

# Поняття виду в біології: аналіз сутностей

Ігор Загороднюк

Національний науково-природничий музей НАН України (м. Київ, Україна)

**Species concepts in biology: analysis of essence. — I. Zagorodniuk. —** The species concept is actively developed in the works of Ukrainian biologists especially of those related to centres of accumulation of biological materials. The oldest centres among them were natural history museums, including the Zoological Museum of the Ukrainian Academy of Sciences. The contribution of research schools into the development of eidological trends, science in Ukraine, and species concepts facilitated the development of scientific centres and the formation of paradigms. Among the main features of the development of eidology in Ukraine was the repeated retreat from the typological paradigm (with numerous returns to it), the increasing impact of population knowledge and variability assessment, the transition to a predominantly geographical component in the analysis of existing biotic diversity, the gradual restriction of the species concept and blurring of species criteria. The author consistently develops the idea that the taxon as construct of taxonomists (as a classification hypothesis for describing diversity) is actually unambiguous only at the level of local communities, i.e. in one-dimensional models, beyond the issue of differentiation of populations in space and time. While preparing this review, considerable attention was paid to the contribution of Ukrainian researchers into the development of the “species” issue and related problems of eidology, including the concept and criteria of “species”, various interpretations of its scope and the variety of designations that have become part of “species pluralism”. The processes of increased grinding of “species” as concepts, categories, and taxa are analysed. Attention is paid to the modern trends of splitting, mainly due to technological progress and new systems of identification of specimens and determination of the heterogeneity of biological material. Progress in species splitting usually ends with revisions that naturally rest on the shoulders of lumpers. The idea that the certainty (reality) of species as a concept, category, and taxon exists only within the limits of biotic communities, i.e. complexes of sympatric interacting population systems, is consistently followed.

**Key words:** species concepts, species criteria, morphology, large and small species, natural history museums.

## Вступ

Концепт «виду» в біології пройшов неймовірно складну еволюцію, в якій відбувалося (і регулярно тривають дотепер) кілька різноманітних дискусій, серед яких варто вирізняти кілька найбільш загальних: 1) тема реальності виду (вид як реальність чи як абстракція, обсяг якої відповідно може мінятися відповідно до точки зору дослідника), 2) вид в угрупованні та вид у просторі й часі (одно- та багатовимірний вид), 3) вид як типологічний конструкт (морфологічна концепція) та як поліморфна і змінна у просторі й часі популяційна система (біологічна, еволюційна та подібні концепції).

В науковій літературі існує надзвичайно багато концепцій, пов'язаних з поясненням цих розбіжностей у точках зору. Частина з них активно розробляли й українські науковці, як з суто ейдологічних позицій (напр. Машталер, 1932; Заверуха, 1980; Загороднюк, Ємельянов, 2003; Мосякин, 2008; Данько, 2013 б), так і практичні систематики, як активно спиралися на відповідні теоретичні розробки (напр., Парамонов, 1935 б; Некрутенко, 1968; Писанець, 2001).

Однією з ключових ейдологічних задач є пояснення понять «критерії виду» та «обсяг виду». На кожному етапі розвитку знань про різноманіття біоти це щоразу пов'язано з новими методичними успіхами у методах аналізу й виявлення таксономічної неоднорідності біологічних матеріалів. Тобто, технології визначають не тільки прогрес в поглибленні знань, але й зміст концепцій (Любарский, 2015). Почалося це з поширення стандартів аналізу «тонкої» морфології об'єктів (напр. аналіз генеративних систем ознак) до застосування квазіморфологічних, а по суті генетичних ознак (напр., число і морфологія хромосом, електрофоретичні

*Correspondence to:* I. Zagorodniuk; National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Bohdan Khmelnytsky St. 15, Kyiv, 01030 Ukraine; e-mail: [zoozag@ukr.net](mailto:zoozag@ukr.net); orcid: 0000-0002-0523-133X

спектри протеїнів) і до більш сучасних суто генетичних систем ознак, як от PCR-аналіз (відкритий 1983 р.) та сучасніший аналіз послідовностей ДНК, включно з бар-кодуванням (напр.: Hebert *et al.*, 2003, 2004 *a*; Barrett, Hebert, 2005; Hajibabaei *et al.*, 2006; Pečnikar, Buzan, 2014).

Тобто кількість видів в природі не мала би змінитися, але на папері ця кількість суттєво зросла (вид на папері: Загороднюк, 2003 б). Від цього ми ніяк не зневірилися у розробках наших вчителів та інших попередників, не відкинули попередні знання і не вважаємо, що все треба повністю переглядати. Ми лише перейшли на новий рівень розуміння біологічної диференціації, дещо змістивши розуміння виду на більш низькі щаблі біологічної диференціації [популяцій]. Кількість видів пішла в ріст, проте це не зменшило увагу і повагу до розробок попередників. Цей парадокс пов'язаний з тим, що сама по собі концепція виду не є універсальною і в межах навіть однієї наукової школи (чи біологічної галузі) не є однозначною. І тут ми множимо неоднозначність концепції (концепту) на неоднозначність критеріїв виявлення видів, які вже не тільки не морфологічні і не описові, але часом й не об'єктивні в сенсі маркування ним спільного фрагмента «родоводу». Особливо це стосується сучасних кладистичних експериментів у філогенетиці.

Розвинувши ідею трансформізму, яка цілком зруйнувала ідеалістичну гіпотезу про те, що в основі виду лежить певна сутність, Дарвін пророкував, що ми маємо звільнитися від марних пошуків сутності терміну «вид»<sup>1</sup>, але ця тема виникає знов і знов, і ніхто не відмовився ні від терміну, ні від розуміння того, що основа різноманіття біоти — це саме види. Навіть у періоди затишшя в таксономії види цікавили генетиків, природоохоронців, ресурсознавців. А при накопиченні нових знань про рівні диференціації популяцій до теми постійно повертаються ейдологи та систематики (часто «два в одному»), тобто ті, хто, власне, і розробляє та впроваджує теоретичні засади опису біотичного різноманіття.

Кожний етап «видодробіння» розвивається на хвилі впровадження нових технологічних розробок (і появи нових критеріїв), ніяк не методологічних, і лише потім настає період осмислення створеного, перегляду концепцій і парадигм. На фазі ж розквіту сплітерства йде затування інтересу до концепту «вид»: всіх влаштовує попередня система поглядів і всі широкі втішені новими інструментами виявлення таксономічної гетерогенності. Власне, цей період триває і тепер; розпочато його було «хромосомними» та «біохімічними» «видами» 1980–2000-х років (Воронцов, 1999), а надалі цю естафету підтримали методики секвенування ДНК, тепер широко впроваджені в усі галузі аналізу біотичного різноманіття (Hoelzer, Meinick, 1994; Gupta *et al.*, 2002; Абрамсон, 2009). Це, в свою чергу, викликало нові дискусії щодо розуміння поняття й обсягу «виду» — як концепту а розумінні різноманіття, так і фактичної ролі в еволюції біоти (Taylor *et al.*, 2000; Bradley, Baker, 2001; Gevers *et al.*, 2005; De Queiroz, 2007; Bickford *et al.*, 2007 *et al.*)

Мета роботи — висвітлити особливості формування і напрямки розвитку ейдологічних знань, ключові напрямки наукових дискусій про поняття і природу біологічних видів як класифікаційних концептів, таксономічних одиниць та еволюційних сутностей, проаналізувати розвиток ейдологічних шкіл в Україні, ключові особливості окремих ейдологічних розробок та їхніх авторів, що в різний час працювали в Україні.

Матеріали цього дослідження були представлені на П'ятій Міжнародній конференції циклу «Природнича музеологія» (Київ, 7–8.10.2019) та Вченій раді Національного науково-природничого музею НАН України (Київ, 12.11.2019).

<sup>1</sup> Ці слова наведено в заключному розділі «Походження видів»: «Ми будемо ставитися до видів так само, як ставляться до родів ті натуралісти, що визнають роди лише штучними комбінаціями, придуманими заради зручності. Можливо, це не дуже втішна перспектива, проте ми назавжди звільнимось від марних пошуків невловленої дотепер і невловимої сутності слова вид» (Дарвін, 1936: 507). Особливий поштовх до розвитку ідей трансформізму дала кладистика, що правда в ній втрапилася категорія «вид», а операційними одиницями стали набори ознак.

# 1. Формування й еволюція поняття

*«Большинство биологов, считающих себя филогенетиками, являются типологами» (Любищев, 1972, post Kirakoff, 1959)*

Поняття «виду» неоднорідне. Вид існує і як поняття (концепція), і як категорія (класифікаційна), і як таксон («видовий» рівень окремішності) (Vosk, 2006). Чи не найчастіше, говорячи слово «вид», мають на увазі щось одне: напр., мову ведуть про «концепцію виду», а не «вид як таксон» в еволюційних теоріях або уявленнях про різноманітність живого як феномен природи. При аналізі філогеній, навпаки, слово вид є недоречним (що і було у Дарвіна). Види як таксони (генетичні, репродуктивні, екологічні окремішності) з відповідними морфологічними ознаками (фенотиповими відмінностями) є не так абстракціями, як ознакованими реальностями. Останнє було в основі лінеївської систематики і лінеївського розуміння виду як морфологічної окремішності (Linnaeus, 1758). Одночасно вікарні форми визнаються видами майже виключно у працях прибічників ідеї мікровидів, тобто географічних рас, прийнятих в політипній концепції виду (включно з расами людей). Врешті, «вид» у позначеннях ресурсів чи об'єктів охорони — це зовсім інша реальність, ніж вид таксономічний та вид в екології.

## 1.1. Вид як класифікаційна категорія

Поняття виду первинно сформувався як операційна одиниця для впорядкування знань про різноманіття біоти, основою чого стали колекції у формі натуралій (музеалій) та «колекції» описів — каталоги, починаючи з Ліннеєвої «Systema Naturae». Ці різні за формою і змістом колекції виконували однакову функцію — *класифікування* за певною системою. Ключовою одиницею в класифікаціях є *вид*. Видовий рівень диференціації визнається ключовим і в аналізі біотичного різноманіття, проте у форматі «популяційно-видового» рівня (Шеляг-Сосонко, Емельянов, 1997 та ін.). У колекціях так само основним рівнем диференціації зразків на серії є *видовий*.

Проте види — це абстракція, на відміну від зразків, це не особина чи група особин, а над-організмозна біосистема, яка характеризується певними емерджентними властивостями, в їх числі мінливістю (включно з географічною та віковою), поліморфізмом, морфологічним діагнозом, генотипом, ареалом. Тобто, позначення окремих особин видовою назвою, зведення діагнозу до переліку ознак типового зразка та інші процедури об'єктивізації поняття «вид», заклали протиріччя поняття з його змістом.

Попри це, концепт виду існує, і не один: серед «концепцій виду» найбільш важливою в музеології і у фолк-таксономії, на яку орієнтовані значна частина музеїв, довідників чи визначників, є *морфологічна концепція*, відома ще як типологічна, основана на сукупності подібностей всіх особин виду та їхніх відмінностях від інших сукупностей. Звісно, проблем додає те, що визначення *виду* побудовані на оперуванні цим самим поняттям «вид», попри заборону в логіці визначати термін через його самого. Тому єдиних концепції та критеріїв «виду» дотепер не існує, хоча й ясно, що нічого кращого за концепт «виду» для класифікування біоти не існує.

Паралельно з названими сформовано низку інших концепцій, включно з номіналістичною та біологічною, що не вирішило питання однозначності обсягу, рангу та критеріїв виду (Парамонов, 1943; Красилов, 1988; Загороднюк, 2001 а; Писанец, 2001). Особливо популярна в «генетичний» період розвитку природознавства біологічна концепція породжує низку питань стосовно морфологічних критеріїв, застосування її до видів із нестатевими формами репродукції, а так само випадків «міжвидової» гібридизації (Загороднюк, 2001 а; Данько, 2010). Попри це, набуває популярності похідна семіотична концепція, за якою вид визначається системою розпізнавання «свій-чужий» і асортативним схрещуванням (Kull, 2016), тобто «вид» підтримує себе зсередини. Застосунок концепції обмежений «видами» з біпарентальними системами репродукції, яких в біоті Землі меншість, плюс такі особливості не фіксуються в біологічних зразках як носіях інформації про біорізноманіття.

Тому на рівні практичної роботи з колекціями або при традиційних теренових дослідженнях морфологічна концепція і надалі залишається найбільш адекватною до задач дослідження біотичного різноманіття, у т.ч. й дослідження еволюційної та екоморфологічної диференціації морфологічно близьких видів (Загороднюк, 2008 b, 2019).

Власне, кожна первинна інвентаризація біоти чи кожна програма фонового моніторингу і збір польового матеріалу супроводжуються поточними визначеннями, а так само кожна ітерація біологічного матеріалу супроводжується відповідною етикетковою інформацією і чим точнішим визначенням. Дослідників, які всліпу збирають матеріал чи вивчають об'єкти без розуміння проблематики і того, що є об'єктом аналізу, небагато<sup>2</sup>, і в нормі дослідники біорізноманіття цього уникають, оскільки для формування знань потрібна не тільки ідентифікація на місці, але й відповідні гіподигми (розуміння всього обсягу таксону з усіма варіантами мінливості тощо) та ідеації (концепти, які становлять предмет дослідження або формуються упродовж дослідження), про що мова далі. Ідентифікація виду, хоч і попередня, є принципово важливою фазою кожного дослідження, і ця процедура часто визначає успіх дослідження вже тому, що може впливати на хід збору матеріалу і розвиток концептів в ході самого дослідження.

## **1.2. Вид як ейдологічна категорія**

Важливо сформулювати головну стартову думку в рамках задач цього огляду (стосовно біоти): *колекції є основою будь-яких класифікацій, а первинно і ключовою підставою для розвитку класифікацій як системи упорядкованих знань та зразків*. Природничі музеї виконують обидві функції — і впорядкування знань (у формі каталогів та описів різноманіття), і накопичення та впорядкування самих зразків (включно з типовими зразками, серіями для вивчення мінливості і поширення).

Вид — категорія більше філософська, ніж практична. Ніхто не бачив вид, оскільки вид — це узагальнення, абстракція, яку фактично не можна описати однозначною та єдиною для різних випадків і об'єктів класифікування системою критеріїв визначення. Це неперервна у просторі й часі система, яка не має однозначних меж у цих координатах, він не є однозначним у філогенетичних моделях і схемах таксономії, оскільки як фрагмент філогенезу і як рівень диференціації «вид» не може бути однозначно визначений (для огляду див.: Загороднюк, 2001 a). В низці контекстів можна говорити про міфологему виду, при тому не одну, а багато, відповідно до дискурсу.

Не випадково центрами розвитку природничої ейдології (від грецьких εἶδος — вид, образ, λόγος — слово) стали природничі музеї. За визначенням, ейдологія — це галузь знань, пов'язана з вивченням образів та їхніх сутностей, зокрема й таких як поняття виду, біорізноманіття, видоутворення. Центральним з них є «вид». В його сутнісному контексті мова більше йде про образ, ніж класифікаційну категорію, аж до тлумачення виду як індивідуальності. В такому тлумаченні поняття подібне до його значення в суміжних галузях, напр. у літературознавстві та філології (Дронь *et al.*, 2007).

Загалом можна говорити про те, що у людей (та ймовірно всіх приматів) існує природна схильність окреслювати «види» за типологічними критеріями (тобто «види як сутності»), без уваги до індивідуальної та інших форм мінливості, і це можна характеризувати як давню адаптацію для оцінки різноманіття в природі (Марков, 2011). Марков пише про *«власний нашому мисленню типологічний погляд на тварин: ми схильні бачити в кожній особині не індивідуальна істоту, а представника того чи іншого виду. Через це ми виявляємося сліпими до проявів внутрішньовидової мінливості»*. Тобто, саме ця особливість блокує наші здатності оцінювати роль мінливості (а тому й еволюції) у формуванні біологічного різноманіття (Загороднюк, 2016), а тому й визначає абсолютне домінування типологічних поглядів в

---

<sup>2</sup> Звісно, у мікробіологів це більш нормально, проте там зовсім ненормально з поняттям «виду».

усіх теоретичних побудовах і зведення кожного з напрямків аналізу природного різноманіття до категорії «вид». Важливим доповненням є те, що класифікування і називання (зокрема й біномне, рід/вид) характерне для всіх мов, і подібні особливості є наддіалектними і наднаціональними (Любарський, 2015). Одна з особливостей людського мислення і мовлення — формування кванторів — позначень або й кількісне вимірювання категорій, множин, об'єктів, лічильних слів, тощо (Шинкарук, 2002); і саме це формує систему класифікування природних об'єктів і базис фолк-таксономії і фолк-номенклатури, які закономірно переростають у наукове знання.

Ейдологічна термінологія, що використовується для позначення видів, дуже різноманітна (варіанти «видів» див. далі), ключовими ж є такі позначення: *genos et eidos* — під і вид (як взаємозалежні логічні конструкції), щоправда є дискусія про варіант перекладу з грецької *genos* = вид (kind) та *eidos* = форма (form), а не звичні наразі рід і вид (англ. *genus* та *species*)<sup>3</sup>, проте у Г. Любарського (2018) прямо вказано на однозначність аристотелівських «*genos* й *eidos* ... з сучасними поняттями *genus* і *species*» (с. 51). Ще з важливих позначень: аристотелівське *eide anonyms* = сучасне *incertae sedis*, тобто таксон (вид?) невизначеного положення (Любарський, 2015), а *atomon eidos* — родовид (ibid.), найнижча класифікаційна категорія, нижче якої лише індивіди, тобто вона відповідає сучасному виду (Гайденко, 1998, цит. за: Любарський, 2018: 51). Ще один «ейдос» — клоківський *syneidon* — це «сувиддя» (Клоков, 1978).

За філософськими тлумаченнями, ейдос — це організуюча зовнішність, яка «дозволяє» речі існувати (бути видимою, мати вигляд, сприйматися як образ); термін вперше з'являється в Гомерівському епосі для позначення зовнішності, а згодом стає еквівалентом поняття ідеї (грец. *іде́а* — зовнішній вигляд, зовнішність), і врешті можна говорити про семантичну пов'язаність поняття *ейдосу* з поняттям *форми*. У платонівській філософії (за Вікіпедією) ейдос розуміється не як зовнішня, а як внутрішня форма, спосіб буття речі, те, на що спрямована мисленнева здатність людини і що дається в міркуванні, без нашої думки про річ та чуттєвих вражень від неї. Ейдос по суті — це платонівська теорія форм (ідей) та аристотелівська теорія універсалій. У «Філософському тлумачному словнику» зазначено, що ейдос «У філософії Платона ... позначає незмінну справжню природу речі, є однією із вічних трансцендентних сутностей, які сприймає людський розум» (Шинкарук et al., 2012).

Розвиваючи поняття «ейдосу», Гуссерль увів поняття «ейдологія», або «ейдетика» та поняття «ейдетичної редукції», коли предмет споглядання розглядають поза досвідом, судженнями чи оцінками, що й робить його пізнаваним (ibid.). Задумуючись над змістом такої процедури об'єктивізації, невільно маємо згадати про засади кладистики та інших напрямків аналізу *філогеній*, проте не видів: таке очищення поняття від суджень, його ідеалізація, є важливим компонентом будь-якого пізнання, зокрема й структури біотичного різноманіття — хоч на рівні локальних угруповань, хоч у великому просторі та тривалому часі. На жаль, статуси і критерії видів, попри теорію універсалій, не є універсальними і визначаються відповідними фахівцями, а по суті є їхнім особистим баченням, тобто свавіллям (Загороднюк, 2001 а). І, як зазначає Г. Любарський (2015), універсаліями врешті виявляються не так види, як категорії, з чим автор беззаперечно згодний.

### **1.3. Вид як продукт диференціації знань та елемент угруповань**

Знання деталізуються, тому й види у систематиків дрібнішають, проте в угрупованнях, тобто на рівні локальних біот, цей процес заморожений: виявлення істинних (симпатричних) видів-двійників — вкрай нечасте явище, і уявлення про видове різноманіття локальних біот з часом мало змінюються. Тобто такі знання (знання про локальне різноманіття), на відміну

<sup>3</sup> Цей факт активно обговорюється в низці праць колег-ейдологів із Зоологічного музею МДУ (І. Павлінов, Г. Любарський, А. Шаталкін) з посиланням на праці Дж. Леннокса (зокрема: Lennox, 1987 et al.).

від знань про диференціацію «видів» у просторі або часі, не подрібнюються, часто лише уточнюються. Це парадокс пов'язаний з різністю видів у екологів та у систематиків: у останніх кількість визнаних нами видів постійно і стрімко росте.

Отже, вид — дуалістичний: у систематиків він інший, ніж у дослідників флори або фауни. Вид у систематиків виразно змінюється у просторі й часі, від диференційований на внутрішньовидові форми, зокрема й географічні раси. Натомість, вид у угрупованнях однорідний (звісно, є віко-статеві групи, касти, личинкові стадії, але всі вони — члени однієї популяції), і саме завдяки популяційній природі вид у угрупованні є одним цілим. Відповідно, саме угруповання як біотичне середовище існування виду функціонує в конкретному просторі й часі, тобто є одновимірним. В угрупованні вид «затиснутий» іншими видами і взаємодіє з ними в усіх формах (конкуренція, мутуалізм, ресурси, хижацтво тощо), окрім лише репродукції (Загороднюк, Ємельянов, 2003).

Власне, такі «місцеві» види, види з місцевих біот, і існують у фолк-таксономії (Atram, 1990; Любарский, 2015). І саме з них і починається систематика, проте ключовою подією переходу фолк-таксономії в систематику є її вихід за регіональні межі (Любарский, 2015). Спробуємо розібратися в логіці формування сучасної таксономії та її первинного («перворідного») зв'язку з локальними біотами. Саме у складі останніх «вид» є найбільш визначеною і однозначною біосистемою, і саме в угрупованнях сходяться всі іпостасі виду: як еволюційної одиниці, як класифікаційної категорії, як таксону, як рівня відокремленості, як популяції, як відповідника та «заповнювача» певної еконіші.

В біологічній класифікації базовою методологічною установкою (за: Мейен, 1977 *et al.*) є те, що в нормі дослідники різноманіття йдуть не від особин (знизу), а від концептів, по суті цілого, здійснюючи з ними таксономічні (класифікування) або мерономічні процедури (розчленування, напр. на життєві форми). Тобто, такі систематичні процедури стосуються не особин, а надорганізмових систем, тобто абстракцій, по суті гіпотез. Так само і назви дають не особинам, а таксонам або меронам. Кожному спостерігачу однією з перших бачиться задача ідентифікувати об'єкт як належний до певного класу, знати його назву. І особливістю аналізу стає не об'єднання, а поділ таксонів, «родів» у термінах логіки. Наприклад, «рід» гризунів поділяють на «родовиди» мишей, полівок, хом'яків, ховрахів, а полівок, у свою чергу, на «види» лісових, польових, водяних, підземних. Ділять, зберігаючи за такими продуктами класифікування емерджентні ознаки, а не об'єднують особин, які є реальними, смертними<sup>4</sup>, носіями певних індивідуальних ознак.

На рівні аналізу локальних біот «вид» є продуктом розчленування угруповання (мерономії) та, до певної міри, відповідником певної еконіші. В такому статусі вид як член угруповання є результатом його диференціації, він представляє певну гільдію (Бігон *et al.*, 1989; Загороднюк, 2008 *b*), і його популяційна природа забезпечує відтворення його в поколіннях і утримання ним необхідного рівня екоморфологічної відокремленості, а отже і заповнення (забезпечення виконання функцій) відповідної еконіші.

У наступній схемі, яку пояснює екосистемну сутність «виду», послідовно викладено *сім пунктів*, з яких кожний наступний пункт базується на попередньому.

