

Transitive taxonomic systems (TTS) and speciation during range dynamics

Igor Zagorodniuk

National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

article info

key words

speciation models, spatial dynamics, taxonomic differentiation, biotic evolution

correspondence to

Igor Zagorodniuk; National Museum of Natural History, NAS Ukraine; 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01030 Ukraine; e-mail: zoozag@ukr.net; orcid: 0000-0002-0523-133X

article history

Submitted: 08.07.2021. Revised: 19.11.2021. Accepted: 20.11.2021

cite as

Zagorodniuk, I. 2021. Transitive taxonomic systems (TTS) and speciation during range dynamics. *GEO&BIO*, 21: 153–184. [In Ukrainian, with English summary]

abstract

The system of views on the structure of geographic ranges of species (superspecies) and their dynamics as one of the key features of species and the basis of taxonomic differentiation and evolution is considered. The mechanisms leading to the formation of new taxa in several ways are analysed, including (1) the formation of transitive taxonomic systems (TTS), in which spatial differentiation leads to the formation of geographically differentiated races as ‘small’ species; (2) the formation of new geographical races in relation to the maternal species (plesions), distributed within the primary ranges; (3) the formation of sibling species as a result of dispersal of one ‘small’ species into the range of the sister species. All such groups of ‘small’ species co-exist in time and illustrate models that correspond to E. E. Ræclius’s view of ‘geography is history in space.’ A number of illustrative cases discovered in the analysis of the taxonomic heterogeneity of different groups of mammals of the European fauna or the Palaearctic as a whole are considered. In particular, there were analysed the features of spatial-taxonomic differentiation in allospecies complexes that fall under the definition of TTS, in which the distribution of allospecies reflects the patterns of spatial differentiation of the ‘large’ species over time (phylogeographic patterns). Similar complexes have been demonstrated on the example of ground squirrels, birch mice, and wood mice. The formation of TTS, as well as new forms as a result of invasions into new ranges (or dispersal to ranges of adjacent forms) is considered within the amplificative species concept (ASCo), according to which specialization occurs not as a result of reduction of both the range and variability (classic models with founder effect or bottleneck), but in the phase of flourishing of the species, in particular when new populations emerge outside the initial natural ranges due to expansions or invasions. The invasive model of speciation was formed based on this idea, and a partial example of it is the formation of sympatric pairs of sibling species formed as a result of secondary sympatry, i.e. expansion. Examples from other groups, in particular regarding the formation of compilospecies and other variants of hybridogenic taxa provoked by introductions or invasions, are considered. All this is viewed through the prism of the concept of speciesness as the level of achievement of evolutionary separateness.

© 2021 I. Zagorodniuk; Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *GEO&BIO*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Транзитивні таксономічні системи (TTS) та видоутворення в процесі динаміки ареалів

Ігор Загороднюк

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

Резюме. Розглянуто систему поглядів на структуру географічних ареалів видів (надвидів) і їхню динаміку як одну з ключових особливостей видів та основу таксономічної диференціації й еволюції. Мова про механізми, що ведуть до формування нових таксонів, одним із кількох способів: 1) формування транзитивних таксономічних систем, в яких просторова диференціація веде до формування географічно диференційованих рас як «малих» видів; 2) формування нових географічних рас відносно вихідних видів (плезіонів), поширених у первинних ареалах; 3) формування двійникових пар як результат вселення одних «малих» видів в ареали сестринських видів. Всі такі групи «малих» видів співіснують у часі й ілюструють моделі, що відповідають максимі Е. Реклю «географія є історією в просторі». Розглянуто низку показових випадків, виявлених при аналізі таксономічної гетерогенності різних груп ссавців європейської фауни або Палеарктики в цілому. Зокрема, проаналізовано особливості просторово-таксономічної диференціації аловидових комплексів, що потрапляють під визначення ТТС, в яких поширення аловидів відбиває закономірності просторової диференціації «великих» видів у часі (філогеографічні патерни). Подібні комплекси продемонстровано на прикладі ховрахів, мишівок та мишаків. Формування ТТС та нових форм внаслідок інвазій в нові ареали (або проникнення в межі ареалів суміжних форм) розглянуто в рамках ампліфікаційної концепції виду, коли формоутворення відбувається не в результаті редукції ареалу та мінливості (класичні моделі з ефектами засновника або пляшкового горла), а на фазі розквіту, в результаті формування нових популяцій за межами вихідних природних ареалів, внаслідок експансій чи інвазій. На цій ідеї побудована інвазивна модель видоутворення, а як частковий її приклад — формування симпатричних пар видів-двійників, сформованих внаслідок вторинної симпатрії, тобто експансій. Розглянуто приклади з інших груп, зокрема формування компіловидів та інших варіантів гібридогенних таксонів, спровоковані інтродукціями або інвазіями. Все це розглядається крізь призму концепту видовості як рівня досягнення еволюційної окремішності.

Ключові слова: моделі видоутворення, просторова динаміка, таксономічна диференціація, біотична еволюція.

Адреса для зв'язку: Ігор Загороднюк; Національний науково-природничий музей НАН України; вул. Богдана Хмельницького 15, Київ, 01054 Україна; e-mail: zoozag@ukr.net; orcid: 0000-0002-0523-133X

Вступ

Ідея еволюційних змін таксонів через динаміку їхніх ареалів є однією з ключових у дослідженнях автора. Вона визначається великою кількістю вихідних положень, які тісно переплетені між собою, взаємовизначальні і взаємозалежні, формують єдиний комплекс. У цьому комплексі тісно пов'язані між собою і ареали, і біотопи, і міграції, і географічна мінливість, і механізми просторової диференціації. Все це визначається ключовим тлумаченням ареалу, тобто особливостей поширення видів, як їхньої іманентної особливості, такої ж ознаки видів, як і генотип, морфотип або еконіша.

Такі погляди були почергово викладено у окремих публікаціях автора, і задача цієї публікації — синтез всього пулу «ареалогічних» ідей, насамперед оригінальних, як системи поглядів на еволюційну роль просторової динаміки популяцій і видів, що веде до формоутворення. Звісно, що значна частина особливостей, пов'язаних з просторовою динамікою, є механізмами підтримання цілісності та належного рівня мінливості (зокрема й завдяки панміксії) та механізмами освоєння простору в напрямку розширення області оселення (АОО) до меж області поширення (ЕОО) (дисперсія). У цій праці розглянуто явища, які сприяють еволюційній диференціації таксонів або їх еволюційним змінам. Перше веде до збільшення таксономічного різноманіття, друге — до змін таксонів у часі без процесів дивергентної еволюції (філетична еволюція).

Основні авторські моделі, які тут поєднано між собою, формулюються як тріада концептів «транзитивні таксономічні системи», «інвазія як шлях видоутворення» та «ампліфікаційна концепція виду» (Zagorodniuk 2002a, 2003, 2004a), що надалі було розвинуто в низці спеціальних публікацій. Понад те, всі ці й подібні моделі, як показано автором (Zagorodniuk 2011), є іманентними саме для еволюційно близьких (сестринських) видів: всі явища на кшталт екоморфологічна диференціація, міжвидова конкуренція, симпатрія тощо розглядаються саме для пар (груп) близьких видів. Авторські розробки побудовані на тому, що ареал розглядається не як простір існування, а як видова ознака, іманентна особливості виду, одна з його п'яти ключових особливостей на рівні з генотипом, фенотипом, типом репродукції та системою мінливості.

Термінологічні зауваги

Важливо від початку зауважити, що тут не обговорюється концепт «виду», який автором докладно розглянутий в серії попередніх публікацій (напр. Zagorodniuk 2019a, 2020). При обговоренні структури «великого» виду або «правиду» малі одиниці як провізорні види автор згадує в розумінні аловидів, тобто географічних рас, видовість яких і її визнання залежать від уявлень про таксономію певної групи. В низці випадків корисним є нейтральний термін «форма».

Окрім того, в усіх випадках при описах експансій, інвазій та інших випадків формування нових рас можливе змішування понять «популяція», «аловид» та «вид», що в контексті цього дослідження є вимушеним, через те, що при аналізі механізмів видоутворення межа між материнським і дочірнім видом є не чіткою, а з огляду на неперервність родоводу й неоднозначною.

У низці випадків для давніх аловидових форм вжито термін «плезіон»; вихідно його запропоновано для позначення еволюційно попередніх таксонів. За оригіналом, «використання [терміну] plesions є умовністю або компромісом, що робить непотрібним формально ранжувати вимерлі таксони в тій самій ієрархії, що й сучасні» (Patterson & Rosen 1977). Тут термін є аналогом слова «таксон», проте з підкресленням того, що його ключові ознаки, важливі для філогенетичних реконструкцій, є плезіоморфіями.

Для розрізнення понять «інвазійний» (переважно паразитологічне) та «інвазивний» (переважно біогеографічне) тут дотримано вжитку «інвазивний».

В низці випадків автор вживає термін «спеціація» як відповідник процесу змін чи формування нових ознак, які можуть бути визнані як ознаки нового виду. Цей термін більш нейтральний і не несе жорсткого конотаційного навантаження морфологічними критеріями, закладеними в терміні «видоутворення». Окрім того, в окремих випадках вжито поняття «ініціативної популяції» як популяції-вселенця (що не вимагає пояснень), а також акронім МЕГотип як комплекс «морфотип+екотип+генотип» як особливий, поточний або досяжний стан комплексу ознак тієї чи іншої форми.

1. Видоутворення з географічною компонентою (довідка)

Серед різноманіття концепцій виду та видоутворення географічні моделі посідають особливе місце, надто у моделях дивергентної еволюції. Серед них домінує географічна модель, яка передбачає наступні стандартні (найбільш уявні) етапи: 1) формування широкого ареалу у «материнського виду», 2) формування широкої географічної мінливості, в нормі клінальної, 3) формування розривів у поширенні «правиду» внаслідок фрагментації його ареалу, 4) автономна еволюція ізолятів (включно з острівними формами) з накопиченням відмінностей, 5) формування репродуктивної та інших форм ізоляції при вторинному контакті ізолятів.

¹ Література надто широка. з енциклопедичних знань варто згадати статтю Д. Голди «Видоутворення» в Енциклопедії сучасної України (Golda 2005).

Особливостями концепцій цього циклу є те, що: 1) в їхню основу закладається ідея фрагментації ареалів з виразною рестрикцією мінливості (на основі ефектів засновника та пляшкового горла); 2) постулюється накопичення в ізолятах генетичної (мутаційної) обнови, на основі якої формується й інша окремішність, зокрема морфологічна; 3) накопичення відмінностей розглядається як наслідок автономної еволюції, тобто як ненаправлене накопичення випадкових відмінностей, які забезпечують подальшу репродуктивну несумісність. Ці та інші особливості викликають чимало коментарів і не є універсальними, зокрема й через те, що далеко не всі види формують суцільні географічні ареали (напр. у паразитів, мікроорганізмів, космополітів та бродяжних видів). Є значні обмеження щодо застосування такої системи поглядів щодо видів, що не формують бісексуальних популяцій і загалом без статевого розмноження.

Попри це, ця система поглядів є найпоширенішою, що можна пояснити легкістю її застосування до хребетних, а надто ссавців, до яких відносяться і носії цих знань, тобто люди. І значна кількість інших концепцій пов'язані з цією або похідними від неї, включно зі стасипатричним видоутворенням. У цьому другому випадку мова так само йде про ізоляцію через такі чинники, як різні просторові ніші, різні періоди активності, різних живителів тощо. Проте обидві форми видоутворення описують за єдиною схемою: *«відокремлення популяції — нагромадження мутацій — ізоляція — дивергенція ознак — утворення підвиду — репродуктивна ізоляція — утворення виду»* (Golda 2005).

Третя форма видоутворення — симпатричне — реалізується в межах ареалу і не включає його змін. Його ключовими трьома варіантами є: 1) швидкі зміни генотипу (каріотипу) шляхом поліплоїдизації; 2) фіксація в різних демах різних варіантів хромосомних мутацій (інверсії, транслокації тощо) з пониженими життєздатністю або репродуктивним потенціалом гетерозигот; 3) гібридизація з формуванням різного типу продуктів (гібриди, клептони, алополіплоїди, компіловоди тощо). Цей третій блок лежить поза географічними критеріями, хоча його реалізація також йде у просторі, про що свідчить і той факт, що види так само мають свої неповторні ареали. Очевидним є відсутність будь-якої морфологічної диференціації принаймні на первинних фазах.

2. Транзитивні таксономічні системи

Історія є географією в часі так само, як географія є історією у просторі. Елізе Реклю.

2.1. ТТС та філогеографія

Уявлення про вид і процеси видоутворення, як і всі теоретичні концепти є суттєво спрощеними моделями, у класичних побудовах представляють у формі безвимірних (тобто поза простором і часом) моделей (Mina 1984). Такі погляди звичайно зводяться до уявлень про вид як локальну або географічну популяцію у складі певного типу угруповань. Натомість, будь-яка спроба розглядати вид у тривалому часі або великому просторі незмінно веде до розмивання меж виду, порівняно з географічно і хронологічно суміжними формами (Panov 1993; Zagorodniuk 2001). У низці випадків суміжними формами виявляються таксони, які є не лише близькородинними, але й відмінними за рівнем свого розвитку, хоча існують в одному й тому ж часі.

Статуси таких географічних популяцій є різними. Примітивні за станом розвитку провідних ознак географічні раси в частині випадків визнають за окремі види, проте при широкому трактуванні поняття «вид» їх включають до складу «великого» виду. При визнанні таких примітивних форм за окремі таксони їх називають *плезіонами* (див. вище), розуміючи наявність (збереження у них) низки давніх ознак, втрачених або видозмінених у решті популяцій, визнаних за похідний вид.

² Про мутації як початкову подію в ізоляційних (острівних) моделях див. далі в розділі 3.5 і табл. 3.

Попри вихідну філогенетичну установку, цей термін і це поняття добре «лягають» на географію. І такі географічні раси відомі у частини видів. Понад те, існують ситуації, коли ми спостерігаємо не плезіон з «нормальним» видом, а цілі комплекси географічних рас видового, аловидового, напіввидового, підвидового рангів, що стоять на різних щаблях свого історичного поступу. Така картина виявлена нами у ховрахів, які демонструють у просторі те, що мало місце у часі (Zagorodniuk & Fedorchenko 1995). Напрямок подібного аналізу при аналізі просторової неоднорідності «великих» видів отримав назву «філогеографії» (напр. Avise 2000; Abramson 2007).

Транзитивну таксономічну систему можна представити як ряд еволюційно близьких (сестринських) таксонів видового (або близького до видового) рангу, що співіснують в одному часі, формують аловидовий комплекс і являють собою фактично стадії еволюційного розвитку філуму, які є географічним відповідником того, що у кладистиці називають «гребінкою» (Pavlinov 1990). Важливо відмітити, що задовго до автора та наших колег питання філогеографії підняв М. Попов, який прямо стверджував, що «єдиний шлях з'ясувати питання філогенії родів та видів полягає в тому, щоби проектувати систему роду аж до виду на карту природного районування землі» (Порон 1950: 71).

2.2. Приклади і поширеність ТТС

Поняття ТТС сформульовано при вивченні просторової диференціації західно-палеарктичних ховрахів, яких упродовж таксономічної історії останніх 150 років поділили на 5–7 видів, у т.ч. *Spermophilus citellus* та пару «крапчастих» ховрахів — *S. odessanus* та *S. suslicus* (Zagorodniuk & Fedorchenko 1995).

Структуру такої просторово-таксономічної диференціації описано у праці 2002 р., присвяченій феномену ТТС (Zagorodniuk 2002a). По всьому ареалу роду *Spermophilus* ховрахи формують алопатричні комплекси, тобто їхні видові ареали послідовно заміщають один одного. Симпатрія для групи не характерна, і просторова структура цього роду по-суті є одновимірною (рис. 1): на півдні поширені форми з великими хромосомними числами, без виразного крапу, малорозмірні і довгохвості; на півночі — все навпаки. Всі ці збіги біогеографічної структури, системи розподілу хромосомних чисел та екстер'єрних ознак дозволяють говорити про єдиний еволюційний тренд, а по суті — про розгортання у просторі того, що мало бути (і напевно було) у часі.

