

Огляд історії таксономії та критеріїв виду в родині котових (Felidae)

Сергій Харчук

Українське теріологічне товариство НАН України (Київ)
e-mail: sergubf@gmail.com; orcid: <https://orcid.org/0000-0003-4342-0542>

KHARCHUK, S. A review of the history of taxonomy and species criteria in the family Felidae. — The taxonomic changes in the species composition of Felidae from the beginning of classification by Carl Linnaeus to the present are considered. As is true for the whole class of mammals, the species composition of this family has undergone significant expansion. This happened due to the study of the most remote corners of our planet, and through a rethinking of the species concept. The process of rethinking is still ongoing and a further change in views on the species composition of cats is quite expected. Researchers pay special attention to the genera *Leopardus* and *Felis*, within which the validity of species statuses has been confirmed or revoked recently or in the past. An overview of the main criteria for distinguishing species and features of the application of these criteria are given. The problem of species discrimination is as important as the problem of species existence. Anthropogenic pressure leads to a decrease and deterioration of the quality of habitats. Almost all felids lead a solitary lifestyle and have low population density, sometimes occupying fragmented areas. In particular, this facilitates hybridization between some species, which also contributes to the "blurring" of both the species characteristics and the boundaries between separate species.

Вступ

Вид є не тільки основною одиницею в біологічній систематиці, ключовим поняттям у теорії еволюції, але також ключовою одиницею біологічного різноманіття. Останньому приділяється все більше уваги, бо воно опинилося під серйозною небезпекою через безпрецедентний антропогенний тиск. Поняття *вид* є дуже важливим, проте чіткого його визначення, яке б усіх влаштовувало, немає. Навколо цієї теми дотепер тривають диспути, які значною мірою пов'язані з відсутністю універсальних критеріїв.

Поняття *вид* увів Арістотель (IV ст. до н. е.), який вважав його чимось сталим і незмінним. Так само вважав і Карл Лінней у його найпершій публікації 1735 року, хоча вже через кілька років він виявив гібридизацію як шлях до видоутворення в рослин. Наступний вагомий внесок у розвиток науки про вид зробив Чарльз Дарвін, який стояв на концепції безперервної еволюції видів — види для нього були родоводами, які в результаті природного добору набули своїх рис (Naveman 2013).

Наступною знаковою (понад те, найбільш відомою) концепцією виду є визначення Ернста Майра: види — це групи фактично або потенційно схре-

щуваних природних популяцій, які репродуктивно відокремлені від інших таких груп (Maug 1942). Це визначення часто друкують у підручниках з біології. Очевидно, що воно непридатне для викопних, а також організмів з нестатевим розмноженням. Однак у цій статті йдеться виключно про сучасних великорозмірних тварин зі статевим способом розмноження.

У наступні десятиліття різні вчені запропонували низку концепцій виду з екологічної, генетичної, еволюційної, морфологічної, ізоляційної та інших точок зору (Haveman 2013). Усі видові концепції не є абсолютними й мають достатньо обмежень. Ситуація ускладнюється наявністю внутрішньовидової мінливості, вивчення якої призвело до введення і широкого застосування поняття підвиду. Загалом треба прийняти, що фіксовані дефініції виду й підвиду неминуче не включатимуть усіх випадків, і встановлення таксономічного рангу найкраще аргументувати експертною оцінкою, а також консенсусом (Olsen & Galatius 2018).

Виявлення нових для науки видів сучасних ссавців триває. Їхня кількість збільшується і в результаті пошуків у недостатньо досліджених місцях земної кулі, але, особливо, завдяки молекулярному аналізу, який може вказати на нові таксономічні зв'язки (Gillespie 2013).

Застосування молекулярних методів дослідження може призвести до таксономічного опису приблизно 2000 нових видів ссавців при переході від поняття «морфологічного» до «генетичного виду» (Baker & Bradley 2006). Досліджуючи відмінності в послідовностях ДНК або структурі протеїнів, можна встановити час розходження двох таксонів і потім вирішити, якому таксономічному рангу цей час відповідає. Наприклад, можна скористатися принципом Лі, за яким таксономи можуть набути видових статусів, якщо вони мали останнього спільного предка понад 800 000 років тому (Li *et al.* 2016; Kitchener *et al.* 2017). Генетичний метод має свої обмеження й неточності.

Прикладами є випадки: порівняння вузького ендеміка з космополітом, зміна із часом функції використовуваного білка чи гена, різка зміна інтенсивності природного добору (Vaughan *et al.* 2011). Крім того, визначений час розходження для більшості ссавців чоловічої статі буде меншим ніж для жіночої статі; отже, переданий мітохондріальний геном не має показувати кордони видів настільки точно, як Y хромосома й автосомні маркери. До того ж вірогідні міжвидові гібриди підпадають під Правило Халдена: гібриди жіночої статі, як правило, плідні, тоді як чоловічої — стерильні; тому можлива ситуація, коли мітохондрія одного виду або лінії зберігається на геномному тлі іншого виду (Li *et al.* 2016). Отже, щоб отримати більш правдиву картину потрібно проводити комплексний генетичний аналіз.

Важливо також зазначити, що є загальна, обернена залежність між кількістю видів і розміром тіла. Іншими словами, більше видове різноманіття переважно мають роди малих за масою тварин. Цьому є дві причини. Оскільки дрібнотілим видам властива більша швидкість молекулярної еволюції (зміна складу ДНК, РНК та білків) через менший час генерації, більшу плодючість, більшу чисельність популяції, тоншу просторову диференціацію (наприклад,

за біомами, а не екосистемами) та інші чинники, а це збільшує швидкість видоутворення (Jones & Safi 2011). З іншого боку, загальною тенденцією є те, що серед дрібних форм ссавців значно частіше визнаються аловиди, загалом більш «типові» для великорозмірних тварин (Загороднюк 2008). Ці тези справджуються і в межах родини котових, де у родах *Felis* і *Leopardus* відбувається виокремлення нових, споріднених видів. На противагу, розділити вид *Panthera pardus* (рис. 1) на два окремі види не пропонується, хоча генетичний аналіз (і сучасних і палеозразків) виявив глибокий поділ між африканською і євразійською мітохондріальними лініями (~ 710 тисячоліть) (Paijmans *et al.* 2018). Для порівняння: розходження між *Leopardus tigrinus* та *L. guttulus* становить 500–800 тис. р. (Trigo *et al.* 2013).

