 3. Порівняння типових відбитків видів. Позитивний гіпорельєф. Помітна різниця морфології зразків (*Beltanelliformis* (*Beltanelloides*) (за: Соколов 1972).

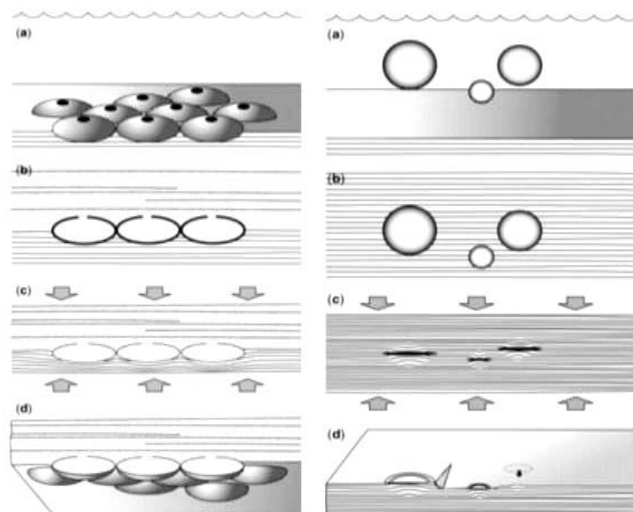


Рис. 4. Реконструкція утворення відбитків: ліворуч — стадії утворення відбитків у *Nemiana*, праворуч — у *Beltanelliformis* (за: Леонов 2007).

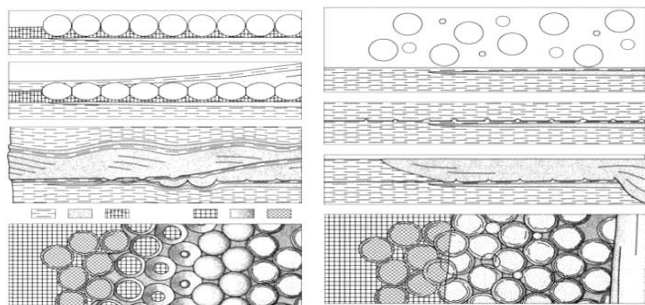


Рис. 5. Реконструкція утворення відбитків *Nemiana* на піщаному дні (ліворуч) та *Beltanelliformis* на глинистому ґрунті (праворуч) (за: Ivantsov *et al.* 2014).

На жаль, зразки *Nemiana simplex* Palij, наскільки нам відомо, ще не було досліджено палеобіохімічними методами. Вважається, що піщані породи не є сприятливими для збереження залишків органічної речовини у скам'янілостях такого давнього віку (понад 540 млн. років). Умови збереження решток органічних молекул у палеонтологічних зразках детальніше розглядають деякі дослідники (Bobrovskiy *et al.* 2018).

Загалом можливість збереження решток біомолекул едіакарських організмів залишається проблематичною, особливо для псамітових фацій (пісковики, алевроліти). Повідомлення про визначення амінокислот у карбонатних та фосфатних породах заслуговують довіри, хоча порові води здатні вимивати окремі компоненти. Катагенез може викликати перетворення та певні зміни складу органічних сполук (Журавлев 2017). Так, відзначено зміни кольору конодонтів у відкладах палеозою Дніпровсько-Донецької западини за рахунок вуглефікації. Нами зафіксовано зміни складу скелетів силурійських коралів завдяки діагенезу, які проявляються у перекристалізації, доломітизації, заміщенні кремнеземом, піритом тощо (Гриценко & Леонович 2012).

Міжнародна команда дослідників здійснила палеобіохімічне дослідження органічної речовини, що збереглася, з відбитків *Beltanelliformis* та отримала свідчення на користь її ціанобактеріальної природи, завдяки чому було висловлене припущення, що відбитки були утворені колоніями, подібними до сучасних колоній *Nostoc* (Bobrovskiy *et al.* 2018). Проте, на нашу думку, ці дані не можна автоматично переносити на *Nemiana* та інші подібні утворення, оскільки для останніх палеобіохімічні дані наразі відсутні, а синонімізація *Nemiana* з *Beltanelliformis* є принаймні проблематичною.

Вендські роди *Beltanelloides* та *Nemiana* М. В. Леонов порівняв за тафономічними особливостями і зробив висновки стосовно їх таксономії та способу життя відповідних гіпотетичних організмів (Leonov 2007). На його думку, це різні роди, хоча в них існують окремі спільні або принаймні подібні ознаки.

З точки зору А. І. Мартишина, серед неміан були два різновиди (можливо, види) з різною життєвою стратегією: великі планктонні покоління та дрібніші, які належали до прикріпленого бентосу (Решетник *et al.* 2021).

Викопні форми *Beltanelliformis* (*Beltanelloides*) у вендських відкладах України практично невідомі. Лише А. Іщенко описала з середньої частини бернашівських верств яришівської світи могілів-подільської серії Поділля під назвою *Beltanelloides podolicus* циклічні відбитки — сплюснені лінзи з ознаками органічної (?) плівки (А. Ищенко, у кн.: Гниловская *et al.* 1988), а А. Менасова — *Beltanelloides amorphus* з ломозівських верств могілівської світи без плівок на поверхні (Менасова 2003).

Зауважимо, що знахідки А. Іщенко походять з аргілітів, які залягають між пачками бернашівських пісковиків. Захоронення у глинистих породах, зокрема в аргілітах, сприяє консервації органічної речовини. Тут на дуже пласких відбитках збереглася згодом така речовина у вигляді бурого плівки.

Дископодібна форма досить поширена у представників царства *Animalia*, зустрічається вона й в деяких інших організмів та їх колоній (деякі водорості тощо), а її наявність може свідчити про подібні екологічні умови, що визначають характер та форму росту. Так, дископодібними серед едіакарських (вендських) організмів були *Cyclomedusa*, *Aspidella*, *Nemiana*, *Paliella* та багато інших (Леонov 2007). Подібні форми Ю. О. Гурєєв пропонував об'єднати у таксон високого порядку *Radialia* (Гурєєв 1985).

Спроба синонімізації родів *Beltanelliformis* (*Beltanelloides*) та *Nemiana* викликає також серйозні заперечення з точки зору наукової методології. Практично всі відомі викопні макрорештки так званої вендо-едіакарської біоти досі класифікуються винятково за морфологією відбитків і ця класифікація, таким чином, є цілком штучною. Отже, на сучасному рівні знань синонімізація *Nemiana* і *Beltanelliformis*, як і будь-яких інших едіакарських викопних форм різної морфології, є передчасною. Інші методологічні та номенклатурні аспекти цієї проблематичної синонімізації будуть викладені в окремій публікації. Зазначимо також, що якщо приймати точку зору про ціанобактеріальну природу *Beltanelliformis* та синонімізацію назви *Nemiana* з цієї родовою назвою, то з номенклатурної точки зору обидві назви мають підпорядковуватися Міжнародному кодексу номенклатури водоростей, грибів та рослин, за яким цілком можливе визнання формальних таксонів для викопних решток різних частин організмів та навіть різних форм збереження (див. Bateman & Hilton 2009; Cleal & Thomas 2010; Thomas & Cleal 2020).

Наші плани на майбутнє передбачають подальше ретельне вивчення морфології *Nemiana* та геохімічні дослідження їхнього складу й породи, яка містить відбитки (ядра) цих істот. Зокрема, підозри викликає зміна кольору пісковиків від сірого до бурого за рахунок окислення піриту, дрібні кристали якого помітні в «свіжій» (не окисленій) породі неозброєним оком.

Висновки

Таким чином, пропозиція таксономічного об'єднання родів *Beltanelliformis* (*Beltanelloides*) та *Nemiana* (Ivantsov *et al.* 2014) під пріоритетною першою назвою не є достатньо обґрунтованою. Нашу думку, ця пропозиція не є доведеною через викладені нижче обставини.

1. Незважаючи на спільну рису — дископодібну форму, зазначені роди мають помітні морфологічні відміни: для видів роду *Nemiana* характерна майже завжди більш-менш значна опуклість решток (тобто, вони мають певну товщину, висоту), а представники *Beltanelliformis* (*Beltanelloides*) виключно плоскі з концентричними зморшками на периферії дисків.

2. У *Nemiana* жодного разу не відзначено будь-яких покривних утворень (органічні «кутикули», мінеральні оболонки) на відміну від *Beltanelliformis* (*Beltanelloides*), на яких зберігаються рештки органічних оболонок.

3. Відбитки *Nemiana* несуть переконливі ознаки таких, що належать представникам бентосу, тоді як структури *Beltanelliformis* (*Beltanelloides*) найвірогідніше були утворені планктонними організмами або їх колоніями.

4. Оскільки класифікація викопних макрорешток вендо-едіакарської біоти засновується винятково на морфології відбитків і на сучасному рівні наших знань є цілком штучною, синонімізація таксонів *Nemiana* і *Beltanelliformis*, як і будь-яких інших едіакарських форм різної морфології, наразі видається щонайменше передчасною.

Подяки

Висловлюємо глибоку вдячність колегам, які брали участь у спільних експедиційних роботах та обговоренні проблеми: Д. В. Гражданкіну, А. Ю. Іванцову, А. Ш. Менасовій, А. І. Мартишину та М. М. Решетник. Особлива подяка рецензентам та укладачам збірника за запрошення взяти участь у цьому виданні. Дякуємо Ігорю Загороднюку за редакційні зауваження та цінні поради.

Література

- Гниловская, М. Б., А. А. Ищенко, Ч. М. Колесников, Л. В. Коренчук, А. П. Удальцов. 1988. *Вендотениды Восточно-Европейской платформы*. Наука, Ленинград, 1–142.
- Гриценко, В. П., М. М. Решетник. 2019. Особливості відбитків фауни венду в ямпільських пісковиках с. Бернашівка Вінницької області. *Розвиток промисловості та суспільства*. Матеріали міжнародної конференції, 22–24 травня 2019, Кривий Ріг, 30–35.
- Гриценко В. П., А. Е. Леонович. 2012. Особливості мінералізації силурійських викопних коралів. *Такий різний світ мінералогії*: Збірник матеріалів наукової конференції, присвяченої 100-річчю з дня народження академіка Євгена Костянтиновича Лазаренка. Київ, 36–41.
- Гуреев, Ю. А., 1985. *Vendicata — примитивные докембрийские Radialia. Проблематики позднего докембрия и палеозоя*. Наука, Новосибирск, 117–125. (Серия: Труды Ин-та геологии и геофизики Сиб. отд. АН СССР; Том 632).
- Журавлев, А. В. 2017. Оценка степени термального катагенеза палеозойских отложений севера Пайхойского параавтохтона по индексам окраски конодонтов. *Литосфера*, 1: 44–52.
- Иванцов, А. Ю., В. П. Гриценко, В. М. Палий, В. А. Великанов, Л. І. Константиненко [et al.]. 2015. *Макрофоссилии верхнего венда Восточной Европы. Среднее Приднестровье и Вольты*. ПИН РАН, Москва, 1–144.
- Красовский, А. В. 1916. Из геологических наблюдений в Подольской губернии (предварительное сообщение). *Записки Императорского общества любителей естеств., антроп. и этн. Геол. отд.*, 3: 22–27.
- Менасова, А. Ш. 2003. Нові представники вендської біоти з місцезнаходжень Поділля. *Теоретичні і практичні аспекти сучасної біостратиграфії фанерозою України*. Збірник наукових праць ІГН, Київ, 136–142.

- Решетник, М., В. Гриценко, А. Мартишин. 2021. Ознаки бактеріальної природи вендських організмів *Nemiana simplex*. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Геологія*, **1** (92): 6–10.
- Палій, В. М., С. Л. Мосякін, В. П. Гриценко. 2021. Про едіакарські скам'янілості *Nemiana* та *Beltanelliformis* (*Beltanelloides*). *Зоологія в сучасному світі. Виклики XXI століття*: Наукова конференція. Інститут зоології НАН України, Київ, 92.
- Соколов, Б. С. 1972. Вендский этап в истории Земли. *Международный геологический конгресс. XXIV сессия. Доклады сов. геол. Палеонтология*. Москва, 114–124.
- Bateman, R. M., J. Hilton. 2009. Palaeobotanical systematics for the phylogenetic age: Applying organ-species, form-species and phylogenetic species concepts in a framework of reconstructed fossil and extant whole-plants. *Taxon*, **58**: 1254–1280.
- Bobrovskiy, I., J.-M. Hope, A. Krasnova, A. Ivantsov, J.-J. Brocks. 2018. Molecular fossils from organically preserved Ediacara biota reveal cyanobacterial origin for *Beltanelliformis*. *Nature Ecology & Evolution*, **2**: 437–440. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0438-6>.
- Cleal, C. J., B. A. Thomas. 2010. Botanical nomenclature and plant fossils. *Taxon*, **59**: 261–268.
- Ivantsov, A. Yu., V. P. Grytsenko, L. I. Konstantinenko, M. A. Zakrevskaya. 2014. Revision of the problematic Vendian macrofossils *Beltanelliformis* (= *Beltanelloides*, *Nemiana*). *Paleontological Journal*, **48** (13): 1–26.
- Leonov, M. V. 2007. Comparative taphonomy of Vendian genera *Beltanelloides* and *Nemiana*: taxonomy and lifestyle. In: P. Vickers, R. P. Komarow (Eds). *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota*. Published by The Geological Society, London, 259–267.
- McCall, G. J. H. 2006. The Vendian (Ediacaran) in the geological record: Enigmas in geology's prelude to the Cambrian explosion. *Earth-Science Reviews*, **77**: 1–229.
- Paliy, V. M., S. L. Mosyakin, V. P. Grytsenko. 2021. On Ediacaran fossils *Nemiana* and *Beltanelliformis* (*Beltanelloides*). *Zoology in the Modern World: Challenges of the 21 Century*. Scientific conference. Institute of Zoology, NAS of Ukraine, Kyiv, 92.
- Thomas, B. A., C. J. Cleal. 2020. The nomenclature of fossil-taxa representing different preservational states: *Lepidodendron* as a case-study. *Taxon*, **69**: 1052–1061.

Резюме

ПАЛІЙ, В., В. ГРИЦЕНКО, С. МОСЯКІН. *Nemiana Paliy* та *Beltanelliformis Menner* (*Beltanelloides* (Sokolov)) — синоніми чи різні роди? — Протягом декількох останніх десятиліть активно дискутується питання щодо природи едіакарських (вендських) циклічних відбитків, зокрема, дуже поширених на Поділлі (південно-західна Україна) *Nemiana simplex* Paliy, 1976 та менш розповсюджених *Beltanelliformis brunsaе* Menner, 1974 (*Beltanelloides sorichevae* (Sokolov), 1965). Є також нові знахідки подібних форм у різних регіонах світу. Дископодібні обриси іноді розглядаються як ознаки, достатні для синонімізації декількох раніше визнаних родів та видів. Додатковими рисами для розрізнення циклічних родів та видів є такі ознаки, як форма та скульптура поверхні, тафономічні особливості та геологічний вік. Новітні палео-біохімічні дослідження цих давніх залишок відкрили нову стадію дискусій щодо ймовірної природи тих організмів, які сформували ці викопні утворення. Інколи ці залишки вкриті тонкими темними, які можуть свідчити про ціанобактеріальну природу деяких структур, зокрема, *Beltanelliformis brunsaе*. Проте ці півки можуть бути знайдені лише в умовах глинистих або карбонатних відкладів. Відбитки *Nemiana simplex* пов'язані з псамітовими породами (переважно тонкозернистими пісковиками та алевролітами). Типовими рисами *Nemiana Paliy* є кластерні угруповання. На противагу цьому, *Beltanelliformis brunsaе* формує тафономічні угруповання з щільно розташованих дисків, майже однакових за формою і розмірами. З урахуванням цих та деяких інших обставин, синонімізація назв *Nemiana* та *Beltanelliformis*, як і будь-яких інших едіакарських викопних форм різної морфології, є передчасною.

Поняття виду та штаму мікроорганізмів за умов формування біоплівки як надорганізованих систем

Олександра Паллаг, Надія Бойко

*Науково-дослідницький та навчальний центр молекулярної мікробіології та імунології слизових оболонок, Ужгородський національний університет (Ужгород)
s_sarvash@ukr.net, orcid <https://orcid.org/0000-0003-3636-6621>
nadiya.boyko@gmail.com, orcid <https://orcid.org/0000-0002-2467-7513>*

PALLAG, O., BOYKO, N. Concepts of species and strain in relation to microorganisms under formation of biofilms as superorganismic systems. — Nowadays, many biological terms receive new interpretations, especially the concept of species. The species is the main structural unit of living things. It emerges, develops, and, when living conditions change either disappear or transforms into other species. There is no clear and unified definition of species. The achievements of contemporary molecular genetic studies indicate that the majority of microorganisms exist mainly not in a free-floating condition, but in formed associations or consortia. Microbial interactions occur by transferring molecular and genetic information, and various mechanisms such as secondary metabolites, siderophores, quorum-sensing system, biofilm formation, and cell transduction signals can be involved in this exchange. Therefore, for a deeper understanding of the concept of "species" in biology, it is necessary to take into account not only morphological and physiological criteria, but also to consider species from the viewpoint of systems biology, and to bear in mind factors of horizontal gene transfer. Therefore, the concept of "species" can be considered in a broader context, in particular within ecosystems with all assimilation relations.

Вступ

Реалії XXI століття засвідчують необхідність нового трактування багатьох біологічних термінів. Зокрема, згідно із актуальними досягненнями сучасної біологічної науки існує потреба у новітньому трактуванні поняття «вид» в біології.

Універсального визначення виду немає, але у становленні цього поняття відіграли свою роль різні концепції. Однією з найдавніших концепцій є морфологічна концепція, основою якої є сукупність особин, які відрізняються від інших певними зовнішніми ознаками, але дана концепція не стала загальноприйнятою. Також існує біологічна концепція виду, в основі якої лежить поняття репродуктивної ізоляції і, відповідно, відсутність гібридів за умов проживання на одній території близьких видів. З позицій біологічної концепції поняття вид трактують як сукупність особин у складі популяцій, що характеризуються спадковою сукупністю ознак, вільно схрещуються спадковою подібністю ознак, вільно схрещуються і дають плодюче потомство, пристосовані до певних умов життя і займають у природі певну територію — ареал.

Загальне поняття «вид»

Поняття виду в мікробіології дещо різниться від загальноприйнятих концепцій. Поняття виду стосовно бактерій та інших прокаріотів не завжди відповідає цьому поняттю щодо вищих організмів. Це, у першу чергу, пов'язано зі значною морфологічною та фізіологічною варіабельністю мікробів. Виявлені навіть незначні, але статистично достовірні, відмінності у геномі різних штамів одного виду. Також існує визначення поняття виду, як сукупність мікроорганізмів, які мають подібні морфологічні, фізіологічні та молекулярно-генетичні ознаки, подібний обмін речовин та спільне походження.

З огляду на досягнення сучасних молекулярно-генетичних досліджень більшість мікроорганізмів існують не у вільноплаваючому стані, а у сформованих асоціаціях. Мікробні асоціації засновані на симбіотичних або метаболічних взаємозв'язках. Поняття симбіозу можна трактувати у широкому та вузькому сенсі. У широкому сенсі симбіоз охоплює всі форми тісного співжиття організмів різних видів, включаючи і паразитизм, який в цьому випадку називається антагонізмом. У вузькому значенні це співжиття двох видів, при якому обидва партнери вступають у безпосередню взаємодію із зовнішнім середовищем, регуляція стосунків з останньою здійснюється спільно зусиллями, поєднаною діяльністю обох організмів (Мошковський 1946).

Мікроорганізми рідко зустрічаються як окремі види популяції в навколишньому середовищі. Багаторічна коеволюція різних видів призводить до адаптації та призводить до великої різноманітності відносин, які можуть сприяти спільному проживанню, це можуть бути мутуалістичні та ендосимбіотичні відносини, або конкурентні, антагоністичні, патогенні та паразитарні відносини (Фауст & Раес 2012). Ці взаємодії включають усі екологічні аспекти, включаючи фізіохімічні зміни, обмін метаболітів, перетворення метаболітів, передачу сигналів, хемотаксис та генетичний обмін, що призводить до вибору генотипу. Мікробні взаємодії відбуваються шляхом передачі молекулярної та генетичної інформації, і в цьому обміні можуть бути задіяні багато механізмів, таких як вторинні метаболіти, сидерофори, система зондування кворуму, формування біоплівки та сигналізація клітинної трансдукції (Hall-Stoodley *et al.* 2008; Rawat 2015).

Ототожнення поняття «біоплівки» та «виду»

Реакція мікроорганізмів на зміну умов навколишнього середовища в біоплівках істотно відрізняється від реакції кожного окремого виду в монокультурі. Це забезпечує її фізіологічну і функціональну стабільність, і тим самим є запорукою виживання в екологічній ніші. Тому, можливо розглядати бактеріальні біоплівки з точки зору модифікації поняття «вид» в біології.

У 1978 р. введено поняття «біоплівка», згідно з яким більшість бактерій ростуть у замкнених матрицях, прикріплених до поверхонь будь-яких екосистем, де вони забезпечені живленням і містять воду (Garth 2008). Особливості функціонування мікроорганізмів у складі біоплівки суттєво відрізняються від закономірностей їх існування у планктонній формі, що визначає актуальність

дослідження структури і закономірностей формування такого бактеріального консорціуму (López & Vlamakis 2010). Крім того, ці мікробні спільноти часто складаються з безлічі видів, які взаємодіють між собою та навколишнім середовищем. Визначення архітектури біоплівки, зокрема просторового розташування мікроколоній (скупчень клітин) відносно одна одної, має глибокі наслідки для функціонування цих складних спільнот.

Важливим сигналом, який допомагає бактеріям адаптуватися до різних типів середовищ, тобто таким, що бере участь у її ініціації, є наявність 3,5-циклічної діагуанілової кислоти (c-di-GMP), яка контролює утворення, рухливість та вірулентність біоплівки (Fazli *et al.* 2014; Jenal *et al.* 2017). У процесі формування біоплівки мають місце генетичні та біохімічні механізми. Одним із таких специфічних механізмів є наявність генів, які реагують на прикріплення, та активуються лише при перебуванні культур у біоплівці.

Так, певні гени реагують на зворотне прикріплення бактеріальних клітин до поверхні, тоді як декілька десятків інших генів вмикаються при незворотній адгезії (Lewis 2010). Важливість вивчення передачі генів у природних середовищах підкреслюється появою мультирезистентних бактерій (Davies 1994), широким використанням антибіотиків для сприяння росту домашніх тварин (Witte 1998). Поширеність плазмід у бактеріях з різних середовищ існування є добре встановленою, і передача генів шляхом кон'югації є одним з найкращих механізмів розповсюдження генетичної інформації. Оскільки більшість бактерій у природних умовах перебувають у біоплівках, впливає, що кон'югація є ймовірним механізмом, за допомогою якого бактерії в біоплівках передають гени всередині або між популяціями.

Біоплівки можуть утворюватися одним штамом бактерій. Однак більшість природних біоплівок в більшості випадків утворюються багатьма видами бактерій. Полімікробне зростання призводить до міжвидових взаємодій, які передбачають спілкування, як правило, за допомогою кворум сенсингу та метаболічної співпраці. При дослідженні полібактеріальних біоплівок береться до уваги міжвидова комунікація між штамми, включаючи секреторні фактори (молекули, що сприймають кворум, вторинні метаболіти, вуглеводи та білки), які впливають на експресію генів, метаболічну співпрацю та конкуренцію, фізичний контакт та виробництво антимікробних екзопродуктів може призвести до посиленого формування біоплівки (Varposhti *et al.* 2014).

Для ряду УПМ встановлено явище синергізму при формуванні біоплівки. Так, бактерії *Klebsiella pneumoniae* та *Pseudomonas aeruginosa* здатні утворювати так звані полібактеріальні біоплівки. Під час дослідження структури такої біоплівки, виявлено, що обидва види можуть співіснувати (Schuppler & Loessner 2010), але темпи зростання *P. aeruginosa* у змішаній культурі біоплівки значно повільніші, ніж при вирощуванні їх у вигляді чистої культури біоплівки (Cegelski 2009). Разом з тим, присутність у біоплівці декількох видів бактерій має важливі переваги, а саме: такі консорціуми сприяють прикріпленню біоплівки до поверхні, сприяючи інвазії та колонізації бактерій на різних типах поверхонь (Мдинарадзе 1987).

Інтенсивна взаємодія в багатовидових біоплівках може служити рушійною силою еволюції. В роботі (Hansen *et al.* 2007) повідомляється, що в багатовидових біоплівках, утворених *Acinetobacter* spp. і *Pseudomonas putida* (*P. putida*), співіснування популяції *P. putida* залежить від бензоату, який продукує *Acinetobacter* spp. під час процесів катаболізму, який в свою чергу є джерелом вуглецю і ця полібіоплівка є більш стабільною і продуктивнішою в порівнянні з біоплівкою сформованою лише бактеріями роду *P. putida*. Адже, відомо, що одновидова біоплівка *P. putida* розсіюється у відповідь на кисневе голодування.

Існують дослідження, в яких показано формування полібактеріальних біоплівок грампозитивними і грамнегативними бактеріями, де спостерігається пригнічення одного виду бактерій іншим. Конкурентні відносини спостерігали (Millezi 2012) між *Staphylococcus aureus* та *Escherichia coli*, в яких кількість життєздатних клітин *S. aureus* у біоплівках зменшувалася за рахунок присутності *E. coli* (Millezi 2012) і на основі даних цих досліджень, можна зробити висновок, що відбуваються певні зміни у властивостях цього виду в полібактеріальних біоплівках.

Полімікробне зростання призводить до міжвидових взаємодій, які передбачають спілкування, як правило, за допомогою зондування кворуму та метаболічної співпраці. Взаємодія в біоплівках змішаних видів передбачає кооперативний (синергетичний), конкурентний (антагоністичний) або нейтральний характер на основі генетичного походження задіяних видів (Giaouris *et al.* 2013). І тому, актуальним стає питання модифікації поняття «виду» в біології.

Відомо також, що біоплівкоутворення є лише видовою ознакою, а навіть штамовою. Встановлено, відмінності у здатності формувати біоплівки різними штамми *Lactobacillus acidophilus* C-01, *L. acidophilus* C-02, *L. acidophilus* C-03, *L. acidophilus* C-04, що підтверджує той факт, що біоплівкоутворення є штамовою ознакою.

Поняття «вид» в рамках екосистеми

З огляду на вище наведені дані, для більш глибокого розуміння поняття «виду» в біології потрібно брати до уваги не лише морфологічні та фізіологічні критерії, як це представлено в класичних працях, а також розглядати вид з точки зору системної біології та враховувати фактори горизонтального перенесення генів. Адже, згідно сучасних досліджень відомо, що іРНК може передаватися не лише в межах одного виду, а також передається вертикально, тобто відбувається міжвидова передача генів (це і відрізняє генетику від епігенетики). І тому, поняття «вид» можна розглядати більш широко, в рамках екосистеми з усіма асиміляційними зв'язками.

Беручи до уваги досягнення сучасних молекулярно-генетичних досліджень в області вивчення людського мікробіому він є сукупністю мікробіоценозів, що колонізують усі поверхні людського тіла, у тому числі шкіру, дихальну систему, шлунково-кишковий тракт і сечостатеву систему та мільйонів мікробних генів, які контактують з навколишнім середовищем.

З огляду на вище написане можна розглядати людину та її мікробіом з точки зору сформованої полібактеріальної біоплівки, а саме поняття біоплівка співставляти з поняттям «вид» в біології.

Література

- Мдинарадзе, Т. Д. 1987. *Переработка побочного сырья животного происхождения*. Агропромиздат, Москва, 1–239.
- Мошковский, Ш. Д. 1946. Функциональная паразитология. *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*, **4**: 21–25.
- Фауст, К., Дж. Раес. 2012. Мікробна взаємодія: від мереж до моделей. *Nature Reviews Microbiology*, **10** (8): 538–550.
- Cegelski, L., J. S. Pinkner, N. D. Hammer, C. K. Cusumano, C. S. Hung, [et al.]. 2009. Small-molecule inhibitors target *Escherichia coli* amyloid biogenesis and biofilm formation. *Nature Chemical Biology*, **5** (12): 913–919.
- Davies, J. 1994. Inactivation of antibiotics and the dissemination of resistance genes. *Science*, **264** (5157): 375–382.
- Fazli, M., Almblad, H., Rybtke, M. L., Givskov, M., Eberl, L., Tolker-Nielsen, T. 2014. Regulation of biofilm formation in *Pseudomonas* and *Burkholderia* species. *Environmental microbiology*, **16** (7): 1961–1981.
- Garth, A. I. 2008. Biofilm in chronic wounds. *Wound Repair and Regeneration*, **3** (4): 26–28.
- Giaouris, E., N. Chorianopoulos, A. Dougeraki, G. J. Nychas. 2013. Co-culture with *Listeria monocytogenes* within a dual-species biofilm community strongly increases resistance of *Pseudomonas putida* to benzalkonium chloride. *PLoS One*, **8** (10): e77276.
- Hall-Stoodley, L., L. Nistico, K. Sambanthamoorthy, B. Dice, D. Nguyen, [et al.]. 2008. Characterization of biofilm matrix, degradation by DNase treatment and evidence of capsule downregulation in *Streptococcus pneumoniae* clinical isolates. *BMC microbiology*, **8** (1): 1–16.
- Hansen S. K., Haagensen J. A., Gjermansen M., [et al.]. 2007. Characterization of a *Pseudomonas putida* rough variant evolved in a mixed-species biofilm with *Acinetobacter* sp. strain C6. *J. Bacteriol.*, **189**: 4932–4943.
- Jenal, U., A. Reinders, C. Lori. 2017. Cyclic di-GMP: second messenger extraordinaire. *Nature Reviews Microbiology*, **15** (5): 271–284.
- Lewis, K. 2010. Persister cells. *Annual Review of Microbiology*, **64**: 357–372.
- López, D., H. R. Vlamakis. 2010. Kolter. Biofilms. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, **2** (7): a000398.
- Millezi F. M., M. O. Pereira, N. N. Batista, N. Camargos, I. Auad, [et al.]. 2012. Susceptibility of monospecies and dual species biofilms of *Staphylococcus aureus* and *Escherichia coli* to essential oils. *Journal of Food Safety*, **32** (3): 351–359.
- Rawat, S. 2015. Food Spoilage: Microorganisms and their prevention. *Asian Journal of Plant Science and Research*, **5** (4): 47–56.
- Schuppler, M., M. J. Loessner. 2010. The Opportunistic Pathogen *Listeria monocytogenes*: Pathogenicity and Interaction with the Mucosal Immune System. *International Journal of Inflammation*, **2010**, Article ID 704321: 1–12.
- Varposhti, M., F. Entezari, M. M. Feizabadi. 2014. Synergistic interactions in mixed-species biofilms of pathogenic bacteria from the respiratory tract. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, **47** (5): 649–652.
- Witte, W. 1998. Medical consequences of antibiotic use in agriculture. *Science*, **279** (5353): 996–997.

Резюме

ПАЛЛАГ, О., БОЙКО, Н. Поняття виду та штаму мікроорганізмів за умов формування біоплівки як надорганізованих систем. — Актуальним сьогодні є нове трактування багатьох біологічних термінів, а особливо поняття виду в біології. Вид є основною структурною одиницею живої природи. Він виникає, розвивається, а при зміні умов існування може зникнути або перетворитися в інші види. Єдиного визначення поняття вид на сьогодні не існує. Досягнення сучасних молекулярно-генетичних досліджень вказують більшість мікроорганізмів існують не у вільноплаваючому стані, а у сформованих асоціаціях. Мікробні взаємодії відбуваються шляхом передачі молекулярної та генетичної інформації, і в цьому обміні можуть бути задіяні багато механізмів, таких як вторинні метаболіти, сидерофори, система зондування кворуму, формування біоплівки та сигналізація клітинної трансдукції. Тому для більш глибокого розуміння поняття «виду» в біології потрібно брати до уваги не лише морфологічні та фізіологічні критерії, а також розглядати вид з точки зору системної біології та враховувати фактори горизонтального перенесення генів. І тому поняття «вид» можна розглядати більш широко, в рамках екосистеми з усіма асиміляційними зв'язками.

Ускользающие критерии видов и парадигмы ботаники

Валерий К. Тохтарь

Белгородский государственный национальный исследовательский университет (г. Белгород)
e-mail: tokhtar@bsu.edu.ru; orcid: 0000-0002-7417-4893

ТОХТАРЬ, В. К. Elusive species criteria and paradigms of botany. — The development of botanical science and the improvement of methods used to identify the boundaries of species lead to constant changes in the criteria and volume of species in various systematic groups of plants. Currently, to solve these problems, modern methods of geno- and chemosystematics (for example, use of PCR, ITSS, and other markers), methods of discriminant and factor analyses, assessment of boundaries of ecological and climatic niches of different species, approaches of chemosystematics and metabolomics are used. However, the emergence of a large number of different modern approaches to estimate the volume of species has not simplified the task of plant taxonomists. Instead, it gave them the task to select or reasonably combine reliable methods. The latter would allow to progress in solving this difficult tasks and set priorities for the development of an integrated methodological approach to the study criteria and volumes of species.

Введение

Проблема вида, его критерии, объем, соотнесение с той или иной концепцией являются одной из наиболее сложных и запутанных в современной ботанике. Вместе с тем, именно на понимании вида, выборе видовой концепции и других субъективных критериях изначально построена вся ботаническая наука.

Создание видовых концепций в различных группах растений также затруднено в связи с различиями их систем размножения, поскольку в ряде таксономических групп они приоритетно учитываются при разграничении таксонов. Особенно это касается сложных таксономических групп в родах *Hieracium* L., *Oenothera* L., *Rosa* L., поскольку интенсивные процессы микроэволюции, происходящие в них, в короткий промежуток времени приводят к формированию большого количества рас, подвидов, видов и, в конечном итоге, к большой путанице в их систематике.

Проблемы критериев вида особенно показательны при их рассмотрении на примере рода *Oenothera* L. (subsect. *Oenothera* L., Onagraceae), поскольку они с успехом могут быть экстраполированы и на многие другие таксономические группы. Исследователи энотер обычно сталкиваются с проблемами, подобными тем, которые они имеют, изучая апомиктические виды из родов *Hieracium* L., *Taraxacum* Wigg и *Rubus* L. или любыми другими группами растений с аномальным формированием гамет.

Основные подходы и методы делимитации видов

Главной проблемой в таксономических системах различных групп растений и, в частности в роде *Oenothera* L. является одновременное сосуществование различных таксономических видовых стандартов и концепций, регламентирующих объемы и таксономические характеристики вида. В настоящее время в научной литературе представлены две концепции вида у энотер: американская (Dietrich *et al.* 1998), которую можно отнести к политипической и европейская с характерными чертами монотипической концепции вида (Rostański 1982). При исследовании видов рода *Oenothera* сложилась парадоксальная ситуация, когда, несмотря на доскональную изученность цитогенетических особенностей данной группы растений, ее таксономия все время находится в постоянном состоянии изменения (Dietrich *et al.* 1998).

С момента появления энотер в Европе входе интерконтинентальных миграций, здесь было описано большое количество новых видов. Так, Г. Гудзюк (Hudziok 1968) описал свыше 100 новых таксонов в Германии, что позволяет считать территорию этой страны одним из центров формирования энотер на современном этапе их развития (Hudziok 1968). Новые виды были также описаны в Италии, Чехии и Словакии, Германии, Англии, Литве и других странах.

Чтобы проиллюстрировать некоторые трудности, связанные с таксономическими проблемами в системе рода, можно проанализировать номенклатурную ситуацию для гибридов между *Oe. biennis* и *Oe. runcocarpa* Atkinson & Bartlett. Для растений этого гибрида приводятся три различных названия, характеризующих разные таксоны: *Oe. punctulata* Rostański et Gutte, *Oe. pseudocernua* Hudziok, *Oe. schnedleri* Rostański.

Иногда очень трудно отличить эти таксоны на морфологическом уровне. Авторы политипической концепции рода, которая основана на цитогенетических критериях вида, обоснованно замечают, что если бы этот подход был проявлен в его крайности, то результатом, возможно, было бы описание тысячи новых названий таксонов (Dietrich *et al.* 1998). Вместе с тем, многие виды, представленные в монотипической концепции, достаточно четко отличаются морфологически и, несомненно, относятся к разным видам. В чем же причина таких противоречий?

Основные отличия между современными видовыми концепциями у энотер определяются принципами, положенными в основу разных таксономических систем. Политипическая концепция вида в роде *Oenothera* L. опирается на данные цитогенетического анализа. Она рассматривает виды согласно комбинации колец Реннера (хромосомы слившиеся в кольца в мейозе) и сочетания различных генетических и пластомных комплексов (рис. 1).

По всей видимости, таксономические проблемы в роде *Oenothera* являются следствием использования различных методов, применяемых при изучении энотер. В. Дитрих с колл. (Dietrich *et al.* 1998) проводят делимитацию видов согласно состава их главных геномных комплексов А, В, и С (рис. 1).

Plastome Type Genotype	I	II	III	IV	V
AA	●	●	⊙ ●	⊙ + ●	+
AB	▨	●	●	●	+
BB	⊕	▨	●	●	+
BC	○	○	○	●	▨
CC	+	+	+	●	●
AC	◐	● ●	▨	●	▨

- = нормальный зеленый
- ⊙ = белый с ингибированием роста и плодоношения
- ⊕ = белый с ингибированием роста и плодоношения
- ⊙ (штриховый) = зеленый, серовато-зеленый
- ⊕ (штриховый) = летальный, но если встречается как исключение - белый
- ▨ = иногда желто-зеленый
- ◐ = слегка желтоватый
- ◑ = иногда попадаетея желтоватый
- ◒ = периодически бледный, с разными зелеными оттенками
- ▨ (штриховый) = от желто-зеленого до желтого
- ⊙ (штриховый) = периодически бледный, зеленоватый
- = белый или желтый

Рис. 1. Фенотипы видов рода *Oenothera* L. при пластомных и геномных сочетаниях (Dietrich *et al.* 1998).

При использовании монотипического стандарта (Rostanski *et al.* 2004) виды энотер разграничиваются преимущественно согласно их морфологическим отличиям, что, на наш взгляд, во многих случаях обосновано, однако может привести и к чрезмерному дроблению таксонов, учитывая то, что в различных таксономических системах рода *Oenothera* приведены разные границы изменчивости количественных таксономических генеративных признаков (табл. 1). При использовании политипических стандартов в роде *Oenothera* за основу взяты генетические критерии. Большинство видов монотипической системы в ней сведены до синонимов, хотя многие виды достаточно четко отличаются специалистами морфологически.

Таблица 1. Границы изменчивости таксономических генеративных признаков (в миллиметрах) видов рода *Oenothera* L. согласно данным различных исследователей

Таксоны	Длина лепестка	Ширина лепестка	Длина гипантия	Длина пыльника	Длина нити пыльника	Длина верхушек чашелистиков
<i>Oe. biennis</i> L.	14–29 (J) 20–30 (S, Ro) 15–30 (R) 12–25 (Di)	16–37 (J) 14–27 (Di) 24–35 (Ro)	24–38 (J) 25–40 (Di) 25–40 (Ro)	7–10 (S) 5–12 (J) 5–10 (Ro)	9–17 (J)	2,5–7,5 (J) 2,5–3 (Di)
<i>Oe. depressa</i> E. Green	14–20 (Ro)	14–20 (Ro)	25–35 (Ro)	5–8 (Ro)	Нет данных	3–5 (Ro)
<i>Oe. fallax</i> Renner ex Rostański	24–34 (J) 20–30 (S) 15–30 (RF)	28–38 (J) 18–34 (Ro)	31–40 (45) (J) 25–40 (Ro)	8–11 (J) 3–10 (Ro)	14–18 (J)	2,5–6 (J) 2–3 (RF) 3–5 (Ro)
<i>Oe. glazioviana</i> Micheli	36–57 (J) 35–55 (S) 30–50 (Ro)	39–66 (J)	40–52 (J) 35–50 (Ro)	9,5–15 (J)	19–26 (J)	3–8,5 (J)
<i>Oe. glazioviana</i> Micheli	36–57 (J) 35–55 (S) 30–50 (Ro)	39–66 (J)	40–52 (J) 35–50 (Ro)	9,5–15 (J)	19–26 (J)	3–8,5 (J) 3–8 (Ro)
<i>Oe. hoelscheri</i> Renner ex Rostański	16–27 (J) 20–30 (S) 14–23 (R) 14–25 (Ro)	16–29 (J) 14–26 (R) 14–28 (Ro)	21–36 (J) 25–35 (R, Ro)	5–8 (R, Ro) 5–10,5 (J)	10–14 (J)	1,5–3 (4) (R) 2–4 (Ro)
<i>Oe. issleri</i> Renner ex Rostański	10–18 (Ro) 10–18,5 (J)	10–18 (Ro) 9–17 (J)	30–40 (Ro)	4–6 (Ro) 3,6–6,2 (J)	Нет данных	2–4 (Ro) 1–3,5 (J)
<i>Oe. pycnocarpa</i> Atk. et Bartl.	10–17 (21) (J) 12–20 (R) 12–18 (Ro)	14–20 (Ro)	22–38 (J) 30–40 (Ro)	4,2–9 (J) 7–9 (Ro)	6,5–15 (J)	4–7 (Ro)
<i>Oe. rubricaulis</i> Kleb.	15–25 (S, Ro) 10–20 (R)	11–23,5 (J) 11–24 (Ro)	21–30 (J) to 25 (R) 15–25 (Ro)	5,5–9,5 (J) 3–9 (Ro)	8–16 (J)	2,5–5,2 (J) 2–3 (R)
<i>Oe. subterminalis</i> Gates	12–18 (20) (S) 15–25 (S1) 12–20 (Ro)	12–20 (Ro)	30–40 (Ro)	3–6 (Ro)	Нет данных	3–5 (Ro)
<i>Oe. wienii</i> Renner ex Rostański	14–20 (R, Ro)	14–24 (R, Ro)	15–25 (R, Ro)	5–7 (R)	5–7 (R)	2–4 (R) 3–4 (Ro)

J — Jehlik (1988); R — Rostański (1975); Di — Dietrich *et al.* (1997); RF — Rostański & Fedyaeva (1991); Ro — Rostański (1998); S — Скворцов (1996); S1 — Скворцов (1994).

Очевидно, что при разграничении видов у энотер в основу разных концепций также положены и разные признаки, характеризующие принадлеж-

ность растений к тому или иному виду. Со времен К. Линнея, в качестве систематического признака практически не использовался цвет объектов, не рассматриваются эти признаки и в политипической концепции и поэтому они не учитываются в большинстве случаев при делимитации таксонов у энотер. В то же время, К. Ростански с соавторами (Rostański *et al.* 2004) во многих случаях придают важное значение именно этим характеристикам энотер, поскольку они коррелируют с рядом других морфологических признаков и рассматриваются ими в качестве таксономически значимых.

Таким образом, как отмечает И. Я. Павлинов (2006) понимание вида у разных групп растений определяется в первую очередь экспертным мнением исследователя, в котором значительную роль играет личностное знание. При этом основным источником «правильных» представлений о виде считается личностное знание эксперта, который указывает те свойства вида, которые существенны в рамках той или иной концепции. Поэтому виды могут распознаваться в зависимости от того, какие признаки считаются существенными для описания их таксономической принадлежности (Kitcher 1984). В этом отношении ключевыми представляются решения экспертов о диагностической роли конкретных признаков в различных группах, анализ которых позволяет выделить таксономически обособленную группу растений.

И. Я. Павлинов (2006) указывает на существование двух групп теорий, которые позволяют определять соотношения между базовыми трактовками вида: исторических и функциональных. В его понимании речь идёт о филогенетических процессах, порождающих структуру биоты, где вид (филовид) в разных частных трактовках рассматривается как участник и результат этих процессов (Kornet & McAllister 2005). В рамках функциональной теории автор говорит об экологической трактовке вида («эковид»), который определяется через занимаемое им место в природных сообществах (Ereshefsky 2001). При использовании филогенетических подходов приоритетными часто являются молекулярно-генетические методы исследования (Мосякин & Буюн 2006), а при функциональных — морфологические.

В случае с эковидом исследователями для разграничения видов достаточно часто используется принцип конкурентного исключения Гаузе, поскольку считается, что два вида не могут одновременно занимать одну и ту же экологическую и/или климатическую нишу. Появление методов многомерной статистики и ряда статистических программ (Ter & Braak 1996), позволили визуализировать количественные данные, характеризующие реализованные ниши различных видов.

Исследование формирования экологических ниш в зависимости от природно-климатических факторов было проведено с помощью анализа соответствия канонических корреляций (Tokhtar & Groshenko 2014). В факторном пространстве, на рис. 2, центры экологических ниш видов энотер расположились вдоль осей природно-климатических факторов географических значений: северной широты, восточной долготы, высоты над уровнем моря, коли-

чества выпавших за год осадков, средних минимальных и максимальных годовых температур, среднегодовой температуры.

Анализ экологических ниш видов может быть полезен для определения целесообразности делимитации видов по выделенным для исследования критериям и родства некоторых видов, что может быть использовано для детализации существующих таксономических систем рода *Oenothera*. Если придерживаться принципа Гаузе, в случае, если виды занимают одинаковые или близкие экологические ниши, они, скорее всего, не могут быть отнесены к разным таксонам. Так, *Oe. laciniata* Hill занимает обособленный участок факторного пространства на диаграмме (рис. 2), что неудивительно, поскольку этот вид является представителем другой подсекции, которая объединяет однолетние виды. Виды из группы *Oe. biennis* (*Oe. biennis* s. str., *Oe. rubricaulis*, *Oe. depressa*) занимают достаточно близкие, хотя и обособленные позиции, что может быть отражением их систематической близости.

На рисунке 2 экологические ниши гибридов и парентальных видов расположены в разных зонах.

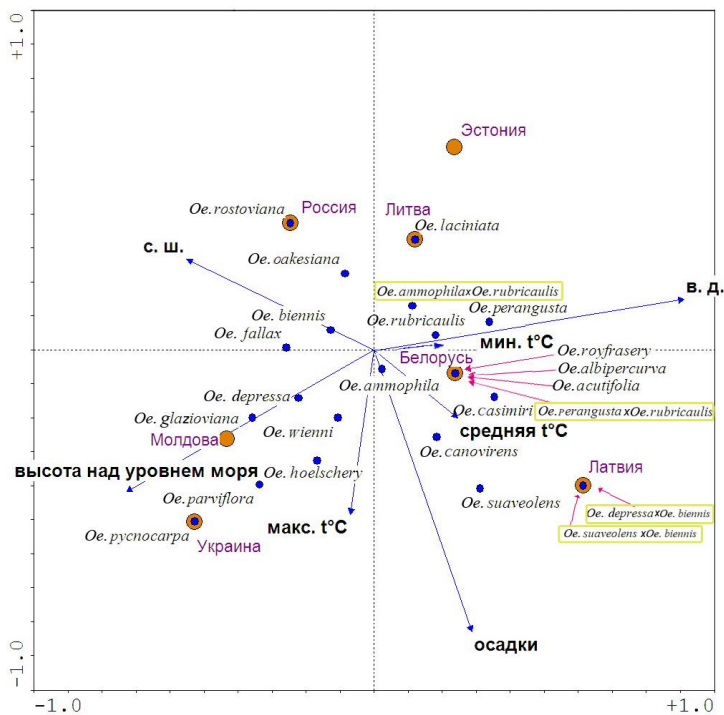


Рис. 2. Ординационная диаграмма взаимодействия видов с абиотическими факторами.

Так, например, *Oe. fallax* занимает промежуточную экологическую нишу в сравнении с экологическими нишами парентальных *Oe. biennis* и *Oe. glazioviana*, хотя она несколько тяготеет к экологической нише занимаемой *Oe. biennis*, что свидетельствует о близком родстве этих видов. В настоящее время в Западной Европе *Oe. fallax* активно расширяет свой ареал самостоятельно и вне зависимости от присутствия парентальных видов распространяясь в новые местообитания, что позволяет считать его константным гибридным видом (Wittig & Tokhtar 2003).

На примере таксономических систем рода *Oenothera* видно, что в этом роде, как и в других сложных таксономических группах, классификация растений традиционно строится с использованием нескольких основных групп методов: генетических, морфологических, экологических. При этом исследователями попутно анализируются и выдвигаются теории о филогенетическом происхождении видов с учетом формирования их современных ареалов и биологических свойств (Мосякин 2008).

Как уже отмечалось во многих случаях морфологические характеристики генеративных органов растений отличаются достаточно консервативными параметрами, которые могут использоваться в качестве диагностических, однако для ряда групп растений, например, в роде *Cuscuta* L., таких отличий пока не выявлено. Это приводит к необходимости поиска других более надежных методов идентификации к которым относятся молекулярно-генетические методы. Вместе с тем идентификация растений на основе генетических маркеров еще недостаточно развита, поскольку отсутствуют репрезентативные ДНК-библиотеки и полногеномные последовательности, депонированные в международные генетические базы данных¹, отсутствуют современные таксономические обработки разных групп растений в мировом объеме, что тормозит развитие молекулярно-генетических исследований (Кулакова и др. 2015). При этом высшие растения имеют изменчивые по размеру геномы (от 120 млн п.н. у *Arabidopsis thaliana* до 60 млрд п.н. у однодольных растений) (Сингер & Берг 1998). Полногеномные нуклеотидные последовательности известны лишь для ряда видов. Важной, однако все еще не решенной до конца серьезной методической задачей является поиск единого стандартного для всех растений консервативного участка ДНК специфичного для идентификации конкретного вида, (Кулакова *et al.* 2015).

В настоящее время описания систематиками новых видов в импактных журналах во многих случаях признается при подтверждении полученных данных молекулярно-генетическими методами. В идеале сочетание морфологических и молекулярно-генетических методов действительно позволяет выделить четкие виды (Mosyakin & Mandak 2020), однако сложно получить достоверные данные, подтвержденные молекулярной информацией для всех рангов таксонов (Кулакова *et al.* 2015). В последнее время необходимость сочетания морфологических методов и данных молекулярного анализа для раз-

¹ <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>

границения различных видов признается большинством систематиков растений, однако без учета таких важных аспектов формирования вида, как историчность, его экологические и географические характеристики достижение приемлемых результатов представляется маловероятным.

Важное значение в оценке систематических особенностей видов в настоящее время приобретают статистические методы исследования, которые во многих случаях позволяют выделить наиболее ценные количественные морфологические признаки для разграничения таксонов разного ранга (Олонова 2008) и разделить близкие в таксономическом отношении виды с помощью методов многомерной статистики (Tokhtar 2018).

Заключение

Таким образом, развитие ботанической науки и совершенствование методов, применяемых для выявления границ видов, приводит к постоянному изменению критериев, объемов вида в различных систематических группах растений. На примере таксономических систем рода *Oenothera* видно, что в этом роде, как и в других сложных таксономических группах, классификация растений традиционно строится с использованием нескольких основных групп методов: генетических, морфологических, экологических. При этом исследователями попутно анализируются и выдвигаются теории о филогенетическом происхождении видов с учетом формирования их современных ареалов и биологических свойств.

Таксономические проблемы являются следствием использования в качестве приоритетов в использовании различных методов исследования вида и признаков, взятых за основу при их делимитации.

Понимание вида у разных групп растений определяется в первую очередь экспертным мнением исследователя, в котором значительную роль играет личностное знание. При этом основным источником «правильных» представлений о виде считаются знания эксперта, который указывает свойства вида, существенные для понимания объема вида в рамках той или иной концепции.

Анализ экологических ниш видов может быть полезен для определения целесообразности делимитации видов по выделенным для исследования критериям и родства некоторых видов, что может быть использовано для детализации существующих таксономических систем.

Несмотря на перспективность молекулярно-генетических методов, применяемых для разграничения видов, все еще не решенной методической задачей является поиск единого стандартного для всех растений консервативного участка ДНК, специфичного для идентификации конкретного вида. Приоритетность морфологических параметров в решении таксономических задач все же представляется обоснованной, поскольку только лишь один морфологический признак кодируется сотнями или тысячами генов, в то время как для генетического анализа различий между таксонами используются лишь относительно небольшое ограниченное количество генов.

В настоящее время для решения этих задач применяются современные методы гено- и хемосистематики (например, использование PCR, ITSS и др. маркеров), методы нумерической таксономии, многомерной статистики (дискриминантного и факторного анализов), оценки границ экологических ниш разных видов, подходы метабономики. Однако появление большого количества различных современных подходов к оценке объема вида не упростило задачи систематиков растений, а поставило перед ними задачу выбора или разумного сочетания надежных методов, которые позволят продвинуться в решении этой сложной задачи и расставить важные приоритеты для разработки комплексных методологических подходов к изучению критериев и объемов вида.

В последнее время необходимость сочетания морфологических методов, данных молекулярного анализа и экологических характеристик различных видов для их разграничения признается большинством систематиков растений, однако без учета таких важных аспектов формирования вида, как историчность, его биологические и географические характеристики достижение приемлемых результатов представляется маловероятным. Несомненным преимуществом сегодняшнего дня является возможность использования мощных статистических методов и пакетов программ для анализа больших объемов разнородных данных, которые должны стать важным подспорьем в поиске решений этой важнейшей задачи современной ботаники.

Литература

- Кулакова, Ю. Ю., В. Г. Кулаков, Е. С. Мазурин, 2015. Поиск молекулярных маркеров для идентификации сорных растений. *Карантин растений. Наука и практика*, **1** (11): 32–36.
- Мосякин, С. Л. 2008. Вид и видообразование у растений: фитоэкологические взгляды М. В. Клокова и современность. Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, Киев, 1–72.
- Мосякин, С. Л., Л. И. Буюн. 2006. Сучасні погляди на філогенію та положення родини Orchidaceae juss. у системі однодольних рослин. *Інтродукція рослин*, № 2: 3–14.
- Олонова, М. В. 2008. Оценка количественных морфологических признаков, использующихся в систематике сибирских мятликов (*Poa* L.). *Ботанические исследования Сибири и Казахстана*, **14**: 3–12.
- Павлинов, И. Я. 2009. Проблема вида в биологии — ещё один взгляд. *Труды Зоологического института РАН*. Приложение № 1: 250–271.
- Сингер, М., П. Берг. 1998. *Гены и геномы. В 2 т.* Мир. Москва, 1–764.
- Mosyakin, S., B. Mandak. 2020. *Chenopodium ucrainicum* (Chenopodiaceae, Amaranthaceae sensu APG), a new diploid species: a morphological description and pictorial guide. *Ukrainian Botanical Journal*, **77** (4): 237–248.
- Dietrich, W., W. Wagner, P. H. Raven. 1998. Systematics of Oenothera section Oenothera subsection Oenothera (Onagraceae). *Systematic Botany Monographs*, **50**: 1–234.
- Ereshfsky, M. 2001. *The Poverty of the Linnaean Hierarchy: a Philosophical Study of Biological Taxonomy*. Cambridge University Press, Cambridge, 1–316.
- Hudziok, G. 1968. Die Oenothera-Arten der sudlichen Mittelmark und des angrenzenden Flamings. *Verh. bot. Ver. Prov. Brandenb.*, **105**: 73–107.
- Kitcher, P. 1984. Species. *Philosophy of Science*, **51** (2): 308–333.
- Kornet, D. J., J. W. McAllister. 2005. The composite species concept: a rigorous basis for cladistic perspective. In: Reyden T. A. C., Hemerik L. (eds). *Current Themes in Theoretical Biology: a Dutch*

- perspective*. Springer Verlag, Berlin, 95–128.
- Rostański, K. 1982. The species of *Oenothera* L. in Britain. *Watsonia*, **14**: 1–34.
- Rostański, K., A. Rostański, M. Shevera, V. Tokhtar. 2004. *Oenothera* in Ukraine. In: *The genus Oenothera L. in Eastern Europe*. W. Szafer Institute of Botany. Cracow, 1–134.
- Ter Braak, C. J. F. 1996. *Unimodal Models to Relate Species to Environment*. Pudok. Wageningen, 1–262.
- Tokhtar, V., S. Groshenko. 2014. Differentiation of the climatic niches of the invasive *Oenothera* L. (Subsect. *Oenothera*, Onagraceae) species in the Eastern Europe. *Advances in Environmental Biology*, **8** (10): 529–531.
- Tokhtar, V. 2018. Advanced approaches to the visualization of data characterizing distribution features of alien plant species. *Russian Journal of Biological Invasions*, **9** (3): 263–269.
- Wittig, R., V. Tokhtar. 2003. Die Häufigkeit von *Oenothera*-Arten im westlichen Mitteleuropa. *Feddes Repertorium*, **114** (5–6): 372–379.

Резюме

ТОХТАРЬ, В. Вислизаючі критерії видів і парадигми ботаніки. — Розвиток ботанічної науки та вдосконалення методів, які використовують для визначення меж видів, призводить до постійних змін критеріїв, обсягів видів в різних систематичних групах рослин. В даний час для вирішення цих завдань використовуються сучасні методи гено- і хемосистематики (наприклад, використання PCR, ITSSC і інших маркерів), методи дискримінантного та факторного аналізів, оцінки меж еколого-кліматичних ніш різних видів, підходи хемосистематики і метаболоміки. Однак поява великої кількості різних сучасних підходів до оцінки обсягу не спростила завдання систематиків рослин, а поставило перед ними завдання вибору або розумного поєднання надійних методів, які дозволять просунути у вирішенні цього складного завдання і розставлять пріоритети в розробці комплексних методологічних підходів до вивчення критеріїв і обсягів видів.

Таксономічний комплекс *Centaurea stoebe* s. l. (Asteraceae) у флорі України

Олександр І. Шиндер

Національний ботанічний сад імені М. М. Гришка НАН України (Київ)
e-mail: shinderoleksandr@gmail.com; orcid: <https://orcid.org/0000-0003-1146-0873>

SHYNDER, O. The taxonomic complex *Centaurea stoebe* s. l. (Asteraceae) in the flora of Ukraine. — At the ecological and geographical stage of development of the Ukrainian plant taxonomy, three species were indicated within the polytypic taxon *C. stoebe* s. l., such as *C. micranthos*, *C. pseudomaculosa*, and *C. rhenana*, and probably partially *C. borysthena*. Modern research methods have shown that the polymorphism of *C. stoebe* s. l. is smaller than it was thought previously and this taxon is represented by two main subspecies. The typical subspecies (subsp. *stoebe*) has a diploid cytotype. Another subspecies has a tetraploid cytotype and is untyped. It is an alien plant in the flora of Western Europe and North America. Preliminary distribution maps of both subspecies in Ukraine are presented, their main synonyms are indicated, and key features are given. Information on the hybridogenic species *C. × varnensis* is presented and a map of its distribution in Ukraine is shown.

Вступ

Палеоарктичний рід Волошка (*Centaurea* L.) із родини Asteraceae відноситься до великих і надзвичайно поліморфних груп Царства рослин. В його межах за сучасними даними нараховується біля 600 політипних видів, які розподілені між порівняно невеликою кількістю секцій. Переважаюча більшість волошок поширені в області Давнього Середземномор'я (Черепанов 1994; Ochsmann 2000; Hilpold *et al.* 2014). У флорі України за даними останнього таксономічного зведення вказувалося 76 природних видів роду (Mosyakin & Fedoronchuk 1999).

Внутрішньородові таксони роду є досить монолітними конгломератами, але в їх межах систематика на рівні видів завжди була проблематичною, особливо в часи використання виключно морфологічних методів.

Лише в останні два-три десятиліття систематика волошок зазнала кардинальних змін завдяки використанню молекулярних та інших сучасних методів досліджень. Для багатьох груп роду отримані нові відомості про їх філогенетичні взаємозв'язки, зокрема, для того, щоб зробити рід *Centaurea* монофілетичним його колишній тип *Centaurea centaurium* L. довелося виділити в окремий рід і було обрано новий тип (*Centaurea paniculata* L.). Але багато проблем у систематиці окремих груп роду залишилися невирішеними до цього часу (Ochsmann 2000; Hilpold *et al.* 2014).

Типові проблеми таксономічної диференціації характерні для середньоевропейського комплексу волошок групи спорідненості із *Centaurea stoebe* L. Широкоареальність і поліморфність цього політипного виду сприяла багаторазовим спробам виділення із його складу в різних частинах ареалу окремих різнорангових таксонів. Хоча до складу цієї групи входить порівняно невелика кількість таксонів, але для них характерна висока варіабельність ознак і традиційно вони класифікуються з великим труднощами (Ochsmann 2000; Wells *et al.* 2008).

В Україні рослини зі складу цієї групи поширені майже по всій рівнинній території за винятком гір і найбільш заліснених районів Полісся. Історія внутрішньовидової диференціації *C. stoebe* L. s. l. є яскравим прикладом застосування якісно відмінних підходів на різних етапах розвитку систематики рослин.

Еколого-географічний етап внутрішньовидової диференціації *Centaurea stoebe* s. l. в Україні

У східноєвропейських працях XIX — першої пол. XX ст. *C. stoebe* s. l. був відомий насамперед як *Centaurea maculosa* Lam. (Шмальгаузен 1897) і лише окремі дослідники виділяли степову расу — *Centaurea micranthos* S. G. Gmel. (= *Centaurea biebersteinii* DC.) (Prodan & Nyárády 1964; Доброчаєва 1965; та ін.). Такий стан речей логічно відображав погляди природодослідників на природну диференціацію флорорізноманіття на етапі первинних флороінвентаризаційних досліджень, адже в той час основними географічними регіонами території сучасної України вважалися лісова і степова зони.

В середині минулого століття у вітчизняній систематиці рослин набуло розвитку вчення В. Л. Комарова про географічні раси і їх ряди на основі мототипічної концепції виду (Котов 1965). Відповідно до цих засад і у зв'язку з плановим вивченням флорорізноманіття було видане фундаментальне видання «Флора УРСР», яке залишається основним вітчизняним флористичним зведенням. Видовий склад волошок флори України опрацювала Д.М. Доброчаєва (Доброчаєва 1965; Ільїнська *et al.* 2016). Керуючись морфолого-географічним методом, авторка розділила комплекс *C. maculosa* (= *C. stoebe* s. l.) у флорі України на три вікарні види (еколого-географічні раси) ряду *Maculosae*: середньоевропейську *Centaurea rhenana* Boreau (Захід, Поділля), східноєвропейську *Centaurea pseudomaculosa* Dobroc. (Придніпровська височина, Лівобережжя) і понтичну *C. micranthos* (Степ, південний Лісостеп). Ці види мали власні ареали, які частково перекривалися, а найбільша географічна дезінтеграція між усіма трьома видами, виходячи із наведених переліків місцезнаходжень, була в Правобережному Лісостепу (рис. 1).

Виділені таксони морфологічно розрізнялися за незначними кількісними і частково якісними відмінностями: загальним габітусом, розмірами кошиків, кольором і формою придатків листочків обгортки кошика тощо.

Подібним чином були опрацьовані і інші споріднені групи волошок секції *Acrolophus*¹, зокрема з ряду *Arenariae* для Правобережної України були наведені 3 види: *Centaurea borysthena* Gruner, *Centaurea odessana* Prodan, *Centaurea savranica* Klokov; ряду *Oviniae* — *Centaurea bessariana* DC.; ряду *Cylindraceae* — адвентивний вид *Centaurea diffusa* Lam. Ця система представників роду *Centaurea* нашої флори всесторонньо відповідала прийнятим на той час канонам, а зважаючи на високий рівень опрацювання, вона висвітлена і в останніх флористичних зведеннях, які охоплюють територію нашої флори (Определитель... 1987; Черепанов 1994).

Еколого-географічний підхід до вивчення видової різноманітності рослинного покриву був вимогою часу і мав високу ефективність для потреб інвентаризації нашої флори. Але його недоліком була надмірна подрібненість значної кількості виділених таксонів видового рівня, що знаходило конструктивну критику серед сучасників (Котов 1965). В монографічному опрацюванні системи роду *Centaurea* Доброчаєва дотрималася балансу між наявним об'єктивним різноманіттям форм і деталізації окремих його внутрішньородових груп (Доброчаєва 1965). Завдяки цьому більша частина видів волошок із авторської обробки до нашого часу визнаються як окремо існуючі таксони (Hilpold et al. 2014; etc.).

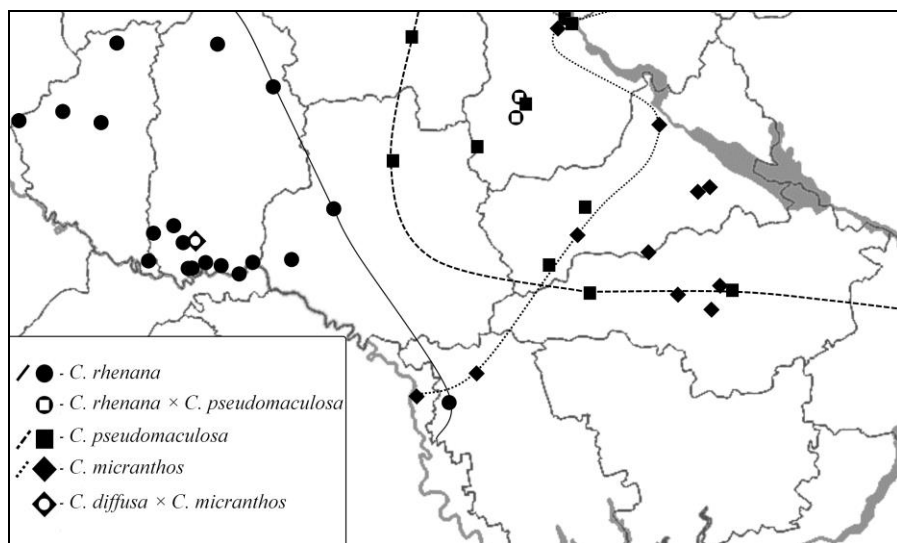


Рис. 1. Географічна диференціація видів ряду *Maculosae* (*Centaurea stoebe* s. l.) в Правобережному Лісостепу, за (Доброчаєва 1965; Ільїнська et al. 2016).

Лініями наведено східну межу ареалу *C. rhenana*, південно-західну межу ареалу *C. pseudomaculosa* і північну межу ареалу *C. micranthos*.

¹ У східноєвропейських джерелах — підрід *Acrolophus* (Доброчаєва 1965; Черепанов 1994).

Секція *Acrolophus* не стала виключенням у пануючій тенденції поділу широкоареальних видів-агрегатів (рядів у інтерпретації вітчизняних систематиків) на «малі» види, які представляли окремі ботаніко-географічні регіони і мали відповідний еколого-морфологічний набір ознак. Це добре ілюструється на прикладі ряду *Maculosae*, до складу якого входили: середньоевропейська *C. rhenana* із лучно-степових і вапнякових місцезростань в умовах достатнього вологозабезпечення Придністров'я і Західної України, північнопонтична *C. pseudomaculosa* із лучних степів Лісостепової зони, а також понтична *C. micranthos*, яка мала найбільш ксерофітний характер. Види із сусідніх рядів органічно доповнювали цей ботаніко-географічний комплекс: *C. savranica* була піщаною расою Південного Поділля, *C. borysthenea* — приурочена до пісків Нижнього і Середнього Придніпров'я, *C. besseri* — вид гранітних відслонень півдня Придніпровської височини тощо. Але така диференціація різноманіття базувалася на фенотипічних ознаках рослин у межах певного географічного регіону, що не завжди узгоджувалося зі сформованим генотипом. Внаслідок цього сукупність ознак окремих рослин у всіх трьох видів зі складу *C. stoebe* s. l. формували безперервний ряд і наведені в ключах та описах відмінності між ними виявилися малоефективними для потреб детальних флористичних досліджень. Часто ключі взагалі не працювали при ідентифікації волошок досліджуваної групи у районі проходження окреслених ареалів їх малих видів, зокрема, у Правобережному Лісостепу. На практиці не рідко для ідентифікації рослин найбільш дієвим виявлявся географічний критерій.

Таксономічна різноманітність секції *Acrolophus* доповнюється природною схильністю волошок до гібридизації, що на практиці надзвичайно ускладнювало ідентифікацію окремих рослин у наведеному об'ємі. Втім, на проблеми морфологічного розмежування малих видів ряду *Maculosae* вказували і окремі авторські хорологічні вказівки в цитованій обробці роду. Так, для околиць Білої Церкви Добровіслава навела гібрид *C. rhenana* × *C. pseudomaculosa* із кількох місцезнаходжень (Ільїнська *et al.* 2016), хоча перший із батьківських видів був відомий не ближче як за 170 км. Подібним чином гібрид *C. diffusa* × *C. micranthos* було вказано для Кам'янець-Подільського району, хоча північно-західна межа поширення *C. micranthos* була проведена через м. Рибницю (Молдова), за 200 км.