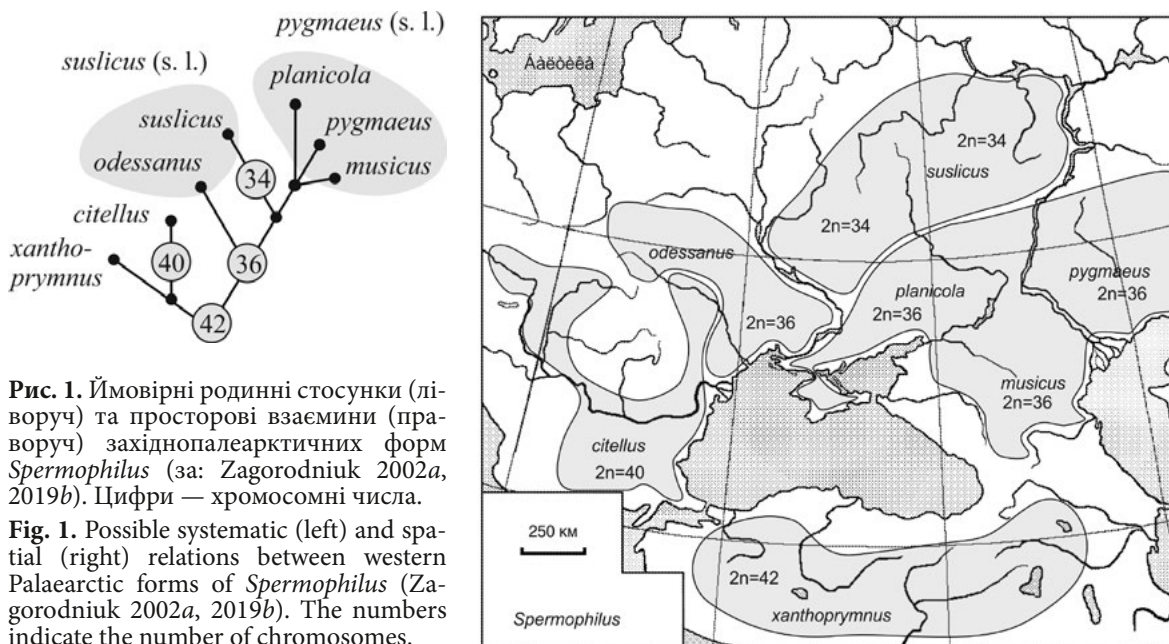


Рис. 1. Ймовірні родинні стосунки (ліворуч) та просторові взаємини (праворуч) західнопалеарктичних форм *Spermophilus* (за: Zagorodniuk 2002a, 2019b). Цифри — хромосомні числа.

Fig. 1. Possible systematic (left) and spatial (right) relations between western Palearctic forms of *Spermophilus* (Zagorodniuk 2002a, 2019b). The numbers indicate the number of chromosomes.

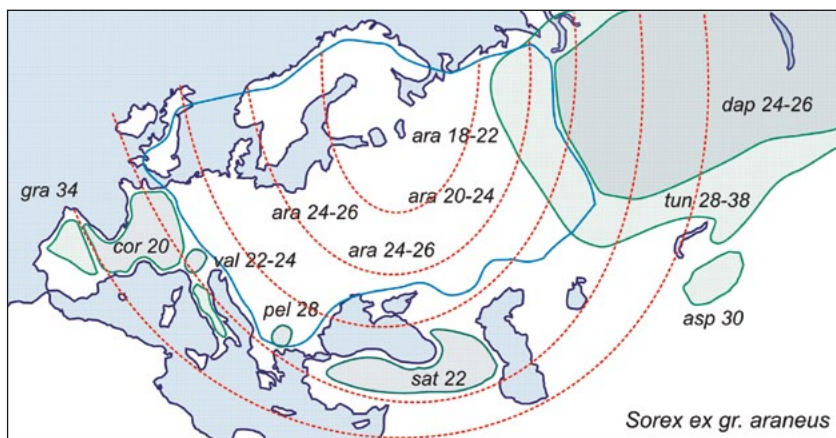
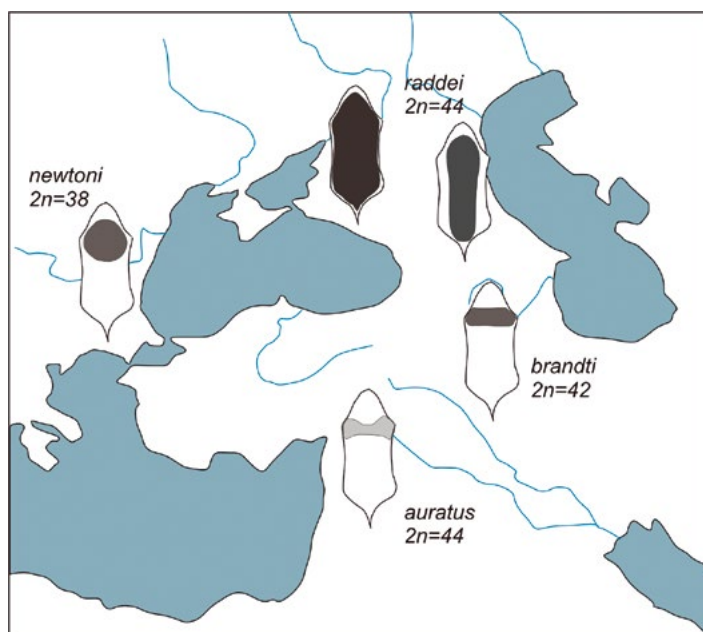


Рис. 2. Поширення «малих» видів і хромосомних рас землерийок групи *Sorex* «*araneus*»; акроніми — назви малих видів; цифри — числа хромосом ($2N_a$). Ізолінії — етапи кладогенезу (Zagorodniuk 2005a).

Fig. 2. Distribution of 'small' species and chromosomal races of the *Sorex* 'araneus' group; acronyms refer to the names of small species; the numbers, indicate the number of chromosomes ($2N_a$). Isolines mark stages of cladogenesis (Zagorodniuk 2005a).

Рис. 3. Особливості пігментації черепа у «малих» видів гризунів роду хомка (*Mesocricetus*), поширені в Давньому Середзем'ї (рис. за даними з: Hamar & Schutowa 1966). Продовження цього ряду на поширений у Східній Європі вид *Cricetus cricetus* підтверджує той самий тренд; понад те, поширені у Східній Європі меланістичні форми (напр. Samosh 1978) ще більше підкреслюють цю закономірність.

Fig. 3. Colouration patterns of the belly in 'small' species of hamsters (*Mesocricetus*), common in the Ancient Middle-Earth (drawing after Hamar & Schutowa 1966). Continuation of this series to the species *Cricetus cricetus*, which is common in Eastern Europe, confirms the same trend; moreover, the melanistic forms of hamsters distributed in Eastern Europe (e.g. Samosh 1978) further emphasize this pattern.



З урахуванням плейстоценової історії регіону очевидно, що ховрахи розселялися з півдня на північ, і рівнини Східної Європи — найбільш пізно (в геологічному вимірі) заселені ховрахами постгляціальні зони. Можна говорити про послідовне «відбруньковування» більш молодих форм при розселенні надвиду у північному напрямку. Відповідно, 34-хромосомна форма може розглядатися як наймолодша.

ТТС ховрахів не виняток, і вони поширені й серед інших груп ссавців (звісно, не тільки, але авторський досвід дослідження — це ссавці). окрема, в масштабі палеарктичної фауни така ситуація спостерігається у землерийок надвиду *Sorex araneus* і чагарникових полівок (надвид *Terricola subterraneus*), відомих за надзвичайно високим рівнем цитогенетичної диференціації популяцій. Моделі перехідних квазівидів відповідає й мінливість у сарн надвиду *Capreolus capreolus*, і щурів (надвид *Arvicola amphibius*), представлених дрібними і великими формами напіввидового і видового рангу, які так само географічно заміщають один одного тощо. ТТС із численними переходами від одного типу до іншого демонструють людська популяція та численні продукти її еволюційних експериментів — різні «домашні» форми тварин.

Найбільш складна та одночасно найбільш деталізована фактами і самими своїми складовими є система в надвиді землерийок *Sorex* «*araneus*» (s. l.), в межах якого описано не менше

десять «хромосомних» видів, а в межах *Sorex araneus* (s. str.) — ще кілька десятків хромосомних рас. І види в групі, і раси в надвиді *araneus* (s. str.) мають дуже різні рівні еволюційної просунутості, частина з них є очевидними плезіонами (напр. *Sorex granarius* по відношенню до *coronatus*, а *coronatus* — стосовно *satunini* та *araneus* s. str. Понад те, «гібридні» зона на сти-ках частини малих видів і надто на стиках рас *araneus* s. str. свідчать про збереження єдності (цілісності) цієї ТТС (рис. 2). Закономірності тут ті самі, що й у ховрахів: найбільш та географічно найбільш відокремлені форми поширені по периферії ареалу надвиду, на півдні та заході, а найбільш просунуті (тобто еволюційно наймолодші) — на рівнинах Східної Європи, по суті останні зосереджені виключно у постгляційних зонах (Zagorodniuk & Khazan 1996; Zagorodniuk 1996). І всі такі форми (хромосомні раси) є парapatричними, з вузькими зонами гібридизації³.

Показова структура географічної мінливості у «середніх» хом'яків, що відносяться до *Mesocricetus*, окремі види якого розрізняються за низкою ознак, які формують єдині географічні тренди. Зокрема, це видно за мінливістю забарвлення черева, що свого часу послугувало одним з критеріїв визнання гетерогенності надвиду (рис. 3).

2.3. ТТС як одномірна модель, її ознаки та шляхи формування

Кожна ТТС має певні властивості, частково висвітлені вище. Головними з них є такі: 1) представленість алопатричними або парapatричними формами, 2) єдність трендів географічної мінливості у всіх елементів, що створює образ одного цілісного таксону, 3) не випадкова клінальність⁴ мінливості, що на напрямком збігається з імовірними шляхами історичного розселення групи (надвиду). По суті, мова йде про одномірну модель, в якій окремі малі види на статусом і місце в системі географічної мінливості нічим не відрізняються від статусу підвидів одного виду, коли кожний підвид за своїми ключовими ознаками є проміжним між двома суміжними.

Ця одномірність, згідно з моделлю «вид-брат», в якій один вид визначається через інші (Mayr 1974; Mina 1984), являє собою вкрай просту за «задумом» і цікаву за своїми результатами еволюційну ситуацію, за якої *види взаємодіють лише в зонах контакту своїх ареалів та впливають один на одного лише за допомогою периферійних популяцій* (Zagorodniuk 2002a). Звісно, «визначення через інші» стосується, насамперед, поняття й статусу «сестринських» видів, тобто найбільш родинних, з якими й ведуть порівняння, проте концепт виду в екології (Zagorodniuk & Emelyanov 2003) та інвазивна модель видоутворення (Zagorodniuk 2003a) визначають по суті вид через стосунки кожного певного виду з тими видами, що є суміжними з ним в угрупованні, не у філогенетиці.

Подібна просторова структура нерідка, і чимало груп складені з таких аловидових комплексів, нерідко з гібридизацією в зонах парapatрії. Одне із важливих питань — чи вторинні такі зони? Іншими словами — чи має місце вторинна гібридизація до того розділених форм, чи це вихідні (давні) зони переходу між ними, де панміксія настільки обмежена⁵ внаслідок різних причин, що інтерпретується як гібридизація?

³ Понад те, автор має переконання, що «гібридні» зони — це насправді вихідні (або близькі до вихідного стану) популяції правиду, в межах яких виникли хромосомні раси (за рахунок великих груп зчеплення), які не часто можна класифікувати через мозаїчну природу транслокацій, проте можна розглядати як зони стабілізації каріотипів через зменшення комбінативної мінливості.

⁴ Про «кліну» (не «клину»). Попри фонетичну близькість поняття до подібних слів через «и» («клин», «клинок», «клинопис»), слово «кліна» походить від давньогрецького κλίνη де є чітка «і»; по-друге, згідно з ЕСУМ, українські слова «уклін», «поклін», «уклінно», походять від праслов'янського «клонити», яке споріднене з цим же κλίνη (як і слово клініка). Щодо зміни кореневої голосної («клон*»/«клін*») мова має йти про ікавізм, що мав місце в історії староукраїнської мови, який полягає у переході голосних звуків [o] і [e] у закритих складах у [i] (Вікіпедія, <https://bit.ly/3IXZf3Z>).

⁵ Співвідношення поняття «панміксія» та «гібридизація» (надто у комбінаціях «обмеження панміксії» чи «порушення ізоляції») є по суті маніпулятивними складовими дискусій про те, скільки видів має бути визнано в системі парapatричних форм, надто на засадах біологічної концепції виду (Zagorodniuk 2001). Мікропопуляція ховраха в гібридній зоні не ідентифікує себе як факт воз'єднання раніше роз'єднаних популяцій, ні як результат «незаконної» репродуктивної втіхи різновидових батьків.

Типологічний підхід дозволяє ставитися до них виключно як до «збоїв» у чистоті еволюційного експерименту, як до вторинних порушень ізолюючих механізмів. Проте, розглядаючи таксономічну структуру роду в еволюційній динаміці, ми маємо визнати, що ще раніше — наперед до наших досліджень, у період первинної географічної диференціації правиду — цієї ізоляції зовсім не було.

Серед гіпотез формування ТТС можна розглядати *дві основні*.

У загальному вигляді можна стверджувати, що в основі кожної ТТС лежить єдиний поліморфний вид, який через географічну диференціацію розділився на декілька вікаріатів (географічних рас). Пульсація їхніх ареалів, посилена «ефектами засновника», а також порушення потоків генів в зонах можливих стиків ареалів з вікарними формами веде до становлення генетично однорідних популяцій, у зонах контактів яких виникають гібридні поселення. Гібридизацію у цьому разі слід розуміти широко: кожен продукт статевого процесу є гібрид. Формування цитогенетично диференційованих рас мало пройти через одну з двох ситуацій, кожна в кілька етапів (табл. 1).

Перша модель передбачає «нормальність» гібридизації та безперервність еволюційних рядів; друга — випадковість гібридизації внаслідок «недосконалості» ізоляційних механізмів. (При тому «досконалість» передбачає якісну відмінність категорії «вид», якій приписують поняття ізоляції, від «популяція», які властива панміксія, проте така відмінність не очевидна: Zagorodniuk 2001). Обидві гіпотези мають право на життя, проте факти та логіка свідчать на користь першої із них. Можлива і третя гіпотеза (перша-прим), що передбачає первинність «гібридних» зон, що збереглися як наслідок вихідної безперервності популяцій правиду.

Таблиця 1. Ймовірні етапи формування нових хромосомних рас (зокрема в межах ТТС у *Spermophilus*)
Table 1. Probable stages in the formation of new chromosome races (in particular within TTS in *Spermophilus*)

Етап становлення	Модель I: диференціація правиду	Модель II: брунькування нових форм
1: вихідне посилення	Вихідний поліморфізм правиду чи, щонайменше, в його локальній периферійній популяції	Поширення мінливості по ареалу правиду та географічне роз'єднання локальних форм
2: передумова диференціації	Поширення мінливості по ареалу правиду та подальше географічне роз'єднання локальних форм	Хромосомна мутація в острівній популяції, що веде до репродуктивної ізоляції нової (новоутвореної) форми
3: механізм диференціації	Закріплення відмінностей шляхом фіксації (ампліфікації) у популяції особливостей форми, що відокремилася	Розширення ареалу нової (мутантної) форми та формування зони її контакту з материнським виглядом
4: поведінка нових форм у зоні контакту	Вторинна гібридизація нових форм із географічно суміжними (в т. ч. материнськими) формами	Удосконалення ізоляційних механізмів внаслідок низької життєздатності гібридів
Тлумачення гібридів	Відновлення панміксії	Порушення ізоляції

Як видно з наведених в таблиці схем, складові обох моделей часто збігаються, проте послідовність їх реалізації, а, отже, й значимість їх у диференціації правиду й формуванні нових форм. Перша модель базується на первинному поліморфізмі (або його поширенні) до диференціації географічних форм і подальшому закріпленні окремих варіантів, друга (фактично класична) — на провідній ролі мутацій в ізольованих популяціях, на основі яких формуються відмінності таких крайових форм. Відповідно, і статус «гібридних» за суттю форм буде різним — у першій моделі це відповідатиме спробам відновлення панміксії, у другій — порушенню ізоляції.

Обидві моделі життєздатні, проте корисність нових мутацій (модель 2) ще треба довести, позаяк поліморфізм — це перевірені доборою мутації (модель 1). Понад те, поліморфізм — це передусім нормальний стан популяцій, а не результат гібридизації різних рас (попри те, що ідеї гібридогенезу не дають дослідникам спокою з часів Лоци: Lotsy 1918). Автор схиляється до першої моделі, а тому й до можливостей подальшого виявлення поліморфізму, щонайменше в маргінальних популяціях.