У наступних розділах докладніше розглянуто особливості розвитку видової таксономії родини котових (Felidae) з ряду хижих (Carnivora). Маючи порівняно невелике видове різноманіття, котові поширилися в різних кліматичних умовах — від екваторіальних до субарктичних. Вони населяють різноманітні середовища проживання — від пустель до гірських вершин, тайги, дощових лісів тощо. Залежно від розмірів і середовища проживання, різняться і здобич різних видів котових — від комах до риб, птахів і, навіть, жираф. Поведінка і спосіб полювання, як і забарвлення й текстура волоссяного покриву, також різняться. Спільними є найбільша серед хижих м'ясоїдність і наявність спеціалізованих морфологічних ознак: короткий писок, великі ікла, гострі загнуті кігті (Etnyre *et al.* 2011).

Мета роботи — на прикладі родини котових різнобічно розглянути проблему виокремлення й існування видів.

Історія змін поглядів на обсяг групи

У XVIII столітті шведський вчений Карл Лінней класифікував організми за спільними фізичними характеристиками. Він також закріпив ідею таксономічної ієрархії класифікації, у якій показані природні взаємозв'язки (Henkel 2015). Зрештою, було закріплено за видами двочленні назви (біномени). Потрібно, однак, зазначити, що робота К. Ліннея ґрунтувалася на численних більш ранніх публікаціях, зокрема праці 1563 року (Geßner *et al.* 1563), у якій подекуди теж присутні біномени: *Mustela Zobela* (соболь), *Catus sylvestris* (кіт лісовий), *Felis Zibethi* (цивета), *Pardalis minor* (ірбіс).

У засадничій для систематики праці К. Ліннея «Система природи» (Linnaeus 1758) наведено 7 видів роду кіт (*Felis*), а за суттю родини котових (Felidae) у сучасному розумінні: лев (*Leo*), тигр (*Tigris*), пардус (*Pardus*), ягуар (*Onca*), оцелот (*Pardalis*), кіт свійський (*Catus*), рись звичайна (*Lynx*). Нині все це визнані види: *Panthera* (*leo*, *tigris*, *pardus*, *onca*), *Leopardus pardalis*, *Lynx lynx* та підвид *Felis silvestris catus*.

Звісно, це лише невелика частина визнаного наразі видового складу родини котових. К. Лінней описав для науки європейських котових, чотирьох представників сучасного роду пантера (*Panthera*) й американського kota з роду *Leopardus* — оцелота.



Рис. 1. Зліва направо: *Panthera pardus pardus* (африканський підвид), *Panthera pardus melas* (яванський підвид, представник азійської групи підвидів), *Felis silvestris silvestris*, *Felis bieti*; матеріали з Вікімедії (усі під ліцензіями Creative Commons).

| | | | |
|---------|--|-----------|---------------------------|
| Leo. | Digiti 5. 4. Mammae 2. ventrales. Lingua aculeata. | Scandens. | Leo. |
| Tigris. | Digiti 5. 4. Mammae 4. umbilicales. Lingua aculeata. | Scandens. | Tigris. Panthera. |
| Felis. | Digiti 5. 4. Mammae 8. sc. 4. pect. 4. abdom. Lingua aculeata. | Scandens. | Felis. Catus. Lynx. |

Рис. 2. Фрагмент публікації К. Ліннея 1735 року з шістьма видами родини котових.

У класифікації К. Ліннея були класи, ряди, роди й види. Згодом, із розвитком класифікації, роди, переважно, стали родинами, а види — родами (Загороднюк 2001). Стосовно родини котових це справдилося лише частково, адже всі ліннейські види пантер zostалися видами. Разом із тим, під видовою назвою рись (*Lynx*) К. Лінней розумів і звичайну, й іберійську, які вважалися одним видом; а видова назва кіт (*Catus*) із публікації 1758 року, певно, об'єднувала і свійського, і дикого котів із Європи, адже в публікації 1735 р. (Linnaei 1735) вони наведені окремо (рис. 2).

Наприкінці XX ст. найчастіше родину котових поділяли на 4 роди: *Felis*, *Panthera*, *Acinonyx*, *Neofelis*, іноді на 5 (до попередніх додавали *Uncia*) (Bellani 2019). Тепер же загально визнано 14 родів, деякі з них авторства Миколи Северцова (Severtzov 1858), який зробив наступний важливий крок у систематиці котових. Науковець запропонував основний варіант поділу родини на 5 родів, а також кілька альтернативних варіантів аж до 23 родів, 4 з них дотепер є валідними — *Catopuma*, *Leptailurus*, *Prionailurus*, *Pardofelis*.

У таблиці 1 подано порівняння видових складів родини котових за Северцовим (1858) та О'Браеном і Джонсоном (2007). Ці склади за обсягом схожі: у першій публікації — 36 видів, у другій — 37. П'ять із наведених Северцовим видів відсутні в роботі О'Браєна і Джонсона (див. табл. 1), а два види об'єднано в один.

Таблиця 1. Порівняння видових складів родини котових (Felidae) за Северцовим (1858) і О'Браєном і Джонсоном (2007)

| Види за Северцовим, які втратили цей статус | Види, відсутні в роботі 1858 р. у порівнянні з роботою 2007 р. |
|---|--|
| <i>Felis caligata</i> → <i>Felis silvestris lybica</i> | <i>Leopardus jacobita</i> (Cornalia, 1865) |
| <i>Felis megalotis</i> → зразок здичавілого свійського kota помилково подано як новий вид | <i>Catopuma badia</i> (Gray, 1874) |
| <i>Felis torquata</i> → <i>Felis silvestris ornata</i> | <i>Felis margarita</i> Loche, 1858 |
| <i>Felis strigilata</i> → зразок невизначеного виду з роду <i>Leopardus</i> | <i>Felis nigripes</i> Burchell, 1824 |
| <i>Felis celidogaster</i> & <i>Felis neglecta</i> = <i>Caracal aurata</i> | <i>Felis silvestris</i> Schreber, 1777 |
| <i>Felis eyra</i> → морфа виду <i>Puma yagouaroundi</i> | <i>Lynx pardinus</i> (Temminck, 1827) |
| | <i>Neofelis diardi</i> (G. Cuvier, 1823) |

Своєрідним підсумком класифікації котових на основі морфології, суто в частині видового представлення можна вважати видання «Види ссавців світу», у якому наведено 40 видів родини котових (Wilson & Reeder 2005).