В ході вивчення флори Правобережного Лісостепу ми також зіткнулися із практичною складністю розрізнення малих видів ряду *Maculosae*. Так, у переважної більшості рослин цієї групи із сухих місцезростань в Лісостепу розмір кошиків становить біля 7–10 мм, тобто менше, ніж вказано для *C. pseudomaculosa* (10–12 мм), але за іншими ознаками, насамперед, будовою і кольором придатків листочків обгортки, вони цілкомкладаються у опис даного виду. В той же час, навіть у південній смузі Правобережного Лісостепу і в місцезростаннях, типових для розповсюдження більш південних видів (залізничних насадках та ін.) ми не зустрічали рослин, які б цілком відповідали опису *C. micranthos*, хоча цей вид був наведений для південної частини Лісостепу (рис. 1). У зв'язку з цим у нас склалося враження, що рослини із

набором ознак *C. micranthos* узагалі не характерні для Лісостепу, а опис таксону імовірно ґрунтується на особинах, що мають крайні ознаки в ряду мінливості по лінії ксерофітності умов зростання.

Рослини зі Східного Поділля часто важко розмежувати між *C. pseudo-maculosa* і *C. rhenana*, особливо із сухих рудеральних місцезростань. В той же час, волошки на вапнякових схилах Середнього Придністров'я переважно цілком відповідають характеристиці *C. rhenana*. А от рослини із півдня Східного Поділля часто мають ознаки усіх трьох видів, наприклад, ми такі відмічали в Бершадському районі Вінницької області і Подільському районі Одеської області. Отже, на Східному Поділлі та південній частині Придніпров'я наявна зона перекриття множин морфометричних характеристик популяцій *C. stoebe* s. l., які були описані як окремі раси ряду *Maculosae*. Така слабкість морфологічної диференціації могла б відповідати різновидностям чи навіть нижчим категоріям внутрішньовидової мінливості.

Морфологічна мінливість волошок, зокрема в секції *Acrolophus*, сприяла тому, що в різних регіонах Європи було описано велику кількість їх видів і внутрішньовидових таксонів. Так, у флорі Румунії було наведено 69 видів роду і для багатьох із них були вказані чисельні форми (Prodan & Nyárády 1964). А кількість гібридних комбінацій із бінарними назвами у цій роботі нараховує 134 одиниці і для багатьох із гібридів (в т. ч. за участі *C. rhenana* і *C. micranthos*) також були наведені різновиди і форми.

У загальноєвропейській монографічній обробці було наведено 76 політипних видів даної систематичної групи (Dostál 1976). Це був своєрідний підсумок вивчення таксономічної різноманітності роду *Centaurea* у флорі Європи на основі ботаніко-географічного підходу з використанням насамперед класичних критеріїв виду: морфологічним, географічним, еколого-біологічним тощо. Всі три представники нашої флори із групи *C. stoebe* s. l. фігурували в даній обробці як окремі систематичні одиниці: *C. biebersteinii* subsp. *biebersteinii* (= *C. micranthos*), *C. rhenana* subsp. *rhenana* та *C. rhenana* subsp. *pseudomaculosa* (Dobroc.) Dostál. До цієї групи було приєднано і ендемічну расу *C. savranica*, описану із Савранських пісків: *C. rhenana* subsp. *savranica* (Klokov) Dostál, яка вітчизняними систематиками вважалася проміжною (гібридною?) між представниками рядів *Arenariae* та *Ovinae* (Доброчаєва 1965).

В цілому, не применшуючи важливість узагальнення різноманітності європейських волошок на новому етапі, яку виконав Dostál, описи окремих таксонів і ключі для їх визначення мали переважно схематичний характер і часто «працювали» лише для рослин із типовими ознаками. Крім того, згаданий приклад підпорядкування таксону із групи «піщаних волошок» – *C. savranica* — до політипного виду *C. rhenana*, місцезростання якого не пов'язані із піщаним субстратом, вказує на формалізм і спірність принаймні деяких систематичних рішень у цитованій обробці роду.

В цілому, використання класичних методів систематики дозволило описати у складі групи спорідненості *C. stoebe* s. l. цілу низку широкоареальних та ендемічних таксонів флори Європи, які формально становити складну і дово-

лі цілісну систему, але мали низький рівень морфологічної і географічної диференціації (Ochsmann 2000; Španiel *et al.* 2008), що призводило до постійної плутанини і частої неможливості точної ідентифікації конкретних рослин. Таким чином, в даній групі класичні методи систематики майже вичерпали себе ще в кінці минулого століття.

Сучасні погляди на об'єм *Centaurea stoebe* s. l. і його географічні особливості в Україні

Новим поштовхом до вивчення таксономічної структури секції *Acrolophus* стало залучення новітніх методів систематики, зокрема каріологічного, молекулярного і генетично-популяційного. Зростанню інтересу до уточнення таксономічного складу цих волошок сприяло не лише їх загальне різноманіття, а й інвазія деяких представників у Північній Америці. Причому, у різних штатах США чужорідні волошки наводилися під різними назвами: *C. biebersteinii*, *C. diffusa*, *C. maculosa*, *C. stoebe* subsp. *micranthos* (S. G. Gmel. ex Gugler) Hayek та ін. (Vivanco *et al.* 2004; Treier *et al.* 2009; Mráz *et al.* 2011; Мосякін 2014; *etc.*).

Порівняльне вивчення даної групи волошок на популяційному рівні в межах природного ареалу та в нових умовах дозволило значно розширити існуючі відомості про них. Насамперед було з'ясовано, що *C. stoebe* s. l. в Європі представлена двома основними комплексами з різним хромосомним набором: диплоїдами ($2n = 18$) і тетраплоїдами ($2n = 36$), а реальна різноманітність окремих еколого-географічних рас виявилася значно нижчою, ніж вважалося на етапі виключно порівняльно-морфологічного методу їх розмежування. На основі проведення детального вивчення великої кількості популяцій волошок і їх гербарних зразків із групи *C. stoebe* s. l. Оксман дійшов до висновку, що більша частина рослин на території Центральної Європи, насамперед відомі як *C. maculosa*, *C. rhenana*, *C. stoebe* та деякі інші, є диплоїдами і мають дворічний життєвий цикл. Морфологічні відмінності між цими рослинами, які раніше вважались різними таксонами із власними ареалами, виявилися не істотними або взагалі були відсутні в умовах паралельної культури, а отже їх слід розглядати в межах одного таксону — *C. stoebe* subsp. *stoebe*, який є аборигенним у Центральній Європі (Ochsmann 2000).

На противагу типовому підвиду Оксман виділив тетраплоїдний *C. stoebe* subsp. *micranthos*, який мав полікарпічний життєвий цикл і походив із Південно-Східної Європи. Крім того, було підтверджено самостійність кількох ендемічних гірських таксонів у ранзі підвидів *C. stoebe* (Ochsmann 2000; Španiel *et al.* 2008). На основі нових відомостей про диференціацію *S. stoebe* s. l. за плоідністю було встановлено, що в Північній Америці інвазійне поширення набула саме тетраплоїдний підвид, а в значно меншій кількості відмічені також *C. diffusa* та гібридогенний вид *Centaurea* $\times$ *varnensis* Velen. (= *Centaurea* $\times$ *psammogena* Gáyer) і як одиничні випадки — три- і гексаплоїди різного походження (Ochsmann 2001; Treier *et al.* 2009; Mráz *et al.* 2011; та ін.). На даний час ці дослідження проведені різними дослідницькими групами

на вибірці в кілька тисяч рослин, що підкреслює високу достовірність отриманих результатів.

Номенклатура тетраплоїдної волошки зі складу *C. stoebe* s.l. залишається нечіткою, для її означення використовувалися різні назви, зокрема: *C. stoebe* s.l., *C. stoebe* subsp. *micranthos* (Ochsmann 2000) і *C. stoebe* subsp. *australis* (Pancic ex A.Kern.) Greuter (Greuter 2003). Останній тріноміал є пріоритетним над попереднім і набув широко поширення у публікаціях та базах даних. Проте, на даний час типіфікація назви тетраплоїда остаточно не проведена у зв'язку з тим, що пов'язана із номенклатурною колізією: в протолозі *Centaurea australis* Pancic ex A. Kern. наведено 3 місцезнаходження в Угорщині, із яких представлено лише два гербарні збори. Перевірені живі рослини з одного locus classicus виявилися диплоїдами, в той же час інший зразок має ознаки тетраплоїда, але популяцію з другого locus classicus ще не вдалося дослідити. Не може бути використана до тетраплоїду і назва *C. biebersteinii*, оскільки типовий зразок за переконанням Мраза зі співавторами є диплоїдом, тобто відноситься до *C. stoebe* subsp. *stoebe*. Таким чином, для тетраплоїдного підвиду нині відсутня легітимна назва і її вибір залежить від зразка, який у майбутньому буде типіфіковано (Španiel et al. 2008; Mráz et al. 2011). Для розрізнення обох таксонів у публікаціях чи гербарних зразках нині фахівці, які займаються даною проблемою, використовують позначення плоідності, наприклад: *C. stoebe* 2x і *C. stoebe* 4x.

Загальні географічні особливості обох підвидів *C. stoebe* на сьогоднішній день цілком встановлені (див. fig. 1 у (Treier et al. 2009)): *C. stoebe* subsp. *stoebe* має європейський тип ареалу, а *C. stoebe* 4x має первинний ареал орієнтовно на південному сході Європі, а у своєму вторинному ареалі розсіяно поширений у південній смузі та на заході Європи і на Кавказі та є широкопоширеним інвазійним видом у Північній Америці (Španiel et al. 2008; Treier et al. 2009; Mráz et al. 2011; Мосякін, 2014). У багатьох працях звертається увага, що саме завдяки поліплоїдності *C. stoebe* 4x набув підвищеної життєвості і високого рівня пристосовуваності до зростання і розповсюдження на нових територіях, що характерно для інвазійних чужорідних рослин.

На сьогоднішній день деталі походження *C. stoebe* 4x залишаються не з'ясованими, але воно є алополіплоїдним. Один генотип тетраплоїду походить від *C. stoebe* subsp. *stoebe*, а інший — від якогось ще не встановленого виду із регіону Причорномор'я; принаймні для частини тетраплоїдів другим батьківським таксоном може бути *Centaurea arenaria* M. Bieb. ex Willd., оскільки морфологічно між ними є подібні риси (повідомлення Мраза). В ході інвазійного розповсюдження тетраплоїду в межах ареалу *C. stoebe* subsp. *stoebe* на Європейському континенті частими є випадки існування їх змішаних популяцій, через що навіть висловлювалася думка про недоцільність розглядати ці рослини в якості окремих таксонів (Španiel et al. 2008). Проте пізніше було встановлено, що різна плоідність забезпечує біологічну ізоляцію обох підвидів, що є важливим критерієм таксономічної самостійності, до

того ж, обидва підвиди мають чітку онтогенетичну і морфологічну диференціацію (Mráz *et al.* 2011).

Поширення обох підвидів на території України на даний час можна охарактеризувати лише в загальному, адже спеціальні дослідження в цьому напрямку майже не проводилися. В роботі Траєра (Treier *et al.* 2009) наведено 15 популяцій *C. stoebe* 2x і 4x із території України, а пізніше 3 локалітети *C. stoebe* 2x (= *C. stoebe* subsp. *stoebe*) повторно наведені у (Blair & Hufbauer 2010). Восени 2020 р. Мраз збирав відомості про зразки *C. stoebe* s. l. в деяких гербаріях України для підготовки хорологічного зведення по цьому виду і люб'язно поділився з нами визначеннями зразків у гербарії Національного ботанічного саду імені М. М. Гришка НАН України (КВНА) до виходу своєї публікації. На основі цих поки фрагментарних відомостей наводимо попередню картосхему поширення *C. stoebe* 4x в Україні (рис. 2).

Як видно, реальні хорологічні особливості обох таксонів мають мало що спільного із актуальною ще донедавна географічною характеристикою видів ряду *Maculosae* флори України (Доброчаєва 1965). *Centaurea stoebe* subsp. *stoebe* широко розповсюджений у Лісостепу із заходженням у сусідні зони. А тетраплоїдний підвид *C. stoebe* s. l. за існуючими поки відомостями зустрічається рідше і тяжіє до південно-західних регіонів та Середнього Придніпров'я.

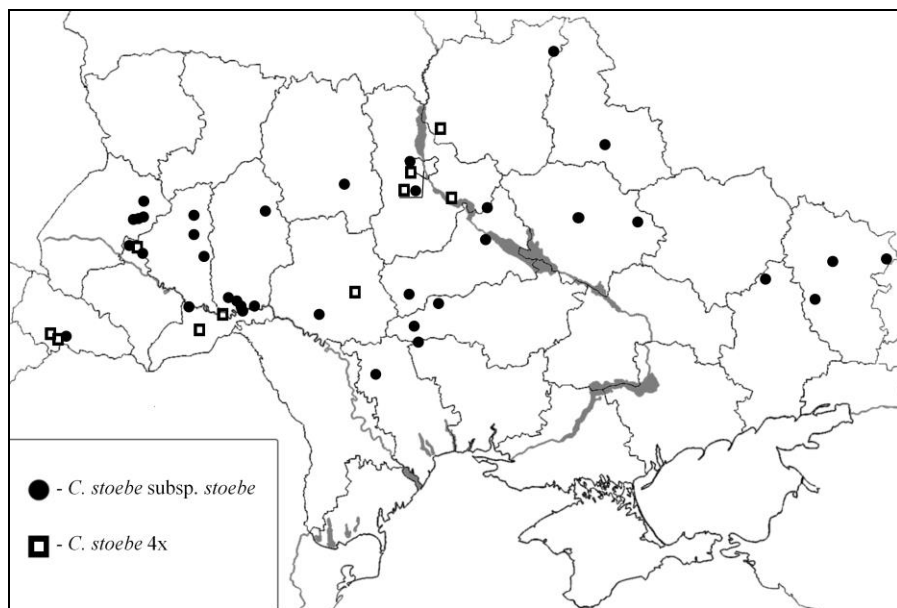


Рис. 2. Поширення підвидів *Centaurea stoebe* s. l. в Україні, за даними гербарію КВНА та (Treier *et al.* 2009).

Втім, дана картосхема охоплює далеко не весь ареал обох таксонів, адже *C. stoebe* s. l. відомий із більшості регіонів України, включаючи Крим (Доброчаєва 1965; та ін.). Обидва підвиди присутні і у спонтанній флорі Національного ботанічного саду та інших районах м. Києва.

Цікавим виявився кількісний розподіл перевизначених таксонів у гербарії КВНА — із 87 зразків *C. stoebe* s. l. (під назвами *C. maculosa*, *C. micranthos*, *C. pseudomaculosa* і *C. rhenana*) Мраз встановив наступну їх приналежність: 32 — *C. stoebe* 2х (= *C. stoebe* subsp. *stoebe*), 1 — *C. stoebe* 2х з інтрогресією до *C. × psammogena* (= *C. × varnensis*), 15 — *C. stoebe* 4х, 8 — імовірно *C. × psammogena* (= *C. × varnensis*), 31 — не визначено або види з інших груп. Імовірно, подібний розподіл характерний і для інших гербаріїв України.

В ході опрацювання відповідних гербарних зразків ми звернули увагу, що рослини, перевизначені як *C. stoebe* 4х, морфологічно подібні до рослин із ряду *Arenariae*. Раніше ми такі рослини із Правобережного Лісостепу відносили до *C. borysthenica* або імовірного гібриду *C. borysthenica* × *C. pseudomaculosa*. За поясненнями Мраза, у *C. stoebe* 4х присутні деякі риси *C. arenaria*, оскільки останній є одним із імовірних предків тетраплоїдного підвиду. А от стосовно власне *C. borysthenica* — науковець не бачив його типу і на даний час йому не відоме систематичне положення цього таксону. Наявні зразки, які зберігалися під назвою *C. borysthenica* в гербарії КВНА, детально не аналізувалися, але попередньо серед них присутні як *C. stoebe* 4х, так і *C. arenaria*.

Отже, за існуючою нині концепцією об'єму *C. stoebe* s. l., прийнятою західними фахівцями і підкріпленою результатами лабораторних досліджень, більша частина волошок, які в Україні (і в Східній Європі загалом) традиційно визначалися як види ряду *Maculosae* sensu Доброчаєва, відноситься до цілком монолітного *C. stoebe* subsp. *stoebe*, включаючи *C. pseudomaculosa* (Mráz не бачить у цьому сумнівів, хоча і волів би дослідити рослини з locus classicus цього таксону, який нині перебуває на окупованій території Донбасу і тому недоступний для досліджень).

Натомість *C. stoebe* 4х, судячи з наявних відомостей, поєднує рослини, які вітчизняними флористами відносилися як до таксонів ряду *Maculosae*, так і до ряду *Arenariae*, зокрема *C. borysthenica*. В майбутньому ще доведеться з'ясувати наскільки зразки *C. stoebe* 4х представлені серед гербарних зборів *C. borysthenica* і не виключено, що останній таксон є збірним і поєднує сукупність особин *C. arenaria* та *C. stoebe* 4х.

Навіть Грунер у діагнозі цього виду зазначив: «Species modo descripta inter *C. arenariam* M. B. et *C. Biebersteinii* DC. intermedia» (Gruner 1868). Однією із ключових ознак *C. borysthenica* (а також *C. odessana*) є пурпурові основи придатків листочків обгортки (Gruner 1868; Доброчаєва 1965; Черепанов 1994) — особливість, характерна і для *C. stoebe* 4х. Щоправда, в описі *C. borysthenica* також зазначено, що це — дворічні рослини, як і інші види ряду *Arenariae*. У зв'язку із цим актуальним є ідентифікація типу *C. borysthenica*.

Ще одна «піщана» волошка флори України — ендем Савранських пісків *C. savranica* — була описана як таксон, в якому поєднані ознаки рядів *Arenariae* і *Ovinae* (Доброчасова 1965). В близькості цього таксону до *C. arenaria* s. l. ми мали змогу переконатися безпосередньо *in situ*, вивчаючи рослинний покрив даного піщаного масиву. Але в західних джерелах цей вид ще з часів монографічної обробки Dostál'a (1976) прийнято розглядати у складі *C. stoebe* s. l. (Hilpold *et al.* 2014; *etc.*), імовірно, внаслідок його малознаності у Західній Європі. У зв'язку з цим систематичне положення *C. savranica* ще потребує спеціального дослідження.

Оскільки тетраплоїдний і ще не типіфікований підвид *C. stoebe* s. l. мало-відомий вітчизняним флористам, наводимо ключ для визначення обох таксонів (Wells *et al.* 2008; Mráz *et al.* 2011) та їх синоніми auct. fl. ucr.

— Рослини монокарпічні, дворічні; після відцвітання не утворюють зимуючих розеток (рідко однорічні або багаторічні); стебло одне, рідше їх кілька, 20–120 см; складне суцвіття волотисте, з відносно короткими гілками; кошики перед цвітінням широкояйцевидні (відношення довжини до ширини в середньому 1,2), 7–11 мм в діаметрі; квіток у кошику (26–) 35–76 (–93); листочки обгортки зелені до яскраво-зеленого; бічних торочок на придатках 6–10 з кожного боку ***C. stoebe* subsp. *stoebe*** (*C. biebersteinii* DC. p. p. max., *C. maculosa* auct., *C. micranthos* S. G. Gmel. p. p. max., *C. pseudomaculosa* Dobrocz. p. p. max., *C. rhenana* Boreau, *C. stoebe* subsp. *australis* (Pancic ex A. Kern.) Greuter p. p.).

— Рослини полікарпічні, короткоживучі багаторічники; після відцвітання утворюють зимуючі розетки; стебел кілька до багатьох, 40–150 см; складне суцвіття волотисте, з довгими гілками; кошики перед цвітінням вузькояйцевидні (відношення довжини до ширини в середньому 1,35), (5) 6–7 (8) мм в діаметрі; квіток у кошику (15–) 25–50 (–83); листочки обгортки темно-зелені, часто з фіолетовим відтінком; бічних торочок на придатках 4–7 із кожного боку ***C. stoebe* 4x** (тетраплоїдний цитотип) (*C. biebersteinii* DC. p. p., *C. borysthena* Gruner p. p., *C. micranthos* S. G. Gmel. p. p., *C. pseudomaculosa* Dobrocz. p. p., *C. stoebe* subsp. *australis* (Pancic ex A. Kern.) Greuter p. p.).

Наостанок відмітимо, що в майбутньому потребує уточнення і імміграційний статус *C. stoebe* 4x у різних регіонах України — не виключено, що первинний ареал цього таксону охоплює Закарпаття, Західний Лісостеп і Степ а в інших регіонах це — занесений адвентивний вид (ксенофіт).

Таким чином, використання новітніх методів систематики створило засади не лише для вирішення цілого комплексу проблем у таксономії представників секції *Acrolophus* роду *Centaurea*, а і дозволило переосмислити внутрішньовидову структуру та об'єм політипічного виду *C. stoebe*. Як своєрідний феномен сприймається те, що цілком відособлений морфологічно та ізольований біологічно тетраплоїдний підвид довгий час «пропускався» багатьма

поколіннями монографів роду, в той час як зі складу *C. stoebe* s. l. були описані значно менш диференційовані морфологічно малі раси, чимало з яких узагалі не мають систематичного значення. Але відносно представників секції *Acrolophus* у флорі України в цілому окреслилися нові хорологічні та систематичні питання, які ще лише належить розв'язати в майбутньому.

Поширення *C. × varnensis* в Україні

Генетично пов'язаний із *C. stoebe* s. l. також маловідомий вітчизняним флористам нотовид *C. × varnensis*, який походить від гібридизації диплоїдних таксонів *C. diffusa* і *C. stoebe* subsp. *stoebe*. Для флори України Доброчаєва уже наводила гібрид *C. diffusa* × *C. micranthos* (Ільїнська et al. 2016; Доброчаєва 1965) і згадала комбінацію *C. rhenana* × *C. diffusa* (Ільїнська et al. 2016). Пізніше Цвелев описав під бінарною назвою гібрид *Centaurea* × *dobroczaevae* Tzvelev (*C. diffusa* × *C. pseudomaculosa*), який вказав і для Харківської області та зауважив, що цей нотовид має в цілому широкий ареал на півдні Східної Європи (Цвелев 1985). Нещодавно для території України було вказано кілька місцезнаходжень *C. × psammogena*, рослини з яких були відібрані для проведення генетичних досліджень (Blair & Hufbauer 2010).

Для флори сусідньої Румунії були наведені *C. diffusa* × *C. rhenana* (*C. × psammogena*) і *C. diffusa* × *C. micranthos* (*Centaurea* × *simonescui* J. Wagner & Prodan) (Prodan & Nyárády 1964). Всі ці комбінації і бінарні назви стосуються одного гібриду, який часто зустрічається саме під бінарною назвою *C. × psammogena* (Ochsmann 2001; Wells et al. 2014; etc.), але пріоритетною є назва *C. × varnensis* (Hilpold et al. 2014).

Морфологічно *C. × varnensis* має проміжні ознаки між обома батьківськими таксонами і в цих межах дуже варіює. Це монокарпічні рослини з овальним стеблом (не приземисті, як *C. diffusa* і не вузько-обернено-пірамідальні, як *C. stoebe* s. str.), досить сильно розгалуженим суцвіттям з невеликими вузько-яйцевидними кошиками 3,5–8 мм в діаметрі; квіти мають забарвлення від білого до пурпурового; на верхівці листочка обгортки частіше присутня колючка, але вона менш розвинута, ніж у *C. diffusa*, напівприлегла, переважно не колюча і має бурувате забарвлення.

Первинна батьківщина *C. × varnensis* — Європейський континент, а в Північну Америку він був занесений разом із *C. diffusa* та *C. stoebe* 4 х, хоча і зустрічається значно рідше від них (Ochsmann 2001). Проведення молекулярно-порівняльного вивчення популяцій із України та Північної Америки засвідчило, що на Американський континент *C. × varnensis* потрапив у вже стабілізованому вигляді, але подеколи приймав участь у зворотних схрещуваннях із *C. diffusa*. Натомість, в Україні відбувається постійне оновлення гібридного генотипу внаслідок тісного контакту батьківської пари (Blair & Hufbauer 2010).

Цікавими є номенклатурні особливості *C. × varnensis* у зв'язку з плоідністю в межах *C. stoebe* s. l. Цей нототаксон часто позначався як гібрид *C. diffusa* × *C. micranthos* — тобто, назва *C. micranthos* тут наведена для означення саме

диплоїдного таксону *C. stoebe* subsp. *stoebe*, що додатково делегітимізує цей епітет для позначення тетраплоїдного підвиду (що досить часто зустрічається) навіть в якості синоніму. Що ж до гібридизації *C. diffusa* і *C. stoebe* 4x — відомості про це суперечливі. За одними даними такі гібриди трапляються дуже рідко і є стерильними триплоїдами (Ochsmann 2001). За іншими — спеціально проведені досліді по схрещуванню *C. diffusa* і *C. stoebe* 4x закінчилися безрезультатно (Blair & Hufbauer 2010).

У нашій країні *C. × varnensis* зустрічається, імовірно, повсюдно, де перекриваються ареали *C. diffusa* і *C. stoebe* subsp. *stoebe*, але в більшості випадків він «проглядається» флористами. На основі літературних відомостей (Доброчасва 1965; Цвелев 1985; Blair & Hufbauer 2010; Ільїнська *et al.* 2016), гербарних матеріалів KWHN та власних польових досліджень ми здійснили першу інвентаризацію локалітетів цього нотовиду в Україні (Додаток) і наводимо картосхему його поширення (рис. 3).

На даний час відомі нам місцезнаходження *C. × varnensis* лише частково покривають імовірний ареал цього таксону, але майбутні дослідження дозволять заповнити відсутні хорологічні відомості. Найбільше знахідок цього нотовиду відомо з Правобережного Лісостепу і Донбасу.

В ході наших польових досліджень у місцезростаннях *C. × varnensis* або неподалік завжди були присутні обидва батьківські таксони — *C. diffusa* і *C. stoebe* subsp. *stoebe*. Це свідчить про належність принаймні частини виявлених зразків до гібридів першого покоління, що підтверджує опубліковані раніше відомості про постійну гібридизацію між цими рослинами на теренах України. Відомості про життєвість гібридних рослин у наших умовах і наявність стабілізованих популяцій, які зростають незалежно від батьківських таксонів, нині відсутні.



Рис. 3. Поширення *Centaurea × varnensis* в Україні (Додаток).

[Для Харківської обл. у праці Цвелева (1985) наведена лише загальна вказівка.]

Подяки

Щиро вдячний Патрікові Мразу та Андрію Новікову за наданий матеріал і цінні консультації, котрі були використані при написанні даної публікації.

Література • References

- Доброчасва, Д. М. 1965. Рід 928. Волошка — *Centaurea* L. *Флора УРСР. Том 12*. Наукова думка, Київ, 37–165.
- Ільїнська, А. П., В. В. Протопопова, М. В. Шевера (упор.). 2016. *Дарина Микитівна Доброчасва. До 100-річчя від дня народження*. Академперіодика, Київ, 1–168.
- Котов, М. І. 1965. Нові види, описані з флори УРСР, та їх критичний перегляд. *Український ботанічний журнал*, 2: 95–101.
- Мосякін, А. С. 2014. Судинні рослини природної флори України, інвазійні у Північній Америці: еколого-географічний аналіз та моделювання потенційних ареалів: дис. ... канд. біол. наук, 03.00.05 — ботаніка. Київ, 1–270.
- Определитель высших растений Украины*. 1987. [За ред. Ю. Н. Прокудина]. Наукова думка, Київ, 1–548.
- Цвелев, Н. Н. 1985. Заметки о некоторых видах европейской части СССР. *Новости систематики высших растений*. Наука, Ленинград, 22: 266–277.
- Черепанов, С. К. 1994. Род 110. Василек — *Centaurea* L. *Флора Европейской части СССР. Том 7*. Наука, СПб, 260–288.
- Шмальгаузен, И. 1897. *Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа: в 2 томах. Том 2*. Изд-во Киев. ун-та, Киев, I–XVI, 1–752.
- Blair, A. C., R. A. Huffbauer. 2010. Hybridization and invasion: One of North America's most devastating invasive plants shows evidence for a history of interspecific hybridization. *Evolutionary Applications*, 3 (1): 40–51. DOI:10.1111/j.1752-4571.2009.00097.x
- Dostál, J. 1976. 138. *Centaurea* L. *Flora Europaea. 4*. Cambridge University Press, London; New York; Melbourne, 254–301.
- Greuter, W. 2003. The Euro+Med treatment of Cardueae (Compositae): generic concepts and required new names. *Willdenowia*, 33: 49–61.
- Gruner, L. 1868. Enumeratio plantarum, quas anno 1865 ad flumina Borysthenum et Konkam inferiorem in Rossiae australis provinciis Catherinoslaviensi et Taurica (collegit). *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 51 (3): 406–459.
- Hilpold, A., N. Garcia-Jacas, R. Vilatersana, A. Susanna. 2014. Taxonomical and nomenclatural notes on *Centaurea*: A proposal of classification, a description of new sections and subsections, and a species list of the redefined section *Centaurea*. *Collectanea Botanica*, 33: 1–29. DOI:10.3989/collectbot.2013.v33.001
- Keil, D. J., J. Ochsmann. 2006. *Centaurea. Flora of North America North of Mexico, Volume 19*. Oxford University Press, New York, 181–199.
- Mosyakin, S. L., M. M. Fedoronchuk. 1999. *Vascular Plants of Ukraine. A nomenclatur checklist*. Kyiv, I–XXIII, 1–346.
- Mráz, P., R. S. Bourchier, U. A. Treier, U. Schaffner, H. Müller-Schärer. 2011. Polyploidy in phenotypic space and invasion context: a morphometric study of *Centaurea stoebe* s.l. *International Journal of Plant Sciences*, 172 (3): 386–402. DOI: 10.1086/658151
- Ochsmann, J. 2001. An overlooked knapweed hybrid in North America: *Centaurea ×psammogena* Gáyer (diffuse knapweed × spotted knapweed) [Poster in Internat. Knapweed Sympos., Coeur d'Alene, ID, USA]. URL: <https://bit.ly/3aO0P9M>
- Ochsmann, J. 2000. Morphologische und molekularsystematische Untersuchungen an der *Centaurea stoebe* L. — Gruppe (Asteraceae — Cardueae) in Europa. *Dissertation Botanicae*. Berlin, Stuttgart, 324: 1–242.
- Prodan, I., E. I. Nyárády. 1964. Genul 582 *Centaurea* L. *Flora Reipublicae Popularis Romanicae. IX*. Acad. RPR., 785–951.

- Španiel, S., K. Marhold, I. Hodálová, J. Lihová. 2008. Diploid and Tetraploid Cytotypes of *Centaurea stoebe* (Asteraceae) in Central Europe: Morphological Differentiation and Cytotype Distribution Patterns. *Folia Geobotanica*, **43** (2): 131–158. DOI: 10.1007/s12224-008-9008-7
- Treier, U. A., O. Broennimann, S. Normand, A. Guisan, U. Schaffner, T. Steinger, H. Müller-Schärer. 2009. Shift in cytotype frequency and niche space in the invasive plant *Centaurea maculosa*. *Ecology*, **90**: 1366–1377.
- Vivanco, J. M., H. P. Bais, F. R. Stermitz, G. C. Thelen, R. M. Callaway. 2004. Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: Novel weapons and exotic invasion. *Ecology Letters*, **7** (4): 285–292. DOI:10.1111/j.1461-0248.2004.00576.x
- Wells, W., P. Geger, W. Nezadal. 2008. Zur Verbreitung von *Centaurea stoebe* L. subsp. *stoebe* und *Centaurea stoebe* subsp. *australis* (A. Kern.) Greuter (Asteraceae) im Nürnberger Becken. *Regnitz Flora — Mitteilungen des Vereins zur Erforschung der Flora des Regnitzgebietes*, **2**: 44–53.

Резюме

ШИНДЕР, О. Таксономічний комплекс *Centaurea stoebe* s. l. (Asteraceae) у флорі України. — На еколого-географічному етапі розвитку вітчизняної систематики рослин в межах *C. stoebe* s. l. для флори України були наведені три вікарні раси: *C. micranthos*, *C. pseudomaculosa*, *C. rhenana* та, імовірно, частково *C. borysthénica*. На межі нового століття на основі сучасних методів було встановлено, що внутрішньовидова мінливість *C. stoebe* s. l. менша, ніж вважалося раніше, але він представлений двома біологічно несумісними генотипами — типовим диплоїдним і тетраплоїдним, які доцільно розглядати як окремі підвиди. Тетраплоїдний підвид залишається до нашого часу не типіфікованим, а також він є інвазійний у різних регіонах Європи та Північній Америці. За існуючими відомостями представлено попередні картосхеми поширення обох підвидів *C. stoebe* на території України, наведено їх основні синоніми, вказано головні ключові ознаки. Наведено відомості про маловідомий українським флористам нотовид *C. × varnensis*, представлено картосхему його поширення у нашої країни.

Додаток. Перелік місцезнаходжень *C. × varnensis* в Україні

Умовні позначення: !! — збори або визначення автора; «з.в.» — зразок було взято на визначення, але не гербаризовано.

Вінницька область: • м. Козятин: залізнична територія, між коліями, 49.7142, 28.8405, 22.10.2020, з.в.!!

Донецька область: • 48.581083, 37.91025, sub *C. × psammogena* (Blair & Hufbauer 2010); • Амвросіївський р-н: окр. с. Беляровка; в зарослях еремурусів на южном степненном щебнистом склоне, 3.06.1979, И.И. Сикюра, Н.Е. Антонюк (sub *C. micranthos*). — Det. 11.2020., P. Mráz (sub probably *C. × psammogena*), KWHA; • Грабова балка, біля с. Грабове, Дубовик! (sub *C. diffusa × C. micranthos*) (Доброчасва 1965); • «Мариуп. у. с. Греково. Обнажения сарматского известняка», 11.08.1923, Лавренко (sub *C. diffusa × C. micranthos*) (Льїнська et al. 2016); • Слов'янський р-н: с. Богородичне. На меловых обнажениях, 30.06.1972, В. Г. Собко (sub *C. micranthos*). — Det. 11.2020., P. Mráz (sub probably *C. × psammogena*) KWHA; • бл. ст. Горло-вики, 1844, Срединский (sub *C. diffusa × C. micranthos*) (Льїнська et al. 2016); • Чистякове, Дубовик! (sub *C. diffusa × C. micranthos*) (Доброчасва 1965).

Київ: • 50.48075, 30.486306, sub *C. × psammogena* (Blair & Hufbauer 2010); • Куренівка, залізничні колії позаду комбикормового заводу (багато), 21.09.2008, Багацька (sub *C. pseudomaculosa*). — Det. 11.2020., P. Mráz (sub probably *C. × psammogena*), KWHA.

Кіровоградська область: • Благовіщенський р-н: с. Розношенське — зх. окрай, на обочині польової дороги на лесовому відслоненні, 15.07.2019 (sub *C. × dobroczaevae*) !!, KWHA; • Гайворонський р-н: с. Солгутове — пд.-сх. окол., правий берег Півд. Бугу, по стежці, на гранітному субстраті, 9.07.2018 (sub *C. × dobroczaevae*) !!, KWHA; • Голованівський р-н: с. Межи-річка — пн-зх. окол., на узбіччі дороги, із батьк. видами, 5.07.2018 (sub *C. × dobroczaevae*), з.в.!!; • Голованівський р-н: с. Семидуби — пн. окол., по обочині польової дороги, між батьк. видів, 5.07.2018 (sub *C. × dobroczaevae*) !!, KWHA; • м. Новоукраїнка: пн-сх. частина, лівий гранітний схил до р. Чорний Ташлик, із батьк. видами, 48.327, 31.5382, 18.08.2019 (sub *C. × dobroczaevae*), з.в.!!; • м. Новоукраїнка: центр, правий гранітно-степовий схил до р. Чорний Ташлик, 48.32317, 31.52162, 18.08.2019 (sub *C. × dobroczaevae*), з.в.!!; • Новоархангельський р-н: с. Новоархангельськ, каменистий східний схил р. Синюхи, 18.08.1978, И. И. Мороз (sub *C. micranthos*). — Det. 11.2020., P. Mráz. (sub probably *C. × psammogena*), KWHA.

Луганська область. • Довжанський р-н: [колиш.] Свердловський р-н, с. Провальє, каменистий схил с виходами сланця, 10.07.1980, И.И. Мороз (sub *C. micranthos*). — Det. 11.2020., P. Mráz. (sub probably *C. × psammogena*), KWHA; • Кіровська міськрада: [колиш.] Лисичанський р-н, окр. пос. Донецкий, на степном каменистому схилі, часто, 1.08.1978, А.И. Дерипова (sub *C. micranthos*). — Det. 11.2020., P. Mráz. (sub probably *C. × psammogena*), KWHA; • Провальський степ, Дубовик! (sub *C. diffusa × C. micranthos*) (Доброчасова 1965).

Хмельницька область: • Кам.-Подільський р-н: с. Колодіївка — пд-сх. окол., ліва тераса Дністра, на обочині дороги, 25.07.2019 (sub *C. × dobroczaevae*) !!, KWHA; • Кам'янецька окр. с. Верба. На насипу залізниці, 17.07.1925, Лавренко (sub *C. diffusa × C. micranthos*) (Ільїнська et al. 2016); • смт Стара Ушиця — зх. окол., пд-сх. вапнякова стінка Бакотської затоки, вершина над Бакотським скельним монастирем, 26.07.2019 (sub *C. × dobroczaevae*) !!, KWHA; • смт Стара Ушиця — зх. окол., пд-сх. вапнякова стінка Бакотської затоки, обабіч стежки біля скельного монастиря, 48°35'12.18" 26°59'53.81", 26.07.2019 (sub *C. × dobroczaevae*), з.в.!!; • «окрестности г. Славути, на склоне», 8.08.1978, Н.В. Конюшевская. — Det. И.И. Мороз (sub *C. pseudomaculosa*). — Det. 11.2020., P. Mráz. (sub probably *C. × psammogena*), KWHA.

Харківська область: • без уточнення (Цвелев 1985).

Черкаська область: • 48.892, 30.675889, sub *C. × psammogena* (Blair & Hufbauer 2010); • м. Черкаси: [колиш.] с. Дахновка, сосновая изреженная посадка, 5.08.1972, И. И. Мороз (sub *C. diffusa*). — Det. 27.07.2017, М. Шевера, О. Кучер (sub non *C. diffusa*). — Det. 28.02.2018, О. Shynder (sub *C. pseudomaculosa*). — Det. 11.2020., P. Mráz. (*C. stoebe* 2x with introgression to *C. × psammogena*), KWHA.

Морфологічна мінливість сперматеки у *Mocyta fungi* (Insecta: Coleoptera: Staphylinidae)

Сергій В. Глотов

Державний природознавчий музей НАН України (Львів)
e-mail: sergijglotov@gmail.com

GLOTOV, S. V. Morphological variation of the spermatheca of *Mocyta fungi* (Insecta: Coleoptera: Staphylinidae). — The variation of spermatheca of *Mocyta fungi* (Gravenhorst, 1806) has been studied. *Mocyta fungi* is a widespread Holarctic species, which by a combination of morphological and biological features belongs nowadays to the genus *Mocyta* (Mulsant & Rey, 1874), tribe Athetini (Casey, 1910), subfamily Aleocharinae (Fleming, 1821), family Staphylinidae (Latreille, 1802). Based on a survey of museum collections, the author's own gatherings, and collections of Ukrainian entomologists, a total of 349 specimens from Ukraine, Austria, Azerbaijan, Belarus, Georgia, Germany, Poland, and Russia have been studied. Additionally, based on the analysis of all known literature data, a wide range of variation of the spermatheca of *Mocyta fungi* has been compiled. The wide morphological variability of the form of the spermatheca in *Mocyta fungi* in different parts of the species range indicates the need for careful use of the form of the spermatheca taxonomic works, especially when describing new species based on the study of one or a few specimens. In addition, the most effective group of diagnostic features has been compiled for *Mocyta fungi*, which can be used to identify species quickly and reliably both in the field and during camera-l identification. The information on the species' distribution in the territory of Ukraine has been clarified and significantly supplemented by new findings. The results can be used to address a number of theoretical issues of faunistics, zoogeography, and ecology, as well as in compiling the inventory of the fauna of the Ukrainian Carpathians, for comparative faunal research, in the analysis of species distribution, in biogeographic constructions, studies of faunogenesis, ecological monitoring and prediction of consequences of the influence of human activities on natural ecosystems of the region.

Вступ

Mocyta fungi (Gravenhorst, 1806) — широко розповсюджений голарктичний вид, який за сукупністю морфологічних та біологічних ознак належить до роду *Mocyta* Mulsant & Rey, 1874 триби Athetini Casey, 1910 підродина Aleocharinae Fleming, 1821 родини Staphylinidae Latreille, 1802.

Мета роботи — оцінити мінливість системи діагностичних ознак високо поліморфного виду, поліморфізм якого суттєво перекидає варіативні ряди у значної кількості інших близьких видів цього роду.

Таксономічна історія

Донедавна існувала плутанина стосовно таксономічного статусу як *M. fungi*, так і роду *Mocyta* в цілому. Види, котрі зараз включені до роду *Mocyta*

раніше відносили до різних родів. Наприклад Ч. Сіверс (Seevers 1978), в огляді триб підродини Aleocharinae Північної Америки, всі відомі на той момент види роду *Mocyta* (включно з *M. fungi*), відніс до роду *Acrotoma*. Зрештою, види роду *Mocyta* різні дослідники відносили до родів: *Atheta* Thomson, 1858, *Acrotoma* Thomson, 1859, *Colpodota* Mulsant & Rey, 1873, *Dolosota* Casey, 1910, *Eurypronota* Casey, 1894 та *Homalota* Mannerheim, 1830 (Brundin 1952; Casey 1894, 1910; Cameron 1939; Pace, 2004 та ін.). Г. Лозе та А. Сметана, вивчаючи типовий матеріал видів з Європи та Північної Америки, відновили *Mocyta* в статусі підроду у складі роду *Atheta* (Lohse 1974; Lohse & Smetana 1985). Пізніше Г. Лозе (Lohse *et al.* 1990) визнав самостійність роду *Mocyta* (включно з *M. fungi*) у складі триби Athetini, що було прийнято в таксономічних ревізіях алеохарин Північної Америки, які проводили В. Гусаров (Gusarov 2003) та Я. Клімашевський (Klimaszewski *et al.* 2005, 2007, 2011, 2013). Незважаючи на це, в каталозі Палеарктики (Smetana 2004) види роду *Mocyta* (включно з *M. fungi*) були включені до роду *Acrotoma*, і тільки пізніше (Schülke & Smetana 2015) включені до роду *Mocyta* (включно з *M. fungi*), як підрід у складі роду *Atheta*.

Спираючись на результати молекулярно-філогенетичних досліджень (Elsen *et al.* 2010, 2012), Я. Клімашевський (Klimaszewski *et al.* 2015, 2018), показав необхідність розглядати *Mocyta* як самостійний рід триби Athetini.

Складнощі діагностики *M. fungi*, як і більшості інших представників роду *Mocyta* та інших родів триби Athetini, призвели до того, що дані про поширення видів цього роду нечасто потрапляють у фауністичні зведення. Зокрема відомості про знахідки *M. fungi* в Україні представлені лише в небагатьох фауністичних зведеннях із Криму (Плигинский 1928), Донецької (Глотов 2021), Івано-Франківської (Łomnicki 1875), Київської (Черкунов 1889; Якобсон 1910), Луганської (Глотов 2010, 2012; 2019; 2021), Львівської (Łomnicki 1884) та Полтавської областей (Кашеев 1984; Петренко 1974).

Ця праця є продовженням започаткованої серії оглядів родів та видів триби Athetini фауни України (Глотов 2020). Враховуючи широке географічне поширення та значну індивідуальну мінливість розмірів, забарвлення та форми сперматеки у *M. fungi*, визначення останнього становить значні труднощі. З метою полегшення ідентифікації *M. fungi*, на основі аналізу літературних даних і колекційного матеріалу з різних регіонів України, а також Австрії, Азербайджану, Грузії, Данії, Німеччини, Польщі та Росії, проілюстровано широку мінливість форми сперматеки у даного виду.

Діагностичні ознаки *M. fungi*, а також таблиці для визначення видів роду *Mocyta*, і відомості про поширення *M. fungi*, представлені в ревізіях та оглядах фауни Центральної Європи (Ganglbauer 1895; Scheerpeltz 1931; Lohse *et al.* 1974), а також у визначниках фаун Великої Британії (Thomson 1861; Kevan 1965), Данії (Johansen 1914), Німеччини (Kraatz 1856; Reitter 1909); Норвегії (Münster 1925; Strand & Vick 1964), Швеції (Brundin 1954 a–d; Palm, 1970) та Канади (Klimaszewski *et al.* 2015, 2018). Питання особливостей біології, екології та фенології виду висвітлені в нечисленних публікаціях (Ganglbauer

1895; Korge 1975; Torp 1975a; Никитский *et al.* 1996; Глотов 2021). Особливості морфології личинок *M. fungi* розглядається у В. Топа (Torp 1975b).

Сперматека — структура статеві системи самки, яка виконує функцію зберігання і, можливо, добору сперми (Peschke 1978; Dybas & Dybas 1981). Форма та особливості будови сперматеки вважаються важливою діагностичною таксономічною ознакою не тільки для стафілінід, а й для твердокрилих комах у цілому.

Для більшості представників родини Staphylinidae добре розвинена склеротизована сперматека — нехарактерна, що унеможливило використання саме цієї ознаки в діагностиці таксонів. Проте у більшості видів підродини Aleocharinae сперматека добре розвинена, складається з цибулинної капсули, яка з'єднана з трубчастим стеблом та тонким і перетинчастим, слабо склеротизованим насіннєвим каналом, що з'єднує сперматеку з вульвою і служить для транспортування сперми. Насіннєвий канал не вважається частиною сперматеки (Klimaszewski *et al.* 2018). Цибулинна капсула зазвичай має сферичну або трубчасту форму та може бути прямою або зігнутою і несе верхівкові інвагінації різної форми та розмірів. Стебло сперматеки може бути представлене простою вузькою трубочкою або має складнішу та розгалужену форму. В підродині Aleocharinae форма та особливості будови сперматеки широко використовують для діагностики видів.

Одним із перших, хто звернув увагу на важливість використання ознак унікальності форми та особливості будови сперматеки у різних представників триби *Athetini*, був шведський науковець Л. Брундін (Brundin 1940, 1943, 1945, 1948, 1952). Він дослідив ці особливості у представників родів *Acrotona*, *Amischa*, *Atheta*, *Mocyta* та інших, а його послідовники — норвезькі науковці А. Штранд і А. Вік (Strand & Vik 1964) — у роду *Atheta*, а Т. Пальм (Palm 1970) — у видів підродини Aleocharinae.

Відмінності або особливості будови та форма генітальних структур дали чіткіше розуміння міжвидових відмінностей у підродині Aleocharinae. Це лягло в основу першого визначника, укладеного Г. Лозе (Lohse 1974), який охопив більшу частину території Європи. У сучасних таксономічних ревізіях при описанні нових видів та укладанні визначників регіональних фаун, особливості будови та форми сперматек, поряд з іншими генітальними ознаками активно використовують як надійні ознаки в діагностиці видових та надвидових таксонів. У представників родів *Acrotona*, *Amischa*, *Atheta*, *Gnypeta*, *Liogluta* та *Mocyta* форма сперматеки самок часто є надійнішою діагностичною ознакою, ніж медіальна форма едеагусу самців (Klimaszewski *et al.* 2018).

Матеріал та методи

В основу роботи покладено багаторічні збори автора, що станом на тепер депоновані у Державному природознавчому музеї НАН України (далі КГЛ), а також усі матеріали, що зберігаються у фондових колекціях: Державного природознавчого музею НАН України, м. Львів (далі ДПМ); Зоологічного музею Київського національного університету ім. Тараса Шевченка, м. Київ

(далі ЗМУТШК); Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, м. Київ (далі ІЗШК); Кафедри зоології Донецького національного університету, м. Донецьк (далі ДОННУ); Музею природи Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна, м. Харків (далі МПХНУ); Національного науково-природознавчого музею НАН України, м. Київ (далі ННПМ). Крім того, опрацьовано матеріали з особистих колекцій колег-ентомологів: З. Л. Берест (депонована в ІЗШК); С. В. Білякової (депонована в ДПМ); П. Л. Войтко (смі Турійськ, далі КВТ); О. М. Дрогваленка (депонована в МПХНУ); В. М. Єрмоленка (депонована в ІЗШК); Н. П. Коваль (Ужанський НПП, смт Великий Березний, далі ККОВ); [С. В. Коновалова] (депонована в ДПМ; далі ККОН); В. О. Чумака (м. Ужгород; далі КЧМ); Л. І. Фали (м. Дніпро, далі КФЛ); В. П. Форощука (м. Луганськ, далі КФР); П. М. Шешурака (м. Ніжин, далі КШР).

Збір та камеральне опрацювання матеріалу здійснювали за стандартними методиками ентомологічних досліджень (Крыжановский, Емец 1972). У сукупності було опрацьовано 349 екз. *Mocyta fungi* з 21 адміністративних областей України і АР Крим, а також з Австрії, Азербайджану, Білорусії, Грузії, Німеччини, Польщі та Росії (див. додаток).

Типові біотопи *Mocyta fungi* показано на рис. 1 та 2.

Результати та обговорення

Під Mocyta Mulsant & Rey, 1874

Типовий вид: *Aleochara fungi* Gravenhorst, 1806 (= *Mocyta fungi*).

Mocyta — великий рід підродини Aleocharinae, нараховує у світовій фауні більше 50 видів. У фауні Палеарктики відомі 26 видів, з яких 5 — представлені у фауні України.

Діагноз. Розмір тіла представників роду — 1,8–3,5 мм. Забарвлення тіла та окремих частин у різних видів сильно варіює від темно-бурого або червоно-коричневого до світло-коричневого; вусики, щелепні щупики та ноги коричневі або світло-коричневі. Усе тіло рівномірно густо пунктировано і по всій поверхні вкрито короткими щетинками; сітчаста мікроскульптура чітко виражена та добре помітна. Тіло струнке або трохи розширене з боків та видовжене. Голова помірно крупна, поперечно-розширена, іноді округла; очі дрібні та слабо опуклі; вусики тонкі та помірно видовжені. Передньоспинка опукла та поперечно-розширена; густота та характер розташування щетинок на поверхні диску може суттєво варіювати у різних видів. Надкрила короткі та опуклі, трохи коротші та довші за передньоспинку. Черевце струнке або трохи розширене посередині; по всій поверхні помірно густо дрібно пунктироване, до вершини поступово звужується; задній край VIII тергіту рівний або має трикутний виріз різного розміру, помітно звужується у напрямку заднього краю.

Личинки та імаго населяють підстилку, рослинні та тваринні рештки, екскременти тварин, гриби, а також можуть успішно співіснувати з іншими тва-

ринами, мешкаючи у норах ссавців, гніздах птахів та гуртосімейних комах, де є неспеціалізованими хижаками, що живляться різноманітними безхребетними, виступаючи в ролі природних регуляторів їхньої чисельності.

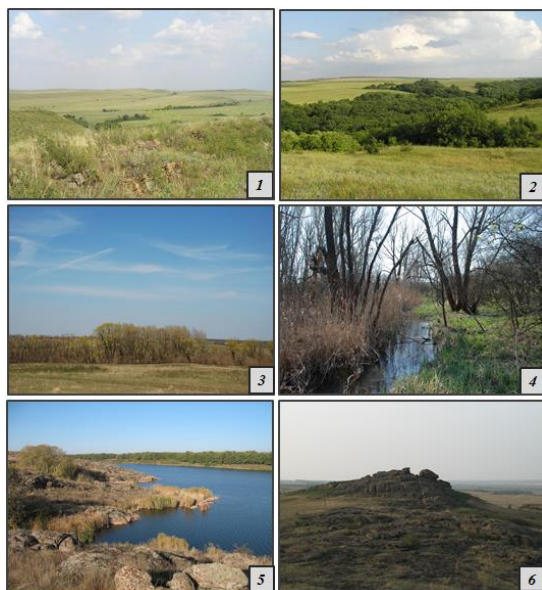


Рис. 1. Оселища *Mocyta fungi* в Україні (1–6): 1–2 — Луганська обл., відділення «Провальський Степ» Луганського ПЗ: 1 — Грушівська ділянка, петрофітний степ, 2 — Калинівська ділянка, байрачний ліс; 3–4 — Луганська обл., відділення «Стрільцівський Степ» Луганського ПЗ, заплава р. Черепаха; 5–6 — Донецька обл., ПЗ «Кам'яні Могили»: 5 — берег р. Каратиш, 6 — петрофітний степ.

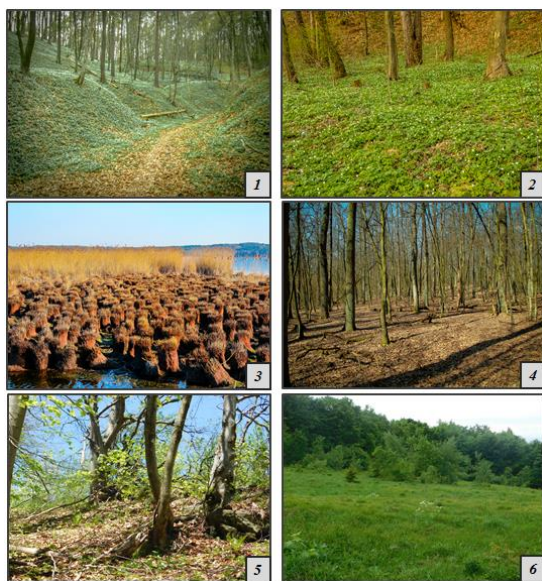


Рис. 2. Оселища *Mocyta fungi* в Україні (1–6): 1–2 — Львівська обл.: м. Львів, листяний ліс; 3–4 — Львівська обл., Яворівський р-н, ПЗ Розточчя: 3 — берег озера, 4 — листяний ліс; 5 — Закарпатська обл., Великоберезнянський р-н, с. Княгиня, хребет Стінка, гірський буковий ліс; 6 — Закарпатська обл., Великоберезнянський р-н, с. Мочар, хребет Явірник, полонина.

Mocyta fungi (Gravenhorst, 1806)

Матеріал. 349 екземплярів з України та інших країн (див. додаток).

Діагноз. Довжина тіла — 2,4–3,0 мм. Забарвлення тіла і окремих частин варіює від чорного або темно-бурого до світло-коричневого, черевце біля вершини світло-коричневе, ноги, вусики та щелепні щупики світло-коричневі. Усе тіло в дрібному та розрідженому пунктируванні; по всій поверхні тіло досить густо вкрито короткими темними щетинками; сітчаста мікроскульптура чітко виражена та добре помітна (рис. 3, 1–2).

Голова помірно крупна та поперечно-розширена, суттєво вужча та коротша за передньоспинку; за очами помітно звужується; її задні кути заокруглені. Очі крупні та не опуклі; скроні трохи довші очей (рис. 3, 2). Вусики тонкі та видовжені, їхні I–III членики видовжені, але кожен наступний трохи менший за попередній; IV членик — слабо видовжений, значно коротший за наступні; V–X членики квадратні або слабо поперечно-розширені, але кожен наступний трохи ширший і довший за попередній; XI членик подовжений, біля вершини загострений (рис. 3, 3).

Передньоспинка слабо поперечно-розширена, її ширина у 1,3–1,4 рази більша довжини, передні та задні кути диску заокруглені, найбільша ширина — в центрі диску, задній край диску трохи випуклий та скошений; щетинки — помірно густі, розташовані діагонально від центру до заднього краю диску. Надкрила короткі, майже паралельно бічні, трохи ширші або такої ж ширини, як і передньоспинка (рис. 4, 1–2).

Черевце струнке та подовжене, до вершини поступово звужується. Задній край VIII тергіта та стерніта черевця рівний, помітно звужується в напрямку заднього краю (рис. 4, 1–2). Едеагус — показано на рисунку (рис. 4, 3–4). Сперматека S-подібна, її форма сильно варіює, тому для покращення ідентифікації виду ми наводимо усі відомі оригінальні та літературні відомості про її мінливість у *M. fungi* (рис. 5, 1–72).



Рис. 3. *Mocyta fungi* (1–3): 1 – загальний вигляд тіла; 2 – передня частина тіла: голова, передньоспинка та надкрила; 3 – вусики.

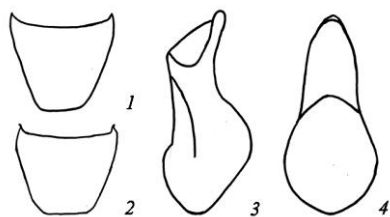


Рис. 4. *Mocyta fungi* (1–5): 1 — 8-й тергіт самки; 2 — 8-й стерніт самки; 3— едеагус, вигляд збоку; 4 — едеагус, вигляд спереду.

За зовнішніми ознаками вид дуже схожий на інші широко розповсюджені в Європі види: *M. clientula* (Erichson, 1839), *M. orbata* (Erichson, 1837) та *M. orphana* (Erichson, 1837), від яких відрізняється характерною формою сперматеки (Strand & Vik 1964; Lohse *et al.* 1974).

Аналіз усього наявного в Україні матеріалу, а також чисельні літературні відомості показують широку морфологічну мінливість сперматеки у *M. fungi*, на відміну від усіх інших видів роду, для яких характерна відносна стабільність форми сперматеки. Для переважної більшості досліджених екземплярів із України характерні сперматеки з закрученою цибулинною капсулою (рис. 5, 47, 5, 62–72), інші варіації зустрічаються не часто. Однак, під час вивчення колекційного матеріалу ми спостерігали, що різні колеги помилково відносять до *M. fungi* саме екземпляри, які мають сперматеки зі слабо закрученою цибулинною капсулою (рис. 5, 1–61). У зв'язку з цим, на основі літературних та оригінальних відомостей, ми зібрали всі відомі форми мінливості сперматек у *M. fungi*, що в подальшому має суттєво спростити ідентифікацію цього виду (рис. 5, 1–72).

Біотопія. *M. fungi* трапляється у різноманітних лісових і екотонних біотопах, у тому числі в байрачних і заплавлених лісах та штучних лісонасадженнях степової зони. У Карпатах — підіймається високо в гори. Мешкає у лісовій підстилці, по берегах водойм, під вологим листям та у рештках рослинного походження, у мохах, гнилих грибах тощо (рис. 1, 1–6, рис. 2, 1–6). Імаго в сутінках активно приваблюються до штучних джерел світла.

Поширення. Голарктичний ареал виду охоплює Євразію, Північну Африку та Північну Америку (Schülke & Smetana 2015; Klimaszewski *et al.* 2015, 2018).

Морфологічна диференціація близьких видів

Для всіх видів роду *Mocyta* характерна S-подібна сперматека з характерною формою цибулинної капсули та закрученості трубчастого стебла. Для низки видів роду *Mocyta*, як і деяких інших родів триби Athetini, характерна дуже специфічна форма сперматеки. Наприклад, у *M. clientula* (Erichson, 1839), *M. orbata* (Erichson, 1837) та *M. orphana* (Erichson, 1837). Враховуючи широку варіативну мінливість у різних представників роду *Mocyta*, надійною діагностичною ознакою є форма та характер закрученості сперматеки.

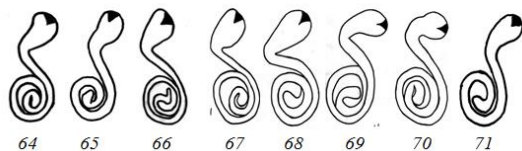
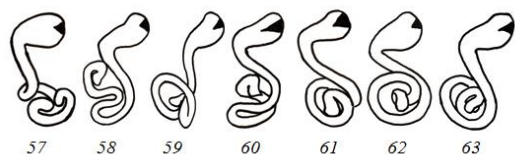
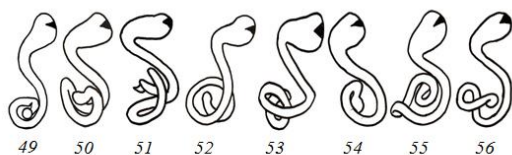
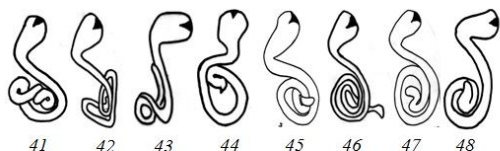
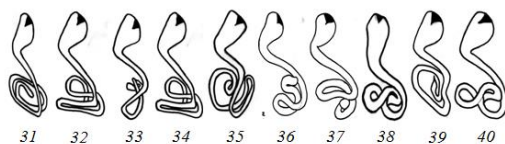
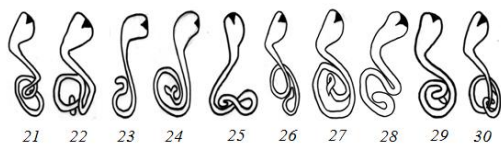
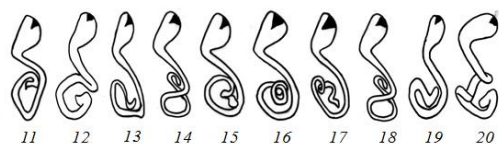
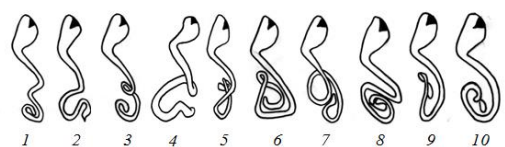


Рис. 5 (початок). Мінливість сперматеки у *Mocyta fungi*, вигляд збоку: (1–40): 1–11, 13–18, 21–27, 30–35, 39–40 — за: Korge, 1975; 12, 19–20 — за: Pašnik, 1999; 28, 36–37 — за: Klimaszewski et al. 2015; 29, 38 — за: Strand & Vick, 1964.

Рис. 5 (продовження). Мінливість сперматеки у *Mocyta fungi*, вигляд збоку: (41–71): 50–63 — за: Topp 1975a; 64 — за: Strand & Vick, 1964; 65, 71 — за: Pašnik, 1999; 66–67 — за: Korge, 1975; 68–70 — оригінал.

Для більшості представників роду *Mosyta* не характерна широка варіативність сперматеки, яка у різних видів є стабільною діагностичною ознакою. Незважаючи на використання ознак будови та форми сперматеки в діагностиці різних видів роду *Mosyta*, для окремих видів, наприклад *M. fungi*, характерна дуже широка варіативність форми сперматеки (рис. 5, 1–71).

Широка варіативність форми сперматеки *M. fungi* спричинила не тільки помилковість при ідентифікації виду в колекціях, але й багаторазове повторне описання "нових" таксонів.

Наявність великого колекційного матеріалу по *M. fungi*, а також узагальнення всіх відомих літературних відомостей з різних частин ареалу, дозволяють оцінити мінливість форми сперматеки у цього виду, що і стало приводом для детального її вивчення.

В якості загальної характерної ознаки для *M. fungi* характерна крупна, розширена біля основи цибулинна капсула, та широка варіативність трубчастого стебла сперматеки. За характером закрученості трубчастого стебла, сперматеки можна розділити на три типи:

1-й тип — не закручений або слабо закручений (рис. 5, 1–4, 9, 11–13, 19, 20, 23, 28, 54, 57, 58). Трубчасте стебло сперматеки може бути різної довжини, у тому числі: середньої або видовженим та вигнутим в різних напрямках але не закручене петлеподібним чином (зустрічається рідко).

2-й тип — петлеподібно закручений (рис. 5, 5–8, 10, 14–18, 21, 22, 24–27, 29–53, 55, 56, 59–63). Трубчасте стебло сперматеки видовжене та сильно вигнуте в різних напрямках просто або складно закручено петлеподібним чином (зустрічається часто).

3-й тип — равликоподібно закручений (рис. 5, 64–71). Трубчасте стебло сперматеки видовжене та равликоподібно закручене (найбільш характерна форма для більшості досліджених нами взірців).

Висновки

На основі опрацювання колекційних матеріалів, а також аналізу всіх відомих літературних відомостей, встановлено широкий варіативний ряд морфологічної мінливості форми сперматеки в особин *Mosyta fungi* з різних частин ареалу.

Результати проведених досліджень вказують на необхідність більш обережного використання форми сперматеки, як діагностичної ознаки *Mosyta* spp., у таксономічних роботах, особливо при описанні нових видів, на основі вивчення одного або декількох екземплярів, а також критичного перегляду описаних за цією ознакою видів.

Для виду *Mosyta fungi* скомпільовано найбільш ефективну групу діагностичних ознак, за якими його можна відносно швидко та з великою долею достовірності ідентифікувати — як в польових умовах, так і під час камеральної ідентифікації.

Водночас, уточнено і суттєво доповнено відомості про поширення *Mosyna fungii* на території України.

Подяки

Автор висловлює щирю подяку за надання матеріалу та цінні поради з питань систематики й фауністики, а також допомогу в пошуку літературних джерел та надання можливості роботи з колекційними фондовими матеріалами: З. Л. Берест, С. В. Біляковій, М. М. Біляшівському, В. Ю. Бондареву, А. Г. Бондаренко, П. Л. Войтко, Ю. М. Геряку, Г. В. Гузь, Г. Г. Гуштану, К. В. Гуштан, В. І. Дедусь, О. М. Дрогваленку, В. М. Єрмоленку, Ю. В. Канарському, Н. П. Коваль, С. В. Коновалову, В. О. Корнєєву, А. Г. Котенку, В. В. Ландику, В. В. Мартинову, О. В. Мартинову, А. А. Петренку, Н. Ю. Полчаніновій, В. Б. Різуну, К. Ю. Савченко, Т. В. Сові, О. Ю. Солодовникову, В. В. Тереховій, Т. А. Трихліб, В. О. Чумаку, Л. І. Фали, С. В. Фоміну, В. П. Форощуку, П. М. Шешураку та Т. П. Яницькому.

Роботу виконано в рамках наукової теми Державного природознавчого музею НАН України № 0120U101162: «Оцінка біотичного різноманіття модельних груп членистоногих Українських Карпат з використанням сучасних інформаційних технологій».

Додаток. Перелік місць збору матеріалу

Україна

АР Крим: Радянський р-н, с. Завітне, 45.133977 N, 36.423837 E, 10.08.2003, на світло, 4 екз., С. Глотов; там само, берег озера, в гнилих рослинних рештках, 12.08.2003, на світло, 1 екз., С. Глотов (всі — КГЛ); гора Чатирдаг, 44.734179 N, 34.281192 E, 26.08.1978, 1 екз., А. Петренко (ІЗШК).

Волинська обл.: «Волинь» [Vol.], 50.438449 N, 30.534035 E, без дати, 1 екз., J. Hochhuth (ННПМ); Ковельський р-н, с. Зелена, 51.172405 N, 24.687869 E, 12.08.1988, 1 екз., А. Петренко (ІЗШК); Турійський р-н, смт Турійськ, 51.088980 N, 24.518209 E, на світло, 13.07.2010, 1 екз., П. Войтко (всі — КВТ).

Дніпропетровська обл.: Новомосковський р-н, с. Андріївка, 47.900262 N, 36.196158 E, 10.06.2009, 1 екз., Л. Фали (КФЛ).

Донецька обл.: Володарський р-н, «Кам'яні Могили», 47.303517 N, 37.078031 E, лов на світло, 25-27.06.2010, 2 екз. (КГЛ); м. Дебальцево, 48.315566 N, 38.418985 E, байрачний ліс, в підстилці, 1.05.2012, 2 екз., С. Глотов (КГЛ); м. Донецьк, 48.008245 N, 37.870352 E, 27.08.1999, 1 екз., Т. Трихліб (ІЗШК); Парк Ленінського Комсомолу, 48.020778 N, 37.812720 E, лісова підстилка, 26.05.2001, 1 екз., В. Мартинов; там само, 28.07.-4.08.2001, 4 екз., В. Мартинов; там само, 3.10.2004, 3 екз., В. Мартинов; там само, 4.10.2003, 7 екз., В. Мартинов; там само, Парк «Путиловский», 48.0678 N, 37.7827 E, лісова підстилка, 26.05.2000, 1 екз., В. Мартинов; там само, 27.05.2000, 7 екз., В. Мартинов; там само, 26.07.-2.08.2003, 2 екз., В. Мартинов; там само, 19-26.07.2004, 1 екз., В. Мартинов; там само, 29.09.2001, 1 екз., В. Мартинов; там само, 2.10.1999, 2 екз., В. Мартинов; там само, 4.10.2003, 1 екз., В. Мартинов; Парк «Щербакова», 47.995334 N, 37.789991 E, лісова підстилка, 19-26.07.2004, 1 екз., В. Мартинов; там само, 19-26.08.2004, 5 екз., В. Мартинов; там само, балка Раковка, 47.9387 N, 37.6896 E, лісова підстилка, 05.1999, 1 екз., В. Мартинов; там само, 28.05.1999, 1 екз., В. Мартинов; там само, 27.07.-03.08.2003, 3 екз., В. Мартинов; там само, 5.10.2003, 4 екз., В. Мартинов (всі — КДОННУ); Костянтинівський р-н, РЛП «Клебан-Бик», 48.430430 N, 37.672796 E, 1-2.07.2010, 30 екз., С. Глотов; Слов'янський р-н, м. Слов'янськ,

48.853864 N, 37.625427 E, 4.07.2010, 1 екз., С. Глотов (всі — КГЛ); Ясинуватський р-н, м. Ясинувата, 48.113153 N, 37.865096 E, 25.07.1999, 11 екз., В. Мартинов (всі — КДОННУ).

