

УДК 575.856

БІОЛОГІЧНИЙ ВИД ЯК АМПЛІФІКОВАНА СУТНІСТЬ: ОЗНАКИ БУФЕРИЗАЦІЇ ТА МЕХАНІЗМИ ЇЇ ЗРУШЕННЯ

Ігор В. Загороднюк

Біологічний вид як ампліфікована сутність: ознаки буферизації та механізми її зрушення. — І. В. Загороднюк. — Проаналізовано поняття біологічного виду з огляду на ампліфікаційну концепцію. Вид розглядається як популяційна система, буферизована шляхом збільшення загального рівня чисельності й ареалу певної репродуктивної групи (первинної популяції), що веде до стабілізації відповідного біотипу в просторі й часі, перехід його зі стану “аберації” у статус “норми”. Ця концепція не обмежена типами репродукції чи рівнем панміксії й може бути застосована до всіх типів популяційних систем, у т. ч. клональних і гібридогенних. Механізмами зрушення буферності (видоутворення) є кожна зміна статусу популяції, яка веде до ампліфікації до того рідкісного генотипу після фрагментації популяції або її інвазії в новий ареал. Розглянуто модель формування сестринських видів при взаємодії 4-х факторів: географічної мінливості, фрагментації ареалу, інвазії залишкових популяцій у первинний або новий ареал і формування нових буферизованих популяцій шляхом ампліфікації колишніх крайових біотипів. Модель пояснює можливості видоутворення без спекуляції щодо спеціального “видоутворювального” стану материнських популяцій. Сформульовано 12 парадоксів, пов’язаних із визначенням понять “вид” та “видоутворення”.

Ключові слова: популяція, вид, угруповання, інвазія, видоутворення, механізми еволюції.

Адреса: Ужгородський національний університет, вул. Волошина, 54, 88000, Ужгород; zoozag@ukr.net.

A Biological Species as an Amplified Essence: Buffering Signs and Modes of Their Shifting. — I. V. Zagorodniuk. — The notion of a biological species has been analyzed from the viewpoint of the amplification concept. A species is considered a population system buffered by the way of increase of the general level of the quantity and natural habitat of a certain reproduction group (primary population), that resulting in stabilization of the corresponding biotype in space and time, i.e. its transition from the state of “aberration” to the status of “norm”. Reproduction types or panmixia level does not limit that concept, while it may be applicable to all types of population systems, including clonal and hybridogeneous populations. Each change of the population status leading to amplification to that rare genotype after population fragmentation or its invasion into a new geographical range, may be considered a buffering shift mechanism. A model of sister species formation due to interaction of the following 4 factors: geographical variability, habitat fragmentation, invasion of residual populations into the primary (initial) or new geographical range, and formation of new-buffered populations by amplification of formerly marginal biotypes, are being reviewed. That model explains the possibilities of speciation without speculating about any “speciation” status of maternal populations. Twelve paradoxes having to do with interpretation of the terms “species” and “speciation”, have been discussed.

Key words: population, species, community, invasion, speciation, evolution mechanisms.

Address: Uzhhorod National University, 54, A. Voloshyn St., Uzhhorod, 88000 – Ukraine; E-mail: zoozag@ukr.net.

Вступ

Вид вважають одним з основних біологічних понять, проте однозначного його визначення не існує [16, 20, 59, 61]. Різноманіття концепцій виду посилюється існуванням виду у трьох іпостасях [65]: як назви (номіналістичний вид), як нашого уявлення про природу (концептуальний вид), як системи самоідентифікації організмів (біологічний вид)¹. Створено десятки тлумачень виду, які зводяться до трьох основних концепцій: типологічної (класифікаційна), біологічної (ізоляційна), еволюційної (філогенетична) [8, 44, 61, 69].

Їх спільними особливостями є такі:

- 1) надорганізмовий рівень їх застосування, хоча в морфологічній концепції досить говорити про один типовий екземпляр,
- 2) тлумачення видів через інші види: через репродуктивну ізоляцію, морфологічний хіатус, диференціацію їх ніш тощо,
- 3) дивергентний тип видоутворення й поняття монофілії (хоча є види гібридного походження).