1. Класифікація відбувається шляхом ревізій груп або аналізу складу угруповань (множин) зверху вниз, шляхом їх поділу за ознаками спорідненості (в ідеалі апоморфіями), що властиво для таксономії, або шляхом групування особин за зручними для класифікування ознаками (розміри, форма, колір, біотоп), що властиво для мерономії.

2. За логікою пізнання і згідно із п. 1 очевидно є прогресивне подрібнення таксономічних схем (знань про різноманіття), а тому й визнання в часі все більшої кількості родів та видів.

<sup>4</sup> Звісно, такі твердження не абсолютні: мова тут про унітарні організми. Модулярні організми не мають чітких особин, і завдяки вегетативному розмноженню вони можуть бути фактично безсмертними, як і найпростіші.

Тобто це закономірний процес, і кожний новий крок не є протиріччям з попереднім поколінням дослідників чи критерієм ненадійності концепту «вид», хоча й попередні класифікації вважалися для їхніх розробників досконалими.

3. Цей прогрес у розвитку знань (п. 2) визначається не тільки логікою пізнання і все більшою спеціалізацією фахівців (зокрема й спеціалізацією на пізнанні і розумінні різноманіття<sup>5</sup>), але й технологічним прогресом, який дає все нові засоби виявлення таксономічної гетерогенності. Саме тому ейдологи пов'язують (Любарський, 2015) кожний новий виток сплітерства з технологічним прогресом, що цілком логічно.

4. Подрібнення ефективно при аналізі конкретних флор або фаун, тобто з описом симпатричних або маргінально-симпатричних форм, звичайно супроводжує опис складу локальних біот (зокрема й структури угруповань). Будь-яке «розрізання» виду на сегменти зі статусом «малих видів» звичайно проводять у просторі або у часі, і така процедура означає штучне розривання суцільного «полотна» (популяційної системи) на сегменти, визначені більше дослідником, а не природою, жодний з яких не буде надійним через фактичну довільність ліній «розколу» великого виду на «малі».

5. Із загального потоку інформації про реальність «виду» та з п. 4 однозначно слідує, що вид реально існує тільки в локальній системі, тобто поза простором і часом, в яких однозначно існує тільки різноманіття «квазівидів». Іншими словами, ми повертаємося до вихідної точки, з якої починалися фолк-таксономія та фолк-номенклатура: вид реально існує саме в локальному угрупованні (при тому умовно вічно, як і годиться не лише для надорганізованої системи, але й для концепту).

6. Із реальності виду в угрупованні (п. 5) слідує, що система взаємодій виду з іншими подібними має включати будь-які стосунки і варіанти співпраці або антагонізму, окрім репродуктивних — конкурентні, мутуалістичні, коменсальні, аменсальні тощо (докладніше: Загороднюк, Ємельянов, 2003). Тобто, вид як реальність і вид як концепт коректно визначається тільки через інші види, але не близькі (типу аловидів, квазівидів), з якими у нього обов'язково буде (реальний або гіпотетичний) конфлікт через нішове заперечення<sup>6</sup>, а ті, з якими ним досягнуто необхідного рівня екоморфологічної диференціації.

7. У продовження п. 6 — вид реально визначається через екологічно суміжні види, а не через сестринські популяції, які досягли або не досягли рівня видовості (хоча би за якимось одним критерієм). Відповідно, справедливим має бути авторський концепт про те, що вид стає *de facto* новим при входженні в *нові* для нього угруповання, зокрема й в результаті розселень (експансій або інвазій), тобто стає *новим* через *нові стосунки* з нові для нього видові асамблеї (Загороднюк, 2003), а не через неоднозначні гіатуси чи репродуктивну ізоляцію від родинних популяцій. Першою фазою у формуванні нового статусу, окремішності, є «новий для угруповання», яке надалі його «модифікує» системою стосунків з іншими видами, яка стає суттєвішою за стосунки з материнською популяцією.

У контексті цієї ідеї, обговорюючи окремі положення цієї праці з фітоценологами, які висловили свою чітку позицію в стилі «тема видів дуже мутна, нам вистачає мутних угруповань», автор з'ясував важливу деталь: «мутними» є не самі угруповання, а їхні відмінності від інших угруповань, позаяк види в угрупованнях (на відмінну від видів взагалі) є насправді

<sup>5</sup> Як це неодноразово підкреслювалося (Berlin, 2014; Любарський, 2015), існує межа в обсязі знань про дискретності, і в нормі дослідник оперує 500–700 одиницями, що цілком достатньо для фолк-таксономії (правило «Nature's Fortune 500+»), і тому перехід краєзнавчого знання (напр. про всіх рослин певної місцевості) до знань про глобальне різноманіття супроводжується звуженням знань до об'єктів однієї групи (напр. всіх видів однієї родини) або всіх груп, але тільки їх (напр. родин і типових родів ссавців: Харчук, Загороднюк, 2018).

<sup>6</sup> За Х. Борхесом (2017), зустріч зі своїм двійником означає смерть, що й слідує з усіх моделей екоморфологічної диференціації видів і по суті є філософським тлумаченням *Принципу конкурентного виключення Гаузе*.

найбільш чітким елементом аналізу, незалежно від ширини концепції виду і відповідної назви великого чи малого виду. Пристрасті виникають при аналізі варіантів угруповань, коли виникає ризик маніпуляцій при тлумаченні схожості або відмінності угруповань залежно від обраної (вужької або широкій) концепції виду, хоча ясно, що первинно всі починають з видів-агрегатів, аж ніяк не мікротидів.

## 2. Вид як гіподигм та його трансформації

### 2.1. Від фолк-виду до таксону

Концепт виду сформувався однозначно на рівні досліджень локальних угруповань, тобто в межах фолк-таксономії (включно з фолк-номенклатурою). Такий підхід, цілком зрозумілий з історичних причин, з розвитку досліджень в конкретних центрах на конкретному матеріалі і подальшого й доволі поступового розширення меж аналізованих територій, відноситься до концепту одновимірного виду. Останнім очевидно є «вид як член угруповання» (або «вид у складі регіональної біоти»), який суттєво відрізняється від «виду як популяційної системи» (Загороднюк, Ємельянов, 2003)<sup>7</sup>.

Власне, тільки на такому одновимірному рівні вид є однозначним (Загороднюк, 2001 *a*), на відміну від популяційної системи, яка розгорнута у просторі й часі, постійно змінює свій обсяг і систему стосунків з іншими популяціями (гібридизація, конкуренція, інвазивність тощо), прагне до росту чисельності, ареалу, кількості географічних рас, мінливості та внутрішньовидової диференціації, тобто всього, що складає поняття «біологічного прогресу». Останній («прогрес») очевидно веде до формування великих «політипних» видів з надвисокою мінливістю всіх рівнів (популяційна, вікова, статеві, географічна), яка завершується формуванням складних полівидових комплексів з доволі різними рівнями диференціації їхніх складових.

Власне, тільки на рівні регіональних біот складові такого «політипного виду», а по-суті надвиду, набувають однозначності у тлумаченні їхнього обсягу, і саме тлумаченні на рівні біотичних угруповань, тобто в одновимірній моделі, без аналізу змін (мінливості й диференціації) у великому просторі й тривалому часі. Тобто, однозначність виду має місце тільки поза феноменами географічної мінливості та еволюційних змін у філогенетичних рядах. А тому мова має йти про те, що вид (як концепт і як продукт класифікування) є однозначним тільки при аналізі локальних чи регіональних біот. Це повертає нас до вихідної точки — фолк-таксономії, з якої все і починалося.

За Г. Любарським (2015), систематика<sup>8</sup> починається при виході за межі регіону, при аналізі обсягу всього наявного різноманіття. Ця точка зору поширюється ним і на номіналістичні види (фолк-номенклатура), і на таксономічні (фолк-таксономія). Види-назви у фолк-номенклатурі можуть мати зовсім інший обсяг за обсяг видів у систематиків, часто це родовиди, проте рівень таких знань часто достатній для опису локального різноманіття («в цьому лісі живуть зайці, лисиці, вивірки, борсуки, кажани і миші»). Проте, в описах видів звичайно є суміш менш суттєвого (біологічні особливості, віко-статеві та інші групи, модифікаційна мінливість) та ключового, і науковець має відкидати з опису вторинне: «для наукової обробки

<sup>7</sup> Стисло: в угрупованні (у статусі «вид як член угруповання») оптимізація структури виду йде в напрямку зниження міжвидової конкуренції, збільшення обсягу мутуалістичних (та інших нерепродуктивних) взаємодій з іншими видами, контролю екоморфологічного типу, широти мінливості та меж еконіші, контролю росту чисельності і неможливості захоплювати суміжні ніші (оселища) (за: Загороднюк, Ємельянов, 2003).

<sup>8</sup> Автор слідом за Етреном (Atran, 1990) говорить науку в цілому, яка починається тільки при виході у надрегіональний рівень (с. 67, 121). Щоправда, дослідження багатьох біологічних тем (напр. структури угруповань, динаміки популяцій, урбанізації) не вимагає розгортання досліджень у просторі і на всьому можливому матеріалі. Вивчення біотичного різноманіття також не обмежується аналізом географічної диференціації, хоча цей напрямок є важливим (Парамонов, 1934, 1935 *b*; Попов, 1950; Клоков, 1974, 1978 *et al.*).



такий народний вид вирізається зі всіх природних умов, в ньому виокремлюють незмінні суттєві риси і в такому вигляді народний вид стає науковим видом, який і включають в таксономічну систему» (Любарський, 2015: 129).

Останній момент, по-суті, є породженням типологічної концепції: виокремлюється зразок та готується зразковий опис, в якому підкреслено сутнісні ознаки і залишено поза увагою або внесено лише в додаткові коментарі всі інші ознаки. Зокрема й ті, що є варіантами мінливості будь-якого типу. Напевно, саме так і народилася таксономія разом із морфологічною концепцією виду. Вид як ідея, як образ, отримав ключові (сутнісні) ознаки, а в додаток до них і гіатус, тобто диференційний діагноз. Саме такою, напевно, і була регіональна (народна) таксономія і той варіант морфологічної концепції виду (родовиду), який задавав шаблони (гризуни, миші, хробаки, хрущі) і призвів до подальшого опису численних «малих» видів, надто з суміжних теренів, яких згодом «втискали» назад в тепер розширені межі політипних видів або описували «малі» роди. Так почався нескінчений цикл *ламперства та сплітерства* (див. далі, п. 2.3).

Доволі скоро це призвело до розробки низки спеціальних концепцій виду (біологічна, філогенетична, еволюційна, екологічна) і врешті — до ідеї «плюралізму концепцій» та визнання різності видів та різності концепцій у стосунку до різних груп та різних ситуацій (Павлинов, 2009; Павлинов, Любарський, 2011)<sup>9</sup>. Трохи згодом поява «молекулярки» додала спочатку спільних знаменників всьому різноманіттю таких концепцій, проте так само породила нову хвилю сплітингу (Абрамсон, 2009), фактично з неконтрольованим спільнотою (зокрема й «хранителями» систематичних чеклістів) валом описів нових таксонів, часто без дотримання правил (тим паче правила для типологів!), хоча цей процес і був затребуваним через надвисоку увагу до концептів біорізноманіття та ДНК-штрих-кодування видів (Павлинов, Любарський, 2011).

## 2.2. Від тину до гіподигма

Юрій Некрутенко (1968) слідом за Дж. Сімпсоном (Simpson, 1940)<sup>10</sup> пропонує визначати сукупний матеріал, який призвів до визнання й опису нового виду як «гіподигм» (*hypodigm*), тобто сукупну вибірку, вивчення й аналіз якої передують позначенню типового зразка і в якому всі особини (зразки) є рівними, з однаковою вагою при підготовці опису нового виду. Гіподигм може включати сотні особин, яких неможливо перелічити в описі, а також синонімію, кадастр та інші факти. Гіподигм є основою протологу, тобто опублікованої текстової, табличної та графічної інформації, яка стосується виду, окрім самих типових зразків, а тим паче всього гіподигма. У поняттях морфологічної концепції виду (іншу це і не припускає) сенс опису порівняно з гіподигмом полягає у відсіві модифікаційної мінливості (ознак локальних форм), що і формує *фазовий перехід* від народної таксономії до власне наукової системи (див.: Любарський, 2015: 129).

Фактично концепт «гіподигма» дозволив перейти від номіналістичної концепції виду до популяційної: тип є носієм назви, проте він не характеризує мінливість, віко-статеву диференціацію, поширення та інші особливості виду, що входять в його значимі ознаки. Це робить гіподигм, а на рівні типології — типова серія. З типологічної точки зору концепт гіподигма розвинувся задля розширення «номенклатурної» функції типового зразка в бік реєстрації (опису) мінливості, що врешті відобразилося в понятті «типової серії», проте типова серія так і лишилася носієм назви (Павлинов, 2015). Хоча це стало «відкотом» до первинного тлумачення виду, вдалося стримати розквіт сплітингу і перейти від аналізу діагнозів до мінливості як

<sup>9</sup> Як справедливо зауважує І. Павлинов, «в Природі реально існує біологічна надорганізмova різноманітність, вона багатонасипектна, розібратися і виокремити в ній щось, що зватиметься «видом», можна, лише озброївшись відповідною теорією. Таких теорій, які формулюють різні концепції виду, може бути багато» (Павлинов, 2009). Тобто, різність «видів» визначається не тільки різністю в природі, але й різністю задач.

<sup>10</sup> Прим. автора: Мова напевно про статтю в "American Journal of Science" (в бібліографії немає), проте є новіші видання праць Сімпсона з «гіподигмом», зокрема його книга 1961 р. (Simpson, 1961).

характеристики видів, у т. ч. з виразною динамікою ознак у просторі (географічна мінливість, підвиди, аловиди) й часі (зміни видів у часі, хроновиди). Гіподигм існує не лише на фазі підготовки опису, але й «супроводжує» вид в усіх його подальших згадках, стає іманентною його властивістю<sup>11</sup>.

У практиці таксономічних досліджень «гіподигм» згадують у край нечасто. Проте він є очевидним елементом таксономічного дослідження: систематик спочатку «бачить» вид, а вже потім готує його опис, значно спрощений і формалізований порівняно з первинним баченням. Це бачення має назву *ідеації*, що докладно розглянуто у Г. Любарського в його монографії «Народження науки» (Любарский, 2015).

У стосунку до таксономії Г. Любарський зазначає, що ідеація — це фактично формування концепту виду (або роду)<sup>12</sup> в уяві дослідника, первинної ідеї, моделі, яка суттєво доповнює сам фактичний об'єкт: «*при уважному вивченні і розгляданні предметів в уяві людини виникають деякі образи, які так само є «частинами» предметів, відносяться до предметів з тою самою необхідністю, що й їхні зримі частини*» (Любарский, 2015: 130). Продовжуючи цю думку, необхідно зауважити, що вид — це те, що ми про нього думаємо. Власне, тому маємо такі різні трактування критеріїв та обсягів видів. Врешті, тому видами можуть називати навіть гібриди (зокрема й клетони), або навіть клітинні лінії, як у випадку зі славнозвісною Гелою, *Helacyton gartleri* — культурою ракових клітин людини, по суті одноклітинним дериватом приматів (Van Valen, Maiorana, 1991), хоча це й викликає чимало питань (Duesberg et al., 2011).

### 2.3. Лампери та сплітери, таксономічні інфляції

*«...сплітери створюють дуже маленькі таксони — їхні критики кажуть, що якщо вони можуть розрізнити двох тварин, вони розміщують їх у різних родах... а якщо вони не можуть розрізнити їх, то вони розміщують їх у різних видах. ... Лампери створюють великі таксони — їхні критики кажуть, що якщо хижак не є ані псом, ані ведмедем, то вони називають його кішкою» (Simpson, 1945: 23)*

Таксономістів їхні колеги часто згадують в системі категорій «лампери» та «сплітери», від англ. «lumpers» та «splitters»<sup>13</sup>, залежно від їхнього підходу до визнання відмінностей чи спільності між організмами. За вікіпедійними визначеннями, «*лампери та сплітери — це протилежні фракції в будь-якій дисципліні, яка займається розміщенням окремих зразків за чітко визначеними категоріями*», зокрема й у біологічній систематиці. «Лампер» — це людина, котра трактує зразки широко, припускаючи, що відмінності не такі важливі, як подібність за певними ознаками. «Сплітер» (розділювач), навпаки, обирає чим точніші визначення та створює нові категорії для класифікування зразків, які відрізняються ключовими ознаками (Mallet, 2004; Forth, 2015).

Мейнстрімом наразі є сплітерство (Zachos, 2015), що не дивно, оскільки кожний сплеск сплітерства в систематиці є відповіддю на появу нової техніки розрізнення таксонів (Любарский, 2015) і, по-суті, відзначається не так новими знаннями, концепціями чи парадигмами, як новими технічними можливостями, і попервах — лише ними.

<sup>11</sup> С. Мейен справедливо зауважує (Мейен, 1977), що всі описи є імовірнісними: наприклад, ніким не доведено, що наші прадіди були евкаріотами, проте це приймається в нашу спільну характеристику. Ознаки, зокрема й ключові, нерідко домислюються дослідниками або не перевіряються. Подібний феномен виявлено автором в описах кажанів роду *Eptesicus*: для них вважалася діагностичною відсутність епіблеми, проте для групи з типовим видом показано її виразну наявність у частині популяції та аловидів (Загороднюк, 2009 а).

<sup>12</sup> Мова загалом може йти про будь-який концепт — таксон, явище, структуру, здатність.

<sup>13</sup> Можна перекласти як «об'єднувачі» та «розколювачі». У стосунку до видів інколи вживають кальку з російських «видодробители» та «видообъединители» (Воронцов, 1999). Появу терміна «видодробительство» М. Воронцов пов'язує зі спадком Дарвіна: той неодноразово підкреслював умовність меж між видом і «різновидністю», що по суті й стало теоретичним підґрунтям для прибічників концепцій «*малих видів*».

Є певна цикліка у чергуванні ламперства та сплітерства. Фактично кожний новий цикл розвитку методик виявлення гетерогенності біологічного матеріалу веде до розквіту сплітерства (тонка морфологія, хромосоми, електрофорез білків, ПЛР, секвенування ДНК). У «стадіали» в історії таксономії маємо відповідний «реванш» ламперів, які мають осмислити весь попередній вал новоописів, провести перегляд і *впорядкування* даних, накопичених у попередню фазу ревізій. Наразі сплітинг визначається розвитком методик ДНК-аналізу зразків, метою якого є тестування всіх можливих гіпотез, зокрема й давно відкинутих, з виразною метою максимально змінити систему знань, отриману від попередників, демонструючи тим самим високі роздільні здатності нових методик.

Через значний розквіт сплітерства в середині ХХ ст. в українській ботаніці Михайло Котов підняв питання щодо накопичення «*критичної маси критичних видів*» (вслів мій, І. 3.). За його підрахунками, майже 30 % реєстрованого різноманіття не витримує критики (рис. 1), а рівень унікальності й ендемічності біоти не виправдано піднято чи не на рівень Гавайїв<sup>14</sup>. Закономірним підсумком стала ревізія сплітерства, почата М. Котовим (1965) та школою дослідників, що практикували експерименти з вивчення мінливості й спадковості ознак, щоби «очистити нашу флору від фіктивних видів» (Прокудін, 1967: 92).

В УРСР у дикому стані зростає 3545 видів вищих спорових і насінних рослин, з них — 714 видів ростуть лише в Криму. З території УРСР в різний час описано 1180 нових видів, при цьому тільки в радянський період (1917—1964) — 840 видів. З описаних видів не менше 280 не можна вважати видами в нашому розумінні цього поняття.

**Рис. 1.** Цитата М. Котова (1965: 96) про накопичені перегини в поглядах на таксономію рослин флори України внаслідок затяжного періоду сплітерства.

**Fig. 1.** A quote from M. Kotov (1965: 96) on the accumulated problems in views on plants taxonomy of the flora of Ukraine due to the prolonged period of splitting.

Попри виразну підтримку ідеї малих видів та їхніх серій (і відповідного концепту «видів-агрегатів») таксономістами того часу (напр.: Цвелев, 1966), доволі скоро проявилася виразно жорстка позиція фахівців, які стоять на засадах політипної концепції виду (Шеляг-Сосонко, Дідух, 1975; Ена, 2007 *а*). Фактично з огляду підсумків досліджень фітобіоти України 1975 р. (Шеляг-Сосонко, Дідух, 1975), почалася епоха повернення до політипної концепції виду<sup>15</sup>, і на думку А. Єни (Ена, 2012) саме ця праця 1975 року стала віхою у зміни парадигми і відході від мікрovidів. Врешті, у Чеклісті судинних рослин України було дотримано «помірно вузької» концепції виду (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), загалом з помітною симпатією до комаровсько-клоківської школи.

Розквіт сплітерства в різні періоди пов'язаний не лише з технічним прогресом у засобах виявлення неоднорідності, але й з людським фактором. Тут, на думку автора, можна вбачити три складові: 1) описи нових таксонів нерідко пов'язані з досвідом дослідника, і новоописи особливо характерні для початківців (надто дисертантів), мало посвячених у мінливість популяцій і таксонів (докладніше: Загороднюк, 2016), 2) існує проблема «мерономічного голоду», пов'язана з існуванням певної когорти або й шкіл фахівців, по-суті «навчених» на сплітинг, який є основою їхньої професійної діяльності (Загороднюк, 2001 *а*), 3) фактор марнославства, коли нові описи дають певний рівень визнання і деякий час залишаються незаперечними через такт або відсутність опонентів. Очевидно, що ламперство в систематиці — це значно

<sup>14</sup> Порівняння належить М. Котову і наведено А. Єною за спогадами В. Протопопової (Ена, 2012: 35).

<sup>15</sup> Автори прямо вказують: «*наявність у флорі України поліморфних широкоареальних видів призвело до того, що було описано низку локальних видів без достатнього врахування морфолого-генетичної мінливості, що має місце в природі*» (с. 1137); і далі: «*неминуче виникає необхідність перегляду таксономічного рангу багатьох форм, описаних за останні десятиліття в якості самостійних видів, яка представляють собою раси поліморфних видів, встановлених переважно за морфологічним та географічним параметрам*» (с. 1138).

марудніша справа, яка вимагає тривалої рутинної праці і дає мало принципово нових результатів, а нерідко завершується лише «відкотом» до однієї з раніше визнаних класифікаційних систем або їхнього варіанту.

Як наслідок, сплітери досягають успіхів у розумінні переважно мікроеволюційних процесів, позаяк лампери — розробники «надвидових» концептів, зокрема й філогенетики, макросистематики, структури й еволюції біотичних комплексів. Проте всі вони незмінно сходяться на перехресних питаннях — мінливості, видоутворенні, біогеографії тощо. Сходяться і знову розходяться. До нового синтезу. Проте синтез — це переважно робота ламперів — побудувати систему знизу не просто, а часто й неможливо, оскільки її властивості визначаються далеко не лише особливостями особин чи жорданонів. І дуже добре, коли в одному досліднику одночасно «живуть» лампер і сплітер, проте частіше така діалектика реалізується в різних наукових школах.

**Таксономічні інфляції** — закономірний результат періодів сплітерства.

Завдяки розширенню масштабів таксономічних ревізій та розвитку все нових методик виявлення гетерогенності кількість визнаних видів живих організмів невпинно зростає. Періоди і прояви ламперства не компенсують наслідки тотального сплітингу.