3. Інвазії та експансії як шлях видоутворення

3.1. Загальні положення та термінологія

Інвазивна модель видоутворення сформульована автором 2003 р. (Zagorodniuk 2003a). Її суть полягає в тому, що стартовим механізмом цього типу видоутворення є вселення виду в нові для себе угруповання, екосистеми і угруповання. Тобто Поява нового виду починається з виокремлення «ініціативної» популяції (а не формування редуційного залишку при фрагментації правиду) з материнської популяції правиду і входження його у нові для себе екосистеми й угруповання, в яких він автоматично стає новим (для них) видом. Такий новий (для цих угруповань і екосистем) вид, чужорідний щодо них вид, потрапляє в абсолютно нові для себе стосунки, пов'язані з ресурсами, конкурентами, хижаками, тощо, має трансформуватися (видозмінитися) у структурі наявних гільдій та системі екоморфологічних взаємин з суміжними видами.

Власне, тиск всіх таких суміжних видів (включно з конкурентами, хижаками, жертвами, паразитами тощо) і є фактором змін, які напевно відбудуться в процесі входження цього виду в нові для себе умови існування. Тобто, зміни у виду-вселенця провокуються оточенням (яке тепер нове), зокрема й суміжними видами, які точно інші, ніж у вихідному ареалі, і тому зміни мають місце. Тут важливо пам'ятати, що у незмінних екосистемах і зміни в популяціях (і видових ознаках) фактично консервуються, не відбуваються, натомість прохорез (табл. 2) їх провокує.

Вихідним посилом в розробці цієї моделі стало твердження одного з моїх вчителів, акад. В. Топачевського, про те, що в геологічному літописі однозначно нові види завжди з'являються криптогенно. Це важливий посил, який має своє пояснення (Zagorodniuk 2003a). Звісно, всі автохтони демонструють виключно або переважно філетичну еволюцію, з трансформаціями одних видів одних родів в інші (наприклад, відомі у палеотеріологів лінії *Miomys intermedius* → *Arvicola amphibius*: Rekovets 1990). Проте така філетична еволюція може супроводжуватися експансіями та інвазіями, завдяки чому вид розширяє ареал, в низці випадків зміщує межі поширення (при скороченні давніх зон поширення), але у кожному разі з'являється у складі нових для себе регіонів криптогенно, тобто без попередньої історії, умовно з «нізвідки» (з точки зору на таксономічну структуру відповідного фауністичного комплексу та його дослідників).

Криптогенна поява (від гр. *kriptos* — прихований, таємний; *genesis* — походження) [виду у складі регіональної фауни / фауністичного комплексу] — це і є інвазія або експансія, в термінах палеонтологів — прохорез (див. табл. 2). Про такі види (форми, популяції) дослідники

Таблиця 2. Терміни, пов'язані з описом нециклічних вселень видів в нові географічні ареали

Table 2. Terms related to the description of non-cyclical migrations of species to new geographic ranges

Термін	Тлумачення	Особливість
Прохорез	Прохорез, або філетична міграція (від грец. <i>prochoresis</i> — просування) — «поступова зміна області поширення виду або роду в часі, по мірі розвитку таксона та змін меж його поширення» (вікіпедія). У розумінні палеонтологів прохорез — це міграція у тривалому часі й просторі, стратиграфічна.	Переважно поняттям оперують у палеонтології та історичній біогеографії; нерідко в розумінні зміщення ареалів
Експансія	Експансія, або розселення (від лат. <i>expansio</i> — розширення, розповсюдження); «поширення якого-небудь явища, процесу і т. ін. за початкові межі» (СУМ). При вивченні чужорідних видів розрізняють етапи експансії: первинне проникнення, розселення в новому ареалі, натуралізацію.	У різних мірилах, часто при описі поступових змін сучасних ареалів, зокрема й внаслідок антропогенних дій
Інвазія	Інвазія, або вторгнення (від лат. <i>invasio</i> «навала, напад») — вселення виду в суміжні біоми, в нові для себе ареали; «вторгнення в яку-небудь місцевість не характерного для неї виду тварин, рослин» (СУМ; одне з трьох значень).	У різних мірилах, звичайно при описі швидких змін*, виселень за межі природних ареалів

* Автор пропонує для розрізнення темпів експансій та інвазій (Zagorodniuk 2006) оцінювати експансії періодами, що суразмірні великим популяційним циклам і супроводжуються певними адаптаціями, зокрема й формуванням географічної мінливості, натомість інвазія — переселення по суті в межах одного покоління або й одного сезону чи репродуктивного циклу.

кажуть як про аллохтонні, тобто прийшли «ззовні», з інших, суміжних або віддалених, проте відомих дослідникам фаун, комплексів, регіонів. Звісно, якщо з інших регіонів такі форми не відомі, то вживають більш нейтральний термін «криптогенний», тобто з невідомого джерела, комплексу та (або) без жодних слідів його попередньої історії або уявлень про шляхи проникнення.

3.2. Автохтони й алохтони крізь призму поняття вид

Те, що будь-який вид являє собою щонайменше популяцію з відповідним неперервним родоводом, засвідчує поступовість еволюційних змін в межах популяції, і аналіз таких змін (зокрема в геологічному часі) незмінно покаже відсутність кардинальних змін у будь-якій філетичній лінії. У нас не може бути якоїсь точки філогенезу, в якій можна було би говорити, що вид *Aus beus* породив вид *Aus ceus*.

В усіх випадках, «спостерігаючи» вид в одній точці (в одному фауністичному комплексі), ми можемо лише припускати, що в якійсь іншій точці він змінився, при тому ті зміни є суттєвими і за певних умов можуть бути визнані за ознаки нового виду. Особливо добре це видно при значній географічній мінливості, а надто при кільцевих ареалах, коли крайні форми в місцях сходження ведуть себе як різні види. До останнього вернемося далі, а тут важливо зазначити, що еволюція (існування) виду в одному угрупованні (комплексі) не дає очевидних змін. Проте склад комплексів змінюється, і з часом в усіх комплексах, що аналізуються, відбувається значна ротація видового складу.

Абсолютна більшість обнов локальної або регіональної фауни (і фактично всі однозначні їх обнови) — це поява алохтонів внаслідок їхнього вселення (прохорезу) з суміжних регіонів. Це очевидний і добре відомий факт. Тобто криптогенні види в геологічному літописі та види-інвайдери в сучасній біоті — це і є феномен появи нових видів. Якщо виражено подивитися на подібні факти, то ми маємо визнати, що всі «нові» по суті є прийшлими, тобто видами, які з'явилися як нові і для нас (вид в гносеології), і для місцевої біоти (вид в угрупованні). «Нові» — попри те, що їхня «новість» відносно материнської популяції не є однозначною і напевно такою спочатку й не може бути: у випадку інвазії ми маємо лише копію генофонду «ініціативної» популяції, і тому це по суті та сама популяція — як в точці виселення, так і в точці вселення. Але певні зміни все ж відбуваються, і їх розглянуто далі. Отже наша гіпотеза полягає в тому, що формування нового відбувається в процесі виселення-вселення, тобто у процесі інвазії, переходу «старого» виду в нові для нього угруповання.

Найпоширеніша з моделей видоутворення — алопатрична — визнає провідну роль географічної мінливості та подальшої сегментації популяцій на ізольовані групи, які накопичують морфологічні та екологічні відмінності і врешті (у разі зустрічі) не розпізнають одна одну, тобто набувають репродуктивної ізоляції (Mayr 1970). Це — визнаний шлях диференціації популяцій, що веде до формування географічних форм напіввидового рангу (аловиди). До подібних незначних відмінностей веде й розвиток популяцій у часі, тобто в лініях (хроновиди). В обох випадках чіткість відмінностей (або уявлення про відмінності) формується тільки при вимиранні проміжних форм або відсутності у дослідників даних про них. Автором запропоновано модель, що передбачає зміну популяцій одночасно у просторі й часі, тобто за обома цими компонентами.

Якщо популяції змінюються поступово, а «хороші» види з'являються раптово, то: *де, коли і за яких умов вони стають такими?* Чи дійсно вони «видоутворюються»? Якщо на виході з однієї системи вони залишаються самими собою, а в іншу приходять новими, то що є видоутворенням? Чим не сам перехід? Модель побудована на тому, що «хороші види» з'являються в криптогенно, тобто внаслідок розселення із суміжних регіонів.

Подібна модель «криптогенної» появи видів у стратиграфічних реконструкціях розглянута А. Малеевою щодо гризунів підродини Arvicolinae — важливої у стратиграфії антропогену Палеарктики групи ссавців (Maleeva 1976); на практиці це продемонстровано в деталях для

триби Lagurini, в історії яких явно мали місце сальтаційні процеси — поява у складі регіональних фаун нових видів, включно з «хронологічними» інвазіями (Rekovets 1994: 90–98).

Очевидно, що в основі — нециклічна міграція, не пов'язана з репродукцією, кормодобуванням та іншими особливостями популяційної поведінки, відповідно до просторово-часової динаміки ресурсів чи факторів середовища. Стабільні види — ознака стабільних екосистем (Zagorodniuk 2001), і види змінюються при зміні умов. Відповідно, великі зміни видів (видозміни) стаються при великих змінах умов, тобто при зміні угруповань, що можливо з огляду на консервативність екоморфології не при зміні ніш, а при знаходженні близьких ніш в суміжних біомах.

У цьому процесі є дві складові. Перша — в термінах інвазивної біології (екології) — можливість входження певної популяції (виду як екоморфологічного типу) у нові для неї угруповання (а по суті й регіони) є шансом досягти успіху. Цей успіх полягає у збільшенні кількості контрольованого ресурсу, при тому за межами материнської популяції, тобто не впливаючи на її добробут (Mooney & Cleland 2001; Parker *et al.* 1999). Іншими словами, формування стану біологічного прогресу стається за межами материнської популяції і у генетичному відриві від неї, шляхом колонізації.

По-друге, важливо розрізнити появу нового виду в угрупованні (регіоні) та у біоті в цілому⁶. Поява нового виду в угрупованні (фауністичному комплексі) — очевидна й однозначно вагома подія і для фауни, і для дослідника. Тобто, маємо появу виду номінального та виду як члена угруповання. Такий вид — абсолютна реальність (Zagorodniuk 2001). Як неодноразово показано, саме у структурі угруповання вид і є реальністю, тобто коли він визначається через інші види цього угруповання (одновимірний вид), поза простором і часом (Zagorodniuk 2019a, 2020). Цей статус виду відповідає поняттям «виду в екології» та «виду у фауністиці» (тобто у складі певних угруповань або певних регіональних біот).

Існує низка факторів, які забезпечують успіх інвазій і загалом вторгнення нових видів (Schwartz *et al.* 1993; Mooney & Cleland 2001). Окрім очевидних факторів руйнації природних бар'єрів, важливими у місцях інвазії факторами є: 1) порушення нативної структури біогеоценозів (угруповань) та вселення нових видів по мережі порушених біотопах, які виступають його екокоридорами; 2) можливість значного росту чисельності та розширення ареалу колоніста завдяки захопленню ним нових ресурсів в умовах відсутності усталених екосистемних зв'язків з аборигенами (хижаки, паразити, конкуренти); 3) успішність вселення на нові ділянки видів зі складу родинних до аборигенів груп — часто з тих самих або близьких родів та родин.

3.3. Інвазія як екосистемна мутація

Інвазія веде до формування нової географічної популяції, і подальші сценарії її розвитку можуть бути різними: пульсація ареалу, вимирання, формування нового поселення. Розглянемо версію із формуванням нового поселення (географічної популяції), яке означає по суті появу нового таксону, нового як для угруповання, так і дослідників угруповань⁷. Такі види добре відмінні від представників місцевої фауни. Поява адвентиста є *очевидною інновацією для членів угруповання*, хоча для материнської популяції і батьківського угруповання він є звичайним маргіналом, що вийшов за межі природного ареалу та рідного угруповання.

У складі стабільних материнських популяційних систем в первинному ареалі вид є високо забуферизованою системою (див. далі «ампліфікаційна концепція»), будь-яка локальна популяція якого законсервована в системі мінливості суміжних популяцій (Zagorodniuk 2004a) і здатна лише варіювати власну чисельність відповідно до обсягу контрольованого ресурсу

⁶ Ясно, що інвазії — це регіональне явище, кількість же діючих видів на рівні біосфери незмінна.

⁷ Появу нового для регіону виду легко реєструють і палеонтологи (Torachevsky *et al.* 1998), і неонтологи (Sokur 1961; Zagorodniuk 2006). Натомість, трансформацію аборигена виявити фактично неможливо.

(*sensu* Rasnitsyn 1988). Зрушити буферизовану систему може лише суттєва зміна організації біосистеми, по суті мутація, але не генна, а екосистемна.

Такою мутацією і є інвазія, тобто прорив виду крізь простір, крізь лійку ефекту засновника, вселення в нові ареали, вихід на нові ресурси і входження в нову систему біотичних взаємин. Це може статися при руйнації бар'єрів, а головне, при виникненні нестабільних станів в екосистемі-реципієнті. Вид-адвентист має очевидні переваги: він отримує нові ресурси, не знає «правил гри» (хижаки, жертви, хвороби, конкуренти). Все це стає фактором нових і суттєвих змін — як самої популяції (автор називає це «ініціативною популяцією»), так і біотичного угруповання, в яке така популяція потрапила. Залишаючись частиною материнської популяції (тим самим сингамеоном, проте отримавши по суті миттєву ізоляцію), вона на новому місці поступово переходить із нестабільного статусу «еволюційний вид» у стабілізований статус «ековид».

Отже, новий вид (його поява) може розглядатися як *екосистемна мутація*. Поняття «мутація» використовується тут у широкому значенні: як миттєва зміна біосистеми, у нашому випадку — угруповання. Такі мутації, як і генні, не є нейтральними, і для всіх добре досліджених випадків показано, що поява адвентиста веде до погіршення стану популяцій аборигенних видів (Parker *et al.* 1999; Zagorodniuk 2006 та ін.).

Із самою «ініціативною» популяцією в новому ареалі нічого принципово нового не відбувається: вона не має мотивів відокремитися («видоутворитися») чи «удосконалити» свої ізоляційні механізми (Загороднюк 2003). Її формування стається у трьох типових випадках: 1) при погіршенні умов існування в межах первинного ареалу (виселення внаслідок пошуку ресурсів та сховищ, надмірного пресу хижацтва); 2) при зникненні природних бар'єрів, що обмежують первинний ареал (наразі ще й антропогенні транспортні коридори); 3) при поступовому розширенні меж середовища існування популяції (включно зі змінами меж природних зон внаслідок змін клімату тощо). В усіх випадках необхідними умовами є дві: міграційна здатність особин і наявність вільних еконіш у тих біомах, в які йде розселення колоніста⁸.

Подальша доля новоутвореної популяції залежатиме від багатьох чинників, проте в кожному разі ми маємо факт появи *нового для регіону виду*. Чи стане він *новим для біоти* загалом, залежатиме від його подальшого генетичного обміну з материнською популяцією, швидкості морфологічної еволюції та часу ізоляції, упродовж якої йтиме накопичення відмінностей від материнського виду. Аналогічні (симетричні) зміни особливостей можуть йти і в материнській популяції, а можливе й зникнення географічно проміжних форм, що призведе до «класичної» дивергентної еволюції. Інвазивна модель у філогенетичній інтерпретації може бути асоційована з морфотипом «опунція» (типу *Opuntia insularis*). Така модель однаково підходить і для бісексуальних популяцій хребетних, і для вегетативних ліній рослин, і для клонів найпростіших.

3.4. Центри видового багатства

Центри видового багатства — особливо загадкова тема, ключ до якої може лежати через інвазивну модель. Повні «кола рас», добре описані для широкоареальних видів птахів (Maup 1970), є очевидним результатом просторової диференціації популяцій одного виду, яка виникає внаслідок серії його інвазій в нові ареали (рис. 4). Його вершиною є інвазія крайових популяцій правиду в ареали одна одної. І тут ми маємо так само інвазивний процес і природний тест на видовість — як через угруповання, так і через симпатрію з сестринською формою.

Власне, *центри видового багатства* роду найпростіше можна пояснити саме вторинними вселеннями однієї або кількох крайових форм одного політипного виду, що виокремилися внаслідок інвазій у суміжні регіони, в ареал материнського виду (правиду) або в ареал одного з його сестринських видів (рис. 5). Очевидно, що, попри ризики конкуренції або й гібридизації

⁸ Існує величезна кількість штучних ситуацій, надто з інтродукціями господарсько-корисних видів.