Ці особливості мають обмеження [54, 59, 61], які визначаються як різноманіттям типів організації популяцій, так і різними способами видоутворення в різних групах організмів. Для виходу з глухого кута запропоновано низку нових концепцій виду: розпізнавальна, вид як множина, як сутність, як індивідуальність [57, 58, 63, 66].

¹ Іншими словами: вид як ми його називасмо, вид як ми його уявляємо, вид як уявляє він себе сам.

Усі вони давно перестали бути біологічними і є спробами філософського осмислення категорії “вид”. До того ж у біології продовжують домінувати такі конструкції, як: мутація як основа еволюції, гібридогенез як відхилення, удосконалення механізмів ізоляції.

Запропонована автором ампліфікаційна концепція виду є певним компромісом між класифікаційною, ізоляційною та філогенетичною концепціями [20] й дозволяє узгодити парадокси у тлумаченнях категорії “вид”, у тому числі між його еволюційним тлумаченням (“лінія Дарвіна”) і класифікаційним (“лінія Ліннея”). Спорідненими до неї є дві концепції виду – біогеографічна та екологічна: перша визначає серед провідних ознак виду ареал (тобто географічну компоненту), друга – статус виду як популяційної системи у складі багатовидового угруповання [29].

1. Ампліфікаційна концепція виду

Уночі можна говорити тихо...

Ампліфікаційна концепція виду виразно відрізняється від інших тлумачень виду як динамічної популяційної системи, а не класифікаційної одиниці. Тут наводиться система доказів щодо одного з базових положень цієї концепції: статус видовості визначається через поняття “буферизованості” і досягається популяцією шляхом стабілізації її ознак за рахунок механізмів редукції та вирівнювання мінливості й збільшення рівня її зміщення. Численні перехідні форми, аловидові, двійникові, квазівидові комплекси лежать поза межами традиційної категорії “вид” як поняття з чіткими критеріями його застосування.

За первинним визначенням [20: 3.6]: “Видом є позначення поширеного (ампліфікованого) і стабілізованого у просторі й часі екоморфологічного типу певної філетичної гілки, яка цим самим досягла помітного еволюційного успіху”. 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 чинники стають механізмами підтримання видових ознак” [20: 1.6], тобто стану “видовості”.

Згідно з ампліфікаційною концепцією, вид – це *пауза в еволюції*, уповільнення еволюційного процесу, формування й стабілізація на певному рівні ознак, що врешті веде до послаблення добору, у тому числі стабілізуючого [38]. Звідси: неампліфікована сутність (напр., хромосомна інверсія чи кольорова аберация) не є системою і не може відповідати стану “видовості”. Вона – аберация, і тільки при її розмноженні, тобто збільшенні чисельності й ареалу, вона стає системою (відносно себе) і відокремленістю (відносно інших).

Ампліфікаційна концепція визнає ідею “умноження сутностей” [20], тобто формування нового класу однотипних об’єктів, що у термінах диверсикології [45] є збільшенням різноманіття вищої системи (роду, біому) через зменшення різноманіття систем нижчого рівня (популяцій). Вид розпізнається системою лише при незначній мінливості його ознак на фоні різких відмінностей цих ознак від суміжних популяцій. Відокремленість від “фону” фактично означає видовість, а враховуючи, що однозначно вид визначається лише в угрупованні, видовість найпростіше досягається шляхом редукції мінливості (ефект засновника) і входженням у склад нових угруповань (інвазія), що відповідає інвазійній моделі видоутворення [27]. Шлях досягнення популяцією *стану видовості* – стабілізація системи її ознак. Тобто *буферизація сама є ознакою* вищого рівня, яка й забезпечує стан “видовості”¹.

Щодо “паузи в еволюції”. Тут є логічний конфлікт, через який Дарвін (еволюціоніст) не визнавав види, а Лінней (класифікатор) – еволюцію. Суть конфлікту полягає в тому, що не можна класифікувати за певними (часто задалегідь обраними) категоріями те, що змінюється, а тим більше – класифікувати зміни². *Класифікування живого й дослідження його еволюції – діаметрально протилежні галузі наукової діяльності*. Попри це еволюцією часто переймаються саме систематики, а генетики розробляють основи класифікування.