Житомирська обл.: Житомир, 50.256578 N, 28.658954 E, без дати, 1 екз., (ІЗШК).

Закарпатська обл.: Великоберезнянський р-н, с. Книгиня, хребет Стінка, 961 м н.р.м., 48.999267 N, 22.506984 E, 21.06.2018, ліс, екотон, 18.05.2019, екотон, 1 екз., Н. Коваль; с. Мочар, хребет Явірник, 1010 м н.р.м., 48.911741 N, 22.556342 E, 05.06.2018, ліс, 2 екз., Н. Коваль; (всі — ККОВ); Тячівський р-н, с. Мала Уголька, 48.193230 N, 23.629006 E, 05.05.2017, 8 екз., В. Чумак; там само, 02.06.2017, 25 екз., В. Чумак; там само, 20.06.2017, 4 екз., В. Чумак (всі — КЧМ).

Запорізька обл.: Василівський р-н, с. Скельки, НПП «Великі Луки», 47.430388 N, 35.070558 E, 5.06.2011, 4 екз., Л. Фали (КФЛ).

Івано-Франківська обл.: Івано-Франківськ, с. Угорники [U], 48.919879 N, 24.762125 E, 11.7.[рік не вказаний], 1 екз.; Яремчанський р-н, смт Ворохта [Worochta], 48.284073 N, 24.559030 E, 0.5.[1]925, 14 екз.; там само, без дати, 2 екз., (всі — ДПМ).

Київська обл.: Київ [K.], 50.438449 N, 30.534035 E, без дати, 3 екз., J. Hochhuth (ННПМ); Гідропарк, 4 екз., 14.06.2006 А. Петренко; Голосіївський р-н, 09.09.2008, 5 екз.; Святошинський р-н, Новобіличі, 9 екз., 12.08.1984 А. Петренко; Миронівський р-н, с. Луковице, 04.06.1999, 1 екз., А. Котенко (всі — ІЗШК).

Кіровоградська обл.: Світловодський р-н, с. Білецьківка, 12.08.1982, 8 екз., А. Петренко (ІЗШК).

Луганська обл.: Антрацитівський р-н, с. Іванівка, 48.231811 N, 38.970087 E, 17.04.–05.05.2011, 1 екз., В. Ландик; м. Ровеньки, Дубова Балка, 48.065493 N, 39.381823 E, байрачний ліс, у підстилці, 15.06.2010, 1 екз., С. Глотов (КГЛ); 29–30.04.2012, 1 екз., С. Глотов; Біловодський р-н, с. Городище, ботанічний заказник імені К. Юницького, 49.049823 N, 39.650706 E, 10–11.06.2009, 1 екз.; Кремінський р-н, с. Кудряшівка, 49.031578 N, 38.445590 E, 30.06.2009, 4 екз., С. Глотов; Лутугинський р-н, окр. с. П'ятигорівка, 48.351032, N, 39.375127 E, 17.06.2009, 4 екз., С. Глотов; Міловський р-н, заповідник «Стрільцівський степ», 49.299734 N, 40.083419 E, 17-25.05.2002, 1 екз., В. Форощук; там само, 24.07.1999, 1 екз., В. Форощук; там само, 24-28.07.1999, 4 екз., В. Форощук; там само, 26.07.1999, 2 екз., В. Форощук; там само, 27.07.1999, 1 екз., В. Форощук; там само, 29.07.1999, 3 екз., В. Форощук; там само, 18.05.2000, 2 екз., В. Форощук; там само, 21.05.2000, 1 екз., В. Форощук; там само, 23.05.2000, 1 екз., В. Форощук; там само, 24.05.2000, 1 екз., В. Форощук; там само, 25–28.05.2000, 3 екз., В. Форощук (всі — КФР); там само, 26.07.2010, 3 екз., С. Глотов (КГЛ); там само, 7-30.05.2009, 3 екз., Н. Полчанінова (КГЛ); Попаснянський р-н, с. Шипилівка, 48.964121 N, 38.285153 E, 7.07.2010, 3 екз., С. Глотов; Свердловський р-н, заповідник «Провальський степ», 48.155359 N, 39.865589 E, 26.05.2010, 4 екз., С. Глотов; 27.05.2010, 1 екз., С. Глотов; 31.05.2010, там само, 2 екз., С. Глотов; там само, 4.06.2010, 2 екз., С. Глотов; там само, 10.06.2010, 8 екз.; там само, 21.07.2009, 1 екз., С. Глотов; там само, 22.07.2009, 14 екз., С. Глотов (всі — КГЛ); Слов'яносербський р-н, с. Трьохізбенка, 48.746367 N, 38.979854 E, 29.05.2010, 1 екз.; там само, 9.06.2010, 4 екз.; там само, 22–25.08.2010, 3 екз.; там само, 28.08.–1.09.2010, 4 екз., С. Коновалов; там само, 16–20.09.2010, 3 екз., С. Коновалов (всі — КГЛ, ККОН).

Львівська обл.: Городоцький р-н, с. Бартатів [Bar], 49.798905 N, 23.820259 E, 3.8.[рік не вказаний], 1 екз., м. Львів 49.839337 N, 24.030204 E, [«Lwów», «L[wów]», «Okolica Lwowa», «H[olosko]», «K[rywczyce]», «Pasiеki»], 22.3.[рік не вказаний], 3 екз.; там само, 1.5.[рік не вказаний], 1 екз.; там само, Богданівка [Bg], 49.851623 N, 24.436497 E, 26.10.[рік не вказаний], 1 екз., там само, 19.10.[рік не вказаний], 1 екз., там само, там само, Пасіки Зубрицькі [Pasiеki], 6.05.[1]917, 5 екз., смт Брюховичі [Brzuchowice], 49.901268 N, 23.967150 E, 6.4.[1]926, 2 екз., там само, 30.09.[рік не вказаний], 1 екз., там само, 11.1.[рік не вказаний], 1 екз., там само, 14.07.[рік не вказаний], 1 екз.; там само, с. Зубра [Zubra], 49.764882 N,

24.053371 E, без дати, 2 екз. (всі — ДПМ); Яворівський р-н, заповідник Розточчя, 49.947253 N, 23.655512 E, 24.08.1988, 2 екз., А. Петренко (ІЗШК).

Миколаївська обл.: Березанський р-н, с. Ташино, 46.906371 N, 31.120910 E, 18.09.2011, 1 екз., Л. Фали (КФЛ).

Одеська обл.: Одеський р-н, с. Дачне [радгосп «Дачний»], 46.563684 N, 30.550458 E, 25.06.1977, 1 екз., З. Берест (ІЗШК).

Полтавська обл.: м. Кременчук, 49.084123 N, 33.409319 E, 22.06.1984, 1 екз., А. Петренко (ІЗШК).

Сумська обл.: Середино-Будський р-н, Деснянсько-Старогутський НПП, Старогутська ділянка, 52.333800 N, 33.696230 E, 21.06.2006, 4 екз., А. Петренко (ІЗШК).

Тернопільська обл.: Чортківський р-н, с. Буцики [В], 49.319994 N, 26.025245 E, 6.8.[рік не вказаний], 1 екз., там само, 4.8.[рік не вказаний], 2 екз.; там само, 9.08.[рік не вказаний], 1 екз.; там само, 10.08.[рік не вказаний], 1 екз.; там само, 6.08.[рік не вказаний], 1 екз. (всі — ДПМ).

Харківська обл.: Зміївський р-н, с. Гайдари, 49.628933 N, 36.315894 E, листяний ліс, волога яруга, на повалених деревах, в копрофорах *Ganoderma lipsiense*, 11.06.1992, 1 екз., А. Дрогваленко; там само, нагірна діброва, в копрофорах *Xerocomus badius*, 16.07.1992, 1 екз., А. Дрогваленко; там само, лов на світло, 30.07.2009, 5 екз., В. Терехова (всі — МПХНУ).

Херсонська обл.: Чаплинський р-н, заповідник Асканія Нова, 46.469618 N, 33.982326 E, цілинний степ, 28.05.1974, 1 екз., В. Єрмоленко (ІЗШК).

Черкаська обл.: Канівський р-н, Канівський ПЗ, 49.722612 N, 31.534495 E, 20.07.2008, 1 екз., С. Белякова (КГЛ).

Чернівецька обл.: м. Чернівці [«Bukowina, Cernowitz»], 48.295066 N, 25.933917 E, без дати, 4 екз., (ЗМ УТШК).

Чернігівська обл.: м. Ніжин, 51.039696 N, 31.877454 E, 11.05.1996, 4 екз., П. Шешурак (КШР).

Поза межами України

Австрія: Грац, 47.061408 N, 15.445908 E, 2 екз., без дати, Dr. Peneke (ЗМ УТШК).

Азербайджан: Нахичеванская АР: г. Билав 39.0442 N 45.9431 E, в наносах, 16.05.1976, 1 екз., А. Петренко (ІЗШК). Білорусь: Гомельська обл., Рогачовський р-н, берег р. Березіна, в берегових наносах, 8.08.1974, 3 екз., В. Надворний (ІЗШК). Грузія: 129 км від м. Батумі, поляна, під каменями та в підстилці, 9.06.1977, 1 екз., А. Петренко (ІЗШК).

Німеччина: Тюрінгія [Thüringen], 1 екз., (ІЗШК). Польща: м. Краків [Skaly Pan!], 50.063057 N, 19.993542 E, 8.4. [рік не вказаний], 1 екз.; там само, Парк Болонія [Kł. Błonia], 15.4. [рік не вказаний], 5 екз.; там само, Borek Faletskiy [Borek Fal], 21.4. [рік не вказаний], 5 екз.; Wadowice [Wd], 5.8. [рік не вказаний], 1 екз.; (всі — ДПМ).

Російська Федерація: м. Москва [Mokwa], 1 екз., (ІЗШК); Краснодарський край, м. Краснодар, берег р. Кубань, 15–19.09.2007, в наносах, 4 екз., С. Глотов (КГЛ).

Локалітет не встановлений або етикетка відсутня: [етикетка відсутня], 7 екз.; [bo], 26.3.[рік не вказаний], 2 екз., там само, 25.3.[рік не вказаний], 1 екз.; [Td], 11.9. [рік не вказаний], 2 екз.; 22.6.[рік не вказаний], 2 екз.; (всі — ДПМ).

Література

- Богданов, Ю. А. 1985. *Фауна и экология стафилинид Закарпаття*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Киев, 1–23.
- Глотов, С. В. 2010. Материалы к фауне стафилинид подсемейства Aleocharinae (Coleoptera, Staphylinidae) Луганской области. Сообщение 1 (Триба Athetini). *Природничий альманах*, **14**: 98–106.
- Глотов, С. В. 2012. К изучению фауны жуков-стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) заповедника Провальская степь. *Біологія: від молекули до біосфери. Матеріали VII Міжнародної конференції молодих учених*. ФОП Шаповалова Т. М., Харків, 249–351.
- Глотов, С. В. 2019. Попередній огляд жуків стафілінід підродини Aleocharinae (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae) південного сходу України. *Ужгородські ентомологічні читання-2019: Тези доповідей Міжнародної наукової конференції*. Ужгород, Говерла, 35.
- Глотов, С. В. 2020. Огляд роду Plataraea Thomson, 1858 (Coleoptera, Staphylinidae: Aleocharinae) України. *Український ентомологічний журнал*, **18** (1–2): 36–40.
- Глотов, С. В. 2021. Жуки-стафілініди підродини Aleocharinae (Coleoptera, Staphylinidae) південного сходу України. Автореф. дис. ... канд. біол. наук, Київ, 1–20.
- Коваль, Н. П., С. В. Глотов. 2020. Аналіз різноманіття угруповань жуків-стафілінід (Coleoptera, Staphylinidae) верхньої межі лісу Полонинського хребта Закарпатської області. *Українська ентомофауністика*, **11** (1): 36–37.
- Кашеев, В. А. 1984. *Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) из подстилки широколиственных лесов Полтавской области*. Издание ВИНТИ РАН, **770**: 1–14.
- Крыжановский, О. Л., В. М. Емец. 1972. К методике препаровки гениталий у жуков. *Энтомологическое обозрение*, **51** (1): 197–199.
- Никитский, Н. Б., И. Н. Осипов, М. В. Чемерис, В. Б. Семенов, А. А. Гусаков. 1996. Жесткокрылые — ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-Террасного биосферного заповедника. *Сборник трудов Зоологического музея МГУ*, **36**: 35–37.
- Петренко, А. А. 1974. *Коротконадкрылые жуки, или стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) Среднего Приднепровья*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Киев, 1–25.
- Плигинский, В. Г. 1928. Жуки Крыма V. *Записки Крымского общества естествоиспытателей и любителей природы*, **10**: 40–100.
- Черкунов, Н. 1889. Список жуков, водящихся в Киеве и его окрестностях. *Записки Киевского общества естествоиспытателей*, **10** (1): 147–204.
- Якобсон, Г. Г. 1909–1910. *Жуки России и Западной Европы*. СПб, Издание А. Ф. Девриена. **8–9**: 528–569.
- Brundin, L. 1940. Studien über die Atheta-Untergattung Oreostiba Ganglb. (Col. Staphylinidae). *Entomologisk Tidsrift*, **61**: 56–130.
- Brundin, L. 1943. Zur Kenntnis einiger in die Atheta-Untergattung Metaxya M. & R. gestellten Arten (Col. Staphylinidae). Lunds Universitets Arsskrift. *Kunglige Fysiografiska Sällskapets Handlingar*, **54**: 1–38.
- Brundin, L. 1945. Eine neue Aleocharinen-Gattung aus Nordeuropa. *Opuscula Entomologica*, **10**: 100–107.
- Brundin, L. 1948. Microdota-Studien (Col. Staphylinidae). *Entomologisk Tidskrift*, **69**: 8–66.
- Brundin, L. 1952. Acrotona-Studien (Gattung Atheta, Col., Staphylinidae.). *Entomologisk Tidskrift*, **73**: 93–128.
- Brundin, L. 1954a. Die paläarktischen Arten der Atheta-Untergattung Dimetrota Muls. et Rey (Col., Staphylinidae). Eine systematische Studie. *Arkiv for Zoologi*, **5** (2): 369–434.
- Brundin, L. 1954b. In: Hansen V.: *Biller XVII. Rovbiller 3. Del. Danmarks Fauna 59*. Kobenhavn, G. E. C., Gads Forlag, 1–499.
- Brundin, L. 1954c: Neue palaearktische Arten der Gattung Atheta C. G. Thoms. (Col., Staphylinidae). *Norsk Entomologisk Tidsskrift*, **9**: 1–17.
- Brundin, L. 1954d: Die paläarktischen Arten der Atheta-Untergattung Dimetrota Muls. et Rey (Col., Staphylinidae). Eine systematische Studie. *Arkiv for Zoologi*, **5** (2): 369–434.

- Cameron, M. 1939. *Fauna of British India including Ceylon and Burma. Coleoptera Staphylinidae, Volume 4 (1–2)*. Taylor and Francis, London, 1–691.
- Casey, T. L. 1894. Coleopterological notices. V. *Annals of the New York Acad. Sci.*, **7**: 281–606.
- Casey, T. L. 1910. *New species of the staphylinid tribe Myrmedoniini. Memoirs on the Coleoptera 1*. New Era Printing Co., Lancaster, Pennsylvania, 1–84.
- Elven, H., L. Bachmann, V. I. Gusarov. 2012. Molecular phylogeny of the Athetini-Lomechusini-Ecitocharini clade of aleocharine rove beetles (Insecta). *Zoologica Scripta*, **41**: 617–636.
- Elven, H., L. Bachmann, V. I. Gusarov. 2010. Phylogeny of the tribe Athetini (Coleoptera: Staphylinidae) inferred from mitochondrial and nuclear sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **57** (1): 84–100.
- Dybas, L. K., H. S. Dybas. 1981. Coadaptation and taxonomic differentiation of sperm and spermathecae in featherwings beetles. *Evolution*, **35** (1): 168–174.
- Ganglbauer, L. 1895. *Die Käfer von Mitteleuropa. 2. Familienreihe Staphyloinoidea. Theil I. Staphylinidae, Pselaphidae*. Wien, Carl Gerold's Sohn, 1–881.
- Gusarov, V. I. 2003. Revision of some types of North American aleocharines (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae), with synonymic notes. *Zootaxa*, **353**: 1–134.
- Johansen, J. P. *Danmarks rovbiller eller Billefam. Staphylinidae's danske Slaegter og Arter*. København, Bianco Lunos Bogtrykkeri, 1–660.
- Kevan, D. K. 1965. Atheta (Acrotona) amplicollis (Mulsant et Rey) (Col., Staphylinidae) new to the British list. *Entomologist's Monthly Magazine*, **101** (1211–1213): 122–124.
- Klimaszewski, J., J. Sweeney, J. Price, G. Pelletier. 2005. Rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in red spruce stands, eastern Canada: diversity, abundance, and descriptions of new species. *The Canadian Entomologist*, **137**: 1–48.
- Klimaszewski J., Assing V., Majka C. G., Pelletier G., Webster R. P., Langor D. 2007. Records of adventive aleocharine beetles (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) found in Canada. *The Canadian Entomologist*, **139**: 54–79.
- Klimaszewski, J., D. Langor, G. Pelletier, C. Bourdon, L. Perdureau. 2011. *Aleocharine Beetles (Coleoptera, Staphylinidae) of the Province of Newfoundland and Labrador, Canada*. Pensoft Publishers, Sofia, Moscow, 1–313.
- Klimaszewski, J., R. P. Webster, C. Bourdon, G. Pelletier, B. Godin, D. W. Langor, 2015. Review of Canadian species of the genus Mocyta Mulsant & Rey (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae), with the description of a new species and a new synonymy. *Zookeys*, **487**: 111–139.
- Klimaszewski, J. R. Webster, D. Langor, A. J. Brunke, A. Dawies, C. Bourdon, M. Labrecque, A. F. Newton, J. A. Dorval, J. H. Frank, 2018. Aleocharine rove beetles of Eastern Canada (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae): a glimpse of megadiversity. Springer, Cham, 1–902.
- Kraatz, G. 1856. *Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. Erste Abtheilung Coleoptera. Zweiter Band Lieferung 1 und 2*. Nicolai, Berlin, 1–376.
- Korge, H. 1975. Untersuchungen einer parthenogenetischen Population von Atheta fungi (Gravenhorst, 1806). *Entomologische Blätter*, **71** (3): 165–172.
- Lohse, G. A. *Family Staphylinidae. II*. In: Freude, H., K. W. Harde, G. A. Lohse. 1974. *Die Käfer Mitteleuropas. Bd. 5*. Krefeld, Goecke et Evers Verlag, 1–381.
- Lohse, G. A., Smetana A. 1985. Revision of the types of species of Oxypodini and Athetini (*sensu* Seevers) described by Mannerheim and Mäklin from North America (Coleoptera: Staphylinidae). *The Coleopterists Bulletin*, **39**: 281–300.
- Lohse G. A., Klimaszewski J., Smetana A. 1990. Revision of arctic Aleocharinae of North America (Coleoptera: Staphylinidae). *The Coleopterists Bulletin*, **44**: 121–202.
- Łomnicki, M. A. 1875. Chrzęszcze zebrane w okolicy Stanisławowa. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*, **9**: 154–182.
- Łomnicki, M. A. 1884. *Catalogus Coleopterorum Haliciae*. Sumptibus L. Zontaki, Custodis Musaci Dzieduszyckiani, Leopoli, 1–43.
- Münster, T. G. 1925. Bidrag til kjendskaben om slekten Atheta Thoms. (Col., Staph). *Norsk Entomologisk Tidsskrift*, **2**: 5–30.

- Newton, A. F., C. G. Chacon, D. S. Chandler. 2005. Checklist of the Staphylinidae (Coleoptera) of Colombia *Biota Colombiana*, **6** (1): 1–72.
- Pace, R. 2004a: Beschreibung von *Atheta* (*Acrotona*) *attaleensis* sp. n. aus der Süd-Türkei und Bemerkungen zur Verbreitung von *Aleochara cambrica* (Wollaston, 1855) (Coleoptera, Staphylinidae). *Veröffentlichungen Naturkundemuseum Erfurt*, **23**: 183–185.
- Pace, R. 2004b: Hygromini e Athetini della Cina con note sinonimiche (Coleoptera, Staphylinidae). *Revue Suisse de Zoologie*, **111** (3): 457–523.
- Palm, T. 1970. 9. Skalbaggar. Coleoptera. Kortvingar: Fam. Staphylinidae. Underfam. Aleocharinae (*Atheta*). *Svensk Insektafauna*, **6** (52): 117–296.
- Pašnik, G. 1999. *Atheta* (*Bessobia*) *bashkirica* sp.n. from South Ural (Coleoptera, Staphylinidae: Aleocharinae). *Acta Zoologica Cracoviensia*, **42**: 365–368.
- Peschke, K. 1978. Funktionsmorphologische Untersuchungen zur Kopulation von *Aleochara curtula* Goeze (Coleoptera, Staphylinidae). *Zoomorphologie*, **89** (2): 157–184.
- Reitter, E. 1909. *Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reichs. Nach der analytischen Methode bearbeitet*. Stuttgart, K. G. Lutz, **2**: 1–392.
- Schülke, M., A. Smetana. 2015. Staphylinidae Latreille, 1802. In: Löbl, I., D. Löbl. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera vols. 1 & 2, Hydrophiloidea–Staphylinoidea*. Brill, Leiden & Boston, 304–1134.
- SeEVERS, C. H. 1978. A generic and tribal revision of the North American Aleocharinae (Coleoptera: Staphylinidae). *Fieldiana Zoology*, **71**: 1–289.
- Smetana, A. 2004. Family Staphylinidae (except subfamilies Pselaphinae and Scaphidiinae). In: Löbl, I., A. Smetana (eds). *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Volume 2. Hydrophiloidea, Histeroidea, Staphylinoidea*. — Apollo Books, Stenstrup, 237–698.
- Strand, A., A. Vik. 1964. Die genitalorgane der nordischen Arten der Gattung *Atheta* Thoms. (Col., Staphylinidae). *Norsk Entomologisk Tidsskrift*, **12** (5-8): 327–335.
- Thomson, C. G. 1861. *Skandinavien Coleoptera, synoptiskt bearbetade. Tom. III*. Lund, Berlingska Boktryckeriet, 1–278.
- Topp, W. 1975a. Morphologische Variabilität, Diapause und Entwicklung von *Atheta fungi* (Grav.). *Zoologische Jahrbücher*, **102** (1): 101–127.
- Topp, W. 1975b. Zur Larvalmorphologie der *Athetae* (Col., Staph.). *Stuttgauer Beiträge zur Naturkunde*, **A** (268): 1–23.

Резюме

ГЛОТОВ, С. В. Морфологічна мінливість сперматеки у *Mocyta fungi* (Insecta: Coleoptera: Staphylinidae). — Вивчено мінливість сперматеки у *Mocyta fungi* (Gravenhorst, 1806) — широко поширеного голарктичного виду, який за сукупністю морфологічних та біологічних ознак на сьогоднішній день належить до роду *Mocyta* Mulsant & Rey, 1874, триби Athetini Casey, 1910, підродини Aleocharinae Fleming, 1821, родини Staphylinidae Latreille, 1802, ряду Coleoptera Linnaeus, 1758. На основі опрацювання колекційних матеріалів з музейних фондів колекцій, власних зборів і зборів українських ентомологів, було вивчено 349 екземплярів з України, Австрії, Азербайджану, Білорусії, Грузії, Німеччини, Польщі та Росії, а також аналізу всіх відомих літературних відомостей був складений широкий варіативний ряд значної морфологічної мінливості сперматеки *Mocyta fungi*. Широка морфологічна мінливість форми сперматеки у *Mocyta fungi* в різних частинах ареалу вказує на необхідність уважного використання цієї діагностичної ознаки в таксономічних роботах, особливо при описанні нових видів, на основі вивчення одного або декількох екземплярів. Крім того, для *Mocyta fungi* скомпільовано найбільш ефективну групу діагностичних ознак, за якими його можна швидко та з великою долею достовірності ідентифікувати — як у лабораторних, так і в польових умовах. Водночас уточнені та суттєво доповнені відомості про поширення виду на території України.

Географічне поширення та видова діагностика представників карбон-пермського роду *Gzheloceras* (Cephalopoda: Nautiloidea)

Віталій С. Дернов

Інститут геологічних наук НАН України (Київ)
e-mail: vitalydernov@gmail.com; <https://orcid.org/0000-0002-5873-394X>

DERNOV, V. Geographical distribution and species diagnostics of the Carboniferous and Permian genus *Gzheloceras* (Cephalopoda: Nautiloidea). — The article is devoted to an attempt to trace the ways of distribution of Late Paleozoic nautilids *Gzheloceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954. The genus *Gzheloceras* Ruzhencev et Shimansky (Cephalopoda: Nautiloidea) includes a large number of species from Carboniferous and Permian sediments. Representatives of the genus *Gzheloceras* were distributed mainly in the northern hemisphere. They inhabited the warm epicontinental seas of the northern and north-western periphery of the Palaeo-Tethys. Species of the genus *Gzheloceras* differ from each other by insignificant differences in the position of the siphuncle, the details of the surface ornamentation, less often in the form of suture and the shape of the cross section of the whorls. The form of the conch and a transverse ornamentation indicate a nectobenthic lifestyle of the genus *Gzheloceras*. The centre of origin of the genus is the waters on the place of modern Kazakhstan. In the Serpukhovian or Early Bashkirian, representatives of the genus *Gzheloceras*, apparently, dispersed into the Urals. The genus *Gzheloceras* flourished in the Early Permian of the Urals.

Вступ

В комплексах неамоноїдних цефалопод пенсильванію Донбасу (Східна Україна) помітну роль відіграють представники роду *Gzheloceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954 (Либрович 1939; неопубл. дані автора). Разом із родами *Parametacoceras*, *Metacoceras*, *Domatoceras*, *Paradomatoceras*, *Liroceras*, *Peripetoceras*, *Ephippioceras*, *Megaglossoceras* та деякими іншими вони складають ядро наутилоїдних асоціацій. У зв'язку з цим нами проведено аналіз географічного поширення представників роду *Gzheloceras* з метою з'ясування їх значення для вивчення зв'язків фаун наутилід палеобасейнів пізнього палеозою. Результати цього аналізу представлені в даній роботі.

В основу дослідження покладено аналіз морфологічних особливостей, екології, а також стратиграфічного і географічного поширення представників роду *Gzheloceras* і деяких близьких до нього таксонів (*Pseudogzheloceras*, *Celox* та ін.). У процесі дослідження також використані попередні результати вивчення колекції решток кам'яновугільних наутилід Донецького басейну (колекція IGSU-4, що зберігається у Відділі стратиграфії та палеонтології палеозойських відкладів Інституту геологічних наук НАН України, Київ; збори автора, 2008–2014 рр.).

Результати

На даний момент до роду *Gzheloceras* Ruzhencev et Shimansky відноситься велика кількість видів із кам'яновугільних і пермських відкладів. Нижче дається коротка характеристика зазначеного роду.

Клас Cephalopoda Cuvier, 1797

Підклас Nautiloidea Agassiz, 1847

Ряд Nautilida Agassiz, 1847

Надродина Tainocerataceae Hyatt, 1883

Родина Tainoceratidae Hyatt, 1883

Під *Gzheloceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954

Nautilus: Цветаева, 1888: 10 (p.p.).

Gzheloceras: Руженцев & Шиманский 1954: 75–76; Шиманский 1962: 125; Kummel 1964: 414; Шиманский 1967: 73–74 (p.p.); Dzik 1984: 173, Kullmann 2005: 72.

Типовий вид. *Gzheloceras uralense* Ruzhencev et Shimansky, 1954; нижня перм, артинський ярус (Казахстан).

Diagnosis. Conch is evolute and discoidal. The whorls are slowly increase in height and width. The cross section of young whorls is biangular; adult whorls are from cross-elliptical to hexagonal in shape. Transverse lateral ribs are observed; thin longitudinal ribs are also rarely present. The siphuncle is subcentral. The conch has a wide umbilical perforation. Suture has shallow ventral, lateral and dorsal lobes.

Видовий склад. *G. aisenvergi* Dernov, sp. nov. (in press; нижній серпухов Донецького басейну¹), *G. antiquum* Shimansky, *G. striatum* Shimansky, *G. fatiscantum* Shimansky, *G. memorandum* Shimansky, *G. nikitini* (Tzwetaeva), *G. tscheffkini* (Verneuil) із кам'яновугільних відкладів та *G. biangulare* Ruzhencev et Shimansky, *G. ellipsoidale* Ruzhencev et Shimansky, *G. sholakense* Ruzhencev et Shimansky, *G. uralense* Ruzhencev et Shimansky із пермських утворень.

Види роду *Gzheloceras* відрізняються один від одного несуттєвими відмінностями в положенні сифона, деталями скульптури, рідше — ступенем розсіченості лопатевої лінії та формою поперечного перетину завитків.

¹ Наутиліда з еволютною, дисковидною черепашкою, а також з поперечними латеральними ребрами та поздовжнім валиком вздовж вентрального краю. Від інших представників роду новий вид відрізняється формою поперечного перетину завитка. Наявність двох ледве помітних жолобків на вентральній стороні наближує описаний вид до *Gzheloceras memorandum* Shimansky, 1967 (серпуховський ярус, Казахстан). Тим не менш, інші особливості морфології обох видів суттєво розрізняються.

Залишається незрозумілим систематичне положення «*Pleuromutilus*» *pulcher* Crick із серпуховсько-башкирських відкладів Британії (Crick 1904). За формою черепашки, а також скульптурою і формою поперечного перетину завитку черепашки цей вид близький до представників роду *Gzheloceras*. Проте у черепашок наUTILІД «*Pleuromutilus*» *pulcher* відсутній умбілікальний отвір. Не зовсім зрозуміло також стратиграфічне поширення цього виду, так як Хайнд (Hind 1920) вказує його, як і Крік (Crick 1904), з Millstone Grit (на-мюр) і Coal Measures (вестфал) Англії.

Ряд видів, що були віднесені В. М. Шиманським (1967) і деякими більш ранніми авторами до родів *Metacoceras*, *Pleuromutilus*, *Gzheloceras* та ін., автор схильний виділяти в окремий рід — *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. (in press²).

Зауваження. Є. Дзік (Dzik 1984) вважав рід *Celox* Shimansky, 1967 із візейського та серпуховського ярусів Казахстану і верхнього карбону або нижньої пермі острова Врангеля (Арктика) молодшим синонімом *Gzheloceras*. Потрібно відзначити, що казахстанський представник роду *Celox* (*C. erratica* Shimansky, 1967) відрізняється від представників роду *Gzheloceras* лише формою поперечного перетину завитка черепашки, тому Дзік може виявитися правим. Поки що питання самостійності роду *Celox* залишається відкритим.

Поширення. Ареал роду включає Австрію (Kullman 2005), Східну Україну (Либрович 1939; неопубліковані дані автора), Росію (Shchedukhin & Leonova 2020), Казахстан (Руженцев & Шиманский 1954; Шиманский 1967), Узбекистан (Шиманский 1967), Таїланд (Fujikawa *et al.* 1999), Китай (Zhang *et al.* 1994) та Болівію (Ishibashi & Fujikawa 1999). Рід відомий з відкладів нижнього карбону — нижньої пермі (Шиманский 1967).

Палеоекологія. Форма черепашки і груба поперечна скульптура свідчать про нектобентосний спосіб життя представників роду *Gzheloceras* (Barskov *et al.* 2008).

Особливості географічного поширення роду *Gzheloceras*

Центром походження роду *Gzheloceras* Ruzhencev et Shimansky є палеоакваторії на місці сучасного Казахстану (рис. 1), де найдавніші представники цього роду відомі у візейських відкладах (Шиманский 1967).

Присутність гжелоцерасів (*G. aisenvergi* Dernov, sp. nov.) у нижньому серпухові Донецького басейну може свідчити про прямий зв'язок між акваторіями сучасної Східної України та Казахстаном у візейському та серпуховському віках (ранній карбон).

² Тайноцератида з еволютною дисковидною черепашкою. Присутній умбілікальний отвір. Поперечний перетин дорослих завитків субквадратної або майже прямокутної форми. Скульптура представлена масивними поперечними ребрами на латеральних сторонах. Сифон субцентрального або розташований між вентральною стороною та центром (положення сифона невідоме для більшості видів роду). Лопатева лінія має вентральну, латеральну та дорсальну лопаті; іноді на умбілікальній стінці є сидло чи лопать.

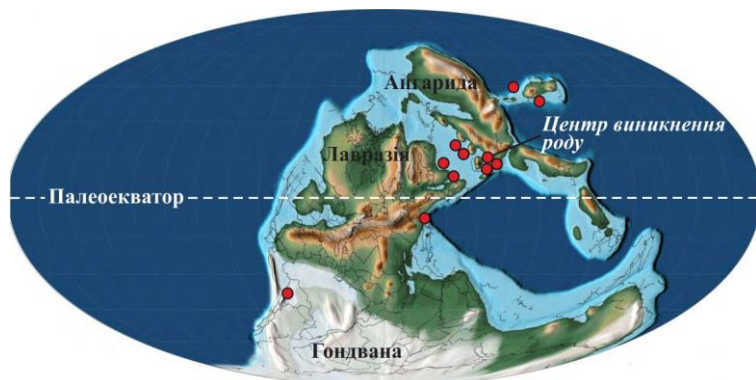


Рис. 1. Географічне поширення роду *Gzheloceras* Ruzhencev et Shimansky в карбоні (види та форми позначено червоними кругами). Палеогеографічну основу взято з «Атласу карбон-пермських палеогеографічних карт» (Scotese 2014, зі змінами).

Незважаючи на те, що Донбас і Казахстан в карбоні відносилися до різних палеобіогеографічних провінцій (Einor *et al.* 1965), зв'язок їх акваторій в пізньому візі і серпухові підтверджується результатами вивчення пелеципод (Кагарманов 1975), а також брахіопод, моховаток та інших груп морської фауни (Einor *et al.* 1965). Слід зазначити, що кількість європейських елементів у фауні брахіопод Казахстану протягом візейського та серпуховського віку поступово зростає, а американських навпаки — зменшується (Эйно́р 1975).

У роботі (Эйно́р 1975) також відзначається тісний зв'язок палеоакваторій сучасної України і Західної Європи в пізньому візі і ранньому серпухові. Зв'язок серпуховського моря Донбасу і міссісіпських палеобасейнів Північної Америки, що обґрунтовується близькістю фауни остракод (Einor *et al.* 1965) і брахіопод (Эйно́р 1975), за наутилідам не підтверджується, так як в міссісіпії Північної Америки не відомі представники роду *Gzheloceras*. Тим не менш, говорити щось конкретне з цього питання поки що зарано зважаючи на низький стан вивченості нижньокам'яновугільних наутилоїдів Донбасу.

Використовуючи глобальні палеогеографічні карти (Scotese 2014), можна спробувати простежити шляхи розселення роду *Gzheloceras* з центру його виникнення. У пізньому візі представники роду, напевно, проникли в палеоакваторії на місці сучасного Донбасу. Судячи з карт 60 і 61 в роботі (Scotese 2014), палеобасейни Східної України і Казахстану в пізньому візі і серпухові мали безпосереднє сполучення. У серпухові або ранньому башкирі представники роду, мабуть, проникають на Урал, так як в нижньому башкирі цього регіону присутні *G. tscheffkini* (Verneuil, 1848) т *G. faticanum* Shimansky, 1967.

У башкирі в палеоакваторіях сучасного Донбасу від роду *Gzheloceras*, судячи з усього, виник рід *Pseudogzheloceras*. Видоутворення відбулося, напевно, симпатричним шляхом. З цієї причини представники *Pseudogzheloceras* і

Gzheloceras зустрічаються в башкирсько-московських комплексах неамоноїдних цефалопод Донбасу спільно.

Із пізнього башкиру Південно-Східної Азії відомий *Gzheloceras* sp. (Fujikawa *et al.* 1999). Проникнення сюди гжелоцерасів, мабуть, відбулося через субширотну протоку між Ангаридою і Сіно-Корейським континентом. Спільно із *Gzheloceras* sp. знайдено цефалоподи родів *Branneroceras*, *Diaboloceras*, *Syngastrioceras*, *Neogastrioceras*, *Bisatoceras*, *Catastrobocheras*, *Epidomatoceras*, *Epistroboceras* та *Temnocheilus*. Відклади із рештками головоногих молюсків мають серпуховсько-московський (Fujikawa *et al.* 1999) або башкирсько-московський вік (Kavinate *et al.* 2019).

На території Західної Європи вестфальські відклади представлені переважно континентальними і перехідними утвореннями з рідкісними прошарками порід морського походження. Саме в них зустрінуті представники роду *Pseudogzheloceras* Dernov, sp. nov., які мають східноєвропейське походження. Про це свідчить як присутність одних і тих же видів в Донбасі і в Західній Європі, так і короткочасність існування епізодів розвитку морських умов в Західній Європі, які не сприяли збільшенню біологічного різноманіття морської фауни. У ранній пермі Уралу рід *Gzheloceras* пережив справжній розквіт (Барсков & Бойко 2016; Руженцев & Шиманский 1954).

Із відкладів серії Копакабана (англ. Copacabana Group) Болівії відомий *Gzheloceras* sp. (Ishibashi & Fujikawa 1999). Вік серії є дискусійним. Із даних відкладів відомий ранньопермський комплекс коралів (Wilson 1990), а також молюсків і брахіопод (Ishibashi & Fujikawa 1999; Cisterna *et al.* 2014), ранньопермський (di Pasquo & Grader 2012) і ранньомосковський (Melo 2005) палинокомплекси, ранньопермський іхтіокомплекс (Merino-Rodo & Janvier 1986). Крім того, описано комплекс пізньобашкирських конодонтів і фузулінід (Алексеев 2001; Sakagami & Mizuno 1994). Судячи з усього, вік серії — пізньобашкирсько-кунгурський (ранній пенсильваній-нижня перм) (di Pasquo *et al.* 2017; Grader *et al.* 2008).

Як рід *Gzheloceras* проник в Південну Америку не зрозуміло. У пенсильванії і пермі Північної Америки рід *Gzheloceras* не відомий. Вздовж південно-східного та південного узбережжя Гондвани представники роду також не могли проникнути в сучасну Південну Америку через досить суворі умови акваторій високих палеоширот. Для таксону, вся історія розвитку якого протікала в теплих морях, гондванське зледеніння, мабуть, було нездоланим бар'єром. Можливо, ми маємо справу з помилкою у визначенні систематичної приналежності болівійської наутиліди.

Таким чином, представники роду *Gzheloceras* були поширені переважно в північній півкулі Землі. Вони населяли теплі епіконтинентальні моря північної і північно-західної периферії Палеотетису. Представники зазначеного роду існували як на порівняно глибоководних ділянках шельфу (Донбас), так і відносно мілководних частинах басейнів — в зоні функціонування біогермів (Урал) та накопичення карбонатних мулів з багатою донною фауною (Донбас, Московська синекліза, Урал, Центральний Казахстан).

Висновки

В результаті аналізу географічного поширення і морфології наутилід роду *Gzheloceras* з'ясовано наступне:

1) Центром походження роду *Gzheloceras* Ruzhencev et Shimansky є палеоакваторії на місці сучасного Казахстану, де найдавніші представники цього роду відомі у візейських відкладах. В серпухові та башкирі представники роду широко поширились у морях північної півкулі.

2) Присутність гжелоцерасів (*G. aisenvergi* Dernov, sp. nov., in press) у нижньому серпухові Донецького басейну може свідчити про прямий зв'язок між акваторіями сучасної Східної України та Казахстаном у візейському та серпуховському віках.

3) В башкирі в палеоакваторіях сучасного Донбасу від роду *Gzheloceras* виник *Pseudogzheloceras*.

4) Представники роду *Gzheloceras* переважно населяли теплі епіконтинентальні моря північної і північно-західної периферії Палеотетису.

Література

- Алексеев, А. С. 2001. Корреляция московского яруса. *Средний карбон Московской синеклизы (южная часть). Том 1. Стратиграфия*. Москва, 215–228.
- Барсков, И. С., М. С. Бойко. 2016. Сакмарские (ранняя пермь) наутилиды рифа Шах-тау. *Золотой век российской малакологии*, Москва, Саратов, 207–211.
- Кагарманов, А. Х. 1975. Посидониевые фаии в карбоне Казахстана. *Тезисы докладов VIII Международного конгресса по стратиграфии и геологии карбона*. Наука, Москва, 135.
- Либрович, Л. С. 1939. Класс Головоногие — Cephalopoda. *Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. V. Средний и верхний карбон*, ГОНТИ, Л.–М., 130–141.
- Руженцев, В. Е, В. Н. Шиманский. 1954. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала. Изд. АН СССР, Москва, 1–150.
- Шиманский, В. Н. 1967. Каменноугольные Nautilida. Наука, Москва, 1–260.
- Эйно́р, О. Л. 1975. Распространение брахиопод в каменноугольных морях территории СССР. *Стратиграфия и биогеография морей и суши карбона территории СССР*, Вища школа, Київ, 132–140.
- Crick, G. C. 1904. Description of a nautiloid *Pleuromutilus pulcher*, sp. nov. from the Carboniferous rocks of England. *Proceedings of the Malacological Society of London*, **6** (1): 15–20.
- di Pasquo, M. M., G. Grader, 2012. Palynology and paleoenvironment of the Asselian–?Artinskian Copacabana Formation at Apillapampa near Cochabamba, Bolivia. *Palynology*, **36**: 264–276.
- di Pasquo, M., H. Anderson, P. Isaacson. 2017. Record of a Pennsylvanian–Cisuralian marine transgression, southern Bolivia: a short-lived event in western Gondwana? *Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology*, **485**: 30–45.
- Dzik, J. 1984. Phylogeny of the Nautiloidea. *Palaeontologia Polonica*, **45**: 1–324.
- Einor, O. L., K. G. Voynovsky-Krieger, N. P. Vassiluk, M. V. Vdovenko, S. V. Gorak, N. N. Dunayeva. 1965. Caractères généraux de la biogéographie de l'U.R.S.S. pendant la période carbonifère. *Bulletin Societie géologie de France*, **VII**: 110–123.
- Fujikawa, M., T. Ishibashi, N. Nakomori. 1999. Middle Carboniferous cephalopods from Loei area, northern Thailand. *Proceedings of Geological Society of Malaysia*, **45**: 467–475.
- Grader, G. W., P. E. Isaacson, E. Diaz-Martinez, M. C. Pope. 2008. Pennsylvanian and Permian sequences in Bolivia: direct responses to Gondwana glaciation. In: Fielding, C. R., T. D. Frank, J. L. Isbell (Eds). *The Late Paleozoic Gondwanan Ice Age: timing, extent, duration and stratigraphic records*. Geological Society of America Special Paper, **441**: 143–159.

- Hind, W. 1920. The distribution of British Carboniferous nautiloids. *Geological Magazine*, **57**: 405–411.
- Ishibashi, T., M. Fujikawa. 1999. Permian fauna of the Copacabana Group distributed around the lake Titicaca in the Central Andes. *Journal of Geography*, **108** (3): 321–327.
- Kavinate, S., M. Udachon, H. Fontaine. 2019. Stratigraphy and palaeontology of mid-Carboniferous sequences at Phu Bo Bit in Loei Province, Thailand. *Annales de Paléontologie*, **105** (3): 191–199.
- Kullman, J., 2005. Cephalopodenfunde aus der Waidegg-Formation (hohes Oberkarbon) der Karnischen Alpen (Österreich). *Jahrbuch der geologischen bundesanstalt*, **145**: 71–78.
- Melo, J. H. G. 2005. Palynostratigraphy of some Paleozoic rocks units of Bolivia: additional results. *VI CON-EXPLO-Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos (Mar del Plata)*, 20.
- Merino-Rodo, D., P. Janvier. 1986. Chondrichthyan and Actinopterygian remains from the Lower Permian Copacabana Formation of Bolivia. *Geobios*, **19** (4): 479–493.
- Sakagami, S., Y. Mizuno. 1994. Discovery of middle Pennsylvanian fusulinids and conodonts from the Copacabana Group in the Lake Titicaca region, Bolivia. *Proceedings of the Palaeontological Society of Japan*, **174**: 484–494.
- Shchedukhin, A. Yu., T. B. Leonova. 2020. Late Artinskian nautiloids of the Shakh-Tau Reef (Bashkortostan). *Paleontological Journal*, **54** (10): 1135–1151.
- Scotese, C. R. 2014. Atlas of Permo-Carboniferous Paleogeographic Maps (Mollweide Projection). Maps 53–64, Volume 4, The Late Paleozoic, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, PALEOMAP Project.
- Wilson, E. C. 1990. Permian corals from Bolivia. *Journal of Paleontology*, **64** (1): 60–78.
- Zhang, X., M. Wang, Z., Wang. 1994. Some Late Carboniferous nautiloids from Feicheng coalfield, Shandong. *Acta Palaeontologica Sinica*, **33** (3): 376–388.

Резюме

ДЕРНОВ, В. Географічне поширення та видова діагностика представників карбон-пермського роду *Gzheloceras* (Cephalopoda: Nautiloidea). — Стаття присвячена спробі простежити шляхи розселення пізньопалеозойських наUTILІД роду *Gzheloceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954. На даний момент до роду *Gzheloceras* відноситься велика кількість видів із кам'яновугільних і пермських відкладів. Представники цього роду були поширені переважно в північній півкулі Землі. Вони населяли теплі епіконтинентальні моря північної і північно-західної периферії Палеотетису. Види роду *Gzheloceras* відрізняються один від одного несуттєвими відмінностями в положенні сифона, деталями скульптури, рідше — ступенем розсіченості лопатевої лінії та формою поперечного перетину завитку черепашки. Форма черепашки і груба поперечна скульптура свідчать про нектобентосний спосіб життя представників роду *Gzheloceras*. Центром походження цього роду є палеоакваторія на місці сучасного Казахстану, де найдавніші представники роду відомі у візейських відкладах. У серпухові або ранньому башкирі представники роду, мабуть, проникають на Урал. В ранній пермі Уралу рід *Gzheloceras* пережив розквіт.

Унікальність концепції виду в молюсків роду *Corbicula* через невідповідність мітохондріального та ядерного геномів

Галина М. Моргун^{1*}, Михайло О. Сон², Сергій Ю. Утевський¹

¹Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна (Харків)

²Інститут морської біології НАН України (Одеса)

*e-mail: halynamorhun94@gmail.com; orcid: 0000-0002-7888-477X

MORHUN, H.*, SON, M. O., UTEVSKY, S. Unique issues of the species concept in molluscs of the genus *Corbicula*: a mismatch of mitochondrial and nuclear genomes. — Molluscs of the genus *Corbicula* are well-known invasive bivalves found all over the world. These ecologically important clams are characterised by a wide range of habitats (both brackish waters and freshwater environments) and by contrasting modes of reproduction in native ranges (including sexual and asexual modes) and in invasive ranges (asexual mode). The asexual freshwater *Corbicula* reproduces through androgenetic fertilization, also termed “egg parasitism”, where the oocyte nucleus is replaced by the spermatozoon nucleus, yet the mitochondria are inherited from the mother cell. This results in a mismatch between the genetic material of the nucleus and mitochondria (and, accordingly, with the external morphology of the shell). In addition, the low nucleotide diversity in the genus *Corbicula* challenges the delimitation of separate species, thus it is difficult to apply the traditional taxonomic and phylogenetic species criteria to *Corbicula* populations.

Вступ

Одними з найпоширеніших і найважливіших інвазивних двостулкових молюсків у світі є представники роду *Corbicula* (McMahon 2002; Darrigran *et al.* 2002; Illari *et al.* 2012). Успіх всесвітньої інвазії корбікул пов'язаний із деякими їхніми біологічними особливостями, як-от швидким ростом, різними репродуктивними стратегіями, ранньою статевою зрілістю, короткою тривалістю життя, високою плодючістю, здатністю до заселення різноманітних субстратів, а також певним місцем у харчовій культурі людини (McMahon 2002; Karatayev *et al.* 2007; Sousa *et al.* 2008; Gomes *et al.* 2016). Крім того, їхня здатність до статевого розмноження в нативних регіонах (Siripattawan *et al.* 2000; Glaubrecht *et al.* 2003; Korniushev 2004) і до безстатевого (андрогенного) розмноження як у нативних регіонах, так і під час інвазій (Glaubrecht *et al.* 2003; Hedtke *et al.* 2008) збільшує їхні репродуктивні можливості, у такий спосіб сприяючи високому інвазивному потенціалу.

Незважаючи на великий інтерес дослідників до цих молюсків через їхній інвазивний потенціал, досі залишається недостатньо ясною таксономія роду *Corbicula*. Серед дослідників цієї групи не було єдності стосовно кількості валідних видів роду. Наприклад, у Китаї виділяють від шести видів (Prashad 1929) до двох (Morton 1986); в Африці поширений тільки вид *C. fluminalis*

(Morton 1986) або існують нативні види *C. africana* (F. Krassus, 1848) та *C. consorbina* (Cailiaud, 1823); у Японії — тільки *C. fluminea* (Morton 1986) або чотири окремі види: *Corbicula fluminea* Muller 1774, *Corbicula japonica* Prime, 1864, *Corbicula leana* Prime, 1864 і *Corbicula sandai* Reinhardt 1887 (Habe, 1977).

Проблеми таксономії роду *Corbicula*

В першу чергу, складнощі таксономічної ідентифікації цих молюсків пов'язані з їхнім великим морфологічним розмаїттям, а також із неможливістю генетично розділити різні види корбікул через низьку нуклеотидну різноманітність (Etoundi *et al.* 2019; Hedtke *et al.* 2008, 2011; Pigneur *et al.* 2012, 2014). Згодом ці складнощі в делімітації видів спонукали багатьох авторів (Pigneur *et al.* 2011b, 2014; Hedtke, Hillis, 2011; Hedtke *et al.* 2011) перейти від поняття «вид» у таксономії корбікул до понять «лінія», «форма» і «морфа» (Peñarrubia *et al.* 2017, Bernal *et al.* 2018, Etoundi *et al.* 2019). Крім того, необхідність ідентифікувати в регіонах інвазії нові невідомі лінії / форми / морфи корбікул, які стали повсюдно з'являтися, призвела до виникнення їхніх тимчасових назв, які не є ані латинізованими, ані біноміальними, наприклад «Сідлоподібна форма», «Кругла форма» тощо (Mouthon 2000, Pfenninger *et al.* 2002).

Безлад у таксономії пояснюється ще й тим, що назви цих морф варіюють у різних регіонах. Наприклад, американські автори використовують назви «форма А», «В», «С» і «D» (Lee *et al.* 2005; Tiemann *et al.* 2017), водночас у Європі оперують термінами «форма R», «RIc», «S» (Mouthon 2000; Pfenninger *et al.* 2002; Marescaux *et al.* 2010).

Здавалося б, достатньо просто співвіднести морфологію й назви та виявити синоніми, проте молекулярні дані показують невідповідність гаплотипів різних ліній їхнім морфотипам. Ця таксономічна плутанина розглядається детальніше нижче і є наслідком андрогенетичної стратегії розмноження корбікул.

Особливості репродуктивних стратегій корбікул

Андрогенез у молюсків роду *Corbicula* в регіонах інвазії є унікальним. Його суть полягає в тому, що сперматозоїди однієї лінії молюсків можуть запліднити яйцеклітину іншої лінії й таким чином викликати явище, відоме як «яйцеклітинний паразитизм» (egg parasitism) або «захоплення мітохондріального геному» (mitochondrial genome capture) — поєднання ядерного геному першої лінії з мітохондріальним геномом другої лінії, що призводить до цитоядерних невідповідностей. Отже, материнський ядерний геном другої лінії буде видалений з яйцеклітини, водночас ядерний геном батька залишиться, а материнський цитоплазматичний геном стане захопленим (Lee *et al.* 2005; Рисунок 2). Це явище досліджувалось як в нативних регіонах (Park 2003; Lee *et al.* 2005; Hedtke *et al.* 2008), так і в регіонах інвазії (Pigneur *et al.* 2011a, 2011b, 2012, 2014).

Слід зазначити, що така цитоплазматично-ядерна невідповідність унаслідок «паразитовання» може швидко поширитися й зафіксуватися в популяції (Hedtke & Hillis 2011; Pigneur *et al.* 2012), особливо завдяки високій плодючості корбікул і їхній здатності розмножуватися самозаплідненням.

Ба більше, андрогенетичні лінії роду *Corbicula* мають здатність ще й до гібридизації (Komaru *et al.* 2006), яка також є результатом їхнього унікального андрогенетичного розмноження (Komaru *et al.* 1998; Ishibashi *et al.* 2002; Ishibashi & Komaru 2006; Ishibashi *et al.* 2003). Пізні дослідники продемонстрували, що криптичні лінії *Corbicula* можуть бути диплоїдними, триплоїдними і, навіть, тетраплоїдними, як це виявилось для популяцій у Тайвані, Японії, Китаї та Польщі (Skuzza *et al.* 2009, Ishibashi *et al.* 2003; Komaru & Konishi, 1999; Park *et al.* 200; Qui *et al.* 2001). Такі корбікули здатні продукувати сперматозоїди з незменшеним (нередукованим) набором хромосом (тобто диплоїдні) і з кількістю ДНК у ядрі як у соматичних клітинах та використовувати ці хромосоми для розмноження (Komaru *et al.* 1997; Komaru & Konishi, 1999; Ishibashi *et al.* 2003). Диплоїдний сперматозоїд («unreduced sperm») здатен або (1) запліднювати ооцит, унаслідок чого відбувається злиття двох ядер статевих клітин, або ж (2) може видалити материнське ядро з ооцита («яйцеклітинний паразитизм»). У першому випадку, якщо гаплоїдна яйцеклітина запліднюється диплоїдним сперматозоїдом, утворюється триплоїдний зародок (Komaru *et al.* 2001, 2006). Отже, за цим сценарієм, виникають молюски з нетиповою кількістю хромосом — триплоїдна зигота поєднує ядерний геном, який походить з ооцитів і сперматозоїдів, і мітохондріальний, який походить із цитоплазми ооцитів. Однак, за іншим сценарієм андрогенезу — елімінації материнського ядра з ооцита («яйцеклітинний паразитизм») — виникає зигота з ядром, отриманим тільки зі сперматозоїду, який мав нередукований набір хромосом. Мітохондрії в цитоплазмі мають завжди материнське походження.

Внаслідок такого унікального способу розмноження й цих «невідповідностей» ідентифікація певних морфотипів *Corbicula* за допомогою сучасних молекулярних методів баркодингу є проблематичною, оскільки результати аналізу мітохондріальних маркерів можуть не збігатися з результатами, отриманими для ядерних генів і, відповідно, для зовнішньої морфології молюсків (Komaru *et al.* 2012; Peñarrubia *et al.* 2017).

Результати досліджень філогенії роду *Corbicula*

Виявлені філогенетичні відносини андрогенетичних корбікул за мітохондріальними генами показали три або чотири поліфілетичні групи андрогенетичних ліній. Такі результати отримували як і раніше (Lee *et al.* 2005; Glaubrecht *et al.* 2006; Hedtke *et al.* 2008; Pigneur *et al.* 2011b, 2012), так і в більш сучасних дослідженнях (Gomes *et al.* 2016; Etoundi *et al.* 2019; Wang *et al.* 2020). Серед цих поліфілетичних груп спостерігається низька генетична різноманітність, що може бути пов'язано з андрогенною репродуктивною стратегією (Pigneur *et al.* 2014).

Використання тільки мітохондріальних маркерів для вивчення філогенетики корбікул не може виявити таксономічний статус прісноводних ліній у роді *Corbicula*, і, навіть більше, такі результати можуть стати «пасткою», яка призводить до об'єднання ядерних ліній, які насправді не є спорідненими (Park & Kim 2003; Lee *et al.* 2005; Hedtke *et al.* 2008; Pigneur *et al.* 2011b). Слід застосовувати одночасно як ядерні, так і мітохондріальні послідовності, що дозволить з'ясувати еволюційні зв'язки андрогенетических ліній *Corbicula*.

Отже, аналіз ядерних та мітохондріальних маркерів надає наступну інформацію про еволюційні відносини між інвазивними видами. Американська «форма А» і європейська «форма R» мають однаковий мітохондріальний гаплотип і ядерний генотип (Hedtke *et al.* 2011; Pigneur *et al.* 2011a, Gomes *et al.* 2016). Американська «форма В» і європейська «форма Rlc» (з річки Рона, Нідерланди) належать до однієї мітохондріальної лінії, але вони мають різну морфологію та належать до різних ядерних генотипів (Hedtke & Hillis 2011; Pigneur *et al.* 2011a). Американська «форма С» і європейська «форма S» є різними морфотипами, але вони характеризуються одним мітохондріальним гаплотипом та послідовністю ядерної ДНК (Hedtke & Hillis 2011). Вочевидь, для останньої форми морфологічні відмінності є наслідком фенотипічної пластичності, тобто вони не зумовлені різними ядерними генотипами (Pigneur *et al.* 2012).

Досить складне виявлення філогенії за допомогою аналізу послідовностей ДНК може бути пов'язане з браком молекулярних даних або з недавнім розходженням ліній *Corbicula* (Glaubrecht *et al.* 2006; Hedtke *et al.* 2011). Варто відзначити, що мікросателітні маркери, розроблені Pigneur *et al.* (2011a), можуть бути корисні для виявлення еволюційних відносин всередині *Corbicula* і таким чином прояснити таксономію роду.

Слід зазначити, що невідповідність мітохондріальних маркерів і морфологічних ознак, що корелюють із ядерними маркерами, відома не тільки для андрогенетичних видів. Наприклад, для азійських прісноводних Viviparidae це пояснюється інтрогресивною гібридизацією (Hirano *et al.* 2019). Однак, для видів зі статевим розмноженням це є лише методологічною проблемою філогеномного аналізу, що не зачіпає саму концепцію виду. У випадку андрогенетичних *Corbicula* це ставить питання: чи слід враховувати цитоплазматичну спадковість, пов'язану з органелами, у контексті походження й окремості виду, або до неї треба ставитися так, як, наприклад, до геному цитоплазматичних вірусів і ендосимбіонтів? Це має особливе значення в разі застосування філогенетичних концепцій виду.

Література

- Bespalaya, Y. V., I. N. Bolotov, O. V. Aksenova, A. V. Kondakov, M. Y. Gofarov, T. M. Laenko, S. E. Sokolova, A. R. Shevchenko, O. V. Travina. 2018. Aliens are moving to the Arctic frontiers: an integrative approach reveals selective expansion of androgenic hybrid *Corbicula* lineages towards the North of Russia. *Biological Invasions*, **20** (8): 2227–2243.

- Darrigran, G. 2002. Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions*, **4**: 145–156.
- Etoundi, E., J. Marescaux, M. Vastrade, N. Debortoli, S.M. Hedtke, L.-M. Pigneur, J. Virgo, J.-F. Flot, K. Van Doninck. 2019. Distinct biogeographic origins of androgenetic *Corbicula* lineages followed by genetic captures. *BioRxiv*, 590836.
- Glaubrecht, M., T. von Rintelen, A. V. Korniusshin. 2003. Toward a systematic revision of brooding freshwater Corbiculidae in southeast Asia (Bivalvia, Veneroidea): on shell morphology, anatomy and molecular phylogenetics of endemic taxa from islands in Indonesia. *Malacologia*, **45**: 1–40.
- Glaubrecht, M., Z. Fehér, T. von Rintelen. 2006. Brooding in *Corbicula madagascariensis* (Bivalvia, Corbiculidae) and the repeated evolution of viviparity in corbiculids. *Zoologica Scripta*, **35**: 641–654.
- Gomes, C., R. Sousa, T. Mendes, R. Borges, P. Vilares, V. Vasconcelos, L. Guilhermino, A. Antunes. 2016. Low genetic diversity and high invasion success of *Corbicula fluminea* (Bivalvia, Corbiculidae) (Müller, 1774) in Portugal. *PLoS ONE*, **11** (7): e0158108.
- Habe, T. 1977. *Systematics of Mollusca in Japan*. Bivalvia and Scaphopoda. Tokyo, 1–372.
- Hedtke, S. M., K. Stanger-Hall, R. J. Baker, D. M. Hillis. 2008. All-male asexuality: origin and maintenance of androgenesis in the Asian clam *Corbicula*. *Evolution*, **62** (5): 1119–1136.
- Hedtke, S. M., D. M. Hillis. 2011. The Potential Role of Androgenesis in Cytoplasmic–Nuclear Phylogenetic Discordance. *Systematic Biology*, **60** (1): 87–96.
- Hirano, T., T. Saito, Y. Tsunamoto, J. Koseki, B. Ye, V. T. Do, O. Miura, Y. Suyama, S. Chiba. 2019. Enigmatic incongruence between mtDNA and nDNA revealed by multi-locus phylogenomic analyses in freshwater snails. *Scientific Reports*, **9**: 6223.
- Ilari, M.I., F. Freitas, S. Costa-Dias, C. Antunes, L. Guilhermino, R. Sousa. 2012 Associated macrozoobenthos with the invasive Asian clam *Corbicula fluminea*. *Journal of Sea Research*, **72**: 113–120.
- Ishibashi, R., A. Komaru, K. Ookubo, M. Kiyomoto. 2002. The second meiosis occurs in cytochalasin d-treated eggs of *Corbicula leana* even though it is not observed in control androgenetic eggs because the maternal chromosomes and centrosomes are extruded at first meiosis. *Developmental Biology*, **244** (1): 37–43.
- Ishibashi, R., K. Ookubo, M. Aoki, M. Utaki, A. Komaru, K. Kawamura. 2003. Androgenetic Reproduction in a Freshwater Diploid Clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae). *Zoological Science*, **20** (6): 727–732.
- Ishibashi, R., A. Komaru. 2006. Abortive second meiosis detected in cytochalasin-treated eggs in androgenetic diploid *Corbicula fluminea*. *Development, Growth and Differentiation*, **48** (4): 277–282.
- Karatayev, A. Y., D. K. Padilla, D. Minchin, D. Boltovskoy, L. E. Burlakova. 2007. Changes in global economies and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves. *Biological Invasions*, **9**: 161–180.
- Komaru, A., K. Konishi, I. Nakayama, T. Kobayashi, H. Sakai, K. Kawamura. 1997. Hermaphroditic Freshwater Clams in the Genus *Corbicula* Produce Non-Reductional Spermatozoa with Somatic DNA Content. *The Biological Bulletin*, **193** (3): 320–323.
- Komaru, A., T. Kawagishi, K. Konishi. 1998. Cytological evidence of spontaneous androgenesis in the freshwater clam *Corbicula leana* Prime. *Development Genes and Evolution*, **208** (1): 46–50.
- Komaru, A., K. Konishi. 1999. Non-reductional Spermatozoa in Three Shell Color Types of the Freshwater Clam *Corbicula fluminea* in Taiwan. *Zoological Science*, **16** (1): 105–108.
- Komaru, A., K. Ookubo, M. Kiyomoto. 2000. All meiotic chromosomes and both centrosomes at spindle pole in the zygotes discarded as two polar bodies in clam *Corbicula leana*: unusual polar body formation observed by antitubulin immunofluorescence. *Development Genes and Evolution*, **210** (5): 263–269.
- Komaru, A., A. Kumamoto, T. Kato, R. Ishibashi, M. Obata, T. Nemoto. 2006. A hypothesis of ploidy elevation by formation of a female pronucleus in the androgenetic clam *Corbicula fluminea* in the Tone river estuary, Japan. *Zoological Science*, **23** (6): 529–532.
- Komaru, A., S. Houki, M. Yamada, T. Miyake, M. Obata, K. Kawamura. 2012. 28S rDNA haplotypes of males are distinct from those of androgenetic hermaphrodites in the clam *Corbicula leana*. *Development Genes and Evolution*, **222** (3): 181–187.

- Lee, T., S. Siripattawan, C. F. Ituarte, D. Ó. Foighil. 2005. Invasion of the clonal clams: Corbicula lineages in the New World. *American Malacological Bulletin*, **20** (1–2): 113–122.
- Marescaux, J., L.-M. Pigneur, K. Van Doninck. 2010. New records of Corbicula clams in French rivers. *Aquatic Invasions*, **5** (Supplement 1): S35–S39.
- McMahon, R. F. 2002. Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: r selection versus resistance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**: 1235–1244.
- Morton, B. 1986. Corbicula in Asia — an updated synthesis. *American Malacological Bulletin, Special Edition* **2**: 113–124.
- Mouthon, J. 2000. Répartition du genre Corbicula Megerle von Mühlfeld (Bivalvia: Corbiculidae) en France à l'aube du XXI siècle. *Hydroécologie Appliquée*, **12**(1–2): 135–146.
- Park, J.-K., S. J. Lee, W. Kim. 2002. A single mitochondrial lineage is shared by morphologically and allozymatically distinct freshwater Corbicula clones. *Molecules and Cells*, **14**: 318–322.
- Park, J., W. Kim. 2003. Two Corbicula (Corbiculidae: Bivalvia) mitochondrial lineages are widely distributed in Asian freshwater environment. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **29** (3): 529–539.
- Peñarrubia, L., R.-M. Araguas, O. Vidal, C. Pla, J. Viñas, N. Sanz. 2017. Genetic characterization of the Asian clam species complex (Corbicula) invasion in the Iberian Peninsula. *Hydrobiologia*, **784** (1): 349–365.
- Pfenninger, M., F. Reinhardt, B. Streit. 2002. Evidence for cryptic hybridization between different evolutionary lineages of the invasive clam genus Corbicula (Veneroida, Bivalvia). *Journal of Evolutionary Biology*, **15** (5): 818–829.
- Pigneur, L.-M., A.-M. Risterucci, N. Dauchot, X. Li, K. Van Doninck. 2011a. Development of novel microsatellite markers to identify the different invasive lineages in the Corbicula complex and to assess androgenesis. *Molecular Ecology Research*, **11**: 573–577.
- Pigneur, L.-M., J. Marescaux, K. Roland, E. Etoundi, J.-P. Descy, K. Van Doninck. 2011b. Phylogeny and androgenesis in the invasive Corbicula clams (Bivalvia, Corbiculidae) in Western Europe. *BMC Evolutionary Biology*, **11**: 147.
- Pigneur, L.-M., S.M. Hedtke, E. Etoundi, K. Van Doninck. 2012. Androgenesis: a review through the study of the selfish shellfish Corbicula spp. *Heredity*, **108** (6): 581–591.
- Pigneur, L.-M., E. Etoundi, D. C. Aldridge, J. Marescaux, N. Yasuda, K. Van Doninck. 2014. Genetic uniformity and long-distance clonal dispersal in the invasive androgenetic Corbicula clams. *Molecular Ecology*, **23** (20): 5102–5116.
- Prashad, B. 1929. Revision of the Asiatic species of the genus Corbicula. III. The species of the genus Corbicula from China, south-eastern Russia, Thibet, Formosa and the Philippine Islands. *Memoirs Indian Museum*, **9**: 49–68.
- Qiu, A., A. Shi, A. Komaru. 2001. Yellow and brown shell colour morphs of Corbicula fluminea (Bivalvia: Corbiculidae) from Sichuan Province, China, are triploids and tetraploids. *Journal of Shellfish Research*, **20**: 323–328.
- Skuza, L., A. M. Labecka, J. Domagala. 2009. Cytogenetic and Morphological Characterization of Corbicula fluminalis (O. F. Müller, 1774) (Bivalvia: Veneroida: Corbiculidae): Taxonomic Status Assessment of a Freshwater Clam. *Folia Biologica*, **57** (3): 177–185.
- Sousa, R., C. Antunes, L. Guilhermino. 2008. Ecology of the invasive Asian clam Corbicula fluminea (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview. *Annales de Limnologie — International Journal of Limnology*, **44** (2): 85–94.
- Tiemann, J. S., A. E. Haponski, S. A. Douglass, T. Lee, K. S. Cummings, M. A. Davis, D. Ó. Foighil. 2016. First record of a putative novel invasive Corbicula lineage discovered in the Illinois River, Illinois, USA. *BioInvasions Records*, **6**: 159–166.
- Wang, W., X. Liu, N. Ferreira-Rodríguez, W. Sun, Y. Wu, S. Ouyang, C. Zhou, X. Wu. 2020. Demographic and genetic characterization of harvested Corbicula fluminea populations. *PeerJ*, **8**: e9657.