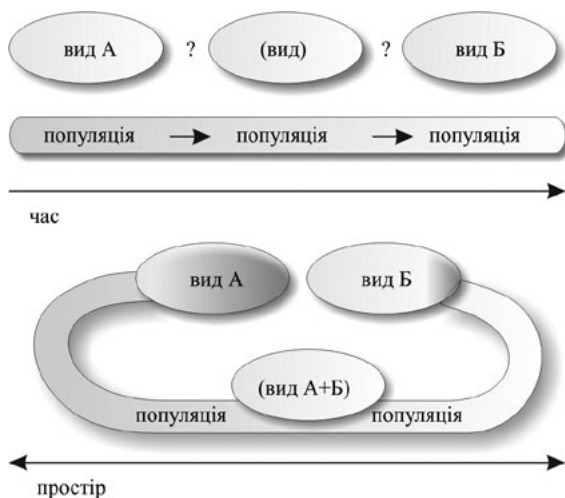


Рис. 4. Співвідношення понять популяція, старий (А) та новий вид (Б) на різних фазах видоутворення: у часі (вгорі) та просторі (внизу). Вид — це морфотип, стабілізований у часі або у просторі; натомість популяція неперервна у часі і просторі.

Fig. 4. Relations between the concepts of population, old species (A), and new species (B) at different phases of speciation: in time (top) and in space (bottom). A species is a morphotype that is stabilized in time or space; instead, the population is continuous in time and space.

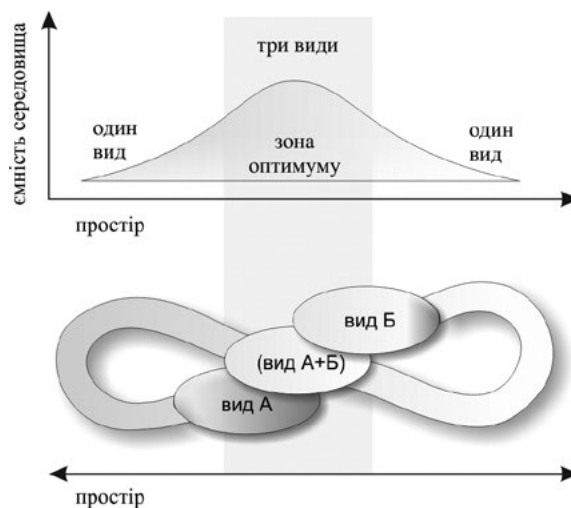


Рис. 5. Модель просторового розподілу роду та його видів: правил А+Б та два його алови — вид А і вид Б. Зоною високої таксономічної ємності середовища для роду найімовірніше є ареал правиду.

Fig. 5. Model of spatial distribution of genus and its species: protospecies A+B and its two allospecies—species A and species B. The zone of high taxonomic capacity of the environment for the genus is, most likely, the range of the protospecies.

з сестринськими (або материнською) формами, формувати диференційовані субніші напевно ефективніше в зоні оптимуму материнського виду. І саме тому інвазивні спеціації можуть завершуватися циклічними вселеннями малих видів у первинний ареал, до умов якого у них є базові адаптації.

Формування таксономічного ущільнення в материнських ареалах закономірно має вести до диференціації родової ніші, яка в зоні родового оптимуму є відносно (найбільш) широкою порівняно із зонами розселення роду. І тому вона може бути поділена на субніші відповідно до принципу «щільної упаковки» (MacArthur 1955). Така модель прямо впливає з ампліфікаційної концепції виду (Zagorodniuk 2001, 2004a) та інвазивної гіпотези видоутворення (Zagorodniuk 2003a): правил ампліфікується аж до брунькування дочірніх форм, що формуються внаслідок інвазій у суміжні біогеоценози, проте вторинна їх інвазія йде переважно в зону первинного ареалу роду (див. рис. 5).

3.5. Рейтинг та темпи змін популяцій в процесі видоутворення

Загальновизнаними ознаками виду є тріада «морфотип–генотип–геотип» як відповідник тріади «морфологія–генетика–ареалогія». Важливо до цього додати також еконішу та міграційну здатність. Очевидно, що вони й мають змінюватися («видозмінюватися») при формуванні нового виду. Проте не завжди їхні зміни відбуваються одночасно чи в однакових масштабах.

Що простіше змінити? Відповідь одна: те, що не вимагає мутацій (які звичайно є «шкідливими»⁹) і що не є спадковим (від чого можна відмовитися). Тобто ареал. До певної міри це

⁹ Виходячи з того, що формування виду — також мутація (екосистемна), поява нового виду у складі певного угруповання може бути «шкідливою». Сучасні созологічні концепції саме так розглядають адвентивну біоту: охоронний статус надається видам в межах їх природних ареалів (МСОП) і за Бернською конвенцією всі адвентивні види визнаються шкідливими і підлягають викорінюванню.

може бути і морфологія, а саме та її частина, що торкається гетерохроній, тобто змін морфогенезу за відсутності змін генетичних (Wayne 1986).

Можливі зміни біологічних особливостей популяцій в процесі видоутворення¹⁰ узагальнено в таблиці (табл. 3), де наведено традиційну ієрархію ознак за їх значущістю в еволюційних моделях та авторську модель, що оптимізована відповідно до інвазивних процесів, з огляду на викладені вище ідеї. Як видно, інвазивна модель — це значно економніший шлях еволюції, ніж еволюційна гіпотеза, що припускає ключову роль генних мутацій, змін морфології чи еконіш (права колонка). Її ефективність відповідає іншим парагенетичним механізмам еволюції, у тому числі гетерохроніям, що базуються на корекціях ростових процесів¹¹, та хромосомним перебудовам, що не змінюють спадковий матеріал, проте змінюють його упаковку і, відповідно, групи зчеплення (насамперед злиття хромосом).

Таблиця 3. Головні напрямки змін в популяціях при формуванні нових видів (за: Zagorodniuk 2003a)
Table 3. The main directions of changes in populations during the formation of new species (Zagorodniuk 2003a)

Ранг значущості	Традиційна модель	Парсимонійна модель
1 — провідний	Зміна генотипу	Зміна ареалу
2 — переважний	Зміна морфології та розвитку	Зміна міграційного статусу
3 — частий	Зміна екологічної ніші	Зміна екологічної ніші гетерохр
4 — додатковий	Зміна міграційного статусу	Зміна морфології та розвитку
5 — можливий	Зміна ареалу	Зміна генотипу

Інвазивна модель пояснює (може пояснити) відому неповноту літопису окремих систематичних груп, як і явище «криптогенності» появи окремих видів у палеонтологічному літописі різних регіонів. Ця неповнота могла визначатися інвазивною природою багатьох (якщо не більшості) нових видів і може бути поясненням (а не витоком) пунктуалістичних концепцій частини ейдологів (зокрема тих, що визнають мутаційний процес як основу формування нових видів).

Очевидно, хоча це часто замовчують, що кожний новий вид під час свого становлення («видоутворення») залишався звичайною (тобто тією самою) популяцією, як і до свого формування — неперервність родоводу «відмінити» неможливо жодною теоретичною побудовою. З генетичної чи репродуктивної точки зору спеціація відбувається в межах типової життєдіяльності популяції (тобто анагенетично), і подальша доля популяції-колоніста визначається лише рівнем її просторово-часової відокремленості від інших (родинних) популяцій.

Відповідно, особливого «пологового стану» матерії під назвою «видоутворення» (вид народжує вид) за нормальних умов не існує і не може бути (Zagorodniuk 2001). Новий вид народжує себе сам, без участі материнського виду, без його «пологів». Це, врешті, вигідно їм обом: інвазія «ініціативної популяції» йде за межі ареалу материнського виду, і така популяція-адвентист успішно й «самотужки» вирішує проблеми пошуку ресурсів (як трофічних, так і просторових) за межами ареалу материнського виду. Материнський вид виконуватиме лише роль можливого тестера «видовості» нової популяції: як при вторинному контакті популяцій, так і при наших порівняннях (Lewontin 1974).

Є певна кореляція цієї моделі видоутворення з ампліфікаційною концепцією виду (Zagorodniuk 2001, 2004a). Популяції-інвайдери — це переважно крайові форми, що зробили стрибок (*shift*) у просторі й отримали новий стаціонарний стан на основі раніше набутої

¹⁰ Це ще один (цього разу понятійний) парадокс, що доповнює 12 парадоксів поняття «вид» (Zagorodniuk 2001): популяція проходить стадію видоутворення при тому, що вона є нижчою за вид за рангом. Популяція і вид — це різні системи позначення біосистем, підпорядковані одна одній лише формально.

¹¹ Автором багаторазово показано, що відмінності близьких пар видів ссавців і формування географічних рас пов'язані зі змінами метричних ознак та їх пропорцій, насамперед за рахунок фіксації в дефінітивному стані різних варіантів вікової мінливості (Zagorodniuk & Kavun 2000; Zagorodniuk 2005b).

епігенетики, корегованої новими біотичними взаємодіями в новому ареалі. Вони ампліфікували свою епігенетику на основі МЕГотипу засновника і розвили її до ознак нової колонії¹². Для розуміння цього варто підкреслити, що *при інвазії розширення ареалу колоніста не відновлює систему географічної мінливості правиду*. Понад те, формування нового осередку відбувається не тільки поза материнською популяцією, але й фазі популяційного просту, а не за нападу, як постулюють інші моделі (фрагментація ареалу, критичне зменшення ефективного розміру популяції тощо).

Види-вселенці звичайно добре відокремлені від інших місцевих видів, оскільки сформувалися в інших місцях і в надрах інших родів, тому процес їх адаптації і входження в гільдії не є для них настільки болісним, як для аборигенів, ресурси яких в кожному разі будуть відчужені відповідно до *закону реалізованої абсолютної пристосованості* Ван-Валена, за яким успіх будь-якого виду у володінні ресурсами завжди рівний сумарному програшу інших видів (Van Valen 1976; Rasnitsyn 1988).

На відміну від вселенців, види місцевої фауни (автохтони) змінюються поступово, і відмінності між ними є дуже малими, що нерідко відповідає поняттю видів-двійників. Останні часто поширені в тих регіонах, де біота яких зазнала значних історичних змін, зокрема й на території Східної Європи, що є постгляціальною рівниною, на якій відомо щонайменше 15 полівидових комплексів ссавців, ареали яких мають переважно циркумгляціальну конфігурацію (Zagorodniuk 2002a, 2005a). Біогеографічні реконструкції засвідчують, що у всіх детально досліджених парах двійників симпатрія є вторинною, звичайно неповною, сформованою внаслідок недавніх інвазій та експансій обох або одного з двох видів двійникової пари (Zagorodniuk 2019c).

4. Ампліфікаційна модель

Запропонована автором ампліфікаційна концепція виду є певним компромісом між класифікаційною, ізоляційною та філогенетичною концепціями (Zagorodniuk 2001) й дозволяє узгодити парадокси у тлумаченнях категорії «вид», у т. ч. між його еволюційним тлумаченням (лінія Дарвіна) і класифікаційним (лінія Ліннея). Її докладний виклад представлено у праці 2004 р. (Zagorodniuk 2004a), яка й покладена в основу цього розділу, а окремі положення деталізовано в низці подальших публікацій.

Ампліфікаційна концепція виду вирізняється тлумаченням виду як динамічної популяційної системи, а не класифікаційної одиниці. Одне з базових положень цієї концепції — статус видовості визначається через поняття «*буферизованості*» і досягається популяцією шляхом стабілізації її ознак за рахунок стабілізації (вирівнювання) мінливості та збільшення рівня панміксії (Zagorodniuk 2004a). Поняття видовості (speciesness¹³) докладно розглянуто автором окремо (Zagorodniuk 2020).

4.1. Ампліфікаційна концепція виду

За первинним визначенням виду в рамках цієї концепції, «Видом є позначення поширеного (ампліфікованого) і стабілізованого у просторі й часі екоморфологічного типу певної філетичної гілки, яка цим самим досягла помітного еволюційного успіху» (Zagorodniuk 2001: 3.6). І ще: «Формування видів у часі є ознакою стабілізації певного морфологічного типу. Формування нової філетичної гілки (виду) у разі її успіху веде до збільшення чисельності та ареалу такої популяції і, як наслідок, до стабілізації й тиражування «видового типу» через відповідне зниження дрейфу генів та зростання масштабів змішування (рівня панміксії). Два останні

¹² Тут є одне з обмежень дискусії, що відповідає 10-му парадоксу в застосуванні поняття «вид», що має назву «проблема масштабу» (Zagorodniuk 2001): колонія може бути і малою сім'єю, і потужною популяцією.

¹³ Існує ще один словниковий термін — speciousness, який можна перекласти як «примітність».

чинники стають механізмами підтримання видових ознак» (Zagorodniuk 2001: 1.6), тобто стану «видовості».

Згідно з ампліфікаційною концепцією, «вид» — це *пауза в еволюції*¹⁴, стабілізація МЕГотипу в період між фазами еволюційних змін, філогенетичне «плесо», уповільнення еволюційного процесу, формування й стабілізація на певному рівні ознак, що врешті веде до послаблення добору, у тому числі стабілізуючого (*sensu*: Markov 1996). Звідси: неампліфікована сутність (напр., одинична хромосомна інверсія чи кольорова аберація у форматі «мутації») не є системою, не має власної популяційної основи і не може відповідати стану «видовості». Це аберація, і тільки при її розмноженні, тобто збільшенні чисельності й формуванні ареалу, вона набуває двох важливих якостей — системності (відносно самої себе) та відокремленості (відносно інших).

Поява нового класу однотипних об'єктів у термінах диверсикології (Protasov 2002) є збільшенням різноманіття вищої системи (напр. видового різноманіття роду або угруповання). Вид розпізнається системою лише при незначній мінливості його ознак на фоні різких відмінностей від суміжних популяцій. Відокремленість по суті й означає видовість, яка досягається шляхом редукції мінливості (ефект засновника) і входженням у склад нових угруповань (інвазія), що й відповідає інвазивній моделі видоутворення. Досягнення популяцією *стану видовості* — це стабілізація її ознак. Понад те, «*здатність формувати види* — еволюційне надбання і форма існування окремих філетичних гілок живого. Отже, вид — не лише те, що має ознаки [відмінності], а сам ознака окремих груп» (Zagorodniuk 2001)¹⁵. Стабілізація досягається механізмами, які автор називає системою *буферизації*, що й забезпечує стан «видовості».

Ампліфікаційна концепція дозволяє поєднати під поняттям «вид» принципово різні типи популяційних систем з надзвичайно різними механізмами підтримання своєї цілісності: з одного боку — такі «нестандартні» системи, як клептони, гібриди й клони, а з іншого — «звичайні» (тобто подібні до нас) панміктичні системи бісексуальних організмів (табл. 4). Попри різноманіття механізмів репродукції, життєвих циклів та екоморфології, вони виконують в угрупованні подібні за значимістю («видові») ролі: як користувачі ресурсів і як фактори існування інших видів (*sensu*: Begon *et al.* 1986). Тобто, на рівні з переліченими вище ознаками (однотипність, відокремленість) незалежно від шляхів виокремлення з материнської форми і способів репродукції вид має визначатися місцем в угрупованні, своєю роллю і функцією.

Як ампліфікована сутність вид характеризується особливостями, які забезпечують стабілізацію його морфо-, еко- й генотипу (МЕГотипу) у просторі й часі. Є три фактори, що сприяють цьому: 1) особливості популяційної організації та репродукції, 2) особливості систем обміну спадковою інформацією, 3) вплив абіотичного середовища й біотичного оточення. Ампліфікація, що відбувається при зростанні чисельності популяції (незалежно від типу репродукції), має супроводжуватися явищами буферизації, які стабілізують популяційну систему в просторі й часі. Головними з них є ті, що забезпечують однорідність і цілісність популяції: *зростання чисельності, здатність до міграцій, диференціація статей, паралельний перенос* тощо¹⁶.

¹⁴ Щодо «паузи в еволюції»: є логічний конфлікт, через який Дарвін не визнавав види, а Лінней — еволюцію. Суть його в тому, що не можна класифікувати те, що змінюється, хоча класифікування — одно з особливостей біології (Pavlinov 1943). Попри це еволюцією часто переймаються систематики, а генетики розробляють основи класифікування. Якщо захоплення таксономістів видами зрозуміле, то їхні вправи в розумінні видоутворення не кращі за вправи генетиків в тлумаченні концепцій виду. Тому класифікатори не уникають концептів сальтаціонізму, позаяк еволюціоністи — розуміння виду як етапу філогенезу.

¹⁵ Ясно, що не всі таксони формують видові системи, і в низці випадків (напр. у клонів) це не можливо, інші з цим явно успішно користуються (напр. вегетативні лінії у рослин або колоніальних тварин).

¹⁶ Наприклад, ріст чисельності веже до буферизації частот морфо- та генотипів, міграційна активність посилює панміксію, як і диференціація статей, паралельний перенос вирівнює генотипи.