Загалом на основі морфології сформовано і надвидову систематику котових, хоча деякі зміни, наприклад, перенесення роду гепард (*Acinonyx*) із підродини *Acinonychinae* до підродини *Felinae* й перенесення виду ягуарунді (*yagouaroundi*) з роду *Herpailurus* у *Puma* (що далі не визнали), відбулися за результатами генетичних досліджень (Wilson & Reeder 2005).

Понад те, валідність кількох видів, наявних у цій праці була згодом скасована з огляду на докази генетики: *Leopardus braccatus*, *Leopardus pajeros*, *Prionailurus iriomotensis*, *Felis catus* (див. нижче). Крім того, у результаті генетичних досліджень була спростована валідність численних підвидів (Kitchener *et al.* 2017).

Із часів Северцова до 2005/2007 років видовий склад родини поповнився рідкісним андським видом *Leopardus jacobita* (Cornalia 1865), рідкісним ендеміком острова Борнео *Catopuma badia* (Gray 1874), спеціалізованим пустельним видом *Felis margarita* (Loche 1858). Їх було описано як нові таксони на підставі вивчення морфології. Іберійська рись (*Lynx pardinus*) описана раніше на основі порівняння морфології: вона має менші розміри тіла, коротшу шерсть із виразнішими мітками, виразні китиці на вухах, великі бакенбарди (Temminck 1827). Протягом тривалого часу цю рись вважали підвидом (*Lynx lynx pardinus*) звичайної, однак морфологічні й палеонтологічні докази переконливо свідчили на користь окремішності іберійської рисі (Werdelin 1981). Зрештою, вид *Felis nigripes* став відомим для науки на основі опису шкур малих плямистих котів, здобутих на півдні Африки (Burchell 1824).

Наступною важливою публікацією в галузі систематики була «Еволюція котів» (O'Brien & Johnson 2007), яка результувала філогенетичні дослідження на той момент. По-перше, на основі виявлених зв'язків були запропоновані нові конфігурації на рівні родів, зокрема ірбіса (*uncia*) перенесено в рід

Panthera. Також були запропоновані об'єднання видів в один рід у межах родоводу катопуми й родоводу каракала (див. табл. 2). Однак ці пропозиції не були підтримані іншими авторами через значні морфологічні й досить значні філогенетичні відмінності базальних видів родоводів щодо небазальних; те саме стосується видів ягуарунді та пума. По-друге, в межах родини виділено 8 еволюційних родоводів. По-третє, генетична відмінність *Leopardus braccatus*, *L. pajeros*, *Prionailurus iriomotensis* виявилася недостатньою, щоб їх вважати окремими видами; ще один таксон, *Felis bieti*, тут не вважається окремим видом, але надалі — так. По-четверте, вид *Neofelis diardi* став першим піднятим із підвидового статусу за результатами генетичного аналізу, а саме мітохондріальної і ядерної ДНК (Buckley-Beason *et al.* 2006). Однак і він був описаний 1823 року Жоржем Кюв'є під назвою *Felis diardi* на основі морфології хутра тварини, яке надіслав, власне, П'єр-Медар Діар (фр. Pierre-Medard Diard) (Cuvier 1823). Згодом *Felis diardi* був переозначений як підвид *Neofelis nebulosa diardi* через морфологічну подібність двох видів *Neofelis*. Однак ці сестринські види все ж мають морфологічні відмінності — насамперед, у розмірі маркування, тобто розмірі так званих «розеток» (малюнок на волосяному покриві) (Kitchener *et al.* 2006).

Різного роду дослідження вказують на можливість існування більшої кількості видів котових, ніж зазначено в «Еволюції котів», особливо це стосується родів *Felis* і *Leopardus*.

1. Комплекс *Leopardus tigrinus*

1872 року німецький зоолог і палеонтолог Райнгольд Фрідріх Хенсель виконав опис kota з південної Бразилії під назвою *Felis guttula*. Науковець описав будову й розміри черепа, забарвлення й текстуру волосяного покриву й зазначив, що вид менший від *Leopardus wiedii* (Hensel 1872). Напевно, через це вид має наукову назву *guttulus*: від лат. *gutta* — «пляма» й *-ula* — «малий», а одна з вернакулярних назв англійською мовою — Southern Little Spotted Cat (de Oliveira *et al.* 2016).

Довгий час таксон розглядався як підвид — *L. tigrinus guttulus*, поки молекулярне дослідження не показало, що між південною й північною популяціями *L. tigrinus* немає постійного генного потоку. Це вказує на наявність двох видів, серед них і південний — *Leopardus guttulus* (Trigo *et al.* 2013). Точна морфологія та північна межа ареалу *L. guttulus* мають бути встановлені в результаті подальших досліджень (Kitchener *et al.* 2017). Зовні розрізнити види *L. guttulus* і *L. tigrinus* дуже складно, хоча невеликі відмінності є (Trigo *et al.* 2013), а саме *L. guttulus* має трохи більші й округліші розетки і виразніші смуги на хвості (Castelló 2020).

Ситуацію з виокремленням видів/підвидів серед близькоспоріднених видів роду *Leopardus* ускладнює гібридизація (сучасна чи давня) — між *L. colocolo* та *L. tigrinus*, між *L. colocolo* та *L. guttulus*, між *L. geoffroyi* та *L. tigrinus*, до того ж уздовж лінії контакту спостерігається значний рівень гібридизації між *L. geoffroyi* та *L. guttulus* (Trigo *et al.* 2013; Li *et al.* 2016).

Морфологічний аналіз черепів і хутра, і дуже обмежені генетичні дослідження дають підстави визнати ізолювану популяцію леопардів із Коста-Рики окремим видом — *Leopardus oncilla*. Наразі він вважається підвидом *Leopardus tigrinus oncilla*. Для подальшого встановлення таксономічного статусу популяції потрібні додаткові аналізи (Kitchener *et al.* 2017). Зокрема, масштабні морфологічні дослідження музейних зразків не підтвердили видовий статус цього таксона (Nascimento & Feijó 2017).