Резюме

МОРГУН, Г. М., СОН, М. О., УТЕВСЬКИЙ, С. Ю. Унікальність концепції виду в молюсків роду *Corbicula* через невідповідність мітохондріального та ядерного геномів. — Представники роду *Corbicula* — добре відомі інвазивні двостулкові молюски, які поширені по всьому світу. Їх вивчення становить інтерес для екології та еволюційної біології з огляду на те, що ці молюски характеризуються широким колом можливих оселищ (як солонуваті, так і прісні водойми), та різноманітними способами розмноження в нативному (статевий і безстатевий способи) та інвазивному (безстатевий спосіб) ареалі. Прісноводні корбікули розмножуються за допомогою андрогенетичного запліднення, яке ще також називають «яйцеклітинним паразитизмом»: ядро яйцеклітини замінюється ядром сперматозоїдів, а мітохондрії мають материнське походження. Це призводить до невідповідності генетичного матеріалу ядра з одного боку й мітохондріального геному та зовнішньої морфології мушлі з іншого. Крім того, низька нуклеотидна різноманітність у роді *Corbicula* ускладнює делімітацію окремих видів, через що важко застосувати традиційні таксономічні й філогенетичні критерії виду до цієї групи молюсків.

Питання видової діагностики палеоіхтіологічного матеріалу

Олександр М. Ковальчук

*Національний науково-природничий музей НАН України (Київ)
Вроцлавський природничий університет (Вроцлав)
e-mail: biologist@ukr.net; orcid: 0000-0002-9545-208X*

KOVALCHUK, O. Issues of species diagnostics of fossil fishes. — The article is devoted to the methodological problems of diagnostics of the palaeoichthyological material from alluvial sediments and to the search for ways of their solution on the example of processing fish remains from late Cenozoic deposits in the south of Eastern Europe. The complexity of such studies (determination to the species level based on skeletal elements) is noted given the limited amount of respective information in the diagnoses accepted in ichthyology. The importance of creation and enrichment of comparative osteological collections is emphasised and possible alternative sources of information for species diagnostics of fossil fish remains from sediments of different age are proposed. Accurate and detailed identification of the palaeoichthyological material directly depends on the state of its preservation. A set of skeletal structures and features is presented, according to which the author has described extinct species of bony fishes as new to science. The specifics of the use of open nomenclature during the processing of palaeoichthyological material are explained. A new approach to determining the systematic affiliation of fish remains is described and the contradiction between morphological and molecular data is clarified.

Вступ

Визначення систематичної належності риб за елементами скелета є дуже непростою задачею, особливо якщо прийняти до уваги досить обмежене використання остеологічних ознак у систематиці сучасних риб (Тарашук, 1967; Мовчан 2011; Шевченко & Пилипенко 2015; Шевченко *et al.* 2020). Що стосується викопних решток представників цієї групи, то основним методом їх визначення (якщо вони не представлені повними відбитками), було і залишається порівняння з еталонами — елементами скелета сучасних форм або вже визначених раніше фосилій із близьких за віком місцезнаходжень.

Такий підхід, тим не менш, значною мірою грішить суб'єктивізмом, оскільки конкретні ознаки не завжди знаходять своє вираження у певних числових показниках, як це має місце у систематиці сучасних риб (за зовнішньоморфологічними ознаками: пропорції тіла, положення рота, формула променів плавців, кількість лусок у бічній лінії тощо). Під час роботи з кістковими рештками існує певна невідповідність між діагностикою з урахуванням зовнішніх і внутрішніх ознак, оскільки у ході палеоіхтіологічних досліджень практично неможливо користуватися прийнятими в іхтіології діагнозами. У результаті, як справедливо зазначав В. І. Тарашук (1967), створюються ніби дві паралельні систематики: окремо для сучасних і викопних форм.

Беручи до уваги той факт, що палеоіхтіологічний матеріал із півдня Східної Європи, датований пізнім кайнозоем (міоцен–плейстоцен), представлено в основному розрізненими кістками, у більшості випадків саме ретельний аналіз остеологічних ознак дозволяє встановити досить чіткі видові і родові відмінності там, де цього не можна зробити за зовнішньоморфологічними (екстер’єрними) ознаками. Ситуація ускладнюється ще й тим, що викопні кістки риб із давніх осадових товщ не завжди зберігають свою цілісність.

Усе це, а також значна різномірність опрацьованого матеріалу (відбитки частин скелета, окремі кістки, отоліти, луска) спонукали застосувати цілий набір методів для його ідентифікації. Принагідно зауважу, що я ніколи безпосередньо не займався розробкою теоретичних основ проблеми виду в палеонтології (цьому питанню присвячені спеціальні роботи інших дослідників, зокрема Дикань & Дикань 2013; Зеленков 2013), тому цей короткий огляд не претендує на вичерпність і повноту. Стаття має на меті окреслити та проілюструвати деякі методологічні проблеми, з якими стикається дослідник, що працює з палеоіхтіологічним матеріалом із відкладів алювіального генезису, а також представити можливі шляхи розв’язання деяких із них на прикладі роботи з рештками риб із пізнього кайнозою півдня Східної Європи.

Порівняльні остеологічні колекції

Важливою передумовою успішної роботи з палеоіхтіологічним матеріалом є наявність порівняльної остеологічної колекції. Від її повноти і обсягу безпосередньо залежить можливість точної ідентифікації решток риб до видового рівня. У порівняльних колекціях представлено як правило серійний матеріал, який може бути використаний для з’ясування систематичної належності досліджуваних об’єктів, встановлення меж їхньої мінливості за остеологічними ознаками, а також для реконструкції довжини тіла і маси риб на підставі екстраполяції даних (Лебедев 1960; Ковальчук 2013).

На сьогодні у відділі палеонтології Національного науково-природничого музею (ННПМ) НАН України створені і постійно поповнюються кілька порівняльних остеологічних колекцій — по одній для кожної великої групи (класу) хребетних тварин (див. напр., Ковальчук 2013; Gorobets 2016; Ковальчук & Червоненко 2016; Yanenko *et al.* 2018). Наразі триває їх упорядкування і систематизація, а збори попередніх років перебувають на стадії реінвентаризації. Порівняльна колекція риб відносно невелика і на сьогодні налічує 407 одиниць зберігання (повні та збірні скелети, мацеровані черепи, остеологічні препарати, окремі кістки), що загалом репрезентують 70 видів прісноводних і морських риб, які входять до складу 60 родів, 27 родин і 15 рядів.

Ця колекція задовольняє базові потреби у визначенні решток риб із прісноводних та солонуватоводних відкладів, проте іноді постає проблема відсутності у її складі окремих видів, яких практично неможливо отримати (відловити, придбати) сьогодні з огляду на рідкісність та/або охоронний статус. Саме тоді в нагоді стає іхтіологічна колекція відділу зоології ННПМ НАН України (Мовчан *et al.* 2003), у якій представлено серійний матеріал (вологі

препарати у спирті або формаліні) практично по кожному з представників іхтіофауни, що зустрічаються у водоймах і водотоках України. Існує можливість отримати зразки із цієї колекції та використати їх для виготовлення остеологічних препаратів. За потреби можна також звернутися до вітчизняних і зарубіжних колег із проханням надати фото елементів скелета рецентних і викопних риб, або ж отримати консультацію щодо визначення.

Додатковим джерелом порівняльних остеологічних даних та цінним інструментом видової діагностики палеоіхтіологічного матеріалу є електронні каталоги (Böhme & Plg 2004; Tercerie *et al.* 2019), довідкові видання (Lepiksaar 1994; Radu 2005) та спеціальні публікації, присвячені окремим групам риб.

Стан збереженості викопних решток риб

Загальна кількість опрацьованих мною решток із місцезнаходжень пізнього кайнозою південно-західної частини Східної Європи становить близько 12 тис. екземплярів. Досліджуваний матеріал представлено неповними скелетами, кістками черепа, глотковими зубами, зябровими дугами, променями плавців, окремими й артикульованими хребцями, отолітами, лускою. Чим більш мінералізованим (і, відповідно, міцнішим) є той чи інший елемент скелета, тим більше шансів знайти його цілим (мало пошкодженим) у викопному стані. Це призводить до певної диспропорції між представленістю різних скелетних структур, а також неоднаковими можливостями реєстрації представників різних систематичних груп у палеонтологічному літописі.

Загальний фауністичний список риб включає 63 види 35 родів, які належать до 12 родин 7 рядів. Значна частина матеріалу належить представникам 24 вимерлих видів (38 % від їх загальної кількості), частина з яких описані як нові для науки. Найбільшим таксономічним різноманіттям характеризуються коропові (29 видів, 19 родів), окуневі (10 видів, 4 роди), сомові, шукові (по 5 видів) і бичкові риби (3 види, 2 роди). Таксономічне різноманіття інших родин (Acipenseridae, Clariidae, Salmonidae, Moronidae, Sparidae, Centropomidae, Sciaenidae) порівняно незначне (Ковальчук 2020).

Опис нових вимерлих видів

У процесі опрацювання іхтіологічного матеріалу з різновікових відкладів півдня Східної Європи мною одноосібно (Kovalchuk 2013, 2014, 2015) і у співавторстві (Kovalchuk & Ferraris 2016; Bratishko *et al.* 2017; Kovalchuk *et al.* 2017) було описано низку нових для науки вимерлих видів костистих риб, серед яких є представники родин Cyprinidae (*Rutilus robustus*, *Scardinius ponticus*), Siluridae (*Silurus spinosus*), Esocidae (*Esox nogaicus*), Percidae (*Sander svetovidovi*, *Perca neopleistocenica*) та Gobiidae (*Neogobius bettinae*). Усі вони (за винятком *Neogobius bettinae*, описаного за серією отолітів) представлені у палеонтологічному літописі регіону численними рештками переважно у вигляді окремих кісток, які характеризуються низкою діагностичних ознак.

Опис нових таксонів видового рангу ґрунтувався на засадах типологічної концепції виду, що передбачає наявність обов'язкових морфологічних від-

мінностей та чіткий розрив (хіатус) між вибірками. Якщо ізольовані кістки виявляли специфічні відмінності, котрі проявлялися на фоні загальної подібності з тією чи іншою раніше відомою рецентною або викопною формою, у більшості випадків вони розглядалися у складі відповідного роду.

Так, діагностичними елементами скелета коропових риб є V зяброва дуга (ceratobranchiale) та ізольовані глоткові зуби (Сычевская 1989). Відповідно, новий вид плітки *Rutilus robustus* було описано за цілою ceratobranchiale, яка відрізняється від такої у інших представників роду *Rutilus* довгим переднім неозубленим відростком і широкими перегородками між септами кавернозної поверхні (Kovalchuk 2014). У випадку з краснопіркою, матеріалом для опису нового для науки вимерлого виду — *Scardinius ponticus* — стала серія крупних глоткових зубів зі збільшеним числом зубчиків на жувальному краї.

Виокремлення нових вимерлих видів сомових і шукових риб базувалося на врахуванні особливостей будови різних елементів скелета, що знайшло своє відображення у діагнозах цих таксонів. На відміну від інших видів роду *Silurus*, *S. spinosus* Kovalchuk et Ferraris, 2016 характеризується багаторядним озубленням бічного краю рукоятки першого променя грудного плавця (pinna pectoralis I), наявністю виступаючих сплосчених гребенів на вентральній поверхні середньої частини parasphenoideum, округлою і вкороченою facies articularis quadrati на articulare, вузькою пластинкою dentale з 3-5 рядами зубів, а також слабо розвиненим дентальним шельфом і розширеним симфізом (Kovalchuk & Ferraris 2016). Не менш різноманітним в анатомічному відношенні є остеологічний матеріал, віднесений до нового виду шук — *Esox nogaicus* Kovalchuk, Wilson et Grande, 2017: у зборах представлені серії різних кісток (vomer, frontale, parietale, parasphenoideum, maxillare, palatinum, quadratum, articulare, dentale, hyomandibulare, ceratohyale, cleithrum). Детальне вивчення їхньої морфології в купі з порівнянням із відповідними елементами скелета вимерлих і сучасних представників роду *Esox* дозволило встановити ключові ознаки відмінності цього виду від інших: масивна dentale з широким дентальним шельфом і високим симфізом, наявність розвиненого гребеня на frontale, великий кут між горизонтальним гребенем і преоперкулярним відростком operculare, широкий отвір на hyomandibulare, низька articulare з широким ретроартикулярним відростком, довга озублена поверхня palatinum, широка довга crista articularis на cleithrum (Kovalchuk et al. 2017).

Нові вимерлі види окуневих риб також було описано за особливостями будови кісток щелепного та оперкулярного апарату. *Sander svetovidovi* характеризується великим суглобовим кутом між віссю і площинною quadratum, а також наявністю додаткового подвійного гребеня у передній частині нижнього краю квадратної кістки (Kovalchuk 2015). *Perca neopleistocenica* вирізняється з-поміж інших видів роду конфігурацією праеоперкулярної кістки збільшеною кількістю зубчиків на задньому краї передкришки (Kovalchuk 2013). З огляду на досить обмежений обсяг остеологічного матеріалу, використаного для опису двох останніх таксонів, їхня видова самостійність потребує перегляду й уточнення на підставі додаткових зборів і можливого розширення діагнозів.

Відкрита номенклатура

У процесі визначення систематичної належності викопних решток прісноводних риб із алювіальних відкладів досить часто використовується відкрита номенклатура. Це пов'язано з тим, що в деяких випадках віднесення вибірки чи окремих екземплярів до певного виду (а також до таксонів вищого рангу) із тих чи інших причин є неможливим або небажаним (Коробков 1978). Разом з тим, морфологічна подібність форм, які визначаються, до вже описаного виду чи групи видів досить імовірна, тому залишати їх без визначення місця у системі живої природи є недоцільним (Барсков *et al.* 2004).

Неточність визначення систематичної належності зазвичай обумовлена неповнотою наявної інформації. Це може бути неповна або незадовільна збереженість фосилій, невеликий обсяг вибірки тощо (Коробков 1978).

Саме тому для характеристики викопних фаун і вивчення точно не визначених до певного рівня форм у практику систематики палеонтологічних об'єктів було введено використання відкритої номенклатури:

- *cf.* (= *conformis*, схожий) — використовується в тих випадках, коли належність описуваного екземпляра (екземплярів) до певного виду недостовірна, але імовірна (напр., *Acipenser cf. A. sturio*, *Rutilus cf. R. frisii*, *Silurus cf. S. glanis*, *Sander cf. S. lucioperca*). Це означає, що досліджувані зразки, швидше за все, належать саме до цих видів, однак необхідно зібрати додатковий матеріал. Недостатньо розробленим є питання використання “*cf.*” для позначення видів у складі монотипових родів. Зважаючи на імовірність існування у геологічному минулому більшого видового різноманіття окремих родів, їхні представники також вказуються із використанням індексу “*cf.*”;

- *aff.* (= *affinis*, близький, споріднений) — використовується у випадку наявності у зразків, що визначаються, певних особливостей будови, які непридатні або не відмічалися раніше у представників виду, з яким вони зближуються. Обсяг матеріалу і його збереженість не дозволяють чітко і достовірно сформулювати морфологічні відмінності від названого виду (оскільки ці відмінності можуть бути варіантом індивідуальної мінливості);

- *sp.* (= *species*, вид) — застосовується у випадках, коли існує можливість точнішого визначення, однак збереженість або невеликий обсяг вибірки не дозволяють цього зробити. Для прикладу, таке позначення використане під час опрацювання решток більшості корошових риб, представлених ізольованими глотковими зубами, кістками оперкулярного апарату, лусковими пластинками тощо (Ковальчук 2015). Схожі проблеми виникають при визначенні кісткових решток лососевих, окуневих і спарових риб. Якщо матеріал, ознакований як “*sp.*”, є недостатнім для встановлення нового виду, він може бути виділений серед інших таксонів, описаних у відкритій номенклатурі, наприклад, шляхом фіксації географічної прив'язки (*Lates sp. Ukraine*). При подальших зборах видова належність може бути встановлена, якщо будуть знайдені краще збережені екземпляри. Існує імовірність уточнення систематично-

го положення незадовільно збережених зразків за допомогою методик, які збільшують “роздільну здатність” морфосистематичного аналізу;

- *spp.* (множина від *species*, види) — вживається зазвичай у списках форм, виявлених у тій чи іншій місцевості або кістковмісному горизонті, коли необхідно вказати, що наявні кілька різних видів, які належать до одного роду, проте жодний із них не можна точно визначити (*Silurus spp.*, *Esox spp.*);

- *sp. indet.* (= *species indeterminata*, невизначений вид) — використовується тоді, коли стан збереженості описуваного матеріалу настільки незадовільний, що визначення його видової належності абсолютно неможливе. У деяких випадках погана збереженість екземпляра не дозволяє визначити його до таксона вищого рангу. У такому разі вживається “*gen. et sp. indet.*”.

Позначення, прийняті у відкритій номенклатурі, не входять до складу видової назви і не виділяються курсивом (Барсков *et al.* 2004). Для забезпечення сталості бінарної номенклатури окремі дослідники вважають доцільним дублювання родової назви (у скороченому вигляді) після “*cf.*” та “*aff.*” (для прикладу, коректним є запис *Rutilus cf. R. rutilus*, а не *Rutilus cf. rutilus*).

“Морфологічні види” vs. “молекулярні види”

З огляду на проблеми, пов’язані з діагностикою палеоіхтіологічного матеріалу з відкладів пізнього кайнозою півдня Східної Європи, доцільними є подальша адаптація існуючих і пошук нових методів досліджень, які б дозволили уточнити систематичну належність погано збережених решток.

Вивчення древньої або так званої “історичної” ДНК (тобто зразків ДНК, отриманих з кісткових решток тварин, знайдених під час розкопок різновікових археологічних пам’яток) є новим і перспективним методом досліджень (Hofreiter *et al.* 2001; Pääbo *et al.* 2004; Hofreiter 2012; Rizzi *et al.* 2012). Він дозволяє встановити систематичну належність решток (особливо це важливо у тих випадках, коли провести діагностику неможливо з огляду на відсутність діагностичних ознак), уточнити морфологічні відмінності кісток, визначити рівень гібридизації між досліджуваними видами, з’ясувати особливості філогенетичної структури, визначити процеси, відповідальні за генетичне різноманіття популяцій тварин, які проживають на досліджуваній території (Pääbo *et al.* 2004; Галимова *et al.* 2013; Popovic *et al.* 2014).

Відоме протиріччя між морфологічними даними і результатами молекулярно-генетичного аналізу пояснюється різними темпами змін на різних рівнях організації живої матерії. Молекулярно-генетичні методи дозволяють фіксувати початкові етапи еволюції, які морфологічно проявляються дещо пізніше, коли ми фіксуємо ці зміни на палеонтологічному матеріалі. Відтак поява окремих таксонів за молекулярними даними буде відбуватися раніше.

У випадку з прісноводною іхтіофауною маємо значну морфологічну подібність елементів скелета древніх і сучасних риб. Відомі випадки, коли представники видів із хіатусом за низкою морфологічних ознак виявлялися ідентичними за результатами аналізу древньої ДНК. Усе це говорить про необ-

хідність застосування комплексного підходу до з'ясування темпів і особливостей видоутворення у межах різних груп прісноводної іхтіофауни.

Література

- Барсков, И. С., Б. Т. Янин, Т. В. Кузнецова. 2004. *Палеонтологические описания и номенклатура*. Изд-во МГУ, М., 1–94.
- Галимова, Д. Н., Д. Попович, Х. Панагиотополо, И. В. Аськеев, О. В. Аськеев. 2013. Предварительные результаты исследования исторической ДНК костных остатков рыб из археологических памятников. В кн.: *Динамика современных экосистем в голоцене*: мат-лы Третьей Всерос. научн. конф. (с международным участием). Казань, 118–122.
- Дикань, К. В., Н. И. Дикань. 2013. Биостратиграфичні критерії реконструкції філогенезу. *Тектоніка і стратиграфія*, **40**: 82–90.
- Зеленков, Н. В. 2013. Зоологические проблемы четвертичной палеорнитологии. *Зоологический журнал*, **92** (9): 1077–1087.
- Ковальчук, А. Н. 2015. *Карповые рыбы (Cyprinidae) позднего миоцена юга Украины*. Университетская книга, Сумы, 1–156.
- Ковальчук, О. М. 2013. Риби у складі порівняльної остеологічної колекції Національного науково-природничого музею НАН України. *Вісник Національного науково-природничого музею НАН України*, **11**: 109–114.
- Ковальчук, О. М. 2020. *Прісноводна іхтіофауна пізнього кайнозою південно-західної частини Східної Європи*: Автореф. дис... докт. біол. наук. Київ, 1–39.
- Ковальчук, О. М., О. В. Червоненко. 2016. Іхтіологічна колекція Д. К. Третьякова у фондовому зібранні Національного науково-природничого музею НАН України. *Вісник Національного науково-природничого музею*, **14**: 55–63.
- Коробков, И. А. 1978. *Палеонтологические описания*. Недра, Л., 1–208.
- Лебедев, В. Д. 1960. *Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР*. Изд-во Московского ун-та, М., 1–404.
- Мовчан, Ю. В. 2011. *Риби України (визначник-довідник)*. Золоті ворота, К., 1–444.
- Мовчан, Ю. В., Л. Г. Манило, А. И. Смирнов, А. Я. Щербуха. 2003. *Круглоротые и рыбы* (под ред. Е. М. Писанца). Зоомузей ННПМ НАН Украины, К., 1–241.
- Сычевская, Е. К. 1989. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии. *Труды Совместной советско-монгольской экспедиции*, **39**. Наука, М., 1–144.
- Тарашук, В. И. 1967. Ископаемые судаки Украины. *Вопросы ихтиологии*, **7** (1): 33–45.
- Шевченко, П. Г., Ю. В. Пилипенко. 2015. *Основи систематики рибоподібних і риб*: навч. посіб. Олді-плюс, Херсон; Ліра-К, К., 1–230.
- Шевченко, П. Г., А. Я. Щербуха, Ю. В. Пилипенко, Н. О. Марценюк, М. Б. Халтурин, І. С. Чередніченко. 2020. *Визначник риб континентальних водойм і водотоків України*: навч. посіб. Олді-плюс, Херсон, 1–736.
- Bratishko, A., O. Kovalchuk, W. Schwarzhans. 2017. Bessarabian (Tortonian, Late Miocene) fish otoliths from a transitional freshwater-brackish environment of Mykhailivka, Southern Ukraine. *Palaeontologia Electronica*, **20**.3.44A: 1–13.
- Böhme, M., A. Ilg. 2004. OSTEO, www.wahre-staerke.com/osteo/
- Gorobets, L. V. 2016. The Avian Osteological Collection (Non-Passeriformes) Deposited in the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **14**: 47–54.
- Hofreiter, M. 2012. Nondestructive DNA Extraction from Museum Specimens. In: Shapiro, B. & M. Hofreiter (eds.), *Ancient DNA: Methods and Protocols, Methods in Molecular Biology*, **840**: 93–100 (Springer Science).
- Hofreiter, M., D. Serre, H. N. Poinar, M. Kuch, S. Pääbo. 2001. Ancient DNA. *Nature Reviews. Genetics*, **2**: 353–359.
- Kovalchuk, O. M. 2013. A new fossil *Perca* fish (Teleostei, Percidae) from the Neopleistocenian sediments of Southern Ukraine. *Vestnik zoologii*, **47** (4): 377–380.

- Kovalchuk, O. M. 2014. A new extinct carp fish species (Teleostei, Cyprinidae) from the Late Neogene of Southeastern Europe. *Vestnik zoologii*, **48** (5): 411–418.
- Kovalchuk, O. M. 2015. A new extinct species of pikeperch *Sander svetovidovi* (Teleostei, Percidae) from the late Miocene of Southern Ukraine. *Vestnik zoologii*, **49** (4): 317–324.
- Kovalchuk, O. M., C. J. Ferraris. 2016. Late Cenozoic catfishes of southeastern Europe with inference to their taxonomy and palaeogeography. *Palaeontologia Electronica*, **19**.3.34A: 1–17.
- Kovalchuk, O. M., M. V. H. Wilson, T. Grande. 2017. A review of Neogene and Quaternary pikes of southeastern Europe and a new species from the early Pleistocene of Nogaisk, Ukraine. *Acta Palaeontologica Polonica*, **62** (1): 121–135.
- Lepiksaar, J. 1994. *Introduction to osteology of fishes for paleozoologists*. Göteborg, 1–75.
- Pääbo, S., H. Poinar, D. Serre, V., Jaenicke-Despres, J. Hebler, N. Rohland, M. Kuch, J. Krause, L. Vigilant, M. Hofreiter. 2004. Genetic analyses from ancient DNA. *Annual review of genetics*, **38**: 645–679.
- Popovic, D., H. Panagiotopoulou, M. Baca, K. Stefaniak, P. Mackiewicz, D. Makowiecki, T. L. King, J. Gruchota, P. Weglenski, A. Stankovic. 2014. The history of sturgeon in the Baltic Sea. *Journal of Biogeography*, **41** (8): 1590–1602.
- Radu, V. 2005. *Atlas for the identification of bony fish bones from archaeological sites*. Contrast, București, 1–78.
- Rizzi, E., M. Lari, E. Gigli, G. De Bellis, D. Caramelli. 2012. Ancient DNA studies: new perspectives on old samples. *Genetics, Selection, Evolution*, **44**: 21.
- Terceire, S., P. Bearez, P. Pruvost, N. Bailly, R. Vignes-Lebbe. 2019. *Osteobase*. World Wide Web electronic publication. osteobase.mnhn.fr, version January 2019.
- Yanenko, V. O., O. M. Kovalchuk, N. A. Smirnov. 2018. Amphibians and reptiles in comparative osteological collection of the National Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine. *Geo&Bio*, **16**: 20–30.

Резюме

КОВАЛЬЧУК, О. Питання видової діагностики палеоіхтіологічного матеріалу. — Стаття присвячена окресленню методологічних проблем діагностики палеоіхтіологічного матеріалу з відкладів аловіального генезису та пошуку шляхів їх вирішення на прикладі опрацювання решток риб із відкладів пізнього кайнозою півдня Східної Європи. Відзначено складність роботи з визначення риб до видового рівня за елементами скелета з огляду на обмежені відомості про них у прийнятих в іхтіології діагнозах. Підкреслено важливість створення і поповнення порівняльних остеологічних колекцій, а також вказано можливі альтернативні джерела інформації для видової діагностики викопних решток риб із відкладів різного віку. Точна і детальна ідентифікація палеоіхтіологічного матеріалу безпосередньо залежить від стану його збереженості. Представлено набір скелетних структур і ознак, за якими автором були описані нові для науки вимерлі види костистих риб. Роз'яснено специфіку використання відкритої номенклатури у ході опрацювання палеоіхтіологічного матеріалу. Охарактеризовано новий підхід до визначення систематичної належності решток риб і зроблено роз'яснення щодо протиріччя між морфологічними і молекулярно-генетичними даними.

К вопросу о дифференциации видов *Crocidura leucodon* и *C. suaveolens* фауны Беларуси: швы затылочного отдела

Александр А. Саварин

Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины (Гомель)
e-mail: gomelsavarin@gmail.com; orcid: 0000-0001-9663-6115

SAVARIN, A. A. On the craniological differentiation of *Crocidura leucodon* and *C. suaveolens* of the Belorussian fauna: occipital sutures. — The shape of sutures between the parietal and occipital bones was analysed in specimens of *Crocidura leucodon* (n = 22) and *C. suaveolens* (n = 28) caught in Belarus. In all specimens of *C. leucodon*, the sutures form subulate invaginations of a depth of ca. 1.0–1.5 mm. Specimens of *C. suaveolens* do not have such invaginations. We suggest that the revealed morpho-anatomical differences are the result of more active pathophysiological processes in the central nervous system of *C. leucodon* specimens.

Ввиду расширения области своего распространения обитающие на территории Беларуси два вида белозубок (*Crocidura leucodon* и *C. suaveolens*) привлекают все большее внимание зоологов. Так, в последние годы (2018–2020) белозубка белобрюхая поймана в Барановичском районе Брестской области (Гричик *et al.* 2020), а белозубка малая — в Могилевском районе Могилевской области (Саварин 2020).

В основу дифференциации этих видов-двойников положены, прежде всего, краниологические характеристики: промеры черепа, морфометрия зубов, расположения резцового отверстия, форма скулового отростка, морфоструктура небных швов и др. (Sara *et al.* 1990; Емельянов & Жежерин 1990; Товпи-нец 2012).

Изменчивость формы швов между теменными и затылочной костями в качестве одного из критериев в комплексе видовых диагностических признаков ранее не рассматривалось. Это объясняется некоторыми обстоятельствами. Во-первых, у белозубок швы достаточно геометрически правильны, подходят друг к другу под углом около 120° (рис. 1 а), а область соприкосновения трех швов мала по площади. Во-вторых, швы являются динамическими элементами нейрокраниума, регулируя процессы роста черепа и колебания внутричерепного давления, в той или иной форме изменяясь на протяжении жизни животного. В-третьих, на формы швов могут оказывать воздействие протекающие в костной ткани и ЦНС патофизиологические процессы, которые трудно поддаются анализу. Кроме того, у териологов нет единого подхода и в оценке происходящих морфо-анатомических изменений черепа.

Для изучения данной проблемы (возможности или невозможности использования формы швов в видовой диагностике белозубок) были проанализированы две выборки: *C. leucodon* — Брестская область (Березовский, Малоритский, Каменецкий районы, $n = 22$); *C. suaveolens* — Гомельская область (Гомельский, Добрушский, Ветковский районы, $n = 28$).

Из 50 обследованных особей взрослых или перезимовавших (пойманы весной, сильно стерты зубы) — 2 (малые белозубки). Причем, у одной из них гребень выражен четко (рис. 1 б), а у другой его не было (как на рис. 1 а). Из 26 других особей *C. suaveolens* первого года жизни гребень более или менее четко выявлен у 17 (65,4 %), в то время как у особей *C. leucodon* лишь в 8 случаях (36,4 %). Поэтому степень развития гребня у белозубок не является надежным критерием в оценке возраста особей, особенно для *C. leucodon*. Сходные результаты получены и украинскими специалистами при определении возраста у землероек-белозубок (Дроботун 2012).

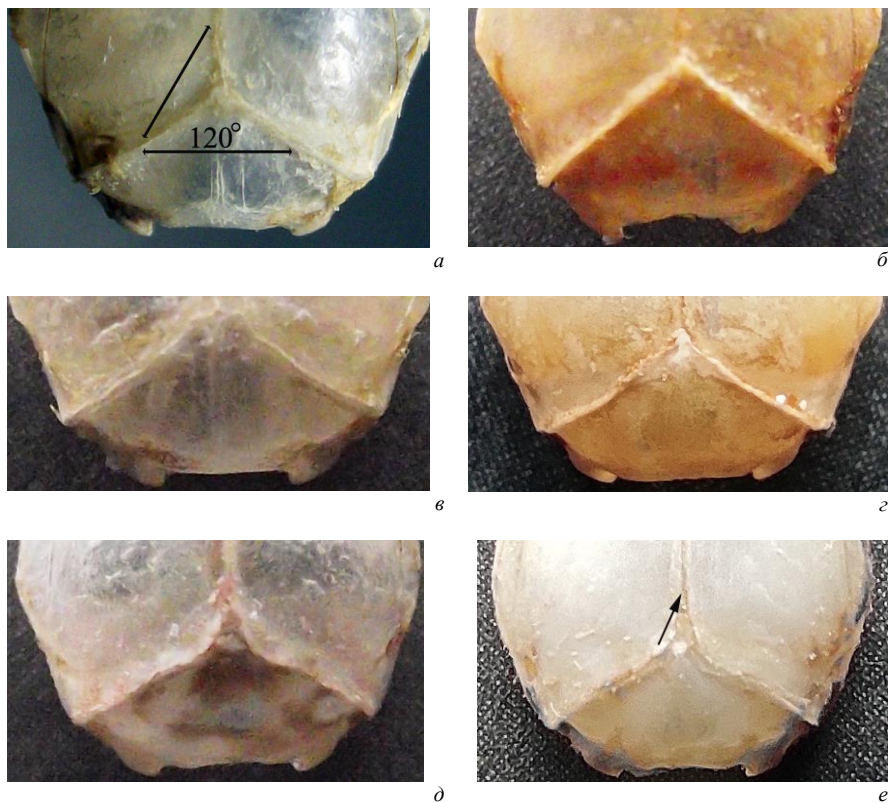


Рис. 1. Изменчивость формы швов между теменными и затылочной костями:
а–г — *C. suaveolens*, д–е — *C. leucodon* (пояснения в тексте)

Из 28 особей *C. suaveolens* в 25 случаях (89,3 %) форма швов — «стандартная», геометрически правильная (рис. 1а). В одном случае (3,6 %) шов в верхней части был закруглен (рис. 1 в), и в двух случаях швы соединены чешуйчато: чешуя затылочной кости заходила на теменные кости (рис. 1 г). У всех особей *C. leucodon* швы образуют шиловидные впячивания (рис. 1 д, е) глубиной около 1,0–1,5 мм. Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о возможности использовать форму затылочных швов в комплексе видовых диагностических признаков у землероек фауны Беларуси. Это заключение требует подтверждения на более значимой выборке.

В чем причина формирования выявленных морфо-анатомических отличий этих видов? Наша гипотеза состоит в следующем. Образование шиловидных впячиваний — адаптивно-приспособительная реакция, направленная на сохранение подвижности костей нейрокраниума и снижения внутричерепного давления. Поэтому патофизиологические процессы в ЦНС у особей белобрюхой белозубки протекают в более активной форме. В пользу этой точки зрения говорит и тот факт, что у особей *C. leucodon* часто наблюдаются и патологические изменения в верхней челюсти (предположительно, остеопороз). Патофизиологические процессы в нейрокраниуме и верхней челюсти нередко взаимосвязаны, усиливая друг друга.

Література

- Гричик, В. В., А. В. Балаш, А. В. Рак, А. М. Спрингер. 2020. Новые данные о распространении и биологии редких видов семейства землеройковых (Soricidae, Mammalia) в Беларуси. *Журнал Белорусского государственного университета. Биология*, 2: 58–65.
- Дроботун, Е. 2012. Определение возраста у землероек-белозубок (Crocridura: Soricidae). *Праці Теріологічної школи*, 11: 13–15.
- Емельянов, И. Г., И. В. Жежерин. 1990. Диагностика малой и белобрюхой белозубок (Soricidae). *Вестник зоологии*, 4: 39–46.
- Саварин, А. А. 2020. О находке белозубки малой (Crocridura suaveolens) на территории Могилевской области Беларуси. *Известия Гомельского государственного университета*, 6: 163–164.
- Товпинец, Н. 2012. Теріологіческие коллекции и вопросы морфологической диагностики белозубок рода Crocidura. *Праці Теріологічної школи*, 11: 77–88.
- Sara, M., M. L. Valvo, L. Zanca. 1990. Insular variation in central Mediterranean Crocidura Wagler, 1832 (Mammalia, Soricidae). *Bollettino di zoologia*, 3: 283–293.

Резюме

САВАРИН, А. А. До питання про диференціацію видів *Crocridura leucodon* та *C. suaveolens* фауни Білорусі: шви потиличного відділу. — Проаналізовано форму швів між тім'яними й потиличними кістками у особин *Crocridura leucodon* (n = 22) та *C. suaveolens* (n = 28), відловлених на території Білорусі. У всіх особин *C. leucodon* шви формують шилоподібні впинання глибиною близько 1,0–1,5 мм. У особин *C. suaveolens* таких впинань немає. Припускаємо, що виявлені морфо-анатомічні відмінності викликані більш активним протіканням в ЦНС у особин *C. leucodon* патофізіологічних процесів.

К проблеме краниологической дифференциации двух видов зелёных мармышек: *Chlorocebus pygerythrus* и *C. aethiops* (Cercopithecidae, Primates)

Елена Сударикова

ГБУК Государственный Дарвиновский музей (Москва)

*e-mail: elsud@darwinmuseum.ru; orcid: 0000-0001-8384-9832

SUDARIKOVA, E. On the problem of craniological differentiation in two species of the green monkeys: *Chlorocebus pygerythrus* and *C. aethiops* (Cercopithecidae, Primates). — The problem of taxonomic differentiation in the order Primates is one of the important problems of evolutionary anthropology and primatology. The systematics of primates reflects their evolutionary relationships and allows to reconstruct the possible ways of formation of particular groups. Clarification of primate taxonomy involves a wide range of data, primarily from the field of morphology. Among the morphological features that distinguish particular taxa, the special role belongs to the system of craniological characters, which allow diagnosing the skulls in museum collections or fossil materials. The article is devoted to craniological identification of two species of the genus *Chlorocebus*: *Chlorocebus pygerythrus* (vervets) and *Chlorocebus aethiops* (grivets).

Введение

В систематике приматов сегодня наблюдаются существенные изменения, связанные как с развитием методов наблюдения за видами в природе, так и с совершенствованием генетических подходов к изучению взаимоотношений между ними. Меняется число таксономических подразделений, меняются представления о систематических отношениях между отдельными таксонами, появляется новая терминология, отражающая эти изменения.

Давнюю, но до сих пор до конца не решенную проблему представляет для исследователей систематика трибы Cercopithecini подсемейства Cercopithecinae семейства Cercopithecidae отряда Primates.

В этой области систематики для таксономической диагностики используется широкий спектр самых разных данных, что, однако, до сих пор не привело к выработке отчетливых морфологических, экологических, этологических или молекулярно-генетических критериев, качественно разделяющих роды, а тем более виды внутри трибы Cercopithecini (Росcock 1907; Elliot 1913; Schwarz 1928; Hill 1966; Kuhn 1967).

В настоящее время систематиками достигнуто согласие в отношении числа родов мармышковых и их взаимной организации, однако внутривидовая и, тем более, подвидовая дифференциация по-прежнему представляют собой дискуссионную проблему.

Так, относительно недавно произошли существенные изменения в видовом составе рода *Cercopithecus* (мартышки) в связи с выделением рода *Chlorocebus* (зеленые мартышки). К роду *Cercopithecus* до 1996 г. относили виды *Chlorocebus aethiops* (гриветы), *C. pygerythrus* (верветки) и *C. sabaeus* (зеленые мартышки) (Dandelot 1971; Grubb *et al.* 2003; Hill 1966; Napier 1981; Schwarz 1928). Отдельный род *Chlorocebus* выделен в 1996 г. на основе морфологических и генетических исследований, и три вида вошли в него, сохранив свои видовые названия (Groves 2001, 2005; Mekonnen *et al.* 2010a, 2010b; Tosi *et al.* 2004; Xing *et al.* 2007). Сегодня внутри рода *Chlorocebus* выделяют шесть видов, при этом некоторые авторы (Groves 2001) рекомендуют дальнейший пересмотр систематики этого рода, поэтому в будущем, вероятно, следует ожидать выделения новых видов и подвидов (Grubb *et al.* 2003).

Генетические данные по систематике зеленых мартышек пока немногочисленны. В исследовании Хаус с соавторами (Haus *et al.* 2013) изучалось разнообразие генов цитохрома b (cyt b) в митохондриальной ДНК рода *Chlorocebus*. В работе обнаружилось несоответствие дифференциации гаплотипов мтДНК принятой таксономической классификации, что, по мнению авторов, отражает процесс периодической гибридизации между популяциями разных видов зеленых мартышек. Как показывают исследования, гибридизация рода *Chlorocebus* встречается достаточно часто (Napier 1981; Kingdon 1997; de Jong & Butynski 2010; Mekonnen *et al.* 2012). Порой этот процесс угрожает самому существованию отдельных видов. Так, вид *C. djamdjamensis* (джам-джам) рискует вскоре полностью утратить свои видовые границы в силу гибридизации с *C. aethiops* и *C. pygerythrus* (Kingdon 1997). Гибридизация происходит и между другими видами зеленых мартышек.

Таким образом, отношения между отдельными подразделениями Cercopithecini очень сложны, до конца не выяснены и являются предметом дискуссий, так же, как и их систематика, поэтому любые новые данные по дифференциации видов представляют значительный интерес для зоологов, экологов и приматологов.

В краниологических исследованиях приматов сегодня используются различные морфометрические методы, некоторые из которых могут быть применены для разделения родов мартышковых приматов (Collard 2001; Cardini & Elton 2008). Геометрический анализ черепов трибы Papionini показывает, что черепно-лицевое сходство и общие размеры черепа хорошо характеризуют отдельные роды и соответствуют традиционным классификациям (Disotell 1996) и генетическим исследованиям (McGraw 2000). Известны также краниологические критерии, позволяющие отличать виды павианов один от другого (Singleton 2002).

В отношении трибы Cercopithecini известно, что краниометрические исследования позволяют отличать между собой отдельные роды, и процент правильных классификаций образцов по родам неизменно высок (Cardini & Elton 2008). При этом показано, что видовая диагностика по признакам чере-

па наиболее сложна для древесных представителей трибы, в частности, зеленых мартышек (Lo Bianco 2016).

Авторы статьи анализируют краниологические данные по двум видам рода *Chlorocebus* — *C. aethiops* (гриветы) и *C. pygerythrus* (верветки). Зеленые мартышки распространены по всему африканскому континенту к югу от Сахары. Они часто выступают в качестве модельных объектов для биомедицинских исследований, например, для исследования вируса иммунодефицита приматов (Switzer *et al.* 2004, 2005; Wertheim & Worobey 2007), что делает особенно актуальным уточнение систематических отношений между видами. Кроме того, зеленые мартышки широко представлены в музейных коллекциях, поэтому так важно изучение краниологической межвидовой дифференциации этой группы трибы Cercopithecini. Между тем работы, посвященные краниологии Cercopithecini, относительно немногочисленны (Preston 1976; Cardini & Elton 2008; Lo Bianco 2016), что в значительной степени определяет предопределяет актуальность и значимость настоящего исследования.

Материал и методы

Основой для исследования стала серия черепов из фонда остеологии Дарвиновского музея. Большая часть материала была передана музеем из экспериментально-биологической клиники Института полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР В. И. Чернышевым.

Всего изучено 102 черепа представителей рода *Chlorocebus*: 60 черепов *C. aethiops* (16 самцов и 44 самки) и 42 черепа *C. pygerythrus* (13 самцов и 29 самок).

В работе использована традиционная краниометрическая методика Р. Мартина в изложении В. П. Алексеева и Г. Ф. Дебеца (1964) с учетом специфики краниометрии обезьян по методике С. Оппенгейм (Oppenheim 1928) (далее «Оппенгейм»). Методика измерений черепов обезьян в целом совпадает с традиционной краниометрической методикой, применяемой в палеоантропологии. Однако есть и некоторые отличия.

Например, точка *glabella*, находящаяся на надбровном валике, у таких приматов как шимпанзе, горилла, гиббон, павиан, гелада и мангобей, может быть углублена относительно рельефа надбровья, и в этом случае, согласно рекомендациям Оппенгейм, следует ориентироваться на точку *supraglabellare* (1928). В случае полной облитерации швов, у видов с хорошо развитыми затылочными гребнями (например, у гориллы) могут возникнуть затруднения с определением точки *lambda*. В этом случае используется точка *opisthokranion* или *intercristale* (точка, расположенная на пересечении затылочных гребней с сагиттальным гребнем). Точка *asterion* также определяется не у всех приматов, а лишь на черепах Cercopithecidae и детенышей Ponginae. Швы на черепе в этом месте подвержены ранней облитерации, поэтому у взрослых понгин точку *asterion* можно определить лишь приблизительно, на пересечении продолжения сохранившихся участков лямбдовидного, затылочно-сосцевидного и теменно-сосцевидного швов (1928).

В целом список точек в методике Оппенгейм короче по сравнению со списком в руководстве Р. Мартина (Oppenheim 1928; Алексеев & Дебеч 1964). В программе Оппенгейм большое внимание уделяется также особенностям конфигурации черепных швов, форме черепа и отдельных его участков, а также краниоскопическим признакам, что иллюстрируется тщательно выполненными рисунками.

Для облегчения изложения всем краниометрическим признакам были приданы порядковые номера (табл. 1). Порядковые номера приводятся в 1-м и 3-м столбцах таблицы, а во 2-м и 4-м столбцах, перед названиями признаков, приведены их номера по методикам Мартина и Оппенгейм.

Статистические методы обработки материала включали описательную статистику в модуле Descriptive statistic программы STATISTICA 8.0 с расчетом средних величин и средних квадратических отклонений. Для расчета достоверности различий между выборками применялся критерий Стьюдента. В качестве метода оценки уровня дискриминации по отдельным краниометрическим признакам был применен дискриминантный анализ, модуль Discriminant Function Analysis программы STATISTICA 8.0, стандартный метод.

Результаты

Анализ достоверности различий с применением критерия Стьюдента показывает, что черепа самок верветок и гривет на высоком уровне достоверности различаются по таким признакам, как поперечный диаметр черепа, наименьшая ширина лба, наибольшая ширина лба, ширина затылка, лобная хорда и межглазничная ширина ($p < 0,01$).

По нескольким другим признакам различия достигают первого уровня достоверности ($p < 0,05$). На этом уровне достоверности таксономическая значимость максимальна для таких признаков как ушная ширина, угол альвеолярной части лица и угол носовых костей. Далее следует длина основания черепа, по которой серии различаются с вероятностью ошибки 0,02, ширина орбиты от точки *dakryon* и угол лба к горизонтали ($p = 0,03$). Признак биго-ниальная ширина разделяет выборки при $p = 0,04$.

Уровень достоверности различий в выборке самцов верветок и гривет в целом ниже, чем в выборке самок. Наибольшая степень достоверности ($p = 0,01$) достигается для различий по ширине большого затылочного отверстия, а также по поперечному диаметру черепа, общему углу лица и расстоянию *inion* — *opisthokranion* ($p = 0,02$). С вероятностью ошибки $p = 0,04$ разделение происходит по таким признакам, как угол лба к горизонтали и угол альвеолярной части лица; с вероятностью $p = 0,05$ — по высоте симфиза нижней челюсти.

Итоги дискриминантного анализа приведены в таблицах 1–4. Согласно таблице 4, дискриминация между черепами самок верветок и гривет происходит, прежде всего, за счет различий в продольном и поперечном диаметрах, и, в меньшей степени, за счет наименьшей ширины лба, угла затылочного отверстия, общего лицевого угла и угла альвеолярной части лица.

Таблица 1. Лямбда-критерий Уилкса для краниологических выборок самок

№ п/п	Признаки	Лямбда Уилкса	F-критерий	p
1	1. Продольный диаметр	0,81	14,82	0,00
2	8. Поперечный диаметр	0,81	15,03	0,00
31	52. Высота орбиты	0,86	10,00	0,00
5	9. Наименьшая ширина лба	0,91	6,31	0,01
40	34. Угол затылочного отверстия	0,94	4,19	0,04
41	72. Общий угол лица	0,94	4,20	0,04
43	74. Угол альвеолярной части лица	0,94	4,34	0,04

Согласно таблице 2, дискриминация между черепами самцов верветок и гривет наблюдается, прежде всего, по ширине большого затылочного отверстия, наименьшей ширине лба и расстоянию между краниометрическими точками *inion* и *opisthokranion*. Далее по степени убывания таксономической значимости идут такие признаки как общий угол лица, затылочная хорда и межглазничная ширина.

Таблица 2. Лямбда-критерий Уилкса для краниологических выборок самцов

№ п/п	Признаки	Лямбда Уилкса	F-критерий	p
17	16. Ширина большого затылочного отверстия	0,51	19,98	0,00
5	9. Наименьшая ширина лба	0,54	17,56	0,00
18	Расстояние <i>inion</i> — <i>opisthokranion</i>	0,68	10,05	0,00
41	72. Общий угол лица	0,73	7,93	0,01
11	31. Затылочная хорда	0,76	6,77	0,02
32	50. Межглазничная ширина	0,83	4,32	0,05

Таблица 3. Количество корректных диагнозов (N) и средний процент корректных диагнозов для черепов самок

	Верветки, N	Гриветы, N	Корректные диагнозы, %
Верветки	24	5	82,8
Гриветы	5	39	88,6

Таблица 4. Количество корректных диагнозов (N) и средний процент корректных диагнозов для черепов самцов

	Верветки, N	Гриветы, N	Корректные диагнозы, %
Верветки	13	0	100,0
Гриветы	2	14	87,5

Обсуждение

Анализ различий черепов верветок и гривет демонстрирует более высокий уровень статистической достоверности в выборке самок по сравнению с самцами. Количество признаков, по которым между выборками обоих видов наблюдаются достоверные различия, также больше для самок, чем для самцов. Скорее всего, более низкую достоверность различий и меньшее количество достоверно различимых признаков у самцов можно объяснить меньшей численностью выборки последних.

Краниологические серии самок верветок и гривет различаются, прежде всего, по линейным размерам черепа — поперечному диаметру, ширине лба и затылка, лобной хорде межглазничной ширине и в меньшей степени — по ушной ширине и ширине орбиты. Угловые размеры различают черепа самок обеих серий в меньшей степени. Для самцов, у которых общее количество достоверно различимых признаков невелико, достоверность на одном уровне наблюдается и для линейных размеров (поперечный диаметр, ширина большого затылочного отверстия, расстояние *inion* — *opisthokranion*), и для общего угла лица. Для других угловых размеров, как и в выборке самок, достоверность различий ниже.

И для самок, и для самцов размеры нижней челюсти в различиях между видами оказываются наименее значимы.

Несмотря на достоверные различия в линейных размерах между черепами верветок и гривет, нельзя сказать, что один из видов более грацильный, а другой более массивный. Одни линейные показатели больше у верветок, другие — у гривет, поэтому, в сочетании с угловыми характеристиками, они формируют различия, скорее, по форме черепа, нежели по размеру.

Статистическими показателями валидности итогов дискриминантного анализа являются лямбда-критерий Уилкса, соответствующая ему величина F-критерия и вероятность ошибки 1-го рода. Чем меньше значение лямбда-критерия, тем более эффективным считается процесс разделения выборки с помощью данного метода, то есть существует обратная зависимость между величиной лямбда-критерия и эффективностью дискриминации.

Дискриминантный анализ в качестве таксономических признаков, наиболее эффективно разделяющих оба вида, также выявляет в первую очередь линейные размеры и во вторую — углы. Дискриминирующими признаками, общими для выборок и самок, и самцов, оказываются два — наименьшая ширина лба и общий угол лица.

Значимым итогом дискриминантного анализа является «процент корректных диагнозов», которые совпадают с реальной принадлежностью черепов к тому или иному виду. В выборке самок процент корректных диагнозов выше для гривет, а в выборке самцов процент выше для верветок. Во всех случаях процент корректной дискриминации высок, варьируя от 82.8 до 100, что подтверждает эффективность проведенного анализа.

Итоги работы подтверждают значимость краниометрических характеристик в качестве диагностических видовых признаков для мартышковых.

Заключение

Краниологический анализ двух выборок черепов верветок и гривет выявил статистически достоверные различия по группе измерительных признаков. Таксономическая значимость признаков подтверждается результатами многомерного дискриминантного анализа и высоким процентов корректных диагнозов. Полученные результаты позволяют сделать вывод о хороших возможностях краниологической дифференциации видов древесных мартышковых приматов, что важно как для атрибуции музейных коллекций, так и для работы с ископаемыми находками.

Литература

- Алексеев, В. П., Г. Ф. Дебеч. 1964. *Краниометрия. Методика антропологических исследований*. АН СССР, Ин-т этногр. им. Миклухо-Маклая. Наука, Москва, 1–127.
- Butynski, T. M. 2008. *Chlorocebus cynosuros*. In: *IUCN 2012. IUCN red list of threatened species. Version 2012.1*. Online: www.iucnredlist.org
- Butynski, T. M., S. Gippoliti, J. Kingdon, Y. De Jong. 2008. *Chlorocebus djamdjamensis*. In: *IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1*. Online: www.iucnredlist.org
- Cardini, A., S. Elton. 2008. Variation in guenon skulls (I): species divergence, ecological and genetic differences. *Journal of Human Evolution*, **54**: 615–637.
- Collard M., O'Higgins P. 2001. Ontogeny and homoplasy in the papionin monkey face. *Evolution & Development*, **3** (5): 322–331.
- Dandelot, P. 1971. Order Primates, part 3. In: J. Meester, H. W. Setzer (eds). *Mammals of Africa, an Identification Manual*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 1–45.
- de Jong, Y., T. M. Butynski. 2010. *Assessment of the Primates, Large Mammals and Birds of the Mathews Range Forest Reserve, Central Kenya*. Report to the Nature Conservancy, Washington, 1–49.
- Disotell, T. R. 1996. The phylogeny of Old World monkeys. *Evolutionary Anthropology*, **5** (1): 18–24.
- Detwiler, K. M. 2002. Hybridization between red-tailed monkeys (*Cercopithecus ascanius*) and blue monkeys (*C. mitis*) in East African forests. In: M. E. Glenn, M. Cords (eds). *The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys*, Kluwer Academic Press, New York, 79–97.
- Elliot, D. G. 1913. *A Review of the Primates*. American Museum of Natural History, New York, 1–317 + i–xxxviii.
- Groves, C. P. 2001. *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press, Washington, 1–350.
- Groves, C. P. 2005. *Order Primates. Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 111–184.
- Grubb, P., T. M. Butynski, J. F. Oates, S. K. Bearder, T. R. Disotell, [et al.]. 2003. Assessment of the diversity of African primates. *International Journal of Primatology*, **24** (6): 1301–1357.
- Haus T., E. Akom, B. Agwanda, M. Hofreiter, C. Roos, D. Zinner. 2013. Mitochondrial diversity and distribution of African green monkeys (*Chlorocebus* Gray, 1870). *Am. J. Primatol.*, **75** (4): 350–360.
- Hill, W. C. O. 1966. *Primates. Comparative Anatomy and Taxonomy*. 6. *Catarrhini, Cercopithecoidea, Cercopithecinae*. Edinburgh University Press, Edinburgh, 336–338.
- Kingdon, J. 1997. *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. Academic Press, New York, 1–544.
- Kuhn, H.-J. 1967. Zur Systematik der Cercopithecidae. In: Schneider, R., Kuhn, H.-J. (eds). *Progress in Primatology*, Gustav Fischer, Stuttgart, Germany, 25–46.
- Lonnberg, E. 1919. Contributions to the knowledge about the monkeys of the Belgian Congo. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines*, **7**: 107–154.

- Lo Bianco, S. 2016. L'impiego della morfometria geometrica e il contributo della citogenetica nello studio evolutivo della tribu Cercopithecini (Ordine Biologia ambientale e Biodiversità — Indirizzo Biologia Animale). *Universit  degli Studi di Palermo*, Sicilia, Italy, Ciclo XXVI 2013--2015. Primates).
- Lo Bianco, S., J. Masters, L. Sineo. 2017. The evolution of the Cercopithecini: a (post)modern synthesis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, **26** (6): 336–349.
- McGraw, W. S., J. G. Fleagle. 2006. *Biogeography and evolution of the Cercocebus–Mandrillus clade: Evidence from the Face. Primate Biogeography*. Springer, Boston, 201–224.
- Mekonnen A., A. Bekele, P. Fashing, G. Hemson, A. Atickem. 2010a. Diet, activity patterns, and ranging ecology of the Bale monkey (*Chlorocebus djamdjamensis*) in Odobullu Forest, Ethiopia. *International Journal of Primatology*, **31**: 339–362.
- Mekonnen A., A. Bekele, P. Fashing, G. Hemson, A. Atickem. 2010b. Population size and habitat preference of the vulnerable Bale monkey *Chlorocebus djamdjamensis* in Odobullu Forest and its distribution across the Bale Mountains, Ethiopia. *Oryx*, **44**: 558–563.
- Mekonnen, A., A. Bekele, P. J. Fashing, J. M. Lermould. 2012. Newly discovered Bale monkey populations in forest fragments in Southern Ethiopia: evidence of crop raiding, hybridization with grivets, and other conservation threats. *American Journal of Primatology*, **74**: 423–432.
- Napier, P.H. 1981. *Catalogue of primates in the British Museum (Natural History) and elsewhere in the British Isles: Part II: Family Cercopithecidae, Subfamily Cercopithecinae*. British Museum (Natural History), London, 1–203.
- Oppenheim, S., A. Remane, W. Gieseler. 1928. *Methoden zur Untersuchung der Morphologie der Primaten*. Urban und Schwarzenberg, **6**: 684–865.
- Pocock, R. I. 1907. A monographic revision of the monkeys of the genus *Cercopithecus*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 677–746.
- Preston, C. B., Evans W. G. 1976. The cephalometric analysis of *Cercopithecus aethiops*. *American Journal of Physical Anthropology*, **44** (1): 105–110.
- Schwarz, E. 1928. Notes on the classification of the African monkeys of the genus *Cercopithecus* *Erleben. Ann. Mag. Nat. Hist.* ser. 10, 1: 649–663.
- Singleton, M. 2002. Patterns of cranial shape variation in the Papionini (Primates: Cercopithecinae). *Journal of Human Evolution*, **42** (5): 547–578.
- Switzer, W. M., M. Salemi, V. Shanmugam, M. Cong, C. Kuiken, [et al.]. 2005. Ancient cospeciation of simian foamy viruses and primates. *Nature*, **434**: 376–380.
- Tosi, A. J., D. J. Melnick, T. R. Disotell. 2004. Sex chromosome phylogenetics indicate a single transition to terrestriality in the guenons (tribe Cercopithecini). *Journal of Human Evolution*, **46**: 223–237.
- Wertheim, J. O., M. Worobey. 2007. A Challenge to the Ancient Origin of SIVagm Based on African Green Monkey Mitochondrial Genomes. *PLOS Pathogens*, **3** (7): e95.
- Xing, J., H. Wang, Y. Zhang, D. A. Ray, A. J. Tosi, T. R. Disotell. 2007. A mobile element-based evolutionary history of guenons (tribe Cercopithecini). *BMC Biology*, **5** (5): 2–12.

Резюме

СУДАРИКОВА, Є. До проблеми краніологічною диференціації двох видів зелених мавп: *Chlorocebus pygerythrus* та *C. aethiops* (Cercopithecidae, Primates). — Проблема таксономічної диференціації в ряді приматів є однією з актуальних проблем сучасної еволюційної антропології та приматології. Систематика приматів відображає еволюційні взаємини всередині ряду, дозволяючи реконструювати можливі шляхи становлення окремих груп. Уточнення систематики приматів передбачає залучення широкого кола даних, насамперед з області морфології. Серед морфологічних ознак, якими розрізняються між собою окремі таксони, особливе місце посідає система краніологічних ознак, що дозволяють здійснювати діагностику черепів в музейних колекціях або викопному матеріалі. Стаття присвячена краніологічній діагностиці двох видів мавп роду *Chlorocebus* — *Chlorocebus pygerythrus* (верветки) і *Chlorocebus aethiops* (гривети).

Огляд історії таксономії та критеріїв виду в родині котових (Felidae)

Сергій Харчук

Українське теріологічне товариство НАН України (Київ)
e-mail: sergubf@gmail.com; orcid: <https://orcid.org/0000-0003-4342-0542>

KHARCHUK, S. A review of the history of taxonomy and species criteria in the family Felidae. — The taxonomic changes in the species composition of Felidae from the beginning of classification by Carl Linnaeus to the present are considered. As is true for the whole class of mammals, the species composition of this family has undergone significant expansion. This happened due to the study of the most remote corners of our planet, and through a rethinking of the species concept. The process of rethinking is still ongoing and a further change in views on the species composition of cats is quite expected. Researchers pay special attention to the genera *Leopardus* and *Felis*, within which the validity of species statuses has been confirmed or revoked recently or in the past. An overview of the main criteria for distinguishing species and features of the application of these criteria are given. The problem of species discrimination is as important as the problem of species existence. Anthropogenic pressure leads to a decrease and deterioration of the quality of habitats. Almost all felids lead a solitary lifestyle and have low population density, sometimes occupying fragmented areas. In particular, this facilitates hybridization between some species, which also contributes to the "blurring" of both the species characteristics and the boundaries between separate species.

Вступ

Вид є не тільки основною одиницею в біологічній систематиці, ключовим поняттям у теорії еволюції, але також ключовою одиницею біологічного різноманіття. Останньому приділяється все більше уваги, бо воно опинилося під серйозною небезпекою через безпрецедентний антропогенний тиск. Поняття *вид* є дуже важливим, проте чіткого його визначення, яке б усіх влаштовувало, немає. Навколо цієї теми дотепер тривають диспути, які значною мірою пов'язані з відсутністю універсальних критеріїв.

Поняття *вид* увів Арістотель (IV ст. до н. е.), який вважав його чимось сталим і незмінним. Так само вважав і Карл Лінней у його найпершій публікації 1735 року, хоча вже через кілька років він виявив гібридизацію як шлях до видоутворення в рослин. Наступний вагомий внесок у розвиток науки про вид зробив Чарльз Дарвін, який стояв на концепції безперервної еволюції видів — види для нього були родами, які в результаті природного добору набули своїх рис (Haveman 2013).

Наступною знаковою (понад те, найбільш відомою) концепцією виду є визначення Ернста Майра: види — це групи фактично або потенційно схре-

шуваних природних популяцій, які репродуктивно відокремлені від інших таких груп (Мауг 1942). Це визначення часто друкують у підручниках з біології. Очевидно, що воно непридатне для викопних, а також організмів з нестатевим розмноженням. Однак у цій статті йдеться виключно про сучасних великорозмірних тварин зі статевим способом розмноження.

У наступні десятиліття різні вчені запропонували низку концепцій виду з екологічної, генетичної, еволюційної, морфологічної, ізоляційної та інших точок зору (Haveman 2013). Усі видові концепції не є абсолютними й мають достатньо обмежень. Ситуація ускладнюється наявністю внутрішньовидової мінливості, вивчення якої призвело до введення і широкого застосування поняття підвиду. Загалом треба прийняти, що фіксовані дефініції виду й підвиду неминуче не включатимуть усіх випадків, і встановлення таксономічного рангу найкраще аргументувати експертною оцінкою, а також консенсусом (Olsen & Galatius 2018).

Виявлення нових для науки видів сучасних ссавців триває. Їхня кількість збільшується і в результаті пошуків у недостатньо досліджених місцях земної кулі, але, особливо, завдяки молекулярному аналізу, який може вказати на нові таксономічні зв'язки (Gillespie 2013).

Застосування молекулярних методів дослідження може призвести до таксономічного опису приблизно 2000 нових видів ссавців при переході від поняття «морфологічного» до «генетичного виду» (Baker & Bradley 2006). Досліджуючи відмінності в послідовностях ДНК або структурі протеїнів, можна встановити час розходження двох таксонів і потім вирішити, якому таксономічному рангу цей час відповідає. Наприклад, можна скористатися принципом Лі, за яким таксони можуть набути видових статусів, якщо вони мали останнього спільного предка понад 800 000 років тому (Li *et al.* 2016; Kitchener *et al.* 2017). Генетичний метод має свої обмеження й неточності.

Прикладами є випадки: порівняння вузького ендеміка з космополітом, зміна із часом функції використовуваного білка чи гена, різка зміна інтенсивності природного добору (Vaughan *et al.* 2011). Крім того, визначений час розходження для більшості ссавців чоловічої статі буде меншим ніж для жіночої статі; отже, переданий мітохондріальний геном не має показувати кордони видів настільки точно, як Y хромосома й автосомні маркери. До того ж вірогідні міжвидові гібриди підпадають під Правило Халдена: гібриди жіночої статі, як правило, плідні, тоді як чоловічої — стерильні; тому можлива ситуація, коли мітохондрія одного виду або лінії зберігається на геномному тлі іншого виду (Li *et al.* 2016). Отже, щоб отримати більш правдиву картину потрібно проводити комплексний генетичний аналіз.

Важливо також зазначити, що є загальна, обернена залежність між кількістю видів і розміром тіла. Іншими словами, більше видове різноманіття переважно мають роди малих за масою тварин. Цьому є дві причини. Оскільки дрібнотілим видам властива більша швидкість молекулярної еволюції (зміна складу ДНК, РНК та білків) через менший час генерації, більшу плодючість, більшу чисельність популяції, тоншу просторову диференціацію (наприклад,

за біомами, а не екосистемами) та інші чинники, а це збільшує швидкість видоутворення (Jones & Safi 2011). З іншого боку, загальною тенденцією є те, що серед дрібних форм ссавців значно частіше визнаються аловиди, загалом більш «типові» для великорозмірних тварин (Загороднюк 2008). Ці тези справджуються і в межах родини котових, де у родах *Felis* і *Leopardus* відбувається виокремлення нових, споріднених видів. На противагу, розділити вид *Panthera pardus* (рис. 1) на два окремі види не пропонується, хоча генетичний аналіз (і сучасних і палеозразків) виявив глибокий поділ між африканською і євразійською мітохондріальними лініями (~ 710 тисячоліть) (Paijmans *et al.* 2018). Для порівняння: розходження між *Leopardus tigrinus* та *L. guttulus* становить 500–800 тис. р. (Trigo *et al.* 2013).

У наступних розділах докладніше розглянуто особливості розвитку видової таксономії родини котових (Felidae) з ряду хижих (Carnivora). Маючи порівняно невелике видове різноманіття, котів поширилися в різних кліматичних умовах — від екваторіальних до субарктичних. Вони населяють різноманітні середовища проживання — від пустель до гірських вершин, тайги, дощових лісів тощо. Залежно від розмірів і середовища проживання, різняться і здобич різних видів котових — від комах до риб, птахів і, навіть, жираф. Поведінка і спосіб полювання, як і забарвлення й текстура волоссяного покриття, також різняться. Спільними є найбільша серед хижих м'ясоїдність і наявність спеціалізованих морфологічних ознак: короткий писок, великі ікла, гострі загнуті кігті (Etnyre *et al.* 2011).

Мета роботи — на прикладі родини котових різнобічно розглянути проблему виокремлення й існування видів.

Історія змін поглядів на обсяг групи

У XVIII столітті шведський вчений Карл Лінней класифікував організми за спільними фізичними характеристиками. Він також закріпив ідею таксономічної ієрархії класифікації, у якій показані природні взаємозв'язки (Henkel 2015). Зрештою, було закріплено за видами двочленні назви (біномени). Потрібно, однак, зазначити, що робота К. Ліннея ґрунтувалася на численних більш ранніх публікаціях, зокрема праці 1563 року (Geßner *et al.* 1563), у якій подекуди теж присутні біномени: *Mustela Zobela* (соболь), *Catus sylvestris* (кіт лісовий), *Felis Zibethi* (цивета), *Pardalis minor* (ірбіс).

У засадничій для систематики праці К. Ліннея «Система природи» (Linnaeus 1758) наведено 7 видів роду кіт (*Felis*), а за суттю родини котових (Felidae) у сучасному розумінні: лев (*Leo*), тигр (*Tigris*), пардус (*Pardus*), ягуар (*Onca*), оцелот (*Pardalis*), кіт свійський (*Catus*), рись звичайна (*Lynx*). Нині все це визнані види: *Panthera (leo, tigris, pardus, onca)*, *Leopardus pardalis*, *Lynx lynx* та підвид *Felis silvestris catus*.

Звісно, це лише невелика частина визнаного наразі видового складу родини котових. К. Лінней описав для науки європейських котових, чотирьох представників сучасного роду пантера (*Panthera*) й американського kota з роду *Leopardus* — оцелота.



Рис. 1. Зліва направо: *Panthera pardus pardus* (африканський підвид), *Panthera pardus melas* (яванський підвид, представник азійської групи підвидів), *Felis silvestris silvestris*, *Felis bieti*; матеріали з Вікімедії (усі під ліцензіями Creative Commons).

Leo.	Digiti 5. 4. Mammae 2. ventrales. Lingua aculeata.	Scandens.	Leo.
Tigris.	Digiti 5. 4. Mammae 4. umbilicales. Lingua aculeata.	Scandens.	Tigris. Panthera.
Felis.	Digiti 5. 4. Mammae 2. sc. 4. pect. 4. abdom. Lingua aculeata.	Scandens.	Felis. Catus. Lynx.

Рис. 2. Фрагмент публікації К. Ліннея 1735 року з шістьма видами родини котових.

У класифікації К. Ліннея були класи, ряди, роди й види. Згодом, із розвитком класифікації, роди, переважно, стали родинами, а види — родами (Загороднюк 2001). Стосовно родини котових це справдилося лише частково, адже всі ліннейські види пантер zostалися видами. Разом із тим, під видовою назвою рись (*Lynx*) К. Лінней розумів і звичайну, й іберійську, які вважалися одним видом; а видова назва кіт (*Catus*) із публікації 1758 року, певно, об'єднувала і свійського, і дикого котів із Європи, адже в публікації 1735 р. (Linnaei 1735) вони наведені окремо (рис. 2).

Наприкінці XX ст. найчастіше родину котових поділяли на 4 роди: *Felis*, *Panthera*, *Acinonyx*, *Neofelis*, іноді на 5 (до попередніх додавали *Uncia*) (Bellani 2019). Тепер же загально визнано 14 родів, деякі з них авторства Миколи Северцова (Severtzov 1858), який зробив наступний важливий крок у систематиці котових. Науковець запропонував основний варіант поділу родини на 5 родів, а також кілька альтернативних варіантів аж до 23 родів, 4 з них дотепер є валідними — *Catopuma*, *Leptailurus*, *Prionailurus*, *Pardofelis*.