Таблиця 4. Різноманіття форм репродукції як основи підтримання самобутності видів (за: Zagorodniuk 2020)

Table 4. Variety of forms of reproduction as a basis for maintaining the identity of species (after Zagorodniuk 2020)

Залученість партнерів	Гаплоїди	Диплоїди	Триплоїди	Тетраплоїди
Бастардовий рівень (міжвидові взаємодії)	кон'югація прокаріотів	гібридогенез («звичайний»), гіногенез, партеногенез	клептон	аллополіплоїдія (амфіполіплоїдія) у результаті
Сібсовий рівень (близькі пари)	кон'югація прокаріотів	біпарентальність, дводомність, кон'югація еукаріотів	гібридогенез / кредитогенез, гіногенез, партеногенез	автополіплоїдія, гібридогенні клональні форми
Осібний рівень (самітні особини)	гаметофіт, партеногенез (апогамія, апоспорія)	спорофіт, однодомність, партеногенез (апогамія, апоспорія)*	партеногенез (гіногенез, апогамія, апоспорія)	автополіплоїдія

4.2. Вид як буферизована система

Особливості виду як буферизованої системи, що забезпечують її стійкість і цілісність у просторі й часі, розглянемо у п'яти аспектах: 1) вид як популяційна система; 2) ознаки буферизації; 3) вигоди та наслідки буферизації; 4) можливості зрушення буферизованої системи; 5) механізми і важелі зрушення.

Вид як популяційна система. На шкалі біологічної диференціації популяція — це те, що очевидно більше за локальне поселення, а вид — це щонайменше одна популяція. Як популяція, вид існує в обмеженому просторі й безкінечному часі, має свою історію й ареал, демографічну структуру й динаміку. Хоча нижня межа популяції не визначена, не кожний ізолят є видом. Вид має репродуктивну стратегію і систему репродукції, ресурсні стосунки з іншими видами. Дуалізм у витратах на репродукцію і формування специфічних (видових) ознак часто є протилежними, проте незмінно спрямовані на збереження популяції (Gilyarov 2002). Відповідно, популяція — не тільки форма існування виду, але й підтримання й реалізації видових ознак.

Популяція — це система самовідтворення виду, його адаптацій, тобто всього комплексу стабілізованих станів ознак, сприятливих для виживання виду. Такий комплекс стабілізованих станів формується завдяки механізмам буферизації, які визначаються як власними особливостями виду, так і «дозволами», які надає угруповання. Ці дві складові визначають і рівні чисельності (успішність реалізації адаптацій і контролю ресурсів), і рівні мінливості (включно з можливостями формування екотипів або диференційованих вікостатевих груп), і статус присутності (міграційна активність тощо).

Ознаки буферизації. Зростання чисельності виду відбувається за двох складових: загального зростання чисельності популяції та відповідного зростання панміксії, а також до диференційного розмноження (ампліфікації) окремих генотипів при різній їх плодовитості. Збільшення чисельності популяції веде до уповільнення можливостей зміни частот алелей і робить неефективним дрейф генів (Lewontin 1974; Grant 1977; Kimura 1983), що веде до буферизації системи. В умовах широкого ареалу у видів зі статевим процесом кожна популяція по суті є гібридом двох (і більше) суміжних з нею популяцій, що формує неперервний ланцюг мінливості і по суті її клінальний тип.

До ознак буферизації автор відносить і диференціацію популяції на субпопуляційні групи: статей і каст, личинок і дорослих, екологічних і сезонних рас тощо (Zagorodniuk 2004a). Така диференціація можлива за послаблення дії стабілізуючого добору, проте за цих умов виникає й протидія буферизації. Зокрема, можливе обмеження панміксії через: 1) перехід частини генерацій до партеногенезу та інших форм вегетації, 2) обмеження репродукції рамками окремих вікових або соціальних груп. Такі посилення й обмеження буферизації дозволяють популяції реагувати на зміни умов середовища, що відповідає гіпотезі «Червоної королеви»

(Rasnitsyn 1988): щоб залишатися самим собою (по суті не змінюватися), необхідно постійно змінювати окремі свої особливості.

Вигоди та наслідки буферизації. Стан буферизації досягається в умовах суттєвого збільшення чисельності та ареалу виду. Такий процес «вегетування» йде у стабільних умовах, за відсутності значимих еволюційних змін. Непрогнозовані зміни популяція долає комбінуванням спадкових ознак (як матеріалу для добору), прогнозовані зміни — чергуванням різних форм репродукції (напр., метагенез), а часто завершується й переходом до безстатевого розмноження (Котаргов 1940). По суті це і є *ампліфікація* раніше перевіреного добром МЕГотипу, його диференційне розмноження.

Стабілізація морфоекотипу — одна з основних складових процесу досягнення стану *видовості*, що позначається на розмаху мінливості. Буферизація популяційної системи веде до уповільнення еволюційних процесів, а тому й знижує ефективність добору. Результатом цього є деспеціалізація (Markov 1996), яка зменшує вразливість виду від можливих змін середовища. У розвиненому угрупованні абіотичні фактори мінімізуються, а біотичні — урізноманітнюються (за законом альтернативного різноманіття: Emelyanov 1999). Біотичне оточення виду (насамперед, види тієї ж гільдії¹⁷) буферизує його еконішу і стає провідним фактором еволюції. Угруповання стабілізує «видовий тип» (по суті еконішу), чим стимулює внутрішньо-популяційну (а не внутрішньовидову) диференціацію: формуються ніші вікових, статевих або соціальних груп. Одночасно йде накопичення генетичної мінливості¹⁸. Зростання «генетичного вантажу» особливо характерне для популяцій, що мешкають у зоні оптимуму (Grant 1977; Kimura 1983).

Як наслідок, мікроеволюційні процеси стають ефективними лише в периферійних популяціях (Mayr 1970; Grant 1977; Artemiev 2002). Острівні популяції характеризуються малою чисельністю і високим впливом абіотичних факторів. Вони не тільки малі, але й більш гомогенні. Врешті, вони мешкають у більш селекційних умовах, тут сильніша дія абіотичних факторів: на межах ареалу визначну роль відіграють саме останні. Очевидно, що в еволюційно стабільних видів у стані їх «вегетації» кількість і різноманіття крайових форм закономірно зростатимуть (Zagorodniuk 1991).

Можливості зрушення буферизованої системи. Зрушення буферизованої популяційної системи є по суті «актом» еволюції, у кульмінації — видоутворення. Феномен такого зрушення підпадає під поняття «мутації» — фундаментальної і незворотної зміни, яка формує нову якість. Ефективність таких змін залежить від чисельності й рівня ізоляції «ініціативної» популяції, що визначається «ефектом засновника». Тут ефект засновника розуміється широко: якщо в класичних моделях (напр. Mayr 1970) мова йде про стан редукованої мікропопуляції у фазі згасання материнського виду, то у авторській трактовці, яка узгоджена з інвазійною моделлю, мова йде про зміни у фазі розквіту, зокрема при формуванні нових популяцій (табл. 5).

Комбінація станів «мутація», «чисельність» та «ізоляція» визначає ефективність процесу видоутворення. Розрізняють принаймні три типи *мутацій*, що супроводжують видоутворення: точкові (генні), хромосомні, геномні¹⁹. *Ізоляція* в царині видоутворення — це такі зміни просторово-генетичної структури популяцій, які унеможливають зворотне злиття генофондів. Очевидно, що мова йде не про генні мутації в «ноєвій популяції», а про хромосомні чи геномні мутації, які можуть формувати репродуктивні бар'єри (Grant 1977), що є ефективними при демовій структурі або фрагментації ареалів. Подвійний еволюційний ефект дають інвазії. По-перше, вони ампліфікують крайові, тобто найбільш відмінні варіанти мінливості

¹⁷ Звісно, і популяції видів-жертв, хижаків, коменсамів, аменсалів, мутуалістів тощо.

¹⁸ Як через накопичення мутацій, так і через поширення алельної мінливості внаслідок панміксії.

¹⁹ Зауважу, що є суперечність, поширена в літературі, коли приймають, що зміни в геномі особини ведуть до репродуктивної ізоляції популяції (порівняйте обсяги понять: «мутація : ізоляція», «особина : популяція»).

Таблиця 5. Дві версії змін стабілізованого стану на основі моделі з ефектом засновника (Zagorodniuk 2004a)

Table 5. Two versions of changes of the stabilized state based on the founder effect model (Zagorodniuk 2004a)

Особливість	Острівна модель (Mayr 1970; Grant 1977)	Інвазивна модель (Zagorodniuk 2003a, 2004a)
Біогеографічний статус	автохтонний розвиток, у межах ареалу материнського виду	алохтонний розвиток, за межами основного ареалу материнського виду
Генотип ініціативної популяції	накопичення відмінностей в умовах репродуктивної ізоляції	ампліфікація інвазованих морфогенотипів незалежно від ізоляції
Тиск природного добору	формування в умовах дії стабілізуючого добору	в умовах послаблення дії стабілізуючого та інших форм добору
Взаємини з угрупованням	зміни популяцій у незміненому (материнському) угрупованні	зміни популяцій в умовах зміни угруповань та екосистем
Стадія розвитку правилу	вид перебуває у стадії регресу, внаслідок фрагментації ареалу	вид перебуває у стадії прогресу, внаслідок інвазії в новий ареал

правилу, чим забезпечують ефект засновника. По-друге, інвазії виступають у ролі мутацій, оскільки поява нового (для угруповання) виду в новому (для виду) угрупованні по суті є мутацією (Zagorodniuk 2003a).

Механізми і важелі зрушення. Поступове накопичення мутацій не є ефективним механізмом зрушення популяційної системи, і може лише вести до її дестабілізації й розпаду на дочірні форми-ізоляти. Видоутворення в ізолятах острівного типу, включно з ідеями макромутацій (Stegniy 1993), несе суперечності, оскільки 1) по суті припускає нову монофілію, 2) формування дочірніх форм як ознака «біологічного прогресу» йде в умовах фактичного регресу чисельності й ареалу. У традиційній географічній (мутаційно-острівній) моделі видоутворення ініціативна популяція представляє собою «уламок» політипного виду в стадії регресу, що відрізняється від положень інвазивної моделі, для якої приймається зворотній порядок формування ознак «видовості» (див. табл. 5).

Суть процесу видоутворення — зрушення стану буферизації материнської популяції. Тут, окрім «традиційних» мутацій, діє кілька факторів, що суттєво змінюють видові ознаки (генотип, морфотип, екотип, ареал). Усі вони переважно зовнішні та біотичні²⁰:

- а) вплив інших видів, включаючи конкурентів, хижаків та адвентистів, що закономірно веде до зміщення чи корекції еконіші, мінливості та змін онтогенезу;
- б) хвороби та епідемії, включаючи паразитарні й вірусні, що змінюють популяційні цикли й ведуть до суттєвих змін в популяціях (Evstafiev & Zagorodniuk 2021);
- в) значне посилення дії абіотичних чинників внаслідок руйнації біотичного оточення, наприклад, зміни екосистем та ландшафтів внаслідок стихійних лих;
- г) тривалі екологічні та біогеографічні катаклізми, включаючи гляціали, зміни клімату та інші фактори фрагментації ареалів та зміни угруповань;
- д) інвазії в нові ареали внаслідок появи нових екологічних русел та руйнування старих екологічних чи біогеографічних бар'єрів, що чим далі частіше розглядається як норма як в історії видів, так і угруповань (ротації складу як норма).

Для мутацій тут мало місця, а в значній кількості випадків ці процеси можуть вести до фрагментації старих або виокремлення нових таксонів і без мутацій (чому є безліч прикладів успішної експериментальної гібридизації еволюційно близьких видів), натомість динаміка ареалів може вести до формування нових популяцій і, отже, таксонів. Понад те, такі процеси в рамках інвазивної моделі можуть йти за умови стабільного й незмінного існування правилу (Zagorodniuk 2003a).

В частині випадків переселення ведуть не до брунькування, а до переміщення видових ареалів, що завершується повільним зміщенням ознак і відповідною філетичною еволюцією. При

²⁰ В мутаційно-острівній моделі базові фактори видоутворення переважно абіотичні.

експансії чисельність виду може суттєво перерозподілятися зі зміщенням меж поширення й «центру» виду. Це веде до зміщення модальних класів ознак і проявляється у *часі* як філетична еволюція (напр. Rekovets 2001) а у *просторі* — як транзитивні таксономічні системи (Zagorodniuk 2002a, 2005). Видовість окремих сегментів ТТС не є однозначною, і в частині випадків це квазівиди — з гібридними зонами між ними.

Моделі, що базуються на динаміці ареалу, припускають широку монофілію й малі генетичні дистанції між дочірніми формами, що відрізняє їх від мутаційно-ізоляційних моделей. Врешті, ці процеси результуються у: 1) змінах конфігурації ареалів, 2) змінах трендів географічної мінливості, 3) змінах метричних ознак та їх пропорцій. Екоморфологічний блок ознак (пункти 2 та 3) на основі лише географічної мінливості може змінюватися на основі клім та гетерохроній, тобто без значимої генетичної еволюції (Wayne 1986; Zagorodniuk & Kavun 2000). Процеси екоморфологічної диференціації в аловидових парах можуть розвиватися на основі автогенних механізмів набуття відмінностей після розколу правиду й зміщення клім географічної мінливості (Zagorodniuk 2003b).

4.3. Аналіз моделі й приклади її розвитку

Основою підтримання цілісності виду як єдиної популяційної системи є чотири фактори, які забезпечують екоморфологічну унікальність і однорідність популяцій:

- *стабілізуючий добір*, що відбраковує відхилення від норми. Особливо ефективний він є у клональних форм (агамія, партеногенез) і у видів зі значними перепадами чисельності популяцій. Навіть за відсутності прямої його дії на фенотип при депресії популяцій крайні класи мінливості зникають швидше, ніж центральні (Egorov 1975, 1983);

- *паралельний перенос*, що забезпечує обмін генетичним матеріалом між організмами, зокрема, за рахунок вірусів (Kordyum 1982). Цей тип змішування є значущим під час епідемій, які розвиваються саме на фазі росту чисельності популяцій;

- *статевий процес*, що забезпечує обмін генетичним матеріалом між особинами одного виду. Інтенсивність змішування в популяціях регулюється співвідношенням статевого і вегетативного розмноження, партеногенезу тощо. Кожна особина в популяції бісексуальних організмів по суті є гібридом (можливо й бастардом);

- *репродуктивна незалежність*: комплекс особливостей, які забезпечують охорону генофонду від іншовидових домішок. Останнє досягається шляхом обмеження репродуктивних взаємин з чужорідними особинами, завдяки низькій життєздатності бастардів, а також розходженню репродуктивних фаз у просторі й часі.

Власне, це і є охорона екоморфологічного типу як комплексу адаптацій, яка забезпечує цілісність виду як популяційної системи (у просторі й часі). Підтримання цих чотирьох складових можливе у стабільному (або прогнозовано змінному) середовищі та угрупованні, проте кожна непрогнозована їх зміна провокуватиме зміни в популяціях, надто «новоприбулих» видів, тобто формування нових популяцій, унікальних і автономних не тільки відносно реципієнтного (приймального) угруповання, але й материнської форми.

Моделі зрушення буферизованої системи. Традиційна модель припускає фрагментацію ареалу, ефект засновника (зміщення частот алелів) та подальшу незалежну еволюцію аж до накопичення відмінностей, при яких нові види не визнають один одного.

Розглянемо найпростішу модель формування двійникової пари в межах ареалу материнського виду шляхом фрагментації з подальшою зустрічною інвазивною симпатрією. Ця модель включає чотири стадії (рис. 6): 1 — формування клини мінливості, 2 — розрив клини внаслідок фрагментації ареалу, 3 — інвазія в новий (або правидовий або сестринський) ареал на основі ампліфікації крайніх варіантів, 4 — стабілізація (вирівнювання) структури мінливості на новому рівні.