Загрози таксономічних інфляцій появилися давно, в розквіт сплітерства на початку і в середині ХХ ст., що особливо яскраво проявилось в ботаніці (див. вище) і на загрозу чого вказував А. Тахтаджян (1955). Монотипізм та мікровиди породили багато складностей, пов'язаних не лише з проблемами порівнянь біот чи оцінками рівня ендемізму (Ена, 2007 *a*), але й з практикою визначення матеріалу і окреслення критеріїв виду<sup>16</sup>. Не меншою проблемою став перегляд засад опису таксономічної структури біоти, потреба введення додаткових позначень широти таксону (ряд, група, *ex grege*, *sensu stricto*), дробіння підродів і введення понять надвиду (Майр, 1947; Naffer, 1986), виду-агрегата (Неууд, 1963; Цвелев, 1966), комплексного виду (Мина, 1986), полівиду (Загороднюк, 1998). За Е. Майром (1947), «надвид — це монофілетична група географічних вікаріатів (аловидів), відмінності між якими занадто великі, щоб їх об'єднувати в один вид» (с. 265).

В останні десятиліття фактично йде неперервна таксономічна інфляція, неодноразово відмічена при аналізі різних груп і проблеми в цілому (Загороднюк, 2001 *a*; Isaac *et al.*, 2004; Загороднюк, Ємельянов, 2008)<sup>17</sup>. Поступово ми входимо в той стан, коли мало хто може однозначно пояснити, що таке «вид» та які його критерії. Окремішність філетичних ліній, реконструйованих за материнською (мтДНК) чи батьківською (гаплогрупи Y-хромосоми) системою ознак, дедалі частіше подається як критерій видовості. Проте інших критеріїв, як правило, й немає, і, понад те, їхня відсутність часто використовується як аргумент цінності й незамінності застосованого метода виявлення гетерогенності. Перевірок таких результатів морфологією чи навіть ареалами ніхто в нормі не проводить. Найбільш стриманими в цьому виглядають розробники філогеографії, для яких важливим є не факт чи лінія сплітингу, а вся картина просторового розподілу мінливості (Avice, 2000; Загороднюк, 2005; Абрамсон, 2007).

І тут варто сказали те, з чого почато цей розділ (п. 2.1): однозначність у визначенні виду виявляється лише у випадку одновимірних видів, тобто при аналізі угруповань. Натомість, будь-які молекулярні новини стосуються, як правило, відмінностей між географічними популяціями, нашвидкуруч названих «видами». Попри це, в кожному локальному угрупованні

<sup>16</sup> Закономірно сформувалася потреба перегляду визначників, проте часто нездоланною ставала задача однозначного опису ознак видів, тобто по суті їхніх критеріїв, серед яких стали домінувати географічні.

<sup>17</sup> Взагалі важливо зазначити, що «інфляційна» складова таксономії значною мірою пов'язана з одним із первинних значень виду в латині і похідних мовах: *specie* = карбована монета, тобто щось найменше, але окремішне. За Вікісловником (англ.): «*specie* — карбовані гроші; монета; *specie*: 1) тип або вид/варіант/сорт (*type or kind*) у різних варіантах використання фрази *in specie*; 2) гроші, особливо у вигляді монет, виготовлених із дорогоцінного металу, які мають внутрішню цінність; карбування монет».

маємо «той самий» *один вид* зі складу ревізованого надвидового комплексу. Тобто на рівні конкретного угруповання нічого, як правило, не міняється — що мали, те й маємо. Лише інколи треба змінити актуальну назву, не більше.

Суть таксономічної інфляції фактично полягає в тому, що відомі підвиди підносять у ранг видів внаслідок зміни «видової концепції», аж ніяк не нових відкриттів (Isaac *et al.*, 2004). Ясно, що слідом прийде час ламперів. Розкидані каміння необхідно буде збирати і складати у купи, «малі види» мають бути вбудовані в таксономічну ієрархію, яка і стане об'єктом нового аналізу. І точкою відліку знову будуть колишні «великі види».

#### **2.4. Вид як окремішність та реальність, емерджентні ознаки**

Окремішність виду як концепту, як відмічено вище, закладена в вихідному понятті «*specie*» — як невеликої й далі неподільної окремішності (у визначеннях — «чеканна монета», «таксономічний вид», тобто щось конкретне, окремішне, далі неподільне). Вид як цілісність розглядають різні дослідники, розуміючи під цим його дальшу неподільність (що багаторазово опротестовано кожним наступним поколінням таксономістів). За К. Завадським (1968), цілісність визначається тим, що «*вид є племінною спільнотою, об'єднаною внутрішніми зв'язками, ... які консолідують його в цілісну систему, є видовими адаптаціями, що корисні виду як цілому*» (с. 168).

Осмисленості таким визначенням додає поняття монофілії, яке, тим не менш, не є універсальним, а також явище панміксії в окремих популярних для аналізу варіантах популяційних систем<sup>18</sup>. Тобто, базова ейдологічна установка на цілісність або й навіть «вид як особистість» стає дуже непевною при переході аналізу на популяційний рівень. Останнє вкотре підкреслює, що концепт «виду» суперечить концепту популяції, а тому «біологічна» концепція виду, сповідуючи ключову роль репродуктивних механізмів у *підтриманні* цілісності (Майр, 1974), саме тому й є вразливою до критики. В екологічній парадигмі вид як член угруповання має зовсім інші механізми підтримання цілісності, пов'язані з тиском суміжних видів, місцем в гільдії та загалом проблемою утримання ніші та утримання в ніші (Загороднюк, Ємельянов, 2003).

Тема цілісності як один з проявів окремішності піднімається регулярно. Зокрема, вона є ключовим сегментом біосеміотичної концепції виду (Kull, 2016), згідно з якою до критерію «сімейної схожості» (який є по суті типологічним і позаприродним, визначеним вміннями дослідника) існує система природної цілісності («критерій природного виду»), яка визначається «індивідуальними вікнами розпізнання» (*ibid.*), тобто системою самоідентифікації особин в координатах «свій-чужий» і бісексуальною системою розмноження. По суті мова має йти про систему підтримання панміксії, але не абсолютної, а шляхом асортативного схрещування, яка створює унікальну структуру невивадкових зв'язків і тому є селективною, а отже й з адаптивними ефектами. Але все це по суті стосується лише кількох систематичних груп, які близькі до людини, а тому тема настільки ж зрозуміла для дослідників і студентів, наскільки й не універсальна.

Очевидно, що на рівні існування концепту «вид» на його тлумачення могли впливати й мовні особливості наукових спільнот. Так, грецьке *είδος* найбільше відповідає зовнішньому вигляду (також див. далі); латинське і слідом британське *et al. specie* більше відповідає окремішності або сорту. Сучасне українське *вид* тісно пов'язане з морфологією, позаяк давніше українське *pid* має філогенетичні конотації, як і словацьке та чеське *druh* (подібне до «суміжний», «ще один») польське *gatunek* (нагадує «гачі», що подібно до словацького «*druh*») сербське *vrsta* (в розумінні фрагмента), болгарське, білоруське *вид*, литовське *rūšis*, верхньолужицьке *družina* (майже як словацьке). Заміна в українській термінології «роду» на «вид», що сталася у 1920-х роках, могла стати прихованою причиною розквіту типології й сплітерства

<sup>18</sup> Щоправда, панміксія (і взагалі гібридизація всіх типів) доволі суттєво порушує чіткість монофілетичних концептів, як і монофілія і дивергентна еволюція не дуже дружать з концептом панміксії.

1930–1980-х років. Проте типологія не була суто українським продуктом. Типологічне мислення властиве чи не всім приматам, починаючи з понять ідеалів (*ідея* також вихідно означає *вигляд*), зразкових прикладів тощо.

Типологія як перша й найповніша ейдологічна доктрина взяла від Платона й Аристотеля поняття світу ідеальних сутностей (вид, його опис і тип) та реальних об'єктів (особин як варіантів мінливості), тобто спиралася на концепт абстрактного виду і реального типу (зразка), позаяк біологічна концепція взяла «середину» — популяцію як сукупність особин з надіндивідуальними системами ознак, серед яких є як суто екологічні, мало дотичні до виду (народжуваність, смертність, віко-статеві і просторова структура тощо)

Врешті, в низці випадків можна говорити про міфологему «виду»: абсолютна більшість дослідників видів чи біотичних угруповань не візьмуться пояснити що таке «вид», проте підсвідомо розуміють його в полі інших переважно абстрактних понять, таких як генотип, ареал, ізоляція, панміксія, цілісність, гіатус тощо (подібні емерджентні ознаки виду перелічено у праці: Завадский, 1968). Проте, у кожного дослідника є віра в концепт виду і роду та є серія оцінок, які визначають ці поняття в межах конкретної групи організмів. Тобто, можна говорити про міфологему «вид», яка суттєво корегується дослідницькими конотаціями. Звісно, дослідники мають прагнути до денотації поняття, його очищення і подальшої роботи з максимально чистою ідеєю (в аристотелівському розумінні), проте якраз практика показує, що є групоспецифічність і є точка зору (по суті свавілля) дослідника. І саме тому міфологема «виду», як і кожна міфологема (Костюк, 2011), залишається незмінним атрибутом всіх досліджень біотичного різноманіття, попри неоднозначність критеріїв виду і відсутність універсальних визначень.

Рятівним кругом, який незмінно дозволяє зберігати концепт «виду» як універсальне біологічне поняття, в усі часи виступали різні варіанти типологічної (надто для музейників і таксономістів) та семіотичної концепцій (надто для дослідників видів як популяційних систем та видів у складі угруповань) тощо. Як неодноразово зауважував у своїх високо креативних творах О. Любищев (1971, 1977) щодо реальності «виду», вид — він таки реальний, але в різних контекстах його реальності різні<sup>19</sup>. Найголовнішою реальністю є існування виду у структурі угруповань (Загороднюк, Ємельянов, 2003), і всі ті властивості, які могли би бути приписані у якості емерджентних для виду, властиві й популяціям. Власне, в угрупованні також вид існує у формі конкретної популяції.

Одночасно для багатьох дослідників-систематиків і в цілому дослідників, що працюють не з популяціями чи угрупованнями, а з окремими зразками або їх серіями, вид — це передусім особина або вибірка, носій ознак і відповідної назви. Як зауважив у коментарі до рукопису цієї праці один з колег, *«природа не продукує а ні види, а ні таксономічну ієрархію, вона продукує особин, і тільки їх, з покоління в покоління, протягом часу існування біому. І власне природа (еволюція) творить це ж саме сплітерство, яке ми — дослідники — намагаємося впорядкувати методами ламперства..., підганяючи під себе існуючі (чи творячи нові) концепції.»* (Л. Рековець, особ. повід.).

Виходячи з того, що емерджентні (новонабуті) ознаки — це ознаки, властиві певному рівню організації систем (напр. організму, популяції, угрупованню), аналіз ознак, які приписують

<sup>19</sup> Понад те, варто пам'ятати про те, що існує три різні уявлення про реальність: «універсальне до речі» (Платон), «універсальне в речі» (Аристотель) і «універсальне після речі» (Демокрит) (Любищев, 1977). Перший концепт (види реалізують ідеї заповнення «простору», заповнюють існуючі ніші тощо) найбільше захоплює «чистих» ейдологів, філософів науки, креаціоністів. Другий концепт «дозволяє» більше еволюційних експериментів природи і таксономічних вправ дослідників. Третій відповідає більше доктрині «Загубленого світу», в якому ще належить все відкрити (своєрідний рай для альфа-систематиків і палеонтологів), при тому якість речей залежить від способу їх пізнання, зокрема від наявності та вмінь спостерігача. Важливо додати, що останнє особливо яскраво проявляється в темі дослідницького дальтонізму (Загороднюк, 2016).

«виду», є доволі бідним<sup>20</sup>. «Десятка» Завадського (1968) включає: 1) чисельність, 2) тип організації, 3) відтворення, 4) дискретність, 5) екологічна визначеність, 6) географічна визначеність, 7) різноманіття форм, 8) історичність, 9) стійкість, 10) цілісність (Завадский, 1968: 167–168). Проте частина ознак не витримує критики, і всі вони разом і по окремоті нічим не відрізняються від ознак популяції.

До певної міри це пояснює принцип зменшення кількості емерджентних ознак зі збільшенням рівня інтеграції біосистем (Salt, 1979), від дему і популяції до угруповання й екосистеми. Тому на рівні локальної популяції (тобто в межах локальної гільдії та локального угруповання) все назване очевидне, проте на вищих рівнях (в широкому ареалі, в геологічному часі) — неоднозначне і розмите (Загороднюк, 2001 а). І оскільки емерджентні властивості рідше виникають в угрупованнях, ніж у популяціях, то і добір на вищих рівнях інтеграції діє все менше, оскільки для його докладання все менше точок (емерджентних ознак). Тема вартує окремого аналізу, але поки можна говорити лише про те, що емерджентні властивості виду як біосистема в структурі ієрархії біосистем (*sensu* Шеляг-Сосонко, Емельянов, 1997) — це той вузький межовий стан, який існує між рівнем локальної або географічної популяції і рівнем гільдії та угруповання. В такому разі емерджентність буде визначатися екоморфологією, нішею, спеціалізацією та іншими ознаками нерепродуктивних взаємодій з іншими видами (Загороднюк, Емельянов, 2003).

### 3. Види видів: фактор обсягу (від *sensu lato* до *sensu stricto*)

Тут мова тільки про різні за шириною обсягу мінливості визначення й тлумачення видів, від великих до малих, без уваги до видів-клонів, видів-гібридів, клептонів тощо. Пару слів про їхнотаксони та різноманітні інші паратаксономічні категорії сказано в наступному підрозділі, проте основа аналізу тут — власне таксони.

#### 3.1. Від великих видів до малих

Види неоднорідні за обсягами і рівнями відмінностей від інших близьких видів (звісно, і від суміжних видів зі складу угруповань, до складу яких вони входять). Докладний аналіз цієї проблеми представлено автором в огляді поняття виду як неперервної системи (Загороднюк, 2001 а) та в аналізі спектру проявів криптичного різноманіття фауни хребетних України та суміжних країн, у т. ч. ссавців (Загороднюк, 1998; Загороднюк, Емельянов, 2008), амфібій (Загороднюк, 2003 б), птахів (Загороднюк, Фесенко, 2004). Тема малих і великих видів чіпляє багатьох дослідників, надто у ботаніці, де характер об'єктів, помітно відмінний від зоологічних (осілі, з вегетативним розмноженням, виразною модифікаційною мінливістю тощо) породжує часті дискусії щодо розвитку ідей малих і великих видів (Котов, 1965; Заверуха, 1980; Ена, 2007 а).

Двома головними напрямками змін в уявленнях про види на регіональному рівні стали:

1) звуження обсягів поняття «вид» з відповідним уточненням, а часто й розширенням набору критеріїв його виокремлення, звичайно зі спеціалізаціями для різних систематичних груп та різних дослідницьких шкіл (напр. компараторний метод в аналізі різноманіття моллюсків<sup>21</sup>, цитогенетичні критерії у систематиці гризунів тощо);

<sup>20</sup> За оглядом Дж. Солта (Salt, 1979, post: Harre, 1972) «Багато груп або агрегацій мають властивості, які не є властивостями індивідів, з яких вони складені. Такі властивості називаються «емерджентними» (виникаючими) властивостями. ... Емердженція (ява) — це властивість цілого, яка формується із властивостей його складових, але не є якісно подібною [до їхніх властивостей]». І далі: «Емерджентна властивість екологічної одиниці є тією, яка непередбачувана при спостереженні за компонентами цієї одиниці».

<sup>21</sup> Існує чимало спеціальної літератури на цю тему і послідовників цієї теми, одним з яскравих представників чого був І. Старобогатов, а слідом і значна кількість дочірніх наукових шкіл. Метод дотепер розглядається як продуктивний для аналізу різноманіття моллюсків (напр., Богатов, 2014).

2) збільшення різноманіття визначень виду і розширення спектру межових ситуацій, які існують між поняттями «внутрішньовидова форма», «підвид» чи «раса» та «вид» у практичному розумінні «хороший вид», а часто надвид, що складений з низки дрібних за обсягом форм з неоднозначними критеріями виокремлення.

Література щодо таких варіантів тлумачення і процесів біологічної диференціації, а так само наслідків розвитку таксономії від однозначної примітивності до неоднозначної багатолікості поняття аж до його повного розмивання надто багато, і навіть найголовніше процитувати не просто, проте є відповідні огляди, до яких і варто звертатися (Воронцов, 1999). Піднімав ці питання не раз і автор (Загороднюк, 2001 а, 2003 б; Загороднюк, Ємельянов, 2008; Загороднюк, 2010, 2016). Попри визнання непохитною класикою праць наших попередників ми постійно демонструємо неприйняття їхнього розуміння критеріїв та обсягу поняття «вид», при тому в ревізіях таксономії будь-якої групи. І переглядаємо видовий склад, змінюючи кількість визнаних видів і межі між ними, тим самим визнаючи, що «вид» — це доволі умовна категорія і продукт поточної класифікації. Саме тому темп приросту кількості *визнаних видів* на рівні регіональної фауни сягає 5 % на десятиліття (Загороднюк, 2003 б), а кожний новий етап ревізій, спровокований появою нових засобів виявлення гетерогенності матеріалу опускає попередній здавалося високий ступінь вивченості біоти і закономірно знижує планку виду (Загороднюк, 2010).

Коментарі до таксономічного рангу визнаних «видів» можуть включати різні поняття, викладені далі (за абеткою; їхні огляди частково представлені раніше: Загороднюк, 1998, 2016), які зведено далі трьома групами (великі види, малі види та квазиви́ди).

### 3.2. Група «великих видів»

В цілому мова про таксони найширшого з відомих обсягів, часто у розуміння попередніх (давніших) авторів і поділені на серії «малих» видів різного обсягу. Терміни наведено в однині, що прийнято для словникових форматів. Курсивом в описах виокремлено терміни, для яких є самостійні описи.

- **великий вид** — таксон видової групи у найширшому трактуванні, антонім до поняття «малі види». Поняття існує у кількох різних тлумаченнях; за оглядом автора (Загороднюк, 2001 а), термін є аналогічним до понять «надвиду» (Майр, 1947; Haffer, 1986) «комплексного виду» (Мина, 1986), а до певної міри й «сингамеону» (Грант, 1980) та «кола рас». «Великий вид», по суті, є *політипним видом*.

- **види-агрегати** («species aggregate») — складні комплекси надвидів, що включають серії малих видів, визнаних у такому статусі (Неуwood, 1963; Цвелев, 1966); окрім концепту «агрегатів» Цвельов запропонував поняття «рядів» малих видів, що позначають дещо менші сукупності малих видів у складі «видів-агрегатів» (Цвелев, 1966). По суті мова має йти про *надвид* в сенсі Майра (Майр, 1947, 1974) або й *сингамеони* в сенсі В. Гранта (Грант, 1991); в частині випадків поняття подібне до серій вікаріатів типу «*транзитивні таксономічні системи*» або «*кола рас*».

- **коло рас** — географічно диференційовані раси з досягненням крайовими формами видового статусу (Семенов-Тян-Шанский, 1910; Загороднюк, 2001 а). Особливий випадок формування серії аловидових форм, часто з лінійним розташуванням (напр. циркумарктичний або циркумпонтичний ареал надвиду), в яких суміжні пари за статусом подібні до напіввидових форм, можливо з перехідними (або гібридними) популяціями на їхніх стиках; нерідко крайові форми накопичують значні відмінності і в зонах контакту можуть вести себе як «хороші» симпатричні види (за: Загороднюк, 1998). Для кола рас Л. Степанян (1983) пропонує невинуватиме просте рішення: визнати коло за один вид або вважати видами всіх членів кола (для дискусій див. також: Серебровский, 1941).

- **транзитивна таксономічна система (ТТС)** є особливим варіантом диференціації виду на аловидові форми з обмеженою гібридизацією в окремих зонах контакту частини аловидових пар (Загороднюк, 2002)<sup>22</sup>. До певної міри ТТС подібні до інших варіантів просторово-таксономічної диференціації надвидів типу «*кола рас*» (Загороднюк, 1998). При визнанні видового статусу такої системи вона може бути



прирівняна до «сингамеону», а у разі визнання надвидового рангу її складові можуть бути визнані як серії малих видів типу *in statu nasceni, ex-conspicies, квазівид*. ТТС описані первинно для ховрахів, властиві й низці інших груп організмів (Загороднюк, 2005). В усіх випадках ТТС являють собою результат незавершеного процесу видоутворення, «продукти» якого лежать у межах напіввидових понять з групи «види *in statu nasceni*» М. Воронцова (Воронцов, 1960) та «*ex-conspicies*» Л. Степаняна (Степанян, 1970).

• **ліннеон** — великий вид, яким (виходячи вже з назви) позначено таксони у найширшому типологічному розумінні Це великі види систематиків, які сповідували ліннеївські види в широкому обсязі, близькому до їх розуміння у працях К. Ліннея (звісно, більшість ліннеївських видів давно визнана родами, проте з типологічної точки зору їхні назви залишено за номінативними формами, поширеними в типових місцезнаходженнях). У розумінні Лотсі (Lotsy) ліннеон «передбачає» гібридизацію суміжних форм, завдяки чому й породжується широка мінливість зі значним перекриванням її меж, тобто його тлумачення близьке до «сингамеону»<sup>23</sup>. Роль в еволюції дискутується, зокрема після появи молекулярних даних (Levin, 1970; Goulet *et al.*, 2017). Антонімами є «жорданон» та «клокіон» (див.).

• **надвид** — поширене позначення «великих видів», практика вживання терміну тісно пов'язана з типовим для кодексів номенклатури позначенням «над-» і «під»-таксонів. За Е. Майром (1947: 265), «надвид — це монофілетична група географічних вікаріатів (аловидів), відмінності між якими занадто великі, щоб їх об'єднувати в один вид». Про очевидно неоднозначне «занадто» сказано занадто однозначно, проте термін активно використовують на практиці (напр.: Haffer, 1986; Степанян, 1970).

• **політипний вид** — великий вид, в обсяг якого входить низка раніше описаних «малих» видів, статуси яких не завжди були ревізовані, і які були об'єднані в один таксон за підсумками чергових видооб'єднувачих періодів класифікування. У систематиці хребетних тварин, якими займається автор, це сталося в середині ХХ ст. (1950–1970-ті рр.), коли обсяги систематичних груп були на довгий час стабілізовані. Термін активно вживався й автором при ревізії «великих видів», визнаних у попередніх системах (напр., Загороднюк, 1998 *et al.*). «Політипний вид» подібний за обсягом до «ліннеону» та «сувиддя».

• **сингамеон** [від гр. *syn* — разом, *gamos* — шлюб, *on (ontos)* — суще], сукупність симпатричних або маргінально-симпатричних напіввидів, здатних давати плідні гібриди. Поняття уведено Дж. Лотсі (Lotsy, 1916) для позначення гібридизуючих популяцій та особин, взаємодія яких і породжує різноманіття (мінливість, гетерогенність), що пояснюється численними прикладами природної гібридизації, надто у рослин. За обсягом сингамеон подібний до «ліннеону», проте ліннеон є вужчим поняттям. Поняття сингамеону поширюється тільки на форми зі статевим розмноженням. Різноманіття видів, за Лотсі, формується саме за рахунок перемішування геномів (Lotsy, 1918).

• **сувиддя** — великі комплексні види, що включають низку локальних (малих) видів. Термін уведений М. Клоковим (див. докладніше: Клоков, 1978). Термін вже у назві несе філогенетичну складову, на відміну від інших варіантів «великих видів». За обсягом термін подібний до «великого виду» (який може стосуватися всього обсягу таксону у розумінні давніших авторів, включно з однозначно окремими з точки зору поточного ревізора видами, які були включені в обсяг «великого виду» через неповноту уявлень про мінливість видів або окремих систем діагностичних ознак) і «політипного виду» (який може включати значну кількість географічних форм, які іншими визнаються аловидами, або вікарними видами).

