

## 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](mailto: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 (комплекс 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 (брахіпод, 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 видикосмополіти.

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 індивидуумів 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.

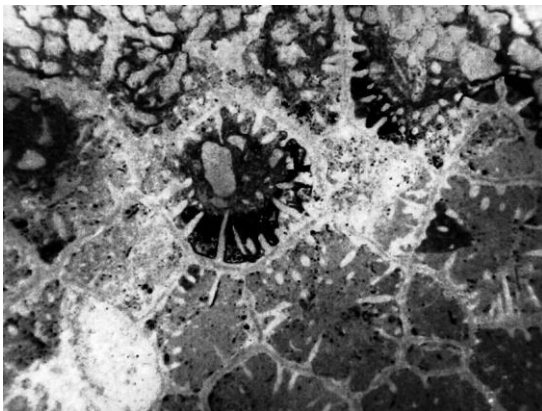


Рис. 1. *Calamopora alveolaris* Goldf. Поліпняки невеликі, переважно кулькоподібні. Інтенсивно диференційовані кораліти мають від 4 до 8 граней, обмежені відносно товстими стінками, в яких наявні пори поблизу ребер. Характерні довгі *загнуті вгору шипи*. ГВ № 8911, св. 5463, гл. 361 м. Вид поширений 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 популяції 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.

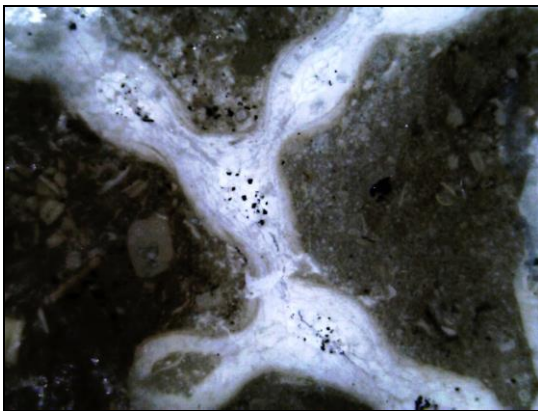


Рис. 2. *Catenipora escharoides* Lamarck — ланцюжкова колонія. Овальні в перетині трубочки коралітів мають слабо ввігнуті табули. Септи не виходять за межі обідка. Кораліти утворюють ряди (ланцюжки), що розгалужуються та замикаються, обмежуючи лакуни, які заповнюються осадами. Вид поширений у ландоверському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

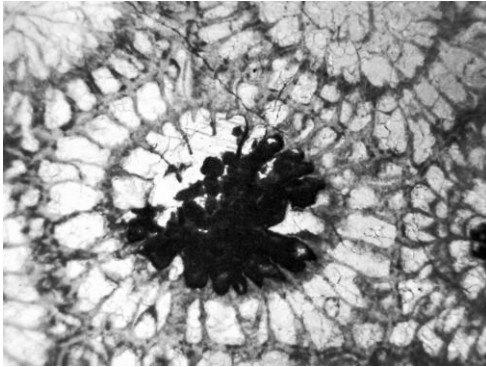


Рис. 3. *Acervularia ananas* L. № 8543, св. 5351, гл. 580,3 — масивна колонія. Поліпняки нагадують буханець різного розміру в залежності від фаціальних умов. Кораліти призматичні, переважно 5–6-гранні. Септи двох порядків, їхні розширення утворюють внутрішню трубочку на відстані 2/5 радіусу. Септи першого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