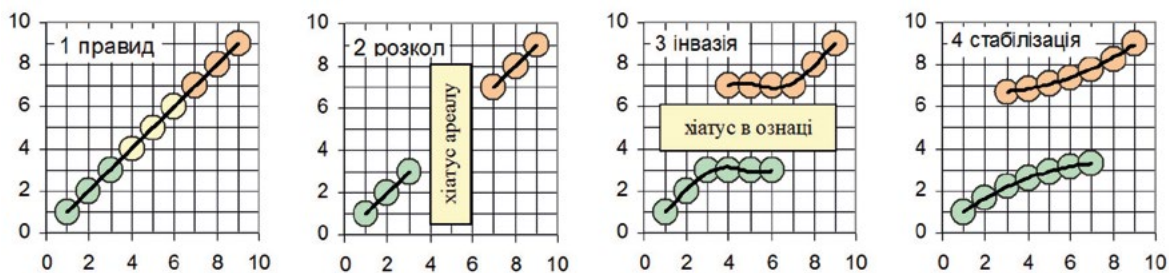


Рис. 6. Стадії поділу правиду на два дочірні види на основі ампліфікаційної концепції виду та інвазивної моделі видоутворення. Вісь абсцис — простір, ординат — ознака. Розкол буферизованої системи за географічною компонентою веде до формування морфологічного хіатусу та буферизації підсистем (тобто нових видів) на якісно новому рівні. Відновлення ареалів лише частково відновлює структуру географічної мінливості правиду. Те саме відбувається й при значно більш швидкій інвазії — немає «зустрічної» мінливості.

Fig. 6. Stages of division of a protospecies into two daughter species based on the amplification concept of the species and the invasive model of speciation. The abscissa axis is space, the ordinate is a character. The splitting of the buffered system by a geographical component leads to the formation of morphological hiatus and buffering of subsystems (i.e. new species) at a qualitatively new level. Restoration of geographic ranges only partially restores the structure of geographical variability of the protospecies. The same happens in the case of more rapid invasion: there is no 'counter'-variability.

У цій моделі буферизація визначається тим, що *кожна географічно проміжна форма є проміжною за морфологією*, оскільки по суті є гібридом між суміжними формами. Розірвати буферизовану систему може лише зовнішній фактор, який викликає фрагментацію. При припиненні його дії подальша *інвазія ампліфікує* крайові варіанти мінливості правиду. Наприклад, таке мало місце в історії наземної фауни Східної Європи при заселенні аловидами постгляційної зони (Zagorodniuk 2005a). Понад те, у більшості таких пар показники екомофологічної подібності надто близькі, що можна пояснити нещодавною (переважно маргіальною) симпатрією (Zagorodniuk 2007a). Ця гіпотеза дозволила реконструювати напрямки експансій у таких парах видів (Zagorodniuk 2019c). В зоні симпатрії, навіть нещодавньої, яка не могла так швидко стати ареною добору, види виявляються більш відмінними, ніж їхні алопатричні популяції (Postawa *et al.* 2012).

Важливою особливістю моделі є те, що 1) темп інвазії в зону розриву значно вищий за «базову» генетичну еволюцію, а 2) повторне розширення ареалу не відновлює структуру географічної мінливості правиду (рис. 6)²¹. *Інвазія* є аналогом ефекту засновника, що діє у стадії прогресу (а не регресу!) і дозволяє *ампліфікувати один із варіантів мінливості правиду*. При цьому нові види матимуть значно меншу мінливість, ніж правид. Надалі кожна така популяційна система буферизується шляхом перемішування і зростання чисельності, що веде до формування нових клин мінливості (табл. 6). Формування нових клин та їх вирівнювання збільшує морфологічну відстань між популяціями ще на 10–20 % (рис. 6, 4).

Ця модель пояснює формування нових полівидових систем (зокрема, ТТС²²) без суттєвих змін генотипних ознак, тобто через потужну морфологічну й ареалогічну диференціацію. Якщо в одних групах напевно були ефекти засновника (серед ссавців нашої фауни — нориці, мишівки), то в інших групах каріотиби стабільні (напр., миші, кажани, олені) попри значно більший час їхнього розходження. Географічний шлях диференціації у цих групах був чи не головним (Zagorodniuk 2005a, 2019b).

²¹ До певної міри це аналогічно номогенетичній ідеї, тобто еволюції на основі закономірностей (Berg 1977), а також гетерохроніям як механізмам формування відмінностей, без генетичних змін ознак, а тільки за рахунок ростових процесів (Thompson 1917; Wayne 1986; Shishkin 1988). Автором показано, що абсолютна більшість відмінностей в парах близьких видів визначається онтогенетичними компонентами, окрема фіксацією в дефінітивному стані різних стадій розвитку (Zagorodniuk & Kavun 2000; Zagorodniuk 2002b, 2004b, etc.).

²² Транзитивні таксономічні системи представляють собою низку вікарних квазівидів, які заміщують один одного у просторі подібно тому, як це могло бути в часі (Zagorodniuk 2002a).

Таблиця 6. Порядок і зміст стадій формування близнюкового комплексу (див. рис. 6)
Table 6. The order and content of stages of the formation of a sibling complex (see Fig. 6)

Стадія	Назва стадії	Зміст явища	Особливості прояву
Фаза 1	правид	мінливість	неперервна мінливість
Фаза 2	розкол	фрагментація	хіатус ареалогічний
Фаза 3	інвазія	ампліфікація	хіатус морфологічний
Фаза 4	стабілізація	буферизація	стабільна симпатрія

Варто зазначити, що такий автогенетичний шлях формування видових ознак є одним із найкращих пояснень механізмів накопичення відмінностей (без «творчої» участі дизруптивного добору) до рівня, який допускає ідея мінімально можливого сходження еконіш близьких видів до рівня сталої Хатчінсона (Hutchinson 1959; Begon *et al.* 1986).

Приклади зрушення системи. Запропонована вище модель відповідає реальним ситуаціям, зокрема, з видами сарни: європейською *Capreolus capreolus* та азійською *C. pygargus* (Zagorodniuk 2002b). Докладно модель можна проаналізувати на прикладі географічної мінливості сарн. Цей надвид має виразну географічну мінливість: від дрібних європейських до великих сибірських форм і — далі на південний схід — знову дрібних (Danilkin *et al.* 1992) (рис. 7). Колись суцільний ареал цього роду був зоною поширення єдиного політипного виду *Capreolus capreolus* (s. l.).

У подальшому він був кількаразово фрагментований: спочатку Дніпровським зледенінням, а потому — винищенням сарн людьми на початку ХХ ст. на проміжку від Дніпра до Уралу (Timofeeva 1985). Щоразу це призводило до формування зони розлому: як ареалу, так і мінливості. Унаслідок фрагментації ареалу географічна мінливість сарн переривалася, а в результаті наступної інвазії й за відсутності зустрічної географічної мінливості, а також через прискорення цих процесів штучним розселенням обох форм в один ареал східноєвропейська рівнина стала ареною формування зони симпатрії двох дочірніх форм.

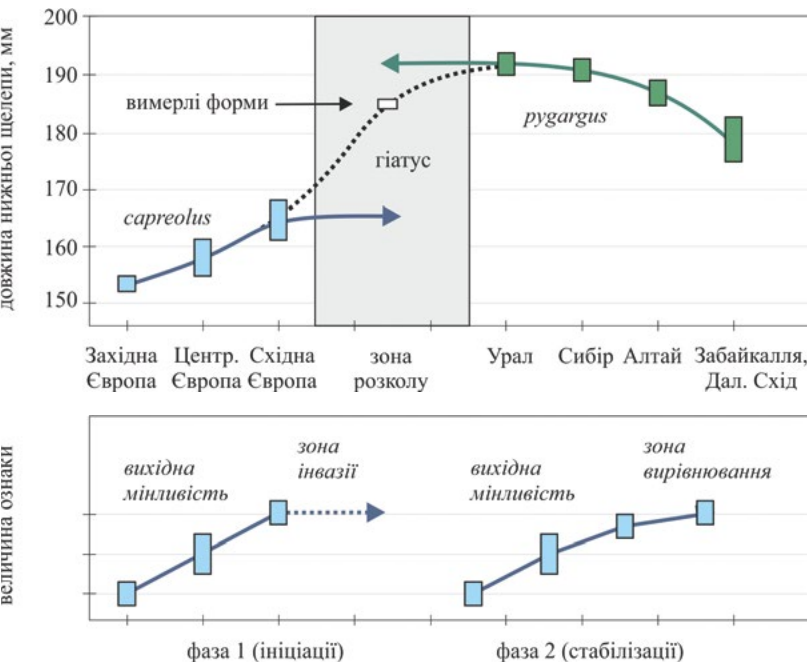


Рис. 7. Модель формування хіатусу між географічними формами сарни, *Capreolus*. Стрілки вказують напрям очікуваної зміни ключової ознаки (у нашому випадку — довжини мандибули) при відновленні ареалу і за умови відсутності зустрічного потоку генів (за: Zagorodniuk 2002b, зі змінами). Внизу — схема вирівнювання географічної мінливості ознаки після інвазії або розриву ареалу. У випадку розриву ареалу правдиві тренди географічної мінливості двох дочірніх аловидів зміщуються і не пересікаються навіть при вторинному накладанні їхніх ареалів (докладніше про це: Zagorodniuk 2003b).

Fig. 7. Model of hiatus formation between geographical forms of the roe deer, *Capreolus*. The arrows indicate the direction of the expected change in the key character (in our case, mandible length) in the restoration of the range and in the absence of counter-flow of genes (according to Zagorodniuk 2002b, with modifications). Below is a model of equalization of the geographical variability of character after invasion or range disruption. In the case range disruption of the proto-species, the trends of geographical variability of the two daughter allo-species are shifted and do not intersect even at a secondary overlap of their geographic ranges (see Zagorodniuk 2003b for details).

Величина відмінностей, яких досягли дві нові форми (відношення ключової ознаки у більшого виду до її значення у меншого), становить 1,2 (~190 : 160 мм), що майже досягає сталої Хатчінсона ($S = 1,3$), при якій видові еконіші фактично не перекриваються (Begon *et al.* 1986; Vishnevsky 2002; Zagorodniuk 2007). Окрім того, кожний із дочірніх видів успадкував лише частину мінливості правиду.

У нашому випадку це склало принаймні трикратну редукцію мінливості на один дочірній вид, або 33 % від загального обсягу мінливості правиду (див. рис. 7). Процес диференціації розглянутих форм сарни, очевидно, ще не завершений, і їхня еволюційна поведінка в зоні симпатрії вимагає подальших досліджень (Zagorodniuk 2002b).

Буферизація системи мінливості дочірніх видів змінює не тільки розмах (межі), але й структуру географічної мінливості: їхня мінливість вирівнюється за рахунок змішування (панміксія плюс міграції) та за відсутності впливу зустрічної мінливості з боку сестринських форм (див. рис. 7).

Подібні процеси просторово-таксономічної диференціації спостерігаються у багатьох досліджених автором групах і близнюкових парах ссавців, зокрема у мідій (*Sorex*), вуханів (*Plecotus*), нічниць (*Myotis*), підковиків (*Rhinolophus*), ховрахів (*Spermophilus*), мишей хатніх (*Mus*) і лісових (*Sylviaetus*), нориць звичайних (*Microtus*) і чагарникових (*Terricola*), щурів водяних (*Arvicola*) (Zagorodniuk 2005, 2019c та ін.). Для більшості з них диференціація на близнюкові пари та (або) формування транзитивних таксономічних систем відбулися внаслідок фрагментацій материнських популяцій під впливом плейстоценових зледенінь. Ареали багатьох з них зберегли конфігурацію перигляціальних зон, формуючи відповідні аловидові пари (Zagorodniuk 2005) та зони вторинної експансії в постгляціальні зони (Zagorodniuk 2019c).

5. Обговорення

*Видовий рівень зазвичай перебільшують в еволюційних побудовах. ...
Стандартні тлумачення ведуть до стримування вільного розвитку
ідей (Van Valen, 1976: 233)*

5.1. Проблема рангів в ТТС: плезіон — чи вид?

Таксономічна інтерпретація ТТС є неоднозначною, і категорія «виду» фактично є «договірною», відповідно до традицій таксономії певної групи організмів. Загалом трендом є подрібнення «великих» видів. Традиція класифікації вимагає від нас формальної прив'язки тих або інших форм та їх груп до загально визнаних рангів. Така задача легко вирішується за відсутності явного еволюційного процесу (включно з перехідними чи гібридними формами) або при розгляді завідомо віддалених форм. Натомість для позначення політипних комплексів, подібних до описаних вище, запропоновано кілька різних понять, що позначають над- чи напіввидовий рівень їхньої організації (різноманіття позначень див.: Zagorodniuk 2019a: 92–97). Так, за Гаффером, форми, що гібридизують на стиках ареалів, формують єдиний надвид (великий вид), що об'єднує еволюційно диференційовані малі види або квазівиди (Haffer 1986). Аналогічне розуміння надвиду пропонують Е. Майр та Є. Панов (Mayr 1970; Panov 1993).

Особливе місце в системі позначень статусу посідають плезіони. Фактично плезіон є «основою» надвиду, бо він за принципами кладистики (передовсім монофілії) має включати похідний від нього аповид (сам же часто не має апоморфій і визначаються плезіоморфними станами ознак). Загалом питання статусу плезіону подібне до теми первинності ознак роду (Lyubarsky 2015: 156), з чого випливає, що плезіон є невід'ємною частиною надвидової групи, що включає похідний «аповид». Проте на шкалі різноманіття проявів виду (зокрема в його біогеографічному розумінні) кожний плезіон є «звичайним» аловидом. Показові плезіони формують землерийки групи *Sorex araneus* (Zagorodniuk 1996), проте далеко не всі вони визнані видами, частину залишено у статусі підвидів «великих» видів (див. вище рис. 2).

Складні ТТС, розгорнуті у просторі й часі, є в історії порід і сортів культурних видів рослин і тварин. Людина в експериментах зі штучним добором показала ефективність керованих еволюційних змін, які подібні до ТТС. В рядах домestikованих форм тих чи інших видів (напр. овець та псів) можна бачити всі варіанти форм, від мінімально окультурених до таких, які є дуже зміненими порівняно з материнськими формами (а деякі й нездатні жити без турботи про них). В цих експериментах людина створила надзвичайне різноманіття порід. Зокрема, тільки в межах ссавців (одомашнено порядку 30 видів) зусиллями давніх і сучасних селекціонерів створено таку ж кількість порід (близько 4 тис.), як і кількість сучасних диких видів ссавців (Glazko 1998: 129).

Надзвичайно показовою є історія з ховрахи «виду» *Spermophilus musicus*, поширеними на Північному Кавказі. Колись всіх степових ховрахів, поширених на схід від Дніпра, відносили до «*musicus*», проте згодом ареал «*musicus*» обмежили Передкавказзям та міжгірними долинами північного макросхилу Кавказу. Проте нові дослідження показали, що підстав визнавати цю форму видом не багато, і що вона розселилася (по суті інвазія з ампліфікацією) з рівнин в міжгірні долини в недавні історичні часи, в межах 4 тис. років, в міру освоєння цих долин людиною під пасовища (Ermaikov *et al.* 2006 та ін.). По суті ці дослідження показали інвазивну природу видовості *S. musicus*, проте породили дилему: автори молекулярного дослідження запропонували «закрити» вид, проте з огляду на явний тренд визнання алопатричних форм видами за ними статусу видів групи «*S. pygmaeus* s. l.», включно з *S. musicus* (Pavlinov & Lisovsky 2012). Автор поділяє останню точну зору (Zagorodniuk 2019b).

Напевно, не всі інвазії завершуються видоутворенням або формуванням квазिवидових комплексів типу ТТС, проте значна частка нових видів сформувалася саме таким способом. Із двох десятків чужорідних ссавців у складі фауни України, у т.ч. й тих, що проникли в Україну природним шляхом, а також тих, що після інтродукції сформували природні популяції, ми не маємо жодного доведеного випадку спеціалізації внаслідок вселення в нові ареали, проте такі популяції мають величезні шанси до подібних змін і таку природу (інвазія+ампліфікація з виокремленням аловидових форм) можна припустити для таких пар, як полівки групи *Microtus arvalis* + *obscurus*, сліпаки групи *Spalax arenarius* + *giganteus*, ховрахи групи *Spermophilus suslicus* + *odessanus* та ін., що детально розглянуто окремо.

Показовий випадок ТТС з подальшим об'єднанням низки аловидів, описаних незалежно, в один вид продемонстрували степові мишаки, що відомі тепер як вид *Sylvaemus witherbyi*, протягом 1980–1990-х рр. описаних як серія нових видів *falzfeini*, *fulvipectus*, *chorassanicus*, *hermonensis* (ревізія: Zagorodniuk *et al.* 1997; Krystufek 2002), які можна було би вважати такими з видами, як і аловиди ховрахів (*Spermophilus*) чи чагарникових полівок (*Terricola*), проте з огляду на відсутність слідів фрагментації ареалів та високу міграційну активність ці форми зберігають свою цілісність і визнані конспецифічними. Звісно, існує і певна традиція у визнанні критеріїв «виду» в різних групах, і у мишаків (*Sylvaemus*) ці критерії виглядають завищеними.