<sup>22</sup> Основною є праця 2002 р., проте термін вжито і стисло пояснено раніше (Загороднюк, Федорченко, 1995; Загороднюк, 1998), із зазначенням, що для ТТС «характерною рисою є єдина для надвиду спрямована в одному напрямку географічна мінливість всіх ознак, від розмірів і пропорцій тіла до виразності крапу і числа хромосом, що відповідає шляхам історичного розселення групи, а також наявність гібридних популяцій в місцях контакту видових ареалів.» (Загороднюк, Федорченко, 1995: с. 57).

<sup>23</sup> Поборник ідеї незмінності (постійності) видів, за що зазнавав нищівної критики. Проте саме Яну Лотсі належить поширення ідеї широкої мінливості на основі широкої гібридизації в природі, а, отже, й поширення в природі явища, яке в подальшому названо «сітчастим видоутворенням». Його книга «Еволюція посередництвом гібридизації» (*Evolution by Means of Hybridization*, 1916) була присвячена пам'яті Дарвіна.

### 3.3. Група «малих видів»

Цей ривець еволюційної (а так само морфологічної, генетичної, таксономічної) диференціації близьких пар видів є найскладнішим для аналізу і об'єктом спеціальних досліджень, зокрема й автора. На генералізованій схемі філогенетичної диференціації популяцій (рис. 2) ці форми (ці рівні) розташовані безпосередньо над «точкою» біфуркації. Вони включають, насамперед весь комплекс, який стосується поняття «криптичного різноманіття біоти», тобто прихованого різноманіття, яка не виявляється при застосуванні класичних морфологічних критеріїв. В нормі всі такі види розглядають як присутні у складі одних і тих самих регіональних біот або й у складі одних і тих самих угруповань, тобто є симпатричними між собою та з іншими більш або менш близькими видами. Їх входження до складу одних угруповань супроводжується процесами екоморфологічної та біотопної диференціації, що рано чи пізно веде до формування видових відмінностей.

- **види-двійники** — морфологічно подібні види, симпатричні, проте не відмінні за «типовими», прийнятими у діагностиці відповідної систематичної групи ознаками. Поняття неоднозначне через те, що з часом, у міру розвитку знань і переходу до аналізу «нетрадиційних» і все дрібніших ознак поняття двійниковості зникає. Понад те, пари видів, які раніше вважали морфологічно подібними або й двійниками (напр. серед ссавців жовтогорла та лісова миші), тепер такими не вважають, а в низці випадків кожний з них поділяють на ще дрібніші 2–3 близькі види кожний (Загороднюк, Ємельянов, 2008). Автор пропонує обмежити поняття двійників обсягом видових пар (груп), які не розрізняли або ставили під сумнів у працях «фауністичного стазису» — оглядах 1950–1970-х років, проте надалі види було поділено через появу нових систем діагностики (тонка морфологія, електрофоретичні спектри протеїнів, каріотиби тощо) (Загороднюк, 1998). Поняття «двійників» введено Е. Майром (1947)<sup>24</sup>.

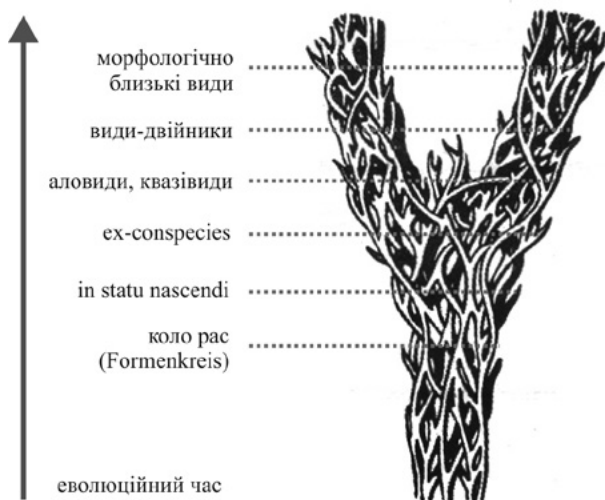
- **криптичні види** — фактично аналог поняття «види-двійники», проте це поняття частіше вживають для груп видів, щодо яких вже були спроби виявлення гетерогенності за тонкими морфологічними ознаками, проте всі вони виявилися ненадійними, і по суті види розрізняються лише за неморфологічними структурами, зокрема за послідовностями нуклеотидів, біохімічними ознаками тощо. Строго кажучи, є великі групи організмів (зокрема мікроорганізмів), в яких кількість морфологічних ознак та їх станів (тобто вся комбінаторика можливих ознак) є явно меншою за кількість визнаних видів. Отже, криптичні види — це види-двійники або й аловиди, диференційовані за генетичними маркерами, проте не відмінні за морфологічними структурами, і фактично свідчення їх окремішності є суто генетичними (ДНК-баркоди, сума відмінностей у нуклеотидних послідовностях окремих фрагментів ДНК тощо).

- **малі види** — антонім до поняття «великі види», або й ліннеони (проте по суті це не жорданони, а ліннеони дещо меншого рівня). Поняття багатозначне, а часто й неоднозначне. Малі види у сплітерів («подрібнювачів») — це зовсім інше, ніж малі види у ламперів («об'єднувачів»). Лотсі (Lotsy, 1918) називає малими видами «жорданони», тобто однорідні маломінливі локальні популяції. У позначеннях автора «малими» є всі види, що визнаються в останні 10–30 років (Загороднюк, 1998), після періоду фауністичного стазису середини ХХ століття, коли погляди на таксономію були усталеними і «ніщо не віщувало...», але час генетиків прийшов і нова епоха сплітерства настала.

- **морфологічно подібні (близькі)<sup>25</sup> види** — широко поширений у спеціальній літературі термін, який не стосується двійниковості (принаймні в поточному розумінні, хоча в минулому види могли не розрізняти та прийнятими на той час системами ознак), проте стосується тих пар видів, при розрізненні

<sup>24</sup> Існує також поняття «дистанційної двійниковості», важливе для розуміння сутності поняття «двійників» — двійниками вони є за прийнятими в систематиці ознаками. Дистанційна двійниковість є типовою ситуацією при вивченні птахів та інших тварин, коли ідентифікація вважається нормальною за загальним зображенням: хоч при візуальному спостереженні, хоч на фотопастках. При цьому існує виразна динаміка такої двійниковості, пов'язана з посиленням видових ознак в сезон розмноження, надто у самців (Загороднюк, Фесенко, 2004).

<sup>25</sup> На думку колег-еволюціоністів, коректнішим було би комбінувати слова так: «морфологічно подібні» та «еволюційно близькі», а не «морфологічно близькі» (Л. Рековець, особ. повід.), загалом це слушне зауваження; український термін «морфологічно близькі види», яким не раз послуговувався й автор, є відповідником англійського “morphologically close species” (напр.: Figueroa *et al.*, 1999).



**Рис. 2.** Схема розщеплення вихідного виду на два дочірні в часі (за: Dobzhansky, 1955) та різноманіття рівнів диференціації близьких форм: ліворуч — різні за обсягом тлумачення поняття «виду» (за: Загороднюк, 2016, скороч.). Схема є ілюстрацією до біологічної та філогенетичної концепції виду і справедлива переважно для організмів зі статевим розмноженням.

**Fig. 2.** The scheme of the splitting of initial species into two daughter species over time (after: Dobzhansky, 1955) and levels of differentiation of species concept that differ in scope (after Zagorodniuk, 2016, with changes). Such scheme is an illustration of both biological and phylogenetical species conception, and it is valid only for the organisms with sexual reproduction.

яких важливо враховувати якісь додаткові, окрім традиційних морфологічних, критерії — вік, стать, регіон тощо. Фактично терміном позначають пари (групи) видів, відмінності між якими проміжні між статусами «хороших видів» та «видів-двійників» (Загороднюк, 2004 b). В нормі мова йде про симпатрію.

• **хороший вид** — фактично жаргонний термін, яким позначають вид, статус яких і рівень відмінностей яких визнається «усіма і зразу», незалежно від того, за якими критеріями такий вид визначають: мова може йти про зовнішню морфологію, але може йти і про каріотип або інші не всім видимі ознаки, проте такі, що не піддаються ніким сумніву. Поширений англійський термін «good species» (напр., Dobzhansky, 1972; Shaw, 1996) може бути перекладений як «чіткий», «хороший», «виразний вид», при тому більшість авторів подають термін «good» в лапках.

### 3.4. Група «квазівидів»

Ця група таксонів (і цей набір ситуацій) відповідає рівню окремішності, який найчастіше не визнають за видовий, і стосується таксонів з такими рівнями еволюційної диференціації, як «кола рас», «in statu nascendi» (у стадії становлення), *напіввиди* (квазівиди), *ex-conspecies* (поза рівнем єдиного виду), *аловиди* (географічні форми) (Загороднюк, 2016). Все це у переважній більшості — приклади алопатричних (ареали не змикаються) або парапатричних (ареали змикаються, але не перекриваються) пар таксонів, ранг яких є очевидно вищим за підвидовий. Одночасно все це — таксони з неоднозначним рангом, визнання «видовості» яких часто залежить від точки зору дослідника.

• **аловиди** — алопатричні види, географічні вікаріати (форми, раси) раніше єдиного широкоареального політипного виду, які досягли видового рівня диференціації або історія таксономії яких досягла визнання їхнього рівня диференціації видовим (Загороднюк, 1998). Аловиди розглядаються як алопатричні форми в широкому сенсі, хоча часто мова має йти не про алопатрію, а про парапатрію (змикання ареалів). Аловидові комплекси формують *надвиди*, проте в більшості випадків раніше їх вважали підвидами одного «великого» виду. Окремими проявами аловидовості є «вертикальні раси» (напр. висогогірні та підгірні популяції одного «великого» виду) та *квазівиди*, коли в окремих частинах зони змикання ареалів таких форм виявляється (хоч і обмежена) гібридизація між ними (Грант, 1991).

• **жорданон** — мала здатна для довготривалого самостійного існування популяційна група, яку визнають за «малий» вид (див.: Загороднюк, 2001). Жорданоном є, насамперед, позначення малого (локального) виду, особливо поширене в ботанічних дослідженнях. Антонімом є «ліннеон». За Лотсі, жорданони — це результат клональної спадковості у безстатевих організмів, для яких властиве вегетативне розмноження або апоміксіс, включно з алогамією та партеногенезом (Lotsy, 1916). Фактично те саме спостерігається у організмів з мінімальним змішуванням геномів (самозапилення, у крайньому разі інбридинг). Стійкість ознак жорданонів перевіряють вирощуванням у культурі. Якщо не аналізувати системи репродукції, то жорданони ідентичні *клонам*, *штамам*, *мікровидам* (див.).

• **клокіон** — по суті жорданони або мікровиди, але самостійну історію в ейдології такі мікротаксони отримали завдяки критикам «клоківських видів» — продуктів дробіння великих видів на велику кількість локальних рас, яким надавали видовий статус. Обгрунтовуючи свої концепції ієрархічних рівнів біологічної диференціації замість стандартних «вид/не-вид», Клоков оперував поняттями «сувиддя» (надвид) та «філон» (мікровид) (Клоков, 1798). Попри ейдологічну цінність таких розробок, їх впровадження їх в практику породило надмірне видодробіння, через що флора України за показниками ендемізму зрівнялася зі світовими центрами різноманіття. Сумні підсумки такого надмірного сплітерства викладено у статтях М. Котова (1965) та А. Єни (Єна, 2007 а); в останній прямо використано слово «клокіон» в її назві; (сам термін запропоновано Цвельовим: А. Єна, особ. повід.).

• **клони** — таксони, що формуються у видів із безстатевим розмноженням або з партеногенезом. Таких видів існує значно більше за кількість «класичних» видів, для яких розроблена більшість концепцій «виду» (насамперед, судинних рослин та білатералій). Відомі види-клони і серед хребетних, зокрема й плазунів (Куприянова, 2014), а найвідомішими серед них є скельні ящірки Кавказу (Даревский, 1958) та поліплоїдні й гібридні комплекси амфібій (Боркин, Литвинчук, 2013). Клони забезпечують фіксацію сприятливих комбінацій ознак у нащадках, зокрема й внаслідок гібридизації двостатевих форм, що веде до формування нових гібридних видів, клонів і форм. Нерідко такі клони розглядають як «мікрровиди» (Куприянова, 2014). Значне поширення клональних видів визначається потребами стабілізації геномів і уникнення надмірної мінливості через рекомбінації (Гребельный, 2005).

• **критичні види** (не плутати з «криптичними») — види, статус яких неоднозначний і, можливо, не має бути видовим або повинен бути підтверджений додатковими дослідженнями, найчастіше мова може йти про географічні раси (найдавніша відома автору праця українських дослідників — про критичні види губоцвітих Туркестану: Попов, 1924; термін широко використовується в ботаніці й тепер: М. Шевера, особ. повід.). До цього поняття наближається термін «провізорні види» («тимчасові види»), яким позначають численні своєрідні локальні форми (регіональні раси), відомі як елементарні види; термін провізорні види вжито ще у «Походженні видів» Ч. Дарвіном, який цей термін запозичив у де-Кандоля (Дарвін, 1936). Такі періоди сплітингу дуже характерні для всіх періодів ревізій і надто при появі нових методик або концентруванні уваги на «нових» ознаках.

• **мікровид** — малий вид у уніпарентальних (апоміктичних) організмів, почасти як частина великого «нормального виду», його окремі сегменти, які є доволі однорідними і обмежено поширеними, часто через різні форми безстатевого розмноження (партеногенез, апогамія, агамоспермія тощо), що, власне, і забезпечує їхню генотипну однорідність і одночасно невеликі генетичні та морфологічні особливості, що сформувалися фактично через ефект засновника (Грант, 1991 *et al.*). За генетичним словником Рігена зі співавт. (Rieger *et al.* 1968), термін має два значення: «1. мала здатна до розмноження популяція з обмеженою варіабельністю (вид або підвид) (= жорданон); 2. біотип виду, сформований шляхом апоміксісу (Lamprecht 1948)». Праці Лампрехта стосувалися різноманітних варіантів мікровидів у рослин.»

• **напіввид (квазівид)** — переважно інфравидове поняття термін, уведене Е. Майром (1968) для позначення популяції, яка має певні, але не всі, ознаки, що властиві самостійному виду. Напіввиди характеризуються певною кількістю морфологічних, географічних та інших особливостей, які важливі при обгрунтовуванні статусу видів, проте такі популяційні системи демонструють порушення ізоляції з суміжними формами (Haffer, 1986; Понов, 1993). За Грантом (1991: 209–211), у напіввидів в різних частинах ареалів можуть проявлятися протилежні статуси — широка гібридизація з сестринським видом в одних районах та диференціація в інших. Грант уточнює, що сукупність алопатричних напіввидів є «надвидом» (див.), а симпатричних (або маргінально-симпатричних) напіввидів — «сингамеон» (див.).

• **не-види** — категорія, точніше антикатегорія, уведена В. Грантом (1984), послідовним прибічником біологічної концепції виду (БКВ), яку, попри все, він пов'язував виключно з біпарентальними організмами, які формують панміктичну систему. За цим автором, «не-види» — це напіввиди (див.) та мікрровиди (див.). Останні — це групи з уніпарентальним розмноженням та жорданони у розумінні чистих ліній. Напіввиди, за Грантом, — це підвиди та гібридні форми на межах рас, що обмежено гібридизують, а системи таких малих форм, за Грантом, і є сингамеонами (Грант, 1984, 1991).

- **форма** — давнє, традиційне і загально визнане позначення таксонів невизначеного ранку, одна з найбільш коректних форм у систематиці, коли дослідник не демонструє «гонок» з «описуванням» «нових» «видів», а наводить особливості певної вибірки, яку варто розглядати *надалі* й обговорювати в системі координат вид/не-вид, проте поточна зачата — виокремлення таксону, його встановлення як факту. Також, за тлумаченням автора з кол. (Загороднюк, Ємельянов, 2008), «форма» — це одиниця еволюційного процесу і одиниця класифікування, яку розглядають при аналізі концепцій «виду» і моделей видоутворення, структури еволюційної диференціації (у тім числі таксономічної...).
- **штами** — в нормі поняття підвидове, окремі варіанти мінливості виду (або великого виду) у бактерій та вірусів, визнані як класифікаційні одиниці, які інколи каталогізуються не за назвами, як це прийнято для екаріот, а за кодами, складеними з літер та/або цифр. Штамами інколи називають лабораторні лінії вищих рослин і тварин (напр. у пацюків або лядвенців). Штами — одиниці опису або утримання в культурі, по суті подібні до жорданонів (але жорданони за Лотсі — то одиниці для панміктичних популяцій). В межах штамів у бактерій можуть виділяти серотипи, або серовари (тобто варіанти штамів), які відмінні за антигенними властивостями, і фактично ніколи за морфологією. В окремих випадках штами або групи штамів можуть бути визнані окремими видами.
- **ex-conspicies** — одна з позначень таксонів, рівень диференціації яких вимагає розглядати їх «поза рівнем єдиного виду» (дослівний переклад), тобто все це критичні види, статус яких не є однозначним і по суті залежить від точки зору дослідника. Термін активно використовувався в огляді Л. Степаняна стосовно надвидів і видів-двійників птахів (1983). За рівнем відокремленості фактично те саме, що й *in statu nascendi*, квазівид, ексклюзивний вид тощо, тобто результат незавершеного еволюційного процесу (Загороднюк, Ємельянов, 2008; Загороднюк, 2016).
- **inclusive/exclusive species/concept** — інклюзивні/ексклюзивні види (концепції); мова про «критичні види», тобто види, що можуть бути включені до або виключені зі складу великого політипного виду. Термін, зокрема, вжито при аналізі доробків українських мікологів (Kerrigan, 2007). Грант (1991: 21) відмічає, що факти (явища) гібридизації з суміжними формами у квазівидів порушують їхню інклюзивність, і тоді найбільш інклюзивною популяцією стає *сингамеон* (див.). В нормі же, тобто за відсутності порушень ізоляції, найбільш інклюзивним стає «звичайний» біологічний вид.
- **in statu nascendi** — види, що зароджуються. Термін активно впроваджував М. Воронцов стосовно «хромосомних» форм гризунів (Воронцов, 1960); українською термін тлумачиться як види «у стадії народження» (Загороднюк, Ємельянов, 2008) або «у стадії становлення» (Загороднюк, 2016). Категорію відносять до проявів криптичного різноманіття біоти (Загороднюк, Ємельянов, 2008), проте вона відноситься до того рівня окремості, який найчастіше не визнають за видовий, і визнання «видовості» яких часто залежить від точки зору (тобто від свавілля) дослідника.

### 3.5. Паравидові поняття і паратаксономія

Ясно, що різноманіття природи є значно більшим за будь-які фантазії науковців, навіть з огляду на низку обмежень біосистем і каналізованість еволюції в багатьох групах організмів. Прояви видовості характерні для таких форм, як клептони, аллополіплоїди, мультивидами, компліспецієс тощо, в історії родоводів яких присутні взаємодії з чужорідними генофондами. Основними з них є компіловоди (Harlan, Wet, 1963), мультивидами (Van Valen, 1976) та клептони (Dubois, Gunther, 1982). І тому далеко не всі «види», визнані такими у екологів, систематиків чи природоохоронців, є таксонами у строгому (кладистичному) розумінні, тобто голофілетичними групами.

Щодо останнього. Попри кладистичні обмеження, дослідники все частіше розглядають парафілетичні групи як природні одиниці біологічної класифікації та як закономірні результати філетичної еволюції. Так, австрійські колеги (Hörandl, Stuessy, 2010) зазначають, що в процесі формування філогенетичних структур (як то «бутонізація, злиття та розходження») парафілія часто існує паралельно і поруч з голофілією. Зокрема, кожна нова голофілетична гілка певний час (інколи й тривалий) існує і може активно взаємодіяти з материнською (а тому

парафілетичною) стоволовою групою. Тобто, парафілія та голофілія<sup>26</sup> являють собою відносні еволюційні етапи. Ми й тепер маємо численні приклади одночасного існування молодих і явно похідних видів з їхніми плезіонами<sup>27</sup>.

Окрім того, «види» конодонтів, «види» слідів лап або «види» копролітів, які нерідко стають об'єктами опису колишнього різноманіття, проте які відрізняються відсутністю філогенії і поєднуються лише у штучні класифікаційні множини, — також об'єкти, для яких застосовують концепт «виду». Такі варіанти «видів» виникають і розвиваються у самостійні таксономічні конструкти та розгалужені класифікаційні схеми через практичні задачі опису реестрованого різноманіття проявів життя і тому також існують, часто навіть більш предметно й доказово, ніж види-назви, фантомні види та інші прояви прихованого, фіктивного або недостатньо дослідженого біорізноманіття.

**Гібридні комплекси та суміжні поняття.** Не всі «види», визнані такими у екологів та систематиків або природоохоронців, є таксонами у строгому кладистичному розумінні. Ясно, що різноманіття природи є значно більшим за Ван-Вален «Видовий рівень зазвичай перебільшують в еволюційних думках; відбір діє на фенотипи та будь-які пов'язані одиниці. Стандартні тлумачення ведуть до стримування вільного концептуального розвитку.» (Van Valen, 1976: 233). Частково такі варіанти (зокрема й *клеттони* та *автополіплоїди*) можуть стосуватися окремих проявів сингамеонів, їх крайніх форм, що відкололися від великих форм, проте інколи, навпаки, «центральні форми» поглинають своїх «сибсів», як у випадку з «*компіловидами*».

- **автополіплоїдія** — варіант формування нового виду шляхом гібридизації двох батьківських видів з подальшим подвоєнням (або збільшенням із більшою кратністю) геному як способом його стабілізації, що важливо для отримання збалансованого каріотипу у випадку відмінностей у хромосомних числах. Такі випадки описані переважно для рослин, проте відомі і серед тварин. Автополіплоїди є результатом спонтанної гібридизації і виникають в місцях спільного проживання близьких видів. Один з яскравих випадків, описаний Койном у книзі «Чому еволюція правдива» (український переклад 2015 р.), стосується виявлення в Британії автополіплоїда *Senecio cambrensis*, який виявився автополіплоїдним гібридом між аборигенним і адвентивним видами цього роду (Abbott, Lowe, 2004)<sup>28</sup>.

- **компіловид** (compilospecies) — це генетично агресивний вид, який набуває спадковості близько спорідненого симпатричного виду за допомогою гібридизації та широкої інтрогресії (Harlan, Wet, 1963). По суті через слабкі репродуктивні бар'єри такі види можуть «поглинати» інших, вони є «репродуктивними агресорами», «практикуючи» інтрогресивну гібридизацію. Сутність такого «типу» видів виражена у латинському слові «compilo», що означає «захоплювати, збирати, грабувати або віднімати». Камелін відносить до компілоспецієс людину (Камелін, 2016).

- **мультивид** (multispecies), *post*: Van Valen, 1976); дослівно — дослівно «полівиди», до яких відносять набори широко симпатричних видів, що обмінюються генами, можуть зустрічатися як серед тварин, так і рослин, і, можливо, можуть пов'язувати й царства. Це явище може бути адаптивно важливим. Можуть існувати таксони без видів. не плутати з терміном «полівиди», який автор застосовує для позначення всіх політипних та інших збірних груп до їх поділу на згодом визнані «малі» види (Загороднюк, 1998 *et al.*).

- **клеттон** — паравидове поняття, запропоноване для позначення таксономічних комплексів гібридогенного походження (Dubois, Gunther, 1982; Dubois, 1990), при якому гібридні форми зберігають свою самобутність і при зворотньому схрещуванні дають вищеплення самих себе. Відношення концепції клеттону до поняття «вид» є дуже опосередкованим (Hotz *et al.*, 1996), це не більш виняткове явище,

<sup>26</sup> Терміни відносно недавні, термін «парафілія» вважається уведеним в практику Хеннігом, а «голофілія» (на заміну хенніговській монофілії) — Ешлоком (Ashlock, 1971).