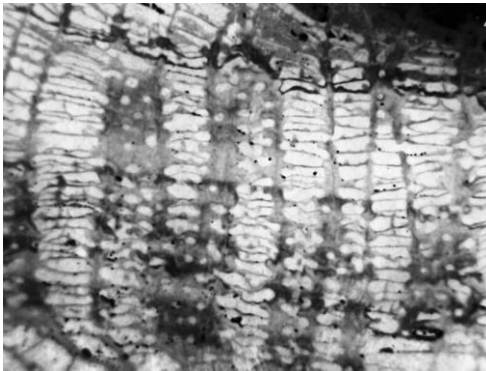


Рис. 4. *Squameofavosites intricatus* Barr. — № 3713, відслонення 45 (с. Рашків), звенигородська світ, пржидольський відділ силуру. Поліпняки сплюснені, побудовані призматичними коралітами, діаметром 1,5–2 мм. Порожнина коралітів заповнена табулами, які розташовані відносно відстані 0,2–0,5 мм, вони 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 загадковими 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 пухуристої цененхіми (Бондаренко 1978). При виділенні видів обов'язковою є числова характеристика (Бондаренко 1981). Геліолітоїдеї дуже різноманітні, поширені від ордовіка до девону (рис. 5–7).

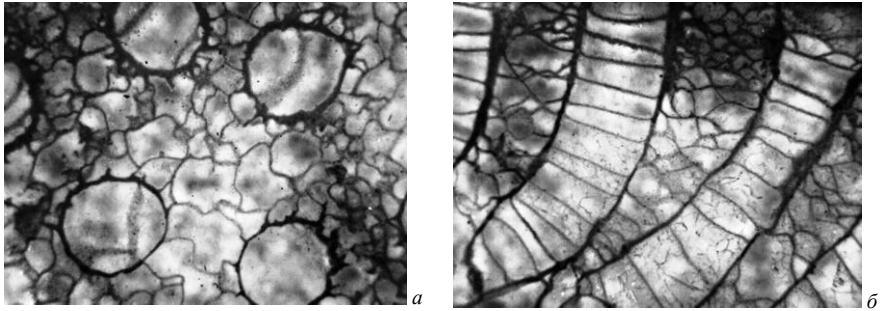


Рис. 5. *Rotalites leleshusi* Grytsenko, 2014 — вид зустрічається у прждиольському відділі силуру (дарахівська світа та її аналоги). Циліндричні кораліти, розділені пухуристою цененхімою. Відстань між коралітами майже дорівнює їхньому діаметру. На зовнішніх стінках коралітів розвинуті екстратекальні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

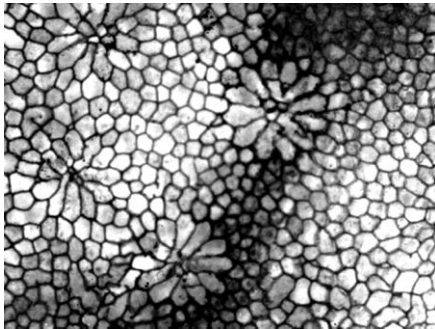


Рис. 6. *Stelliporella lamellata* Pošta ГВ № 1474, св. Коропець-Пишківці — 3, гл. 1230, 6 м. Поліпняки лінзовидні, сплюснені, складені зірчастими коралітами, які розділені дрібними призматичними трубками цененхіми. В середині коралітів є 12 септ, більшість з яких досягають центральної зони, де знаходяться 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.

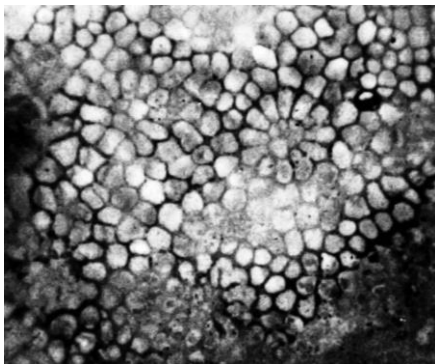


Рис. 7. *Syringoheliolites contraries* Bondarenko, 1971 — ГВ № 7780, св. 1871, гл. 206 м (гринчуцька підсвіта рихтівської світи, лудловський відділ, силур). Поліпняки лінзоподібні та напівсферичні, перетин коралітів зірчастий. Септи утворюють осьову трубку, яка ділиться на дольки. Табули горизонтальні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

За особливостями будови поліпняків 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 пришліфок, які дають змогу реконструювати внутрішню будову раковин (рис. 9).