Здолання протиріч досягнуто двома способами: для класифікаторів – прийняттям сальтаціонізму, за яким один вид народжує інший, для еволюціоністів – через розуміння виду як етапу філетичної еволюції (палеонтологія) або як відповідника слова “ніша” (екологія), тобто через тлумачення його у перпендикулярній до типологічної концепції площині, виду як динамічної системи. У філогенетиків мова йде про еволюційну долю й поведінку, зміни в часі, у екологів – про угруповання, нішу, екоморфологію.

Ампліфікаційна концепція дозволяє поєднати під поняттям “вид” принципово різні типи популяційних систем: з одного боку, такі “нестандартні” системи, як клептони, гібриди й клони, а з іншого – “звичайні” (подібні до нас) панміктичні системи бісексуальних організмів. Усі вони принципово відрізняються за механізмами формування й підтримання своєї цілісності, мають різні життєві цикли та екоморфологію, проте виконують в угрупованні подібні за значимістю (“видові”) ролі: як користувачі ресурсів і як *фактори* існування інших видів (див. [4]).

¹ “Здатність формувати види — еволюційне надбання і форма існування окремих філетичних гілок живого. Отже, вид — не лише те, що має ознаки, а сам ознака окремих груп” [20].

² І. Павлінов [43] вбачає особливість біології саме у класифікуванні. Звичайно успішною є класифікація *окремо взятих* об’єктів. Ми досягли успіхів у класифікуванні річок, хмар і мінералів, проте успіхи ці сумнівні. Годі казати про живе.

Вид як ампліфікована сутність повинен характеризуватися певними особливостями, які забезпечують стабілізацію одночасно морфотипу, генотипу й екоотипу у просторі й часі. Є принаймні 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 міграції, диференціація статей, паралельний перенос* тощо.

2. Вид як буферизована система

Розглянемо особливості, які визначають вид як буферизовану популяційну систему й забезпечують його стійкість і цілісність у просторі й часі: (1) вид як популяційна система; (2) ознаки й наслідки буферизації, (3) можливості зрушення стану буферизації. Разом ці особливості забезпечують не тільки існування т.зв. “хороших” видів, але й формування таких типів напіввидових систем, як автогенні близнюкові пари [28] й транзитивні таксономічні системи [24, 25]. Спробуємо зрозуміти, що такі полівидові таксономічні комплекси формуються не стільки внаслідок мутацій і добору, скільки завдяки динаміці й тимчасовій стабілізації морфологічних особливостей і ареалів правиду та його дочірніх форм, що прямо пов’язано із зазначеними особливостями виду як буферизованої популяційної системи.

2.1. Вид як популяційна система

На шкалі біологічної диференціації популяція – це те, що очевидно більше за особину чи сім’ю. Вид – це щонайменше одна популяція; хоча нижня межа популяції не має критичного значення, не кожний острівний ізолят називають видом попри його відмінності й фактичну репродуктивну ізоляцію та еволюційну автономність. Отже, розмір популяції до певної міри визначає статус видовості. Як зазначено вище, *неампліфікована сутність може розглядатися лише як аберація*, тобто відхилення від ознак правиду. Як популяція, вид існує в обмеженому просторі й безкінечному часі, має свою історію й ареал, а також демографічну структуру й динаміку субпопуляційних груп.

Вид має свою репродуктивну стратегію, що залежить від системи репродукції, доступного ресурсу і власної ресурсної ролі. Важливу роль виконує також репродуктивно-морфологічна рівновага: витрати на репродукцію в одиницю часу й на формування специфічних (видових) ознак, які забезпечують адаптивний успіх, звичайно виявляються протилежними, проте в усіх випадках спрямовані на збереження популяції [9].

Популяція має “задачу” відтворювати саму себе, що вимагає розвитку системи її стабілізації (буферизації) відповідно до розвитку адаптацій. Буферизація має обмеження з боку угруповання та екосистеми: або вид дуже змінний і багатолікий (мінливість сезонна, морфологічна, функціональна, репродуктивна), або ж відповідно до змін умов існування змінює статус присутності шляхом виробки адаптацій до міграцій чи формування стадій спокою.