<sup>27</sup> Термін *плезіон* автор запозичив з праць І. Павлінова. Походження терміна пов'язано з описом викопних груп, що є попередніми етапами еволюції відносно аналізованого таксону (за: Patterson, Rosen, 1977).

<sup>28</sup> Роком раніше автор запропонував модель «інвазія як шлях видоутворення» (Загороднюк, 2003), і такий приклад є гарною ілюстрацією того, що прориви у нові ареали несуть високий потенціал видоутворення.

ніж з'ясування гібридного походження тих чи інших видів, у тому числі й із гіпотетичними батьками (див. Hotz *et al.*, 1996). Концепція розроблена і розвинута на амфібіях, які, маючи зовнішнє запліднення, активно використовують в репродукції присутність сестринських видів (Dubois, 1990; Polls, 1990). В частині подібних випадків гібридизація виявляється не випадковим явищем, а є способом формування нових (гібридогенних) популяцій в області симпатрії батьківських форм (Боркин, Даревский, 1980). В таких популяціях відсутній один із батьківських видів.

**Іхновиди та паратаксони.** Такими паратаксонами є іхновиди у палеонтологів, які можуть представляти відбитки організмів або сліди їхньої життєдіяльності з відповідними класифікаційними побудовами, так само ієрархічними, як і традиційні «природні» класифікації (множини та елементарні таксони). Окрім того, паратаксони в палеонтології можуть об'єднувати у класи не види, а ознаки, окремі частини організмів (Мейен, 1977, 1988). Важливі уточнення цих понять наведено монографії С. Мейена 2009 р. у розділі «Паратаксони та евтасони» (Мейен, 2009: 5–9)<sup>29</sup>.

Прикладами є численні іхнотаксони, описані О. Вяловим та його колегами і узагальнені в його монографії «Сліди життєдіяльності організмів та їхнє палеонтологічне значення» (Вялов, 1966)<sup>30</sup> й подальших працях (Вялов, 1982, 1990)<sup>31</sup>. Особливо важливими такі описи є для слідів протерозойських м'якотілих тварин (вендобіонти), рештки яких не раз описано і з теренів України (напр., Grytsenko, 2016; Дернов, 2016). З плеяди іхнотаксонів, включно зі «слідовидами», «норовидами», «копровидами» є й «оовиди», але це вже не сліди, а власне рештки, серед яких відома і з теренів України скам'янілість *Struthiolithus khersonensis* Brandt, «вид», описаний за уламками яйця; таких оосресієс описано чимало для птахів та динозаврів (Mikhailov *et al.*, 1996). Існує чимало питань щодо номенклатури іхнотаксонів, яка імітує номенклатуру реальних таксонів і розвивається так і надалі (Bertling, 2007).

**Личинки.** Інша система паравидових таксонів — класифікації ранніх стадій розвитку, зокрема й личинкових стадій, у яких бракує дефінітивних ознак, прийнятих у «класичних» класифікаціях, або які взагалі мають свою систему ознак, при тому нечисленних, тому й комбінаторика дає обмежені можливості для формування певної системи «морфологічних видів» як відображення наявного морфологічного різноманіття.

Такими є церкаріальні таксони трематод, кількість яких помітно (на 1–2 порядки) менша за кількість визнаних видів дорослих тварин. Існують визначники та класифікації церкарій (див.: Акімова, 2016), хоча останніми роками дослідники намагаються прив'язувати всю таксономію до дорослих стадій (марит) (напр., Черногоренко, 1983; Стенько, Король, 2004). Прикладами є стилетні, вилочкохвості, очкові, віргувелидні та інші форми, які звичайно отримують власні подібні до прийнятих у класичній біономії назви на кшталт «*Cercaria helvetica* II». Понад те, під такими назвами можуть бути сховані личинки не тільки кількох близьких видів, але й різних родів трематод. Нерідко мова йде і про фауну личинкових форм (напр.: Черногоренко-Бідуліна, 1958; Здун, 1961; Гураль, 2015).

**Анаморфи.** Проблеми наявності поліморфізму з відносно чіткими морфологічними варіантами виникають в різних галузях диверсикології, зокрема при описі варіантів мінливості і класифікуванні анаморф у «вищих» грибів, у яких така фаза є подібною в різних таксонах, і дослідники вводять поняття «синанаморф» (Дудка, 1986).

За формою явище подібне до «сингамеонів» Лотсі та Гранта та «сувидь» Клокова: анаморфи є групами морфологічних варіантів безстатевої стадії гриба (пліснява або дріжджеподібна стадія), звичайно одного виду. Для з'ясування приналежності анаморф і телеоморф до однієї голоморфи використовують експериментальне вирощування зі спостереженням за розвитком гриба, чому сприяє метод чистих культур (Дудка *et al.* 1992; див. також про плеоморфізм у аскоміцетів в нарисі про М. Зерову в повід. 2).

<sup>29</sup> Поміж іншого дослідник докладно аналізує особливості класифікацій за типами фрагментів рослин (листя, пилок, насіння, плоди, пагони) і шляхи наближення статусу таких об'єктів до евтасонів. Відмічено, що сам термін прийшов в палеоботаніку з зоології (агнатові конодонти, амонітові аптихи та анаптихи тощо).

<sup>30</sup> Першу класифікацію іхнофосилій запропонував Адольф Зейляхер (Seilacher, 1925–2014).

<sup>31</sup> Більше посилань можна знайти у бібліографічному огляді О. Ковальчука (2013).

### 3.6. Критерії виду: від ідеї до аноморфії і від геліштальду до молекул

Аналіз численних праць про вид та критерії виду засвідчив кілька важливих особливостей: критерії завжди множинні, критерії часто змішують з ознаками, критерії є надзвичайно різними для різних груп організмів. Проте, праць про критерії не так вже й багато, і всі вони звичайно орієнтовані на окремі групи організмів або окремі концепції виду (Шапошников, 1966; Старобогатов, 1968; Sites, Marshall, 2004; De Queiroz, 2007). Очевидно, що пояснювати критерії виду як *аргументи* на користь виокремлення таксону у вид та визнання певної популяції (вибірки) видів дослідники беруться не завжди. Це задача не практична, а епістемологічна.

Частіше критерії зводять до набору ознак, за якими виявлено гіатус, тобто відмінності від інших видів (Загороднюк, 2004 *b*). Такі критерії, які можуть бути названі «експлуатаційними» (Cai *et al.*, 2011), є важливими для практичної роботи точно так, як концепції виду можуть бути поділені на первинні та вторинні (Frost, Kluge, 1994): первинні визначають вид як онтологічну категорію, як епістемологічне явище, позаяк «вторинні концепції — це «операційні методи виявлення сутностей у відповідності з первинною концепцією» (Tobias *et al.*, 2011; Cai *et al.*, 2011). Тому практичних критеріїв буде багато, відповідно до доступних ознак та методів виявлення таксономічної гетерогенності, і вони можуть бути класифіковані певним чином (напр. Cai *et al.*, 2011).

Самі критерії виду — неоднорідне поняття, як і сам термін «вид». Їх, на думку автора, варто поділяти на принаймні три різні блоки, що мало перекриваються:

- 1) критерії виокремлення виду як категорії (вид як надорганізмний рівень інтеграції біосистем або як екологічний рівень диференціації угруповань), виду як ключового ейдологічного поняття, як об'єкту та як результату класифікування;
- 2) критерії визнання «видового» рівня відокремленості таксону (категорії, рівня диференціації), що становить постійну практику таксономістів, а надто початківців, і тому нерідко вони — як притулок для невігластва та привід для марнославства<sup>32</sup>;
- 3) критерії розмежування видів, які розвиваються як у напрямку пошуку універсальних підходів (дослідження форми з елементами морфометрії, морфологія генеративних систем та личинок, послідовності ДНК), так і пошуку й аналізу високо специфічних систем ознак<sup>33</sup>; це задачі, пов'язані з поточною рутинною діагностикою матеріалу.

Перший блок аналізують від часів Платона та Арістотеля й дотепер, але переважно філософи та «чисті» ейдологи рівня Добржанського, Парамонова, Любищева, Клокова, Павлінова, Любарського та інших світочів. Другий блок займає думки професійних систематиків, часто без виходу за межі їхніх «власних» систематичних груп, з увагою до мінливості та роботою над одномасштабною системою диференціації всієї групи, і тому там часто видовий рівень диференціації є «договірним». Нарешті, третій блок, найбільш практичний, пов'язаний із пошуком критеріїв ідентифікації зразків, від пошуку метричних комбінацій для розрізнення за розмірами й формою морфологічних структур до значимих фрагментів послідовностей ДНК.

Всі три напрямки пошуку звичайно розвиваються збалансовано, проте сучасний період тотального сплітерства (а це переважно активність дослідників за третім напрямком) ще довго буде ревізуватися новими поколіннями науковців.

<sup>32</sup> На початках кар'єри багато таксономістів є сплітерами, і час опису нових видів звичайно збігається з періодом підготовки кваліфікаційних праць (зокрема дисертацій), позаяк з віком дослідники все більше і частіше переймаються складнішими питаннями, зокрема дослідженнями мінливості, надвидовою таксономією, структурою угруповань, змінами біоти, еволюцією тощо; цю закономірність відмічено автором раніше (Загороднюк, 2016).

<sup>33</sup> Наприклад, ультратонка морфологія пилкових зерен у рослин, будова едеагусу у комах, ультраструктура зубної емалі у гризунів, ультразвукові сигнали кажанів тощо. У кожній групі дослідники виокремлюють «свої» особливі провідні ознаки, найбільш ефективні для аналізу таксономії відповідної групи.



Очевидно, що пошук універсальних критеріїв виду — це задача всіх трьох рівнів, проте вона фактично не може бути реалізована саме через пошук універсальності. Види є реальними в конкретних контекстах, насамперед в реальних і чим більш одновимірних серіях даних, зокрема в локальних біотичних угрупованнях або в конкретних колекційних серіях. будь-яке розширення контекстів веде до розмивання критеріїв.

У пошуках універсальних критеріїв одного рівня (наприклад для критеріїв другої групи, які пов'язані з концептами цілісності, ізоляції, репродукції тощо) звичайно потрібно розширяти (тобто зменшувати універсальність) набір критеріїв нижчого рівня. Для цього звичайно вдаються до введення понять «комплексного таксономічного аналізу». Щоразу він інший, але суть його одна: максимальне доповнення одних систем ознак іншими, для уникнення ситуацій з «потраплянням» дослідника на малоінформативні ознаки або ризиком «пропуску» значимих відмінностей тощо, а загалом з метою все більшої об'єктивізації досліджень. У кладистиці це досягнуто вимогою мати достатній рівень надійності апоморфій (напр., не менше трьох апоморфій з двох різних систем ознак), у цитогенетиці і біохімічній систематиці (з яких починав і автор) — аналізу чим більшого набору ознак і типів тестування проб (напр. гетерохроматин, NORs, електрофоретичні спектри не менше 10–15 ферментів). Петербурзька школи теріологів запровадила «комплексний таксономічний аналіз» для аналізу груп видів-двійників гризунів, який включав таку тріаду: 1) експериментальну гібридизацію, 2) аналіз тонкої морфології (черепи, зуби, спермії), 3) дослідження каріотипів (Мейер, 1968, 1984).

Подібний комплексний підхід було запропоновано і впроваджено в практику ревізії проблемних видів знаків харківськими ботаніками (Прокудін, 1967, 1970). Врешті, тепер це набуло відомості як «поліфазний таксономічний аналіз», який активно розвивають в Україні мікробіологи та мікологи (напр.: Коваль *et al.*, 2016). Звісно, спектр застосовуваних підходів у цій царині дещо інший, ніж у макроорганізмів. Наприклад, при вивченні штамів роду *Bacillus* до комплексу «поліфазної таксономії» включено 1) визначення фізіолого-біохімічних властивостей, 2) жирнокислотний склад, 3) визначення та аналіз нуклеотидної послідовності гена 16S рРНК (Нечипуренко *et al.*, 2016), а в дослідженні штамів *Pseudomonas* подібний аналіз включав генотипні та фенотипні дослідження, аналіз антагоністичної активності та жирнокислотного складу (Клочко *et al.*, 2018).

Близьку для ідей «комплексного таксономічного аналізу» та «поліфазної таксономії» модель верифікації видів запропоновано в праці «Інтегративне майбутнє таксономії» (Radial *et al.*, 2010). У цій праці авторами запропоновано дотримуватися алгоритму перевірки «кандидатного виду» за низкою таксономічно значимих ознак, включно з генетичними, морфологічними, екологічними, ареалогічними, пов'язаними з репродуктивною ізоляцією, «інших доказів відокремленості еволюційних ліній». Фактично всі сучасні методологічні огляди застерігають від ізолюваних ознак, які не підтримуються іншими ознаками диференціації таксонів.

## 4. Перспективи

### 4.1. Музеї як центри ейдологічних досліджень

Музеї залишаються центрами збереження і дослідження морфологічних зразків, супроводжених хіба що даними про місцезнаходження (Suarez, Tsutsui, 2004). Власне, такі матеріали і становлять незмінну частину колекцій та експозицій, попри різні тенденції у змінах концепцій музеїв. Саме музеї і музеологи (у найширшому розумінні) є головними «користувачами» та «обговорювачами» поняття «вид» — на експозиціях, в колекціях, типових серіях, базах даних, каталогах, публікаціях, експертизах, консультаціях<sup>34</sup>.

<sup>34</sup> Більше про види говорять хіба що природоохоронці (починаючи з червоних списків), хоча їх би мали більше турбувати поняття «популяція» (або метاپопуляція), «життєздатність», «фактори середовища».

Останнім часом намітилася тенденція до створення в природничих музеях та лабораторіях колекцій для генетичних досліджень (Зиненко, 2015), хоча підтримування таких колекцій вимагає значних витрат людських і фінансових ресурсів порівняно з традиційними колекціями, і це далеко не завжди буде затребуваним. Тому такий матеріал набирається повільно. Подібні дослідження, якщо й відбуваються, звичайно не пов'язані з морфологічними зразками і навіть не передбачають їх аналіз, оскільки за умовчанням спрямовані на пошук не відмінних за морфологією «видів» на славу не так існуючих задач таксономії, як можливостей нової методики.

Проте очевидно, що «традиційні» колекції можуть давати важливий матеріал і для нових напрямків досліджень (Tskhadaia *et al.*, 2019), зокрема й вивчення молекулярних маркерів, у т.ч. для філогеографічних реконструкцій (Grill *et al.*, 2009; Lister *et al.*, 2010; Wójcik *et al.*, 2010). Останньому сприяють численні методичні розробки щодо можливостей використання музейних колекцій для молекулярних досліджень (Tsai *et al.*, 2019). Це дає підстави вважати традиційні «морфологічні» колекції важливими для розвитку нових неморфологічних напрямків аналізу і шукати можливості поєднання і узгодження морфологічних і генетичних ревізій матеріалу, зокрема давніх зразків і типових серій.

Важливим аспектом теми «виду» є її надзвичайна «живучість» і висока однозначність (тобто визначеність, реальність) саме в царині музеологічних досліджень. Тобто, музейники не лише пристають частіше за інших на засади морфологічної, а тому й типологічної концепції виду, вони найчастіше послуговуються саме категорією вид, розуміючи її більш конкретно і реально порівняно з іншими дослідниками. Звісно, критерії виду як популяційної системи на зразках не діють. Але: причину такої однозначності можна бачити саме в тому, що колекції найчастіше є регіональними і не відображають всіх варіантів мінливості, а надто географічної, а тому «вид в колекціях» часто виявляється до певної міри еквівалентом «виду в угрупованнях», оскільки колекції, а надто регіональні, — це почасти типологічні портрети певних регіональних угруповань<sup>35</sup>.

Цей парадокс «музейного виду», звісно не пояснює всіх особливостей живучості типологічної концепції, проте ясно, що визначеність будь-якого «виду» в колекціях часто є значно більшою за його визначеність в природі (принаймні для дослідників, але чи існує така проблема для самих видів — нікому з дослідників не відомо).

## **4.2. Концепції виду та «молекулярка»**

Останніми роками «постраждали» всі концепції виду, зокрема через хвилю описів квазі-видів, часто без згадок критеріїв виду, прийнятих для відповідних груп, оскільки для таких ревізій використовують ознаки віддаленості однієї *групи зразків* від іншої, без аналізу інших ознак (морфології, репродукції, поширення). В частині праць автори цілком коректно уникають вживання нових видових назв, послуговуючись нейтральними позначеннями типу «форма», як це було в таксономічній практиці 1950–1980-х рр., у час розквіту каріології й біохімії (Vorontsov, 1989; Воронцов, 1999).

Проте, якщо біохімія та каріологія впроваджувалися в рамках існуючих концепцій і критеріїв виду, то нові методики, маючи часто лише ідентифікаційну значимість, стали визнаватися засадничими у значній частині досліджень та видань. Почали про те говорити і музейники, основний матеріал яких — «традиційні» колекційні зразки.

Молекулярка мало що додала до теми розуміння виду, попри її очевидну користь для філогенетики і навіть філогеографії. Першим і головним результатом стало те, що було знайдено (впроваджено в практику) системи ознак, які змінюються з умовно однаковою швидкістю,

<sup>35</sup> Автор був серед тих, хто мав досвід оцінки популяційних трендів на підставі аналізу зміни часток видів у колекціях різного часу, що було, зокрема, проаналізовано для кажанів України (Загороднюк, Ткач, 1996).

принаймні змінюються завжди і у всіх груп. На відміну від інших систем ознак, які можуть бути у частини груп у «замороженому стані» (напр., кількість хромосом, ключові морфотипи тощо). Проте емерджентного (новонабутого) статусу у таких ознак немає, тобто нічого нового для концепту виду цього не додало, а лише суттєво підвищило можливості сплітерів, як це завжди дає технологічний прогрес.

Звісно, значна кількість зразків (зокрема й типів) не може бути проаналізована новими методиками, і навіть позиції поняття «назвоносний тип»<sup>36</sup> похитнулися. Йде зростання прірви між генетичними і морфологічними критеріями видів, хоча ясно, що моніторинг, охорона і просвіта оперують списками видів, що відмінні за морфологією. Саме музеї зберігають *ваучерні зразки*, які підтверджують наявність тих чи інших видів, і саме як реальностей, а не як фантомів, що відомі лише за описами.

Тому принципово важливо, щоби генетичні практики наближалися до традиційної таксономії і критеріїв визначення в ній таксономічних категорій, а отже і до наявних колекційних зібрань (Tskhadaia *et al.*, 2019), а не, навпаки, відкидали і знецінювали їх (напр. створюючи автономну систему генетичних типів: Chakrabarty, 2010), оскільки вони — лише один із засобів аналізу таксономічної гетерогенності чи ідентичності.

Молекулярка додала (в плюс до попередніх біохімії та каріології) криптичного різноманіття біоти, надто у складі фауни, мікобіоти та мікробіоти. І це не просто змінило концепції виду, які втратили в якості обов'язкової морфологічну компоненту. Це «нове» різноманіття стало новим викликом для програм з оцінки, моніторингу та охорони біорізноманіття (Agarow *et al.*, 2004; Isaac *et al.*, 2004; Bickford *et al.*, 2007). Автор також неодноразово піднімав питання про можливі зміни в пріоритетах охорони, надто у зв'язку з описами нових видів, які, будучи виокремленими зі складу інших, фактично є ще більш вразливими, проте формально зникають (відсутні) в охоронних списках (Загороднюк, Кондратенко, 1999; Загороднюк, Ємельянов, 2008). Очевидно, що парадигмальні зміни і конкретні зміни у визнаних обсягах видів суттєво впливають на точки докладання зусиль. Про зворотну проблему — з мікротидами і, як наслідок, з невинуватим «накрученим» ендемізмом — не раз писав А. Єна (Єна, 1999; Єна, 2004, 2007 а).

### 4.3. Морфологія *per aspera*

*Ortum ex cinerem tamquam Phoenix*

Як показує практика, всі проблемні за морфологією (криптичні) види рано чи пізно розрізняють за ознаками, які раніше не брали до уваги (Загороднюк, 2016). По-друге, поняття «вид» дедалі більше розмивається внаслідок переважання генетичних і надто молекулярних методик аналізу таксономічної неоднорідності вибірок. Відповідно, все більше говорять про окремішність, ніж про рівень диференціації біологічних систем, а підставою цього звичайно є не аналіз популяцій, ареалів чи ознак, а результати порівнянь одиничних зразків з іншими обраними дослідником еталонами.

Але морфологічний критерій приховано і в молекулярних дослідженнях: «видами» в них називають гілки родоводу, які відокремлені від суміжних на рівні, не меншому за відмінності інших видів, визнаних за морфологічними критеріями. Тобто обговорюється рівень генетичної диференціації від тих таксонів, які мають незаперечні рівні диференціації та виразні морфологічні відмінності від інших видів.

Звісно, формування сонму нових таксонів на основі молекулярних даних посилює розрив між новими знаннями про рівні відокремленості зразків від інших членів «пробірочних спільнот» та поняттям «виду» як популяційної та екоморфологічної системи з усім притаманним

<sup>36</sup> «Назвоносний тип — типовий рід, типовий вид, голотип..., які забезпечують об'єктивний довідковий еталон, за яким визначається застосування назви таксона.» (МКЗН, 2003: 125).

ій комплексом внутрішньовидових і міжвидових взаємодій, зокрема й як члена біотичного угруповання та відповідного морфологічного типу. Тому дедалі очевиднішим стає потреба розрізнення виду як члена угруповань (повернення до локальних біот і до певної міри відповідних їм фолк-таксономій) і виду як операційної одиниці у щоденних вправах систематиків, що працюють у царині виявлення й опису таксономічної неоднорідності популяційних систем у просторі й часі.

Прикрим фактом стає дедалі більша прірва між задачами і колекціями музеїв і задачами та потребами в біологічних матеріалах дослідників. Прірва наростає і в концептах, оскільки різна фактологічна база породжує дедалі більшу дивергенцію шкіл. Суперечки між прибічниками традиційної і молекулярної таксономії загострилися до межі їх повного розлучення, проте маємо сподіватися на те, що технічний прогрес дозволить більш повно залучати колекційні зразки і звертатися до назвоносних типів.

Серед помітних суперечок варто згадати статтю «*Міф про молекулу: штрих-коди ДНК для видів не можуть замінити морфологію для ідентифікації та класифікації*» в «Cladistics» (Will, Rubinoff, 2004) та альтернативну точку зору в доповіді під назвою «*Штрихкодування ДНК не є заміною систематики*» з публікацією розгорнутого резюме в «Nature» (Ebach, Holdrege, 2005). Звісно, основним напрямком дискусій є те, що штрихкодування та інші результати застосування молекулярних даних до опису БР мають *доповнювати* таксономію, філогенетику та популяційну генетику, а не створювати альтернативне знання (Hajibabaei *et al.*, 2007). Наприклад, недавнє дослідження європейських бджолиних (561 вид Apoidea) показало, що морфологічні параметри як більш суб'єктивні (оцінювані дослідником) мають доповнюватися ДНК баркодингом, який є не альтернативою, а важливим засобом об'єктивізації попередніх морфологічних даних (Schmidt *et al.*, 2015). У значній кількості випадків кодування дає цілі масиви нових даних про криптичне різноманіття окремих груп, особливо при зверненні до матеріалів з малодосліджених груп або регіонів, як от неотропічних метеликів-головчаків колишнього «виду» *Astraptes fulgerator*, під назвою якого «ховалися» 10 криптовидів (Hebert *et al.*, 2004 b).