На основі вивчення зовнішньої та краніодентальної морфології значної кількості зразків запропоновано виокремити з *Leopardus tigrinus* новий вид — *Leopardus emiliae*, який займає схід Бразилії (Nascimento & Feijó 2017). Необхідно провести генетичний аналіз, щоб точніше встановити таксономічний статус цих популяцій роду *Leopardus*. Також потрібні подальші дослідження, щоб встановити, чи є північно-західні популяції *L. tigrinus* окремим видом — *L. pardinoides* (Kitchener *et al.* 2017).

2. Комплекс *Leopardus colocolo*

На основі вивчення 86 музейних зразків виду відомого як *Leopardus colocolo* було виділено нові види — *L. braccatus* і *L. pajeros*, які морфологічно й географічно відокремлені (García-Perea 1994). Генетичний аналіз, проте, вказує, що відмінності між популяціями є внутрішньовидовими (Johnson *et al.* 1999). На основі досліджень хутра й черепів із усього ареалу *Leopardus colocolo* було виділено три нові види: *L. budini*, *L. garleppi*, *L. munoai* (Nascimento 2010). Група спеціалістів, які вивчають родину котових, залишила всі ці таксони в ранзі підвидів (Kitchener *et al.* 2017).

У результаті проведення найширшого морфологічного дослідження політипного виду *L. colocolo*, поєднаного з молекулярними даними та моделями екологічних ніш, запропоновано розрізнення 5 видів із роду *Leopardus*: *L. braccatus*, *L. colocola*, *L. garleppi* (із синонімами *thomasi*, *budini*, *steinbachi*, *crepoides*, *wolffsohni*), *L. munoai* та *L. pajeros* (із синонімом *crucina*) (Nascimento *et al.* 2020). Є сумніви, що ця пропозиція отримає широку підтримку, проте наразі можна лише констатувати, що питання поділу на види, як цього комплексу, так і родини загалом, лишається відкритим.

3. Комплекс *Felis silvestris*

Альфонс Мілн-Едвардс описав китайського гірського kota за зразком із Сичуані; науковець указав його розміри, морфологію зубів, забарвлення хутра, вказав на короткі лапи й густі руді китиці на вухах (Milne-Edwards 1892). Морфологічні порівняння, проведені 2009 р., засвідчили те, що кіт китайський є окремим видом — *F. bieti* (Kitchener & Rees 2009). Однак, результати генетичних досліджень, опубліковані 2007 року, відносять таксон до підвиду *F. silvestris* ssp. *bieti* (Driscoll *et al.* 2007). *F. s. bieti* симпатричний із підвидом *F. s. ornata*, але має відмінності в морфології й середовищі проживання. Для встановлення остаточного статусу таксона потрібне більш масштабне генетичне дослідження (Riordan *et al.* 2015).

Таблиця 2. Порівняння видових складів родини котових за О'Браєном і Джонсоном (2007) і Кастальйо (2020)

| Еволюційні родоводи | Види за О'Брасном і Джонсоном 2007 | Види, відсутні в роботі 2007 року в порівнянні з роботою 2020 року |
|-----------------------------|---|---|
| Родовід пантери | <i>Neofelis</i> • <i>diardi</i> — борнейська пантера • <i>nebulosa</i> — димчаста пантера <i>Panthera</i> • <i>leo</i> — лев • <i>onca</i> — ягуар • <i>pardus</i> — пантера плямиста • <i>tigris</i> — тигр • <i>uncia</i> — ірбіс | — |
| Родовід катопуми | <i>Pardofelis marmorata</i> — мармурова кішка <i>Catopuma</i> • <i>badia</i> — катопума калімантанська • <i>temminckii</i> — катопума Темінка | — |
| Родовід каракала | <i>Leptailurus serval</i> — сервал <i>Caracal</i> • <i>aurata</i> — каракал золотий • <i>caracal</i> — каракал звичайний | — |
| Родовід оцелота | <i>Leopardus</i> • <i>colocolo</i> — колоколо • <i>geoffroyi</i> — леопард Жоффруа • <i>guigna</i> — кодкод • <i>jacobita</i> — леопард андський • <i>pardalis</i> — оцелот • <i>tigrinus</i> — онцила • <i>wiedii</i> — леопард Віда | <i>Leopardus guttulus</i> — леопард малий |
| Родовід рисі | <i>Lynx</i> • <i>canadensis</i> — рись канадська • <i>lynx</i> — рись звичайна • <i>pardinus</i> — рись іберійська • <i>rufus</i> — рись руда | — |
| Родовід пуми | <i>Acinonyx jubatus</i> — гепард <i>Puma concolor</i> — пума <i>Herpailurus yagouaroundi</i> — ягуарунді | — |
| Родовід бенгальсько-го kota | <i>Otocolobus manul</i> — манул <i>Prionailurus</i> • <i>bengalensis</i> — бенгальський кіт • <i>planiceps</i> — плоскоголовий кіт • <i>rubiginosus</i> — плямисто-рудий кіт • <i>viverrinus</i> — кіт-рибалка | <i>Prionailurus javanensis</i> — яванський кіт |
| Родовід kota лісового | <i>Felis</i> • <i>catus</i> — кіт свійський ¹ • <i>chaus</i> — кіт очеретяний • <i>margarita</i> — кіт барханний • <i>nigrripes</i> — кіт чорноногий • <i>silvestris</i> — кіт лісовий | <i>Felis bieti</i> — кіт китайський <i>Felis lybica</i> — кіт степовий |

¹ Кіт свійський відсутній на філогенетичному дереві згідно з Кастальйо (2020)

Припускається також, що *F. bieti* може мати давнє гібридне походження, можливо, із часів останнього зледеніння; з огляду на чітке географічне й морфологічне відокремлення китайського kota, група спеціалістів розглядає його окремим видом (Kitchener *et al.* 2017).