2.2. Ознаки буферизації системи

Зростання чисельності виду відбувається за двох складових: загального зростання чисельності популяції та відповідного зростання панміксії, а також до диференційного розмноження (ампліфікації) окремих генотипів. Збільшення загальної чисельності популяції закономірно веде до уповільнення можливостей зміни частот алелей і робить неефективним дрейф генів [10, 32, 36], тобто веде до збільшення буферності системи. В умовах широкого ареалу у видів зі статевим процесом кожна популяція по суті є гібридом двох (і більше) суміжних з нею популяцій, за рахунок чого формується неперервний ланцюг мінливості. Це накладає відбиток на структуру географічної мінливості і в умовах суцільного ареалу та панміксії веде до формування виразних трендів (клин) географічної мінливості.

До ознак буферизації треба віднести диференціацію популяції на віко-статеві й соціальні групи, що веде до диференціації їхніх субніш (у т.ч. просторово-часових і трофічних): статей і каст, личинок і дорослих, екологічних і сезонних рас. Така диференціація відбувається за очевидного послаблення дії стабілізуючого добору, проте за цих умов починають розвиватися механізми протидії буферизації. Зокрема, формується тенденція до обмеження панміксії, що підвищує ефективність добору: (1) перехід частини генерацій до партеногенезу та інших форм вегетації, (2) обмеження панміксії рамками окремих вікових і соціальних груп. Такі зміни дозволяють популяції реагувати навіть на незначні зміни умов середовища, що відповідає гіпотезі “Чорної королеви” [46], яку можна перефразувати так: щоб залишатися самим собою (=не змінюватися), необхідно таки постійно змінюватися. (Див. також далі про механізми підтримання цілісності популяційної системи).

2.3. Умови, за яких вигідна “вегетація”

Стан буферизації досягається в умовах суттєвого й стійкого збільшення чисельності та ареалу виду без значимих еволюційних змін. Такий процес “вегетування” можна розглядати як шлях нарощування “біомаси” виду. Вегетування виду (у цьому контексті – й популяції) відбувається у стабільних умовах, за відсутності непрогнозованих змін середовища, тобто за умови прогнозованих змін дії факторів і високої доступності ресурсів.

У нормі непрогнозовані зміни популяція долає комбінуванням спадкових ознак (як матеріалу для добору), прогнозовані зміни – чергуванням різних форм репродукції (напр., метагенез). Вегетація відбувається в умовах *послаблення дії добору*, що часто завершується переходом до безстатевого розмноження [6, 33] і зменшенням витрат на мейоз. По суті йде ампліфікація (умноження, клонування) раніше перевіреного добром морфоекотипу, його диференційне розмноження.

Стабілізація морфоекотипу – одна з основних складових процесу досягнення стану видовості, що позначається на розмаїтті мінливості. Така стабілізація досягається або при інтенсивному доборі, або у стабільних умовах існування (включаючи динамічно стабільні), що суть одне і те саме: “*Стабільні види існують в стабільних екосистемах*” [20: 169]. В угрупованні біотичне оточення виду (зокрема, види тієї ж гільдії) буферизує його еконішу і врешті стає провідним фактором еволюції. Водночас стабілізуючий добір з боку абіотичних факторів суттєво послаблюється, що врешті забезпечує “*вегетацію*”. Отже, стабілізація “*видового типу*” шляхом ампліфікації колись унікального морфотипу посилюється впливом угруповання, тобто стабілізацією ніші.

2.4. Наслідки буферизації

Буферизація популяційної системи закономірно веде до уповільнення еволюційних процесів на основній частині видового ареалу, а з іншого боку, сама знижує ефективність добору. Очевидним результатом цього є деспеціалізація [38], яка зменшує вразливість виду від можливих змін середовища. При цьому, згідно із законом альтернативного різноманіття [14], роль добору з боку сусідів зростає (!), що стабілізує нішу: один вид стає для іншого не меншим фактором існування, ніж уся абіотика. Біотична складова, стабілізуючи видову нішу, стимулює внутрішньо-популяційну (а не внутрішньовидову) диференціацію: формуються ніші вікових, статевих і соціальних груп. Останнє також є ознакою буферизації.