У таблиці 1 подано порівняння видових складів родини котових за Северцовим (1858) та О'Браеном і Джонсоном (2007). Ці склади за обсягом схожі: у першій публікації — 36 видів, у другій — 37. П'ять із наведених Северцовим видів відсутні в роботі О'Браєна і Джонсона (див. табл. 1), а два види об'єднано в один.

Таблиця 1. Порівняння видових складів родини котових (Felidae) за Северцовим (1858) і О'Брасном і Джонсоном (2007)

Види за Северцовим, які втратили цей статус	Види, відсутні в роботі 1858 р. у порівнянні з роботою 2007 р.
<i>Felis caligata</i> → <i>Felis silvestris lybica</i>	<i>Leopardus jacobita</i> (Carnalia, 1865)
<i>Felis megalotis</i> → зразок здичавілого свійського кота помилково подано як новий вид	<i>Catopuma badia</i> (Gray, 1874)
<i>Felis torquata</i> → <i>Felis silvestris ornata</i>	<i>Felis margarita</i> Loche, 1858
<i>Felis strigilata</i> → зразок невизначеного виду з роду <i>Leopardus</i>	<i>Felis nigripes</i> Burchell, 1824
<i>Felis celidogaster</i> & <i>Felis neglecta</i> = <i>Caracal aurata</i>	<i>Felis silvestris</i> Schreber, 1777
<i>Felis eyra</i> → морфа виду <i>Puma yagouaroundi</i>	<i>Lynx pardinus</i> (Temminck, 1827)
	<i>Neofelis diardi</i> (G. Cuvier, 1823)

Своєрідним підсумком класифікації котових на основі морфології, суто в частині видового представлення можна вважати видання «Види ссавців світу», у якому наведено 40 видів родини котових (Wilson & Reeder 2005).

Загалом на основі морфології сформовано і надвидову систематику котових, хоча деякі зміни, наприклад, перенесення роду гепард (*Acinonyx*) із підродини *Acinonychinae* до підродини *Felinae* й перенесення виду ягуарунді (*yagouaroundi*) з роду *Herpailurus* у *Puma* (що далі не визнали), відбулися за результатами генетичних досліджень (Wilson & Reeder 2005).

Понад те, валідність кількох видів, наявних у цій праці була згодом скасована з огляду на докази генетики: *Leopardus braccatus*, *Leopardus pajeros*, *Prionailurus iriomotensis*, *Felis catus* (див. нижче). Крім того, у результаті генетичних досліджень була спростована валідність численних підвидів (Kitchener *et al.* 2017).

Із часів Северцова до 2005/2007 років видовий склад родини поповнився рідкісним андським видом *Leopardus jacobita* (Carnalia 1865), рідкісним ендеміком острова Борнео *Catopuma badia* (Gray 1874), спеціалізованим пустельним видом *Felis margarita* (Loche 1858). Їх було описано як нові таксони на підставі вивчення морфології. Іберійська рись (*Lynx pardinus*) описана раніше на основі порівняння морфології: вона має менші розміри тіла, коротшу шерсть із виразнішими мітками, виразні китиці на вухах, великі бакенбарди (Temminck 1827). Протягом тривалого часу цю рись вважали підвидом (*Lynx lynx pardinus*) звичайної, однак морфологічні й палеонтологічні докази переконливо свідчили на користь окремішності іберійської рисі (Werdelin 1981). Зрештою, вид *Felis nigripes* став відомим для науки на основі опису шкур малих плямистих котів, здобутих на півдні Африки (Burchell 1824).

Наступною важливою публікацією в галузі систематики була «Еволюція котів» (O'Brien & Johnson 2007), яка результувала філогенетичні дослідження на той момент. По-перше, на основі виявлених зв'язків були запропоновані нові конфігурації на рівні родів, зокрема ірбіса (*uncia*) перенесено в рід

Panthera. Також були запропоновані об'єднання видів в один рід у межах родоводу катопуми й родоводу каракала (див. табл. 2). Однак ці пропозиції не були підтримані іншими авторами через значні морфологічні й досить значні філогенетичні відмінності базальних видів родоводів щодо небазальних; те саме стосується видів ягуарунді та пума. По-друге, в межах родини виділено 8 еволюційних родоводів. По-третє, генетична відмінність *Leopardus braccatus*, *L. pajeros*, *Prionailurus iriomotensis* виявилася недостатньою, щоб їх вважати окремими видами; ще один таксон, *Felis bieti*, тут не вважається окремим видом, але надалі — так. По-четверте, вид *Neofelis diardi* став першим піднятим із підвидового статусу за результатами генетичного аналізу, а саме мітохондріальної і ядерної ДНК (Buckley-Beason *et al.* 2006). Однак і він був описаний 1823 року Жоржем Кюв'є під назвою *Felis diardi* на основі морфології хутра тварини, яке надіслав, власне, П'єр-Медар Діар (фр. Pierre-Medard Diard) (Cuvier 1823). Згодом *Felis diardi* був переозначений як підвид *Neofelis nebulosa diardi* через морфологічну подібність двох видів *Neofelis*. Однак ці сестринські види все ж мають морфологічні відмінності — насамперед, у розмірі маркування, тобто розмірі так званих «розеток» (малюнок на волоссяному покриві) (Kitchener *et al.* 2006).

Різного роду дослідження вказують на можливість існування більшої кількості видів котів, ніж зазначено в «Еволюції котів», особливо це стосується родів *Felis* і *Leopardus*.

1. Комплекс *Leopardus tigrinus*

1872 року німецький зоолог і палеонтолог Райнгольд Фрідріх Хенсель виконав опис kota з південної Бразилії під назвою *Felis guttula*. Науковець описав будову й розміри черепа, забарвлення й текстуру волоссяного покриву й зазначив, що вид менший від *Leopardus wiedii* (Hensel 1872). Напевно, через це вид має наукову назву *guttulus*: від лат. *gutta* — «пляма» й *-ula* — «малий», а одна з вернакулярних назв англійською мовою — Southern Little Spotted Cat (de Oliveira *et al.* 2016).

Довгий час таксон розглядався як підвид — *L. tigrinus guttulus*, поки молекулярне дослідження не показало, що між південною й північною популяціями *L. tigrinus* немає постійного генного потоку. Це вказує на наявність двох видів, серед них і південний — *Leopardus guttulus* (Trigo *et al.* 2013). Точна морфологія та північна межа ареалу *L. guttulus* мають бути встановлені в результаті подальших досліджень (Kitchener *et al.* 2017). Зовні розрізнити види *L. guttulus* і *L. tigrinus* дуже складно, хоча невеликі відмінності є (Trigo *et al.* 2013), а саме *L. guttulus* має трохи більші й округліші розетки і виразніші смуги на хвості (Castelló 2020).

Ситуацію з виокремленням видів/підвидів серед близькоспоріднених видів роду *Leopardus* ускладнює гібридизація (сучасна чи давня) — між *L. colocolo* та *L. tigrinus*, між *L. colocolo* та *L. guttulus*, між *L. geoffroyi* та *L. tigrinus*, до того ж уздовж лінії контакту спостерігається значний рівень гібридизації між *L. geoffroyi* та *L. guttulus* (Trigo *et al.* 2013; Li *et al.* 2016).

Морфологічний аналіз черепів і хутра, і дуже обмежені генетичні дослідження дають підстави визнати ізольовану популяцію леопардів із Коста-Рики окремим видом — *Leopardus oncolla*. Наразі він вважається підвидом *Leopardus tigrinus oncolla*. Для подальшого встановлення таксономічного статусу популяції потрібні додаткові аналізи (Kitchener *et al.* 2017). Зокрема, масштабні морфологічні дослідження музейних зразків не підтвердили видовий статус цього таксона (Nascimento & Feijó 2017).

На основі вивчення зовнішньої та краніодентальної морфології значної кількості зразків запропоновано виокремити з *Leopardus tigrinus* новий вид — *Leopardus emiliae*, який займає схід Бразилії (Nascimento & Feijó 2017). Необхідно провести генетичний аналіз, щоб точніше встановити таксономічний статус цих популяцій роду *Leopardus*. Також потрібні подальші дослідження, щоб встановити, чи є північно-західні популяції *L. tigrinus* окремим видом — *L. pardinoides* (Kitchener *et al.* 2017).

2. Комплекс *Leopardus colocolo*

На основі вивчення 86 музейних зразків виду відомого як *Leopardus colocolo* було виділено нові види — *L. braccatus* і *L. pajeros*, які морфологічно й географічно відокремлені (García-Perea 1994). Генетичний аналіз, проте, вказує, що відмінності між популяціями є внутрішньовидовими (Johnson *et al.* 1999). На основі досліджень хутра й черепів із усього ареалу *Leopardus colocolo* було виділено три нові види: *L. budini*, *L. garleppi*, *L. munoai* (Nascimento 2010). Група спеціалістів, які вивчають родину котових, залишила всі ці таксони в ранзі підвидів (Kitchener *et al.* 2017).

У результаті проведення найширшого морфологічного дослідження політипного виду *L. colocolo*, поєднаного з молекулярними даними та моделями екологічних ніш, запропоновано розрізнення 5 видів із роду *Leopardus*: *L. braccatus*, *L. colocola*, *L. garleppi* (із синонімами *thomasi*, *budini*, *steinbachi*, *crespoi*, *wolffsohni*), *L. munoai* та *L. pajeros* (із синонімом *crucina*) (Nascimento *et al.* 2020). Є сумніви, що ця пропозиція отримає широку підтримку, проте наразі можна лише констатувати, що питання поділу на види, як цього комплексу, так і родини загалом, лишається відкритим.

3. Комплекс *Felis silvestris*

Альфонс Мілн-Едвардс описав китайського гірського kota за зразком із Сичуані; науковець указав його розміри, морфологію зубів, забарвлення хутра, вказав на короткі лапи й густі руді китиці на вухах (Milne-Edwards 1892). Морфологічні порівняння, проведені 2009 р., засвідчили те, що кіт китайський є окремим видом — *F. bieti* (Kitchener & Rees 2009). Однак, результати генетичних досліджень, опубліковані 2007 року, відносять таксон до підвиду *F. silvestris* ssp. *bieti* (Driscoll *et al.* 2007). *F. s. bieti* симпатричний із підвидом *F. s. ornata*, але має відмінності в морфології й середовищі проживання. Для встановлення остаточного статусу таксона потрібне більш масштабне генетичне дослідження (Riordan *et al.* 2015).

Таблиця 2. Порівняння видових складів родини котових за О'Брасном і Джонсоном (2007) і Кастальйо (2020)

Еволюційні родоводи	Види за О'Брасном і Джонсоном 2007	Види, відсутні в роботі 2007 року в порівнянні з роботою 2020 року
Родовід пантери	<i>Neofelis</i> • <i>diardi</i> — борнейська пантера • <i>nebulosa</i> — димчаста пантера <i>Panthera</i> • <i>leo</i> — лев • <i>onca</i> — ягуар • <i>pardus</i> — пантера плямиста • <i>tigris</i> — тигр • <i>uncia</i> — ірбіс	—
Родовід катопуми	<i>Pardofelis marmorata</i> — мармурова кішка <i>Catopuma</i> • <i>badia</i> — катопума калімантанська • <i>temminckii</i> — катопума Темінка	—
Родовід каракала	<i>Leptailurus serval</i> — сервал <i>Caracal</i> • <i>aurata</i> — каракал золотий • <i>caracal</i> — каракал звичайний	—
Родовід оцелота	<i>Leopardus</i> • <i>colocolo</i> — колоколо • <i>geoffroyi</i> — леопард Жоффруа • <i>guigna</i> — кодкод • <i>jacobita</i> — леопард андський • <i>pardalis</i> — оцелот • <i>tigrinus</i> — онцила • <i>wiedii</i> — леопард Віда	<i>Leopardus guttulus</i> — леопард малий
Родовід рисі	<i>Lynx</i> • <i>canadensis</i> — рись канадська • <i>lynx</i> — рись звичайна • <i>pardinus</i> — рись іберійська • <i>rufus</i> — рись руда	—
Родовід пуми	<i>Acinonyx jubatus</i> — гепард <i>Puma concolor</i> — пума <i>Herpailurus yagouaroundi</i> — ягуарунді	—
Родовід бенгальсько-го kota	<i>Otocolobus manul</i> — манул <i>Prionailurus</i> • <i>bengalensis</i> — бенгальський кіт • <i>planiceps</i> — плоскоголовий кіт • <i>rubiginosus</i> — плямисто-рудий кіт • <i>viverrinus</i> — кіт-рибалка	<i>Prionailurus javanensis</i> — яванський кіт
Родовід kota лісового	<i>Felis</i> • <i>catus</i> — кіт свійський¹ • <i>chaus</i> — кіт очеретяний • <i>margarita</i> — кіт барханний • <i>nigripes</i> — кіт чорноногий • <i>silvestris</i> — кіт лісовий	<i>Felis bieti</i> — кіт китайський <i>Felis lybica</i> — кіт степовий

¹ Кіт свійський відсутній на філогенетичному дереві згідно з Кастальйо (2020)

Припускається також, що *F. bieti* може мати давнє гібридне походження, можливо, із часів останнього зледеніння; з огляду на чітке географічне й морфологічне відокремлення китайського kota, група спеціалістів розглядає його окремим видом (Kitchener *et al.* 2017).

Запропоновано також виокремити з виду *Felis silvestris* (кіт лісовий) kota степового (*F. lybica*), поширеного в Африці й Азії. Степовий кіт менший, тонший, із пропорційно більшими кінцівками, тоншим хвостом, який ніколи не буває пухнастим. Саме степовий кіт є предком свійського (Bellani 2019). *Felis (lybica)* описаний Георгом Форстером у 1780 р. за зразком з Північної Африки. Науковець вказав на короткий хвіст цього kota, червонувате забарвлення, короткий пучок волосся на вухах (Forster 1780). У межах *F. lybica* виділено три підвиди: *F. lybica lybica* — північна частина Африки, Близький Схід, Корсика, Сардинія і Крит, *F. lybica cafra* — південна частина Африки, *F. lybica ornata* — Азія на схід від *F. l. lybica* (Kitchener *et al.* 2017). Дослідження мітохондріальної ДНК вказують на розмежування *F. bieti*, *F. silvestris* і *F. lybica* у проміжку від 230 до 100 тисяч років тому (Driscoll *et al.* 2007).

Зрештою кіт свійський (*F. s. catus*) теж є претендентом на видовий статус із часів К. Ліннея. Філогенетичні дослідження вказують на дуже тісні генетичні стосунки між свійським і дикими kotaми (Driscoll *et al.* 2007). Однак розгляд свійського kota окремим видом має важливу практичну причину — задля ефективності законодавства й ініціатив, спрямованих на збереження диких котів (Yamaguchi 2015).

4. Комплекс *Prionailurus bengalensis*

У XIX–XX століттях було описано кілька зоологічних зразків котів роду *Prionailurus* із Зондських островів. З-поміж них Демаре Ансельм Гаєтан описав 1816 року зразок із Яви під назвою *Felis javanensis*. Вчений подав розміри, описав забарвлення і текстуру волоссяного покриву та зазначив, що кіт схожий на бенгальського (Desmarest 1816). Пізніше цей та інші koti з Малайського архіпелагу були віднесені до виду *Prionailurus bengalensis*. Зрештою, популяції *Prionailurus bengalensis* з островів Ява, Балі, Суматра, Борнео, а також Філіппінських островів на основі філогеографічного дослідження виділили в окремий вид — *Prionailurus javanensis*. Цей кіт на 20 % менший від бенгальського, худіший і з округлішим черепом. Генетичні відмінності між *P. bengalensis* і *P. javanensis* на думку вчених формувалися протягом двох мільйонів років (Luo *et al.* 2014; Bellani 2019), а географічне відокремлення аналогічне тому, яке мають види *Neofelis nebulosa* і *Neofelis diardi*. У межах *Prionailurus javanensis* виділено два підвиди *P. javanensis javanensis* — Ява й Балі та *P. javanensis sumatranus* — Суматра, Борнео й Філіппінські острови (Kitchener *et al.* 2017).

Бенгальського kota з японського острова Іріомоте первинно описано як новий вид на основі морфології, потім його розглядали як підвид, однак пізніші генетичні дослідження вказали на дуже близький зв'язок із континента-

льним бенгальським котом, настільки, що було вирішено його віднести до підвиду *Prionailurus bengalensis euptilurus* (Kitchener *et al.* 2017).

Отже, подальше унормування видового складу родини котових може призвести до розрізнення понад 40 видів у родині котових. Як писали в передмові дослідники котів: «Досі немає чіткого консенсусу щодо того, як співвідносити географічну варіацію морфології та генетики глобально поширеного дикого kota *Felis silvestris* з його таксономією та систематикою» (Kitchener & Rees 2009). Це твердження можна легко поширити й на родину котових і ще далі — на галузь систематики в цілому.

Коротко варто навести й основні моменти, які стосуються надвидової класифікації в межах родини котових (Felidae). Загальноприйнятим є її поділ на дві підродини: пантерових (Pantherinae) і котових (Felinae) (Wilson & Reeder 2005). Деякі науковці, проте, вважають доцільним розділяти сучасних Felidae на рівні триб — пантери (Pantherini) й коти (Felini), вважаючи відмінності між ними занадто незначними й еволюційну радіацію занадто малою, на противагу до морфологічної й еволюційної різниці між сучасними Felidae і членами підродини махайродових (Machairodontinae) (Kingdon *et al.* 2013). У минулому пропонувалося також виділення підродини гепардових (Acinonychinae) (Россок 1917). Будова гепарда помітно відрізняється від інших котових на догоду до його способу полювання — дуже швидким спринтам. Однак, молекулярно-генетичні дослідження виявили спорідненість гепарда (*Acinonyx jubatus*) з пумою (*Puma concolor*) і ягуарунді (*Herpailurus yagouaroundi*) (O'Brien & Johnson 2007). На основі спорідненості була пропозиція введення триби Acinonychini, а також інших триб, однак ці ідеї не є поширеними. Натомість заведено говорити про філогенетичні родоводи (їх виділено 8). Наприклад, родовід пуми (Puma lineage) — це монофілетична група, яка включає три сучасні види: пуму, ягуарунді, гепарда (O'Brien & Johnson 2007). Щодо родової класифікації, то пропонувалося багато різних конфігурацій об'єднання видів. Наразі здебільшого виділяють 14 родів у родині котових (Kitchener *et al.* 2017).

Наступною важливою публікацією є «Коти й гієни світу» (Castelló 2020), де наводиться модифіковане філогенетичне дерево, отримане Чжоу зі співавторами (Zhou *et al.* 2017). Зміни у видовому складі в порівнянні з публікацією О'Браєна і Джонсона (2007) наведено в табл. 2, у якій також подані українські назви видів. На філогенетичному дереві в публікації Кастальйо (2020) розташовано 40 видів родини котових. У порівнянні з публікацією 2007 року додано 4 види (права колонка в табл. 2), а валідність одного (кота свійсько-го) — відкинута.

Дослідницькі критерії видів

Із 37 видів, наведених у публікації О'Браєна і Джонсона (2007), 36 — було описано у XVIII й XIX ст. на основі вивчення й порівняння морфології. Ще один вид так само був описаний на основі морфології на початку XIX ст., потім тривалий час вважався підвидом і нарешті йому знову повернено видо-

вий статус на основі досліджень мітохондріальної і ядерної ДНК на початку XXI ст. У публікації Кастальйо (2020) наведено 40 видів. У порівнянні з вище наведеною працею додано такі види: *Leopardus guttulus*, *Prionailurus javanensis*, *Felis bieti*, *F. lybica* — усі первинно описані морфологічно у XVIII та XIX ст. під родовою назвою *Felis*. У всіх первинних описах подано розміри зразків, забарвлення, характер (густий чи довгий) і маркування (плями, розетки, кільця тощо) волоссяного покриву, морфологічні особливості (наприклад, китиці на вухах, короткі кінцівки тощо).

Критерії виокремлення й підтвердження видового статусу таксонів у сучасний період (XXI ст.) такі:

- 1) аналіз мітохондріальної і ядерної ДНК — *Neofelis diardi* (Buckley-Beason *et al.* 2006).
- 2) аналіз мітохондріальної ДНК на додачу до морфологічних відмінностей — *Felis lybica* (Driscoll *et al.* 2007; Росоць 1951).
- 3) аналіз мітохондріальної ДНК на додачу до морфологічних відмінностей і географічної ізолюваності — *Felis bieti* (Driscoll *et al.* 2007; Kitchener *et al.* 2017).
- 4) аналіз молекулярних маркерів: мітохондріальна ДНК, автосомні мікросателіти, X- та Y-хромосоми — *Leopardus guttulus* (Trigo *et al.* 2013).
- 5) аналіз мітохондріальної ДНК, Y та X хромосом на додачу до морфологічних відмінностей і географічної ізолюваності — *Prionailurus javanensis* (Luo *et al.* 2014).

Проблема існування виду з точки зору самого виду

Проблема розрізнення видів/підвидів у деяких родах котових ще потребує розв'язання. Вона значною мірою ґносеологічна, важлива для коректних оцінок рівнів таксономічного різноманіття в цій родині. Проте окремим складним питанням є тема підтримання видового статусу і незалежної еволюції самими тваринами, надто в умовах значних точкових і глобальних змін середовища їхнього існування. На офіційному вебсайті МСОП наведено² 38 видів родини котових (у порівнянні з роботою О'Браєна і Джонсона (2007), наявні також *Felis bieti* й *Leopardus guttulus*, а відсутній *Felis catus*). З них чисельність 29 видів зменшується, у 2 — невідома, 6 — стабільна, 1 — збільшується. При цьому збільшується чисельність іберійської рисі, якої 2012 р. в природі нараховували лише 156 дорослих особин й задля порятунку якої запроваджена спеціальна програма (Rodríguez & Calzada 2015).

Котові (Felidae), за деякими винятками — солітарні ссавці зі складною поведінкою та соціальними стосунками. Тому в них, напевно, переважають ті процеси, які відповідають семіотичній концепції виду (Kull 2016) — системі розпізнавання свій-чужий (включно з проблемами імпринтингу) і підтримання цілісності виду саме за допомогою таких систем.

² <https://www.iucnredlist.org/search?taxonomies=101738&searchType=species>

Семіотична концепція виду передбачає, що межі виду в основному нечіткі. Спаровування тут розглядається не як критерій виду, а як механізм, який відповідає за формування і збереження видів. Зокрема, взаємне визнання між особинами грає фундаментальну роль у самозбереженні виду з точки зору семіотичного розуміння виду. Отже, вид постає як комунікативна категорія.

Зокрема, особини, які занадто сильно відрізняються від інших (чи морфологічно, чи поведінково), мають меншу ймовірність спаровування та розмноження через труднощі в пошуку партнера. Це утримує мінливість популяції в певних межах. Так здійснюється саморегуляція виду як цілого.

Водночас такі чинники, як подібність різних видів котових, усамітнений спосіб життя, проживання в розріджених популяціях, брак партнерів для спаровування призводять до порушення міжвидових бар'єрів (і поведінкових, і просторових). Тому трапляється міжвидова гібридизація з усіма наслідками. Зараз проблема значно посилюється через збільшення людського населення і, як наслідок, зменшення природного середовища існування для видів. Зокрема, велику загрозу для збереження kota лісового становить значна чисельність kota свійського. Проблема недопущення гібридизації є критично важливою, бо стає все важче генетично відрізнити популяції kota лісового в Шотландії й Угорщині від свійського kota (Quilodrán *et al.* 2020).

Нарешті, у зоопарках існували/існують жажливі порушення природних механізмів ізоляції при утриманні котових у неволі (порушення поведінки, просторових потреб, імпринтингу, брак вибору партнерів). Наслідками є численні випадки гібридизації, переважно спровокованої дослідниками чи утримувачами.

Треба зазначити, що є і протилежні приклади. Асоціація зоопарків та акваріумів розробила План з виживання видів, серед яких є, зокрема, оцелот. Створено родовідну книгу для всіх оцелотів, яких утримують у північноамериканських зоопарках. У такий спосіб створюється генетично життєздатна популяція в неволі (USFWS 2010).

Висновки

1. І вид як поняття, і вид як сутність є досить розмитими. Вид, як його розумів Карл Лінней, і як його розуміють зараз є різними поняттями. Адже К. Лінней розглядав суто морфологічний аспект виду, а зараз звертають увагу також на зоогеографічний, еволюційний і філогенетичний аспекти. Через це змінилося й тлумачення обсягу «виду». Наприклад, канадську й іберійську рисей вважали підвидами рисі звичайної; зараз же ці дві форми — безсумнів-но окремі види.

2. Вид не є чимось сталим у часі та просторі як вважав К. Лінней. Адже є внутрішньовидова мінливість і міжвидова гібридизація. Остання через антропогенний тиск і надзвичайну поширеність свійського kota подекуди набула загрозового характеру для споріднених таксонів, насамперед котів лісового і китайського.

3. Класифікація ссавців, започаткована К. Ліннеєм у XVIII ст., продовжує розвиватися й тепер. Зокрема триває процес виокремлення видів із надвидів. В останні десятиліття цьому сприяє розвиток методу генетичних (філогенетичних) досліджень. Так, у 2006 році піднято з підвидового до видового статусу борнейську пантеру (*Neofelis diardi*), а 2014 року запропоновано виокремити вид *Prionailurus javanensis* на основі генетики. Видова класифікація котових не є остаточною чи безапеляційно сформованою, особливо це стосується родів *Felis* та *Leopardus*.

Подяки

Моя велика подяка І. В. Загороднюку (Національний науково-природничий музей НАН України) за вагомі поради під час написання статті, а також З. Л. Баркасі (Національний науково-природничий музей НАН України) за редагування частин тексту англійською мовою.

Література • References

- Загороднюк, І. 2001. Роди звірів східноєвропейської фауни та їх українські назви. Частина 1. Загальні положення. Комахоїдні, кажани та хижі. *Вісник Національного науково-природничого музею*, 1: 113–131. <https://bit.ly/2Ya5zR3>
- Загороднюк, І. В. 2008. Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 24: 11–23. <https://bit.ly/3occovK>
- Baker, R. J., R. D. Bradley. 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of mammalogy*, 87 (4): 643–662. DOI: 10.1644/06-MAMM-F-038R2.1
- Bellani, G. G. 2019. *Felines of the World: Discoveries in Taxonomic Classification and History*. Academic Press, 1–486.
- Buckley-Beason, V. A., W. E. Johnson, W. G. Nash, [et al.] 2006. Molecular evidence for species-level distinctions in clouded leopards. *Current Biology*, 16 (23): 2371–2376.
- Burchell, W. J. 1824. *Felis nigripes*. *Travels in the Interior of Southern Africa. II*. London: Longman, Hurst, Rees, Orme, Brown, and Green, 592. <https://bit.ly/3iGbF54>
- Castelló, J. R. 2020. *Felids and Hyenas of the World: Wildcats, Panthers, Lynx, Pumas, Ocelots, Caracals, and Relatives*. Princeton University Press, 1–280.
- Cornalia, E. 1865. Descrizione di una nuova specie del genere: *Felis*. *Felis jacobita* (Corn.). *Memorie della Societa Italiana di Scienze Naturali*, 1: 1–10.
- Cuvier, G. 1823. Des ossemens des grands Félis. *Recherches sur les ossemens fossile, ou l'on rétablit les caractères de plusieurs espèces d'animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces*. G. Dufour & E. d'Ocagne, Paris, 407–456.
- Desmarest, A. G. 1816. Le Chat de Java, *Felis javanensis* Nob. *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliquée aux arts, à l'agriculture, à l'économie rurale et domestique, à la médecine*, 6: 115. <https://bit.ly/2KGllid>
- Driscoll, C. A., M. Menotti-Raymond, A. L. Roca, K. Hupe, W. E. Johnson, [et al.]. 2007. The Near Eastern origin of cat domestication. *Science*, 317 (5837): 519–523.
- Etnyre E., J. Lande, A. McKenna. 2011. Felidae. *Animal Diversity Web*. URL: <https://bit.ly/3iR0eJO>
- Forster, G. R. 1780. LIII. Der Karakal. Herrn von Büffons Naturgeschichte der vierfüssigen Thiere. Mit Vermehrungen, aus dem Französischen übersetzt. Sechster Band., 299–319.
- García-Perea, R. 1994. The Pampas cat group (genus *Lynchailurus* Severtzov, 1858) (Carnivora, Felidae): a systematic and biogeographic review. *American Museum novitates*, 3096: 1–36.
- Geßner, C., C. Forer, C. Froschauer, A. Dürer, L. Schan. 1563. *Thierbüch: Das ist ein kurtze beschreibung aller vierfüssigen Thieren [...]*. Christoffel Froschower, Zürich, 1–344.
- Gillespie, A. 2013. *Conservation, Biodiversity and International Law*. Edward Elgar Publishing, 1–624.

- Gray, J. E. 1874. Description of a new species of cat (*Felis badia*) from Sarawak. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society of London for the Year 1874*, 322–323.
- Haveman, R. 2013. Freakish patterns-species and species concepts in apomicts. *Nordic Journal of Botany*, **31** (3): 257–269.
- Henkel, M. 2015. *21st Century Homestead: Sustainable Agriculture II: Farming and Natural Resources*. Lulu.com., 1–442.
- Hensel, R. 1872. Beiträge zur kenntniss der säugethiere Süd-Brasiliens. *Physikalische Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin* (1873), 1–130. <http://bit.ly/3qMyhDS>
- Johnson, W. E., J. P. Slattery, E. Eizirik, J. H. Kim, M. M. Raymond, [et al.]. 1999. Disparate phylogeographic patterns of molecular genetic variation in four closely related South American small cat species. *Molecular Ecology*, **8**: 79–94.
- Jones, K. E., K. Safi. 2011. Ecology and evolution of mammalian biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **366** (1577): 2451–2461. DOI: 10.1098/rstb.2011.0090
- Kingdon, J., D. Happold, Th. Butynski. 2013. *Mammals of Africa*. A&C Black, **1–6**: 145, 148.
- Kitchener, A. C., M. A. Beaumont, D. Richardson. 2006. Geographical variation in the clouded leopard, *Neofelis nebulosa*, reveals two species. *Current Biology*, **16** (23): 2377–2383.
- Kitchener, A. C., E. E. Rees. 2009. Modelling the dynamic biogeography of the wildcat: implications for taxonomy and conservation. *Journal of Zoology*, **279** (2): 144–155.
- Kitchener, A. C., Ch. Breitenmoser-Würsten, E. Eizirik, et al. 2017. A revised taxonomy of the Felidae: The final report of the Cat Classification Task Force of the IUCN Cat Specialist Group. *Cat News*, Special Issue **11**, 1–80. <https://s.si.edu/3sTeW5B>
- Kull, K. 2016. The biosemiotic concept of the species. *Biosemiotics*, **9** (1): 61–71.
- Li, G., B. W. Davis, E. Eizirik, W. J. Murphy. 2016. Phylogenomic evidence for ancient hybridization in the genomes of living cats (Felidae). *Genome research*, **26** (1): 1–11.
- Linnæi, Caroli. 1735. *Systema naturæ, sive regna tria naturæ systematice proposita per classes, ordines, genera, & species*. Haak, 1–12. <http://bit.ly/2YabiGm>
- Linnæi, Caroli. 1758. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima. Laurentii Salvii, 1–824. <http://bit.ly/2Y8Q8so>
- Loche, V. 1858. Description d'une nouvelle espèce de Chat. *Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée*. 2 série, **10**: 49–50.
- Luo, S. J., Y. Zhang, W. E. Johnson, L. Miao, P. Martelli, [et al.]. 2014. Sympatric Asian felid phylogeography reveals a major Indochinese–Sundaic divergence. *Molecular Ecology*, **23** (8): 2072–2092.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia Univ. Press. New York, 1–334.
- Milne-Edwards, A. 1892. Observations sur les mammifères du Thibet. *Revue générale des sciences pures et appliquées*, **3**: 670–672. <http://bit.ly/3o9Xne3>
- Nascimento, F. O. 2010. *Revisão taxonômica gênero do Leopardus Gray, 1842 (Carnivora, Felidae)*. PhD thesis University of Sao Paulo, Brazil, 1–358. <https://bit.ly/3a3JiKm>
- Nascimento, F. O., A. Feijó. 2017. Taxonomic revision of the tigrina *Leopardus tigrinus* (Schreber, 1775) species group (Carnivora, Felidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, **57** (19): 231–264. DOI: 10.11606/0031-1049.2017.57.19
- Nascimento, F. O. D., J. Cheng, A. Feijó. 2020. Taxonomic revision of the pampas cat *Leopardus colocola* complex (Carnivora: Felidae): an integrative approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **20**: 1–37.
- Nowak, R. M. 2005. *Walker's Carnivores of the World*. JHU Press, 1–313.
- O'Brien, S. J., W. E. Johnson. 2007. The evolution of cats. *Scientific American*, **297** (1): 68–75.
- de Oliveira, T., T. Trigo, M. Tortato, A. Paviolo, R. Bianchi, M. R. P. Leite-Pitman. 2016. *Leopardus guttulus*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. URL: <https://bit.ly/3q4R2TO>
- Olsen, M. T., A. Galatius. 2018. Species and Subspecies. *Encyclopedia of Marine Mammals*, 910–912.
- Paijmans, J. L., A. Barlow, D. W. Förster, K. Henneberger, M. Meyer, [et al.]. 2018. Historical biogeography of the leopard (*Panthera pardus*) and its extinct Eurasian populations. *BMC evolutionary biology*, **18** (1): 156.

- Pocock, R. I. 1917. The classification of the existing Felidae. *Annals and Magazine of Natural History*. Series 8, **20** (119): 329–350.
- Pocock, R. I. 1951. *Felis lybica*, Forster. *Catalogue of the Genus Felis*, 50–133. <http://bit.ly/3iHeToI>
- Quilodrán, C. S., B. Nussberger, D. W. Macdonald, J. I. Montoya-Burgos, M. Currat. 2020. Projecting introgression from domestic cats into European wildcats in the Swiss Jura. *Evolutionary Applications*, **13** (8): 2101–2112.
- Riordan, P., J. Sanderson, W. Bao, A. Abdukadir, K. Shi. 2015. *Felis bieti*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/8539/50651398>
- Rodriguez, A., J. Calzada. 2015. *Lynx pardinus*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/12520/174111773>
- Severtzov, N. 1858. Notice sur la classification multisériale des Carnivores, spécialement des Félidés, et les études de zoologie générale qui s'y rattachent. *Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée (French)*, **10**: 385–396. <http://bit.ly/2KFp0Oo>
- Temminck, C. J. 1827. *Felis pardina*. *Monographies de mammalogie, ou description de quelques genres de mammifères, dont les espèces ont été observées dans les différents musées de l'Europe*. Vol. 1. Leiden: C. C. Vander Hoek, 116–117. <http://bit.ly/3pfUoC4>
- Trigo, T. C., A. Schneider, T. G. de Oliveira, L. M. Lehugueur, L. Silveira, T. R. O. Freitas, E. Eizirik. 2013. Molecular data reveal complex hybridization and a cryptic species of Neotropical wild cat. *Current Biology*, **23** (24): 2528–2533. DOI: 10.1016/j.cub.2013.10.046
- U.S. Fish and Wildlife Service [USFWS]. 2010. *Draft Ocelot (Leopardus pardalis) Recovery Plan, First Revision*. U.S. Fish and Wildlife Service, Southwest Region, Albuquerque, New Mexico.
- Vaughan, T. A., J. M. Ryan, N. J. Czaplewski. 2011. *Mammalogy. 5th edition*. Jones & Bartlett Publishers, 1–750.
- Werdelin, L. 1981. The evolution of lynxes. *Annales Zoologici Fennici*, 37–71. <https://bit.ly/2KJF5Tm>
- Wilson, D. E., D. M. Reeder. 2005. *Mammal Species of the World*. 3rd edition. Johns Hopkins University Press, 1–2142.
- Yamaguchi, N., A. Kitchener, C. Driscoll, B. Nussberger. 2015. *Felis silvestris*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/60354712/50652361>
- Zhou, Y., S. R. Wang, J. Z. Ma. 2017. Comprehensive species set revealing the phylogeny and biogeography of Feliformia (Mammalia, Carnivora) based on mitochondrial DNA. *PloS one*, **12** (3): e0174902.

Резюме

ХАРЧУК, С. Огляд історії таксономії і критеріїв виду в родині котових (Felidae). — Розглянуто таксономічні зміни видового складу родини котових (Felidae) із часу започаткування класифікації Карлом Ліннеєм до сьогодення. Як справедливо і для всього класу ссавців, видовий склад розглянутої родини зазнав суттєвого розширення. Це відбулося і завдяки дослідженням найвіддаленіших куточків нашої планети, і через переосмислення самого поняття «вид». Процес переосмислення триває досі й цілком очікувано є подальша зміна поглядів на видовий склад котових. Особлива увага дослідників спрямована на роди *Leopardus* і *Felis*, у межах яких у минулому й дотепер відбувається підтвердження чи скасування валідності видових статусів. Зроблено огляд основних критеріїв виокремлення видів і особливостей застосування цих критеріїв. Проблема виокремлення видів є такою ж важливою, як і проблема існування видів. Вплив людини призводить до зменшення й погіршення якості середовищ існування. Майже всі представники родини котових ведуть усамітнений спосіб життя й мають низьку щільність населення, подекуди займаючи фрагментовані ареали. Це зокрема підштовхує до гібридизації між деякими видами, що також сприяє «розмиванню» як характеристик видів, так і меж між ними.

Рецентні зміни різноманіття ентомофауни у лучно-степових оселищах північно-західного Поділля (на прикладі *Lepidoptera*)

Юрій В. Канарський

Інститут екології Карпат НАН України (Львів)
e-mail: ykanarsky@gmail.com; orcid: 0000-0002-8426-3072

KANARSKY, Y. Recent changes of entomofaunal diversity in meadow-steppe habitats of north-west Podillia (on example of *Lepidoptera*). — Based on the results of perennial investigations and reference data analysis, an estimation of entomofaunal diversity changes is carried out for meadow-steppe habitats of NW Podillia (Lviv Oblast, Ukraine) on the example of one of the best-known taxonomical groups (*Lepidoptera*). An approbation of formerly elaborated methods for the monitoring of key invertebrate groups diversity, which indicate ecosystem conditions, was worked out. Complex eco-geographical analysis of species composition as well as retrospective evaluation of several species range changes shows the progressive decline in diversity at the expense of the most unique grassland and forest-steppe faunal elements. The general factors that threaten entomofaunal diversity of meadow-steppe habitats are spatial structure changes because of artificial or spontaneous afforestation, decrease and fragmentation of its area because of economic activities and the impact of climate changes.

Вступ

Лучні степи Північного й Західного Поділля є одним з домінантних типів оселищ у західних регіонах України — тобто таких, за рахунок яких формується й підтримується важлива своєрідна компонента регіонального біорізноманіття. Характерними рисами різноманіття ентомофауни подільських степів є присутність східноєвропейських субендемичних і подільських ендемічних елементів, а також ксеротермофільних видів субсередземного та паннонсько-скіфського (степового) екогеографічних комплексів (Канарський 2015; 2020), які формують своєрідний «подільський» комплекс ентомофауни (Kuntze & Noskiewicz 1938).

Згідно з давніми літературними джерелами (Andrzejowski 1823; Gajewski 1931; Kulczynski & Motyka 1936; Kuntze 1936; etc), ще до кінця XIX та початку XX ст. на заході Поділля існували значні масиви плакорних степів (Панталіха та ін.), які згодом були повністю розорані. У лісовому покриві були практично відсутні хвойні деревостани, а природне походження окремих локальних борових лісових угруповань (зокрема, в Медоборах) тодішні дослідники ставили під сумнів (Wierzejski 1867). У 1920–1930-х роках Каньйонове Придністер'я мало виразно степовий характер, хоча вже тоді тут почали культивувати соснові насадження з *Pinus nigra* (Gajewski 1931).

Аналіз як літературних даних, так і польських топографічних карт періоду 1924–1939 рр., дозволяє ретроспективно оцінити трансформаційні зміни екосистем і ландшафтів у окремих урочищах, де в сучасності проводили дослідження ентомофауни.

В урочищі Лиса гора (окол. сс. Вільшаниця і Червоне, Золочівський р-н, Львівська обл.) західні та південні схили уступу Гологірського пасма аж до вершини плато були майже цілком безлісими і вкритими лучно-степовою рослинністю (ass. *Caricetum humilis*, *C. montani*, etc.). Лісом (грабова бучина) була вкрита лише вирівняна верхня частина плато. Прилеглі з заходу й півночі долини річок Вільшаниці та Солотвинки (притоки Західного Бугу), на 50–60% були вкриті вологими й болотистими луками. Тепер верхня частина схилів майже суцільно заросла штучними культурами сосни, підростом сосни і граба різного віку, зімкнутими чагарниками крушини, ліщини, терену, глоду тощо, а нижня частина — терасована і зайнята похідними (після розорювання у 1960–1970 рр.) остепненими луками та чагарниками колишніх протиерозійних смуг і спонтанних сукцесій. Природні лучно-степові угруповання збереглися лише фрагментарно, здебільшого у вигляді невеликих галявин. Прилеглі долини майже повністю осушені та розорані.

В урочищі Макітра-Говди-Цимбал (колишня назва — Гірки Драньчі; окол. сс. Бучина і Гаї-Дітковецькі, Бродівський р-н, Львівська обл.) весь горбогірний масив з шістьма вершинами (частина пасма Вороняків) був безлісним, і лише на південному сході (східніше с. Бучина) були два невеликі (по 30–80 га) виділи широколистяного лісу. Сьогодні природна степова рослинність збереглася лише на г. Цимбал (у найбільш ксеротермних варіантах), і на площі близько 10 га — біля вершини та в балці на г. Макітра (мезоксерофітний лучний степ). Решту займають культури сосни різного віку (місцями — з домішкою смереки та інших порід), а в західній частині г. Макітра — рудеральні похідні остепнено-лучні угруповання на місці колишньої оранки.

Така ситуація натеper характерна практично для всіх лучно-степових ділянок північно-західного Поділля: нижні, пологіші частини схилів терасовані та розорані (в минулому або й в сучасності); верхні частини — штучно залісені або охоплені спонтанною сільватизацією; підніжжя — осушені та розорані. І якщо віцілілі фрагменти степової рослинності ще зберігають свою флористичну та фітоценотичну специфіку, то прогресивне збіднення характерного комплексу ентомофауни вказує на суттєву і подальшу деградацію залишків цих екосистем.

Загалом, можна виділити такі етапи трансформації біогеоценотичного покриву Західного Поділля: 1) розорювання плакорних степових і зведення природних лісових масивів (середина XIX — початок XX ст.); 2) штучне залісення невластивими та інтродукованими культурами і тотальне розорювання всіх придатних угідь (початок — середина XX ст.); 3) спонтанне (а місцями й штучне) залісення залишків степової рослинності (кінець XX та початок XXI ст.), повторна хвиля освоєння всіх придатних для аграрного виробництва земельних угідь (сучасність).

Комплексна оцінка стану і змін різноманіття денних лускокрилих

На прикладі оселищ лучних степів північно-західного Поділля і однієї з модельних груп безхребетних (денні лускокрилі — Lepidoptera, Rhopalocera), здійснено апробацію розроблених методів біоіндикації екосистемних процесів та моніторингу змін різноманіття ключових груп безхребетних тварин, що відображають стан екосистем.

В основі моніторингу змін ареалів ключових груп безхребетних використано еколого-біогеографічний аналіз їх видового складу. Цей аналіз проводимо за трендами змін чисельності окремих видів у розрізі екогеографічних комплексів (ЕГК) та біотопних груп (БГ), які у поєднанні формують екологічні елементи фауни (Канарський 2015; 2020).

В основі оцінки здатності оселищ та більших природно-територіальних комплексів до підтримання властивого їм біорізноманіття використано аналіз поширення індикаторних і характерних видів безхребетних. При цьому виділено 3 категорії та 6 екологічних груп індикаторних видів — маркерів, що відображають стан екосистеми (Kanarsky 2017).

Апробацію методів оцінки стану й моніторингу змін домінантних оселищ лучних степів зроблено на прикладі урочищ Лиса гора і Сипуха, Біла (Підлиська) гора та Макітра (НПП «Північне Поділля»), де систематично проводили дослідження ентомофауни, зокрема — денних лускокрилих (Lepidoptera, Rhopalocera), починаючи з 1995 р. (Канарський & Царик 2003; 2005; Канарський 2011; Канарський & Бачинський 2016; та ін.).

Далі наводимо зведену таблицю видового складу Rhopalocera вказаних оселищ, з їхніми екогеографічними й біоіндикаційними характеристиками і трендами змін відносної чисельності (частоти трапляння) за останні 20–25 років (табл. 1). Загалом у досліджених оселищах зареєстровано 83 види Rhopalocera. З них до кінця періоду спостережень не виявлено 11 видів (*Aporia crataegi*, *Argynnis laodice*, *Boloria euphrosyne*, *Colias alfacariensis*, *C. myrmidone*, *Hesperia comma*, *Maculinea arion*, *Melitaea aurelia*, *M. diamina*, *Polyommatus damon*, *Satyrrium w-album*), а з'явилося два нових види: *Lycena alciphron*, *Neptis sappho*.

Таблиця 1. Денні лускокрилі лучно-степових оселищ північно-західного Поділля

Вид	ЕГК ¹	БГ ²	Екологічна група ³	Індикаторна категорія ⁴	Відносна чисельність (частота трапляння) ⁵		
					1995–2004	2017–2019	зміна
<i>Aglais urticae</i>	C	U			1	2	+1
<i>Anthocharis cardamines</i>	C	M1			4	4	0
<i>Aphantopus hyperantus</i>	C	M2			5	5	0
<i>Aporia crataegi</i>	C	M2			2	0	-2
<i>Araschnia levana</i>	C	M2			4	4	0
<i>Argynnis adippe</i>	C	M2			4	4	0
<i>Argynnis aglaja</i>	C	M2			4	4	0

Вид	ЕГК ¹	БГ ²	Екологічна група ³	Індикаторна категорія ⁴	Відносна чисельність (частота трапляння) ⁵		
					1995–2004	2017–2019	зміна
<i>Argynnis laodice</i>	D	M2	C	I	1	0	-1
<i>Argynnis niobe</i>	C	M2			2	2	0
<i>Argynnis paphia</i>	C	M3			4	4	0
<i>Artogeia napi</i>	C	U			5	5	0
<i>Artogeia rapae</i>	C	U			5	5	0
<i>Boloria dia</i>	D	X2			4	4	0
<i>Boloria euphrosyne</i>	C	M2			1	0	-1
<i>Boloria selene</i>	C	M2			4	4	0
<i>Brenthis ino</i>	C	H1			3	3	0
<i>Carterocephalus palaemon</i>	C	M2			3	3	0
<i>Celastrina argiolus</i>	C	M3			4	4	0
<i>Coenonympha arcania</i>	D	M2			4	4	0
<i>Coenonympha glycerion</i>	C	M1			4	4	0
<i>Coenonympha pamphilus</i>	D	U			5	5	0
<i>Colias alfacariensis</i>	F	X1			1	0	-1
<i>Colias crocea</i>	F	U			3	3	0
<i>Colias hyale</i>	C	M1			4	4	0
<i>Colias myrmidone</i>	F	X2	C	I	3	0	-3
<i>Cupido argiades</i>	C	M2			4	4	0
<i>Cupido minimus</i>	C	X1			4	4	0
<i>Erebia medusa</i>	D	M1			4	4	0
<i>Erynnis tages</i>	D	M1			4	4	0
<i>Gonepteryx rhamni</i>	C	U			4	4	0
<i>Hesperia comma</i>	C	X1			3	0	-3
<i>Iphiclides podalirius</i>	F	X2			1	4	+3
<i>Inachis io</i>	C	U			4	4	0
<i>Issoria lathonia</i>	D	M1			4	4	0
<i>Lasiommata megera</i>	D	X1			3	2	-1
<i>Leptidea sinapis</i>	C	M2			4	4	0
<i>Limenitis camilla</i>	D	M3			3	3	0
<i>Lycaena alciphron</i>	F	HX	D	II	0	2	+2
<i>Lycaena dispar</i>	D	H1			2	2	0
<i>Lycaena phlaeas</i>	K	M1			4	4	0
<i>Lycaena tityrus</i>	D	M1			4	4	0
<i>Lycaena virgaureae</i>	C	M2			2	2	0
<i>Maculinea arion</i>	D	X1	D	II	1	0	-1
<i>Maculinea nausithous</i>	D	HX	D	I	3	2	-1
<i>Maculinea teleius</i>	D	HX	D	I	3	2	-1
<i>Maniola jurtina</i>	D	U			5	5	0
<i>Melanargia galathea</i>	F	M2			4	4	0
<i>Melitaea athalia</i>	C	M2			4	4	0
<i>Melitaea aurelia</i>	D	X1			3	0	-3
<i>Melitaea diamina</i>	C	H1	D	I	2	0	-2
<i>Neptis sappho</i>	D	HT			0	2	+2

Вид	ЕГК ¹	БГ ²	Екологічна група ³	Індикаторна категорія ⁴	Відносна чисельність (частота трапляння) ⁵		
					1995–2004	2017–2019	зміна
<i>Ochlodes sylvanus</i>	C	M2			4	4	0
<i>Papilio machaon</i>	C	U			4	4	0
<i>Pararge aegeria</i>	D	M3			4	4	0
<i>Parnassius mnemosyne</i>	D	M2	C	I	3	2	-1
<i>Pieris brassicae</i>	C	U			2	2	0
<i>Plebejus argus</i>	C	M1			5	5	0
<i>Plebejus argyrognomon</i>	D	X1			4	4	0
<i>Plebejus idas</i>	C	M2			4	4	0
<i>Polygonia c-album</i>	C	M3			4	4	0
<i>Polyommatus agestis</i>	D	X1	D	II	1	1	0
<i>Polyommatus bellargus</i>	F	X1	D	II	3	3	0
<i>Polyommatus coridon</i>	F	X1	D	II	3	3	0
<i>Polyommatus damon</i>	Dm	X1	D	III	2	0	-2
<i>Polyommatus daphnis</i>	F	X1	D	II	3	3	0
<i>Polyommatus dorylas</i>	F	X1	D	I	2	2	0
<i>Polyommatus icarus</i>	C	U			5	5	0
<i>Polyommatus semiargus</i>	C	HX	D	II	3	3	0
<i>Polyommatus thersites</i>	D	X1	D	II	3	2	-1
<i>Pontia edusa</i>	D	U			4	4	0
<i>Pseudophilotes vicrama</i>	F	X1	D	II	3	3	0
<i>Pyrgus fritillarius</i>	F	X1	D	II	2	2	0
<i>Pyrgus malvae</i>	C	M2			4	4	0
<i>Satyrium acaciae</i>	F	X2			2	2	0
<i>Satyrium pruni</i>	C	M2			3	3	0
<i>Satyrium spini</i>	F	X2			4	4	0
<i>Satyrium w-album</i>	D	M2			1	0	-1
<i>Satyrus dryas</i>	D	M2	C	I	3	3	0
<i>Thecla betulae</i>	D	M3			1	1	0
<i>Thymelicus flavus</i>	D	M2			4	4	0
<i>Thymelicus lineola</i>	C	M1			4	4	0
<i>Vanessa atalanta</i>	K	U			4	4	0
<i>Vanessa cardui</i>	K	U			4	5	+1

¹ C — палеарктичний температний; D — євросибірський суббореальний; Dm — євросибірський суббореомонтанний; F — субсередземний; K — космополітний.

² U — убівісти; M1 — лучні мезофіли; M2 — екотонні мезофіли; M3 — лісові мезофіли; X1 — степові (лучно-степові) ксерофіли; X2 — лісостепові ксерофіли; H1 — лучні гігрофіли; HX — гігро-ксерофіли; HT — гігро-термофіли.

³ C — види екотонів; D — види трав'яних екосистем.

⁴ I — маркери малопорушених природних екосистем; II — маркери похідних і трансформованих екосистем; III — маркери унікальних екосистем.

⁵ 0 — вид не виявлено; 1 — дуже рідко, поодинокі особини; 2 — дуже локальний і нечисельний; 3 — локально чисельний, нерідко; 4 — звичайний, відносно чисельний; 5 — масовий, дуже чисельний.

Таблиця 2. Комплексні зміни видового складу *Rhopaloscega* лучних степів північно-західного Поділля за період досліджень

Категорія	Кількість видів		Зміни чисельності*
	1995–2004	2017–2019	
Екогеографічний комплекс			
Палеарктичний температурний	38	34	-0,18
Євросибірський суббореальний	26	23	-0,33
Євросибірський суббореомонтанний	1	0	-2,00
Субсередземний	13	12	+0,07
Космополітний	3	3	+0,33
Біотопна група			
убіквісти	14	14	+0,14
лучні мезофіли	10	10	0
екотонні мезофіли	24	20	-0,25
лісові мезофіли	6	6	0
степові ксерофіли	16	11	-0,75
лісостепові ксерофіли	5	4	0
лучні гігрофіли	3	2	-0,67
гігро-ксерофіли	3	4	0
гігро-термофіли	0	1	+2,00
Екологічна група			
Види екотонів	4	2	-1,25
Види природних трав'яних екосистем	14	12	-0,40
Індикаторна категорія			
Маркери малопорушених екосистем	8	5	-1,13
Маркери похідних екосистем	9	9	0
Маркери унікальних екосистем	1	0	-2,00
Разом	81	72	-0,19

* відношення показника тренду змін до сумарної кількості видів за категоріями.

Більшість зниклих видів постраждали найвірогідніше й насамперед унаслідок процесу спонтанної сільватизації лучно-степових ділянок, проте для кількох із них (*Aporia crataegi*, *Colias myrmidone*, *Melitaea diamina*, *Polyommatus damon*), імовірно, значну роль відіграв фактор кліматичних змін. Цей самий фактор сприяв появі гігро-термофільного виду *Neptis sappho*, який не реєструвався в регіоні майже 100 років, а також різкому збільшенню чисельності субсередземного *Iphiclides podalirius*, що на початку періоду спостережень фіксувався поодиноким, а тепер є звичайним видом.

Втрат у видовому складі зазнали всі екогеографічні комплекси, крім космополітного. Зник єдиний представник євросибірського суббореомонтанного комплексу, ксеромонтанний вид *Polyommatus damon*. Серед біотопних груп найбільших втрат зазнали екотонні мезофіли (4 види) і степові ксерофіли (5 видів), по одному виду зникло з груп лісостепових ксерофілів і лучних гігрофілів.

Аналіз трендів чисельності показав значне зменшення частоти трапляння видів євросибірського суббореального комплексу, дещо меншою мірою — палеарктичного температного, натомість — збільшення чисельності космополітних і субсередземних видів, що очевидно пов'язане з кліматичними змінами в регіоні. Серед біотопних груп суттєвого зменшення чисельності зазнали екотонні мезофіли, степові ксерофіли і лучні гігрофіли, що зумовлене насамперед зміною просторової структури оселищ (заростання лучно-степових ділянок деревно-чагарниковою рослинністю та її змикання). Аналіз індикаторних екологічних груп і категорій повністю відображає ці негативні тренди, при чому зникло 3 види-маркери малопорушених екосистем (*Colias myrmidone*, *Argynnis laodice*, *Melitaea diamina*) і єдиний вид — маркер унікальних екосистем *Polyommatus damon*.

Зміни ареалів окремих видів

Ретроспективна оцінка змін ареалів безхребетних потребує високого рівня вивченості регіональної фауни протягом тривалого часу, що доступне для небагатьох регіонів і таксономічних груп. Одним з таких районів є Гологоро-Вороняцьке горбогірне пасмо, де систематичні дослідження ентомофауни проводили ще з середини XIX століття, і з перервами, що припали на дві світові війни та кілька десятиліть радянського періоду, продовжено в сучасності, зокрема на території НПП «Північне Поділля».

Завдяки фауністичним працям австро-угорського і польського періодів маємо досить повну картину поширення лускокрилих на заході Волино-Поділля з 1860-х до 1930-х років (Nowicki 1865; Viertl 1872; Hirschler & Romaniszyn 1909; Romaniszyn & Schille 1929; Swiatkiewicz 1930; etc.). Це дає змогу оцінити зміни у фауні та поширенні окремих видів протягом близько 100 років. Водночас, знахідки останніх двох декад істотно доповнюють ці дані і дають привід для їх переосмислення, що проілюструємо на низці прикладів.

Зокрема, досить звичайний у минулому на Розточчі, Опіллі та Малому Поліссі стенотопний лісостеповий ксерофіл *Colias myrmidone* (Esper, 1780) до кінця XX ст. зберігся лише на лучно-степових ділянках Гологоро-Вороняцького пасма (уроч. Біла гора коло с. Підлисса, ур. Лиса гора і Сипуха коло с. Вільшаниця), а також був зареєстрований в одному локалітеті на Львівсько-Бережанському Опіллі. У липні 1998 р. в уроч. Біла гора він був масовим, причому траплялися всі кольорові форми. Після цього на Гологоро-Вороняцькому пасмі його не реєстрували, а загалом в Україні кількість відомих популяцій за останні 20 років різко зменшилася.

І якщо зникнення стенопного *C. myrmidone* можна пояснити процесами сільватизації відкритих лучно-степових ділянок, то зникнення іншого, звичайного в минулому європейсько-сибірського суббореального євритопного виду *Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758), залишається загадковим. Ще відносно недавно він уважався «злісним шкідником» плодових (Загайкевич 1958), але

у 2004 р. ми виявили єдину локальну популяцію в уроч. Біла гора, де в наступні роки вид уже не траплявся.

Водночас субсередземний (західно-палеарктичний) вид *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758), з подібними екологічними вимогами (так само, як *A. crataegi* — дендро-тамнобіонт і консумент Rosaceae) і вужчим термокліматичним діапазоном ареалу, в останні роки значно збільшив чисельність у тих самих оселищах. Якщо в кінці 1990-х — на початку 2000-х він траплявся тут рідко й поодинокі, то у 2018–2019 рр. був масовим видом. Схожа ситуація й з іншим термофільним субсередземним видом *Saturnia pyri* (Denis et Schiffermueller, 1775), що в минулому був зареєстрований за поодинокими знахідками з околиць Львова і Золочева, а в останні роки регулярно траплявся в околицях Клевані (Волинська височина) та був зареєстрований навіть на Поліссі — у околицях Сарн (Рівненська обл.).

Аналогічну тенденцію демонструють два рідкісні ксерофільні лучно-степові види синявців — *Polyommatus damon* (Denis et Schiffermueller, 1775) і *P. dorylas* (Denis et Schiffermueller, 1775). Перший був первинно дуже локально поширений і відомий лише з кількох локалітетів Західного Поділля (Гологори та Львівсько-Бережанське Опілля); другий був так само локальним, але ширше розповсюдженим у Розточчі, Західному Поділлі, Вулканічних і Покутсько-Буковинських Карпатах.

Одним з давніх локалітетів *Polyommatus damon* вказано «Новосілки і Ляське (нині с. Червоне — прим. авт.) біля Золочева» (Romaniszyn & Schille 1929), тобто, урочище Лиса гора і, можливо, прилеглі степові ділянки. Власне на Лисій горі ми вперше після багаторічної перерви виявили цей вид у 1995 р., і реєстрували його там до 2009 р., після чого знахідок вже не було. Зазначимо, що попри попереднє штучне й спонтанне заліснення та сучасне поступове заростання лучно-степових ділянок, у той період (1995–2009 рр.) урочище не зазнало таких кардинальних змін рослинного покриву, як за попередні 60–70 років. У 1930-х роках, як видно на світлинах і з описів В. Лазорка (Лазорко 1938), західні й південні схили Лисої гори були майже позбавлені деревно-чагарникової рослинності, а лісом було вкрите лише вершинне плато. Тобто, видимих причин згасання популяції виду протягом усього 15 років не бачимо. Водночас, популяції *P. dorylas*, хоча й місцями зменшилися в чисельності, але здебільшого й дотепер залишилися у відомих раніше оселищах.

Вірогідно, причини такої ситуації слід шукати в кліматичних змінах, які відбулися в регіоні протягом останніх 20–30 років (Канарський 2016). При цьому субсередземний (європейсько-малоазійський) лучно-степовий ксерофіл *P. dorylas* не зазнав негативного впливу певного потепління й аридизації кліматичних умов, а європейсько-сибірський суббореомонтанний (ксеромонтанний) *P. damon* навпаки, відреагував на них регресією популяції. Зазначимо, що тепер вже легендарний і ймовірно зниклий в Україні *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758) належить до того самого суббореомонтанного ксерофільного

(ксеромонтанного) екологічного елемента фауни, що й *P. damon* (Канарський 2015).

Кліматичний фактор загрози для регіонального різноманіття ентомофауни опосередковано підтверджується помітною депресією чисельності більшості ксерофільних лучно-степових видів турунів (Coleoptera, Carabidae) і денних лускокрилих, що спостерігали у 2018–2020 роках після низки аномально теп-
лих зим з нестабільними періодами від'ємних температур. У цій ситуації для суббореальних ксерофілів, пристосованих до континентального клімату, погіршуються умови необхідної для їх життєвого циклу зимової діапаузи, і вони регресують, тоді як термофільні субсередземні (європейсько-середземно-морські) види не потребують такої діапаузи і, навпаки, з потеплінням клімату виявляють експансію в значно північніші регіони.

До рідкісних та зникаючих у сучасності видів метеликів Гологоро-Вороняцького пасма належать також: *Argynnis laodice* (Pallas, 1771) — виявлений в уроч. Біла гора коло с. Підлисса; *Melitaea phoebe* (Denis et Schiffermueller, 1775) і *Glaucopsyche alexis* (Poda, 1761) — відомі за давніми знахідками з урочищ г. Макітра та Говда (Viertl 1872). Всі вони з не зовсім з'ясованих причин перебувають під загрозою зникнення у Львівській області (Башта *et al.* 2013), так само як і *Arctia festiva* (Hufnagel, 1766) та деякі інші види Macroheterocera, відомі лише за давніми знахідками.

Висновки

1. Комплексний аналіз рецентних (від 1995 року) змін видового складу денних лускокрилих лучно-степових оселищ північно-західного Поділля за екогеографічним та індикаційним принципами чітко відображає вплив двох основних факторів загрози різноманіттю їх ентомофауни: зміни просторової структури оселищ унаслідок штучного й спонтанного залісення та негативний вплив кліматичних змін.

2. Рідкісні та зникаючі види комах дуже часто приурочені до локально поширених екстразональних та азональних екосистем, зокрема унікальних степових ділянок. Власне ці оселища тепер зазнають негативного, а місцями й катастрофічного впливу спонтанного залісення, випалювання трави, господарського освоєння (розорювання, забудова), а відтак — подальшого зменшення площ і фрагментації, що відбувається на тлі кліматичних змін з погано передбачуваними для біотичних угруповань наслідками.

3. Сучасне потепління регіонального клімату, зокрема значне підвищення зимових температур і скорочення періоду метеорологічної зими, вірогідно зумовлює депресію або й зникнення багатьох континентальних видів суббореального екогеографічного комплексу і сприяє експансії убівківців і термофільних видів субсередземного комплексу.

Література

- Башта, А.-Т. В., Ю. В. Канарський, М. П. Козловський. (ред.). 2013. *Рідкісні та зникаючі види тварин Львівської області*. Ліга-Прес, Львів, 1–224.
- Загайкевич, І. К. 1958. *Комахи — шкідники деревних і чагарникових порід західних областей України*. Вид-во АН УРСР, Київ, 1–134.
- Канарський, Ю. В. 2011. Рідкісні та зникаючі види денних лускокрилих (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) західних регіонів України. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*, **2** (9), № 1: 271–284.
- Канарський, Ю. В. 2015. Екогеографічна характеристика денних лускокрилих (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea). *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*, **6** (13), № 1: 235–248.
- Канарський, Ю. В. 2016. Кліматичні зміни в регіоні Українських Карпат на початку XXI століття та їх вплив на біотичне різноманіття. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*, **7** (14), № 1: 15–36.
- Канарський, Ю. 2020. Принципи екогеографічного аналізу ентомофауністичних комплексів. *Конструктивна географія і картографія: стан, проблеми, перспективи*: матеріали міжнародної ... конференції. Простір-М, Львів, 212–216.
- Канарський, Ю. В., А. І. Бачинський. 2016. Зникаючі види лускокрилих НПП Північне Поділля. *Природоохоронні території в минулому, сучасному й майбутньому світі*. Матеріали другої міжнародної конференції. Львів, 132–136.
- Канарський, Ю. В., І. Й. Царик. 2003. Хортобійний комплекс денних лускокрилих (Lepidoptera, Papilionoidea) у ксерофітних і психрофітних біотопах та його біоіндикаційне значення. *Вісник Львівського університету. Сер. Біологічна*, **32**: 100–108.
- Канарський, Ю. В., І. Й. Царик. 2005. Денні метелики (Lepidoptera, Diurna) — індикатори трансформаційних процесів ксерофітних біотопів. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, **39**: 96–102.
- Лазорко, В. 1938. Фавна хрущів Лісої гори в Золочівському повіті. *Збірник Фізιοграфічної Комісії*, **7**: 3–11.
- Andrzejewski, A. 1823. *Rys botaniczny krain zwiedzonych w podrozach pomiedzy Bohem i Dniestrem od Zbruczy az do Morza Czarnego*. Wilno, 1–128.
- Gajewski, W. 1931. Szczatki flory pierotnej w jarze Dniestru. *La Protection de la Nature*, **11**: 10–39.
- Hirschler, J., J. Romaniszyn. 1909. Motyle wieksze z okolic Lwowa. *Spraw. Kom. Fiz.*, **43**: 80–151.
- Kanarsky, Yu. V. 2017. The indicator value of Insect species (Coleoptera, Lepidoptera) as the markers of natural ecosystems conditions within the Ukrainian Carpathians region. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*, **8** (15), № 1: 147–184.
- Kulczynski, S., J. Motyka. 1936. Zespoły lesne i stepowe okolicy Lysej Gory kolo Zloczowa. *Kosmos*, **61** (1): 187–218.
- Kuntze, R. 1936. Charakterystyka faunistyczna Lysej Gory pod Lackiem w powiecie zloczowskim. *Kosmos*, **61** (1): 109–136.
- Kuntze, R., J. Noskiewicz. 1938. Zarys zoogeografii polskiego Podola. *Prace Naukowe. Wydawnictwo Towarzystwa Naukowego we Lwowie*, **2** (4): 1–538.
- Nowicki, M. 1865. Motyle Galycii. *W drukarni instytutu stauropegijskiego*. Lwow: 70–152.
- Romaniszyn, J., F. Schille. 1929. Fauna motyli Polski (Fauna Lepidopterorum Poloniae), Tom 1, Krakow, 1–552. (Prace Monograficzne Kom. Fiziogr. PAU, Tom 6).
- Swiatkiewicz, M. 1930. Motyle rzadsze i nowe dla Polski z okolic Podola. Przyczynek II. *Polskie pismo entom.*, **9** (1–2): 87–92.
- Viertl, A. 1872. Przyczynek do fauny Galycyi. *Spraw. Kom. Fiz.*, **6**: 57–59.
- Wierzejski, A. 1867. Zapiski z wycieczki podolskiej. *Spraw. Kom. Fiz.*, **1**: 165–179.

Резюме

КАНАРСЬКИЙ, Ю. Рецентні зміни різноманіття ентомофауни у лучно-степових оселищах північно-західного Поділля (на прикладі *Lepidoptera*). — На основі результатів багаторічних досліджень та аналізу літературних даних проведено оцінку змін різноманіття ентомофауни лучно-степових оселищ північно-західного Поділля (Львівська область) на прикладі однієї з найкраще вивчених таксономічних груп (*Lepidoptera*). Здійснено апробацію розроблених методів біоіндикації екосистемних процесів та моніторингу змін різноманіття ключових груп безхребетних тварин, що відображають стан екосистем. Комплексний екогеографічний аналіз видового складу та ретроспективна оцінка змін ареалів окремих видів вказують на прогресивне збіднення різноманіття за рахунок найбільш своєрідних лучно- і лісостепових елементів фауни. Головними факторами загрози різноманіттю ентомофауни лучно-степових оселищ у регіоні є зміни їх просторової структури унаслідок штучного й спонтанного заліснення, зменшення площ і фрагментація унаслідок господарської діяльності та негативний вплив кліматичних змін.