Запропоновано також виокремити з виду *Felis silvestris* (кіт лісовий) kota степового (*F. lybica*), поширеного в Африці й Азії. Степовий кіт менший, тонший, із пропорційно більшими кінцівками, тоншим хвостом, який ніколи не буває пухнастим. Саме степовий кіт є предком свійського (Bellani 2019). *Felis (lybica)* описаний Георгом Форстером у 1780 р. за зразком з Північної Африки. Науковець вказав на короткий хвіст цього kota, червонувате забарвлення, короткий пучок волосся на вухах (Forster 1780). У межах *F. lybica* виділено три підвиди: *F. lybica lybica* — північна частина Африки, Близький Схід, Корсика, Сардинія і Крит, *F. lybica cafra* — південна частина Африки, *F. lybica ornata* — Азія на схід від *F. l. lybica* (Kitchener *et al.* 2017). Дослідження мітохондріальної ДНК вказують на розмежування *F. bieti*, *F. silvestris* і *F. lybica* у проміжку від 230 до 100 тисяч років тому (Driscoll *et al.* 2007).

Зрештою кіт свійський (*F. s. catus*) теж є претендентом на видовий статус із часів К. Ліннея. Філогенетичні дослідження вказують на дуже тісні генетичні стосунки між свійським і дикими котами (Driscoll *et al.* 2007). Однак розгляд свійського kota окремим видом має важливу практичну причину — задля ефективності законодавства й ініціатив, спрямованих на збереження диких котів (Yamaguchi 2015).

4. Комплекс *Prionailurus bengalensis*

У XIX–XX століттях було описано кілька зоологічних зразків котів роду *Prionailurus* із Зондських островів. З-поміж них Демаре Ансельм Гаєтан описав 1816 року зразок із Яви під назвою *Felis javanensis*. Вчений подав розміри, описав забарвлення і текстуру волоссяного покриву та зазначив, що кіт схожий на бенгальського (Desmarest 1816). Пізніше цей та інші коти з Малайського архіпелагу були віднесені до виду *Prionailurus bengalensis*. Зрештою, популяції *Prionailurus bengalensis* з островів Ява, Балі, Суматра, Борнео, а також Філіппінських островів на основі філогеографічного дослідження виділили в окремий вид — *Prionailurus javanensis*. Цей кіт на 20 % менший від бенгальського, худіший і з округлішим черепом. Генетичні відмінності між *P. bengalensis* і *P. javanensis* на думку вчених формувалися протягом двох мільйонів років (Luo *et al.* 2014; Bellani 2019), а географічне відокремлення аналогічне тому, яке мають види *Neofelis nebulosa* і *Neofelis diardi*. У межах *Prionailurus javanensis* виділено два підвиди *P. javanensis javanensis* — Ява й Балі та *P. javanensis sumatranus* — Суматра, Борнео й Філіппінські острови (Kitchener *et al.* 2017).

Бенгальського kota з японського острова Іріомоте первинно описано як новий вид на основі морфології, потім його розглядали як підвид, однак пізніші генетичні дослідження вказали на дуже близький зв'язок із континента-

льним бенгальським котом, настільки, що було вирішено його віднести до підвиду *Prionailurus bengalensis euptilurus* (Kitchener *et al.* 2017).

Отже, подальше унормування видового складу родини котових може призвести до розрізнення понад 40 видів у родині котових. Як писали в передмові дослідники котів: «Досі немає чіткого консенсусу щодо того, як співвідносити географічну варіацію морфології та генетики глобально поширеного дикого kota *Felis silvestris* з його таксономією та систематикою» (Kitchener & Rees 2009). Це твердження можна легко поширити й на родину котових і ще далі — на галузь систематики в цілому.

Коротко варто навести й основні моменти, які стосуються надвидої класифікації в межах родини котових (Felidae). Загальноприйнятим є її поділ на дві підродини: пантерових (Pantherinae) і котових (Felinae) (Wilson & Reeder 2005). Деякі науковці, проте, вважають доцільним розділяти сучасних Felidae на рівні триб — пантери (Pantherini) й коти (Felini), вважаючи відмінності між ними занадто незначними й еволюційну радіацію занадто малою, на противагу до морфологічної й еволюційної різниці між сучасними Felidae і членами підродини махайродових (Machairodontinae) (Kingdon *et al.* 2013). У минулому пропонувалося також виділення підродини гепардових (Acinonychinae) (Россок 1917). Будова гепарда помітно відрізняється від інших котових на догоду до його способу полювання — дуже швидким спринтам. Однак, молекулярно-генетичні дослідження виявили спорідненість гепарда (*Acinonyx jubatus*) з пумою (*Puma concolor*) і ягуарунді (*Herpailurus yagouaroundi*) (O'Brien & Johnson 2007). На основі спорідненості була пропозиція введення триби Acinonychini, а також інших триб, однак ці ідеї не є поширеними. Натомість заведено говорити про філогенетичні родоводи (їх виділено 8). Наприклад, родовід пуми (*Puma lineage*) — це монофілетична група, яка включає три сучасні види: пуму, ягуарунді, гепарда (O'Brien & Johnson 2007). Щодо родової класифікації, то пропонувалося багато різних конфігурацій об'єднання видів. Наразі здебільшого виділяють 14 родів у родині котових (Kitchener *et al.* 2017).

Наступною важливою публікацією є «Коти й гієни світу» (Castelló 2020), де наводиться модифіковане філогенетичне дерево, отримане Чжоу зі співавторами (Zhou *et al.* 2017). Зміни у видовому складі в порівнянні з публікацією О'Браєна і Джонсона (2007) наведено в табл. 2, у якій також подані українські назви видів. На філогенетичному дереві в публікації Кастальйо (2020) розташовано 40 видів родини котових. У порівнянні з публікацією 2007 року додано 4 види (права колонка в табл. 2), а валідність одного (кота свійського) — відкинута.

Дослідницькі критерії видів

Із 37 видів, наведених у публікації О'Браєна і Джонсона (2007), 36 — було описано у XVIII й XIX ст. на основі вивчення й порівняння морфології. Ще один вид так само був описаний на основі морфології на початку XIX ст., потім тривалий час вважався підвидом і нарешті йому знову повернено видо-

вий статус на основі досліджень мітохондріальної і ядерної ДНК на початку XXI ст. У публікації Кастальйо (2020) наведено 40 видів. У порівнянні з вище наведеною працею додано такі види: *Leopardus guttulus*, *Prionailurus javanensis*, *Felis bieti*, *F. lybica* — усі первинно описані морфологічно у XVIII та XIX ст. під родовою назвою *Felis*. У всіх первинних описах подано розміри зразків, забарвлення, характер (густий чи довгий) і маркування (плями, розетки, кільця тощо) волосяного покриву, морфологічні особливості (наприклад, китиці на вухах, короткі кінцівки тощо).