5.2. Гібридні історії, амфіполіплоїди та компіловиди

Матеріали про гібридні форми як самостійні таксони є безкінечно дискутованими, і очевидно, що чимдалі більше таксонів виявляються з гібридною природою, а в частині випадків і зі складними системами репродукції типу «клептон», коли гібридна форма відтворюється, паруючись з одним із материнських видів (Dubois & Gunther 1982; Polls 1990). Різноманіття описаних гібридних форм і репродуктивних систем надзвичайно велике (див. вище: табл. 4). У багатьох з випадків гібриди формують стабільні самостійні популяції, автономні від батьківських форм. Тут розглянемо кілька варіантів, в історії й природі яких очевидно присутня інвазивна компонента.

Приклад з жовтозіллям (*Senecio*) увійшов у класику завдяки книзі Дж. Койна «Чому еволюція правдива»²³. Мова про автополіплоїдію, спровоковану інтродукцією, тобто появу особливого типу таксонів, який має назву компіловид. Його особливістю є феномен інтрогресивної гібридизації, в процесі якої один таксон поглинає інший. Випадки подібної гібридизації відомі в різних групах, проте науковцями виявлено принаймні 5 випадків формування особливого типу — *compilospecies*. Один з них виявлено при вивченні родинних стосунків британського жовтозілля *Senecio vulgaris* (Abbott & Lowe 2004). Внаслідок гібридизації місцевих *S. vulgaris* ($2n = 40$) з інтродукованим *S. squalidus* ($2n = 20$) сформувалося два нових поліплоїдних види *Senecio*, зокрема алогексаплоїд *S. cambrensis* ($2n = 60$) та рекомбінантний тетраплоїд *S. eboracensis* ($2n = 40$), репродуктивно ізольовані від батьків через високі рівні самозапилення.

Перший з них — жовтозілля валлійське (*Senecio cambrensis*), уперше виявлене у Північному Вельсі в 1958 р., — сформувалося як гібридна форма між *vulgaris* x *squalidus* після завезення на Британські острови виду *S. squalidus* у 1792 р. Завдяки колекціям показано, що гібридна форма (*cambrensis*) сформувалася в період між 1910 і 1958 рр. Її гібридна природа не тільки показана за морфологією, але й відтворена в експерименті з гібридизації батьківських видів ($2n = 40$ x $2n = 20 \rightarrow 2n = 60$). Немає сумнівів, що жовтозілля валлійське — це новий вид, який сформувався протягом останніх 100 років внаслідок гібридизації чужорідного виду з місцевим.

Компіловид (*compilospecies*) — це по суті результат репродуктивної агресії, випадок, коли інвазивні види, «зустрічаючи» слабкі репродуктивні бар'єри від місцевих родинних форм, можуть поглинати їх, прирощуючи свої власні ознаки (генофонд) варіантами, що можуть бути важливими для їхнього адаптогенезу. Проте результатом інтрогресивної гібридизації може бути й репродуктивне виключення аборигенів випадку стерильності гібридів. Подібні випадки описано для зон контакту малих і крапчастих ховрахів: самці одного виду (ховраха малого), виходячи із зимівлі раніше самців іншого, покривають своїх і чужих самиць, чим знижують репродуктивний потенціал аборигенів (Denisov 1961).

Людська ТТС як *compilospecies* — особливий випадок, оскільки така ТТС складена з низки субтаксонів, що необмежено гібридизують, а тому й не досягають жодних рівнів диференціації, яка більше була в минулому, ніж є тепер. Транзитивність посилена тим, що по суті людина є компілосецією; за оцінками знавців, «людина розумна — це *compilospecies* близько 5–7 рас» (Kamelin 2016: 24). Протягом всієї історії *Homo sapiens* відбувалися інвазії з гібридизацією їх з аборигенними расами, починаючи із по суті завоювання сапієнсами неандертальців (Askermann *et al.* 2016). У ланцюгу інтрогресій помітне місце посідали гібридизація з неандертальцями (47–65 тис. рр. тому) та з денисовцями (44–54 тис.), і в сучасній популяції людей є до 20 % геному неандертальців (Vernot & Akey 2014). Це фактично стирає видові межі і формує неповну ТТС, з численними порушеннями ізоляції між аловидами, чому сприяли саме експансії та інвазії.

Особливого статусу людським ТТС додає людська семіотика. За Л. Гумільовим (Gumilyov 1990), «тварини, щоб зайняти інші ареали, щоб жити у інших ландшафтних умовах, еволюціонують за межі [свого] виду. Людина ж залишилася у межах одного виду» (с. 10; курсив мій, І. З.). Але чому так? Причина такого статусу людини, на думку автора, — саме в домінуванні семіотики. Попри широку географію і численні експансії, людина при вселенні в нові ареали не входить у структуру нових для себе угруповань. Їй більш важливі елементи її штучного середовища, серед яких — традиції, культура, технології, тобто комплекс надбудов над природним. Цьому суттєво сприяє й давня «культура» панміксії (вкл. з різнобарвною мирною

²³ Український переклад вийшов у видавництві «Наш формат» за редакцією автора (2015).

полігамією та агресивним сексуальним підкоренням²⁴), що незмінно веде до стирання меж між расами. Тому такі ТТС не мають жодних шансів на диференціацію на рівні аловидів.

5.3. Видовість через угруповання та вид як система стосунків

В авторському позначенні видовість (speciesness) розуміється як прояв окремішності разом із системою її репродукції, включно з механізмами підтримання її цілісності, тобто по суті однорідності й екоморфологічної єдності. Ці особливості розвиваються на популяційному рівні організації виду і реалізуються в угрупованнях. Власне, розкриття значної частки особливостей виду відбувається на рівні угруповань, тобто у складі біотичних суспільностей, поза простором і часом (Zagorodniuk & Emelyanov 2003):

- ключові особливості виду в угрупованні — еконіша, місце в гільдії, мінливість, системи охорони цілісності (репродуктивні стратегії та бар'єри);
- ключові особливості виду в біомі — ареал і його межі (вкл. з ЕОО та АОО)²⁵, зони рефугіумів та нових експансій, географічна мінливість, міграційні потоки.

Власне, реалізація ознак виду в угрупованнях і лежить в основі інвазивної моделі видоутворення та ампліфікаційної концепції виду. У виду як члена біотичного угруповання завжди є обмеження ніші через тиск суміжних видів та механізми стримування міжвидової конкуренції, тому й більшість морфологічних ознак є обмежено мінливими, звичайно в межах $CV = 3-8\%$ (дані для ссавців: Zagorodniuk 2008, 2012a). Такий статус виду (як члена угруповання) є єдино реальним: вид визначається через інші види, проте не сестринські (як прийнято в систематиці), а через види з угруповання, тобто решту видів, з якими він взаємодіє на всіх рівнях, окрім репродуктивного²⁶. Власне, одна з задач у ніші — це й охорона власного генофонду як засобу збереження спеціалізації і мінімізації конкуренції з іншими членами біотичних угруповань.

Звісно, така охорона найбільш ефективна при уникненні взаємодій з сестринськими видами, тому й маємо численні аловидові комплекси, проте малу кількість симпатричних двійників, що автором докладно розглянуто на прикладі близьких видів ссавців (Zagorodniuk 2005a). Це очевидно впливає з низки законів, включно з законом Гаузе про конкурентне виключення, законів Мак-Артура щодо щільної упаковки, індексу Хатчінсона щодо мінімальної екоморфологічної подібності співіснуючих видів тощо (MacArthur 1955; Hutchinson 1959; Begon *et al.* 1986; Zagorodniuk 2008).

В екологічному трактуванні вид — це *система стосунків*, і вид визначається через стосунки з іншими видами (!), фактичні взаємодії популяцій між собою (при тому окремих популяцій, а не виду в цілому), включно з конкуренцією, коменсалізмом, аменсалізмом, хижацтвом, мутуалізмом тощо. Всі подібні механізми реалізації «видової програми», тобто існування виду як МЕГотипу, реалізуються саме у складі угруповань, при взаємодіях між симпатричними й симбіотичними популяціями. Тому вид по суті визначається через своє біотичне оточення, і переходить в нові угруповання завжди є передумовою і по суті провокацією нових еволюційних змін.

Формування аловидів — визнаний шлях диференціації (Mayr 1970), який формується при розселенні видів в нові ареали, тобто на основі швидких інвазій та більш повільних експансій. У рефугіумах і загалом у стабільних ареалах ніщо не змінюється, еволюція сповільнюється, що власне і фіксує ознаки виду і власне феномен виду, а великий ареал і висока чисельність ведуть до буферизації популяційної системи (Zagorodniuk 2001). І лише *прорив виду в новий нестабільний простір стає ознакою нової стабілізації, як його самого, так і нової стабілізації екосистеми, яка його прийняла (в яку він вселився)*. Активна зміна популяцією свого простору

²⁴ На думку фахівців, що вивчають гендерні проблеми під час війн, «Сексуальне підкорення жінок ворожого табору споконвіку було однією з форм підпорядкування іншої нації» (Kis 2015).

²⁵ ЕОО (extent of occurrence) — область поширення, АОО (area of occupancy) — область оселення.

²⁶ Мова про репродукцію як змішування генофондів, поза явищами мутуалізму, клептону тощо, коли одні види прямо чи опосередковано сприяють розмноженню інших.

і часу веде до її еволюції, проте важливо відзначити, якої (!) — еволюції в напрямку досягнення нової стабілізації, стазису, тобто зупинки еволюційних процесів (від англ. *stasis*, з грец. «застій»).

Тобто варто повторити ще раз: видом фактично є стабілізований у часі і просторі і прив'язаний до певного біому та типу екосистем екоморфологічний тип, що виокремився з материнської популяції і набув певного рівня відмінностей внаслідок адаптації до нових умов та існування у складі нових для нього регіональних біот та угруповань.

Важливо також підкреслити, що вид як член угруповання є лише одним з багатьох елементів в його структурі (Rekovets & Kuzmenko 2021). І процеси ротації видового складу в екосистемах, так нам звичні в мірилі сезонної динаміки регіональної біоти або сукцесійних змін окремих місцезнаходжень, є іманентною особливістю всіх типів угруповань, в тій чи іншій мірі. Динаміка біорізноманіття в екосистемах — в розумінні автора є ключовою іманентною особливістю екосистем, нормальним станом всіх угруповань (Zagorodniuk 2012). Тому й ставлення до питань червоної книги чи чужорідної біоти — двох надактуальних антиподних керунків досліджень неонтологів та урбоекологів — мають розглядатися актуальними лише в розумінні стримування антропогенних змін довкілля.

5.4. Про модуси еволюції, градуалізм vs пунктуалізм

Насамкінець повернімося до початку ідей визначення виду як певної зупинки еволюційного процесу, стазису філогенезу й біогеографічного «плеса». Власне, мова про співвідношення понять градуалізм і пунктуалізм як двох основних модусів еволюції (Eldredge & Gould 1972; Gould & Eldredge 1986). Цьому присвячено багато спеціальної літератури, проте аналіз цих явищ в контексті поточного дослідження нас цікавить виключно крізь призму явища видовості. Градуалістична лінія — це поступовий розвиток популяції, неперервної у просторі й часі, натомість сальтаційна лінія — це по суті біоценотична історія, в якій поява нового виду є ознакою змін угруповань.

Вид в популяційній іпостасі — неперервна веревочка поколінь, в якій формально можна виділяти хроновида як більш-менш стабілізовані статуси; вид в угрупованнях — це новий якісний стан популяції, і його поява, як відзначено вище, є біоценотичною мутацією. Власне ампліфікація цієї мутації і веде до формування нового стазису, тобто стабілізованого у новому просторі і часі стану нової популяції. Цей дуалізм проявив виду (популяційна неперервність і ценотична дискретність) є особливістю всього живого.

Протистояння концепцій перервної неперервності (*punctuated equilibrium*) та еволюційного градуалізму є прямим наслідком змішування в одному понятті «вид» двох різних уявлень, розглянутих вище: (1) про вид як неперервну у часі популяцію і (2) вид як елемент угруповання, тобто уявлень про популяційну природу виду та екосистемний спосіб його існування. Популяція як динамічна репродуктивна система стає видом лише в угрупованні (Zagorodniuk & Emelyanov 2003).

Аналіз довжини гілок «еволюційних дерев» засвідчує, що на короткі періоди «видоутворення» випадають лише 22 % відмінностей в ДНК, а решта — це поступові накопичення під час градуалістичних періодів (Pagel *et al.* 2006). Ці та подібні дані свідчать про те, що справа не у генетиці видоутворення (1/5 змін в процесі еволюції організмів), а в інших неорганізованих (мовою факторного аналізу) факторах, серед яких напевно вагоме місце посідають біогеографічні події, включно з інвазіями, а також зоонози, біоценотичні кризи тощо, тобто фактори існування в угрупованнях.

Важливо також відзначити, що стабільне біотичне угруповання складене в нормі видами (видовими популяціями) із різних надвидів та родів²⁷, і саме походження цих видів — автохтони,

²⁷ Вже з цього випливає, що ефективне видоутворення повинно статися за межами ареалу материнської популяції, і щоб повернутися у материнське угруповання, треба добре змінитися.

колоністи, гібриди тощо — не має жодного значення для угруповання, натомість мають значення функції в угрупованні й система охорони генофонду, будь то гібридогенні види, апоміктичні чи бісексуальні. Принаймні, роль цих особливостей видів незрівнянно менша за їхню роль у підтриманні стабільності біосистеми та поділі просторових чи трофічних ресурсів. Адвентист з'являється в новому угрупованні як очевидно новий для угруповання вид, і з цього моменту він отримує шанси стати новим для біоти загалом, почавши самостійне життя.

Врешті, варто відкоментувати термін «мутація» у стосунку до біоти (лат. *mutatio* — зміна). В біоценології широкий вжиток мають два спарених поняття — «дигресія» та «демутацій», тобто руйнування екосистем (часто мова про рослинний покрив) та його відновлення до первинного чи близького до первинного стану (напр., Lanovenko & Ostapishyna 2013). Два протилежні процеси. Очевидно, що вони стосуються не лише змін загального рівня розвитку (регресії) локальної біоти, але й її видового складу. Контекстно термін «демутація» є антонімом до «мутації», тобто якісної зміни одного або кількох базових елементів системи. Такою зміною очевидно може бути й поява інвайдера (Zagorodniuk 2003a). І така поява може бути як суттєвою, так і мало примітною, проте чимало мутацій є шкідливими, що прийнято як для генних мутацій, і для появи чужорідних видів, оскільки вони змінюють або й руйнують усталені адаптивні комплекси ознак та взаємодій. Окремі мутації можуть забезпечувати нові адаптації, на рівні угруповань — заповнювати вільні та зміщувати суміжні ніші, посилювати рівень контролю ресурсів. Власне, появи нових видів і є таким фактором.

Висновки

1. Запропоновані автором три моделі — транзитивних таксономічних систем (ТТС), ампліфікаційна модель виду (ASCo) та інвазивна модель видоутворення добре узгоджуються між собою і формують триєдину плеяду ключових мікроеволюційних процесів у популяційних системах, які знаходяться у просторовій динаміці. З ними є узгоджуються ті концепції виду, які пов'язані з тлумаченням виду як елемента біотичних угруповань та виду як стазису у філетичній еволюції.

2. Ключовою подією в еволюції видів за сценаріями географічних форм видоутворення є входження видів в нові для себе типи угруповань за межами природного ареалу правиду (або роду), і ініціацією нової фахи еволюції в напрямку формування нового виду стає зміна біотичного оточення, яке й формує ознаки і загалом морфотип чи екотип виду. При цьому мутаційні та інші подібні генетичні явища відходять на другий план і не є ключовими (принаймні, вони не є ініціацією видоутворення). Значимі еволюційні зміни відбуваються не внаслідок «брунькування», а внаслідок змін морфоекотипу при адаптації до нових умов існування у складі нових угруповань.

3. Всі три складові, включно з ампліфікаційною концепцією виду, засвідчують універсальність критеріїв виду та механізмів їх підтримання або зрушення, незалежно від систем репродукції та популяційної організації, зокрема й незначимість типу репродукції; саме тому можливою є їхня застосовність (придатність) до різних типів популяційних і репродуктивних систем і різних груп організмів, від вірусів і бактерій до організмів з вегетативним розмноженням, метагенезом, гібридизацією чи «класичними» в побудовах БКВ (біологічної концепції виду) бісексуальними популяціями.

4. У рамках запропонованої автором «еволюційної» тріади набуває особливого значення концепт «видовості», який підходить до будь-якої популяційної системи (включно з гібридною популяцією або клоном), і ампліфікація МЕГотипів (комплекс морфо-, еко-, генотипів) у «ініціативній» популяції з подальшою стабілізацією ознак у просторі й часі і відповідає поняттю «видовості». Єдиною по суті гносеологічною задачею має бути градування рівнів видовості відповідно до традицій, що сформувалися при описі відповідної групи організмів. Не можна не визнати, що фактично рівень «виду» був і є «договірним» у кожній групі фахівців.