Зміни знань про обсяг фауни: крива видового накопичення у стосунку до жуків-пліснявиків Карпат

Катерина Очеретна

Інститут зоології НАН України (Київ, Україна)

e-mail: katelyna_ocheretna@ukr.net; orcid: 0000-0002-7759-8878

OCHERETNA, K. Changes of knowledge of the fauna volume: species discovery curve in case of silken-fungus beetles of the Carpathians. — The approach to the analysis of the fauna composition and completeness of its detection through the concept of “species discovery curve” is considered. Beetles of the family Cryptophagidae were taken as a model group. The dynamics of the accumulation of the information about the composition and volume of the Cryptophagidae fauna of the Ukrainian Carpathians during the eight stages of their study (the middle XIX, late XIX and the end of XIX century, the beginning of the XX century, the period until 1930–1940; middle and second half of XX century, and the current state for 1999 and 2021) are presented. In general, the composition of the cryptophagid fauna in the Ukrainian Carpathians is estimated at 116 species. This is 16 % more compared to what was known 100 years ago, i.e. each stage of the study adds about 5 % to the known species richness of this group of beetles. The components of fauna changes are analysed separately: 1) due to the changes in the nomenclature of existing species, 2) as a result of finding rare species (i.e. strengthening research efforts), 3) due to division or vice versa – combining existing species into two or three “small” species that were previously considered as morphs, varieties, or were not distinguished.

Вступ

Авторкою досліджено концепт «кривої видового накопичення», що є графічним представленням числа видів, знайдених за певний період на певній території чи біотопі, як функції сумарної сукупності зусиль, спрямованих на їхнє знаходження, що дозволяє значно чіткіше уявити цілісну картину стосовно загальної кількості видів, які входять до таксономічної групи.

У якості модельного об’єкту взято жуків родини Cryptophagidae (Coleoptera: Cucujoidea), поширених у регіоні Українських Карпат. Загалом існує велика кількість проміжних списків фауни, які на час їхньої підготовки могли здаватися остаточними, проте надалі змінювалися та доповнювалися. Такими списками, зокрема, є огляди М. Ломницького, М. Новицького, Ш. Тененбаума, Я. Рубаля та ін., цитовані далі. Підсумковий огляд за відомостями підготовлений авторкою 2020 року.

Мета роботи — проаналізувати зміни списків фауни регіону шляхом порівняння серії проміжних контрольних списків, опублікованих різними дослідниками стосовно пліснявиків Карпат та проаналізувати можливості аналізу такого ряду даних в рамках ідеї кривої видового накопичення.

Методична частина

Про криву видового накопичення

Крива видового накопичення є представленням числа окремих видів, що знайдені на певній території чи біотопі, у графічному вигляді. Це, по суті, сумація сукупності зусиль дослідника, що спрямована на знаходження цих видів. КВН є обов'язково зростаючою, однак зростання характеризується негативним прискоренням, сповільнюючись при додаванні наступних показників дослідницьких зусиль. Якщо ж крива постійно перебуває у прискоренні зростання графіку при збільшенні зусиль, докладених дослідником, то в такому разі майже неможливо точно оцінити кінцеву кількість видів.

Прикладів застосування в Україні є небагато, але вони показові. Так, найдокладніший аналіз змін в контексті накопичення дослідницьких зусиль проведено одеськими іхтіологами при вивченні іхтіофауни навколо острова Зміїний (Snigirov *et al.* 2012, 2018). Досвід, отриманий при аналізі мікротеріофауни, яка характеризується незначною (близько 10–15) кількістю видів, виявився менш показовим, проте також важливим (Скубак 2015).

В подібних дослідженнях пропонується аналізувати кілька моделей (ступенева функція, логарифмічна тощо) і шляхом апроксимації фактичних даних методом найменших квадратів отримувати і порівнювати значення констант апроксимації. Прикладами моделей є:

1) ступенева функція: $S = ax^b$, де S — кількість знайдених видів на певний етап дослідження, x — дослідницьке зусилля;

2) логарифмічна модель: $S = a + b \log(x)$.

Як рекомендовано в алгоритмі, описаному С. Снігірьовим з кол. (Snigirov *et al.* 2012, 2018), при використанні КВН загальна очікувана кількість видів (N) на досліджуваній території (або у певному біотопі чи таксоні) обчислюється як асимптота функції, використаної для апроксимації даних. Для цього застосовують формулу: $N = \lim S(x) \text{ при } x \rightarrow \infty$.

Про особливості модельної групи

Об'єктом аналізу обрано комах родини Cryptophagidae (ряд Coleoptera, надродина Cucujoidea), відомих як «жуки-пліснявики». Особливостями цієї групи, що важливі для демонстрації й застосування моделі, є наступні п'ять:

1) ця група є типовою для багатьох типів наземних екосистем і при відносній однотипності морфології демонструє надзвичайне різноманіття біотопних преференцій (мешканці листяного опаду, деревних і шапінкових грибів, трухлявої деревини, посліду рослиноїдних ссавців тощо); це робить криптофагід важливими індикаторами фауністичного та біотопного різноманіття різних типів місцезнаходжень;

2) ця група регулярно стає об'єктом аналізу й опису різноманіття, завдяки чому по кожній території накопичуються огляди групи різної давнини; у стосунку до української частини Карпат, яку досліджує автор, значні за обсягом

матеріалу огляди Я. Роубаля (Roubal 1930, 1936, 1941) та М. Ломницького (Łomnicki 1884), а також і огляд фауни, підготовлений авторкою (Ocheretna 2019 b); наявність різночасових колекцій або оглядів є основою аналізу в рамках концепту кривої видового накопичення;

3) група, як відмічено вище, є загалом однотипною за морфологією плюс це все дрібні і дуже дрібні комахи (у видів, представлених в Карпатах, довжина тіла — порядку 0,7–3,4 мм), тому збір колекційного матеріалу, на основі якого роблять описи локальних фаун та аналіз фауни регіону в цілому, майже завжди невивірковий (якщо не рахувати субстрати); все це важливо для порівнянь різночасових зборів, що не завжди є умовою збору інших груп, надто великорозмірних комах чи інших груп тварин;

4) видів відносно багато — більше кількох десятків видів, до прикладу, в передгірних лісах Карпат зустрічається близько 50 видів з 12 родів (Ляшина 2016; Ocheretna 2019 b);

5) у стосунку до криптофагід є потужні колекції різного часу і основних авторів давніх оглядів, що дозволяє уточнювати склад фауни, перевизначати матеріали і зводити всі описи або реконструйовані огляди для певного періоду до спільного знаменника, тобто єдиної таксономічної системи. Такі описи представлено авторкою у низці спеціальних публікацій, серед них щодо колекцій О. Марку і К. Пенеке в ЗМКУ (Ocheretna 2019 a), В. Лазорка в ІЗАН (Ocheretna 2019 c), Гохгута в ННПМ (Ocheretna 2019; Ocheretna 2019 d).

Періодизація на підставі аналізу історії досліджень

Накопичені на сьогодні відомості про фауну криптофагід дозволяють сформулювати розтягнутий у часі ряд фауністичних даних в рамках моделі акумуляції знань. Послідовне накопичення відомостей про склад регіональної фауни можна поділити на 5 етапів:

- 1) праці кінця XIX ст. та початку XX ст. (дослідження та публікації Е. Рейтер та ін., колекції та публікації М. Ломницького);
- 2) 1930–1940-і рр. (дослідження і колекції Я. Роубаля);
- 3) середини і другої половини XX ст. (дослідження і колекції В. Лазорка);
- 4) 1990-2010-і рр. (сучасний етап досліджень та відомостей про склад регіональної фауни, колекції О. Дрогваленка, авторки)
- 5) колекції та дослідження авторки станом на 2020 рік.

Аналіз і обговорення даних

Оцінки обсягу фауни

Обсяг фауни криптофагід, поширених в регіоні Українських Карпат, оцінюється, відповідно до сучасних поглядів, у 116 видів, проте такий обсяг був відомий не завжди (табл. 1). Для прикладу, реконструкції на підставі публікацій та аналізу колекцій дають такий ряд: середина та кінець XIX ст. — 49 видів (праці Ломницького, Новицького, Тененбаума та ін.: див. табл. 1),

1930–1940 — 104 види (Roubal 1936), останні огляди — 116 (Очеретна 2015, Ocheretna 2019 *a–d*, 2020).

З наведених у таблиці 1 даних видно поступове, проте неперервне збільшення обсягу виявленої та визнаної кількості видів.

Аналіз даних

Побудова кривої накопичення дозволяє оцінити, скільки зусиль необхідно для виявлення нової певної кількості видів чи навпаки — скільки нових видів можна виявити при певному дослідницькому зусиллі. Незважаючи на популярність методу, він є достовірним лише у випадку стану вивченості, близького до повного охоплення, інакше — результати досліджень не дадуть бажаних оцінок обсягу досліджуваної групи живих організмів.

Результати нелінійного регресійного аналізу представлені поліноміальною кривою, що ілюструє нам залежність кількості описаних видів криптофагід від етапу дослідження, а також інтенсивності прикладених зусиль дослідників, спрямованих на вивчення групи. Аналіз апроксимації показав, що застосування таких даних не зовсім оптимальне, оскільки є значний розрив між цифрами на кінець XIX та початок XX ст.

Таблиця 1. Періодизація досліджень Cryptophagidae за 1860–2020 pp.

Період	Видів			Джерело
	всього	нових	накопичених	
1. XIX ст. [1860–1869] *	29	29	29	Публікації Я. Мюллера (1862), Л. Міллера (1867), М. Новицького (1864, 1865), М. Ломницького (Łomnicki 1866, 1868)
2. XIX ст. [1870–1880]	34	12	41	Публікації М. Ломницького з 1870 до 1880 р. (Łomnicki 1870, 1875, 1877, 1879, 1880), М. Новицького (1873)
3. XIX ст. [1881–1900]	36	8	49	Публікації М. Ломницького після 1880 р. (Łomnicki 1886, 1890, 1891)
4. XX ст. [1901–1923]	94	47	96	Публікація М. Ломницького 1913 р. (Łomnicki 1913), Ш. Тененбаума (Tenenbaum 1913, 1923)
5. XX ст. [1924–1941]	101	8	104	Публікації О. Марку (Marcu 1928 <i>a, b</i> , 1929, 1930, 1931, 1933, 1935, 1936), Ш. Тененбаума (Tenenbaum 1938), Я. Рубала (Roubal 1930, 1936, 1941)
6. XX ст. [1942–1970]	48	4	111	Колекції В. Лазорка (Ocheretna 2019 <i>c</i>)
7. XX ст. [1971–1999]	7	1	112	Колекції МПХУ (О. Дрогваленка та ін.)
8. Відомості, накопичені на 2020 р. [2020]	57	4	116	Публікації авторки (Ocheretna 2019 <i>a–d</i>)

* У квадратних дужках наведено значення, яка відповідає умовному року для даних, представлених на графіку (рис. 1).

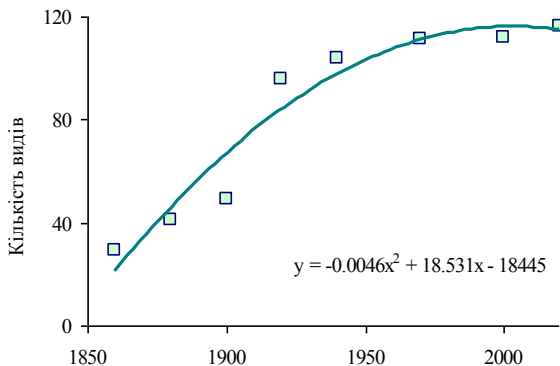


Рис. 1. Зміни кількості видів криптофагид в регіоні Українських Карпат за періодами досліджень.

Поточний обсяг регіональної фауни криптофагид (116 видів) є на 16 % більшим, ніж матеріали публікацій та колекцій 100-річної давнини. Тобто кожний черговий етап дослідження ентомофауни додає близько 5 % до наявного видового багатства цієї групи жуків.

Фактори змін списків

Очевидно, що при однаковій таксономічній основі і приблизно однакових дослідницьких зусиллях кожний наступний їх цикл буде додавати до списку фауни все нові й нові види. Основою цього є охоплення все більшої частини територій, типів місцезнаходжень та біотопів. Проте можуть впливати й інші фактори, зокрема й таксономічні ревізії, інвазії й вимирання, зміни екосистем самого регіону (заліснення, зміни клімату тощо).

Проаналізовано окремо складові змін фауни:

1) за рахунок формування змін в номенклатурі наявних видів; такий фактор нами мінімізовано в усіх випадках, як при аналізі літератури, так і колекцій (Очеретна 2019 b); тому цей фактор авторка не вважає суттєвим;

2) за рахунок поділу наявних видів на два-три «малі» види, які до того вважали морфами, варієтетами або не розрізняли; наявність докладних фахових описів та колекцій дозволяє виявляти такі випадки і мінімізувати їх; наприклад, наведені у Я. Роубала для виду *Antherophagus nigricornis* (Fabricius, 1787) дві морфи *A. nigricornis* f. *fascifera* та *A. nigricornis* f. *pallens* відповідають сучасному виду *A. pallens* (Linnaeus, 1758) (Очеретна 2020).

3) в результаті глибшого (докладнішого) обстеження вже вивчених територій та (або) обстеження не досліджених раніше куточків або типів місцезнаходжень регіону, що дозволяє виявляти передусім рідкісні види; цей фактор по суті основним і характеризується як посилення дослідницьких зусиль; прикладами таких зусиль є виявлення авторкою трьох нових видів, які не могли з'явитися внаслідок інвазій, оскільки відомі з різних регіонів навколо Карпат, а, отже, є результатом поглиблення знань.

Післямова

Аналіз загального обсягу фауни твердокрилих та інших груп безхребетних та хребетних тварин крізь призму накопичення відомостей про групу, визначену шляхом ретроспективного аналізу публікацій та колекцій, дозволяє оцінювати ступінь вивченості групи і ймовірні обсяги нових поповнень списку видів.

Слід уважно відстежувати загальний об'єм даних, з якими працює дослідник, оскільки при коефіцієнтах апроксимації вище діапазону 5–7 % крива може не зовсім точно відображати характер кореляційних змін навіть при правильному підборі рівняння кривої.

Подяки

Авторка вдячна О. Дрогваленку за надану інформацію про колекційні матеріали в МПХУ, С. Силантьєву за консультації стосовно статистичної обробки рядів даних та І. Загороднюку за допомогу у підготовці рукопису.

Література

- Ляшина, К. 2016. Поширеність і сезонна динаміка чисельності видів родини Cryptophagidae (Cucujoidea, Coleoptera) широколистяних лісів передгір'їв Українських Карпат. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, **72**: 161–167.
- Очеретна, К. 2015. Історичні відомості про стан вивченості фауни жуків-пліснявиків (Coleoptera: Cryptophagidae) в Україні. *Внесок натуралістів-аматорів у вивчення біологічного різноманіття*. Міжнародна наукова конференція, присвячена 200-річчю від дня народження Людвіга Вагнера. Берегово, 475–479.
- Очеретна, К. 2019. Натураліст Йоганн Гохгут та його колекція жуків родини Cryptophagidae (Coleoptera: Cucujoidea). *Природнича музеологія*, **5**: 78–81.
- Скубак, Є. 2015. Структура угруповань дрібних ссавців Національного природного парку «Святі Гори». *Праці Теріологічної Школи*, **13**: 91–97.
- Łomnicki, M. 1866. *Przyczynek do fauny chrząszczów galicyjskich*. Kraków, 1–9.
- Łomnicki, M. 1868. Wycieczka na Czarnogórę. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*. Kraków, **2**: 132–152.
- Łomnicki, M. 1870. Zapiski z wycieczki podolskiej odbytej w roku 1869 pomiędzy Seretem, Zbruczem a Dniestrem. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*. Kraków, **4**: 41–85.
- Łomnicki, M. 1875. Chrząszcze zebrane w okolicy Stanisławowa. *Sprawozdanie komisji fizyograficznej*. Kraków, **10**: 154–184.
- Łomnicki, M. 1877. Wykaz chrząszczów nowych dla fauny galicyjskiej. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*. Kraków, **11**: 151–152.
- Łomnicki, M. 1879. Wykaz chrząszczów nowych dla fauny galicyjskiej. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*. Kraków, **13**: 221–223.
- Łomnicki, M. 1880. Chrząszcze zebrane w górach Solotwińskich. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*. Kraków, **14**: 3–12.
- Łomnicki, M. 1886. *Muzeum imienia Dzieduszyckich we Lwowie. Dział 1. Zoologiczny oddział zwierząt bezkręgowych. Chrząszcze (Coleoptera)*. Lwów, 1–77.
- Łomnicki, M. 1890. Fauna Lwowa i okolicy. 1. Chrząszcze (Coleoptera). (Tęgoskrzydłe). Cz. 1. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*. Kraków, **25**: 141–217.
- Łomnicki, M. 1891. Wykaz chrząszczów nowych dla fauny Galicyi. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*. Kraków, **26**: 16–25.
- Łomnicki, M. 1913. Wykaz chrząszczów czyli Tęgopokrywych (Coleoptera) ziem polskich. (Catalogus coleopterorum Poloniae). *Kosmos, seria A — biologia*, 21–155.

- Marcu, O. 1928 a. Zur Kenntnis der Koleopterenfauna der Bukowina. *Verhandlungen und Mitteilungen des Siebenburgischen Vereins für Naturwissenschaften in Hermannstadt*, **78**: 31–40.
- Marcu, O. 1928 b. Contribuțiuni la cunoașterea Coleopterelor Olteniei. *Arhivele Olteniei*, **7** (39–40): 488–490.
- Marcu, O. 1929. Neue Koleopterenfunde aus der Bucovina. *Buletinul Facultatii de Stiinte din Cernauti*, **3**: 160–170.
- Marcu, O. 1930. Weitere Coleopterenfunde aus der Bucovina. *Bulletin de la Section Scientifique de l'Academie Roumaine*, **13**: 248–254.
- Marcu, O. 1931. Weitere neue Coleopterenfunde aus der Bucovina. *Bulletin de la Section Scientifique de l'Academie Roumaine*, **14**: 1–7.
- Marcu, O. 1933. Zur Coleopterenfauna der Bucovina. *Bulletin Sectiunea Sciintifica (Academia Roumaine)*, **16**: 1–10.
- Marcu, O. 1935. Zur Kenntnis der Coleopterenfauna von Rumanien, nebst Beschreibung einiger neuen palaarktischen Formen. *Buletinul Facultatii de Stiinte din Cernauti*, **8**: 90–96.
- Marcu, O. 1936. Coleopterenfunde aus der Bucovina. *Verhandlungen und Mitteilungen des Siebenbürgischen Vereins für Naturwissenschaften*, **15–16**: 56–83.
- Miller, L. 1867. Eine entomologische Reise in die ostgalizischen Karpathen. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien*, **18**: 3–34.
- Müller, J. 1862: Verzeichnis der bis jetzt in Mähren und Oesterreich-Schlesien aufgefundenen Coleopteren. *Verh. Naturforsch. Ver. Brünn*, **1**: 211–245.
- Nowicki, M. 1864. Przyczynek do owadniczej fauny Galicji. *Kraków*, 1–87.
- Nowicki, M. 1865. Insecta Haliciae Musei Dzieduszyckiani. I. *Coleoptera. Chrbąszcze*. Cracoviae, 7–47.
- Nowicki, M. 1873. Verzeichniss galizischer Käfer. *Beiträge zur Insektenfauna Galiziens*. Krakau, 7–52.
- Ocheretna, K. 2019 a. Beetles of the family Cryptophagidae (Coleoptera) in the collection of Zoological Museum of Taras Shevchenko National University of Kyiv. *Ukrainian Entomological Journal*, **17** (2): 10–24.
- Ocheretna, K. 2019 b. Cryptophagidae (Coleoptera) in the collections of Ukraine: species, specimens, and collectors. *Proceedings of the State Museum of Natural History*, **35**: 21–36.
- Ocheretna, K. 2019 c. Cryptophagidae (Coleoptera) in Volodymyr Lazorko's collection stored at Schmalhausen Institute of Zoology (Kyiv, Ukraine). *Geo&Bio*, **17**: 62–76.
- Ocheretna, K. 2019 d. Johann Hochhuth and his collection of silken-fungus beetles (Coleoptera: Cryptophagidae): significance and unique specimens. *Geo&Bio*, **18**: 139–146.
- Ocheretna, K. 2020. Silken-fungus beetles (Cryptophagidae, Coleoptera) of the Ukrainian Carpathians. *Geo&Bio*, **19**: 104–120.
- Roubal, J. 1930. *Katalog Coleopter (brouků) Slovenska a Podkarpatska*, 1. Učená spol. Šafárikova, Bratislava, Státní tiskárna Praha, 1–572.
- Roubal, J. 1936. *Katalog Coleopter (brouků) Slovenska a Podkarpatské Rusi*, 2. Učená spol. Šafárikova, Bratislava, Státní tiskárna Praha, 1–435.
- Roubal, J. 1941. *Katalog Coleopter (brouků) Slovenska a Východních Karpat*, 3. Slovanský ústav, Nakl. Orbis, Praha, 1–363.
- Tenenbaum, Sz. 1913. Chrbąszcze (Coleoptera) zebrane w Ordynacyi Zamojskiej w gub. Lubelskiej. *Pamiętnik Fizyograficzny*, **21** (3): 1–72.
- Tenenbaum, Sz. 1923. Przybytki do fauny chrbąszczów Polski od roku 1913. *Rozpr. Wiad. Muz. Dzied.*, **7–8**: 136–186.
- Tenenbaum, Sz. 1938. Nowe dla Polski gatunki i odmiany chrbąszczy. *Fragmenta Faunistica Musei Zoologici Polonici*. Warszawa, **3**: 415–429.
- Snigirov, S., O. Gocharov, S. Sylantyev. 2012. The fish community in Zmiinyi Island waters: structure and determinants. *Marine Biodiversity*, **42** (2): 225–239. doi:10.1007/s12526-012-0109-4
- Snigirov, S., I. Kvach, O. Gocharov, R. Sizo, S. Sylantyev. 2018. Hydrology and parasites: What divides the fish community of the lower Dniester and Dniester estuary into three? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **217**: 120–131. doi:10.1016/j.ecss.2018.11.022

Резюме

ОЧЕРЕТНА, К. Зміни знань про обсяг фауни: крива видового накопичення у стосунку до жуків-пліснявиків Карпат. — Розглянуто підхід до аналізу складу фауни та повноти його виявлення через концепт «кривої видового накопичення». У якості модельної групи взято жуків родини *Cryptophagidae*. Представлено динаміку накопичення відомостей про склад та обсяг фауни пліснявиків українських Карпат протягом восьми етапів їх вивчення: середина XIX ст., кінець XIX і кінець XIX ст., початок XX ст., період до 1930–1940 років, середина та друга половина XX ст., а також сучасний стан на 1999 та 2021 роки. Загалом склад фауни криптофагід на території Українських Карпат оцінюється у 116 видів. Це на 16 % більше, ніж було відомо 100 років тому, тобто кожний черговий етап дослідження додає близько 5 % до наявного видового багатства цієї групи жуків. Проаналізовано окремо складові змін фауни: 1) за рахунок формування змін в номенклатурі наявних видів, 2) в результаті знаходження рідкісних видів (тобто посилення дослідницьких зусиль), 3) за рахунок поділу чи навпаки — об'єднання наявних видів на два-три «малі» види, які до того вважали морфами, варієтетами або не розрізняли.

Що потрібно для збереження хоча б одного виду тварин на окремо взятій заповідній ділянці?

Володимир Тімошенко

Національний природний парк Гомольшанські ліси (Зміїв)
e-mail: timoshenkov@ua.fm; orcid: 0000-0003-3374-5917

TIMOSHENKOV, V. What is needed to preserve at least one animal species in a particular protected area? — The article attempts to find out what role small reserves of protected steppe play in animal conservation. What can be preserved with the help of small reserves: species, population, or a group of individuals? What role do reserves play in each case? The work is based on the author's observations of animals in the territory of Striltsivsky Steppe (division of Luhansk Nature Reserve of the National Academy of Sciences of Ukraine), which at that time occupied an area of 522.7 hectares, as well as and in Khomutovsky Steppe (division of the Ukrainian Natural Steppe Reserve of the National Academy of Sciences of Ukraine) with an area of 1030.4 hectares in the period from 1985 to 2007. Materials of the Chronicles of Nature of these two reserves are also analysed. The problem of species protection is considered on the example of four species: common hamster (*Cricetus cricetus*), meadow hawk (*Circus pygargus*), pink starling (*Sturnus roseus*), and barn owl (*Asio flammeus*). It is investigated how the protection regime affects the conservation of these species. Reserves here act as territories, as state organizations, and as scientific institutions. It is shown how the use of different functions of reserves and their combinations in relation to a particular animal species can contribute to its conservation.

Вступ

Ми приймаємо за аксіому, що вид — це поділ тварин на одиниці біорізноманіття для зручності (згідно з концепцією Завадського 1968) і не розглядаємо тут гібридизацію. Вид ми розглядаємо як одиницю різноманіття в локальних угрупованнях для вирішення проблеми розрізнення і збереження (за допомогою охоронних та інших заходів) видів у спільнотах.

Матеріалом до цього стали наші особисті спостереження протягом багатьох років на територіях степових заповідників України Луганського (ЛПЗ) та Українського степового (УСПЗ). Території цих заповідників дуже малі: 1030,4 га — «Хомутовський степ», 522,7 га — «Стрільцівський степ»; тому існує проблема з визначенням ролі заповідників у збереженні виду? Чи може дуже мала заповідна територія відігравати роль (і яку саме) в довгостроковому збереженні якогось виду тварин?

На ці питання не може бути однозначної відповіді. Розглянемо цю тему на прикладах і спробуємо з'ясувати, що потрібно для збереження хоча б одного виду тварин, популяції, особини, а також що ми розуміємо під збереженням, які інструменти для цього є і які ще треба розробити.

Аналіз типових ситуацій

Автором тема розглянута на чотирьох прикладах: з місцем помешкання хом'яка звичайного, з гніздуванням луня лугового, зустрічами шпака рожевого та проживанням сови болотяної.

1. Хом'як звичайний у Хомутовському степу

«Хомутовський степ», філія Українського степового заповідника, охороняється з 1926 року, площа 1030,4 га (Украинский... 1998).

Хом'як звичайний (*Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758)) зустрічався тут до 1980-х років. Автор вів спостереження на цій території з 1995 р. У той час хом'яка тут вже не було (Тимошенко 2007).

За свідченням колишніх співробітників (Л. В. Козлова), він мешкав по всій території заповідника, але спіймати їй вдалося хом'яка тільки двічі: одну особину в чагарниковому степу, а іншу — в балці Брандта (Літопис природи УСПЗ за 1972–2006 рр.). Ця балка в нижній частині виходить до Хомутовської балки, а в верхній виходить до Брандівського ставка, що був розташований біля жилої садиби пана Брандта. Вона глибока і вогка, навесні після багатосніжних зим (напр. 1995–1996 рр.) в ній довгий час тримається вода. Недалеко від неї знаходиться Абсолютно-заповідна степова ділянка (АЗС). Певний час балка та місце біля неї входили до більшої за площею АЗС, яку згодом ліквідували (Украинский... 1998; Гелюта *et al.* 2002: 12).

Теперішня ділянка АЗС (1995–2007 рр.) — це 250 га степу, розташованого на плакорі в центрі заповідника. Це насправді і є територія заповідника *de facto*, тому що на ній не проводять господарські роботи. Високий травостій підтримував велику вологість підстилки, що давало можливість комфортного існування хом'яку. У відділенні «Стрільцівський степ» Луганського природного заповідника також саме в АЗС (27 га, з 1927 р.; Кондратюк *et al.* 1988: 5) ми спіймали хом'яка звичайного в ловчу канавку у 1986 році¹.

Ще у 1995 році автор знайшов сліди пожеж у АЗС «Хомутовського степу» неподалік балки Брандта. Ця пожежа (як і багато інших) ніде не зареєстрована. У 2007 та 2008 роках ми спостерігали результати степових пожеж. У 2007 році згоріло близько 300 га, у 2008 — близько 600 га, включно з АЗС. Обидві пожежі розпочалися саме з верхівки балки Брандта за межами заповідника. Припускаємо, що в попередні роки, характер пожеж був такий самий: цьому сприяє розташування ділянки пасовища біля балки Брандта за межами заповідника та переважаючі тут східні вітри. Наслідками пожежі 2007 року описано раніше (Тимошенко & Тимошенкова 2007): вона не знищила всіх тварин, але дала змогу хижим птахам вдало полювати на цій території.

Звісно, якщо б хом'як звичайний був розповсюджений по всій території заповідника, він зміг би протриматися довше. Але рано, чи пізно зник би в заповіднику, тому що умови за межами заповідника значно змінилися.

¹ У 2004 р. площу заповідника розширено на 514,4 га, до 1036,5 га (Боровик 2018: 41–56).

Ця проблема охорони на окремих територіях не раз висвітлювалася в літературі. Дослідники прийшли до висновку, що на невеликих територіях біорізноманіття зменшується з часом. Окремі види, якщо їх чисельність стає нижчою поряд з заповідниками чи зникають, з часом зникають і з територій заповідників. Це, зокрема, зафіксовано в таких положеннях:

- *«Индивидуальная система, работающая в ... среде с уровнем организации более низким, чем уровень самой системы, обречена: постепенно теряя свою структуру, система через некоторое время растворится в окружающей... среде»* (Хильми 1966: 272);
- *«Исходя из этого закона для осуществления охраны исчезающих видов как частей живого вещества и редких биотических сообществ в пределах особо охраняемых природных территорий, находящихся среди природы, упрощенной человеком..., необходима достаточно обширная территория.... Из этого же закона следует, что любые сложные биотические сообщества, сохраненные на незначительных пространствах, обречены на постепенную деградацию»* (Реймерс 1992: 67).

Ми припускаємо, що на заповідній території мешкала навіть не популяція, що могла підтримувати своє існування тривалий час, а тільки невелика частина особин (якщо би хом'як був розповсюджений по всій території заповідника, пожежі окремих частин не були б згубними для його існування).

Роль заповідника в цій історії така:

- сінокісний режим може й сприяв збереженню деяких ботанічних видів, але для хом'яка виявився згубним, так як не дав йому змоги почуватися комфортно на всій території заповідника;
- пожежі знищують захисні умови необхідні цій тварині і вона стає вразливою;
- заповідник не забезпечив цій тварині сталих умов для існування. Частково через «режим» введений науковцями, частково через не виконання навіть існуючого режиму (пожежі).

Що можна зробити для збереження цих тварин? Бачимо, що навіть в умовах «заповідної охорони» цих заходів недостатньо. Крок перший — створення цільових резерватів для збереження виду в дикій природі. Режим цих резерватів повинен відповідати вимогам виду. Крок другий — оскільки один, чи навіть декілька резерватів не гарантують збереження виду, потрібно налагодити наукову роботу з вивчення популяцій цього виду в природі з метою отримання інформації про необхідні умови довготривалого їх існування. Крок третій — гарантією збереження виду може бути генетичний банк в розпліднику (чи зоопарку) тварини з якого періодично будуть випускатися в ті місця, де був відібраний генетичний матеріал. Крок четвертий — робота в рамках збереження виду з іншими територіями в країнах, де мешкає вид: розробка міжнародного законодавства, його імплементація, співпраця з чиновниками в галузі Охорони Природи та науковцями. Крок п'ятий — об'єднання

всіх заходів із збереження виду в систему. Інакше збереження популяцій стане неможливе.

2. Лунь лучний на степових заповідних ділянках

Лунь лучний (*Circus pygargus* (Linnaeus, 1758)) періодично гніздиться на ділянках заповідного степу. Таке ми спостерігали у середині 1980-х років у «Стрільцівському степу» та в середині 2000-х років у «Хомутовському степу». Лунь лучний відноситься до номадних видів. Хом'як звичайний постійно мешкає на заповідній території (далі ЗТ), знаходить собі там їжу, укриття, та розмножується там. Лунь лучний в окремі періоди свого життя використовує ЗТ для літування. Харчуватися може і за межами ЗТ. Періодично використовує ці території для розмноження. Перелітний птах. Зимувати може в Екваторіальній та Південній Африці (Червона... 2009: 422). Для гніздування, за нашими спостереженнями, лунь використовує в обох заповідниках виключно ділянки АЗС.

Без охорони під час кочівель, на прольоті та місцях зимівлі збереження цього виду неможливе. Але особливе значення для нього мають ділянки, що гарантують розмноження. Чим приваблюють луня ці ділянки в заповідниках? Високим травостоєм, заростями чагарників — дерези та терену, що робить їх добре захищеними і майже непрохідними. Але використовує луговий лунь ці ділянки не постійно, а тільки в сприятливі роки.

Для цього необхідний збіг принаймні двох факторів: гарне зволоження в поточному році, пік чисельності дрібних ссавців (який за нашими спостереженнями може співпадати з підняттям чисельності інших груп тварин: птахів, ящірок та змій). Якщо повторне гніздування на другий рік співпадає з падінням чисельності дрібних ссавців, то лунь може переходити на харчування та вигодовування пташенят птахами та ящірками. Перерви у гніздуванні тривали б коло 5 років, якби залежали тільки від наявності кормової бази у вигляді гризунів. Але насправді вони тривають довше.

У Хомутовському степу з 1995 по 2007 р. включно було два гніздування у 2005 та 2006 роках і одна невдала спроба у 2007 році (згорів гніздовий біотоп саме коли з'явилися навесні луні). В інші роки луні зустрічалися під час літування. Можливо деякі пари в цей час можуть використовувати інші гніздові біотопи. Але наявність абсолютно заповідних ділянок ми вважаємо критичною для лунів.

Тож АЗС на ЗТ степу критично важливі для чотирьох функцій у хом'яка звичайного: постійне помешкання, харчування, гарні захисні умови та розмноження; та для однієї функції у лучного луня: розмноження. Але це не зменшує факту її значущості в підтриманні популяції лунів. Саме популяції. Адже ода особина чи зграя може довгий час виживати полюючи на сільськогосподарських угіддях. Під час осінніх кочівель та прольотів ми зустрічали зграї лучних лунів та поодиноких особин за полюванням на озимині та пасовищах (2007 рік, Новоазовський район Донецької області).

3. Шпак рожевий у Хомутовському степу

Шпак рожевий (*Sturnus roseus* (Linnaeus, 1758)) відмічався нами в Хомутовському степу двічі: в середині 90х років минулого віку та десять років по тому. Навесні 1995 року в охоронній зоні заповідника в балці, що розташована біля меж заповідника с півночі ми зустріли у зграї звичайних шпаків одного рожевого. Шпаки полювали біля невеликого стада з декількох особин баранів та корови і періодично сідали тваринам на спину. Здавалося б цей поодинокий випадок може бути пояснений нами як випадковий заліт виду. Однак значно пізніше ми з'ясували, що рожеві шпаки цього року гніздилися на півдні Донецької області (усне повідомлення Г. М. Молодана: йому про гніздування в покинутій кошарі (закинутому помешканні колгоспних сільгосптварин) повідомили місцеві мешканці, але він не повірив і не поїхав перевіряти) та в Криму (доповідь С. Ю. Костіна на семінарі в Криму, 2000 р.). Раніше Г. М. Молодан висував теорію, що вони зникли з території Донецької області, тому, що обвалився глиняний обрив біля с. Безіменне, де була колонія рожевих шпаків. Але все виявилось набагато простіше. Це також номадний вид. Біологія рожевого шпаків пов'язана з спалахами чисельності прямокрилих. У 1995 році на території України був спалах чисельності італійського пруса (*Calliptamus italicus*). Таким чином, ми можемо слідкувати за розмноженнями цього виду, відслідковуючи динаміку чисельності прямокрилих.

Іншого разу ми бачили тільки транзитний проліт над територією рожевих шпаків в невеликій зграї звичайних шпаків.

Яка ж роль у всьому цьому заповідника? Адже навіть харчування тут має дуже епізодичний характер. Заповідник тут виступає в ролі наукової установи, яка здійснює стеження за екосистемою в регіоні компетентності (Північне Приазов'я в даному випадку). Наукова інформація, навіть така неважлива на перший погляд, може допомогти у плануванні заходів по збереженню таких видів, як рожевий шпак на всій території ареалу.

4. Сова болотяна на степових заповідних ділянках

Сова болотяна (*Asio flammeus* (Pontoppidan, 1763)) зустрічалася у 1985–1989 рр. у «Стрільцівському степу» на території заповідника і на початку зими в охоронній зоні — в балці «Крейдяний яр». Сиви там любили сидіти вдень під куртинами ковили.

У «Хомутовському степу» на початку зими біля АЗС зустрічали їх в таких саме умовах. Влітку вони тут трималися також в АЗС та у балках біля цієї ділянки. Ми спостерігали токові польоти болотяної сови над АЗС. Навесні 2007 року пожежа знищила гніздо болотяних сов у АЗС, котрі тільки розпочали кладку. Через два дні печені яйця з'їли сірі ворони. У 2008 р. гніздовий біотоп також був знищений пожежею.

В цілому болотяні сови успішно експлуатують заповідники протягом майже всього року: АЗС в основному як гніздовий та кормовий біотоп, а ці-

линині території в заповіднику та навколо нього для полювання та під час зимівлі.

На обох ділянках і в «Стрільцівському степу» (на той час 522,7 га) і в «Хомутовському степу» (1030,4 га) тримаються по одній парі сов з виводками. Мабуть, саме це дозволило болотяним совам протриматись у «Стрільцівському степу» з 1950-х років (Літопис природи ЛПЗ за 1969 рік²).

Роль заповідної ділянки в збереженні хоча б одного виду тварин

Зберегти хоча б один вид тварин на одній ділянці заповідника проблематично, зважаючи на маленькі розміри заповідних територій. Для цього вона повинна бути такого розміру, щоб забезпечувала постійно потреби хоча б пари тварин. Це можливо тільки для неперелітних видів птахів, що постійно тримаються однієї ділянки (таких майже нема), для змій, ящірок та дрібних гризунів, та при наявності ділянки відповідного до потреб тварин розміру.

Для більшості тварин, щоб забезпечити їх збереження, треба функціонування заповідника як установи — регіонального природоохоронного центру. Відоме гасло «кожному регіону — заповідник» замінити на «кожному заповіднику — регіон» (М. А. Бляхер, усне повідомл.). Ця установа повинна здійснювати наукову діяльність та координувати збереження виду в регіоні.

Малі степові заповідники (а саме їх АЗС) мають неоднакове значення для збереження різних груп тварин:

- для хом'яка звичайного — як місце існування локальної популяції. Збереження популяції можливе на обмеженій території, тому що можна забезпечити умови для всіх функцій існування, а також, якщо забезпечується сталий розвиток декількох популяцій, у штучному розпліднику, чи резерваті;
- для лучного луня — як місце, необхідне для сталого існування популяції. Збереження луня лучного неможливе без створення системи заповідних територій та використання міжнародних механізмів (юридичних договорів, наукової співпраці, організації захисту на прольотах та зимівлях), тому що тільки вони можуть забезпечити йому всі функції існування;
- у збереженні шпака рожевого як виду заповідник відіграє роль наукової природоохоронної установи зі збору наукових даних;
- для сови болотяної навіть невеликі ділянки степових заповідників при наявності АЗС відіграють значну роль в збереженні особин, окремих пар. А також частин популяцій та сталого існування виду, при наявності досить великої кількості таких ділянок.

Здійснення заходів охорони на конкретному заповідному об'єкті може не призвести до збереження набору видів, чи навіть тільки одного виду, якщо ми не маємо наукових даних про його стан. Наукова діяльність в системі охорони видів має не тільки першочергове, а й головне значення. Саме нау-

² Повна назва документа: «Літопис природи за 1969 рік. Книга 1. Луганський державний заповідник АН Української РСР (філія Стрілецький степ)». Станічно-Луганське, с. 35.

ковці повинні розробляти заходи і ставити завдання для виконання природоохоронним структурам.

Висновки

Терміни «охорона степової екосистеми» та «збереження степової екосистеми» не є коректними стосовно задач збереження виду, популяції чи навіть окремих особин певного виду тварин, якщо мова йтиме про окремих заповідників, тобто ізольовану територію. Заповідники не можуть одночасно виконувати взаємовиключні задачі стеження за динамічними природними процесами (першочергова) та збереженням окремих видів. Тому наукова складова в збереженні видів тут є основною.

При розгляді заповідника в контексті охорони конкретного виду тварин він може відігравати значну роль, котра у кожному окремому випадку витікає з особливостей біології виду.

Аналіз модельних видів засвідчив, що реального успіху в їх збереженні можна досягти в тому випадку, якщо розглядати заповідник не тільки в якості території, а і в якості наукової установи, державної установи, а також як частину державної та міжнародної природоохоронних систем.

Подяки

Автор висловлює щирі подяку М. В. Баніку, Л. П. Боровик, А. Н. Бронскову, Г. А. Гузь, Г. Н. Лисенко, Т. А. Атемасовій за консультації та надання необхідної літератури, М. А. Бляхеру та Г. М. Молодану за особисті повідомлення важливих фактів, а також І. В. Загороднюку за консультації та редактування статті.

Література

- Боровик, Л. П. 2018. Заповідний режим Стрільцівського степу (Луганський природний заповідник) Історія і сучасний стан. *Заповідна справа у Степовій зоні України*. Видавець В. Ю. Бихун, Київ, 41–56. (Серія: Conservation Biology in Ukraine; Вип. 10).
- Гелюта, В. П., А. П. Генів, В. С. Ткаченко, Д. В. Мінтер. 2002. *Заповідник «Хомутівський степ». План управління*. Академперіодика, Київ, 1–40.
- Дідух, Я. П. (ред.). 1998. *Український природний степовий заповідник. Рослинний світ*. Фітосоціоцентр, Київ, 1–280.
- Завадський, К. М. 1968. *Вид и видообразование*. Наука, Ленінград, 1–404.
- Зубаровський, В. М. 1977. *Хижі птахи*. Наукова Думка, Київ, 1–232. (Серія: Фауна України; Том 5, вип. 2).
- Кондратюк, Е. Н., Р. И. Бурда, Т. Т. Чуприна, М. Т. Хомяков. 1988. *Луганский государственный заповедник*. Наукова думка, Київ, 1–188.
- Мороз, В. 2012. Гнездящиеся хищные птицы заповедника Стрельцовская степь и прилегающих территорий. *Динаміка біорізноманіття 2012: Збірник наукових праць*. Вид-во ДЗ «ЛНУ імені Тараса Шевченка», Луганськ, 60–68.
- Реймерс, Н. Ф. 1992. *Охрана природы и окружающей человека среды: Словарь-справочник*. Просвещение, Москва, 1–320.
- Тимошенков, В. А., В. В. Тимошенкова. 2007. Пожары в Хомутовской степи: причины, информация, последствия. *Степной бюллетень (Новосибирск)*, **23–24**: 27–30.

- Тимошенков, В. 2008. Роль малых заповедных территорий и режимов их охраны в сохранении редких видов наземных млекопитающих (на примере заповедника «Хомутовская степь»). *Раритетна теріофауна та її охорона*. Луганськ, 63–72. (Серія: Праці Теріологічної школи; Вип. 9).
- Хильми, Г. Ф. 1966. *Основы физики биосферы*. Гидрометеиздат, Ленинград, 1–300.
- Червона ... 2009. *Червона книга України. Тваринний світ*. За ред. І. А. Акімова. Глобалконсалтинг, Київ, 1–600.

Резюме

ТІМОШЕНКОВ, В. Що потрібно для збереження хоча б одного виду тварин, популяції, особини? — В статті зроблена спроба з'ясувати, яку роль відіграють малі заповідні степові території для збереження тварин. Що можна зберегти за допомогою малих заповідників: вид, популяцію чи групу особин. Яку роль відіграють заповідники в кожному конкретному випадку. В основу роботи покладені спостереження автора за тваринами на території «Стрільцівського степу» (філії Луганського природного заповідника Національної академії наук України), який на той час займав площу 522,7 га, та «Хомутовському степу» (філії Українського природного степового заповідника Національної академії наук України) площею 1030,4 га в період з 1985 по 2007 рік, а також матеріали Літописів природи цих двох заповідників. Проблема охорони видів розглядається на прикладах чотирьох тварин: хом'яка звичайного (*Cricetus cricetus*), луня лучного (*Circus pygargus*), шпака рожевого (*Sturnus roseus*) та сови болотяної (*Asio flammeus*). Досліджується, як по-різному режим охорони впливає на збереження цих видів. Заповідники тут виступають як території, як державні організації та як наукові установи. Показано як використання різних функцій заповідників та їх комбінацій у відношенні до конкретного виду тварин може сприяти його збереженню.

Значення уявлення про вид у формуванні вітчизняного зоологічного називництва

Геннадій В. Фесенко

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (Київ)
e-mail: h.fesenko@gmail.com; orcid: 0000-0001-5971-7055

FESENKO, H. V. Importance of idea about species in forming the common zoological nomenclature. — This work shows that the Latin and Ukrainian nomenclatures of the birds of the world are based on vernacular names inherent in the living language. The main principle of forming both nomenclature systems is specificity of the name of each taxon, in particular own names which denote bird species. Both systems are also based on the principles of typification and unification of names on each taxonomic level. They are guided by the principle of priority of names used for the first time in relation to the species in scientific works, but with some features in each of these names of systems, which causes some differences between them. There are examples of choosing some Ukrainian species names. In contrast to Latin, the Ukrainian nomenclature uses not only two-word bird species names, but also one-word ones. In addition, the Ukrainian species names have a certain autonomy compared to Latin, because they do not change in the case of inclusion of the species into other genus. Considerable attention was paid to the use of complex nouns inherent in the Ukrainian nomenclature of birds, and it was concluded that since they have the function of a special term, the two nouns of each pair should be written through a hyphen. An explanation has been made of several species with two-word Ukrainian names, the nouns of which should be changed because they are markers for other bird families, not those to which these species belong. The opinion is expressed that in the domestic nomenclature patronymic names are not appropriate, as they do not contain information about the species designated by them. It is necessary to choose characteristic names, i.e. those in which a certain feature of a bird is specified.

Вступ

Накопичення і швидка неспотворена передача будь-яких знань у спільнотах людей та між ними відбуваються завдяки виникненню в мовному спілкуванні слів-означень, що вказують на певні природні явища. Серед них суттєву частину становлять назви живих істот, котрі в низці випадків слугують як узагальнювальні означення великих груп біологічних видів, а в інших — як вказівка на конкретне явище-об'єкт, що його з наукових позицій вважають окремим видом. Не буде помилковим твердження, що у різних мовах початковою основою для укладання систем їхнього природничого називництва є склад автентичних для цих мов назв певних видів, тобто видоспецифічних означень, і назв груп, що містять обмежену кількість видів. Надалі для формування такої цілісної системи можуть стати необхідними іншомовні запозичення і, чи не найважливіше, визначення принципів і підходів, за якими слід утворювати назви інших класифікаційних рівнів для наукових потреб.

Мабуть, із усього складу української зоологічної номенклатури нині найбільшим цілеспрямованим розвоєм вирізняється називництво птахів, причому в рамках усієї світової орнітофауни. Посприяв цьому вихід у світ протягом двадцяти років багатотомного видання “Handbook of the birds of the World”. Українську орнітологічну номенклатуру птахів світу оприлюднено порівняно недавно (Фесенко 2018), утім з огляду на сучасні дослідження філогенетичних зв’язків птахів, що зумовило зміни в їхній таксономії, в наявному називництві вже варто зробити певну корекцію і доповнити його значною кількістю назв видів, яких описали вперше або виокремили із раніше широко трактованих видів у процесі друку вказаного видання.

Постійна зважена ревізія наявного складу вітчизняної орнітофауни, а водночас і відображення у номенклатурі птахів найновіших таксономічних поглядів на об’єм конкретних видів має значення для з’ясування, вид чи лише певний його підвид має офіційний охоронний статус на території країни.

Пов’язаність вирізнення у побутово-природничих обставинах певних видів птахів і закріплення за ними чітко визначених назв з науковим сприйняттям виду, а також зміна, здавалося, усталених видових назв залежно від того, в яких просторових межах науковець звик вивчати фауну, доволі наочно можна дослідити саме за етапами формування сучасної вітчизняної номенклатури птахів.

Матеріал і методи

Основними джерелами опрацювання слугували збірки українських назв птахів, що вийшли друком протягом понад півтора століття. Серед них найпершими стали праці Івана Верхратського (1864, 1869 *а–б*, 1872 *а–б*), а також спеціалізовані видання Миколи Шарлеманя (1927) і О. П. Маркевича та К. І. Татарка (1983). Значний вплив на розвиток національної орнітономенклатури у XX ст. мали й доробки відомих науковців, які можна вважати практикою вжитку пропонованих у спецвиданнях назв, а саме: визначник для камерального користування М. А. Воїнственського та О. Б. Кістяківського (1952, 1962) і польовий визначник І. В. Марисової та В. С. Талпоша (1984). Обидва визначники містили на той час найвичерпніші переліки видів птахів сучасної орнітофауни України.

Упродовж двох перших десятиліть поточного століття розвиток української номенклатури птахів відображено в кількох виданнях (Фесенко & Бокотей 2000, 2002 *а–б*, 2007; Фесенко 2018). Переліки назв птахів з усіх зазначених джерел, а також з інших, більш вузькорегіональних, використано у здійсненому дослідженні.

Латинські назви видів птахів наведено за класифікаційною системою, схваленою Міжнародним союзом орнітологів (IOC) за підсумками роботи Міжнародного орнітологічного конгресу в 2018 р. (IOC World Bird List 2021). Двічі на рік проводять уточнення і доповнення в цій системі на відповідній інтернет-сторінці. Перелічування видів у тексті, що нижче, зроблено відповідно до їхньої послідовності в ній.

Напряцювання та обговорення

Народні витоків зоологічного називництва

Початкові знання з різних напрямків люди здобували в результаті осмислення явищ в навколишньому просторі, взаємовідносин між ним та собою і одного з одним. Певні уявлення про сутність речей в природі сформувалися у спільнотах людей задовго до появи власне наукових знань (Куйбіда 2017). Обмін накопиченими знаннями відбувається переважно завдяки мовному спілкуванню, тож у лексиці будь-якої мови зрештою виникли назви тих чи інших природних об'єктів, зокрема птахів.

За «Міжнародним кодексом...» (2003), науковими назвами тварин є ті, що подані латиною, а їхні відповідники в інших мовах багато хто вважає не науковими, або простомовними. У зв'язку з цим варто наголосити, що в різних об'ємах народні орнітоніми властиві для будь-якої мови — живої, котра функціонує в певній спільноті донині, і неживої, зокрема латини, яку наразі застосовують тільки для потреб біологічної номенклатури і медичної термінології. На початках її вжитку за цими призначеннями автори описів видів птахів використали для їх означення саме народні латинські назви. Такі назви, як *alcedo*, *anas*, *aquila*, *buteo*, *falco*, *fulica*, *hirundo*, *luscinia*, *passer*, *sturnus*, *turdus* (Дворецкий 1976; Литвинов 1998) і безліч інших, без сумніву були у народному вжитку тоді, коли латинська мова ще була живою. В українській мові відповідниками до них нині є назви *рибалочка*, *качка*, *орел*, *канюк*, *сокіл*, *лиска*, *ластівка*, *соловейко*, *горобець*, *шпак*, *дрізд*. Тож для формування системи назв принаймні в наукових класифікаціях тварин в обох мовах витoki були однаковими — народними.

Увібравши в себе масу еллінізмів з давньогрецької мови, класична латина врешті втратила, так би мовити, народну підтримку, але ще тривалий час залишалася виключно мовою вищої освіти, власне схоластичною. У цих обставинах й виник нинішній підхід утворення назв біологічних видів для наукових потреб на основі латинської лексики. Для дотримання вимог, аби назву роду подавати лише у формі іменника в однині, а біномінальна назва виду була видоспецифічною в рамках усієї біоти, самої латини, зрозуміло, виявилося не достатньо. Через це до академічної латини все частіше почали залучати іншомовну лексику. Так, у класифікаціях птахів є рід *Ara*, назва якого походить з мови тупі-гуарані; рід *Colibris* — від нині загальновідомого слова *колібри*, котре є запозиченням з карибської; вид *Opisthocomus hoazin*, видове прикметникове слово-означення, що на постпозиції, у назві якого походить з індіанських мов (Словник... 1975). Залишиться без відповіді, чи сприйняла б латина ці запозичення, якби вона залишалася живою?

Жорсткому випробуванню в латинській мові, в період її живого існування, мабуть, піддали би такі нинішні біномінальні назви птахів, як *Apus apus*, *Coturnix coturnix*, *Grus grus*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Spinus spinus* тощо. У кожний з них одне слово слугує й іменником, і прикметником одночасно. Види під цими назвами спочатку описали як представників інших родів, і перше

слово-іменник у них і подібних назвах було іншим (Степанян 2003). Згодом ці види включили у пізніше виокремлені нові роди, для означення яких з легкістю взяли другу частину попередньої назви, і, за правилами зоологічної номенклатури, їхні латинські означення стали саме такими. Вони тавтологічні, утворені за зразком «масло масляне», тому в живій мові є неприйнятними, але в якості маркерів видів у неживій мові виявилися задовільними.

Значення латинських назв біологічних видів іноді доводять до абсолюту, мало не фетишизують їх. Декотрі вельмидипломовані фахівці стверджують, що зоологічну статтю або інший доробок можна вважати науковими лише тоді, якщо в їх викладі вжито латинські назви видів або інших таксонів. Власне, зважаючи на те, що для наукових публікацій нині використовують переважно англійську як мову міжнародного спілкування, за логікою щойно наведеної думки, науковими слід вважати публікації тільки англійською мовою. Звісно, таке визначення науковості праці, як і абсолютизація латинських назв видів, є антинауковими, оскільки незмінні хіба що закони класичної фізики і математики, а в решті напрямків науки догм не може бути. Тож національні назви видів, уживані в наукових працях, функціонують в якості наукових.

Специфічність назви кожного таксону — головний принцип укладання природничої номенклатури

Певна система, у тому числі класифікація біологічних видів, лише тоді залишається стійкою, коли ґрунтується не на чомусь штучному, а на природних законах і зв'язка, або логічних засадах. Головним для укладання класифікаційної номенклатури живих створінь варто вважати принцип специфічності, неповторюваності назв на всіх її рівнях. Стосовно видів — це видоспецифічність назв, використання для означення певного виду лише назви, невживаної для інших видів. За цією якістю нинішні латинська і українська системи назв птахів є однаковими. У латинській номенклатурі для деяких видів існує ряд синонімів, що однак є видоспецифічними, одні з яких валідні, тобто чинні в одній класифікації, інші — в іншій, а решта залишаються невалідними. В українській номенклатурі птахів вітчизняної фауни вжитковими є два склади назв видів, які багато в чому схожі, але в одному переліку з поясненням обрання певних назв пріоритетнішими визнано автентичні українські означення (Фесенко & Бокотей 2000, 2002 а, 2007), а в іншому перевагу надано значною мірою іншомовним запозиченням (Grishchenko 2004). Врешті це не завадило укладанню національного назвництва птахів світу з використанням значного обсягу саме української лексики.

Нинішні латинська і українська номенклатури птахів функціонують однаково, а відрізняються поширенням: перша — в міжнародному загалі зоологів, друга — в колі україномовних дослідників незалежно від країни проживання. Власне, національна науково обґрунтована номенклатура будь-якої мови може бути цілком самодостатньою в межах певної мовної спільноти, що можна побачити на прикладі європейських мов. У працях, написаних не англійською, а іншою з цих мов можна було б навіть не використовувати латину, і це

не завадило б носіям цієї мови все доладу зрозуміти. Латина найчастіше лише маркує об'єкт дослідження для привернення уваги іншомовного читача. Але чи так вже часто це спрацьовує? Однак було б помилкою применшувати важливість неангломовних зоологічних праць хоча б для пізнання регіональних аспектів різних фауністичних питань.

Як вище продемонстровано на прикладах назв птахів латинської мови, живаних колись у побуті, та нинішніх відповідників для них в українській мові, народні назви стосуються переважно видів регіональної фауни і за формою є іменниками в однині. Такі назви значно переважають за кількістю як в переліках народної номенклатури, укладених понад півтора століття тому Іваном Верхратським (1864, 1869 *а–б*, 1872 *а*, 1872), так і в подібних новітніх працях (Книш 2014; Льчук 2020). Зрозуміло, чому саме так — вони прості для вжитку. Чимала частина з них є водночас видоспецифічними. Причому нерідко певні народні назви доволі мало відрізняються одна від одної, але стосуються таксономічно дуже віддалених видів. Так, назвою *білогрудець* позначають вид, який нині в наукових джерелах відомий як пронурок біловолий (*Cinclus cinclus*), а назвою *білогрудик* — крячка річкового (*Sterna hirus*) (Шарлемань 1927). Інші однослівні назви є спільними для кількох видів: означення *іванчик* може стосуватися сорокопуда тернового (*Lanius collurio*), мухоловки сірої (*Muscicapa striata*), трав'янки лучної (*Saxicola rubetra*) і кам'янки звичайної (*Oenanthe oenanthe*); назва *рибалка* — мартина звичайного (*Chroicocephalus ridibundus*), крячка річкового, крячка чорного (*Chlidonias niger*) і рибалочки блакитного (*Alcedo atthis*) тощо.

Відмінності між латинською та українською номенклатурами птахів

Перетворення в минулому живої латинської мови у схоластичну і задум Карла Ліннея скористатися нею в середині XVIII ст. для утворення видоспецифічних назв безлічі біологічних видів, які поширені у світі, зумовили їхню обов'язкову двослівну форму і вжиток не тільки латинської, але й великого обсягу латинізованої лексики. На відміну від цього на початку становлення українського орнітологічного називництва для наукових потреб, яке розпочалося лише сто років тому, вітчизняні науковці зосереджували свою увагу переважно на фауні обмеженого регіону — нашої країни і навколишніх територій, тож коло видів, для яких обирали місцеві національні назви, було значно вужчим, порівняно з усією фауною світу.

Логічним результатом цієї обмеженості стало не тільки доволі часте підсвідоме «відсікання» фауни регіону від світової і розгляд поширених у ньому видів відрivano від інших, навіть близькоспоріднених з ними. Через це можливим стало і введення у науковий вжиток не лише двослівних або й трислівних українських назв птахів, які значною мірою є книжними, але й однослівних, дуже властивих живій мові. Використання крім двослівних також однослівних видоспецифічних назв істотно відрізняє українську номенклатуру птахів від латинської, в якій двослівність назв видів є обов'язковою. У пер-

шому спеціалізованому словнику з номенклатури птахів Миколи Шарлеманя (1927) частка обраних в якості основних однослівних видоспецифічних українських назв є значною.

Інша відмінність українського називництва птахів від латинського полягає в тому, що в назвах видів одного роду може бути використано одночасно кілька іменників. Так, в роді Качка (*Anas*) у наукових джерелах були широко вживаними однослівні назви *крижень*, *нєрозень*, *свищ*, *шилохвіст*, *широконіска* тощо (Воїнственський & Кістяківський 1952, 1962; Марисова & Талпош 1984; Фесенко & Бокотей 2000, 2002 *а–б*, 2007). Різні іменники використано і для означення видів у таких родах, як рід Галагаз (*Tadorna*), рід Сокіл (*Falco*), рід Крук (*Corvus*) тощо. Вадою української номенклатури птахів цю особливість назвати не можна. Навпаки — вона посприяла розвитку національної номенклатури на тлі сучасних уявлень про ступінь спорідненості низки філогенетично близьких видів птахів. За класифікацією ІОС, до роду *Anas* нині належить значно менше видів, ніж раніше, тобто частину видів віднесли до інших виокремлених родів, яким, маючи різні означення видів качок, було легко дати прості українські назви: рід Чирянка-квоктун (*Sibirionetta*), рід Широконоска (*Spatula*), рід Свищ (*Mareca*).

Потреба перетворення частини українських однослівних назв видів птахів на двослівні

Відмежування від фауни світу, власне регіональний підхід в укладанні вітчизняного називництва птахів виявився неповноцінним. Зокрема, іменник *фламінго* у видоспецифічних назвах можна вжити для кількох дуже схожих видів світової фауни, а не лише стосовно виду, що трапляється в Україні. Таке саме можна сказати про означення *бугай*, *вивільга*, *косар*, *лиска*, *попелюх*, *ремез*, *свищ*, *шилохвіст*, *широконіска* тощо. Тож для укладання українського називництва птахів світу із 120 раніше широкоживаних однослівних видів назв біноменізовано дві третини, а однослівними залишено 44 (Фесенко 2013 в). Причому тільки у 13 із 76 біноменізованих назвах прикметникові означення є нововведеними. У більшості інших такі означення раніше пропонували попередні дослідники номенклатури (Шерлемань 1927, 1938; Маркевич & Татарко 1983), але вітчизняні орнітологи на практиці їх не використовували. Решта назв перетворено на двослівні завдяки перекладу прикметникових означень з відповідних англійських назв (Mullarney *et al.* 2001).

До слова варто зазначити, що до праці О. П. Маркевича та К. І. Татарка (1983) «Російсько-українсько-латинський зоологічний словник» у більшості наших орнітологів побутує дуже упереджене ставлення. А даремно. У ній таки є чимало такого, що не задовольнить науковця на практиці. Наприклад, вона містить до сотні нововведених трислівних назв птахів, якими наврод чи хтось скористається. Але завдяки представленню в ній майже повного складу видів птахів Західної Палеарктики та деяких інших, а не тільки України, ця праця дала багато необхідного для формування української називничої системи фауни птахів світу.

Здійснена біоменізація не мала на меті змінити назви видів лише задля двослівності. На недоцільність штучної, навмисної біоменізації у вітчизняному називництві вказував в ще Олександр Яната (1928). Утім відповідно до результатів останніх досліджень філогенії птахів нині з кількох видів, щодо яких досі вживали однослівні назви (Фесенко 2018), виокремлено дуже схожі види-двійники, тому ці назви також доцільно зробити двослівними. Йдеться про п'ять видів: синьгу євразійську (*Melanitta nigra*), джека східного (*Chlamydotis macqueenii*), султанку сіроголову (*Porphyrio poliocephalus*), скопу західну (*Pandion haliaetus*), одуда євразійського (*Upupa epops*). У перших двох випадках прикметникові означення в перекладі не трапляються в поєднанні з відповідними іменниками ні в латинській, ні в англійській мовах. У решті цих назв зроблено переклад з англійської (IOC World Bird List 2021).

Однослівні видоспецифічні назви не є завадою для розвитку українського називництва птахів. Ймовірно, однослівними залишаться назви таких видів вітчизняної фауни, як каменярка (*Histrionicus histrionicus*), морянка (*Clangula hyemalis*), хохітва (*Tetrax tetrax*), бріжач (*Calidris pugnax*), лопатень (*Calidris pygmaea*), жовтоволик (*Calidris subruficollis*) тощо, оскільки таксономісти їх вважають монотипними видами. Не були відхилені в укладанні вітчизняного називництва птахів світу й однослівні специфічні назви видів, які поширені далеко за межами нашої країни: малео (*Macrocephalon maleo*) і гоко (*Nothocrax urumutum*) (Galliformes), кумай (*Gyps himalayensis*) (Accipitriformes), хімахіма (*Milvago chimachima*) та хіманго (*Milvago chimango*) (Falconiformes), араканга (*Ara macao*) й араурана (*Ara ararauna*) (Psittaciformes) тощо. Залучення до наукового вжитку фонетично прийнятних для української мови іноземних назв з місць поширення екзотичних видів лише посилить національну природничу номенклатуру.

Обрання деяких народних назв для означення певних видів птахів

У неспеціалізованих, загальнолексичних словниках зазвичай не наводять латини в поясненнях слів, якими позначають біологічні види або групи видів. На відміну від цього у виданні «Словарь української мови», упорядником якого на початку ХХ ст. став Борис Грінченко, в неمالій кількості випадків вказано латинські назви видів або родів. Завдяки такому представленню значення слів нині можна зрозуміти, які українські назви птахів були первинні щодо певних латинських назв.

Наприклад, наприкінці ХХ ст. в обранні національних назв видів місцевої фауни точилася дискусія стосовно назви *норець*, яку вирішило пояснення у вказаному словнику: «Норець. 2) Родъ утки: нырокъ *Mergus albellus*», ... «Пірникоза. ... чомга, *Podiceps cristatus*» (Словарь... 1908, 1909). Уміння пірнікіз пірнати і «ріжки» із пер у шлюбному оперенні, що надають птахові подоби кози, зумовили виникнення їхньої назви, а пояснення у словнику повернуло її до наукового вжитку. Окрім виду, латинська назва якого є у словнику, до складу нашої фауни входять інші три види відповідного роду, у яких у шлюбному оперенні на голові також є довші або коротші пучки видовжених

пер — подоба «ріжок». В англійській мові одного з них називають Horned Grebe (*Podiceps auritus*) — *рого́та пірни́коза* (IOC World Bird List 2021).

Зі словника Бориса Грінченка дізнаємося про послідовність того, як деякі українські назви поступово закріплювалися за певними видами або групами видів птахів. У ньому бачимо таке: «Волове очко. а) Птица крапивникъ, *Troglodytes parvulus*» і «Кропив'янка. Птица: крапивникъ, *Troglodytes parvulus*» (Словарь... 1907, 1908). Вид, про який йдеться, нині має латинську назву *Troglodytes troglodytes*. Із двох наведених у словнику назв Микола Шарлемань (1927) обрав першу — *волове́ о́чко*, яка є ідіомою, а назву *кропив'янка* закріпив за родом *Sylvia* з використанням її у назвах видів цього роду.

Плутанина в пов'язаності латинських назв деяких видів з певними українськими існувала ще доволі недавно. Виникла вона в назвах двох видів синиць — *Poecile montanus* і *Poecile palustris*. До першого з них є невалідний синонім *Parus atricapillus* (Степанян 2003), прямий переклад якого — *синиця чорноголова*. У першій третині ХХ ст. цей вид спочатку було позначено як *пухляк чорноголовий*, пізніше — як *гаїчка чорноголова* (Шарлемань 1927, 1938). Другу з цих назв потім використали у камеральному визначнику (Воїнственський & Кістяківський 1952, 1962). Але у словнику зоологічної номенклатури, виданому наприкінці ХХ ст. (Маркевич & Татарко 1983), цей вид має назву *синиця буроголова*, *пухляк*, а другий вид — *Poecile palustris* — там названо *синиця чорноголова*, відповідно до російської номенклатури (Флинт *et al.* 1968; Кузнецов 1974). Власне, у птахів обох видів верх голови чорний, відмінності у забарвленні оперення дуже незначні, за розмірами вони однакові, тож їх можна вважати видами-двійниками. Недоладність у вживанні означень *чорноголова* і *буроголова* стосовно цих видів виправлено шляхом присвоєння виду *Poecile montanus* назви *гаїчка-пухляк*, а виду *Poecile palustris* — назви *гаїчка болотяна*, прикметник в якій є прямим перекладом з латини (Фесенко & Бокотей 2000, 2002 а–б, 2007).

Щодо принципу пріоритетності вперше вжитої для виду назви

У латинській природничій номенклатурі діє принцип пріоритетності тієї назви, яку використано в першоописі виду, інколи навіть у випадках, коли в них є лексикографічні неточності. Так, для означення куріпки даурської (*Perdix dauurica*) і ластівки даурської (*Cecropis daurica*) використано однаковий прикметник, але по-різному написаний — з подвоєнням літери *u* у першому випадку і лише з однією у іншому. Якийсь з двох варіантів є більш правильним. Можна зробити порівняння з подібними словами: *tauricus* — у перекладі *таврійський*, *caucasicus* — *кавказький*. Тож сполучення латинських літер *au* у вимові звучить як *ав*. Аби прозвучало у в латинській назві куріпки, літеру *u* подвоїли. Принцип пріоритетності в латині стосується прикметника в назві виду. Іменник у ній обов'язково змінюють, якщо вид виводять з роду, в якому його описали, і включають до іншого роду. Необізнаний користувач латини може навіть сприйняти, що змінена таким способом назва присвоєна зовсім іншому виду, хоча це не так.

Із вище наведених прикладів обрання в українській номенклатурі назв *пірнікоза*, *волове очко*, *кропив'янка*, котрі містяться у виданні «Словарь української мови» (1907, 1908, 1909), зрозуміло, що і в ній використано принцип пріоритетності тих назв, яких першими ввели до наукового вжитку. Проте у вітчизняній номенклатурі він не абсолютизований такою мірою, як в латинській.

Автономність української назви виду при переведенні його до іншого роду

На відміну від латини, у якій перше слово-іменник у двослівній назві виду обов'язково є назвою роду, до якого цей вид включають, в українському називництві такої вимоги немає. Можна сказати, що українські видові назви є більш автономними порівняно з латинськими — іменник, що входить до їхнього складу не змінюють в разі переведення виду до іншого роду.