Критерії виокремлення й підтвердження видового статусу таксонів у сучасний період (XXI ст.) такі:

- 1) аналіз мітохондріальної і ядерної ДНК — *Neofelis diardi* (Buckley-Beason *et al.* 2006).
- 2) аналіз мітохондріальної ДНК на додачу до морфологічних відмінностей — *Felis lybica* (Driscoll *et al.* 2007; Росоць 1951).
- 3) аналіз мітохондріальної ДНК на додачу до морфологічних відмінностей і географічної ізольованості — *Felis bieti* (Driscoll *et al.* 2007; Kitchener *et al.* 2017).
- 4) аналіз молекулярних маркерів: мітохондріальна ДНК, автосомні мікросателіти, X- та Y-хромосоми — *Leopardus guttulus* (Trigo *et al.* 2013).
- 5) аналіз мітохондріальної ДНК, Y та X хромосом на додачу до морфологічних відмінностей і географічної ізольованості — *Prionailurus javanensis* (Luo *et al.* 2014).

Проблема існування виду з точки зору самого виду

Проблема розрізнення видів/підвидів у деяких родах котових ще потребує розв'язання. Вона значною мірою гносеологічна, важлива для коректних оцінок рівнів таксономічного різноманіття в цій родині. Проте окремим складним питанням є тема підтримання видового статусу і незалежної еволюції самими тваринами, надто в умовах значних точкових і глобальних змін середовища їхнього існування. На офіційному вебсайті МСОП наведено² 38 видів родини котових (у порівнянні з роботою О'Браєна і Джонсона (2007), наявні також *Felis bieti* й *Leopardus guttulus*, а відсутній *Felis catus*). З них чисельність 29 видів зменшується, у 2 — невідома, 6 — стабільна, 1 — збільшується. При цьому збільшується чисельність іберійської рисі, якої 2012 р. в природі нараховували лише 156 дорослих особин й задля порятунку якої запроваджена спеціальна програма (Rodríguez & Calzada 2015).

Котові (Felidae), за деякими винятками — солітарні ссавці зі складною поведінкою та соціальними стосунками. Тому в них, напевно, переважають ті процеси, які відповідають семіотичній концепції виду (Kull 2016) — системі розпізнавання свій-чужий (включно з проблемами імпринтингу) і підтримання цілісності виду саме за допомогою таких систем.

² <https://www.iucnredlist.org/search?taxonomies=101738&searchType=species>

Семіотична концепція виду передбачає, що межі виду в основному нечіткі. Спаровування тут розглядається не як критерій виду, а як механізм, який відповідає за формування і збереження видів. Зокрема, взаємне визнання між особинами грає фундаментальну роль у самозбереженні виду з точки зору семіотичного розуміння виду. Отже, вид постає як комунікативна категорія.

Зокрема, особини, які занадто сильно відрізняються від інших (чи морфологічно, чи поведінково), мають меншу ймовірність спаровування та розмноження через труднощі в пошуку партнера. Це утримує мінливість популяції в певних межах. Так здійснюється саморегуляція виду як цілого.

Водночас такі чинники, як подібність різних видів котових, усамітнений спосіб життя, проживання в розріджених популяціях, брак партнерів для спаровування призводять до порушення міжвидових бар'єрів (і поведінкових, і просторових). Тому трапляється міжвидова гібридизація з усіма наслідками. Зараз проблема значно посилюється через збільшення людського населення і, як наслідок, зменшення природного середовища існування для видів. Зокрема, велику загрозу для збереження kota лісового становить значна чисельність kota свійського. Проблема недопущення гібридизації є критично важливою, бо стає все важче генетично відрізнити популяції kota лісового в Шотландії й Угорщині від свійського kota (Quilodrán *et al.* 2020).

Нарешті, у зоопарках існували/існують жадливі порушення природних механізмів ізоляції при утриманні котових у неволі (порушення поведінки, просторових потреб, імпринтингу, брак вибору партнерів). Наслідками є численні випадки гібридизації, переважно спровокованої дослідниками чи утримувачами.

Треба зазначити, що є і протилежні приклади. Асоціація зоопарків та акваріумів розробила План з виживання видів, серед яких є, зокрема, оцелот. Створено родовідну книгу для всіх оцелотів, яких утримують у північноамериканських зоопарках. У такий спосіб створюється генетично життєздатна популяція в неволі (USFWS 2010).

Висновки

1. І вид як поняття, і вид як сутність є досить розмитими. Вид, як його розумів Карл Лінней, і як його розуміють зараз є різними поняттями. Адже К. Лінней розглядав суто морфологічний аспект виду, а зараз звертають увагу також на зоогеографічний, еволюційний і філогенетичний аспекти. Через це змінилося й тлумачення обсягу «виду». Наприклад, канадську й іберійську рисей вважали підвидами рисі звичайної; зараз же ці дві форми — безсумнівно окремі види.

2. Вид не є чимось сталим у часі та просторі як вважав К. Лінней. Адже є внутрішньовидова мінливість і міжвидова гібридизація. Остання через антропогенний тиск і надзвичайну поширеність свійського kota подекуди набула загрозливого характеру для споріднених таксонів, насамперед котів лісового і китайського.

3. Класифікація ссавців, започаткована К. Ліннеєм у XVIII ст., продовжує розвиватися й тепер. Зокрема триває процес виокремлення видів із надвидів. В останні десятиліття цьому сприяє розвиток методу генетичних (філогенетичних) досліджень. Так, у 2006 році піднято з підвидового до видового статусу борнейську пантеру (*Neofelis diardi*), а 2014 року запропоновано виокремити вид *Prionailurus javanensis* на основі генетики. Видова класифікація котових не є остаточною чи безапеляційно сформованою, особливо це стосується родів *Felis* та *Leopardus*.

