

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

Наталія І. Дикань

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

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

Вступ

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

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

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

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

Результати дослідження

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

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

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

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

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

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

Основними напрямками першого етапу аналізу викопної черепашки стали:

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

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

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

Уніфікований термінологічний словник

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

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

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

4. **Колір.**

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

20. **Елементи макроскульптури I порядку**:

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

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

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

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

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

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

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

23. Типи мезоскульптури:

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

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

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

крапчаста, мозаїчна, штрихувата;

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

25. Пляма (бугорок) ока: є, відсутня.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Замковий апарат:

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

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

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

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

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

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

Обговорення

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

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

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

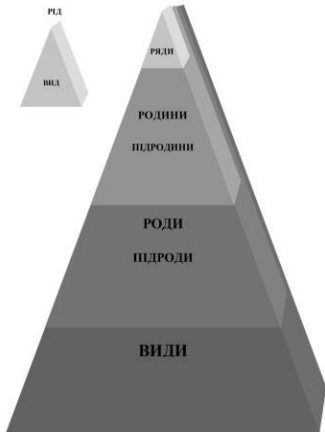


Рис. 1. Ієрархія таксономічних ознак (принцип піраміди).

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

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

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

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

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

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

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

Висновки

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

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

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

Література

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

Резюме

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