Тема протиставлення генетичних та морфологічних даних піднімається й під такими провокаційними заголовками, як «*Штрихкодування ДНК та посередність морфології*» (Rasker *et al.*, 2009). Автори статті, маючи численні претензії до традиційних таксономістів, провели порівняння низки даних з баркодування ДНК та морфологічної таксономії з точки зору їх точності і дійшли висновку, що «*морфологія часто не працює, і вона часто ніде не є такою багатою, як було заявлено*», особливо при порівняннях даних щодо личинок і дорослих та щодо криптичних видів та інших випадках, коли морфологія є недостатньою для ідентифікації видів. У статті-відповіді одного з традиційних таксономістів (Hołujński, 2010) показано, що морфологія залишається важливим інструментом таксономічних ревізій, а баркодування — це, по суті, лише гарні маркери для ідентифікації зразків, але не інструмент для аналізу взаємин таксонів чи їхньої мінливості:

«...покрокова оцінка аргументів та прикладів, викладених опонентами, дозволила вкотре спростувати як їхні основні твердження, так і підтвердити те, що морфологічні дані, далекі від звинувачень бути «посередніми», все ще є найбільш надійним джерелом доказів для таксономічних висновків, тоді як спрощене «штрихкодування», очевидно, є малоефективним для фундаментальних досліджень (на відміну від деяких практичних застосувань) і, отже, не може бути кваліфіковане на роль чогось іншого, ніж випадковий попередній проксі.» (с. 143; «проху» в даному випадку контекстно — «факт»).

Окрім того, як справедливо зазначає С. Мосякін (2005), бурхливий розвиток біогеографії в напрямку молекулярної філогеографії дозволив «*достовірно виявити плейстоценові рефугіуми, реконструювати міграційні шляхи та закономірності формування сучасної флори і*

рослинності Європи..., а також переконливо спростували припущення антигляціалістських фітогеографічних концепцій»<sup>37</sup>. Останні були основою виокремлення центрів регіонального ендемізму, переважно завдяки визнанню низки мікровидів, які й формували такий ендемізм. Молекулярні дослідження відіграли в цьому ключову роль, навіть не через спростування чи підтвердження окремішності мікровидів, а через виявлення однозначних філогографічних векторів та рефугіумів, в яких могли формуватися ті чи інші географічні раси (напр. Wójcik *et al.*, 2010). Звісно, якісні палеонтологічні дані щодо рефугіумів (напр. Sommer, Nadachowski, 2006) залишаються в пошані, особливо у стосунку до видів чи підвидових форм, які відомі лише у викопному стані.

#### 4.4. «Видовий» плюралізм, глобалізація та примирення

По суті, еволюція всієї ейдології і дедалі все більш тотальне і фактично навмисне ігнорування багатьма біологами теми «виду» і при настільки ж тотальному і бездумному використанні його навіть не до місця (напр. «рідкісні види», «раритетні види», «адвентивні види», «шкідливі види», «важливі види», «перспективні види», «мінливі види», «квітучі види»<sup>38</sup>). Складається стійке враження, що уникнення визначень при тотальному вжитку термінів все більше нас наближає до стану «*asylum ignorantiae*» (лат. «притулок невігластва»), чим позначають поняття, які є недостатньо очевидними, проте якими обходяться без пояснень, щоби уникнути подальших [небажаних] роздумів. Рятівним по суті став вал групостецифічних тлумачень, особливих статусів, поява різноманітних межових категорій і статусів на зразок квазівидів, пояснення винятків, випадків «обмеженої» гібридизації, тощо. Стали практикуватися і зміщення понять у потрібні контексти на зразок «порушення ізоляції» vs «відновлення панміксії» чи розпізнавання «свій» vs «чужий», контекстні заміни «панміксії» на «монофілію», врешті, тотальне плутання понять «популяція» і «вид» та їхніх ознак. Все це викликало розмивання поняття вид.

Проте, перемогла демократія, ейдологи заговорили про «видовий плюралізм». У нещодавній статті І. Павлінова «Проблема виду в біології» (Павлинов, 2017) прямо говориться про те, що «В його основі — визнання різноякісності природних видових одиниць, обумовленої біологічною специфікою різних груп організмів. До сутнісного тлумачення видового плюралізму додаються більш формальні операційний і частково прагматичний акценти: запропоновано виділяти різні категорії видових одиниць відповідно до способу їх розпізнавання або ... завдань, в рішення яких вони залучаються» (с. 12). Різними, як показано вище, є не універсалії та категорії, а задачі класифікацій. Власне, вид став фактично операційним елементом — в ресурсознавстві, охороні довкілля, описі локального різноманіття, каталогах колекцій, тематичних чеклістах. Види не просто стали різними, види трактуються все більш нарізно в різних галузях знань чи людської діяльності.

Одночасно набуває все чіткіших рис «вирівнювання» таксономічних шкіл: фактично вже відбулася глобалізація, МСОП, EOL (енциклопедія життя), ITIS (Інтегрована система таксономічної інформації), NCBI (Таксономічна база даних), інтервікі тощо — всюди йде уніфікація. Її закладено Глобальною таксономічною ініціативою (ГТІ), прийнятою в рамках конвенції про біологічне різноманіття, це нагальна вимога сучасності задля узгодження і координування національних програм обліку і охорони біотичного різноманіття, його ресурсного значення і використання, узгоджених планів дій, і не тільки для мігруючих видів, але й високо раритетних, зокрема й ендемів та реліктів.

<sup>37</sup> Мова про публікації: «Клоков, М. В. 1963. Основные этапы развития равнинной флоры Европейской части СССР. Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 4. Изд-во АН СССР, М., Л., 376–406.» та «Удра, И. Ф. 1988. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Наукова думка, Киев, 1–200.»

<sup>38</sup> Всі такі «види» є конкретними, місцевими. І це їм відрізняє від таксономічних видів. В якості тексту щодо доцільності таких назв варто методом Клокова замінити слово «вид» на слово «таксон».

Власне тому школи ейдологів фактично зникають. Автору ще вдалося відчутти вплив на дослідницькі плани старших колег клоківщини, лисенківщини, компараторщини тощо. Всі такі напрямки і групи завжди мали певних лідерів, і, як зазначає Єна, ще має прийти час для засудження культів особистостей<sup>39</sup>. Автор добре пам'ятає період, коли критеріями бути столичні зведення і точки зору авторитетів, що дуже поступово відходило у минуле. Тепер «закрити» чи «відкрити» вид — справа дуже легка з точки зору можливостей це зробити на папері, опублікувати, проте доведення зворотного часто стає тривалою задачею (Загороднюк, Ємельянов, 2008; Загороднюк, 2016). Важливим фактором став і «видовий плюралізм» в регіональному контексті: окремі регіони Землі тепер мають значно вищі показники різноманіття через більший рівень дослідженості їхнього біотичного різноманіття сучасними методами: в окремих випадках ступінь таксономічного подрібнення одних і тих самих груп в, скажімо, Європі і в Азії, є незрівняно різним. Все це — один із проявів таксономічних інфляцій, проте в географічному мірілі (Isaac *et al.*, 2004; Knapp *et al.*, 2005; Harris, Froufe, 2005).

## У пошуках істини

Наостанок важливо сказати, що «види» — це ключова тема для аналізу фундаментальних концептів, пов'язаних з біотичним різноманіттям (Claridge *et al.*, 1997; Загороднюк, Різун, 2012): чому одні угруповання багатші за інші, чому є близькі і менш схожі види (і це не лише наслідок давності дивергенції, але й «дозволи» на екоморфологічну подібність членів угруповання чи то регіональної біоти), чому відбувається динаміка видового складу біоти, включно із сезонною та багаторічною, аж до експансій та інвазій з появою нових видів, як еволюціонує «ємність» екосистем, напруженість конкурентних взаємин в гільдіях та інші показники різноманіття, структури та організації біотичних угруповань. Врешті, однозначним критерієм «видовості» близьких видів є лише симпатрія, і тому найоб'єктивнішими критеріями реальності «виду» виявляються ті, які характеризують вид як елемент угруповання. Вид був і залишається ключовим поняттям для розуміння, опису та аналізу біотичного різноманіття (Протасов, 2002).

Плюралізм концепцій виду — це лише перший етап у формуванні сучасної парадигми «виду». Вид має бути визнаний і інтерпретований не лише як суто таксономічна категорія, як рівень відокремленості на філумі чи в ланцюгу географічних рас, не лише як одиниця обліку біорізноманіття. Переважання по суті філетичних визначень і тлумачень, а так само надмірна популярність біологічної і спорідненої з нею семіотичної концепції затьмарили те, що вид існує не лише як популяційна система чи як фрагмент філогенезу. Вихідна для практично всіх інших фолк-концепція виду як складової фауністичних комплексів (локальних, регіональних чи зональних), як елемента біотичних угруповань, незалежно від систем розрізнення «свійчужий», від типів репродукції та механізмів ізоляції, від місця в екологічних пірамідах і трофічних ланцюгах, від стадій життєвого циклу і місця в системі гільдій та екоморфологічних ніш — все це основа для тлумачення виду як рівня окремішності та еволюційної сутності, які є по суті однаковими у різних систематичних груп і різних рівнів еволюційного розвитку. Вони можуть різнитися в деталях прояву цієї окремішності, формувати складну систему з «видів видів», проте всі такі прояви видовості і будуть ейдосами, різного рівня виразності та яскравості.

Вид на рівні традиційних «критеріїв» (порівняння з іншими видами за різними системами ознак, оцінка ізоляції від них та пошуки гіатусу) не може бути універсальним через

<sup>39</sup> А. Єна пише про це так: «В. П. Бочанцев и С. Ю. Липишиц прямо писали об огромном вреде, который наносит неумное «видотворчество» (1955). «Ближайшему будущему предстоит ревизия всех этих сомнительных видов и тем самым сокращение числа видов» ... (Вавилов, 1987: 87). Мы бы еще добавили тезис о необходимости преодоления «культа личностей» в отечественной систематике. Сплиттерство советских монотипистов порой отдавало настоящим фарсом, что вдохновило А. Л. Тахтаджяна придумать карикатурную классификацию видов на линнеоны, жорданоны и клокионы.» (Єна, 2012: 76).

неуніверсальність самих таких критеріїв. Універсальними та однозначними ознаками виду є його участь у складі біотичних угруповань (екологічна ніша, місце в гільдії тощо), його автономність від собі подібних у просторі або часі (філетична складова), наявність формальних ознак, які можуть бути кваліфіковані в поняттях діагноз, гіатус, апоморфія (гносеологічна складова). При такому тлумаченні дослідницьке свавілля у тлумаченні біосистем (або й окремих зразків) у координатах «вид — не-вид» стає мінімізованим, проте проблемою залишається тлумачення виду у просторі й часі. Вид є системою, неоднозначність якої наростає у просторі та зникає у часі (Загороднюк, 2001 *a*). Тому визначеність поняття «вид» має місце тільки в «одновимірних», точкових системах — поза простором і часом, і мова має йти про популяцію у складі угруповання.

Вирішення питання розширення «меж» виду можливе крізь призму ампліфікаційної концепції виду, за якою видом у просторі й часі є однорідна, не диференційована на раси популяційна система, що пройшла стадію швидкого нарощування чисельності й ареалу, коли темпи формування географічної та інших форм мінливості виявилися значно меншими за темпи нарощування «маси» популяційної системи (Загороднюк, 2004 *a*). Власне, ампліфікаційна модель припускає швидке формування видових статусів при мінімальних генетичних процесах і на фазі росту популяцій, а не при «пляшкових» чи острівних ефектах, найефективніше при експансіях чи інвазіях в нові природні комплекси та біоми (Загороднюк, 2003 *a*). Звісно, подібні ідеї мають пройти апробацію на різних моделях, побудованих для різних груп організмів, проте ясно, що вони добре діють і на моделях вірусних (включно зі штамми), і ботанічних (включно зі швидким поширенням гібридів і поліплоїдів), і зоологічних (включно з різноманіттям і ареалами гаплотипів).

Незмінною залишається ключова ідея видовості як еволюційної окремішності, яка визначається як перетин трьох статусів популяції: 1) вид — це монофілетична група і фрагмент великого родоводу, 2) вид — це репродуктивна спільнота, 3) вид — це елемент біотичних угруповань. Шляхи і способи формування такої окремішності можуть бути дуже різними, проте результат завжди один — це однорідний пул, який всіма засобами зберігає і «охороняє» свою екологічну самобутність та генетичну автономність. По суті це і є платонівська концепція ейдосу, уточнена новішими еволюційними, популяційними і кладистичними сенсами, початки чого закладено працями славного українського (а згодом й американського) біолога та еволюціоніста Феодосія Добржанського (Dobzhansky, 1935, 1937, 1955). Власне, до цієї ідеї приходять всі дослідники, які аналізують епістемологічні сенси виду і бачать об'єднання всіх концепцій виду через визнання ключової ролі популяційної природи виду, що розвивається в часі та просторі: найбільш визначено в конкретному просторі й часі, тобто в угрупованні (Загороднюк, Ємельянов, 2003; ця праця), а в загальних рисах — «як окремішна в стані еволюції система метапопуляційних родоводів»<sup>40</sup> (De Queiroz, 2007), що цілком відповідає й точці зору автора.

## Подяки

Дякую проф. І. Ємельянову та проф. Л. Рековцю за корисні й плідні дискусії в процесі підготовки цієї статті. Дякую всім учасникам семінару з доповіддю автора за важливі питання, зауваження та коментарі, надто І. Ємельянову, В. Корнеєву, О. Червоненку та П. Царенку. Дякую всім консультантам цього дослідження, серед них Л. Боровик, В. Гриценку, Е. Король, В. Різуну, В. Чумаку. Моя подяка З. Баркасі, Л. Годлевській, В. Дернову, О. Ковальчуку, В. Константиновій, Е. Король, Т. Макаровій, К. Очеретній, П. Панченку, В. Пархоменку, А. Шаповалу, М. Шевері за сприяння у пошуку і оцифруванні важливих джерел і надані для роботи матеріали. Дякую рецензентам рукопису за важливі зауваження та рекомендації щодо покращення тексту. Моя

<sup>40</sup> Дослівно: “The solution has two components. First, it retains the common element — the general concept of species as separately evolving metapopulation lineages (or, more properly, segments thereof). Second, it treats this property as the only necessary property of species.” (с. 882).

величезна подяка З. Баркасі, К. Очеретній та Л. Рековцю за їхні зусилля над вичиткою всього тексту у повному обсязі, корекцію окремих його частин і слухні зауваження щодо покращення викладу думок.

## Література

- Абрамсон, Н. И. 2007. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы. *Вестник ВОГиС*, **11** (2): 307–331. [Abramson, N. I. 2007. Phylogeography: results, issues and perspectives. *Vestnik VOGiS*, **11** (2): 307–331. (In Russian)]
- Абрамсон, Н. И. 2009. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов. *Труды Зоологического института РАН, Приложение 1*, 185–198. [Abramson, N. I. 2009. Molecular markers, phylogeography and the search for a criterion for species distinguishing. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Appendix 1*, 185–198. (In Russian)]
- Акимова, Л. Н. 2016. Современное состояние фауны дигеней (Trematoda Digenea) брюхоногих моллюсков (Mollusca Gastropoda) в водных экосистемах Беларуси. *Беларуская навука, Минск*, 1–243. [Akimova, L. N. 2016. The Current State of the Digene Fauna (Trematoda Digenea) of Gastropods (Mollusca Gastropoda) in the Aquatic Ecosystems of Belarus. *Belaruskaya Navuka, Minsk*, 1–243. (In Russian)]
- Бигон, М., Дж. Харпер, К. Таунсенд. 1989. Экология. Особи, популяции, сообщества. Том 2. Пер. с англ. В. Н. Белова и А. Г. Пельмского. Мир, Москва, 1–477. [Bigon, M., J. Harper, K. Townsend. 1989. Ecology. Individuals, Populations, Communities. Volume 2. Translated from Engl. by V. N. Belov and A. G. Pelymsky. Mir, Moscow, 1–477. (In Russian)]
- Богатов, В. В. 2014. Есть ли будущее у компараторного метода при диагностике крупных двустворчатых моллюсков (Bivalvia: Unionida)? *Известия РАН. Серия биологическая*, № 3: 309–320. [Bogatov, V. V. Does the comparator method has a future in diagnosing large bivalves (Bivalvia: Unionida)? *Izvestia RAN. Biological Series*, № 3: 309–320. (In Russian)]
- Боркин Л. Я., Даревский И. С. 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных. *Журнал общей биологии (Москва)*, **41** (4): 485–506. [Borkin, L. Ya., I. S. Darevsky. 1980. Mesh (hybridogenic) speciation in vertebrates. *Journal of General Biology (Moscow)*, **41** (4): 485–506. (In Russian)]
- Боркин Л. Я., С. Н. Литвинчук. 2013. Гибридизация животных, видообразование и систематика. В кн.: Алимов, А. Ф. и С. Д. Степанянц (Eds). *Современные проблемы биологической систематики*. Saint Petersburg, 83–139. (Труды ЗИН РАН; Прил. 2). [Borkin, L. J., S. N. Litvinchuk. 2013. Animal hybridization, speciation and systematics. In: Alimov, A. F. and S. D. Stepanyants (Eds). *Modern Problems of Biological Systematics*. Saint Petersburg, 83–139. (Proceedings of the Zoological Institute of the RAS; Suppl. 2). (In Russian)]
- Борхес, Х. Л. 2017. Книга вигаданих істот. Переклад С. Борщевського. Видавництво Старого Лева, Львів, 1–240. ISBN 978-617-679-297-0. <https://bit.ly/2Po78pz> [after: Borges, J. L. 1967. *El libro de los seres imaginarios*, 1–159. Bs. As., Kier]
- Воронцов, Н. Н. 1960. Виды хомячков Палеарктики in statu nascendi. *Доклады АН СССР*, **132** (6): 1448–1451. [Vorontsov, N. N. 1960. Species of Palearctic hamsters in statu nascendi. *Reports of the Academy of Sciences of the USSR*, **132** (6): 1448–1451. (In Russian)]
- Воронцов, Н. Н. 1999. Развитие эволюционных идей в биологии. Изд-во Прогресс, Москва, 1–640. [Vorontsov, N. N. 1999. *Development of Evolutionary Ideas in Biology*. Progress, Moscow, 1–640. (In Russian)]
- Вялов, О. С. 1966. Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. Наукова думка, Киев, 1–219. <http://www.geokniga.org/books/3594> [Vialov, O. S. 1966. *Traces of the Vital Activity of Organisms and Their Paleontological Significance*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–219. (In Russian)]
- Вялов, О. С. 1982. Ископаемые следы жизнедеятельности рептилий. *Ежегодник Всесоюзного Палеонтологического Общества (ВПО)*. Наука, Ленинград, **25**: 214–227. [Vialov, O. S. 1982. Fossil traces of reptile activity. *Yearbook of the All-Union Paleontological Society (VPO)*. Nauka Publ. House, Leningrad, **25**: 214–227. (In Russian)]
- Вялов, О. С. 1990. Материалы к классификации и обзор сведений о следах меловых птиц. *Палеонтологические и биостратиграфические исследования при геологической съемке на Украине: сб. научн. трудов*. Наукова думка, Киев, 81–94. [Vialov, O. S. 1990. Materials for classification and a review of information on traces of Cretaceous birds. *Paleontological and Biostratigraphic Studies in Geological Surveys in Ukraine: a collection of scientific papers*. Naukova Dumka, Kyiv, 81–94. (In Russian)]
- Грант, В. 1980. Расы и виды. В кн.: Грант, В. *Эволюция организмов*. Перевод с англ. под ред. Б. М. Медникова. Мир, Москва, 162–182. [Grant, V. 1980. Races and Species. In: Grant V. *The Evolution of Organisms*. Translation from English under the editorship of B. M. Mednikov. Mir Publ. House, Moscow, 162–182. (In Russian)]
- Грант, В. 1984. Видообразование у растений. Перевод с англ. Мир, Москва, 1–528. [Grant, V. 1984. *Speciation in Plants*. Translation from English. Mir Publ. House, Moscow, 1–528. (In Russian)]



- Грант, В. 1991. *Эволюционный процесс: критический обзор эволюционных теорий*. Перевод с англ. Н. О. Фоминой под ред. Б. М. Медникова. Мир, Москва, 1–488. [Grant, V. 1985. *The Evolutionary Process. A critical review of Evolutionary Theory*. Columbia University Press, New Your, 1–490. (Russian translation in 1991)]
- Гребельный, С. Д. 2005. Много ли на свете клональных видов. Часть 1. Отличие клональных форм от обычных двуполых видов. *Invertebrate Zoology*, 2 (1): 79–102. [Grebelyni, S. D. How many clonal species are there in the world. Part 1. The difference between clonal forms and bisexual species. *Invertebrate Zoology*, 2 (1): 79–102. (In Russian)]
- Гураль, Р. І. 2015. Личинкові стадії трематод в прісноводних молюсках басейну верхів'я Дністра. *Наукові записки Державного природознавчого музею (Львів)*, 31: 119–130. <https://bit.ly/339oeff> [Gural, R. 2015. The larval stage trematodes in freshwater snails in upper basin Dnister. *Scientific Notes of the State Natural History Museum (Lviv)*, 31: 119–130. (In Ukrainian)]
- Данько, Я. М. 2010. «Біологічна» концепція виду: поширена не значить правильна. *Природничі науки* (Збірник наук. пр.). Сумський Держ. пед. унів., Суми, 12–18. [Danko, Ya. M. Biological species concept: dominant not meant right. *Natural History Sciences (Collection of scientific works)*. Sumy State Ped. Univ., Sumy, 12–18. (In Ukrainian)]
- Данько, Я. Н. 2013 б. Эволюция таксонов и эволюция организмов. Університетська книга, Суми, 1–255. ISBN 978-966-680-674-4. [Danko, Ya. N. 2013. *Evolution of taxa and evolution of organisms*. Sumy Universityetska Knyga Press, Sumy, 1–255. (In Ukrainian)]
- Дарвін, Ч. 1936. *Походження видів через природний добір або збереження сприяних порід у боротьбі за життя*. Переклад українською з шостого англ. видання В. Державіна, за ред. і з передм. І. М. Полякова. Державне медичне видавництво, Харків, 1–674. [Darwin, Ch. 1936. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Translated from the sixth English into Ukrainian. edition of V. Derzhavin, ed. and with the foreword by I. M. Polyakov. State Medical Publishing House, Kharkiv, 1–674. (In Ukrainian)]
- Даревский, И. С. 1958. Природный партеногенез у некоторых подвидов скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann. *Доклады АН СССР*, 122 (4): 730–732. [Darevsky, I. S. 1958. Natural parthenogenesis in some subspecies rock lizard *Lacerta saxicola* Eversmann. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 122 (4): 730–732. (In Russian)]
- Дернов, В. С. 2016. Нові дані щодо палеонтологічної характеристики відкладів дяківської серії (башкирський яр) Донбасу. *Вісник Національного науково-природничого музею*, 14: 35–46. [Dernov, V. S. 2016. New data on the paleontological features of deposits from the Dyakivska series (Bashkirian Storey), Donets Basin. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 14: 35–46. (In Ukrainian)]
- Дронь, К. І., Б. С. Тихолоз, Н. В. Тихолоз, А. І. Швець. 2007. *Міфопоетичні образи в художньому світі Івана Франка. Ейдологічні нариси*. За наук. ред. Б. С. Тихолоза; НАН України. Львівське відділення Інституту літератури ім. Т. Г. Шевченка. Львів, 1–336. (Франкознавча серія; Вип. 11). [Dron, K. I., B. S. Tikholoz, N. V. Tikholoz, A. I. Shvets. 2007. *Mythopoetic Images in the Artistic World of Ivan Franko. Eidological essays*. Ed. by B. S. Ticholoz; NAS of Ukraine. Lviv T. G. Shevchenko Branch of the Institute of Literature. Lviv, 1–336. (Franko Studies Series; Issue 11). (In Ukrainian)]
- Дудка, И. А. 1986. Проблема вида и рода у грибов. Под ред. Э. Пармасто. Институт зоологии и ботаники. Таллин, 67–80. [Dudka, I. A. 1986. The problem of species and taxonomic criteria in the anamorphs of the “higher” Fungi. *Problem of Species and Genus in Fungi*. Ed. by E. Parmasto. Institute of Zoology and Botany. Tallinn, 67–80. (In Russian)]
- Дудка, І. О., С. П. Вассер, Т. О. Мережко. 1992. Марія Яківна Зерова (до 90-річчя з дня народження). *Український ботанічний журнал*, 49 (2): 104. [Dudka, I. O., S. P. Wasser, and T. O. Merezko. 1992. Maria Yakivna Zerova (to the 90th anniversary). *Ukrainian Botanical Journal*, 49 (2): 104. (In Ukrainian)]
- Ена, А. В. 2004. Концепция эндемизма в ботанической географии. *Український ботанічний журнал*, 61 (4): 7–20. [Yena, A. V. 2004. The concept of endemism in botanical geography. *Ukrainian Botanical Journal*, 61 (4): 7–20. (In Russian)]
- Ена, А. В. 2007. Линнеоны, жорданоны и клокионы. *Матеріали читань, присвячених 300-річчю з дня народження К. Ліннея*. За ред. І. Д. Соколова. Елтон-2, Луганськ, 76–78. [Yena, A. V. 2007. Linneons, Jordanons and Clokions. *Proceedings of the Readings on the 300th Anniversary of K. Linnaeus*. Ed. by I. D. Sokolov. Elton-2, Luhansk, 76–78. (In Russian)]
- Ена, А. В. 1999. Критичний аналіз дослідження ендемізму флори Криму. *Наукові записки Тернопільського держ. пед. університету. Серія: Біологія*, № 1 (4): 10–17. [Yena, A. V. 1999. Critical analysis of studies of endemism of Crimea flora. *Scientific Notes of Ternopil State University. Series Biology*, № 1 (4): 10–17. (In Ukrainian)]
- Ена, А. В. 2012. *Природная флора Крымского полуострова: монография*. Н. Орианда, Симферополь, 1–232. ISBN 978-966-1691-61-1. [Yena, A. V. 2012. *Spontaneous Flora of the Crimean Peninsula*. N. Orianda, Simferopol, 1–232. (In Russian)]
- Завадский, К. М. 1968. *Вид и видообразование*. Наука, Ленинград, 1–404. [Zavadsky, K. M. *Species and Speciation*. Nauka, Leningrad, 1–404. (In Russian)]