Подяки

Моя велика подяка І. В. Загороднюку (Національний науково-природничий музей НАН України) за вагомі поради під час написання статті, а також З. Л. Баркасі (Національний науково-природничий музей НАН України) за редагування частин тексту англійською мовою.

Література • References

- Загороднюк, І. 2001. Роди звірів східноєвропейської фауни та їх українські назви. Частина 1. Загальні положення. Комахоїдні, кажани та хижі. *Вісник Національного науково-природничого музею*, **1**: 113–131. <https://bit.ly/2Ya5zR3>
- Загороднюк, І. В. 2008. Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **24**: 11–23. <https://bit.ly/3occovK>
- Baker, R. J., R. D. Bradley. 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of mammalogy*, **87** (4): 643–662. DOI: 10.1644/06-MAMM-F-038R2.1
- Bellani, G. G. 2019. *Felines of the World: Discoveries in Taxonomic Classification and History*. Academic Press, 1–486.
- Buckley-Beason, V. A., W. E. Johnson, W. G. Nash, [et al.] 2006. Molecular evidence for species-level distinctions in clouded leopards. *Current Biology*, **16** (23): 2371–2376.
- Burchell, W. J. 1824. *Felis nigripes*. *Travels in the Interior of Southern Africa. II*. London: Longman, Hurst, Rees, Orme, Brown, and Green, 592. <https://bit.ly/3iGbF54>
- Castelló, J. R. 2020. *Felids and Hyenas of the World: Wildcats, Panthers, Lynx, Pumas, Ocelots, Caracals, and Relatives*. Princeton University Press, 1–280.
- Cornalia, E. 1865. Descrizione di una nuova specie del genere: Felis. *Felis jacobita* (Corn.). *Memorie della Societa Italiana di Scienze Naturali*, **1**: 1–10.
- Cuvier, G. 1823. Des ossemens des grands Féלים. *Recherches sur les ossemens fossile, ou l'on rétablit les caractères de plusieurs espèces d'animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces*. G. Dufour & E. d'Ocagne, Paris, 407–456.
- Desmarest, A. G. 1816. Le Chat de Java, *Felis javanensis* Nob. *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliquée aux arts, à l'agriculture, à l'économie rurale et domestique, à la médecine*, **6**: 115. <https://bit.ly/2KGIlid>
- Driscoll, C. A., M. Menotti-Raymond, A. L. Roca, K. Hupe, W. E. Johnson, [et al.]. 2007. The Near Eastern origin of cat domestication. *Science*, **317** (5837): 519–523.
- Etnyre E., J. Lande, A. Mckenna. 2011. Felidae. *Animal Diversity Web*. URL: <https://bit.ly/3iR0eJO>
- Forster, G. R. 1780. LIII. Der Karakal. *Herrn von Büffons Naturgeschichte der vierfüßigen Thiere. Mit Vermehrungen, aus dem Französischen übersetzt. Sechster Band.*, 299–319.
- García-Perea, R. 1994. The Pampas cat group (genus *Lynchailurus* Severtzov, 1858) (Carnivora, Felidae): a systematic and biogeographic review. *American Museum novitates*, **3096**: 1–36.
- Geßner, C., C. Forer, C. Froschauer, A. Dürer, L. Schan. 1563. *Thierbüch: Das ist ein kurtze beschreibung aller vierfüßigen Thieren [...].* Christoffel Froschower, Zürich, 1–344.
- Gillespie, A. 2013. *Conservation, Biodiversity and International Law*. Edward Elgar Publishing, 1–624.

- Gray, J. E. 1874. Description of a new species of cat (*Felis badia*) from Sarawak. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society of London for the Year 1874*, 322–323.
- Haveman, R. 2013. Freakish patterns-species and species concepts in apomicts. *Nordic Journal of Botany*, **31** (3): 257–269.
- Henkel, M. 2015. *21st Century Homestead: Sustainable Agriculture II: Farming and Natural Resources*. Lulu.com., 1–442.
- Hensel, R. 1872. Beiträge zur kenntniss der säugethiere Süd-Brasiliens. *Physikalische Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin* (1873), 1–130. <http://bit.ly/3qMyhDS>
- Johnson, W. E., J. P. Slattery, E. Eizirik, J. H. Kim, M. M. Raymond, [et al.]. 1999. Disparate phylogeographic patterns of molecular genetic variation in four closely related South American small cat species. *Molecular Ecology*, **8**: 79–94.
- Jones, K. E., K. Safi. 2011. Ecology and evolution of mammalian biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **366** (1577): 2451–2461. DOI: 10.1098/rstb.2011.0090
- Kingdon, J., D. Happold, Th. Butynski. 2013. *Mammals of Africa*. A&C Black, **1–6**: 145, 148.
- Kitchener, A. C., M. A. Beaumont, D. Richardson. 2006. Geographical variation in the clouded leopard, *Neofelis nebulosa*, reveals two species. *Current Biology*, **16** (23): 2377–2383.
- Kitchener, A. C., E. E. Rees. 2009. Modelling the dynamic biogeography of the wildcat: implications for taxonomy and conservation. *Journal of Zoology*, **279** (2): 144–155.
- Kitchener, A. C., Ch. Breitenmoser-Würsten, E. Eizirik, et al. 2017. A revised taxonomy of the Felidae: The final report of the Cat Classification Task Force of the IUCN Cat Specialist Group. *Cat News, Special Issue* **11**, 1–80. <https://s.si.edu/3sTeW5B>
- Kull, K. 2016. The biosemiotic concept of the species. *Biosemiotics*, **9** (1): 61–71.
- Li, G., B. W. Davis, E. Eizirik, W. J. Murphy. 2016. Phylogenomic evidence for ancient hybridization in the genomes of living cats (Felidae). *Genome research*, **26** (1): 1–11.
- Linnæi, Caroli. 1735. *Systema naturæ, sive regna tria naturæ systematice proposita per classes, ordines, genera, & species*. Haak, 1–12. <http://bit.ly/2YabiGm>
- Linnæi, Caroli. 1758. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima. Laurentii Salvii, 1–824. <http://bit.ly/2Y8Q8so>
- Loche, V. 1858. Description d'une nouvelle espèce de Chat. *Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée*. 2 série, **10**: 49–50.
- Luo, S. J., Y. Zhang, W. E. Johnson, L. Miao, P. Martelli, [et al.]. 2014. Sympatric Asian felid phylogeography reveals a major Indochinese–Sundaic divergence. *Molecular Ecology*, **23** (8): 2072–2092.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia Univ. Press. New York, 1–334.
- Milne-Edwards, A. 1892. Observations sur les mammifères du Thibet. *Revue générale des sciences pures et appliquées*, **3**: 670–672. <http://bit.ly/3o9Xne3>
- Nascimento, F. O. 2010. *Revisão taxonômica gênero do Leopardus Gray, 1842 (Carnivora, Felidae)*. PhD thesis University of Sao Paulo, Brazil, 1–358. <https://bit.ly/3a3JiKm>
- Nascimento, F. O., A. Feijó. 2017. Taxonomic revision of the tigrina *Leopardus tigrinus* (Schreber, 1775) species group (Carnivora, Felidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, **57** (19): 231–264. DOI: 10.11606/0031-1049.2017.57.19
- Nascimento, F. O. D., J. Cheng, A. Feijó. 2020. Taxonomic revision of the pampas cat *Leopardus colocola* complex (Carnivora: Felidae): an integrative approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **20**: 1–37.
- Nowak, R. M. 2005. *Walker's Carnivores of the World*. JHU Press, 1–313.
- O'Brien, S. J., W. E. Johnson. 2007. The evolution of cats. *Scientific American*, **297** (1): 68–75.
- de Oliveira, T., T. Trigo, M. Tortato, A. Paviolo, R. Bianchi, M. R. P. Leite-Pitman. 2016. *Leopardus guttulus*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. URL: <https://bit.ly/3q4R2TO>
- Olsen, M. T., A. Galatius. 2018. Species and Subspecies. *Encyclopedia of Marine Mammals*, 910–912.
- Paijmans, J. L., A. Barlow, D. W. Förster, K. Henneberger, M. Meyer, [et al.]. 2018. Historical biogeography of the leopard (*Panthera pardus*) and its extinct Eurasian populations. *BMC evolutionary biology*, **18** (1): 156.