Так, у минулому вид качок з донедавна однослівною вітчизняною назвою *огар* мав латинську назву *Casarca casarca* або *Casarca ferruginea* (Шарлемань 1927; Марисова & Талпош 1984), але згодом його включили до роду Галагаз (*Tadorna*). Внаслідок цього іменник у його латинській назві змінили, а в українській ні (Воїнственський & Кістяківський 1952, 1962). Через потребу перетворення однослівної назви у двослівну, що зумовлено причинами, про які йшлося вище, нині зазначений вид у науковому вжитку позначають як *огар рудий* (*Tadorna ferruginea*) (Фесенко 2013 в, 2018). Вид чапель під назвою *чепура велика* донедавна належав до роду Чепура (*Egretta*) і мав латинську назву *Egretta alba* (Шарлемань 1927; Фесенко 2018), але наразі його включено до роду Чапля (*Ardea*) (IOC World Bird List 2021). Хоча латинську назву виду змінили, в українській нічого змінювати не потрібно. Нині вид слід представляти як *чепура велика* (*Ardea alba*). Як означення *чапля*, так і *чепура* є характерними для родини Чаплевих (Ardeidae), тож види з відповідними назвами таксономічно споріднені.

У випадках переведення виду до іншого роду кількість його синонімів у латині збільшується, тоді як в українській не виникає їх надлишку. Жива мова може не тільки мати значні синонімічні ряди назв, але й уникати їхнього збільшення завдяки існуючим у ній логічним зв'язкам.

Потреба змін у деяких назвах з такими іменниками, які є маркерними в таксономічних родинях, до яких відповідні види не належать

Утім є кілька випадків, коли в певних назвах видів фауни України заміна іменника таки є необхідною. Зокрема, це стосується назви *рудохвоста кропив'янка*, котру вперше було вжито для позначення рідкісного залітного виду (Шидловський 1993). Іменник, що у ній, слугує назвою типового роду Кропив'янка (*Sylvia*), і він є маркером, означальним для всієї родини Кропив'янкових (*Sylviidae*). Згодом виявилось, що цей вид належить до родини Мухоловкових (*Muscicapidae*), тож наведена назва виду вносила плутанину у розуміння його таксономічної належності. У назві змінили іменник, і вид ни-

ні відомий як соловейко рудохвостий (*Cercotrichas galactotes*) (Фесенко & Бокотей 2000, 2002 *a–б*, 2007). Зміна у назві відбулася безболісно, оскільки перший варіант ще не встиг закріпитися в користуванні орнітологів.

Схожі зміни мають відбутися ще у п'яти назвах, хоча до їхнього вживання науковці й звикли. Так, назва *в'юрок сніговий* не є правильною тому, що представленим у ній іменником позначають типовий рід В'юрок (*Fringilla*), тобто він є маркером родини В'юркових (*Fringillidae*), а вид, позначений нею, належить до родини Горобцевих (*Passeridae*). Отже, його варто наводити як горобець сніговий (*Montifringilla nivalis*), і цей варіант вже пропонували раніше (Маркевич & Татарко 1983). Некоректними є й назви *синиця довгохвоста* та *синиця вусата*, оскільки відповідні види не є власне синицями, а рід Синиця (*Parus*) є типовим, маркерним саме у родині Синицевих (*Paridae*). Стосовно першої назви вже вживали заміник *ополовник* (Марисова & Талпош 1984), тому в цьому випадку вид доречно представляти як ополовник звичайний (*Aegithalos caudatus*), що належить до типового роду Ополовник (*Aegithalos*) родини Ополовникових (*Aegithalidae*) (Фесенко 2018). Крім того, так можна відійти від іншої назви цієї родини — *довгохвостосиницеві*, котра утворена на основі старих назв виду і роду за принципом типіфікації, який застосовують як у латинській, так і українській номенклатурах птахів. Наведену другу двослівну назву доведеться також модифікувати не лише через помилковість вживання у ній слова *синиця* щодо пов'язаного з нею виду, але й тому, що цей вид визнано єдиним представником окремої родини, для якої за згаданим принципом типіфікації слід утворити прийнятну назву. Тож зазначений вид можна наводити як вусатка (*Panurus biarmicus*), що входить до моновидового роду Вусатка (*Panurus*) родини Вусаткових (*Panuridae*). Назву *вусатка* стосовно цього виду нерідко вживають у простомові фахівці.

Якщо раніше ряд Папугоподібних (*Psittaciformes*) мав у своєму складі дві родини, то нині виокремили й таку, до якої включено вид, що траплявся в природному довіллі України і отримав назву *папуга Крамера*. Він належить до роду *Psittacula*, що відомий під українською назвою *афро-азійський папуга* і є типовим родом нової родини. Прикметник, утворений за принципом типіфікації від цієї складної назви для означення родини, є надто громіздким і незвичним, тому простіше змінити назву роду і разом з тим дещо видозмінити іменник у назві виду. Неологізм *папужець* може стати таким заміником, оскільки дуже схожий на звичне слово *папуга*. У разі такої заміни вид можна подавати як папужець Крамера (*Psittacula krameri*) з роду Папужець (*Psittacula*) родини Папужцевих (*Psittaculidae*).

Корегування потребує і назва *очеретянка середземноморська*. У ранішому виданні для роду, до якого належить відповідний вид, вжито означення *широкохвістка* (Фесенко 2018). Нині цей рід є типовим у вперше виділеній родині. Водночас визнано окремою родиною Очеретянкові (*Acrocephalidae*), у якій саме слово *очеретянка* є маркерним. Тож згаданий вид варто наводити як широкохвістка середземноморська (*Cettia cetti*), який належить до роду Широкохвістка (*Cettia*) родини Широкохвісткових (*Cettiidae*).

Потреба заміни іменника або двослівних назв на іменник в українських означеннях видів може виникати лише в дуже обмеженій кількості випадків.

Складні іменники як спеціальні зоологічні терміни

Українська номенклатура птахів вирізняється такою своєрідністю, якої немає в латинській: при поєднанні дефісом у спеціальний орнітологічний термін двох назв-іменників, котрими позначають певні групи таксономічно дуже віддалених птахів, виникає назва третьої групи або іншого окремого виду, зокрема *кулик-сорока*, *сичик-горобець*, *дрізд-омелюх*, *вівсянка-ремез*. Усіма цими назвами спочатку позначили певні види вітчизняної фауни, та перші дві з них згодом стали не тільки видовими, а й родовими означеннями: рід Кулик-сорока (*Haematopus*) та рід Сичик-горобець (*Glaucidium*) (Воїнственський & Кістяківський 1952, 1962).

Щойно наведені назви є прикладковими іменниками, вживання дефісу в яких визначено правилами, наведеними у одному з останніх видань «Український правопис» (2012). Одне з них вказує: «якщо прикладкою виступає видова назва, то дефіс між означуваним іменником не ставлять», а інше: «якщо приклада входить до складу терміна, вона втрачає атрибутивне значення, перетворюючи словосполучення на складний іменник...». Власне, атрибутивність прикладки — це її функція означення першого іменника.

Як приклад втрати цієї функції і відповідності другому правилу в правописі наведено, зокрема, назву *заєць-русак*. Справді, ця назва є зоологічним терміном і стосується лише одного виду звірів, але при цьому, на нашу думку, друге слово в ній не втратило атрибутивної функції, оскільки назву можна легко перетворити на словосполучення з означенням у формі прикметника — *заєць русий*, тобто зі світло-світло-бурым забарвленням хутра, що є реальною характеристикою виду. Прикладами, що дійсно відповідають другому правилу, але яких немає у згаданому виданні правопису, можуть бути словосполучення *жар-птиця*, або *жар-птах*, оскільки з ними не вдасться вчинити так, як із попереднім прикладом. У цих словах саме перший іменник можна сприйняти як означення другого: *птах*, або *птиця*, *пiр'я яких сяє, наче жар*. З одного із наведених словосполучень легко утворити неологізм *жаропта́х*. Подібно сформовано однослівну назву *дивопта́х* зі слів *дивовижний птах* як синоніму до *райський птах*, аби уникнути складностей з утворенням назви для цілої групи птахів — родина Дивопахові (*Paradisaeidae*) (Фесенко 2018). Наведені приклади свідчать про, ймовірно, доволі умовний характер регламентації вживання дефіса у словосполученнях із двох іменників.

Першому наведеному правилу правопису відповідають такі назви, як *орел беркут*, *сокіл балабан*, *журавель антигона*, *дрізд чикотень* тощо. Коли б їх писали з дефісом в якості спеціальних зоологічних термінів, то великої помилки не було б. Навпаки, ці словосполучення містили б додаткову інформацію, оскільки у пересічного користувача назви *орел*, *сокіл*, *журавель* і *дрізд* однозначно пов'язані з визначенням *птах*. Утім позаяк друга частина в кожній із цих назв є видоспецифічною, то на практиці вживають тільки її, без

родового слова. Функціонування живої мови значною мірою саме цим відрізняється від суто книжної латини.

Деякі дослідники в минулому все ж надавали перевагу в ролі основних саме тим назвам видів, що їх було складено з двох непеєднаних дефісом іменників, хоча на той час другий іменник у цих назвах був видоспецифічним, а перший — назвою роду, наприклад: *в'юрок зяблик, качка свищ, орел могильник* тощо (Маркевич & Татарко 1983). Нині також інколи пропонують до вжитку цю форму назв, мотивуючи її використання укладанням електронних баз даних видорізнаніття, у яких інформацію подають за таксономічними рангами, тож заповнювати слід усі «віконця» (Загороднюк & Харчук 2017). Однак через таку форму видових назв національне називництво надто формалізувалося б, його жива основа була би знекровленою, і воно широким кроком наблизилося б до неживої латини, оскільки видоспецифічні однослівні назви в україномовних наукових працях наводять за традицією живої мови без назви роду. Для формування електронних баз даних кожен дослідник сам може формалізувати необхідний йому склад назв, але не наполягати на такому підході для повсякденної практики усіх.

На тлі можливого вживання видоспецифічних однослівних назв птахів у формі двох сполучених дефсом іменників, варто звернути увагу на значно більшу кількість випадків, коли для утворення назви виду використовують лексику, вживану ширше, ніж для суто зоологічних потреб, зокрема означення *велетен, довгоніг, карлик, крихітка, малюк, пігмей, чубань* тощо.

Наприклад, в українському називництві птахів є рід *Фазан-вухань* (*Crossoptilon*) з трьома видами, в назвах яких використано також термін *фазан-вухань* (Фесенко 2013 а). Водночас у зоологічних працях трапляється і проста назва *вухань*, якою позначають рід *Plecotus*, що належить до рукокрилих (Загороднюк & Харчук 2017). Якщо наведена назва птахів є самодостатньою як для спеціаліста, так і пересічного користувача, поза як лексема *фазан* недвозначно вказує на птаха, то у другому випадку такої достатності немає. Можна здогадатися, що однослівне *вухань* є перекладом російської назви *ушан*, тож стосується кажанів. Якби було використано термін *кажан-вухань*, то україномовний читач одразу зрозумів би, про яку тварину йдеться.

Використання прикладкових іменників як спеціальних термінів для означення родів, а слідом і видів птахів виявилось доволі продуктивним способом урізнанітнення національного природничого називництва (Фесенко 2013 б). Зокрема, в українських назвах птахів неодноразово вжито прикладку *крихітка*: рід Колібри-крихітка (*Polihierax*), рід Сокіл-крихітка (*Selasphorus*), рід Нільтава-крихітка (*Muscicapella*), нотура-крихітка (*Nothura minor*), погонич-крихітка (*Pozzana pusilla*), вівсанка-крихітка (*Enberiza pusilla*). Тож означення *крихітка*, як і *вухань*, не може бути використано без означеного іменника, і писати їх слід саме через дефіс, тому що у цих випадках в парі вони складають зоологічні терміни. Образно кажучи, серед тварин крихіток багато, тому у таких і назви відповідні, та й вуханів може виявитися немало.

Не обминемо увагою те, що поміж назв птахів є деякі, котрі взято з лексики, вживаної значно ширше, ніж зоологічна термінологія, зокрема рід Косар (*Platalea*) і рід Чоботар (*Recurvirostra*) з видами, що належать до них і в назва яких вжито ці іменники. Означення *косар* та *чоботар* принаймні стосовно птахів використано виключно для цих родів і утворення назв їхніх видів, тому донині вони залишаються специфічними як родові означення, а у поєднанні з певними прикметниками і видоспецифічними. Утім зважмо, що, наприклад, для ткачикових птахів дуже властивим є майстерно мостити гнізда, дзьобом, наче чоботарським шилом, сплїтати будматеріал в єдине ціле. Тож цілком ймовірно, що якийсь новий виявлений вид ткачиків через це назвуть також чоботарем і утворять нову орнітологічну назву-термін *ткачик-чоботар*. У такому разі, можливо, одну із раніше вказаних назв доведеться перетворити на складний іменник *кулик-чоботар*.

Назви-патроніми

Патронімі назви — це назви, що містять ім'я або прізвище якоїсь особи, тобто утворені для її вшанування, наприклад вид птахів дрізд Наумана (*Turdus naumanni*). Найчастіше патроніму функцію надають прикметнику, другому слову в латинській назві. Трапляються і назви родів тварин, що їх укладено на основі власного імені людини. У переліку вітчизняної фауни птахів є лише чотири видові назви-патроніми, і стосуються вони рідкісних залітних видів. В укладеній українській номенклатурі птахів світу таких назв не більше тридцяти. Найбільше їх у ряді Буревісничкоподібних (*Procellariiformes*) через те, що значна частина його видів є морськими або океанічними птахами, які зовні відрізняються дуже незначними деталями забарвлення, подібні за розмірами і поширені в одних і тих самих регіонах світового океану. Деякі інші з цих назв вже усталилися в колі аматорів або й професійних орнітологів. Зазвичай в українських патронімічних назвах вказано прізвища тих дослідників, що й у відповідних латинських означення видів або підвидів.

Зрештою слід визнати, що окрім антропоцентричності патроніми не містять додаткової інформації про позначений ними вид птахів. Обираючи національну назву для виду тварин, на нашу думку, патронімів варто уникати, тобто утворені видові означення мають бути характеристичними. У них доцільно зробити наголос на котрійсь із характерних особливостей власне певного виду — регіоні або біотопі поширення, рисах зовнішнього вигляду, особливостях поведінки тощо. Важливо, щоб українська двослівна назва виду давала дослідникам уявлення про природний характер його відмінності від інших, споріднених з ним видів.

Висновки

Незважаючи на те, що латинську природничу номенклатуру нерідко протиставлять українській, вважаючи першу науковою, а другу ненауковою, вони обидві, принаймні стосовно птахів, беруть свій початок з народної природничої термінології. Тож в цьому між ними немає жодної різниці.

Для обох номенклатурних систем притаманні спільні риси, зокрема головний із принципів їх укладання — специфічність назв, тобто таких означень, які виступають у ролі власного імені кожного таксона, і стосовно видів вони є видоспецифічними. Спільним є й принцип пріоритетності першої використаної назви виду: у латині тієї, що наведено в його першоописі, і стосується він прикметникової частини назви-біномену, поза як іменник в певних випадках може бути змінено; в українському називниці тих назв, що їх вперше залучили до наукового вжитку, але акцент незмінності зроблено переважно на іменниковій частині назви виду, хоча в цілому цей принцип в національній номенклатурі не настільки непохитний, як в латині. Однаково важливими для обох називничих систем є принцип типіфікації, за яким назви вищих таксонів утворюють від назви типового роду, що входить до них, а також принцип уніфікації, а саме дотримання однакової форми назв таксонів одного рівня. Перший із цих принципів може, зокрема, зумовлювати в українській номенклатурі заміну у назвах видів тих іменників, які є маркерними — назвами типових родів інших родин, а не тих, до яких ці види належать.

Найголовніша відмінність між латинською і українською номенклатурами виражається в тому, що в другій поряд із двослівними назвами видів чинними є й однослівні видоспецифічні назви, які характерні для живої мови. Уникати їх не варто хоча б з тієї причини, що їх можна використати для утворення нових, вже двослівних назв у разі розділення відповідного виду на кілька окремих видів. Відмінністю українського називництва птахів, порівняно з латинським, також є певна автономність видової назви, оскільки її не змінюють у випадку включення виду до іншого роду тієї самої родини.

Особливою формою назв, якими позначено як види, так і роди в українському називництві птахів, є двоскладові, або прикладкові іменники. Власне, вони виконують функцію однослівної іменникової назви і є спеціальними зоологічними термінами, що передбачає подавання їх на письмі через дефіс.

Кількість патронімних назв видів у національному називництві навряд чи варто збільшувати, оскільки вони не містять інформації про котрусь із особливостей виду. Назви видів мають бути характеристичними.

Література

- Верхратський, И. 1864. *Початки до уложення номенклятури и терминології природописної, народнєї и замітка о волоськїм павуку*. Ч. 1. Львів, 1–18.
- Верхратський, И. 1869 а. *Початки до уложення номенклятури и терминології природописної, народнєї*. Ч. 2. Львів, 1–40.
- Верхратський, И. 1869 б. *Початки до уложення номенклятури и терминології природописної, народнєї*. Ч. 3. Львів, 1–24.
- Верхратський, И. 1872 а. *Початки до уложення номенклятури и терминології природописної, народнєї*. Ч. 4. Львів, 1–24.
- Верхратський, И. 1872 б. *Початки до уложення номенклятури и терминології природописної, народнєї*. Ч. 5. Львів, 1–40.
- Воїтєвєнєський, М. А., О. Б. Кістяківський. 1952. *Визначник птахів УРСР*. [1-ше вид.]. Київ, 1–352.

- Воїтвенський, М. А., О. Б. Кістяківський. 1962. *Визначник птахів УРСР*. 2-ге вид. Київ, 1–372.
- Дворецкий, И. Х. 1976. *Латинско-русский словарь*. Изд. 2-е, переработ. и доп. Москва, 1–1096.
- Загороднюк, І., С. Харчук. 2017. Українська зооніміка та взаємний вплив наукових і вернакулярних назв ссавців. *Вісник Національного науково-природничого музею*, **15**: 37–66.
- Ільчук, В. П. 2020. Про деякі народні назви птахів у Рівненській області. *Troglodytes*, **9–10**: 95.
- Книш, М. П. 2014. Народні назви птахів на Сумщині. *Беркут*, **23** (2): 99–105.
- Кузнецов, Б. А. 1974. *Определитель позвоночных животных фауны СССР. (В 3-х ч.) Пособие для учителей. Ч. 2. Птицы*. Москва, 1–286.
- Куйбіда, В. В. 2017. *Народні природничі назви: монографія*. Видавець ФО-П Гаврищенко В. М., Корсунь-Шевченківський, 1–906.
- Литвинов, В. Д. 1998. *Латинсько-український словник*. Українські пропілеї, Київ, 1–712.
- Марисова, І. В., В. С. Талпош. 1984. *Птахи України*. Вища школа, Київ, 1–184.
- Маркевич, О. П., К. І. Татарко. 1983. *Російсько-українсько-латинський зоологічний словник : Термінологія і номенклатура*. Наукова думка, Київ, 1–410.
- Міжнародний кодекс зоологічної номенклатури. 2003. 4-те вид. Київ, XLIII+175.– Ухвал. Між-нар. союзом біол. наук / пер. з англ. і фр.
- Словарь української мови* / Упорядк. Б. Грінченко. 1907. Т. 1. Київ, 1–494.
- Словарь української мови* / Упорядк. Б. Грінченко. 1908. Т. 2. Київ, 1–574.
- Словарь української мови* / Упорядк. Б. Грінченко. 1909. Т. 3. Київ, 1–506.
- Словник інішомовних слів* / За ред. чл.-кор. АН УРСР О. С. Мельничука. 1975. Київ, 1–776.
- Степанян, Л. С. 2003. *Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий*. ИКЦ Академкнига, Москва, 1–808.
- Український правоспис*. 2012. Наукова думка, Київ, 1–288.
- Фесенко, Г. В. 2013 а. Назви родів у вітчизняному іменуванні птахів світу. Негоробині. Частина 1. *Вісник Національного науково-природничого музею НАН України*, **13**: 63–86.
- Фесенко, Г. В. 2013 б. Перспективи вжитку прикладкових іменників в означенні родів птахів світу (на прикладі родини Колібрівих (Trochilidae). *Бранта : Збірник наукових праць Азово-Чорноморської орнітологічної станції*, **16**: 26–48.
- Фесенко, Г. В. 2013 в. Поміркувана біноменізація українських назв птахів для називництва фауни світу. *Troglodytes*, **4**: 46–59.
- Фесенко, Г. В. 2018. *Вітчизняна номенклатура птахів світу*. Видавець ФО-П Чернявський Д. О. (Діонат), Кривий Ріг, 1–580.
- Фесенко, Г. В., А. А. Бокотей. 2000. *Анотований список українських наукових назв птахів фауни України*. [1-ше вид.]. Київ; Львів, 1–44.
- Фесенко, Г. В., А. А. Бокотей. 2002 а. *Анотований список українських наукових назв птахів фауни України*. 2-ге вид. Київ; Львів, 1–44.
- Фесенко, Г. В., А. А. Бокотей. 2002 б. *Птахи фауни України: польовий визначник*. Новий друк, Київ, 1–416.
- Фесенко, Г. В., А. А. Бокотей. 2007. *Анотований список українських наукових назв птахів фауни України (з характеристикою статусу видів)*. 3-тє вид. Київ; Львів, 1–112.
- Флинт, В. Е., Р. Л. Бёме, Ю. В. Костин, А. А. Кузнецов. 1968. *Птицы СССР*. Москва, 1–640.
- Шарлемань, М. 1927. *Словник зоологічної номенклатури: Назви птахів: Проект. Ч. 1*. Держ. видавництво України, Київ, 1–63.
- Шарлемань, М. В. 1938. *Птахи УРСР*. Видавництво АН УРСР, Київ, 1–266.
- Шидловський, І. В. 1993. Перше спостереження рудохвості кропив'янки на Україні. *Беркут*, **2**: 53.
- Яната, О. 1928. За яким принципом треба укладати українську природничу номенклатуру. *Вісник ІУНМ*, 21–24.
- Grishchenko, V. 2004. Checklist of the Birds of Ukraine. *Беркут*, **13** (2): 142–154.
- IOC World Bird List. www.worldbirdnames.org — 05.02.2021.
- Mullarney, R., L. Swensson, D. Zetterstrom, P. J. Grant. 2001. *Bird Guide. The Most Complete Field Guide to the Birds of Britain and Europe*. London, 1–400.

ФЕСЕНКО, Г. В. Значення уявлення про вид у формуванні вітчизняного зоологічного називництва. — У статті продемонстровано, що латинська й українська номенклатури птахів світу засновані на народних назвах, властивих живій мові. В обох називничих системах головним принципом їх укладання є специфічність назви кожного таксона, зокрема видоспецифічність назв, якими позначають види птахів. Обидві системи ґрунтуються також на принципах типіфікації й уніфікації назв кожного таксономічного рівня. В них діє й принцип пріоритетності назв, вжитих вперше стосовно видів у наукових працях, але з деякими особливостями в кожній з цих називничих систем, що зумовлює певні відмінності між ними. Наведено приклади обрання деяких українських назв видів. На відміну від латини в українській номенклатурі використовують не тільки двослівні назви птахів, але й однослівні. Крім того, українські назви видів мають певну автономність порівняно з латинськими, оскільки їх не змінюють у випадку переведення виду в інший рід. Значну увагу приділено й використанню складних іменників, властивих українській номенклатурі птахів, та зроблено висновок, що оскільки вони виконують функцію спеціального терміна, то два іменника кожної пари слід писати через дефіс. Зроблено пояснення щодо кількох видів з двослівними українськими назвами, іменники в яких варто змінити, тому що вони є маркерними для інших родин птахів, а не тих, до яких ці види належать. Висловлено думку, що у вітчизняній номенклатурі патронімні назви не є доцільними, поза як вони не містять інформації про види, означені ними. Варто обирати характеристичні назви, тобто ті, в яких вказано на певну особливість птаха.

Колекції типів рослин та грибів в Україні: реалії та перспективи

Наталія Шиян

*Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України (Київ)
e-mail: herbarium_kw@ukr.net; orcid: 0000-0001-8144-5623*

SHIYAN, N. M. Type collections of plants and fungi in Ukraine: realities and prospects. — For the stability of the nomenclature of biological organisms an important condition is the presence and preservation of type specimens of the described taxa. The type specimens of plants and fungi typically are accumulated and stored in herbaria of specialized scientific institutions (e.g. botanical gardens and universities) or natural history museums. In Ukraine, there are nearly 80 herbaria of various volumes of collections but only 22 of them have type materials of taxa of different ranks, which were described from the territory of Ukraine and the world. The article includes a quantitative assessment of type materials of Ukrainian herbaria and emphasizes their role in regional and global biodiversity surveys. On the basis of own research of the Ukrainian herbarium fund, the estimation of preservation conditions of type specimens of plants and fungi and their collections in Ukraine is given, and the prospects of functioning of these collections are considered.

Вступ

Згідно з останнім звітом Index Herbariorum (ІН), у світі нараховується 3 324 зареєстрованих гербаріїв із загальним фондом у 392 353 689 зразків (Thiers 2019). Всі ці колекції є основним достовірним науковим джерелом інформації про флору окремих територій та світу. Гербарні матеріали широко використовуються в систематиці рослин та грибів, зокрема із залученням молекулярних методів для встановлення філогенетичних зв'язків між видами та окремими групами організмів, а також є основою для дослідження екологічних змін і збереження фіто- та мікорізноманіття. Гербарні колекції кожної країни є унікальними науковими збірками, але не завжди доступними для широких досліджень. Так, натеper із 79 українських гербаріїв лише 27 колекцій зареєстровані на сайті ІН. Тож в умовах сучасної глобалізації важливим завданням є кількісна та якісна оцінка гербарного фонду окремих країн, і в першу чергу тих, які не мають достатньої кількості інтернет-ресурсів або інформація у таких базах як ІН про гербарії окремої країни є не повною.

Одним із важливих показників в оцінці наукової значущості тієї чи іншої гербарної колекції є наявність історичних матеріалів та типових зразків. Саме типи таксонів різного рангу, які є невід'ємною умовою стабільності ботанічної номенклатури, останніми десятиріччями потрапили у фокус систематиків через низку змін і вдосконалень Міжнародного кодексу номенклатури водоростей, грибів та рослин (*International Code of Nomenclature for algae, fungi,*

and plants) (Turland *et al.* 2017). Це відобразилося у збільшенні частки наукових робіт, що стосуються типіфікації таксонів, в основі якої лежить опрацювання гербарних колекцій з метою пошуку та категоризації типових матеріалів у їх фондах.

В Україні цей напрям досліджень набув підйому з 1997 року, коли науковцями Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного розпочато критичну ревізію номенклатури судинних рослин флори країни. У рамках цієї роботи здійснено типіфікацію багатьох таксонів, описаних з території України, у відповідності до новітніх вимог Міжнародного кодексу номенклатури водоростей, грибів та рослин (Turland *et al.* 2017). У результаті вітчизняними науковцями опрацьовано низку українських (CHER, CWU, DNZ, DSU, KHER, KW, KWHA, LW, LWKS, LWS, MSUD, SIMF, UU, YALT, ін.) та зарубіжних (BP, K, KRA, KRAM, KTU, LE, MO, MW, PR, WA, WRSL, ін.) гербарних колекцій, віднайдено та категоризовано тисячі автентичних зразків, що відобразилося на сторінках понад 200 наукових публікацій. Серед них роботи присвячені як родинам (Крицька *et al.* 2000; Федорончук *et al.* 2004; Шиян *et al.* 2010; Шиян 2013, та ін.), так і окремим родам і видам (Шиян 2017; Антоненко & Шиян 2018; Olshanski *et al.* 2016; Mosyakin *et al.* 2019 та ін.).

У результаті поглибленого дослідження фондів у Гербаріях почали формуватися спеціалізовані колекції типів, що сприяло кращому збереженню цінних зразків та їх інвентаризації, а також прискорило доступ до них. Наприклад, якщо на 1970 р. в Національному гербарії України (KW) — Гербарії Інституту ботаніки НАН України було відомо 516 типових зразків (Барбарич *et al.* 1970), на 2002 р. їхня кількість становила 1 500 (Крицька *et al.* 2002), на 2011 р. — 3 565 (Шиян 2011), то на тепер їх налічується понад 8 000. Причому щороку ця кількість зростає по мірі вивчення фондів KW.

Отже, оскільки типові матеріали є важливою складовою гербарних зібрань, що визначають їх наукову цінність, то їх облік, встановлення кількісного і систематичного складу, умов зберігання та умов доступу до них, є актуальним з огляду на оцінку наукового потенціалу вітчизняного гербарного фонду, перспектив співпраці Гербаріїв з іншими установами та спеціалістами як в Україні, так і за її межами, а також визначення можливих напрямків розвитку колекцій.

Матеріали та методи

В основу роботи покладено дослідження фондів 79 українських Гербаріїв (CHER, CSAU, CWU, KW, LW, LWS, LWKS, MSUD, PHEO, SOF, UU, YALT та ін.) та 6 колекцій, що формуються. Крім цього враховані вивчення фондів та менеджмент 10 закордонних колекцій (CAI, IRK, IRKU, KRA, KRAM, LE, MA, MO, MW, WA), які здійснено впродовж 2001 по 2020 рр.

Ряд статистичних даних наведено за відкритими інтернет-ресурсами: JSTOR (<https://plants.jstor.org/>), Index Herbariorum (<https://bit.ly/3n6zoMJ>), Гербарії України (<http://herbarium.org.ua/>), Virtual Herbaria (<https://bit.ly/3eGcgG>), Mycobank (<https://bit.ly/3eGq8w0>), ін.

Таблиця 1. Типові матеріалу в гербарних колекціях України*

№	Назва	Рік за- снування	Акро- нім	Кількість ти- пових зразків
1.	Національний гербарій України (KW) — Гербарій Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України	1921	KW	8093
2.	Гербарій Львівського національного університету імені Івана Франка	1783	LW	2000
3.	Гербарій Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна (incl. CWB, CWU(Мус))	1825	CWU	204
4.	Гербарій Державного природознавчого музею НАН України у Львові	1832	LWS	193
5.	Гербарій макрофітів Світового океану Інституту біології південних морів ім. О. О. Ковалевського НАН України	1891	SIBS	100
6.	Гербарій Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича	1877	CHER	80
7.	Гербарій Херсонського державного університету	1945	KHER	69
8.	Гербарій Донецького ботанічного саду НАН України	1964	DNZ	62
9.	Гербарій Інституту екології Карпат НАН України	2004	LWKS	64
10.	Гербарій Дослідної станції лікарських рослин Інституту агроєкології і економіки природокористування НААН України	1946	LBE	30
11.	Гербарій Нікітського ботанічного саду — Національного наукового центру	1914	YALT	28
12.	Гербарій Уманського національного університету садівництва	1844	UM	24
13.	Гербарій Херсонського обласного краєзнавчого музею	1897	KHEM	13
14.	Гербарій Ботанічного саду імені академіка О.В. Фомина Київського національного університету імені Тараса Шевченка	2007	KWHU	9
15.	Гербарій Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара	1918	DSU	9
16.	Гербарій Одеського національного університету імені І. І. Мечникова	1865	MSUD	9
17.	Гербарій Національного ботанічного саду ім. М. М. Гришка НАН України	1948	KWHA	5
18.	Гербарій Криворізького ботанічного саду НАН України	1985	KRW	3
19.	Гербарій Ужгородського національного університету	1947	UU	3
20.	Гербарій Південного філіалу Національного університету біоресурсів і природокористування України «Кримський агротехнологічний університет»	1974	CSAU	2
21.	Гербарій Чорноморського біосферного заповідника НАН України	1947	GP	1
22.	Науковий гербарій державного дендрологічного парку «Олександрія» НАН України	1946	BCK	1
Всього				11002

* Назви гербарних колекцій окупованих територій наведені на момент 2014 р.; типові зразки DNZ та YALT тепер тимчасово зберігаються в колекції KW.

Для опрацювання інформації застосовувався комплекс методів гербарної справи та статистики. Акроніми гербарних колекцій наведені за Index Herbariorum (<https://bit.ly/32r623N>) та «Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum» (Шиян 2011).

Результати та обговорення

Гербарний фонд України на сьогодні складається з 79 функціонуючих колекцій та низки довідкових зібрань зразків при природничих відділах музеїв, навчальних установ, заповідників тощо. За нашими оцінками всі вони разом володіють майже 5 000 000 зразків флори України та світу і фіксують період ботанічних досліджень починаючи з XVIII ст. до тепер. Згадані колекції сформувалися у різний час, в залежності від мети та завдань, що стояли перед ними. Тому типи новоописаних видів накопичувались не рівномірно, а у першу чергу в гербаріях при наукових центрах (університетах, науково-дослідних інститутах, ботанічних садах), природничих музеях або в приватних колекціях дослідників. Будучи по суті державними колекціями, існуючі Гербарії з часом поглинули приватні колекції, які тепер в Україні відсутні.

Дослідження гербарного фонду України показало, що нині типові зразки зберігаються в 22 Гербаріях України (серед них і в колекціях окупованих територій: CSAU, DNZ, SIBS, YALT) (табл. 1). Зважаючи на оприлюднені в літературі дані про типові зразки, які зберігаються в колекціях, можна стверджувати що гербарний фонд країни володіє 11 002 автентичними зразками різних категорій.

Згадані гербарії сформувалися при наукових центрах, де концентрувалися матеріали досліджень флори України та світу багатьох поколінь ботаніків і природознавців. Натепер переважна більшість цих колекцій підпорядковані класичним університетам МОН (10) та науково-дослідним установам НАН України (9). На відміну від країн Європи в Україні лише дві колекції з наявними типовими матеріалами входять до складу природничих музеїв. Найбільша кількість типів різних таксонів сконцентрована у двох гербарних зібраннях — Національному гербарії України (KW) та Гербарії Львівського національного університету імені Івана Франка (LW) (табл. 1). Це пов'язано з тим, що обидва гербарії належать провідним науковим установам країни, де зібрані унікальні польові матеріали вітчизняних спеціалістів, історичні збірки зразків, гербарії, отримані з різних ботанічних установ за обміном.

Національний гербарій України (KW) лише за сто років свого функціонування сформував фонди у понад 2 263 000 одиниць зберігання. П'ята частина цих матеріалів (близько 310 000 зразків) — це 13 історичних колекцій XVIII–XX ст., насичених типами видів, описаних з різних куточків світу. Найвідомішими з цих зібрань є гербарії М. Турчанінова (150 000 зразків), В. Бессера (60 000 зразків), В. Черняєва (37 000 зразків), І. Шмальгауцена (21 827 зразків), П. Роговича (12 260 зразків) та Ж. Е. Жілібера (7 627 зразків). Формування колекції KW розпочалося в 1921 р. при Ботанічному кабінеті ВУАН, шляхом накопичення зборів працівників установи, обміну та дарунків.

Коли ж в 1931 р., у результаті відповідних реорганізацій, на основі згаданої установи був створений Інститут ботаніки АН УРСР, розпочалось активне формування його науково-технічної бази. З цією метою упродовж наступних років, окрім іншого, держава сприяла передачі низки університетських та музейних гербарних колекцій Києва та Харкова до КВ. Остаточоно цей процес був завершений в повоєнний час (до 1950 р.).

Перші відомості про наявні у фондах Гербарію КВ 516 типових зразків різних категорій, виокремлених у спеціалізовану колекцію, оприлюднено 1970 р. (Барбарич 1970). Це були типи видів, які описали науковці Інституту ботаніки (М. Клоков, М. Котов, Ю. Клеопов, М. Попов, Є. Бордзиловський, О. Вісюліна, Д. Доброчасва, Б. Заверуха, ін.), та відомі на той час автентики, вилучені з історичних гербаріїв (наприклад, *Sorbus pikoviensis* Besser (lectotypus), *Aster amelloides* Besser (lectotypus), *Rhodiola gelida* Schrenk (syntypus), ін.) (Драпайло *et al.* 2003). Всі вони склали основу нинішньої «Колекції типів судинних рослин КВ», яка нині налічує 3 011 зразків різних категорій (holo-, iso-, lecto-, syn-, para-, neotypi, ін.). Серед них, *Gagea artemczukii* A. Krasnova (holotypus), *Gypsophila stepposa* Klovov (lectotypus), *Herniaria kotovii* Klovov (neotypus), *Thymus muscosus* Zaverucha (holo- та paratypi), ін.

Другою спеціалізованою колекцією типових матеріалів у КВ є «Колекції типів гербарію М. Турчанинова». Її основу склали типи видів описані власне М. Турчаниновим, виявлені під час першого масштабного опрацювання колекції наприкінці 1970-х років (М'якушко *et al.* 1979). У подальшому до цієї збірки долучилися сотні віднайдених у гербарії М. Турчанинова типів інших дослідників (G. Bentham, P. E. Boissier, L. K. A. Chamisso, J. Drummond, C. F. Ecklon, N. Funck, H. G. Galeotti, W. J. Hooker, J. D. Hooker, G. S. Karelin, I. P. Kirilov, C. G. T. Kotschy, C. F. Ledebour, C. A. Meyer, T. Nuttall, J. A. Schultes, N. Wallich, K. L. P. Zeyher, H. Zollinger, ін.), виявлених при опрацюванні матеріалів колекції вітчизняними та зарубіжними спеціалістами.

Поза межами цих двох спеціалізованих зібрань в КВ багато автентичних зразків зберігаються в інших історичних зібраннях, а також у бріологічному, ліхенологічному, мікологічному гербаріях і альготеці. За приблизними підрахунками на тепер оприлюднено відомості про 8 093 типові зразки Гербарію КВ. Переважна більшість цих матеріалів є зразками судинних рослин. Дослідження історичних зібрань КВ останніх років демонструють, що при поглибленому опрацюванню фондів кількість типів може збільшитися тут принаймні удвічі.

Гербарій Львівського національного університету імені Івана Франка (ЛВ) — найстаріша гербарна колекція України, яка бере свій відлік з 1783 р. Особливістю її формування є те, що основу фонду склали приватні колекції професорів університету B. S. Schivereck, E. Whitman A. Zawadzki, до яких з часом долучалися збірки зразків інших колекторів, а також подаровані приватні гербарії. Незважаючи на втрати Гербарію ЛВ через пожежу 1848 р., на тепер серед матеріалів фонду в майже 302 000 зразків зберігається 20 історичних зібрань XIX–XX ст. Серед них меморіальні гербарії, наприклад, колек-

ція судинних рослин Карпат P. J. F. Shur (8 000 зразків), колекція мохів Південної Африки A. Rehman (650 зразків), колекція мохів R. Wilczek (1881 зразок), ліхенологічні ексикати G. L. Rabenhorst (800 зразків), мікологічний гербарій H. Sydow (750 зразків), ін. Переважна більшість з 2 000 відомих на сьогодні типів колекції LW знаходяться у межах історичних зібрань. Наприклад, в колекції P. J. F. Shur виявлено 550 типів; в спеціалізованій колекції роду *Hieracium*, зібраній A. Rehman — 184 типи; в мікологічній ексикаті M. Raci-borski «Phycotheca polonica» — 6 типів; ін. (Тасєнкевич *et al.* 2014).

Перші кроки до створення спеціалізованої колекції типів LW зроблені на початку 2000-х років її куратором М. Загультським, який на той час виявив у фондах 47 автентиків 42 видів з 14 родин (Загультський 2001). В останні роки у результаті упорядкування фондів та пошуків опрацювання матеріалів LW, до цієї збірки типів додалися кілька сот зразків різних категорій, серед них: *Achillea carpatica* Blocki ex Dubovik (lecto- та isolectotypi, sp. authent.), *Adonis perramosa* Schur (holotypus), *Cytisus kernerii* Blocki (syntypus), *Galium polonicum* Blocki (syntypus), *Gentiana doerfleri* Ronniger (syntypus), *Anomodon robustus* Rehm. (holotypus), *Leucoloma woodii* Rehm. Et Mac Owan (syntypes), ін. Підкреслимо, що унікальністю композиції колекції типів LW є помітна частка автентичних зразків мохів, лишайників та грибів. Саме увага до історичних колекцій цих груп рослинних організмів в LW дасть можливі виявити нові типові зразки різних категорій.

Інші гербарні колекції країни володіють значно меншою кількістю типів (див. табл. 1). Цьому є кілька причин, і вони не завжди пов'язані з відсутністю кваліфікованого персоналу, чи рівнем наукового опрацювання колекцій. Динаміка фондів Гербаріїв часто демонструє дію непереборних чинників, як то реорганізації установ, стихійні лиха, війни тощо.

Яскравим прикладом цього може слугувати Гербарій Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна (CWU). Створений у 1825 р. при ботанічному кабінеті, він бере початок від приватної колекції в 600 зразків першого завідувача кафедри ботаніки університету проф. Ф. Делявіня. До кінця XIX ст. CWU поповнювався не тільки зборами студентів, викладачів та природознавців того часу, а й унікальними меморіальними зібраннями відомих ботаніків, зокрема, В. Черняєва та М. С. Турчанінова.

Незважаючи на буремні роки початку XX ст. до CWU надходили тисячі зразків місцевої флори, серед них і типи нових таксонів, описаних М. Клоковим, Є. Лавренко, М. Котовим, П. Опперманом, Н. Десятовою-Шостенко, ін. Через низку об'єктивних обставин, як то реорганізації та створення у 1930-х роках нових установ у відповідності до ідеологічних потреб СРСР, перенесення столиці УРСР з Харкова до Києва (1934 р.), переведення у зв'язку з цим спеціалістів-ботаніків з Харкова до нещодавно створеного київського Інституту ботаніки НАН УРСР (див. вище), відбулося переміщення значної частини харківських гербарних колекцій до фондів KW.

Втрата значної частки історичного надбання CWU сталася в роки війни в наслідок спроби вивезення окупантами до Німеччини цінних зібрань в 1943 р.

Віднайдені гербарні матеріали (зокрема, колекція Н. Турчанінова) за рішенням радянської влади були повернуті, але не до Харкова, а до Києва (KW).

У повоєнні роки нові покоління ботаніків університету відновлювали фонд CWU, додавши до наявних матеріалів нові зразки, серед них і типи нових описаних таксонів. Так результатом роботи агроетнологічної школи Ю. Прокудіна стала унікальна історична колекція «Гербарій злаків України та суміжних територій» (CWU).

Колекція типів судинних рослин Гербарію CWU почала своє формування останнім десятиріччям, як результат цілеспрямовано пошуку відповідних матеріалів у фондах колекції, а також завдяки типіфікації таксонів низки систематичних груп вітчизняними та зарубіжними науковцями. Через це на тепер оприлюднено відомості про 204 типових зразки, що зберігаються в CWU. Переважна більшість цих матеріалів (185 зразків) є автентиками судинних рослин, наприклад, низка видів родів *Agropyron* P. Gaertn., *Elytrigia* Desv., *Festuca* L., *Tragopogon* L., *Thymus* L., *Tulipa* L., ін. (Гамуля *et al.* 2011; Гамуля 2016; Начичко *et al.* 2019). Крім того, в CWU типи зберігаються і серед матеріалів ліхенологічної, мікологічної (CWU(Мус)) та альгологічної колекцій (інформація про їхню кількість потребує уточнення).

Наприклад, колекція лишайників містить лектотип *Coniangium krempehuberi* (Körb.) A.Massal., изотипи *Biatora diaphana* Körb., *Buellia occulta* Körb., *Coniangium glaucofusum* Körb., ін., а серед мікологічних зборів зберігаються голотип *Rosellinia akulovii* L.E. Petrini, изотип *Xylaria sibirica* Y.-M. Ju, H. M. Hsieh, Lar. N.Vassiljeva & Akulov, неотип *Sphaeria atrovirens* Alb. & Schwein. var. *visci* Alb. & Schwein., ін. (Yu-Ming *et al.* 2009; Voglmaier *et al.* 2016; Громакова *et al.* 2015). Пошук типів та вивчення фондів зібрань збільшує кількість відомих автентиків CWU щорічно.

Ще одна колекція з потужним потенціалом щодо наявності у фондах типових зразків — Гербарій Державного природознавчого музею НАН України у Львові (LWS). Її фонди мають унікальну композицію історичних і сучасних матеріалів. Це пов'язано з тим, що в основу колекції покладено приватну гербарну збірку відомого зоолога, етнографа, археолога, члена-кореспондента Академії наук у Кракові графа В. Дідушицького.

Маючи помітну частку власне зборів клектора, до неї в різний час увійшли придбані та даровані матеріали відомих ботаніків того часу — F. Herbih, A. Rehman, E. Wołoszczak, J. Borbás, F. Schur, B. Blocki, T. Kotschy, R. Hohenacker, M. Hackel, F. Porcius та ін. Після приєднання Західної України до СРСР, у 1940 р. тодішній “Zielnik Muzeum im. Dzieduszyckich we Lwowie” (LWD), перейшов у підпорядкування АН УРСР, і був злитий із гербарною колекцією розформованого Наукового товариства ім. Тараса Шевченка (Климишин 1997; Шиян 2011). З того часу утворена в такий спосіб колекція змінила акронім на LWS, поступово збільшуючись за рахунок зборів переважно співробітників Музею (М. Бедея, Й. Берка, І. Вайнагія, Я. Іваницького, Г. Козія, В. Коліщука, А. Лазебної, К. Малиновського, М. Попова, В. Хржа-

новського, М. Слободяна, К. Данилюк, О. Кузяріна, Л. Тасенкевич, ін.). Нате-пер колекція типів LWS перебуває у процесі формування.

У результаті інвентаризації фондів LWS у 1987–2010 рр. виявлено і виокремлено в самостійну збірку 193 номенклатурні типи судинних рослин (holotypi — 30, isolectotypi — 2, isoneotypus — 1, isotypi — 136, lectotypus — 1, paratypes — 2, syntypus — 1, sp. authent. — 20) (Климишин *et al.* 2006; Данилюк 2012). В першу чергу це типові матеріали таксонів, описаних В. Błocki, A. Rehman, E. Wołoszczak, F. Herbih, J. Borbás, В. Хржановським, С. Стойком, Л. Тасенкевич, ін., а також автентики виділені в результаті опрацювання родів *Crataegus* L., *Rosa* L., *Aconitum* L., ін. (Лазебна *et al.* 1990; Шиян 2011). Практика показує, що типів у фондах LWS значно більше зазначеної кількості, оскільки поглиблене опрацювання низки родів (*Hieracium*, *Gentiana*, *Rosa*, *Galium*, ін.) продемонструвало наявність невідомих дотепер автентиків. Крім того, при детальному вивченні колекцій мохів та лишайників LWS, без сумніву будуть виявлені нові типові зразки.

Переважає більшість українських гербарних колекцій володіють від кількох до сотні типових зразків. Як правило, більша кількість типів спостерігається в Гербаріях віком понад 100 років, і які зараз є базовими регіональними зібраннями для дослідження флори країни, крупних географічних або адміністративних одиниць тощо.

Типовим прикладом таких колекцій є Гербарій Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича (CHER) та Гербарій Одеського національного університету імені І. І. Мечникова (MSUD). Засновані у другій половині XIX ст., ці університетські Гербарії увібрали цінні історичні збори (наприклад, матеріали В. Błocki, F. Graf, M. Guşuleac, F. Herbih, E. Țora, I. Артемчука, З. Горохової, Ю. Шеляг-Сосонка, ін. в колекції CHER) або приватні зібрання відомих флористів та систематиків (наприклад, гербарії Е. Lindemann, Й. Пачоського, П. Шестерикова в фондах MSUD). Слугуючи основою для таксономічних та флористичних досліджень не одного покоління ботаніків, їхні фонди неодноразово опрацьовувалися спеціалістами, в результаті чого обидві колекції містять типові зразки таксонів, описаних переважно з прилеглих територій, а також ізотипи, що розповсюджувалися у складі ексикат. Саме такими є ізотип *Dianthus pseudoserotinus* Błocki (CHER0200015), лектотип *Gentiana bucovinensis* Herbih (CHER0200010), синтипи *Cerastium schmalhauseni* Pacz. (MSUD01691–MSUD01694), ін., а також ізотипи *Hieracium rauzense* Murr ssp. *ciceuense* Nyár. (CHER0200034), *Juncus filiformis* L. f. *prostratus* Freiberg (CHER0200053), *Rosa dumalis* Bechst. var. *suberiostyla* Prodán (CHER0200042), ін.

У той самий час у Гербаріях, колекції яких формувалися при наукових центрах з середини XX ст., типові зразки нечисельні. Як правило, це матеріали окремих науковців-систематиків, що працювали в тій чи іншій установі; або ізо-, пара-, синтипи, видані в ексикатах; чи типові зразки, отримані в дар та за обміном. Так, завдяки роботі спеціалістів наукової школи під керівництвом вітчизняного бріолога П. Бойка описані десятки нових для науки таксо-

нів мохів, лишайників та ліхенофільних грибів. Типові зразки цих видів, різновидів, форм складають колекцію типів Гербарію Херсонського державного університету (KHER). Серед них — голо- та ізотипи мохів *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils. f. *multigemmiferum* Boiko, *Pseudoleskeella nervosa* (Brid.) Nyh. f. *emarginata* Boik., *Amblystegium riparium* (Hedw.) B., S. et G. f. *bifidivernium* Boiko, ін.; лишайників *Caloplaca geleverae* Khodosovtsev et S. Kondr., *C. wasseri* Khodosovtsev et S. Kondr., *Candelariella boykii* Khodosovtsev et S. Kondr., *Xanthoria ukrainica* S. Kondr., ін. (Бойко *et al.* 2003; Шиян 2011).

Іншим прикладом може слугувати Гербарій Інституту екології Карпат НАН України (LWKS), офіційно створений шляхом злиття кількох зібрань спеціалістів установи лише у 2004 р. Переважна більшість оприлюднених широкому загалу типів LWKS є матеріалами поглибленого таксономічного дослідження роду *Alchemilla* L. (Rosaceae), проведеного Н. Сичак. Тому тут зберігаються ізотипи *A. bucovinensis* Sytschak (LWKS0030022, LWKS-0030034-LWKS0030037), *A. dasycrater* Juz. (LWKS0029978), *A. imberbis* Juz. (LWKS0029982), паратипи *A. hirsutissima* Juz. (LWKS0029984, LWKS-0029985), *A. exuens* Juz. (LWKS0029971), *A. dombaica* Juz. (LWKS0029974), ін. Лише деякі інші систематичні групи вищих рослин представлені типами новоописаних таксонів (напр., голотип *Festuca polovina* Bednarska (LWKS-0030041)) або виданими в ексикатах автентиками *Allium tuvinicum* (N. Friesen) N. Friesen (LWKS0029990, isotypus), *Jurinea brachycephala* Klovov (LWKS-0022126, isotypus) тощо). Окрім цих матеріалів, LWKS володіє типовими зразками мохів (кількість уточнюється), що зберігаються в бріологічній колекції. В першу чергу це типи родів, видів та форм описаних вітчизняним бріологом А. Лазаренком (Шиян 2011; Лобачевська *et al.* 2015).

У той же час Гербарій Чорноморського біосферного заповідника НАН України (GP) та Науковий гербарій державного дендрологічного парку «Олександрія» НАН України (ВСК) володіють одиничними типовими зразками видів, описаних співробітниками цих установ. Так в GP зберігається ізотип *Helichrysum tenderiense* Umanets, описаний О. Уманець з території Чорноморського біосферного заповідника (Уманець 2000), а в фондах ВСК знаходиться ізотип *Sedum borissovae* Balkovsky, описаний Б. Балковським з Кіровоградщини (Балковський 1953).

У практиці гербарної роботи типи є найбільш затребуваною категорією зразків. Поширена раніше практика передачі гербарних матеріалів (серед них і типових) у тимчасове користування для дослідження (herbarium loan) в даний час утруднена внаслідок небезпеки втрати або пошкодження їх при пересиланні, недосконалості митних правил, а також значної вартості пересилки, особливо за кордон. З цієї причини в світі все ширше використовуються комп'ютеризовані бази даних, які дозволяють попередньо ознайомитися зі сканованими копіями гербарних зразків, особливо якщо ці матеріали розміщені в Інтернеті. Це є позитивною практикою щодо самих зразків, оскільки скорочується час їх безпосередньої експлуатації, а отже покращується їх збереження. Значні переваги у швидкому доступі до гербарних даних та їх викори-

стання дають сучасні комп'ютерні технології, зокрема, різноманітні інформаційні бази, створені на основі різноманітних систем управління базами даних (СУБД).

Вибір типу СУБД визначається, серед іншого, її поширеністю серед користувачів, широтою експортно-імпортних можливостей конвертації даних, гнучкістю системи запитів і трансформації даних в легкодоступні для сприйняття форми, а також простим інтерфейсом, інтуїтивно зрозумілим для рядового користувача. Натепер в Україні жодна з гербарних колекцій не має повної бази даних своїх зразків з оцифрованими копіями. Лише частина вітчизняних Гербаріїв мають внутрішні електронні каталоги колекцій або видані паперові каталоги історичних зібрань (наприклад, Хміль *et al.* 2013; Шиян *et al.* 2013; Коваленко *et al.* 2017; ін.).

Практика ведення інвентаризації музейних фондів дала можливість, наприклад, Гербарію LWS створити потужні каталоги колекцій, до яких включені дані типів. За відсутності достатнього фінансування, технічних потужностей, а часто і постійних штатних працівників, жоден з українських Гербаріїв не має відкритих інтернет-баз даних сканованих зразків. Лише завдяки співпраці з іноземними організаціями та закордонній грантовій підтримці починаючи з 2008 р. українські гербарії отримали можливість частково інтегрувати накопичені дані щодо типів та інших цінних зразків до міжнародних баз даних, зокрема JSTOR Plant Science (<http://plants.jstor.org>) та Virtual Herbaria (<https://bit.ly/3n1RzmP>).

Завдяки цьому широкому науковому загалу стали доступні дані та зображення 4 095 зразків із 9 гербарних колекцій України — CHER, CWU, DNZ, KW, LW, LWS, LWKS, MSUD, YALT. Це сприяло залученню матеріалів цих гербаріїв до ширшого кола досліджень як в Україні, так і за її межами. Тож для створення вітчизняних інтернет-платформ, необхідних для оприлюднення даних українських гербарних колекцій, необхідна цілеспрямована підтримка держави, подібно до досвіду інших країн світу (напр., Virtual Herbaria, доступний за адресою <https://bit.ly/2StVOOk>; The Australian Virtual Herbarium, доступний за адресою <https://avh.chah.org.au>; Virtual Herbaria: Botanical Survey of India, доступний за адресою <https://bit.ly/3iGZuqD>).

Висновки

Отже, в Україні з 79 функціонуючих Гербаріїв лише 22 колекції сумарно зберігають 11 002 типових зразки таксонів, описаних з території країни та світу. Натепер з метою покращення умов зберігання типів у більшості згаданих колекцій їх виокремлено з фондів до спеціалізованих збірок з підвищеним рівнем захисту. На жаль, недостатнє фінансування вітчизняних гербаріїв, яке часто виражається в слабкому матеріально-технічному забезпеченні та нечисельному (а часом повністю відсутньому) штаті, призвело до того, що тепер існуючі електронні каталоги колекцій ведуться не регулярно і вони розраховані виключно на внутрішнє використання.

Завдяки міжнародним проектам наразі лише 40 % відомих на сьогодні автентиків з українських гербарних зібрань представлені в Інтернеті.

Оскільки сучасні ботанічні дослідження вимагають швидкого доступу до гербарної інформації, то це завдання можна частково вирішити шляхом ширшої інтеграції в міжнародні бази даних. Для цього колекції України мають спрямувати свою роботу на створення електронних каталогів на основі СУБД, які широко використовуються в роботі міжнародних платформ. Оприлюднення в такий спосіб даних щодо типів та інших фондових матеріалів дадуть можливість не лише отримати необхідні консультації спеціалістів стосовно зразків, але й розширити поле використання колекційних матеріалів у дослідженнях.

Література

- Антоненко, С. І., Н. М. Шиян. 2018. Типіфікація назв таксонів Polygonum L. (Polygonaceae), описаних з території України. *Український ботанічний журнал*, **75**(2): 109–122, + Electronic Supplement, <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.02.109>
- Балковский, Б. Е. 1953. Новый вид рода Sedum L. *Ботанические материалы Гербария Ботанического Института им. В. Л. Комарова АН СССР*, **15**: 85–89.
- Барбарич, А. И. 1970. Гербарна справа на Україні. *Український ботанічний журнал*, **27** (5): 665–667.
- Бойко, М. Ф., І. І. Мойсієнко, О. Є. Ходосовцев, Р. П. Мельник, Н. В. Загороднюк, О. В. Богдан, Н. О. Суботіна. 2003. Гербарій Херсонського державного університету (KHER). *Фальсифейнівськї читання. Збірник наукових праць*. ХДУ, Херсон, 42–49.
- Гамуля, Ю. Г. 2016. Аутентичні матеріали видів роду Tragopogon (Asteraceae) у Гербарії Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна (CWU). *Український ботанічний журнал*, **73** (4): 404–408.
- Гамуля, Ю. Г., Л. В. Гаманец. 2011. Род Festuca L. в гербарії злаков Харківського Університета (CWU). *Каразінські природознавчі студії*. Матеріали міжнародної наукової конференції (1–4 лютого 2011 р., Харків). ХНУ, Харків, 27–30.
- Громакова, А. Б., Ю. Г. Гамуля. 2015. Эксикаты Г. В. Кёрбера «Lichenes Selecti Germanici» в гербарии Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина (CWU). *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна Серія: біологія*, **25**: 43–52.
- Данилюк, К. М. 2012. Гербарію Державного природничого музею НАН України 180 років: сьогодення та перспективи розвитку. *Сучасні аспекти природничої музеології*: Матеріали II міжнародної науково-практичної конференції (11–13 вересня 2012 р., Київ, Канів). Київ, 29–30.
- Драпайло, Н. М., С. І. Антоненко. 2003. Колекція типів судинних рослин гербарію Інституту ботаніки НАН України (KW). *Вісник Луганського педагогічного університету. Біологічні науки*, **11** (67): 111–114.
- Загальський, М. М. 2001. Типові зразки судинних рослин гербарію Львівського національного університету ім. І. Франка (LW). *Науковий вісник Державного природознавчого музею*, **16**: 81–85.
- Зиман, С. М., Н. М. Шиян, О. В. Булах. 2015. Типи таксонів роду Aconitum L. (Ranunculaceae Juss.), описаних з території України *Український ботанічний журнал*, **72** (4): 325–333.
- Ільїнська, А. П. 2003. Типіфікація видів родини Brassicaceae, описаних з території України. *Український ботанічний журнал*, **60** (4): 405–413.
- Климишин, О. С. 1997. Етапи розвитку Природничого музею у Львові. *Наукові записки ДПМ НАН України*, **13**: 114–123.
- Климишин, О. С., О. Т. Кузярін. 2006. Типовий матеріал в гербарії судинних рослин. *В кн.: Наукові колекції Державного природознавчого музею НАН України*. Вип. 2. Львів, 50–61.

- Коваленко, С. Г., О. Ю. Бондаренко, Т. В. Васильєва, В. В. Немерцалов. 2017. *Скарби гербарію ОНУ (MSUD). Гербарна колекція Е. Е. Ліндемана*. Одеса, Освіта України, 1–776.
- Крицька, Л. І., С. Л. Мосякін, М. М. Федорончук, М. В. Шевера, Н. М. Драпайло. 2002. Гербарій судинних рослин. Herbarium of vascular plants. В кн.: Крицька, Л. І., С. Л. Мосякін (ред.). *Гербарій Інституту ботаніки НАН України (KW)*, Київ, 9–30, 90–104.
- Крицька, Л. І., В. В. Протопопова, М. М. Федорончук, М. В. Шевера. 2000. Типіфікація видів судинних рослин, описаних з території України: родини Solanaceae Juss., Scrophulariaceae Juss., Orobanchaceae Vent., Lentibulariaceae Rich., Plantaginaceae Juss. *Український ботанічний журнал*, **57** (6): 689–696.
- Лазебна, А. М., Т. Г. Кулик, О. С. Климишин. 1990. Типи и коти́пы таксонов, описаних В. Г. Хржановським по родам Crataegus и Rosa семейства Rosaceae. В кн.: *Каталог музейних фондів*. Вип. 8. Львів: 50–58.
- Лобачевська, О. В., І. В. Рабик. 2015. Бріологічний гербарій Інституту екології Карпат НАН України. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія*, **25**: 12–15.
- М'якушко, Т. Я., Н. Г. Глаголева, С. К. Мельник. 1979. Гербарна колекція типових зразків нових видів М. С. Турчанінова. *Український ботанічний журнал*, **36** (1): 85–90.
- Начичко, В. О., Ю. Г. Гамуля. 2019. Типові зразки роду Thymus L. (Lamiaceae) в Гербарії Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна (CWU). *Біологічні студії*, **13** (1): 145–160.
- Тассенкевич, Л. О., З. І. Мамчур, Т. С. Хміль, О. О. Жук. 2014. Іменні колекції XIX–XX століть у Гербарії Львівського національного університету імені Івана Франка. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, **65**: 112–120.
- Федорончук, М. М., М. В. Шевера, Л. І. Крицька, Н. М. Шиян, О. М. Царенко. 2004. Види судинних рослин, описані з України: родини Valerianaceae, Dipsacaceae, Arosynaceae, Campanulaceae, Gentianaceae. *Український ботанічний журнал*, **61** (1): 44–54.
- Хміль Т. С., З. І. Мамчур, С. Я. Кондратюк. 2013. *Колекція мохів Антона Ремана з Південної Африки в гербарії Львівського національного університету імені Івана Франка (LW)*. Львів, ЛНУ імені Івана Франка, 1–134.
- Шиян, Н. М. (ред.). 2011. *Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum*. Alterpress, Kyiv, 1–442.
- Шиян Н. Н. 2013. Типовые и автентичные образцы названий таксонов Asteraceae, описанных из России, Республики Молдова и Грузии, хранящиеся в Национальном Гербарии Украины (KW). *Новости систематики высших растений*, **44**: 235–240.
- Шиян Н. М. 2017. Лектотипіфікація низки назв внутрішньовидових таксонів Acer campestre L. (Sapindaceae), описаних О.Г. Радде-Фоміною. *Чорноморський ботанічний журнал*, **13**(1): 25–32. DOI: 10.14255/2308-9628/17.131/2
- Шиян, Н. М., Л. В. Завьялова, О. М. Оптасюк. 2013. *Гербарій Жана Еммануэля Жилибера*. Київ, Альтерпрес, 1–492.
- Шиян, Н. М., С. Л. Мосякін, О. М. Корнієнко, М. М. Федорончук. 2010. Типіфікація таксонів родини Asteraceae флори України: роди Artemisia L., Aster L., Barkhausia Moench., Carduus L., Carlina L. *Український ботанічний журнал*, **67** (4): 504–513.
- Mosyakin S. L., N. M. Shiyan. 2017. The genus Sibbaldianthe (Rosaceae): a nomenclatural overview and new combinations. *Phytotaxa*, **296** (2): 101–117. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.296.2.1>
- Mosyakin, S. L., N. M. Shiyan, I. Hadálová. 2019. Lectotypification of Senecio praealtus var. borysthenicus (Asteraceae). *Candollea*, **74** (2): 217–221. <https://doi.org/10.15553/c2019v742a10>
- Olshanski, I. G., N. M. Shiyan, A. S. Tarieiev. 2016. Typification of the Betula names described from Ukraine. *Укр. ботанічний журнал*, **73** (4): 401–403. <https://doi.org/10.15407/ukrbot73.04.401>
- Thiers, B. M. 2019. The World's Herbaria 2019: A summary report based on data from Index Herbariorum. *Web-site of Index Herbariorum*. URL: <https://bit.ly/2UbZswJ> Accessed on 27.09.2020.
- Turland, N. J., J. H. Wiersema, F. R. Barrie, W. Greuter, D. L. Hawksworth, [et al.]. 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress, Shenzhen, China, July 2017* [Regnum Vegetabile, vol. 159]. Koeltz

- Botanical Books, Glashütten, xxxviii + 1–254. *Web-site of IAPT*. URL: <https://bit.ly/3gAoXAI>
- Voglmayr, H., O. Akulov, W. M. Jaklitsch. 2016. Reassessment of *Allantonectria*, phylogenetic position of *Thyronectroidea*, and *Thyronectria caraganae* sp. nov. *Mycological Progress*, **15** (9): 921–937. <https://doi.org/10.1007/s11557-016-1218-4>
- Yu-Ming, J., H.-M. Hsieh, L. Vasilyeva, A. Akulov. 2009. Three new *Xylaria* species from Russian Far East. *Mycologia*, **101** (4): 548–553. <https://doi.org/10.3852/08-188>

Резюме

Шиян, Н. М. Колекції типів рослин та грибів в Україні: реалії та перспективи. — Для стабільності номенклатури біологічних організмів важливою умовою є наявність та збереженість типових зразків описаних таксонів. У практиці ботанічної науки типи рослин і грибів накопичуються та зберігаються в Гербаріях спеціалізованих наукових установ (включаючи ботанічні сади та університети) та природничих музеїв. В Україні на сьогодні функціонує близько 80 Гербаріїв різного обсягу фондів, причому лише у 22 з них наявні типи таксонів різного рангу, описані як з території України, так і світу. В роботі дана кількісна оцінка обсягу типових зразків у гербарних фондах України, проведено якісний аналіз цих матеріалів та підкреслено їх значення для світової науки. На основі власних досліджень гербарних колекцій дана оцінка стану збереженості типових матеріалів рослин і грибів в українських Гербаріях, розглянуто питання перспектив функціонування колекцій типів у теперішніх реаліях, можливі шляхи поліпшення доступу для спеціалістів до зразків та інтеграції гербарних даних вітчизняних колекцій у світові ботанічні ресурси з метою розширення обігу наукової інформації.

Современная эволюционистика и взгляды А. А. Любичева на проблему вида

Елена А. Артемьева

Ульяновский государственный педагогический университет им. И. Н. Ульянова
(г. Ульяновск); e-mail: hart5590@gmail.com; orcid: 0000-0001-5261-3421

ARTEMIEVA, E. Modern evolutionism and the views of A. A. Lyubishchev on the problem of species. — With the advent of Darwinism, historical, functional, and adaptive approaches began to dominate in the theory of form. According to A. A. Lyubishchev: "Historical morphology devoured constructive". The tasks of morphology and taxonomy are closely related. Both disciplines should strive to identify the laws governing the diversity of the organic world. The nomogenetic component of evolution, the laws underlying the system, are reflected in morphology. And vice versa, the similarity of organs of different origins, facts of incomplete homology, pre-adaptation of forms, a huge number of parallelisms and many other morphological factors prove not only the existence of laws of form, but also the nomogenetic component of evolution. Despite the heterogeneity and exceptional complexity in the structure of organisms, there is a recurrence of similar forms that penetrates the entire systematics, suggesting that the forms of organisms are not epiphenomenons of a complex structure. An excellent example of regular variability is the Law of homologous series of hereditary variability by N. I. Vavilov: "knowing what mutational changes occur in individuals of any species, one can foresee that the same mutations in similar conditions will arise in related species and genera." For A. A. Lyubishchev, the main components of evolution were: 1) tychogenetic (evolution based on random, unforeseen mutations); 2) nomogenetic (the presence of firm laws of development and limited form formation); 3) ectogenetic (factors external to organisms); and 4) telogenetic (active adaptation of organisms). At present, the study of architectonics and promorphology is coming to the fore, i.e. symmetry of organisms.

*Бороться и искать, найти и не сдаваться
(В. Каверин, «Два капитана»)*

До сих пор не потеряли своей актуальности в теории эволюции такие проблемы, как: роль дарвинизма и антидарвинизма в развитии эволюционной идеи; роль СТЭ (синтетической теории эволюции) в развитии эволюционного учения; проблемы соотношения микро- и макроэволюции в формировании органического мира; проблема миметизма; проблема адаптаций и преадаптаций; проблема целесообразности; биологического прогресса и его эволюции; влияние ламаркизма, платонизма и лысенкоизма на эволюционное учение (Назаров 2005; Артемьева 2007).

Теория эволюции — это, пожалуй, самая актуальная и динамично развивающаяся область человеческого знания (Артемьева & Воронов 2016). От трактовки эволюционного учения как теоретического базиса во многом зависит развитие всей биологии, что показано в работах А. В. Яблокова и А. Г. Юсуфова (1980, 2006), А. В. Яблокова и Н. И. Лариной (1985), А. С. Север-

цова (1998, 2005), которые основаны на обширном современном материале. Однако все эти работы построены на полной гегемонии единственного учения — дарвинизма. Никто не собирается умолять достоинства учения Ч. Дарвина и синтетической теории эволюции, однако в XXI веке речь идёт о новом синтезе теории эволюции, и чтобы его достичь, требуется расширить рамки единственной и непререкаемой теории.

Данные современной науки демонстрируют, что кроме естественного отбора на основные факторы эволюции претендуют и другие, например, «агрессивный симбиоз», «трансгенный перенос», «генетический поиск» и т.д. В современной литературе явно недооценивается роль вирусов в эволюции жизни на Земле. Кроме этого, вся история эволюционных идей в биологии часто рассматривается как победа материалистических концепций над идеалистическими. В такой трактовке говорить о новом синтезе в теории эволюции вообще не приходится. Однако современный синтез в теории эволюции все же возможен только при равноправном участии всех известных теорий и концепций, а также на философском фундаменте как Демокрита, так и Платона (Артемьева & Воронов 2016).