В ряду штучних видів знаходяться дуже важливі для стратиграфії та геології конодonti. Як правило їх знаходять у вигляді розрізаних 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).

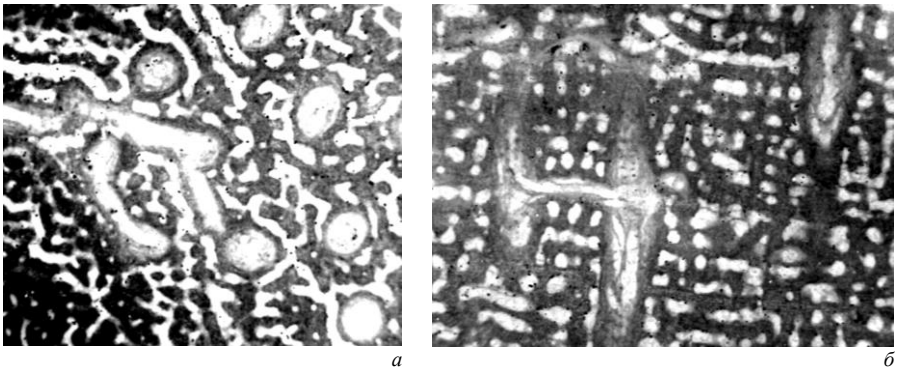


Рис. 8. Симбіоз *Parallelostroma communis* Vogyay. та *Syringopora venusta* Tchud. — відслонення 42 на правому березі Дністра проти с. Сокіл, конівська світа: а — поперечний перетин ГВ №1424, б — повздовжній перетин ГВ №1423.



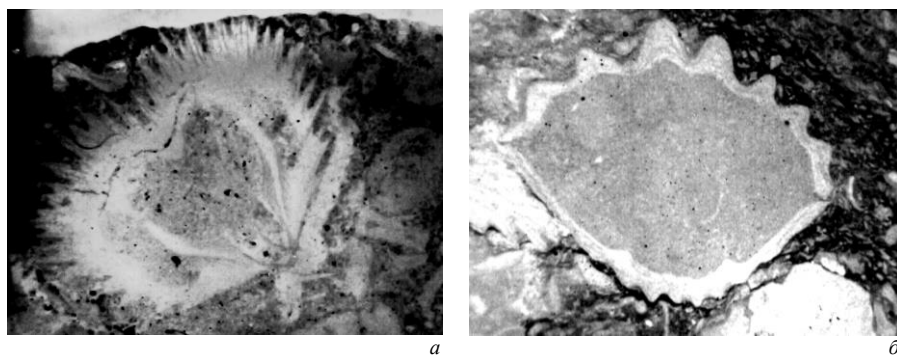


Рис. 9. Перерізи брахіопод: *a* — *Platyorthis ovalis* Pašk., ГВ №8507, св. 5353, гл. 246,7 м (рідкісний випадок в переріз потрапили адуктори та гострі ребра, звенигородська світа, пржідольський відділ силуру); *б* — ГВ № 5946, св.3641, гл.153 м (баговицька світа, лудловський відділ силуру).

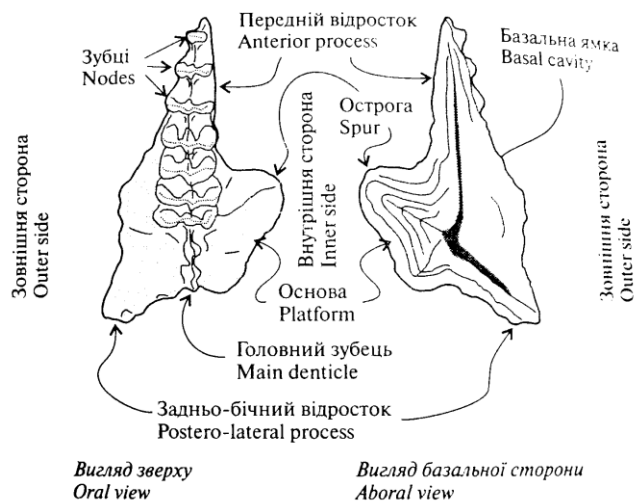


Рис. 10. Морфологічні елементи конодонтів родів *Caudicriodus* та *Icriodus* (за: Дригант 2010: Рис. 2.2).