- Pocock, R. I. 1917. The classification of the existing Felidae. *Annals and Magazine of Natural History*. Series 8, **20** (119): 329–350.
- Pocock, R. I. 1951. *Felis lybica*, Forster. *Catalogue of the Genus Felis*, 50–133. <http://bit.ly/3iHeToI>
- Quilodrán, C. S., B. Nussberger, D. W. Macdonald, J. I. Montoya-Burgos, M. Currat. 2020. Projecting introgression from domestic cats into European wildcats in the Swiss Jura. *Evolutionary Applications*, **13** (8): 2101–2112.
- Riordan, P., J. Sanderson, W. Bao, A. Abdukadir, K. Shi. 2015. *Felis bieti*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/8539/50651398>
- Rodriguez, A., J. Calzada. 2015. *Lynx pardinus*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/12520/17411773>
- Severtzov, N. 1858. Notice sur la classification multisériale des Carnivores, spécialement des Félidés, et les études de zoologie générale qui s'y rattachent. *Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée (French)*, **10**: 385–396. <http://bit.ly/2KFp0Oo>
- Temminck, C. J. 1827. *Felis pardina*. *Monographies de mammalogie, ou description de quelques genres de mammifères, dont les espèces ont été observées dans les différents musées de l'Europe*. Vol. 1. Leiden: C. C. Vander Hoek, 116–117. <http://bit.ly/3pfUoC4>
- Trigo, T. C., A. Schneider, T. G. de Oliveira, L. M. Lehueur, L. Silveira, T. R. O. Freitas, E. Eizirik. 2013. Molecular data reveal complex hybridization and a cryptic species of Neotropical wild cat. *Current Biology*, **23** (24): 2528–2533. DOI: 10.1016/j.cub.2013.10.046
- U.S. Fish and Wildlife Service [USFWS]. 2010. *Draft Ocelot (Leopardus pardalis) Recovery Plan, First Revision*. U.S. Fish and Wildlife Service, Southwest Region, Albuquerque, New Mexico.
- Vaughan, T. A., J. M. Ryan, N. J. Czaplewski. 2011. *Mammalogy, 5th edition*. Jones & Bartlett Publishers, 1–750.
- Werdelin, L. 1981. The evolution of lynxes. *Annales Zoologici Fennici*, 37–71. <https://bit.ly/2KJF5Tm>
- Wilson, D. E., D. M. Reeder. 2005. *Mammal Species of the World*. 3rd edition. Johns Hopkins University Press, 1–2142.
- Yamaguchi, N., A. Kitchener, C. Driscoll, B. Nussberger. 2015. *Felis silvestris*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/60354712/50652361>
- Zhou, Y., S. R. Wang, J. Z. Ma. 2017. Comprehensive species set revealing the phylogeny and biogeography of Feliformia (Mammalia, Carnivora) based on mitochondrial DNA. *PloS one*, **12** (3): e0174902.

Резюме

ХАРЧУК, С. Огляд історії таксономії і критеріїв виду в родині котових (Felidae). — Розглянуто таксономічні зміни видового складу родини котових (Felidae) із часу започаткування класифікації Карлом Ліннеєм до сьогодення. Як справедливо і для всього класу ссавців, видовий склад розглянутої родини зазнав суттєвого розширення. Це відбулося і завдяки дослідженням найвіддаленіших куточків нашої планети, і через переосмислення самого поняття «вид». Процес переосмислення триває досі й цілком очікувано є подальша зміна поглядів на видовий склад котових. Особлива увага дослідників спрямована на роди *Leopardus* і *Felis*, у межах яких у минулому й дотепер відбувається підтвердження чи скасування валідності видових статусів. Зроблено огляд основних критеріїв виокремлення видів і особливостей застосування цих критеріїв. Проблема виокремлення видів є такою ж важливою, як і проблема існування видів. Вплив людини призводить до зменшення й погіршення якості середовищ існування. Майже всі представники родини котових ведуть усамітнений спосіб життя й мають низьку щільність населення, подекуди займаючи фрагментовані ареали. Це зокрема підштовхує до гібридизації між деякими видами, що також сприяє «розмиванню» як характеристик видів, так і меж між ними.