Обычно под теоретической биологией понимают эволюционную концепцию Чарльза Дарвина или её современную интерпретацию (синтетическую теорию эволюции), хотя это не совсем так.

Из-за долгой гегемонии дарвинизма среди биологов возникают совсем уж причудливые взгляды на развитие эволюционного учения. Некоторые считают, что дарвинизм выполнил свою миссию в биологии и можно его уже не использовать, а витализм не получил широкого распространения в биологии, так как сторонникам этого учения не удалось раскрыть ни подлинной причины, ни механизма эволюции (Афанасьев 1986). В конце концов, все искания опять сводятся к теологическим воззрениям на развитие мира. Закономерности эволюционного процесса выявляются в ходе анализа трех проблем:

1. Как возникает многообразие живого — из одного источника (монофилия) или из многих (полифилия)?
2. Каков характер возникновения этого многообразия — складывается ли оно медленно и постепенно (градуалистическая концепция) или внезапно и быстро (сальтационная концепция)?
3. Имеют ли эволюционные события случайный, ненаправленный, нецелесообразный характер (тихогенез) или они идут направленно, к определенной цели (ногоменез)?

Триады Ламарка и Дарвина, касающиеся закономерностей эволюционного процесса, будут выглядеть следующим образом:

Закономерности эволюции по Ламарку:

Монофилия → Постепенность → Элементы направленности

Закономерности эволюции по Дарвину:

Монофилия → Постепенность → Случайность (ненаправленность)

На начальных этапах развития эволюционной теории ламаркизм и дарвинизм не противостояли друг другу, противостояние их возникло позднее. Но им обоим противостояла генетика в ранний период своего становления (Лима де Фариа 1991; Корочкин 1999).

Модели концепций эволюции по Ламарку и Дарвину можно представить следующими схемами:

Схема эволюция по Ламарку:

Изменения среды → Адекватные изменения → Наследование приобретённых признаков → Новый вид организма

Схема эволюция по Дарвину:

Адекватные изменения → Сохраняется отбором

Изменения среды → Адекватные изменения → Наследование приобретённых признаков → Новый вид

Неадекватные изменения → Устраняются отбором

Составная триада номогенеза антиномична составной триаде классического дарвинизма. В концепции номогенеза существенное значение придаётся скачкообразным внезапным изменениям органических форм (Корочкин 1999). Для концепции номогенеза характерны доминирование явления полифилии, резкого разграничения форм, скачкообразности процессов и их направленности в пространстве и времени. Также придается большое значение явлениям преформизма и разрыву задатков, их массовому характеру. Эта триада нашла отражение в эволюционных построениях Л. С. Берга (1922, 1977), М. Д. Голубовского (2000) и др. (Лима де Фариа 1991; Корочкин 1999).

По мнению А. С. Северцова, в отечественной эволюционной науке необходима «смена парадигмы», потому что, «концепция дарвинизма, накопив огромный банк данных об изменчивости организмов и на их основе утвердив эволюционизм как форму научного мышления, не справилась с обобщением собранных материалов, так как не обладает необходимой объяснительной базой». Одна из главных причин кризиса, по мнению А. Г. Зусмановского (1999), связана с абсолютизацией синтетической теории эволюции, понятия случайной изменчивости, которая в представлении Ч. Дарвина рассматривалась как относительная. «Хотя каждое изменение, — писал Дарвин, — должно иметь собственную возбуждающую причину и, хотя каждое из них подчиняется закону, мы всё-таки редко можем проследить в точности соотношение между причиной и следствием, что нам хочется говорить о вариациях, как о проявляющихся произвольно. Мы даже можем назвать их случайными». Ю. В. Чайковский (2008) утверждает, что Дарвин имел в виду поиск закономерности там, где на первый взгляд есть только случайности.

А. А. Любищев (1982) также отмечает: «При всём разнообразии современных теоретических взглядов в биологии, наиболее распространённое убеждение, унаследованное от классического дарвинизма таково: самой триады проблем «система—эволюция—форма» не существует.

Всё сводится к единственной проблеме — эволюционной. Эволюция творит форму, из эволюции и только из неё вытекает и система. Дарвинизм утверждает, что естественные группы организмов не более, чем ветви филогенетического древа. Форма организмов — всего лишь внешний результат, чистый продукт эволюции, определяемый средой и функцией, а через них — естественным отбором. Поэтому вне теории эволюции не может быть теории системы организмов. То же относится и к форме организмов. Если и обнаруживается в ней нечто независимое от физиологии и среды, то это обычно считается уже не биологической проблемой (Загороднюк 2019).

Скорее всего, в системе организмов нашла отражение их эволюция. Однако, не одна лишь историческая общность ответственна за существование естественных групп организмов. Конечно, в форме организма запечатлелись следы прошлой истории, эта форма не безразлична к функции и среде, но есть в ней и нечто самостоятельное, нечто такое, чего мы никогда не поймём и не объясним, обращаясь лишь к физиологии, экологии и истории развития. Да и сама эволюция — не просто сумма утилитарных приспособлений. Это сложный процесс, ход которого контролируется множеством факторов, не сводимых друг к другу и не выводимых друг из друга. Но совокупность их рождает нечто новое — собственные законы эволюции или номогенез. Стало быть, связь между членами триады теснейшая, но от этого не исчезает самостоятельность каждого его члена, т.е. необходимо выявить независимые законы системы, законы эволюции и законы формы (Мейен 1974, 2001).

Законы естественной системы

Естественной следует считать такую систему, где все признаки объекта определяются его положением в ней. Поэтому идеальным представляется случай, когда объекты размещаются в системе по немногим признакам, с которыми другие признаки связаны коррелятивно. Именно такова система химических элементов, где положение элемента определяется одним параметром и где свойства закономерно связаны с положением элемента в периодической таблице. В биологии подобного типа естественная коррелятивная или параметрическая система может быть реализована в ближайшем будущем.

По мнению А. А. Любищева (1982), важно отметить несколько положений, характеризующих свойства живых систем: 1) система не обязательно должна быть иерархической, она может иметь форму лестницы, сети и т.д.; 2) естественная система не обязательно является отображением филогенеза; 3) проблема системы организмов может быть решена лишь с учётом принципов систематики любых объектов, в том числе и неживых.

В силу многофакторности эволюции в форме системы организмов сочетаются иерархичность и комбинативность, а поскольку имеется корреляция признаков, то нужно предположить присутствие и параметрического компонента. Видимо, чем меньше признаков, характеризующих данную группу организмов, тем свободнее они комбинируются. Имеются запрещённые сочетания признаков, причём количество запретов растёт быстрее, чем количе-

ство самих признаков. Поэтому если у низших групп система имеет вид решётки свободно комбинирующихся признаков, то с усложнением организмов решётка начинает вырождаться (Мейен 1974).

А. А. Любищев высказал мысль, что комбинативная система в свою очередь может рассматриваться как вырождающаяся форма параметрической, если параметры последней приобретают независимость. Сущность ключевых положений Любищева описывают так:

«Разрабатывая проблему редукционизма в биологии, Александр Любищев настаивал, что: «систематика не сводится к филогении; природная система не сводится к иерархии; макроэволюция не сводится к микроэволюции» и пр. Одна из известных дискуссий, развитых им, — о реальности таксонов и о соотношениях трех разных доктрин в природоведении — идеализма, номинализма (реальны только индивиды) и эволюционизма...» (Загороднюк 2019: 12).

Законы эволюции органического мира

Сергей Мейен (1974, 2001) считает, что слово «эволюция» настолько привычно, что чаще всего мы даже не задумываемся над его точным смыслом. Сейчас оно стало почти синонимом «исторического развития». Однако термин «эволюция» не исчерпывается только этим. Смысл этого понятия А. А. Любищев выявляет через указание противоположных терминов, выдвигая четыре пары основных антитез эволюционного учения:

- 1) эволюция (или трансформизм) — постоянство;
- 2) эволюция (или преформация, развёртывание зачатков, уже имевшихся заранее, — эпигенез (т.е. развитие с новообразованием);
- 3) эволюция — революция;
- 4) эволюция — эманация (т.е. регрессивное развитие).

Из этих антитез только первая окончательно решена в пользу трансформизма, хотя и в общих чертах. С чем связано ограничение многообразия органического мира, вытекающее из многочисленных параллелизмов, — с влиянием внешних условий и сужением возможностей преобразования (как считает селекционизм) или с тем, что эволюция следует твёрдым законам (как утверждает номогенез)? Скорее всего, считает А. А. Любищев, эволюцию нельзя считать полностью неадаптивной, но и неверно рассматривать организм лишь как комплекс адаптаций. Роль неприспособительного (ателического) компонента в эволюции гораздо больше, чем считал Ч. Дарвин, и считают его последователи, необходимо различать целесообразность (как синоним полезности) и активное приспособление, граничащее с целеполаганием. В природе есть и то, и другое.

Итак, в эволюции, по Любищеву, сочетаются самые различные, в том числе прямо противоположные факторы: борьба и взаимопомощь, номогенез и тихогенез, ателия и истинное целеполагание и т.д.

Законы формы живых объектов

В основу теории номогенеза положен ландшафтный подход. Согласно теории номогенеза (Берг 1922, 1977), развитие организмов есть закономерный, идущий в определенном направлении процесс на основе автономических (белковых) и хоронимических (влияние географического ландшафта) причин. Л. С. Берг (1977) отмечает, что географический ландшафт воздействует на организмы принудительно, заставляя всех особей варьировать в определенном направлении, поэтому направления изменчивости и ее результаты сходны.

Однако при резком изменении ландшафта может включиться движущий или дизруптивный отбор, тогда противоречие «вид — среда» будет преодолено в пользу вида. Это хорошо прослеживается на исторических связях видов чешуекрылых с тем или иным биотопом (Мазохин-Поршняков 1952). Так, *Aglais urticae* и *Inachis io*, преследуемые в поле, стараются как можно быстрее улететь, а в лесу, наоборот, сразу садятся на стволы деревьев. Они — исконные обитатели леса, хотя и освоили впоследствии открытые ландшафты. Они сохранили древесный тип покровительственной окраски и соответствующий инстинкт поиска защиты на стволе дерева. Раскрывая причинность пространственной структуры окраски чешуекрылых, Л. С. Берг (1977) приводит примеры господства определенной окраски бабочек для того или иного географического региона. Так, среди бабочек Явы преобладают виды темной окраски, а в лесах бассейна Амазонки — синей, в северной Бразилии — красной, на Цейлоне — зеленой. Целый ряд *Papilionidae* и *Pieridae* с Целебеса объединяет своеобразная форма крыльев: передний край дуговидно расширен, верхушки крыльев выдаются. В Южной Америке *Heliconidae* и *Neotropidae* имеют стройные формы, вытянутые узкие крылья с рисунком из параллельных полос. Подобная окраска свойственна и многим другим южноамериканским чешуекрылым. В Центральной Америке встречается крыловой рисунок, общий для многих *Heliconini*, *Ithomiini*, *Nymphalini*, *Pieridae*. В восточной Бразилии те же бабочки имеют другой крыловой рисунок, но тоже общий для них. В верховьях Амазонки найден третий тип крылового рисунка, свойственный тем же родам. Наконец, четвертый тип рисунка встречен у этих групп на территории Эквадора, Перу и Боливии.

Модель эволюции признаков, по представлениям Берга, имеет центростремительный характер. Она предполагает существование некой наиболее общей и целесообразной нормы признаков, характерной для данного региона.

Необходимы популяционные исследования, как географических закономерностей развития признаков, приводящих к возникновению в разных систематических группах сходного направления развития признаков при обитании этих групп в пределах одного и того же географического ландшафта на плоскости ареала, так и эколого-генетических закономерностей при помощи комплексного подхода.

Исследование популяционной структуры признаков может оказать существенную помощь в определении и корректировке границ зоогеографических

выделов, в установлении их филогенетических и исторических связей в разных группах организмов. К недостаткам ландшафтного подхода можно отнести отсутствие генетической и популяционной базы, а также преувеличение роли среды, прямо действующей на особь. При этом не учитываются возможности противостояния генотипа стрессирующему влиянию среды и потенциальные возможности реализации фенотипа в конкретных условиях среды (креоды развития).

Номогенетический компонент эволюции, законы, лежащие в основе системы, отражаются в морфологии. Автор видит во взглядах А. А. Любищева следующие ключевые моменты составляющих механизм эволюции:

- 1) тихогенетический (эволюция на основе случайных, непредвидимых мутаций);
- 2) номогенетический (наличие твёрдых законов развития и ограниченности формообразования);
- 3) эктогенетический (внешние по отношению к организмам факторы);
- 4) телогенетический (активная адаптация организмов).

Эволюция с точки зрения номогенеза рассмотрена Ю. В. Чайковским (2006). Основными свойствами живых объектов, которые обуславливают возможность существования феномена эволюции, являются целостность, активность, фрактальность, диссипативность и эмерджентность.

Таким образом, на современном этапе развития эволюционного учения необходимо изучать законы природы, которые существуют и выявлены в химии, физике и отчасти в биологии, а не уповать только на мифический естественный отбор великого Ч. Дарвина (Чайковский 2003, 2006).

«Темы исследований, поднимаемые А. А. Любищевым, находятся на стыке разных направлений общей биологии и теории эволюции. В таких случаях всегда есть риск, что адепты одного из направлений, которые всегда найдут основания для недовольства, будут выступать с критикой подобных работ. Первопроходцам это придется пережить, утешая себя тем, что история науки убедительно доказывает, что прогресс в науке и прорывы в нашем познании всегда осуществлялись на стыке дисциплин, прежде развивающихся отдельно» (А. В. Яблоков, личн. сообщ., 15.02.07).

Без влияния А. А. Любищева разработка современной теории эволюции была бы просто невозможна. Такие люди, как А. А. Любищев нужны всякому народу, чтобы стимулировать духовное развитие общества. Это что-то вроде пробирного камня, о который можно потерять металл и определить по характеру следа, из чего он сделан. В спорах с А. А. Любищевым очень ясно выступали сильные и слабые стороны любой научной гипотезы или концепции (Яблоков 2001). А. А. Любищев сумел зажечь факел не только отечественной, но и мировой биологической науки, который светит нам до сих пор и будет еще настоящим маяком в научном пути многих исследователей (Артемьева 2007).

Сегодня мы имеем возможность наблюдать конфликт двух направлений в изучении феномена эволюции и одного из его проявлений — внутривидовой изменчивости признаков: традиционно типологического (в центре внимания — тип), которого придерживаются таксономисты и систематики и популяционного подхода (в центре внимания — популяция и градиент изменчивости по ареалу), который характерен для представителей популяционной биологии и прикладной экологии. Кто же прав? «Правы и Ламарк и Дарвин!», как справедливо заключил в своей работе А. Г. Зусмановский (2003). Истина всегда находится на линии горизонта, она всегда впереди, так как процесс развития биологической науки не зависит от чьего-то желания или нежелания видеть одно и не замечать другого, развитие науки бесконечно и объективно, многопланово и в этом ее главная ценность как части общественного сознания. Диалог продолжается...

Благодарности

Исследование проведено при поддержке РФФИ: проект № 18-44-730002/19.

Литература

- Артемьева, Е. А. 2007. Из архива переписки А. А. Любищева и А. В. Яблокова. *XXI Любищевские чтения. Современные проблемы эволюции*. Сборник докладов. Ульяновский государственный педагогический университет, Ульяновск, 11–34.
- Артемьева, Е. А., Л. Н. Воронов. 2016. *Теория эволюции и эволюционная экология с основами концепций современного естествознания, истории науки и палеонтологического краеведения*. Учебник для студ. биол. спец.; Ульяновский гос. пед. университет им. И. Н. Ульянова. Корпорация технология продвижения, Ульяновск, 1–427.
- Афанасьев, В. Г. 1986. *Мир живого: системность, эволюция и управление*. Изд-во полит. лит-ры, Москва, 1–334.
- Берг, Л. С. 1922. *Номогенез или эволюция на основе закономерностей*. Госиздат, ПТБ, 1–306.
- Берг, Л. С. 1977. *Труды по теории эволюции (1922–1930)*. Наука, Москва, 1–384.
- Голубовский, М. Д. 2000. *Век генетики: эволюция идей и понятий*. Борей Арт, СПб., 1–262.
- Загороднюк, І. В. 2019. Концепції виду в біології: розвиток ідей в Україні. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **46–47**: 7–36.
- Зусмановский, А. Г. 2003. *Биоинформация и эволюция*. Ульяновск, 1–235.
- Зусмановский, А. Г. 1999. *Механизмы эволюции изменчивости*. Ульяновск, 1–93.
- Корочкин, Л. И. 1999. *Введение в генетику развития*. Наука, Москва, 1–251.
- Лима-де-Фариа, А. 1991. *Эволюция без отбора: Автоэволюция формы и функции*; пер. с англ. Е. Б. Кофмана, Н. О. Фоминой; под ред. Л. И. Корочкина. Мир, Москва, 1–455.
- Любичев, А. А. 1982. *Проблемы формы систематики и эволюция организмов*. Наука (Сиб. отд.), Новосибирск, 1–278.
- Мазохин-Поршняков, Г. А. 1952. Опыт экологической системы дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera). *Зоологический журнал*, **2**: 202–212.
- Мейен, С. В. 2001. *Александр Александрович Любищев: творческий портрет. Памяти А.А. Любищева*. Симбирская книга, Ульяновск, 3–71.
- Мейен, С. В. 1974. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции. *Журнал общей биологии*, **35** (3): 56–58.
- Назаров, В. И. 2005. *Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели*. Учебное пособие. КомКнига, Москва, 1–520.
- Северцев, А. С. 1998. *Проблемы и трудности эволюции. Теория эволюции: наука или идеология*. Абакан, Москва, 1–52.

- Северцов, А. С. 2005. *Теория эволюции*. Учебник для студентов вузов, обучающихся по направлению "Биология". Гуманитар. изд. центр ВЛАДОС, Москва, 1–380.
- Чайковский, Ю. В. 2008. *Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни*. Тов-во науч. изданий КМК, Москва, 1–726.
- Чайковский, Ю. В. 2006. *Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции*. Тов-во научных изданий КМК, Москва, 1–712.
- Чайковский, Ю. В. 2003. *Эволюция. Ценологические исследования*. Вып. 22. Центр системных исследований — ИИЕТ РАН, Москва, 1–472.
- Яблоков, А. В. 2001. *Александр Александрович Любищев: творческий портрет. Анкета Ю. В. Линника об А. А. Любищеве*. Симбирская книга, Ульяновск, 95–96.
- Яблоков, А. В. 1980. *Фенетика: эволюция, популяция, признак*. Наука, Москва, 1–135.
- Яблоков, А. В., Н. И. Ларина. 1985. *Введение в фенетику популяций*. Высшая школа, Москва, 1–159.
- Яблоков, А. В., А. Г. Юсуфов. 2006. *Эволюционное учение*. Высшая школа, Москва, 1–310.

Резюме

АРТЕМ'ЄВА, Є. Сучасна еволюціоністика та погляди О. Любищева на проблему виду. — З появою дарвінізму, у вченні про форму стали домінувати історичний, функціональний та адаптивний підходи. За словами О. Любищева, «Історична морфологія пожерла конструктивну». Завдання морфології та систематики тісно змикаються. Обидві дисципліни повинні скеровуватися на виявлення законів, які керують різноманіттям органічного світу. Номогенетичний компонент еволюції, закони, що лежать в основі системи, відображаються в морфології. І, навпаки, схожість органів, що мають різне походження, факти неповної гомології, преадаптованість форм, величезна кількість паралелізмів та багато інших морфологічних чинників доводять не тільки наявність законів форми, але і номогенетичного компонента еволюції. Незважаючи на гетерогенність і виняткову складність у будові організмів, є проникаюча через всю систематику повторюваність подібних форм, що наводить на думку, що форми організмів не є епіфеноменом складної структури. Прекрасним прикладом закономірної мінливості є «Закон гомологічних рядів спадкової мінливості» М. І. Вавилова: «знаючи, які мутаційні зміни виникають у особин певного виду, можна передбачити, що такі ж мутації в подібних умовах будуть виникати у споріднених видів та родів». Для О. Любищева головними компонентами еволюції були: 1) тихогенетичний (еволюція на основі випадкових, непередбачених мутацій); 2) номогенетичний (наявність твердих законів розвитку і обмеженості формоутворення); 3) ектогенетичний (зовнішні по відношенню до організмів фактори); 4) телогенетичний (активна адаптація організмів). У даний час на перший план виходить вивчення архітекτονіки та проморфології, тобто симетрії організму.

Київський період наукової роботи Феодосія Добржанського: ключові віхи та колеги (історія однієї фотографії)

Ігор Загороднюк

Національний науково-природничий музей НАН України (Київ)
e-mail: zoozag@ukr.net; orcid: 0000-0002-0523-133X

ZAGORODNIUK, I. Theodosius Dobrzhansky's scientific work in Kyiv: key milestones and colleagues (a story of one photograph). — Details of the development of studies, the circle of communication and the subsequent fate of colleagues of Th. Dobrzhansky during his work in Kyiv in 1920–1924 are considered. Information is given on the stages of professional growth and affiliations of the young scientist (5 key positions) and his main scientific achievements during his work in Kyiv (5 positions), which became the basis for further rise to worldwide recognition. The only known collective photo of the Kyiv period is analysed in detail with attention to the location and colleagues showed on the photo. The photo was unambiguously taken in the Zoological Laboratory of Kyiv Polytechnic Institute. This is evidenced by the details of the entourage and comparison of images of stuffed animals in the photo of 1924 and 1902. Detailed information is given about each of Dobrzhansky's colleagues showed in the photo: M. Greze, S. Ivanov, Y. Kerkis, L. Kossakovsky, O. Lebedev, M. Levitt, and G. Shpet. With the exception of Dobrzhansky, Prof. Lebedev and M. Greze, the team in the photo can be identified as a group of zoologists, most of whom just planned to become or already were students. Among Dobrzhansky's students or junior colleagues, only Y. Horoshchenko is absent in the photo. All of them remained in contact with Dobrzhansky after his departure to Petrograd and New York.

Вступ

Феодосій Добржанський — всесвітньо відомий еволюційний біолог, популяційний генетик, дослідник різноманіття низки груп комах, надто родини сонечок, один із творців найбільш визнаної наразі еволюційної парадигми — синтетичної теорії еволюції. Його дослідження широко відомі завдяки доробкам «колумбійського» періоду, який почався на межі 1927–1928 років з отримання дослідником стипендії від фонду Рокфеллера для роботи в лабораторії Моргана (Adams 1994).

Побутує хибна думка про те, що це американський науковець із російським корінням, що його старт як фахівця стався в Ленінграді, без належної уваги або зі зневажливим згадуванням його українського походження й київських стартів — цим просочені історичні розвідки наших північних сусідів (напр., Захаров-Гезехус 2010; Krementsov 2014). Тільки в окремих працях знаходимо належне визнання київського старту й доробку, як от: «Ведущим сотрудником Филиппченко был Ф. Г. Добржанский, приехавший из Киева сложившимся зоологом» (Бабков 2007: 466).

У біографії дослідника чільне місце займають наукові школи Києва, його власні наукові доробки київського періоду і співпраця з такими відомими фахівцями, як В. Лучник, С. Кушакевич, В. Вернадський, О. Лебедєв, Г. Левицький, а так само й навчання у Першій київській гімназії, Університеті св. Володимира й Київській Політехніці, робота в Українському науковому товаристві, на кафедрі зоології КПІ та в Зоологічному музеї ВУАН. Все це було дуже важливим, і це не можна вилучити з його й нашої історії, як би це не «забували» інші (Загороднюк 2019*b*, 2021).

Мета цієї роботи — узагальнити головні доробки науковця в його київський період та розшифрувати єдине відоме фото київського періоду, включно з аналізом місця зйомки та персонажів, зображених на ньому — зіркового складу кафедри зоології КПІ, якою керував Лебедєв.

Київські афіліації й доробки науковця

Становлення дослідника і його наукових задатків пов'язують з попередніми кількома періодами його зростання, серед яких виразно виокремлюються п'ять етапів (стисло, за: Загороднюк 2021):

1) навчання в Першій київській чоловічій гімназії, де дослідник під керівництвом доц. Віктора Лучника (1892–1936) розпочав власні ентомологічні дослідження; навчання тривало протягом 1909–1917 рр.;

2) навчання в Університеті св. Володимира (надалі Київському університеті) під науковим керівництвом проф. Сергія Кушакевича (1878–1920), де дослідник провчився три роки (1917–1920), до закриття університету більшовиками, після чого змушений був перейти до іншого вишу;

3) продовження навчання (1920–1921) і подальша робота асистентом на кафедрі зоології Київського політехнічного інституту (КПІ) під керівництвом проф. Олександра Лебедєва (1874–1936), за активної взаємодії (слухання лекцій, проживання в гуртожитку) з Григорієм Левицьким (1878–1943); робота в КПІ тривала, найімовірніше, до кінця 1923 р.;

4) участь у роботі Природничої секції Українського наукового товариства (1918–1921) й надалі як «член Зоологічної секції [ВУАН]» (1922) (за: Список 1993), яка по суті була продовженням діяльності УНТ; у 1922 р. також як секретар Першої та Другої київських зоологічних конференцій, проведених спільними зусиллями УНТ та ВУАН;

5) робота в Зоологічному музеї ВУАН у найперший період його формування — з середини 1921 до кінця 1922 р., у т. ч. на посадах «зоолог середнього складу Зоологічного музею [ВУАН]» (1921) та «постійний співробітник Зоологічного Кабінету [ВУАН]» (1922). Є свідчення про роботу на Київській (1917) та Мліївській (1921) ентомологічних станціях.

Цей «доамериканський» перелік місць навчання й роботи молодого науковця засвідчує визначну роль київських вишів, наукових товариств та інституцій у становленні науковця (Загороднюк 1919*a*, 2021).

Звісно, що зведення «доамериканського» періоду роботи до короткотермінового перебування Добржанського в Петербурзі, де він був у постійних суперечках і фактично конфліктних стосунках із керівником лабораторії Ю. Філіпченком, не може відображати ключові етапи його зростання. Не може вже тому, що ключові етапи становлення були в Києві, у тому числі основними автор вважає такі п'ять (за: Загороднюк 2021):

- 1) перші 16 наукових праць написані ним саме в період роботи в Києві; всі вони самостійні, і всі вони показують вміння дослідника шукати аудиторію і писати різними мовами — у переліку публікацій 1917–1924 років є праці, опубліковані трьома мовами (українська, російська, німецька) в 10 різних виданнях України, Росії та Німеччини;
- 2) дослідником зроблено велику кількість наукових доповідей, у тому числі тільки протягом 1922 р. — п'ять доповідей на засіданнях Зоологічної секції УНТ, а ще були доповіді на «Другій конференції київських зоологів», проведеній УНТ та ВУАН 20–30 жовтня 1922 р., де Добржанський був секретарем конференції, а також на Першому з'їзді зоологів, анатомів та гістологів 15–21 грудня 1922 р. в Петрограді;
- 3) у працях київського періоду, присвячених вивченню мінливості сонечок, Добржанський сформулював низку ключових положень про географічну та внутрішньо-популяційну мінливість морфологічних ознак видів та їхнє значення для розвитку геногеографії й уявлень про зміщення частот поліморфних ознак в географічних популяціях модельних видів, зокрема сонечок (напр. Добржанський 1924);
- 4) розвиток досліджень репродуктивних систем комах, завдяки чому дослідник зміг порівнювати мінливість екстер'єрних та генеративних ознак та оцінювати роль і значення репродуктивної ізоляції у формуванні міжвидових бар'єрів, що стало ключовим при аналізі мутантних ліній дрозофіл і врешті дало досліднику найбільше визнання;
- 5) початок порівняльно-морфологічних досліджень мутантних ліній дрозофіл, отриманих влітку 1922 р. з лабораторії С. Четверикова (в минулому відомого київського зоолога — карцинолога та лепідоптеролога), які були доставлені Г. Меллером з лабораторії Моргана; підготовка перших публікацій, в яких показано, що міжлінійна гібридизація або стерильність визначаються відмінностями статеві системи, які так само маркують мутації, як і колір чи розміри очей та тіла.

Ці п'ять напрямів роботи та доробків дослідника в його Київський період визначили всі подальші його успіхи і разом із доброю вдачею, гарними збігами обставин і надзвичайною цілеспрямованістю й наполегливістю дослідника визначили його подальший злет до вершин наукової слави. Ця важлива дельта опускається дослідниками історії науки.

Колективна фотографія 1923/1924 року

Існує кілька версій однієї фотографії, на якій зображено групу людей, серед яких позначено й Добржанського. Серед інших це фото міститься у статті М. Голубовського (Голубовский 2000), у підручнику «Еволюція» М. Рідлі (Ridley 2004) та у монографії М. Адамса про Ф. Добржанського (Adams 2014). Підпис у М. Голубовського: «Феодосий Добжанский (сидит, второй слева) со своими коллегами-зоологами Киевского университета перед отъездом в Петроград, 1924 г.» (і додано інформацію про ще одну персону — «крайний справа в верхнем ряду — юный Ю. Керкис»); фактично те саме вказано у книзі М. Рідлі: «Figure 1.9. Theodosius Dobzhansky (1900–75) in a group photo in Kiev in 1924; he is seated second from the left at the front, in the great boots» (Ridley 2004: 16).

Існує також версія російських «добржанознавців» Я. Галла й М. Конашева (1990) з «1923» роком і позначенням місця як «Київський університет», її важливим компонентом є перелік імен (хоча частина й під питанням: «На кафедрі зоології Київського університету: сидять — М. Левітт, Ф. Добржанський, А. Лебедев, (?) Грезе, Г. Шпет; стоять — (?) Іванов, (...?), Ю. Керкіс. Київ, 1923 р.» (с. 82).

З можливих місць розглядалися зоологічні музеї КПІ, КНУ, НУБіП та ВУАН. Позначення місця як Київський університет (Галл & Конашев 1990; Голубовский 2000) неправдоподібно: університет тоді не діяв.



Рис. 1. Феодосій Добржанський серед колег та учнів на кафедрі зоології КПІ; за реконструкцією автора, фото зроблено в Зоологічній лабораторії Київської політехніки 31 січня 1923 р., відтворене у багатьох виданнях; тут редаговано.

Першим, окрім Добржанського, ідентифікованим персонажем став Олександр Лебедев (у центрі), який працював і в КПІ (з 1900 до принаймні початку 1924 р.), і в сільгоспінституті (з 1922 до 1930 р.¹). Тому говорити про місце зйомки складно, хоча ясно, що це мала бути кафедра Лебедева.

Важливі деталі додано у спогадах дочки Добржанського, Софії (Dobzhansky Coe 2014), яка навела те саме фото з розлогим підписом: «Fig. 3. The photo given to Dobzhansky in Kiev as a going-away present, inscribed "to dear ThD from his colleagues" («Дорогому Т.Д. від колег»).

Top row, left to right: Sergei Ivanov, Longin Kosakovsky, Iulii Kerkis. Bottom row, left to right: M. M. Levit, Dobzhansky, A. G. Lebedev, N. S. Greze, and G. I. Shpet.» (с. 17). Тобто фото підписане на пам'ять про колег у зв'язку з від'їздом, але чому саме такий «набір» колег, де і коли це було — не ясно.

Реконструкція повних імен така: стоять — Сергій Іванов, Лонгін Косаковський, Юлій Керкіс; сидять — Михайло Левітт, Феодосій Добржанський, Олександр Лебедев, Микола Грезе, Георгій Шпет. Всі ці імена є відомими; докладніше про кожного з зображених далі. Звертає на себе увагу артистизм героїв фото: всі вони розташовані невипадково (в центрі Лебедев) і у всіх узгодженим способом перехрещені руки і ноги.

Щодо складу «команди», то на фото немає тих, хто був на той час викладачами, зокрема й у Добржанського. Зокрема, там немає Григорія Левицького, який працював на кафедрі Лебедева і викладав у Добржанського (ще й жили вони в одній кімнаті), і працював в Києві до 1925 р. Немає і Миколи Вагнера (викладач КПІ з вересня 1918 р.), ентомолога й ботаніка, з яким Добржанський чимало спілкувався і жив у гуртожитку КПІ в одній кімнаті². Дивною є й відсутність С. Оболенського, з яким Ф.Д. дружив, і який увів його в колектив. Немає там і колег із Зоологічного музею ВУАН, та й всі названі у підписі прізвища, окрім Добржанського, жодного разу не згадані в нарисах про цей зоомузей (Караваєв 1926; Шарлемань 1932). І ще звертає на себе увагу вікова однорідність команди.

Однією з гіпотез є те, що на фотографії — О. Лебедев та Ф. Добржанський з групою своїх учнів, можливо, й не студентів. Фото, судячи з одягу, напевно осіннє або зимове. Оскільки подібні фото робили не часто, можна припустити, що учні приходили з якоїсь помітної нагоди. Цією нагодою міг бути переїзд кафедри до сільськогосподарського інституту або й від'їзд Ф. Добржанського з Києва³. Переїзд кафедри — найімовірніша подія, яку прокоментовано далі. Проте й друга причина (від'їзд) є реальною, але ще й третя причина майже на поверхні — зібрання з учнями.

¹ До 1918 р. як аграрне відділення КПІ, до 1922 р. — як агрономічний факультет КПІ, з вересня 1922 р. — як Київський сільськогосподарський інститут імені Раковського, на базі якого згодом сформовано Українську сільськогосподарську академію, нині НУБіП України.

² Відомо, що у 1921 р. Микола Юлійович був ентомологом Акліматизаційного саду (Список 1993). Більше про нього — в нарисі «Вагнер Микола Юлійович...» (Карамат 2019).

³ Версія з днем народження Лебедева нереальна: у 1923 і 1924 рр. в Києві було +8–9 °С.

Місце виготовлення фото

Історія розшифровування фото включала не лише ідентифікацію персон, але й приміщення та елементів інтер'єру. У колекції давніх фотографій з зоологічними інтер'єрами, зібраними автором для реконструкцій місць і подій «зоологічного життя», є дві світлини 1902 р. з архіву музею історії КПІ⁴. Особливістю обох фото є гарна деталізація і те, що вони стосуються просторих приміщень з надвисокими стелями і дверима.

Реконструйоване автором місце фотозйомки — Зоологічна лабораторія Київської політехніки (КПІ), що з'ясовано за збігами деталей інтер'єра та опудал, наявних на фото, з фотографіями Зоологічної лабораторії та Зоологічного музею КПІ, зробленими у 1902 р. Фото колективу зроблено у Зоологічній лабораторії в її дальній частині (рис. 2), в районі останніх трьох столів. Це з'ясовано за 16-ма збігами окремих деталей, що наявні на світлинах 1902 р., та на світлині з колективом зоологів 1923 р.

Фото Зоологічної лабораторії. Очевидно, що у 1902 р. музей знаходився за дальніми дверима (рис. 2), над якими був напис «Зоологический музей», напис відсутній на фото 1923 р. (проте на світлині виглядає медальйон, який був над написом). Ключовими інтер'єрними деталями є: високі двері, у понад 1,5 зрости людини, розташований у кутку дугоподібний елемент (ймовірно, труба опалення) і над ним — вимикач із трьома дротами, однаково спрямоване на обох фото праве освітлення кімнат, характерні деталі стільців, паралет перед центральною дошкою, шафа з характеристичними сегментами, верхом та елементами оздоблення стоїть на тому самому місці, що й на колективно-му фото 1923 р. (див. рис. 1).

Фото Зоологічного музею. На фото 1923 р. музей виглядає зліквідованим — напису «ЗМ» немає, опудала перенесені до Зоологічної лабораторії, проте вони пізнавані: опудало свині з купою гілок під ним (ліворуч на фото 1902 р.) на фото 1923 р. розташоване на дальній шафі праворуч (видно частково); рись із птахом у лапах розташована на фото 1923 р. ліворуч; поруч рисі ліворуч на фото 1923 р. є дрохва, ідентична дрохві, що на дальній шафі на фото 1902 р.; те саме стосується близько розташованого опудала сипа на характерній з пап'є-маше сірій підставці. Величезний пелікан, ледь помітний на фото 1902 р. через пересвітлення, на фото 1923 р. стоїть біля Керкіса. На обох світлинах є людський кістяк з конусоподібною (розширеною донизу) грудною кліткою, що буває нечасто.

Про музей і колекції. З порівнянь фото 1902 та 1923 років очевидно, що на початок 1924 року Зоологічний музей КПІ був розформований. Судячи з перенесених у клас (у колишню Зоологічну лабораторію) окремих розтиканих по шафах опудал і відсутнього напису «Зоологічний музей», музею вже не було. Окрім того, і сам клас вже був без столів та плакатів, видимих на фото 1902 року. Оскільки з 1922 р. кафедра Лебедева обслуговувала сільськогосподарський інститут, та й Зоологічний музей ВУАН від середини 1921 р. та-

⁴ Обидва фото вміщено на вебсайті КПІ <http://museum.kpi.ua/lib/photo/kpi-1902/>

кож почав свою активну діяльність, можна припустити, що більшість зразків було перевезено на нові місця. Зокрема, подібне (очевидно, те саме) опудало сипа, що сидить на шафі на «камені», є в нинішньому відділі зоології ННПМ. Інші об'єкти ідентифікувати з наявними у сучасних зоологічних колекціях Києва не вдалося. Понад те, шукати збіги з музеями КНУ та НУБіП тепер неможливо: обидва вони згоріли під час лихоліть 1942–1943 років, і світлини з експозиціями не збереглися.



Рис. 2–3. Дві світлини «зоологічної» тематики з сайту музею КПП: фото Зоологічної лабораторії (вгорі) та Зоологічного кабінету (внизу), виготовлені 1902 року. Аналіз збігів з колективним фото (рис. 1) представлено у тексті. Обидві світлини обрізано по висоті.

Про колектив зоологів на фото

Інформацію зібрано маленькими порціями з різних джерел, включно з оглядом історії зоологічних досліджень в Україні Б. Мазурмовича (1972), історії УНТ (Онопрієнко & Щербань 2008), спогадами дочки Добржанського (Dobzhansky Sое 2014), низці зоологічних оглядів (Каравасєв 1926; Мешкова 2009 та ін.), а також на основі аналізу різноманітних бібліографічних оглядів, зокрема й давніх зоологічних видань України (Загороднюк & Пархоменко 2017) та історії УНТ (Онопрієнко & Щербань 2008). На фото колеги розміщені особливим порядком — у центрі Лебедев, поруч асистенти, далі студенти, а другим рядом стоять майбутні студенти.

Грезе, Микола Самуїлович (1886–1942) (внизу перший праворуч від Лебедева) — зоолог, ентомолог. Після закінчення Московського університету працював асистентом на кафедрі зоології у штаті Зоологічного музею того ж університету, брав участь у створенні його експозицій⁵. Разом із сім'єю переїхав до Києва у 1918 р., працював викладачем (ймовірно, саме в КПІ), згодом — науковим співробітником на Дарницькій дослідній лісовій станції (тогочасний центр лісової ентомології), де підготував і захистив дисертацію. Після переведення станції до Харкова і створення там Інституту лісового господарства та лісомеліорації працював там (з 1931 р.) завідувачем сектору; загинув 1942 року в окупації. Син Володимир (1915–1988) став відомим гідробіологом, директором Інституту біології південних морів (1968–1977), чл.-кор. АН УРСР (1967), віце-президентом Всесоюзного гідробіологічного товариства (1976–1981) (Сивцова 2006).

Добржанський, Феодосій Григорович (1900–1975) (внизу другий ліворуч) — герой цього дослідження, ентомолог, морфолог, популяційний біолог. Випускник Київського університету (1920) та Київського політехнічного інституту (1921), співробітник кафедри зоології КПІ та Зоологічного музею ВУАН (1921–1924), член Зоологічної секції Природничого відділу Українського наукового товариства та секретар зоологічних конференцій зоологів Києва 1922 року; з січня 1924 р. — переїзд до Петрограду. Про доробки київського періоду див. вище; аналіз доробків є й в оглядах Ф. Аяли та М. Адамса (Ayala 1985; Adams 1994).

Іванов, Сергій Петрович (1906–1938) (вгорі перший ліворуч) — зоолог, еколог, ентомолог. Дослідника називають першим, хто почав вивчати в Україні екологію комах (Долин *et al.* 1985). Один з постійних співробітників кафедри Лебедева, з яким згодом (приблизно з 1930–1934 р.) працював у відділі екології Зообіну; вивчав як цикад (Іванов 1928), так і ґрунтову фауну (Іванов & Кришталь 1933). Кандидат наук з принаймні 1934 р. (Онищенко 2003а: 513). Автор керівництва «Методи кількісного обліку наземної фауни» (1930), теоретичних основ прогнозу шкідників (Іванов 1936), один з авторів монографії «Масові розмноження тварин і теорії градацій», підготовленої разом з М. Левіттом та Є. Ємчуком (Іванов *et al.* 1938). Роботу в Зоологічному

⁵ За Вікіпедією: <https://bit.ly/35rgvOb>. Там само є фото харківського періоду (1932 р.).

музеї [ВУАН] С. Іванов поєднував з роботою на «Київській обласній сільськогосподарській дослідній станції» (Долин *et al.* 1985). Пішов з життя 1936 р. (Долин *et al.* 1985); за іншими даними був старшим науковим співробітником Інституту зоології та біології у 1934–1938 рр. (Онищенко 2003а: 513; Онищенко 2003b: 590).

Керкіс, Юлій Якович (1907–1977) (вгорі праворуч) — генетик, селекціонер. Давній приятель Добржанського, спільно з ним захоплювався ентомологією. У 1925–1927 рр. — «нештатний постійний співробітник Зоологічного музею (кабінету)» ВУАН (Онищенко 1998: 617)⁶. Поїхав до Ленінграда слідом за Добржанським, працював препаратором у Зоомузеї РАН, у 1926 р. вступив до природничого відділення фізико-математичного факультету Ленінградського університету. За прикладом старшого колеги підготував свою першу працю про статеву систему водяного клопа; спеціалізувався на кафедрі генетики у Ю. Філіпченка, згодом працював у нього⁷ у Лабораторії генетики АН СРСР. Співпрацював з О. Ляпуновим з питань моделювання процесів успадкування ознак (Керкіс & Ляпунов 1941). Неодноразово зазнавав репресій радянської влади, «мічурінізм» пережив у Таджикистані. Непростий шлях завершився 1967 р. посадою професора кафедри загальної біології Новосибірського університету.

Коссаковський, Лонгін В. (вгорі по центру) — зоолог, гідробіолог. Єдиний, про кого не знайдено подробиць. Відома спільна праця з Добржанським у матеріалах Всеросійського гідрологічного з'їзду, про мінливість ставковика великого у різних типах водойм (Добржанський & Коссаковський 1925). У цій публікації афіліація авторів вказана як «Київська гідробіологічна станція». В ННПМ збереглося 6 серій (32 екз.) молюсків, зібраних Добржанським [напевно з Коссаковським] у Пущі-Водиці 1918 р. (Загороднюк 2021). В Зоологічному інституті РАН є кілька серій зразків різних груп комах, зібраних «Коссаковським» у 1918–1919 р. у Бірську (Башкортостан): листоїдів (Chrysomelidae), пластинчастовусих (Scarabeidae), клопів (Hemiptera), мух-зеленяків (Dolichopodidae). З цього можна припустити, що дослідник був родом із Бірська і там починав свою кар'єру, а потім переїхав до Києва. Невдовзі помер від пухлини мозку (Land 1962).

Лебедев, Олександр Георгійович (1874–1936) (внизу по центру) — ентомолог, еколог, вчитель фактично всіх згаданих тут науковців. Випускник Казанського університету (1899), з 1900 р. викладає у Київському політехнічному інституті та у відділеному від нього у 1922 р. Київському сільськогосподарському інституті. У 1930 р. при реорганізації Біологічного інституту і створення на його основі біо-зоологічного інституту ВУАН, надалі відомого як «Зообін», перейшов до останнього. Фундатор і керівник відділу екології Зообіну у 1934–1936 р. Паралельно з роботою в ВУАН у 1935 р. очолив кафедру зоології безхребетних на Біологічному факультеті Київського універ-

⁶ Згідно з описом поточного штату ВУАН за 1924–1927 рр. у цьому томі «Історії НАНУ» Юлій Керкіс — єдиний згаданий для того періоду зоолог із числа наведених тут.

⁷ Після смерті Ю. Філіпченка (травень 1930) лабораторією завідував М. Вавилов.

ситету. Ініціатор, упорядник і редактор «Збірника праць сектору екології наземних тварин ІЗБ» (1933, надалі — «відділу...»), яких вийшло три числа (Лебедев 1933, 1935, 1936). Помер 27.01.36.

Левітт, Михайло Михайлович (1903–1938) (внизу ліворуч) — зоолог, еколог, ентомолог, учень О. Лебедева. З 27 червня 1934 р. — вчений секретар Інституту зообіології (Онищенко 2003а: 405). Приділяв увагу спалахам чисельності комах: 1935 р. спільно з С. Івановим підготував працю «Про вивчення плідності комах...», а згодом і монографію «Масові розмноження тварин і теорії градацій» (Іванов *et al.* 1938). Як широко ерудований еколог, М. М. Левітт у цій книзі написав розділ, пов'язаний з проблемою градацій, розібрав питання термінології та мінливості плідності (Мазурмович 1972). Він перший у Київському університеті читав курс екології тварин. Пішов з життя 1936 р. (Долин *et al.* 1985), 21.07.1936 (Шаповал 2016: 298); за іншими даними був заступником директора з наукової частини Зообіну в 1934–1938 рр. і (після смерті Лебедева) завідував відділом екології (Онищенко 2003а: 523; Онищенко 2003b: 601).

Шпет, Георгій Йосипович (1905–1978) (внизу праворуч) — зоолог, гідробіолог, морфолог, доктор біологічних наук (1958), професор (1964). У 1925 р. закінчив київський ВІНО за фахом «біологія». У 1929–1934 рр. був співробітником «Катедри експериментальної зоології з Біологічним інститутом, Зоологічним музеєм та Дніпрянською біологічною станцією», де в рамках тематики Біологічного інституту «ізоляцію вивчали на різних мутаціях <...> *Drosophila melanogaster* (Ю. Шпет)» (Сохань 1998: 217). Науковий співробітник Інституту зоології та біології (1934–1935) (Онищенко 2003а: 555)⁸. Працював у Київському університеті в НДІ біології (1937–1941) і Зоологічному музеї (1941–1942), в Інституті захисту рослин (1942–1943), Українському НДІ рибного господарства (1945–1977) (Грициняк *et al.* 2015). У колекції ННІПМ є збори риб 1930 р. з Байкалу (Романь 2017). Докторська дисертація (1958) — «Про зв'язки між онтогенезом і філогенезом у членистоногих», відома монографія — «Збільшення темпу росту і продуктивності в еволюції тварин» (Шпет 1971). Працював над виведенням культур дафній, приділяв значну увагу вивченню продуктивності ставкових господарств (Мазурмович 1972). За його керівництва захищено 19 кандидатських, він був опонентом 60 кандидатських і 4 докторських дисертацій, опублікував 199 праць та 2500 рефератів для РЖ «Біологія» та «Географія» (Грициняк *et al.* 2015).

Ще один учень Добржанського — Юрій Горошенко (1906–1995) — на світліні відсутній. Можливо, він був автором пам'ятного фото.

Про «команду» Добржанського

Аналіз складу групи на фото засвідчує, як відмічено вище, її своєрідний склад. На фото немає частини викладачів — ні Григорія Левицького, ні Сер-

⁸ За іншими даними, працював в Інституті зоології у 1928–1942 (Грициняк *et al.* 2015) або 1929–1932 рр. (Романь 2017), що не узгоджується з історією ВУАН: до 1930 р. існував Біологічний інститут, з якого через низку інституцій 1939 р. виник Інститут зоології.

гія Оболенського, ні Миколи Вагнера, щоправда, є Микола Грезе: він в трійці центрових» на стільцях (Добжанський, Лебедєв, Грезе). Навколо них — ті, хто був або планував бути студентом, у т.ч. Г. Шпет (закінчив ВІНО 1925 р.), Ю. Керкіс (з 1926 р. в Ленінградському університеті); М. Левітт (на три роки молодший за Добжанського і в листах до нього 1934–1935 рр. звертався на «Ви»; див.: Конашев 2014). Отже, на фото — якийсь клуб, пов'язаний з кафедрою і Добжанським.

Пояснення щодо клубу дають спогади Ф. Добжанського (Land 1962), що відмічав і М. Конашев: Ф. Добжанський організував при кафедрі школу молодих зоологів з чотирьох осіб: М. Левітта, Г. Шпета, С. Іванова та Ю. Керкіса; у його спогадах є характеристика кожного. Згодом до них приєднався Ю. Горощенко (Конашев 1991: 59). Кожний «отримав» для досліджень окрему групу тварин, і це була спільна робота, від збору матеріалу до його вивчення⁹. Надалі, перебуваючи в Ленінграді, Добжанський докладав зусиль до того, щоби перевезти до себе своїх учнів, зокрема Ю. Керкіса, Н. Медведева, Ю. Горощенка (Конашев 2000).

Пізніші ленінградські фото виглядають дуже по-київськи, наче то був не склад кафедри генетики ЛУ, а десант київських зоологів, як от на колективному фото кафедри в січні 1927 р. (напр.: Конашев 1991: 61), де в підписі названі: «сидять Е. Гагейзель, Ю. Філіпченко, Н. Сіверцова; стоять Ю. Керкіс, Г. Шпет, С. Іванов, Ф. Добжанський, Т. Лепін, Ю. Горощенко, М. Левітт». Тобто з 10 осіб 7 — кияни й колишні кияни (курсив), один пітерський і два невідомого мені походження. Троє з них — Шпет, Іванов та Левітт — й надалі продовжували працювати в Києві.

Отже, варто прийняти, що на фото — молода команда, що діяла при кафедрі зоології і була пов'язана з Добжанським як на той момент, так і надалі, коли він виїхав до Ленінграду. Згодом троє переїхали за ним¹⁰, ще троє приїжджали, відомо листування Левітта й Шпета з ним вже під час роботи в Нью-Йорку. З киян пережив сталінізм лише Г. Шпет.

Про роботу поза КПІ, пeregини в історії та від'їзд

Збір матеріалів про Добжанського показав, що існує величезна кількість суперечностей і помилкових трактувань окремих фактів та ситуацій. Звісно, після періоду тривалого забуття, фактично вже по смерті науковця та на хвилі «гласності» й повернення до істин почався період відновлення історичних картин, і Добжанський став одним із героїв.

Проте повернення його в європейські контексти проходило під гаслом відновлення історії російської науки, через що і Київ підкреслено подають провінцією, і рідну йому Вінниччину підкреслено називають «Подільською

⁹ Помилкова інтерпретація спогадів — «Кожен отримав від Добжанського тему дослідження сонечок» (Конашев 1991: 59). Добжанський не використовував учнів під свої задачі, а, навпаки, сприяв їхньому власному росту і спеціалізації.

¹⁰ Одна — Наталія Сіверцева — влітку 1924 р. стала його дружиною.

губернією Російської імперії». І звісно, це «великий русский ученый». Ясно, що для відновлення тих сторінок історії, які були забуті, викривлені або й не-написані, потрібні час та зусилля. Проте сумно стає й від зворотних переги-нів. Так, в історії кафедри генетики Київського університету, до якої Добржанський не мав жодного стосунку, знаходимо раптом таке:

«У 1923 р. у Києві при АН УРСР було створено Комісію з експериментальної біо-логії та генетики з метою координації всіх генетичних досліджень в Україні. Очо-лив її І. І. Шмальгаузен. <...> Шмальгаузен не тільки був науковим керівником до-слідницької роботи, а й сформував школу генетиків-еволюціоністів (Ф. Г. Добр-жанський, П. О. Ситько, Г. І. Шпет, М. І. Драгомиров, Б. І. Балінський, М. М. Си-ницький)...» (Голда *et al.* 2005)¹¹.

Ясно, що у 1923 р. академія наук мала іншу назву — «ВУАН». Але справа в іншому: Добржанський не був учнем Шмальгаузена і не працював під його керівництвом. І Шмальгаузена дотепер не називали засновником генетичної школи в Україні та кафедри генетики КНУ.

Контраверсійна інформація йде від російських колег з посиланнями на спогади Добржанського. Так, є інтерпретація спогадів Добржанського про те, як він 1923 року ходив до «провідного націоналіста Омельченка» на співбе-сїду для заміщення вакансії професора зоології, і той відмовив через те, що «Добржанський не показав себе великим українським патріотом» (Konashev 2014: 70). Насправді, у цих спогадах мова про інше: його грїла перспектива отримати (у 23 роки) посаду професора, проте все це пересилювало бажання потрапити до Петербурга. Дослівно так:

«... Тож мене покликали на співбесїду з директором Ветеринарного інституту, або президентом чи як його там називали, який був одним із лїдерів українського на-ціоналізму, на прїзвище Омельченко. Професор Омельченко прийняв мене вдома; ми мали приємну розмову українською мовою, в якій він сказав щось на зразок: "Звичайно, ти не полишив би рїдний край і не поїхав би до Петрограда, адже все-таки це Мати Україна, і тут наше місце".

Я сказав, що не бачу причини, чому б мені цього не зробити. Зрештою, я цікавлю-ся біологією, і, мабуть, краще працювати біологом там, ніж тут. На що він сказав щось на кшталт того, що ми ніколи не повинні дотримуватися такої точки зору, і він зачитував на це класичною латиною — "*ubi bene ibi patria*", тобто "де добре, там моя країна"¹².

Нетактовно я відповів: "О, я й справді думаю, що в цьому щось є. Чому б і не *ubi bene ibi patria*?" Підозрюю, що моя кандидатура завершилася у той самий момент, і це було великою удачею.

¹¹ Внесок колег у відновлення історії науки визначний, проте ці відомості неоднозначні.

¹² Ця латинська сентенція — гасло багатьох емігрантів. Як видно, нічого про брак патріотизму Омельченко йому не закидав, і Добржанський сам визначився з тим, що його мучило, — їхати чи не їхати [на північ]. Понад те, текст спогадів такий [читаймо уважно], наче Добржанський вгово-рював його відпустити, чому врешті сам і зрадїв.

Тож, я мав прощатися зі своїми численними київськими друзями, студентами, колегами. 31 грудня 1923 року ми влаштували вечірку з нагоди Нового року на квартирі професора Лебедева. Це була подвійна вечірка, новорічна та прощальна для мене, на якій ми добряче напилися.» (Land 1962: 143–145).

Отже, фото було зроблено напевно перед самою вечіркою 31.12.1923. І, отже, Добржанський не шукав роботу у Шмальгаузена (див. вище) і, очевидно, не мав наміру або можливості працювати надалі у Лебедева. Його цікавив ріст, і між професорством у ветеринарному інституті та посадою асистента кафедри генетики у Петербурзі вибрав останнє. Не можна виключати, що подальші його конфлікти з Ю. Філіпченком на ґрунті ветеринарно-зоотехнічного напрямку робіт кафедри (Колчинский 2002: 226) були відлунням київських вагань між професорством у ветеринарно-зоотехнічному інституті та еміграцією до генетиків.

Наведені спогади засвідчують, що дослідник не надто цінував своє походження і можливість розвивати себе та свої дослідження на батьківщині, а вибрав емігрантську стежу: як це буває і в природі, інвайдери в соціумах часто отримують більший успіх, бо вміють за це боротися.

Напевно, негативне сприйняття Добржанським українських реалій було накопиченим. Це слідує і з його спогадів, коли в умовах кризи 1919–1923 (а надто 1922–1923) років він по суті не мав вибору. Ці спогади засвідчують і виразні переживання в межах трикутника «білі» (яким симпатизував) — «червоні» (яких люто не сприймав) — «зелені» (в яких не вірив). А якщо врахувати ранню смерть батька (1918) і матері (1920), переховування від призову в поїзді Червоного хреста (1919), спробу втечі пароплавом разом із Кушакевичем, еміграцію і смерть С. Кушакевича (помер 1920), поїздки до провідних наукових центрів Петербурга й Москви (1922, 1923), плани на виїзд до Петербурга іншого свого вчителя (Г. Левицького, виїхав 1925) — все це стає однією великою причиною втечі.

Врешті, його виїзд до Петербурга в січні 1924 р. став виходом для людини, яка прагнула роботи у наукових центрах і з розумом оцінювала оголошені 1922 р. заходи до 200-річчя Петербурзької АН (Александров 1996), що означало значні внески у розвиток столичної науки та розвиток міжнародних контактів. Все це його гріло і все це сталося.

Післямова

Київський період життя й наукової діяльності Феодосія Добржанського

Подяки

Моя подяка М. Біляшівському, Л. Маніло, О. Мельнику, С. Тайковій, В. Тищенко за консультації щодо давніх колекційних зразків та деталей антуражу колишніх зоологічних музеїв та колишніх приміщень сучасних зоологічних музеїв Києва. Моя подяка М. Конашеву за важливі консультації та надіслані статті й посилання. Дякую З. Баркасі, К. Очеретній та С. Харчуку за вичитку тексту.

Література

- Александров, Д. А. 1996. Почему советские ученые перестали печататься за рубежом: становление самодостаточности и изолированности отечественной науки, 1914–1940. *Вопросы истории естествознания и техники*, № 3: 3–24.
- Бабков, В. В. 2007. Путевые письма и микроэволюция Ф. Г. Добржанского. *Информационный вестник ВОГИС*, 11 (2): 463–469.
- Галл, Я. М., М. Б. Коначев. 1990. Классик. *Природа*, № 3: 79–87.
- Голда, Д. М., Т. В. Мариненко, С. В. Демидов. 2005. До 70–річчя кафедри генетики. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка: Біологія*, 45: 6–8.
- Голубовский, М. 2000. Добржанский в двух мирах. *Информационный вестник ВОГиС*, № 12. online: <https://bit.ly/381hyVC>
- Грициняк, І. І., С. А. Кражан, О. О. Олексієнко. 2015. Видатний вчений-біолог. До 110-ї річниці від дня народження Шпета Георгія Йосиповича. *Рибогосподарська наука України*, № 2: 104–105. <https://bit.ly/3s70fvf>
- Добржанский, Ф. Г. 1924. Географическая и индивидуальная изменчивость *Adalia bipunctata* L. и *Adalia decempunctata* L. (Coleoptera, Coccinellidae). *Русское энтомологическое обозрение*, 18 (4): 201–212.
- Добржанский, Ф. Г., Л. В. Коссаковский. 1925. Изменчивость *Limnaea stagnalis* в водоемах окрестностей Киева. *Труды Первого Всероссийского Гидрологического Съезда* (Ленинград, 7–14 мая 1924 г.). Ленинград, 481–483.
- Долин, В. Г., В. А. Мамонтова, А. Ф. Крышталь. 1985. Класс Насекомые (Insecta). В кн.: *Развитие биологии на Украине: В трех томах. Том 3*. Под ред. К. М. Сытника и др. Наукова думка, Киев, 28–39.
- Загороднюк, І. 2019a. Початки академічної зоології в Україні: документи Українського наукового товариства 1919–1921 років. *Природничі музеологія. Випуск 5*. Національний науково-природничий музей НАН України, Київ, 296–306.
- Загороднюк, І. 2019b. Концепції виду в біології: розвиток ідей в Україні. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 46–47: 7–36.
- Загороднюк, І. 2021. Феномен Феодосія Добржанського: до 100-річчя зачину його наукових досліджень у Києві (1921–1924). *Вісник НАН України*, № 2: 49–68. <https://doi.org/10.15407/vsn2021.02.049>
- Захаров-Гезехус, И. А. 2010. Феодосий Григорьевич Добржанский — русский биолог в Америке (препринт). Зоологический Институт РАН (вебсайт), СПб, 1–23.
- Іванов, С. П. 1928. Список Homoptera — Auchenorrhyncha Київщини. *Труди Фізико-Математичного відділу*, 6 (3): 185–199. (Серія: Збірник праць зоологічного музею; Вип. 5).
- Іванов, С. П., А. Ф. Кришталь. 1933. Матеріали до пізнання шкідливої ентомофауни ґрунту на полях правобережного Лісостепу та Полісся України (родина Elateridae, Alleculidae, Tenebrionidae, Scarabaeidae). *Збірник праць Сектору екології наземних тварин ІЗБ АН УРСР*. Київ, 97–133.
- Іванов, С. П. 1936. Масові розмноження шкідників і методи їх прогнозу. *Вісті АН УРСР*, № 4: 101–106.
- Іванов, С. П., М. М. Левіт, С. М. Ємчук. 1938. Масові розмноження тварин і теорії градацій. Вид-во АН УРСР, Київ, 1–252.
- Караваєв, В. 1926. Короткий нарис розвитку й сучасного стану Зоологічного Музею У.А.Н. *Збірник праць зоологічного музею*, 1: 21–30. (Серія: Труды Фіз.-Мат. Відділу Укр. АН; Том 4, вип. 2).
- Карамат, С. 2019. Вагнер Микола Юліївич — учений-зоолог, виплеканий КПІ. *КПІ ім. Ігоря Сікорського (вебсайт)*. <https://kpi.ua/vagner>
- Керкис, Ю. Я., А. А. Ляпунов. 1941. О расщеплении гибридов. *Доклады АН СССР*, 31 (1): 43–46.
- Колчинский Э. И. (ред.). 2002. *У истоков академической генетики в Санкт-Петербурге*. Институт истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова (Москва). Наука, Москва, 1–558. ISBN: 5-02-024932-7.

- Конашев, М. Б. 1991. Ф. Г. Добржанский — генетик, эволюционист, гуманист. *Вопросы истории естествознания и техники*, № 1: 56–71.
- Конашев, М. Б. 2000. Ученый в разделенном мире: Ф. Г. Добржанский и становление биологии в начале века. *Науковедение*, № 3. online: <https://bit.ly/39S86oe>
- Конашев, М. Б. 2014. Письма Ф. Г. Добржанскому из СССР. 1930–1934 гг. *Исторический архив*, 6: 32–41.
- Конашев, М. Б. 2018. Реакция людей на революцию зависела в значительной степени от социального происхождения (Из интервью и дневника генетика Ф. Г. Добржанского 1962 г.). *Исторический архив*, № 2: 141–161.
- Лебедев, А. Г. (ред.). 1933. *Збірник праць сектору екології наземних тварин. Ч. 1.* Інститут зоології та біології УАН, Київ, 1–144.
- Лебедев, А. Г. (ред.). 1935. *Збірник праць відділу екології наземних тварин. Ч. 2.* Київ: Вид-во АН УРСР, 1–264. (Труди Інституту зоології та біології УАН, Том 2).
- Лебедев, А. Г. (ред.). 1936. *Збірник праць відділу екології наземних тварин. Ч. 3.* Вид-во АН УРСР, Київ, 1–168. (Труди Інституту зоології та біології УАН, Том 9).
- Мазурмович, Б. М. 1972. *Розвиток зоології на Україні.* Вид-во Київського університету, Київ, 1–229.
- Мешкова, В. Л. 2009. Развитие идей А. И. Ильинского в лесной энтомологии Украины. *Чтения памяти Андрея Игнатьевича Ильинского* (18 марта 2008 г., ВНИИЛМ). Москва, Пушкино, 18–33.
- Онищенко, О. С. (ред.). 1998. *Історія Національної академії наук України. 1924–1928: Документи і матеріали.* Упоряд. В. А. Кучмаренко [та ін.]; НАН України. Національна бібліотека України ім. В. І. Вернадського. Київ, 1–762.
- Онищенко, О. С. (ред.). 2003a. *Історія Національної академії наук України (1934–1937): Документи і матеріали.* Упоряд. В. А. Кучмаренко [та ін.]. НБУВ, Київ, 1–831. ISBN 966-02-2979-8.
- Онищенко, О. С. (ред.). 2003b. *Історія Національної академії наук України (1938–1941): Документи і матеріали.* Упоряд. В. А. Кучмаренко [та ін.]. НБУВ, Київ, 1–920.
- Онопрієнко, В. Л., Т. О. Щербань. 2008. *Джерела з історії Українського наукового товариства в Києві.* ДП «Інформ.-аналіт. агентство», Київ, 1–352.
- Романь, А. М. 2017. Іменні збори риб кінця XIX та початку XX ст. в колекції Національного науково-природничого музею НАН України. *Вісник Національного науково-природничого музею*, 15: 133–140.
- Сивцова, А. Г. 2006. Грезе Володимир Миколайович. *Енциклопедія Сучасної України.* Online: <https://bit.ly/3oqOzBC>
- Список... 1993. Список співробітників Академії наук України [1919–1923]. В кн.: Шмельов, В. Г. [та ін.] (упоряд.). *Історія Академії наук України. 1918–1923: Документи і матеріали.* Відп. ред. П. С. Сохань. Наукова думка, Київ, 513–544.
- Сохань, П. С. (ред.). 1998. *Історія Національної академії наук України. 1929–1933 (упоряд. Т. В. Вересовська [та ін.]).* Документи і матеріали. Київ, 1–544.
- Шарлемань, М. 1932. Деякі завдання Зоологічного музею Зоо-біологічного інституту при ВУАН в добу реконструкції. *Журнал Біо-Зоологічного циклу ВУАН*, 1–2: 101–104.
- Шаповал, А. І. 2016. Документи С. Я. Парамонова у фондах Національної бібліотеки України ім. В. І. Вернадського: джерелознавче дослідження. НБУВ НАН України. Київ, 1–352.
- Шпет, Г. И. 1971. *Увеличение темпа роста и продуктивности в эволюции животных.* Урожай, Киев, 1–112.
- Dobzhansky Coe, S. 2014. Theodosius Dobzhansky: a family story. In: M. B. Adams (ed.). *The Evolution of Theodosius Dobzhansky.* Princeton Univ. Press, Princeton, 13–28. <https://bit.ly/35dekNM>
- Ayala, F. J. 1985. *Theodosius Dobzhansky (1900–1975). Biographical Memoirs.* National Academy of Sciences, Washington D.C., 163–213. <https://bit.ly/2Njr65f>
- Adams, M. B. (Ed.). 1994. *The Evolution of Theodosius Dobzhansky: Essays on His Life and Thought in Russia and America.* Princeton University Press, 1–262. (Collections: Princeton Legacy Library, 226). ISBN: 978-1-4008-6380-8. <https://doi.org/10.1515/9781400863808>

- Land, B. 1962. Columbia Oral History Interview, part 1. Theodosius Dobzhansky. Interview 4. 7 February 1962. Amer. Philosoph. Society Library, New York, 120–161. <https://bit.ly/2TrH8PQ>
- Konashov, M. B. 2014. From the Archives: Dobzhansky in Kiev and Leningrad. In: M. B. Adams (ed.). *The Evolution of Theodosius Dobzhansky*. Princeton University Press, Princeton, 63–84. <https://doi.org/10.1515/9781400863808.63>
- Krementsov, N. L. 2014. Dobzhansky and Russian Entomology: The Origin of His Ideas on Species and Speciation. In: M. B. Adams (ed.). *The Evolution of Theodosius Dobzhansky*. Princeton University Press, Princeton, 31–48. doi:10.1515/9781400863808.31
- Ridley, M. 2004. Chapter 1. The rise of evolutionary biology. In: Ridley, M. 2004. *Evolution*. 3rd ed. Blackwell Science Ltd., 3–20.

Резюме

ЗАГОРДНЮК, І. Київський період наукової роботи Феодосія Добржанського: ключові віхи та колеги (історія однієї фотографії). — Розглянуто деталі розвитку досліджень, кола спілкування і подальшої долі колег Ф. Добржанського у його київський період досліджень протягом 1920–1924 років. Наведено відомості про етапи зростання та афіліації молодого науковця (5 ключових подій) та його ключові наукові доробки київського періоду (5 позицій), що стало основою подальшого злету до вершин світового визнання. Проаналізовано в деталях єдину відому колективну світліну київського періоду з увагою до місця зйомки і колективу колег, що потрапили на це фото. Світлина однозначно зроблена у зоологічній лабораторії Київського політехнічного інституту. Про це свідчать деталі антуражу та порівняння зображень опудал на фото 1924 та 1902 років. Наведено детальні довідки про кожного з колег, що були на фото (за абеткою): М. Грезе, С. Іванов, Ю. Керкіс, Л. Коссаковський, О. Лебедев, М. Левіт, Г. Шпет. За винятком самого Добржанського, проф. Лебедева та М. Грезе, колектив на фото є групою, яку можна ідентифікувати як гуртківців-зоологів, більшість з яких планували стати або були студентами. З відомих учнів чи молодших колег Добржанського на фото немає тільки Ю. Горошенка. Всі вони перебували в контакті з Добржанським після його від'їзду до Петрограду і Нью-Йорку, частину їх Добржанський «переманив» до Ленінграду.

Вид у біології: теорія та практика

збірник наукових праць
за редакцією І. Загороднюка

Novitates Theriologicae, Pars 12
Випуск № 12 Бюлетеню «Теріологічні новини»
Українського теріологічного товариства
НАН України

Оригінал-макет — Ігор Загороднюк
Коректор — Катерина Очеретна