Видовими ознаками конодонтів є висота, кількість та щільність потрійних зубців, ширина та довжина основи, форма базальної ямки, розмір та форма вушок (губ), форма кильо 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), способу 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 однако- вому ступені всі наведені відміни. Палеонтологи в якості головного викорис- товують морфологічний критерій. В меншому ступені — географічний та екологічний критерії. Можливості геоісторичного критерію палеонтологи ви- користовують відносно широко. Все більшого поширення набуває асто-філо- генетичний критерій різниці видів (Бондаренко 1978). Таким чином, палеон- тологи в певному сенсі, мають певні переваги й знаходяться в більш вигідно- му 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 базу- ється на вивченні онтогенезу та філогенезу, палеоекології, морфології, біогео- графії 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 матеріа- лу 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. Як- що ступінь спорідненості між колоніями не більший одиниці, то вони відно- сяються до одного виду. Коли ступінь спорідненості досягає 1,5, види вважа- ються 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 озна- ки 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 (едікарських, вендських) фосилій розрізняють: циклічні та двобічносиметричні форми; знайдені петалонами — форми, які схожі на листки (fronds) з дисками в основі, що прикріплені до ґрунту; описані предстваники з трипроменевою симетрією; вірогідні губки та моховатки; іхрофосилії; 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 (едікарії) 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.

## Іхрофосилії

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

Іхрофосилії 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 іхрофосилій 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).

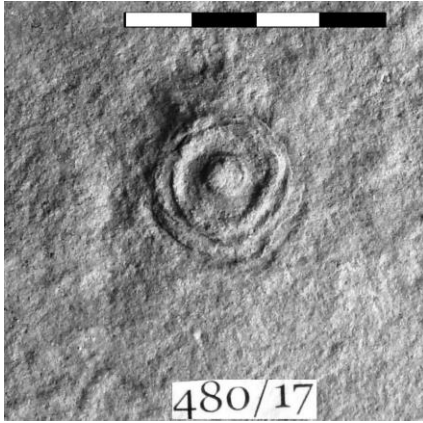


Рис. 11. Слід покою (*cubichnia*) — *Aspidella* sp. — диск прикріплення невизначеної петалонами. Диски прикріплення зберігаються краще самої тварини. В даному випадку відбиток умовно віднесений до категорії негативний ерірельєф. Чітко видно два кільця та в центрі — місце відриву столону. Зовнішній діаметр 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 розрізнити 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 донних 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 травоїдні.

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; синуозними 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 осадки. 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: немєртини, нематоди, нематоморфи, анеліди, сіпункуліди, ехіуриди, погонофори, пріапуліди, фороніди та ентеропнеусти. Додаються класи антозоїв, аплакофорів, голотуроїдеїв та демоспонгій.

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

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

### **Заклучення**

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 танатоценозу, 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 застерегами 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 доквілля.

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.

- Лелешу, В. Л. 1970. Ревизия некоторых раннесилурийских представителей рода *Favosites* (применение электронно-вычислительных машин при выяснении вопроса о синонимике. *Палеонтологический журнал*, **8**: 34–40.
- Лелешу, В. Л. 1968. Об определении степени различия между ископаемыми организмами. *ДАН Таджикской ССР*, **10**: 50–53.
- Спасский, Н. Я. 1977. *Девонские рогозы 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 экскурси*. — *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 сирингопор. *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. Gracia-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 (2<sup>nd</sup> 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 Mohyliv 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. Paleocology of the marine endobenthos. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*, **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. Викопний 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.