5. Динаміка популяцій має розглядатися як іманентна властивість популяційних систем і по суті засада їхнього існування у змінному просторі, а так само спосіб забезпечення змінності популяції в ситуаціях змін екосистем та угруповань. Відповідно, й динаміка угруповань, включно з наявністю зникаючих видів і появою вселенців має розглядатися як нормальний їх стан, їхня особливість, включно з тим, який темп змін (сезонних, багаторічних тощо) є для таких угруповань та екосистем прийнятним. По сумі стабільні види є ознакою стабільних екосистем, в яких такі види забуферені системою біотичних стосунків та середовищних факторів, що обмежує їхню змінність, проте на фазах вселення (входження) змінність видів максимальна, що й відповідає явищам спеціалізації, тобто видоутворення.

Подяки

Автор вдячний З. Баркасі, І. Ємельянову, В. Константіновій, Е. Король, В. Придатку-Доліну та Л. Рековцю за сприяння у підготовці статті та пошуку важливих джерел, а також рецензентам за цінні коментарі й зауваження.

References

- Abbott, R. J., & Lowe, A. J. 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.
- Abramson, N. I. 2007. Phylogeography: results, issues and perspectives. *Vestnik VOGiS*, **11** (2): 307–331. [In Russian]
- Ackermann, R. R., A. Mackay, M. L. Arnold. 2016. The hybrid origin of “modern” humans. *Evolutionary Biology*, **43**: 1–11.
- Artemiev, Yu. T. 2002. *Stone is also an Ancestor of Man*. Kazan, 1–124. [In Russian]
- Avice, J. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. President and Fellows of Harvard College, 1–453. ISBN 978-0-674-66638-2.
- Begon, M., J. L. Harper, C. R. Townsent. 1986. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Sunderland, Mass Inc. 1–876. (English edition)]
- Berg, L. S. 1977. Nomogenesis, or pattern-based evolution. In: Berg, L. S. *Proceedings on the Theory of Evolution (1922–1930)*. Nauka, Leningrad, 95–311. [In Russian]
- Thompson, D'A. W. 1917. On Growth and Form. Cambridge University Press. (1945 Edition at archive.org: <https://archive.org/details/ongrowthform00thom>)
- Danilkin, A. A., G. G. Markov, K. Stubbe, et al. 1992. Variation and taxonomy. In: Sokolov, V. E. (ed.). *European and Siberian Roe Deer: Taxonomy, Ecology, Behavior, Rational Use and Protection*. Nauka, Moscow, 22–63.
- Denisov, V. P. 1961. Relationships of small and speckled ground squirrels at the junction of their ranges. *Zoologicheskii zhurnal*, **40** (7): 1079–1085. [In Russian]
- Dubois, A., R. Gunther. 1982. Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zool. Jahrb. (Syst.)*. **109**: 290–305.
- Egorov, Yu. E. 1975. Stabilizing effect of accidental elimination. *Journal of General Biology*, **36** (2): 220–226. [In Russian]
- Egorov, Yu. E. 1983. *Mechanisms of Divergence*. Nauka, Moscow, 1–172. [In Russian]
- Eldredge, N., S. J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism” In: T. J. M. Schopf (ed.). *Models in Paleobiology*. Freeman Cooper, San Francisco, 82–115.
- Emelyanov, I. G. 1999. *Diversity and Its Role in the Functional Stability and Evolution of Ecosystems*. Kyiv, 1–168. [In Russian]
- Ermakov, O. A., S. V. Titov, A. B. Savinetsky, V. I. Surin, S. S. Zborovsky, [et al.]. 2006. Molecular-genetic and paleoecological arguments for conspecificity of little (*Spermophilus pygmaeus*) and Caucasian mountain (*S. musicus*) ground squirrels. *Zoologicheskii zhurnal*, **85** (12): 1474–1483. [In Russian]
- Evstafiev, I., I. Zagorodniuk. 2021. Zoonoses as factor of evolution, population dynamics, and speciation. In: Zagorodniuk, I. (ed.). *Species in Biology*. Ukr. Theriol. Soc. NAS of Ukraine, Kyiv, 153–172. (Series: Novitates Theriologicae; Pars 12). [In Ukrainian]
- Gilyarov A. M. 2002. Species coexist in the same ecological niche. *Priroda*, No. 11: 71–74.
- Glazko, V. I. 1998. *Agroecological Aspect of the Biosphere: the Problem of Genetic Diversity*. Nora-print, Kyiv, 1–209. ISBN 966-7010-36-8 [In Russian]
- Golda, D. M. 2005. Speciation. In: *Encyclopaedia of Modern Ukraine* (online). <https://bit.ly/36xcR9n> [In Ukrainian]
- Gould, S. J., N. Eldredge. 1986. Punctuated equilibrium at the third stage. *Systematic Zoology*, **35**: 143–148.
- Grant, V. 1977. Organismic evolution. Foreword by George Gaylord Simpson, W. H. Freeman and company. University of Texas at Austin, San Francisco, 1–407.
- Gumilyov, L. N. 1990. Ethnos: its properties and features. In: Gumilyov, L. N. *Geography of the Ethnos in the Historical Period*. Science, Leningrad, 9–32. [In Russian]

- Hamar, M., M. Schutowa. 1966. Neue Daten über die geographische Veränderlichkeit der Gattung *Mesocricetus* Nehring, 1898 (Glires, Mammalia). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **31**: 237–251.
- Haffer, J. 1986. Superspecies and species limits in vertebrates. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **24**: 169–190.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, **93** (870): 145–159.
- Kamelin, R. V. 2016. Plant systematics as art. *Turczaninowia*, **19** (4): 18–24. [In Russian]
- Kimura, M. 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 1–367. ISBN 978-0-521-23109-1.
- Kis, O. 2015. Women's faces of war: key themes and approaches in the West feminist historiography. In: G. Grinchenko, K. Kobchenko, O. Kis (eds). *Central and East European Women and the Second World War*. ART Book, Kuiv, 15–39.
- Komarov, V. L. 1940. *The Concept of Species in Plants*. Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, 1–212. [In Russian]
- Kordyum, V. A. 1982. *Evolution and the Biosphere*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–264. [In Russian]
- Krystufek, B. 2002. Identity of four *Apodemus* (*Sylvaemus*) types from the eastern Mediterranean and the Middle East. *Mammalia*, **66** (1): 43–52.
- Lanovenko, O. G., O. O. Ostapishyna. (comp.). 2013. Demutation. *Dictionary-handbook of ecology: a textbook*. Vyshemirsky VS, Kherson, 61. [In Ukrainian]
- Lewontin, R. C. 1974. *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. Columbia University Press, New York, 1–346. ISBN 0231033923
- Lotsy, J. P. 1918. Quintessence de la théorie du croisement. *Archives néerlandaises des sciences exactes et naturelles. Série III-B, Tome 3* (1917): 351–353.
- Lyubarsky, G. Y. 2015. *The Birth of Science. Analytical Morphology, Classification System, Scientific Method*. Languages of Slavic Culture, Moscow, 1–192. [In Russian]
- MacArthur, R. 1955. Fluctuations of animal populations, and measure of community stability. *Ecology*, **36** (3): 533–536.
- Maleeva, A. G. 1976. On the variability of voles' teeth (Microtinae). *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences (Leningrad)*, **66**: 48–58. [In Russian]
- Markov, A. V. 1996. Superspecific taxon as a system: a model of the evolutionary interaction of phyla. In: I. Ya. Pavlinov (ed.). *Modern systematics. Methodological aspects*. Moscow University Publishing House, Moscow, 213–238. (Series: Collection of Proceedings of the Zoological Museum of Moscow State University; Vol. 34). [In Russian]
- Mayr, E. 1970. *Populations, Species, and Evolution: An Abridgment of Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, 1–453. ISBN 9780674690134
- Mina, M. V. 1986. *Fish Microevolution. Evolutionary Aspects of Phenetic Diversity*. Nauka, Moscow, 1–207. [In Russian]
- Mooney, H. A., E. E. Cleland. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of NAS*, **98** (10): 5446–5451.
- Page, M. C. Venditti, A. Meade. 2006. Large punctuational contribution of speciation to evolutionary divergence at the molecular level. *Science*, **314** (5796): 119–121.
- Panov, E. N. 1993. Species boundary and hybridization in birds. In: *Hybridization and the Species Problem in Vertebrates*. Moscow University Publishing House, Moscow, 53–95. (Series: Collected works of the Zoological Museum of Moscow State University; Vol. 30). [In Russian]
- Parker, I. M., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, et al. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions*, **1**: 3–19.
- Patterson, C., D. E. Rosen. 1977. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **158** (2): 85–172.
- Pavlinov, I. Ya. 1990. *Cladistic Analysis (Methodological Problems)*. Moscow University Publishing, Moscow, 1–159. [In Russian]
- Pavlinov, I. Ya. 1996. A word about modern systematics. *Modern systematics. Methodological aspects*. Moscow University Publishing House, Moscow, 7–54. (Series: Collection of Proceedings of the Zoological Museum of Moscow State University, Volume 34). [In Russian]
- Polls, P. M. 1990. The biological klepton concept (BKC). *Alytes*, **8**: 75–89.
- Popov, M. G. 1950. On the application of the botanical-geographical method in plant systematics. In: *Problems of Botany, Issue 1*. USSR Academy of Sciences, All-Union Botanical Society, Moscow, Leningrad, 70–108. [In Russian]
- Postawa, T., I. Zagorodniuk, Ju. Bachanek. 2012. Pattern of cranial size variation in two sibling species *Plecotus auritus* and *P. austriacus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in contact zone. *Journal of Zoology (London)*, **288** (4): 294–302.
- Protasov, A. A. 2002. *Biodiversity and its assessment. Conceptual diversicology*. Institute of Hydrobiology of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 1–105. [In Russian]
- Rasnitsyn, A. P. 1988. On the Red Queen, progressive breeding and group selection. In: *Evolutionary Research. Vavilov themes*. Biological and Soil Institute, Vladivostok, 47–53. [In Russian]

- Rekovets, L. I. 1990. Principal developmental stages of the water vole genus *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) from the Eastern European Pleistocene. *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)* (Rohanov Czechoslovakia May 1987). Prague, 369–384.
- Rekovets, L. I. 1994. Small mammals of the Anthropogene of the south of Eastern Europe. *Naukova Dumka*, Kyiv, 1–372. [In Russian]
- Rekovets, L. I. 2001. Gradualism, saltationism and incompleteness of the geological record. In: Emelyanov, I. G. (ed.). *The phenomenon of Coexistence of Two Paradigms: Creationism and Evolutionary Theory*. Viriy, Kyiv, 65–72.
- Rekovets, L., Kuzmenko, L. 2021. Species as a system within a system. *Novitates Theriologicae*, **12**: 97–104. [In Ukrainian]
- Samosh, V. M. 1978. Distribution of the melanistic form of the common hamster (*Cricetus cricetus* L.) (Mammalia, Muridae) in Ukraine. *Vestnik zoologii*, No. 6: 75–76. [In Russian]
- Schwartz, E. A., E. A. Belonovskaya, I. P. Vtorov, O. V. Morozova. 1993. Introduced species and the concept of biocenotic crises. *Advances in Modern Biology*, **113** (4): 387–399. [In Russian]
- Shishkin, M. A. 1988. Evolution as an epigenetic process. In: *Modern paleontology. Volume 2*. Moscow, 142–169. [In Russian]
- Sokur, I. T. 1961. *Historical Changes and Use of Mammal Fauna of Ukraine*. Published by the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–84. [In Ukrainian]
- Stegniy, V. N. 1993. *Genome Architectonics, Systemic Mutations and Evolution*. Publishing House of Novosibirsk University, Novosibirsk, 1–111. [In Russian]
- Timofeeva, E. K. 1985. *Roe deer*. Publishing House of Leningrad Univ., Leningrad, 1–224. (Series: The Life of Our Birds and Animals; Issue 8). [In Russian]
- Topachevsky, V. A., V. A. Nesin, I. V. Topachevsky. 1998. Biozonal microstratigraphic scheme (stratigraphic distribution of small mammals — Insectovora, Lagomorpha, Rodentia) of the Neogene of the northern part of Eastern Paratethys. *Vestnik zoologii*, **32** (1–2): 76–87. [In Russian]
- Van Valen, L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, **25** (2–3): 233–239.
- Vernot, B., J. M. Akey. 2014. Resurrecting surviving Neandertal lineages from modern human genomes. *Science*, **343** (6174): 1017–1021.
- Vishnevsky, D. O. 2002. An analysis of the communities of Ungulates of Ukraine from the standpoint of Hutchinson ratio. *Bulletin of the Luhansk State Pedagogical University. Biological sciences*, № 1 (45): 195–197. [In Ukrainian]
- Wayne, R. K. 1986. Cranial morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphological change. *Evolution*, **40** (2): 243–261.
- Zagorodniuk, I. V. 1991. Spatial karyotype differentiation in the gray voles (*Arvicolini*, Rodentia). *Zoologicheskii zhurnal*, **70** (1): 99–110. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V., O. O. Fedorchenko. 1995. Allopatric species among rodent group *Spermophilus suslicus* (Mammalia). *Vestnik zoologii*, **29** (5–6): 49–58. [In Russian]
- Zagorodniuk, I., M. Khazan. 1996. Cladogenesis in the *Sorex araneus* group and its biogeographic interpretation. In: *Evolution in the Sorex araneus group. Cytogenetic and molecular aspects*: ISACC Fourth Intern. Meeting (Uppsala, August 22–26, 1996). Uppsala, 40.
- Zagorodniuk, I. 1996. Rare shrew species in the territory of Ukraine: legends, facts, and diagnostics. *Vestnik zoologii*, **30** (6): 53–69. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V., K. Y. Kavun. 2000. Age variation as basis of formation of interspecies differences in rodents (*Muriformes*). *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 3: 174–180. [In Ukrainian]
- 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 Vyry Press, Kyiv, 153–181. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 2002a. Transitive taxonomic systems and their pattern in susliks (*Spermophilus*). *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 9: 185–191. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. 2002b. Allopecies of the roe deer (*Capreolus*): nature of differences between them and status of populations from Ukraine. *Visnyk of the Luhansk Pedagogical University. Biological Sciences*, No. 1 (45): 206–222. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 2003a. Invasions as way to speciation. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*. No. 10: 187–194. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 2003b. Autogenic regularities of speciation in sibling complexes of mammals. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 11: 179–187. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V., I. G. Emelyanov. 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]
- Zagorodniuk, I. V. 2004a. Biological species as amplify essence: attributes of buffering and modes of shifting. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **14**: 5–15. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2004b. 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]
- Zagorodniuk, I. 2005a. Biogeography of mammals' cryptic species in the Eastern Europe. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **17**: 5–27. [In Ukrainian]

- Zagorodniuk, I. V. 2005b. Regularities of the development of a geographical variation in sibling complexes of mammals (a case study of genus *Sylvaemus*). *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, № 9: 171–180. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2006. Adventive mammal fauna of Ukraine and a significance of invasions in historical changes of fauna and communities. *Proceedings of the Theriological School*, **8**: 18–47. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2007. Conflict through coincidence of niches in sibling species: estimation using Hutchinsonian ratio. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **20**: 5–13. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2008. Mammal diversity and species richness of guilds. *Scientific Bulletin of Uzhgorod University. Series Biology*, **24**: 11–23. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2011. Interspecies hybridization and factors of its formation in the East-European mammalian fauna. *Studia Biologica*, **5** (2): 173–210. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2012a. Study of osteological samples of mammals: key craniometric characters. *Proceedings of the Theriological School*, **11**: 16–32. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2012b. Rotation of biodiversity through a prism of changes in knowledge, fauna and paradigms. In: Zagorodniuk, I. (ed.). *Dynamics of Biodiversity 2012*. Luhansk National University, Luhansk, 37–43. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2019a. Species concepts in biology: analysis of essences. *Geo&Bio*, **18**: 77–117. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2019b. Close non-murid rodent species in the Ukrainian fauna: differences, biogeography, ecomorphology. *Theriologia Ukrainica*, **17**: 8–27. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2019c. Range dynamics in sibling species: facts and reconstructions for the mammal fauna of Eastern Europe. *Theriologia Ukrainica*, **18**: 20–39.
- Zagorodniuk, I. 2020. Theoretical and material species and the concept of speciesness (about the reality of species, types of species and their diversity). *Geo&Bio*, **19**: 32–53. [In Ukrainian]