- Заверуха, Б. В. 1980. Вид як форма існування і розвитку живої матерії. *Український ботанічний журнал*, 37 (2): 33–36. [Zaverukha, B. V. 1980. Species as a form of existence and development of living matter. *Ukrainian Botanical Journal*, 37 (2): 33–36. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В., А. А. Федорченко. 1995. Аллопатрические виды грызунов группы *Spermophilus suslicus* (Mammalia). *Вестник зоологии*, 29 (5–6): 49–58. [Zagorodniuk, I. V., O. O. Fedorchenko. 1995. Allopatric species among rodent group *Spermophilus suslicus* (Mammalia). *Vestnik zoologii*, 29 (5–6): 49–58. (In Russian)]
- Загороднюк, І. В., В. В. Ткач. 1996. Сучасний стан фауни та історичні зміни чисельності кажанів (Chiroptera) на території України. *Доповіді НАН України*, № 5: 136–142. [Zagorodniuk, I. V., V. V. Tkach. 1996. The present state of fauna and the historical changes of abundance of the bats (Chiroptera) in the territory of Ukraine. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 5: 136–142. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В. 1998. Політипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи. *Доповіді НАН України*, № 7: 171–178. [Zagorodniuk, I. V. 1998. Polytypic species: a concept and the presence in theriofauna of the East Europe. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 7: 171–178. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І., Кондратенко, О. 1999. Аловиди «бернських» видів гризунів. *Ссавці України під охороною Бернської конвенції*. За ред. І. В. Загороднюка. Київ, 192–197. (Серія: Праці Теріологічної Школи; випуск 2). [Zagorodniuk, I., O. Kondratenko. 1999. Allospecies of the “Bern” species of rodents. In: *Zagorodniuk I. (ed.). Mammals of Ukraine, Protected by the Bern Convention*. Kyiv, 192–197. (Series: Proceedings of the Theriological school; Vol. 2). (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В. 2001 а. Вид в біології як неперервна система. *Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення*. За ред. І. Г. Ємельянова. НВП «Вирій», Київ, 153–181. [Zagorodniuk, I. V. 2001. Species in biology as continuous system. In: *Emelyanov, I. (ed.). Phenomenon of Coexistence of Two Paradigms: Creationism and Evolutionary Concept*. NVP Vyriy Press, Kyiv, 153–181. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В. 2002. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*). *Доповіді НАН України*, № 9: 185–191. [Zagorodniuk, I. V. 2002. Transitive taxonomic systems and their pattern in susliks (*Spermophilus*). *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 9: 185–191. (In Russian)]
- Загороднюк, І. В. 2003 а. Інвазія як шлях видоутворення. *Доповіді НАН України*, № 10: 187–194. [Zagorodniuk, I. V. 2003. Invasions as way to speciation. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 10: 187–194. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В. 2003 б. Види нижчих тетрапод України: у природі та на папері. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 33: 80–90. [Zagorodniuk, I. 2003. Species of the lower tetrapodes from Ukraine: in the nature and on the paper. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, 33: 80–90. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В., І. Г. Ємельянов. 2003. Вид в екології як популяційна система та як компонент біотичного угруповання. *Вісник Дніпропетровського ун-ту. Серія Біологія, Екологія*, 11 (1): 8–13. [Zagorodniuk, I. V., Emelyanov, I. G. 2003. Species in ecology as population system and member of biotic community. *Visnyk of the Dnipropetrovsk University. Series Biology & Ecology*, 11 (1): 8–13. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В. 2004 а. Біологічний вид як ампліфікована сутність. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 14: 5–15. [Zagorodniuk, I. V. 2004. Biological species as amplify essence: attributes of buffering and modes of shifting. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology*, 14: 5–15. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2004 б. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 38: 21–42. [Zagorodniuk, I. 2004. Levels of morphological differentiation in closed species of mammals and the concept of hiatus. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, 38: 21–42. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І., Г. Фесенко. 2004. Двійникові таксономічні комплекси серед птахів фауни Східної Європи. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 15: 5–19. [Zagorodniuk, I., H. Fesenko. 2014. Sibling taxonomical complexes among birds of fauna of the Eastern Europe. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology*, 15: 5–19. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2005. Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 17: 5–27. [Zagorodniuk, I. 2005. Biogeography of mammals' cryptic species in the Eastern Europe. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology*, 17: 5–27. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2008. Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 24: 11–23. [Zagorodniuk, I. 2008. Mammal diversity and species richness of guilds. *Scientific Bulletin of Uzhgorod University. Series Biology*, 24: 11–23. (In Ukrainian, with summary in English)]
- Загороднюк, І., І. Ємельянов. 2008. Криптичне різноманіття ссавців у Східній Європі як віддзеркалення багатоманітності проявів виду. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 22: 166–178. [Zagorodniuk, I., Emelyanov, I. 2008. Cryptic diversity of mammals in Eastern Europe as reflection of

- variety of species phenomena. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology*, **22**: 166–178. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2009. Морфологія епілеми у кажанів та її мінливість у *Eptesicus "serotinus"* (Mammalia). *Вісник Львівського університету. Серія Біологічна*, **51**: 157–175. [Zagorodniuk, I. 2009. Morphology of post-calcarial lobe in bats and its variation in *Eptesicus "serotinus"* (Mammalia). *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **51**: 157–175. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2010. Криптичне різноманіття та зміни поглядів на склад теріофауни. *Моніторинг теріофауни*. Луганськ, 13–27. (Серія: Праці Теріологічної Школи; Вип. 10). ISBN 978-966-02-4639-3. [Zagorodniuk, I. 2010. Cryptic diversity and changes of views on mammal fauna composition. *Monitoring of Mammal Fauna*. Luhansk, 13–27. (Proceedings of the Theriological School; Vol. 10). (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І., В. Різун. 2012. Динаміка біорізноманіття як концепт (до 20-річчя Конвенції про біорізноманіття). *Динаміка біорізноманіття 2012*. Вид-во ДЗ «ЛНУ імені Тараса Шевченка», Луганськ, 12–17. [Zagorodniuk, I., V. Rizun. 2012. Dynamics of Biodiversity as concept (to 20 anniversary of Convention of Biological Diversity). *Dynamics of Biodiversity 2012*. Luhansk Natl. Univ. Press, Luhansk, 12–17. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2016. Криптичне різноманіття біоти, види-двійники та дослідницький дальтонізм. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, **71**: 3–30. [Zagorodniuk, I. 2016. Cryptic diversity of biota, sibling species and researchers' daltonism. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **71**: 3–30. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2019. Концепції виду в біології: музеологічний аспект та його розвиток в Україні. *Природнича музеологія. Випуск 5*. НАН України; Національний науково-природничий музей. Київ, 23–29. [Zagorodniuk, I. 2019. Species concepts in biology: museological aspect and its development in Ukraine. *Natural History Museology. Volume 5*. NAS of Ukraine; National Museum of Natural History. Kyiv, 23–29. (In Ukrainian)]
- Здун, В. І. 1961. *Личинки трематод у прісноводних молюсках України*. Видавництво АН УРСР, Київ, 1–143. [Zdun, V. I. 1961. *Larvae of Trematodes in Freshwater Molluscs of Ukraine*. Publishing House of the USSR Academy of Sciences, Kyiv, 1–143. (In Ukrainian)]
- Зиненко, А. 2015. Предпосылки и перспективы создания коллекций ДНК при зоологических собраниях. *Природничі музеї: роль в освіті та науці. Частина 2*. За ред. І. Загороднюка. ННПМ НАН України, Київ, 26. [Zinenko, A. 2015. The need for DNA databanks at zoological collection facilities. *Natural History Museums: The Role in Education and Science. Part 2*. Ed. by I. Zagorodniuk. National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Kyiv, 26. (In Russian and English)]
- Камелин, Р. В. 2016. Систематика растений как искусство. *Turczaninowia*, **19** (4): 18–24. [Kamelin, R. V. 2016. Plant systematics as art. *Turczaninowia*, **19** (4): 18–24. (In Russian)]
- Клоков, М. В. 1974. Географическая раса как историческое явление. Некоторые основные положения. *Природная обстановка и фауны прошлого. Выпуск 8*. Наукова думка, Киев, 105–111. [Klokov, M. V. 1974. The geographical race as a historical phenomenon. Some basic points. *Natural Environment and Fauna of the Past. Issue 8*. Naukova Dumka, Kyiv, 105–111. (In Russian)]
- Клоков, М. В. 1978. Биологическая дифференциация в таксономическом и фитоэидологическом аспектах. *Новости систематики высших и низших растений 1977*. Наукова думка, Київ, 50–73. [Klokov, M. V. 1978. Biological differentiation in taxonomic and phytoeidological aspects. *News of Taxonomy of Higher and Lower Plants 1977*. Naukova Dumka, Kyiv, 50–73. (In Russian)]
- Клочко, В. В., Е. О. Чугунова, Л. В. Авдеева. 2018. Полифазный таксономический анализ и биологически активные вещества штамма *Pseudomonas* sp. 2303. *Мікробіологічний журнал*, **80** (3): 29–39. [Klochko, V. V., E. O. Chugunova, L. V. Avdeeva. 2018. Polyphasic taxonomic analysis and biologically active substances of strain *Pseudomonas* sp. 2303. *Microbiological Journal*, **80** (3): 29–39. (In Russian)]
- Коваль, Э. З., А. В. Руденко, Н. М. Волощук. 2016. *Пеницилли: руководство по идентификации 132 видов (редуцентов, деструкторов, патогенов, продуцентов)*. Нац. научно-исслед. реставрац. центр Украины. Киев, 1–407. ISBN 978-966-8275-06-7. [Koval, E. Z., A. V. Rudenko, N. M. Voloshchuk. 2016. *Penicilli: a guide to identifying 132 species (reducing agents, destructors, pathogens, producers)*. National Research and Restoration Center of Ukraine. Kyiv, 1–407. (In Ukrainian)]
- Ковальчук, О. М. (уклад.). 2013. *Викопні хребетні України: бібліографічний покажчик (1829–2012)*. Університетська книга, Суми, 1–231. [Kovalchuk, O. M. (comp.). 2013. *Fossil Vertebrates of Ukraine: A Bibliographic Index (1829–2012)*. University Book, Sumy, 1–231. (In Ukrainian)]
- Костюк, І. 2011. Міфологема: історія поняття. *Вісник Львівської національної академії мистецтв*, **22**: 405–416. [Kostiuk, I. 2011. Mythologema: the history of term in the scientific discourse. *Visnyk of the Lviv National Academy of Arts*, **22**: 405–416. (In Ukrainian)]
- Котов, М. І. 1965. Нові види, описані з флори УРСР, та їх критичний перегляд. *Український ботанічний журнал*, **22** (2): 95–101. [Kotov, M. I. 1965. New species described from the flora of the Ukrainian SSR and their critical revision. *Ukrainian Botanical Journal*, **22** (2): 95–101. (In Ukrainian)]
- Красилов, В. А. 1988. Вавиловский вид как система. *Эволюционные исследования. Вавиловские темы (Сборник научных трудов)*. Биолого-почвенный институт, Владивосток, 6–16. [Krasilov, V. A. 1988. Vavilov's species as a system. *Evolutionary Research. Vavilov Themes (Collected scientific papers)*. Biological and Soil Institute, Vladivostok, 6–16. (In Russian)]

- Куприянова, Л. А. 2014. Концепция гибридогенного видообразования у позвоночных животных: комплексные исследования однополых видов рептилий. *Труды Зоологического института РАН*, **318** (4): 382–390. [Kupriyanova, L. A. Concept of hybridogeneous speciation of vertebrate animals: complex studies of unisexual species of Reptilia. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **318** (4): 382–390. (In Russian)]
- Любарский, Г. Ю. 2015. *Рождение науки. Аналитическая морфология, классификационная система, научный метод*. Языки славянской культуры, Москва, 1–192. [Lyubarsky, G. Yu. 2015. *The Birth of Science. Analytical Morphology, Classification System, Scientific Method*. Languages of Slavic Culture, Moscow, 1–192. (In Russian)]
- Любарский, Г. Ю. 2018. *Происхождение иерархии: история таксономического ранга*. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 1–659. [Lyubarsky, G. Yu. 2018. *The Origin of Hierarchy: the History of Rank in Taxonomy*. KMK Scientific Press, Moscow, 1–659. (In Russian)]
- Любищев, А. А. 1971. О критериях реальности в таксономии. В кн.: *Информационные вопросы семиотики, лингвистики и автоматического перевода. Выпуск 1*. ВИНТИ, Москва, 67–81. (Рос. перекл. з: Lyubishchev, 1969). <https://bit.ly/2zcDuzj> [Liubishchev, A. A. 1971. On the criteria of reality in taxonomy. In: *Informational Issues of Semiotics, Linguistics and Automatic Translation. Issue 1*. VINITI, Moscow, 67–81. (In Russian)]
- Любищев, А. А. 1972. К логике систематики. В кн.: *Проблемы эволюции. Том 2*. Под ред. Н. Н. Воронцова. Наука, Новосибирск, 45–68. [Liubishchev, A. A. 1972. To the logic of systematics. In: Vorontsov, N. N. (ed.). *Problems of Evolution, Volume 2*. Nauka, Novosibirsk, 45–68. (In Russian)]
- Любищев, А. А. 1977. Редукционизм и развитие морфологии и систематики. *Журнал общей биологии*, **38** (2): 245–263. <https://bit.ly/2KZuyjI> [Liubishchev, A. A. 1977. Reductionism and the development of morphology and systematics. *Journal of General Biology*, **38** (2): 245–263. (In Russian)]
- Майр, Э. 1947. *Систематика и происхождение видов*. Изд-во иностр. лит-ры, Москва, 1–504. [Mayr, E. 1947. *Systematics and Origin of Species*. Publishing House of Foreign literature, Moscow, 1–504. (In Russian)]
- Майр, Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. Пер. с англ. под ред. В. Г. Гептнера, В. Н. Орлова со вступ. статьей В. Г. Гептнера. Мир, Москва, 1–598. [Transl. from: Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Belknap Press Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. I–XIV +1–797.]
- Майр, Э. 1974. *Популяции, виды и эволюция*. Перевод с англ., под ред. В. Г. Гептнера. Мир, Москва, 1–460. [Mayr, E. 1974. *Populations, Species, and Evolution*. Transl. from Engl., ed. by V. G. Heptner. Mir Publ. House, Moscow, 1–460. (In Russian)]
- Марков, А. 2011. *Эволюция человека. В 2-х книгах. Книга 1: Обезьяны, кости и гены*. Corpus, Астрель, Москва, 1–464. [Markov, A. 2011. *Human Evolution. In 2 Books. Book 1: Monkeys, Bones, and Genes*. Corpus, Astrel, Moscow, 1–464. (In Russian)]
- Машталер, Г. А. 1932. Поняття про вид в біології. *Праці Одеської філії Науково-дослідного зоологічного Одеського інституту*, **1**: 76–100. [Mashtaler, G. A. 1932. The concept of species in biology. *Proceedings of the Odessa Branch of the Zoological and Biological Research Institute*, **1**: 76–100. (In Ukrainian)]
- Мейен, С. В. 1977. Таксономия и меронимия. *Вопросы методологии в геологических науках*. Наукова думка, Киев, 25–33. [Meyen, S. V. 1977. Taxonomy and Meronymy. *Methodology Issues in Geological Sciences*. Naukova Dumka Kyiv, 25–33. (In Russian)]
- Мейен, С. В. 1988. Принципы и методы современной систематики. *Современная палеонтология (в двух томах). Том 1*. Под ред. М. М. Меннера, В. П. Макридина. Недра, Москва, 447–466. [Meyen, S. V. 1988. Principles and methods of modern taxonomy. *Modern Paleontology (in two volumes). Volume 1*. Ed. M. M. Menner, V. P. Makridin. Nedra, Moscow, 447–466. (In Russian)]
- Мейен, С. В. 2009. *Теоретические основы палеоботанических исследований* (неизданные главы к «Основам палеоботаники» [М., Недра, 1987]). Отв. ред. И. А. Игнатъев, Ю. В. Мосейчик. GEOS, Москва, 1–108. [Meyen, S. V. 2009. *Theoretical Fundamentals of Paleobotanical Research* (unpublished chapters to the “Fundamentals of Paleobotanics” [M., Nedra, 1987]). GEOS, Moscow, 1–108. (In Russian)]
- Мейер, М. Н. 1968. Комплексный таксономический анализ вида на примере некоторых форм серых полевок (род *Microtus*). *Зоологический журнал*, **47** (6): 850–859. [Meyer, M. N. 1968. Comprehensive taxonomic analysis of the species using some forms of the gray voles (genus *Microtus*) as an example. *Zoologicheskii Zhurnal*, **47** (6): 850–859. (In Russian)]
- Мейер, М. Н. 1984. Комплексный таксономический анализ в систематике грызунов на примере серых полевок (род *Microtus*) фауны СССР. Дис. ... докт. биол. наук. ЗИН РАН, Ленинград, 1–538. [Meyer, M. N. 1984. *Comprehensive Taxonomic Analysis in Systematics of Rodents on the Example of Gray Voles (Genus *Microtus*) of the Fauna of the USSR*. Dis. ... Doctor Biol. Sciences. ZIN RAS, Leningrad, 1–538. (In Russian)]
- Мина, М. В. 1986. Виды и внутривидовые подразделения у рыб. Мина, М. В. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. Под ред. А. В. Яблокова. Наука, Москва, 26–58. [Mina, M. V. 1986. Species and intraspecific units in fish. In: Mina, M. V. *Microevolution of Fish. The Evolutionary Aspects of Phenetic Diversity*. Ed. by A. V. Yablokov. Nauka, Moscow, 26–58. (In Russian)]
- Мосякин, С. Л. 2005. Вікаріантна та дисперсалістка парадигми у розвитку глобальної історичної фітогеографії. *Чорноморський ботанічний журнал*, **1** (1): 7–18. [Mosyakin, S. L. 2005: Paradigms of vicariance and dispersalism in the development of global historical phytogeography. *Chornomorskyi Botani chnyi Journal*, **1** (1): 7–18. (In Ukrainian)]

- Мосякин, С. Л. 2008. Вид и видообразование у растений: фитозидологические взгляды М. В. Клокова и современность. Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, Киев, 1–72. <https://bit.ly/2VzMzt8> [Mosyakin, S. L. 2008. *Species and Speciation in Plants: Phytoecidological Views of M. V. Klokov and Modernity*. N. G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, Kyiv, 1–72. (In Russian)]
- МКЗН, 2003. Міжнародний кодекс зоологічної номенклатури: видання четверте. Переклад Ю. П. Некрутенка. Бібліотека офіційних видань, Київ, I–XLIII + 1–175. [ICZN, 2003. *International Code of Zoological Nomenclature: Fourth Edition*. Translated by Yu. P. Nekrutenko. Official Publications Library, Kyiv, I–XLIII + 1–175. (In Ukrainian)]
- Некрутенко, Ю. П. 1968. Филогения и географическое распространение рода *Gonepteryx* (Lepidoptera, Pieridae). Опыт историко-зоогеографического исследования. Отв. ред. А. П. Маркевич; Институт геологических наук АН УССР. Наукова думка, Киев, 1–128. [Nekrutenko, Yu. P. 1968. *Phylogeny and Geographical Distribution of the Genus Gonepteryx (Lepidoptera, Pieridae). The Experience of Historical and Zoogeographic Research*. Ed. by A. P. Markevych; Institute of Geological Sciences, AS of Ukrainian SSR. Naukova Dumka, Kyiv, 1–128. (In Russian)]
- Нечипуренко, О. О., М. А. Хархота, Л. Б. Зелена, А. М. Остапчук, Л. В. Авдеева. 2016. Поліфазний таксономічний аналіз каротинсинтезувального штаму *Bacillus* sp. 1.1. *Мікробіологічний журнал*, 78 (3): 36–44. [Nechypurenko, O. O., M. A. Kharhota, L. B. Zelena, A. M. Ostapchuk, L. V. Avdeeva. 2016. Polyphasic taxonomic analysis of carotene-synthesizing strain *Bacillus* sp. 1.1. *Microbiological Journal*, 78 (3): 36–44. (In Ukrainian)]
- Павлинов, И. Я. 2009. Проблема вида в биологии — еще один взгляд. В кн.: Ред. А. Ф. Алимов, С. Д. Степаньянц. Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций. СПб., 259–271. (Труды ЗИН РАН. Приложение № 1). (Цит. за: Павлинов, И. Я. 2011. Современная систематика: традиции и новации. *Природа*, № 10: 35–40). [Pavlinov, I. Ya. 2009. The problem of species in biology is another look. In: Alimov, A. F. and S. D. Stepanyants. (Eds). *Species and Speciation. Analysis of New Attitudes and Trends*. St. Petersburg, 259–271. (Proceedings of ZIN RAS; Supplement No. 1). (In Russian)]
- Павлинов, И. Я., Г. Ю. Любарский. 2011. Биологическая систематика: Эволюция идей. Тов-во научн. изд. КМК, Москва, 1–667. (Сборник трудов Зоологического музея МГУ; Том 51). [Pavlinov, I. Ya., G. Yu. Lyubarsky. 2011. *Biological Systematics: Evolution of Ideas*. KMK Scientific Press Ltd., Moscow, 1–667. (Archives of the Zoological Museum of Moscow State University. Vol. 51). (In Russian)]
- Павлинов, И. Я. 2015. Номенклатура в систематике. История, теория, практика. Тов-во науч. изд. КМК, Москва, 1–439. [Pavlinov, I. Ya. *Nomenclature in the Systematics. History, Theory, Practice*. KMK Sci. Press, Moskva, 1–439. (In Russian)]
- Павлинов, И. Я. 2017. Проблема вида в биологии: истоки и современность. Концепции вида у грибов: новый взгляд на старые проблемы. Материалы VIII Всероссийской микологической школы. ЗБС, МГУ, 5–19. [Pavlinov, I. Ya. 2017. The problem of species in biology: its roots and present. *Mushroom Species Concepts: a New Look at Old Problems*. Materials of the VIII All-Russian Mycological School. WBS, Moscow State University, 5–19. (In Russian)]
- Панов Е. Н. 1993. Граница вида и гибридизация у птиц. Гибридизация и проблема вида у позвоночных. Изд-во Моск. ун-та, Москва, 53–95. (Сб. тр. Зоол. музея МГУ; Том 30). [Panov, E. N. Limits of species and hybridisation in birds. *Hybridisation and species problem in Vertebrates*. Moscow Univ. Press, Moskva, 53–95. (In Russian)]
- Парамонов, С. Я. 1934. Деякі нові дані про утворення нових видів як наслідок острівної ізоляції. *Збірник праць Зоологічного музею*, № 13: 169–174. [Paramonov, S. J. 1934. Some new data on the formation of new species as a consequence of island isolation. *Proceedings of the Zoological Museum*, 13: 169–174. (In Ukrainian)]
- Парамонов, С. Я. 1935. Проблема видоутворення і ареал. *Збірник праць Зоологічного музею*, № 15: 5–26. (Серія: Труды Института зоологии та биологии; Том 7). [Paramonov, S. J. 1935. The problem of speciation and geographic range. *Proceedings of the Zoological Museum*, 15: 5–26. (Series: Proceedings of the Institute of Zoology and Biology; Volume 7). (In Ukrainian)]
- Парамонов, С. Я. 1943. Что такое вид в биологии. *Советская ботаника*, № 2: 3–18. [Paramonov, S. J. What is a species in biology. *Soviet Botany*, No. 2: 3–18. (In Russian)]
- Писанец, Е. М. 2001. Таксономические взаимоотношения серых жаб и некоторые теоретические и практические проблемы систематики. *Вестник зоологии*, 35 (5): 37–44. [Pisanets, E. M. 2001. Taxonomic relationships of gray toads and some theoretical and practical problems of taxonomy. *Vestnik zoologii*, 35 (5): 37–44. (In Russian)]
- Попов, М. Г. 1924. Новые и критические виды губоцветных Туркестана. *Ботанические материалы Гербария Главного ботанического сада РСФСР*, 5 (10) 153–156. [Popov, M. G. 1924. New and critical species of Lamiaceae from the Turkestan. *Botanical materials of the Herbarium of the Main Botanical Garden of the Russian SFSR*, 5 (10): 153–156. (In Russian)]
- Попов, М. Г. 1950. О применении ботанико-географического метода в систематике растений. В сб.: *Проблемы ботаники. Том 1*. Москва, Ленинград, 70–108. [Popov, M. G. 1950. On the application of the botanical-geographical method in plant taxonomy. In: *Problems of Botany. Volume 1*. Moscow, Leningrad, 70–108. (In Russian)]

- Прокудин, Ю. Н. 1967. Про критичний перегляд нових видів, описаних з флори УРСР. *Український ботанічний журнал*, **24** (2): 88–93. [Prokudin, Yu. N. 1967. About a critical review of new species described in the Ukrainian RSR flora. *Ukrainian Botanical Journal*, **24** (2): 88–93. (In Ukrainian)]
- Прокудин, Ю. Н. 1970. Опыт комплексного применения различных методов при таксономическом изучении дикорастущих злаков. *Ботанический журнал*, **55** (3): 346–356. [Prokudin, Yu. N. 1970. Experience in the complex application of various methods in the taxonomic study of wild grasses. *Botanical Journal (Leningrad)*, **55** (3): 346–356. (In Russian)]
- Протасов, А. А. 2002. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. Ин-т гидробиол. НАН Украины, Киев, 1–105. ISBN 966-02-2517-2. [Protasov, A. A. 2002. *Biodiversity and Its Estimation. Conceptual Diversicology*. Inst. Hydrobiology NAS of Ukraine. Kyiv, 1–105. (In Russian)]
- Семёнов-Тян-Шанский, А. П. 1910. Таксономические границы вида и его подразделений: опыт точной категоризации низших систематических единиц. *Записки Академии наук по физико-математическому отделению*, **25** (1): 1–29. [Semenov-Tyan-Shansky, A. P. 1910. Taxonomic boundaries of a species and its subdivisions: the experience of accurate categorization of lower systematic units. *Notes of the Academy of Sciences in Physics and Mathematics*, **25** (1): 1–29. (In Russian)]
- Серебровский, П. В. 1941. Критика «теории» кругов форм (кризис систематики в орнитологии). *Труды Зоологического института АН СССР*, **6**: 158–190. [Serebrovsky, P. V. 1941. Criticism of the “Formenkreis” theory (Crisis of systematics in ornithology). *Proceedings of the Zoological Institute AS USSR*, **6**: 158–190. (In Russian)]
- Старобогатов, Я. И. 1968. Практические приёмы систематики и вопрос о критерии вида. *Зоологический журнал*, **47** (6): 875–886. [Starobogatov, Ya. I. 1968. Practical methods of systematics and the question of the criteria of the species. *Zoologicheskii Zhurnal*, **47** (6): 875–886. (In Russian)]
- Стенько, Р. П., Э. Н. Король. 2004. Морфология и особенности биологии церкарий двух видов рода *Diplostomum* (Trematoda, Diplostomidae) из Крыма. *Вестник зоологии*, **38** (4): 3–8. [Stenko, R. P., E. N. Korol. 2004. Morphology and biology of cercariae of two species of the genus *Diplostomum* (Trematoda, Diplostomidae) in Crimea. *Vestnik zoologii*, **38** (4): 3–8. (In Russian)]
- Степанян, Л. С. 1970. Концепция надвида (superspecies) и пределы ее приложения. *Зоологический журнал*, **49** (5): 653–659. [Stepanian, L. S. 1970. Concept of superspecies and limits of its use. *Zoologicheskii Zhurnal*, **49** (5): 653–659. (In Russian)]
- Степанян, Л. С. 1983. *Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР*. Наука, Москва, 1–294. [Stepanyan, L. S. 1983. *Superspecies and Sibling Species in the Avifauna of the USSR*. Nauka, Moscow, 1–294. (In Russian)]
- Тахтаджян, А. Л. 1955. Некоторые вопросы теории вида в систематике современных и ископаемых растений. *Ботанический журнал*, **40** (4): 789–796. [Takhtadzhyan, A. L. 1955. Some questions of the theory of the species in the systematics of modern and fossil plants. *Botanical Journal*, **40** (4): 789–796. (In Russian)]
- Харчук, С., І. Загороднюк. 2019. Родина ссавців світу: огляд таксонів та їхні українські назви. *Geo&Bio*, **17**: 85–115. [Kharchuk, S., I. Zagorodniuk. 2019. Mammal families of the world: review of taxa and their Ukrainian names. *Geo&Bio*, **17**: 85–115. (In Ukrainian)]
- Цвелев, М. Н. 1966. Об эколого-географических расах в семействе злаков — Gramineae и их таксономическом ранге. *Ботанический журнал*, **51** (8): 1099–1108. [Tzvelev, N. N. 1966. On the eco-geographical races within the family Gramineae and on their taxonomic rank. *Botanical Journal (Leningrad)*, **51** (8): 1099–1108. (In Russian)]
- Черногоренко, М. И. 1983. *Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ*. Наукова думка, Киев, 1–210. [Chernogorenko, M. I. 1983. *Larvae of trematodes in mollusks of the Dnipro River and Its Reservoirs*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–210. (In Russian)]
- Чорногоренко-Бідуліна, М. І. 1958. *Фауна личинок форм трематод в моллюсках Дніпра*. Вид-во АН УРСР, Київ, 1–107. [Chernogorenko-Bidulina, M. I. 1958. *Fauna of Larval Forms of Trematodes in Mollusks of the Dnipro River*. Published in the USSR Academy of Sciences, Kyiv, 1–107. (In Ukrainian)]
- Шапошников, Г. Х. 1966. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида. *Энтомологическое обозрение*, **45** (1): 3–35. [Shaposhnikov, G. H. 1966. Occurrence and loss of reproductive isolation and species criterion. *Entomological review*, **45** (1): 3–35. (In Russian)]
- Шеляг-Сосонко, Ю. Р., Я. П. Дидух. 1975. О состоянии и перспективах исследования флоры Украины. *Ботанический журнал*, **60** (8): 1134–1141. [Shelyag-Sosonko, Yu. R., Ya. P. Didukh. 1975. On the state and prospects of the study of the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, **60** (8): 1134–1141. (In Russian)]
- Шеляг-Сосонко, Ю. Р., И. Г. Емельянов. 1997. Экологические аспекты концепции биоразнообразия. *Экология та ноосферология*, **3** (1–2): 131–140. [Shelyag-Sosonko, Yu. R., I. G. Emelyanov. 1997. Ecological aspects of the concept of biodiversity. *Ecology and Noosphereology*, **3** (1–2): 131–140. (In Russian)]
- Шинкарук, В. І. (голова редкол.). 2002. *Філософський енциклопедичний словник*. Київ, Абрис, 1–742. [Shynkaruk, V. I. (Editor-in-chief). 2002. *Philosophical Encyclopedic Dictionary*. Kyiv, Abris, 1–742. (In Ukrainian)]
- Abbott, R. J., A. J. Lowe. 2004. Origins, establishment and evolution of new polyploid species: *Senecio cambrensis* and *S. eboracensis* in the British Isles. *Biological Journal of the Linnean Society*, **82** (4): 467–474.
- Agapow, P., O. R. P. Bininda-Emonds, K. A. Crandall, et al. 2004. The Impact of species concept on biodiversity studies. *The Quarterly Review of Biology*, **79** (2): 161–179.
- Ashlock, P. D. 1971. Monophyly and associated terms. *Systematic Zoology*, **20**: 63–69.

- Atran, S. 1990. *Cognitive Foundations of Natural History: Towards an Anthropology of Science*. Cambridge University Press, Cambridge, England, i-xii + 1–360.
- Avise, J. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. President and Fellows of Harvard College, 1–453.
- Barrett, R. D., P. D. Hebert. 2005. Identifying spiders through DNA barcodes. *Canadian Journal of Zoology*, **83** (3): 481–491.
- Berlin, B. 2014. *Ethnobiological Classification: Principles of Categorization of Plants and Animals in Traditional Societies*. Princeton University Press, 1–334.
- Bertling, M. 2007. Chapter 5. What's in a name? Nomenclature, systematics, ichnotaxonomy. In: Miller, W. (ed.). *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*, Elsevier, Amsterdam, 81–91.
- Bickford, D., D. J. Lohman, N. S. Sodhi, et al. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **22** (3): 148–155.
- Bock, W. J. 2006. Species concepts versus species categories versus species taxa. *Acta Zoologica Sinica*, **52** (Suppl.): 421–424.
- Bradley, R. D., R. J. Baker. 2001. A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals. *Journal of Mammalogy*, **82** (4): 960–973.
- Cai, L., T. Giraud, N. Zhang, et al. 2011. The evolution of species concepts and species recognition criteria in plant pathogenic fungi. *Fungal Diversity*, **50**, 121.
- Chakrabarty, P. 2010. Genotypes: a concept to help integrate molecular phylogenetics and taxonomy. *Zootaxa*, **2632** (1): 67–68.
- Claridge, M. F., H. A. Dawah, M. R. Wilson (Eds). 1997. *Species. The Units of Biodiversity*. Chapman & Hall, London, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras. 1–439. (The Systematics Association Special Volume Series 54). <https://bit.ly/38gH2xr>
- De Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, **56** (6): 879–886.
- Dobzhansky, T. 1935. A critique of the species concept in biology. *Philosophy in Science*, **2**: 344–355.
- Dobzhansky, Th. 1937. IX. Species as natural units. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York, 303–322. [цит. за третім виданням 1951 року: с. 254–275].
- Dobzhansky, T. 1955. *Evolution, Genetics and Man*. John Wiley & Sons, New York, I–IX + 1–398.
- Dobzhansky, T. 1972. Species of *Drosophila*. New experiment in an old field. *Science, New Series*, **177** (4050): 664–669.
- Dubois, A., R. Gunther. 1982. Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zool. Jahrb. (Syst.)*, **109**: 290–305.
- Dubois, A. 1990. Nomenclature of parthenogenetic, gynogenetic and “hybridogenetic” vertebrate taxons: new proposals. *Alytes*, **8**: 61–74.
- Duesberg, P., D. Mandrioli, A. McCormack, J. M. Nicholson. 2011. Is carcinogenesis a form of speciation? *Cell Cycle. Georgetown, Texas*, **10** (13): 2100–2114.
- Ebach, M. C., C. Holdrege. 2005. DNA barcoding is no substitute for taxonomy. *Nature*, **434** (7): 697.
- Figueroa, C. C., J. C. Simon, J. F. Le Gallic, H. M. Niemeyer. 1999. Molecular markers to differentiate two morphologically close species of the genus *Sitobion*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **92** (2), 217–225.
- Forth, G. 2015. Lumpers, Splitters, and Other Variations in Nage Animal Classification. *Journal of Ethnobiology*, **35** (2): 384–405.
- Frost, D. R., A. G. Kluge. 1994. A consideration of epistemology in systematic biology, with special reference to species. *Cladistics*, **10**: 259–294.
- Gevers, D., F. M. Cohan, J. G. Lawrence, B. G. Spratt, T. Coenye, et al. 2005. Re-evaluating prokaryotic species. *Nature Reviews Microbiology*, **3** (9): 733.
- Grytsenko, V. 2016. A New Discovery of Metazoa imprints and ichnofossils in the Vendian Mohyliv Suite from the Bernashivka Quarry. *Proceeding of the National Museum of Natural History*, **14**: 23–34.
- Goulet, B. E., F. Roda, R. Hopkins. 2017. Hybridization in plants: old ideas, new techniques. *Plant Physiol.*, **173** (1): 65–78.
- Grill, A., G. Amori, G. Aloise, I. Lisi, G. Tosi, L. A. Wauters, E. Randi. 2009. Molecular phylogeography of European *Sciurus vulgaris*: refuge within refugia? *Molecular Ecology*, **18** (12): 2687–2699.
- Gupta, P. K., R. K. Varshney, M. Prasad. 2002. Molecular markers: principles and methodology. *Molecular Techniques in Crop Improvement*. Springer, Dordrecht, 9–54.
- Haffer, J. 1986. Superspecies and species limits in Vertebrates. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* [Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research], **24** (3): 169–190. DOI: 10.1111/j.1439-0469.1986.tb00626.x
- Hajibabaei, M., D. H. Janzen, J. M. Burns, W. Hallwachs, P. D. Hebert. 2006. DNA barcodes distinguish species of tropical Lepidoptera. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103** (4): 968–971.
- Hajibabaei M., G. A. C. Singer, P. D. N. Hebert, D. A. Hickey. 2007. DNA barcoding: how it complements taxonomy, molecular phylogenetics and population genetics. *Trends in Genetics*, **23** (4): 167–172.
- Harlan, J. R., J. M. J. de Wet. 1963. The compilospecies concept. *Evolution*, **17** (4): 497–501.
- Harris, D. J., E. Froufe. 2005. Taxonomic inflation: species concept or historical geopolitical bias? *Trends in Ecology & Evolution*, **20** (1): 6–7. doi:10.1016/j.tree.2004.11.004

- Hebert, P. D. N., A. Cywinska, S. L. Ball, J. R. deWaard. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **270** (1512): 313–321.
- Hebert, P. D., M. Y. Stoeckle, T. S. Zemlak, C. M. Francis. 2004 a. Identification of birds through DNA barcodes. *PLoS biology*, **2** (10): e312.
- Hebert, P. D., E. H. Penton, J. M. Burns, D. H. Janzen, W. Hallwachs. 2004 b. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101** (41): 14812–14817. <https://www.pnas.org/content/101/41/14812.full>
- Heywood, V. H. 1963. The ‘species aggregate’ in theory and practice. *Regnum Vegetabile*, **27**: 26–37. (Proc. «Symposium of Biosystematics»)
- Hoelzer, G. A., D. J. Meinick. 1994. Patterns of speciation and limits to phylogenetic resolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **9** (3): 104–107.
- Holyński, R. B. 2010. Taxonomy and the Mediocrity of DNA Barcoding – Some Remarks on Packer *et al.* 2009: DNA Barcoding and the Mediocrity of Morphology. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, **68** (1): 143–150.
- Hörandl, E., T. Stuessy. 2010. Paraphyletic groups as natural units of biological classification. *Taxon*, **59** (6): 1641–1653.
- Hotz, H., Th. Uzzell, P. Beerli, G.-D. Guex. 1996. Are hybrid clonal species? A case for enlightened anarchy. *Amphibia-Reptilia*, **17**: 315–320.
- Isaac, N., J. Mallet, G. M. Mace. 2004. Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **19** (9): 464–469.
- Kerrigan, R. W. 2007. Inclusive and exclusive concepts of *Agaricus subrufescens* Peck: a reply to Wasser *et al.* *International Journal of Medicinal Mushrooms*, **9** (1): 79–84.
- Knapp, S., E. Lughadha, A. Paton. 2005. Taxonomic inflation, species concepts and global species lists. *Trends in Ecology & Evolution*, **20** (1): 7–8.
- Kull, K. 2016. The biosemiotic concept of the species. *Biosemiotics*, **9** (1): 61–71.
- Lennox, J. G. 1987. Kinds, forms of kinds, and the more and the less in Aristotle’s biology. In: A. Gotthelf, J. G. Lennox (eds). *Philosophical Issues in Aristotle’s Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, 339–359.
- Levin, D. A. 1970. Hybridization and evolution: a discussion. *Taxon*, **19** (2): 167–171.
- Linnaeus, C. 1758 (1956). *Systema naturae. Regnum animaliae*. London, 1–823.
- Lister, D. L., M. A. Bower, M. K. Jones. 2010. Herbarium specimens expand the geographical and temporal range of germplasm data in phylogeographic studies. *Taxon*, **59** (5): 1321–1323.
- Lotsy, J. P. 1916. *Evolution par hybridation*. La Haye, Martinus Nijhoff, 1–166.
- Lotsy, J. P. 1918 (1917). Quintessence de la théorie du croisement. *Archives néerlandaises des sciences exactes et naturelles. Série III-B, Tome 3*: 351–353.
- Mallet, J. 2004. Perspectives Poulton, Wallace and Jordan: How discoveries in *Papilio* butterflies led to a new species concept 100 years ago. *Systematics and Biodiversity*, **1** (4): 441–452.
- Mikhailov, K. E., E. S. Bray, K. E. Hirsch. 1996. “Parataxonomy of fossil egg remains (Veterovata): basic principles and applications”. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16** (4): 763–769.
- Mosyakin, S. L., M. M. Fedoronchuk. 1999. *Vascular Plants of Ukraine. A Nomenclatural Checklist*. M. G. Kholodny Institute of Botany, Kyiv, 1–345.
- Packer, L., J. Gibbs, C. Sheffield, R. Hanner. 2009. DNA barcoding and the mediocrity of morphology. *Molecular Ecology Resources*, **9**: 42–50.
- Padial, J. M., M. Aurélien, I. De la Riva, M. Vences. 2010. Integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, **7** (1): 16 [1–14].
- Pečnikar, Ž. F., E. V. Buzan. 2014. 20 years since the introduction of DNA barcoding: from theory to application. *Journal of Applied Genetics*, **55** (1): 43–52.
- Patterson, C., D. E. Rosen. 1977. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **158** (2): 85–172.
- Polls, P. M. 1990. The biological klepton concept (BKC). *Alytes*, **8**: 75–89.
- Rieger R., A. Michaelis, M. M. Green. 1968. *A Glossary of Genetics and Cytogenetics: Classical and Molecular*. Springer Science & Business Media, 1–508.
- Taylor, J. W., D. J. Jacobson, S. Kroken, T. Kasuga, D. M. Geiser, D. S. Hibbett, M. C. Fisher. 2000. Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. *Fungal genetics and biology*, **31** (1): 21–32.
- Tobias, J. A., N. Seddon, C. N. Spottiswoode, J. D. Pilgrim, L. D. C. Fishpool, N. J. Collar. 2010. Quantitative criteria for species delimitation. *IBIS. International Journal of Avian Science*, **152** (4): 724–746.
- Tsai, W. L. E., M. E. Schedl, J. M. Maley, J. E. McCormack. 2019. More than skin and bones: comparing extraction methods and alternative sources of DNA from avian museum specimens. *Molecular Ecology Resources. Special issue*. Accepted: 23 July 2019, 1–8.
- Tskhadiaia, E., Kh. Begelauri, A. Kandaurov. 2019. Geographical coverage of the collection of the Institute of Zoology of Ilia State University. *Natural History Museology*, **5**: 231–235.
- Salt, G. W. 1979. A comment on the use of the term emergent properties. *The American Naturalist*, **113** (1): 145–148.
- Schmidt, S., C. Schmid-Egger, J. Morinière, G. Haszprunar, P. D. N. Hebert. 2015. DNA barcoding largely supports 250 years of classical taxonomy: identifications for Central European bees. *Molecular Ecology Resources*, **15** (4): 985–1000.



- Shaw, K. L. 1996. What are 'good' species? *Trends in Ecology & Evolution*, **11** (4): 174.
- Simpson, G. G. 1940. Types in modern taxonomy. *American Journal of Science*, **238** (6): 413–426.
- Simpson, G. G. 1945. *The Principles of Classification and a Classification of Mammals*. American Museum of Natural History, New York, 1–350. (Bulletin of the AMNH; Vol. 85).
- Simpson, G. G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia Univ. Press, New York, 1–247. [Рос. переклад: Симпсон, Дж. Г. 2006. *Принципы таксономии животных*. Тов-во науч. изд. КМК, Москва, 1–293.]
- Sites, J. W. (Jr.), J. C. Marshall. 2004. Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**: 199–227.
- Sommer, R. S., A. Nadachowski. 2006. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Rev.*, **36** (4): 251–265.
- Suarez, A. V., N. D. Tsutsui. 2004. The value of museum collections for research and society. *BioScience*, **54** (1): 66–74.
- Van Valen, L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, **25** (2/3): 233–239.
- Van Valen, L. M., V. C. Maiorana. 1991. HeLa, a new microbial species. *Evolutionary Theory & Review*, **10**: 71–74.
- Vorontsov, N. N. 1989. The problem of species and speciation. *International Studies in the Philosophy of Sciences*, **3** (2): 173–189.
- Will, K. W., D. Rubinoff. 2004. Myth of the molecule: DNA barcodes for species cannot replace morphology for identification and classification. *Cladistics*, **20** (1): 47–55.
- Wójcik, J. M., A. Kawałko, S. Marková, J. B. Searle, P. Kotlík. 2010. Phylogeographic signatures of northward post-glacial colonization from high-latitude refugia: a case study of bank voles using museum specimens. *Journal of Zoology*, **281**: 249–262.
- Zachos, F. E. 2015. Taxonomic inflation, the Phylogenetic Species Concept and lineages in the Tree of Life — a cautionary comment on species splitting. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **53** (2): 180–184.