Отже, буферизація робить важкою зміну екоморфотипу. Тут, з одного боку, зникають ефекти засновника, а з іншого, при оптимумі нічого еволюційно значимого не відбувається. У розвиненому угрупованні (як і в зоні оптимуму популяції) абіотичні фактори мінімізуються, а біотичні – урізноманітнюються й виконують роль не лише факторів, а й ресурсів. Це супроводжується тіньовим зростанням генетичної мінливості: як через накопичення мутацій, так і через поширення в популяції алейної мінливості внаслідок панміксії. Зростання “*генетичного вантажу*” особливо характерне для центрових популяцій, тобто таких, що мешкають у зоні оптимуму [10, 32]. Висока залежність видів зі складу стабільних угруповань від біотичного чинника посилює їхню підвладність впливам зовнішніх інвазій [27, 51].

Наразі є незаперечним факт негативного впливу інвазійних видів на популяції аборигенів.

Мікроеволюційні процеси стають ефективними лише в периферійних популяціях (зокрема, в улюблених еволюціоністами “*острівних ізолятах*” [2, 10, 39]), що забезпечує великі можливості їх відцентрових змін. Острівні популяції характеризуються малою чисельністю і високим впливом на них абіотичних факторів. Вони не тільки малі, але й більш гомогенні, що можна легко зрушити. Врешті, вони мешкають у більш селекційних умовах, тут сильніша дія абіотичних факторів середовища: на межах ареалу визначну роль відіграють саме останні, що загальновідомо. Очевидно, що в еволюційно стабільних видів у стані їх “*вегетації*” кількість і різноманіття крайових форм закономірно зростатимуть [18].

2.5. Можливості зрушення буферизованої системи

Усі механізми зрушення підпадають під поняття “*мутацій*”. Їх ефективність залежить від чисельності й рівня ізоляції ініціативної популяції, що визначається поняттям ефекту засновника.

Співвідношення понять мутація, чисельність й ізоляція визначає ефективність процесу видоутворення. Розрізняють принаймні три типи *мутацій*, що супроводжують видоутворення: точкові, хромосомні, геномні¹. Відповідно *ізоляція* як елемент видоутворення – це такі зміни просторово-генетичної структури популяцій, які унеможливають зворотне злиття генофондів. Ізоляція є значущим фактором для популяції, що явно більша за нову пару, яку припускають мутаційні моделі (зокрема, макромутаційна). Є два шляхи *досягнення ефекту засновника*: фрагментація ареалу (вкл. демову структуру), що забезпечує розвиток ситуації за сценарієм стасипатричної або острівної моделей видоутворення та інвазії в нові ареали (табл. 1).

При цьому мутації в генах самі по собі не ведуть до ізоляції. Більш виважені “*мутаційні*” моделі видоутворення розглядають не генні мутації, а мутації вищого рангу: хромосомні чи геномні, які можуть формувати репродуктивні бар’єри [10], проте є ефективними при демовій структурі або при фрагментації ареалів, тобто суттєвому скороченні чисельності й ареалу (табл. 1).

Подвійний еволюційний ефект дають інвазії в нові ареали. З одного боку, вони ампліфікують крайові (як правило), тобто найбільш відмінні від норми варіанти мінливості правиду, чим забезпечують ефект засновника. З іншого, інвазії виступають у ролі мутацій, проте не геномних, а екосистемних, оскільки поява нового (для угруповання) виду в новому (для виду) угрупованні по суті є мутацією, що зазначено раніше [27].

¹ Зауважу, що тут є ще один парадокс: приймається, що зміни в геномі *особини* ведуть до репродуктивної ізоляції *популяції* (порівняйте зміст і обсяги термінів: “*мутація* → *ізоляція*”, “*особина* → *популяція*”). Це вже на межі підміни понять (!).

Таблиця 1. Дві версії зміни стабілізованого стану на основі моделі з ефектом засновника

Особливість	Острівна модель [10, 39]	Інвазійна модель [27, ця праця]
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 правиду	вид загалом перебуває у стадії регресу, внаслідок фрагментації ареалу	вид загалом перебуває у стадії прогресу, внаслідок інвазії в новий ареал

2.6. Механізми і важелі зрушення

Поступове накопичення мутацій не є механізмом зрушення популяційної системи, проте може вести до її дестабілізації, що врешті закінчиться її руйнацією й розпадом на дочірні форми. Видоутворення в ізолятах острівного типу (генні й генонні мутації, а також макромутації [49]) – до певної міри парадокс, оскільки припускається ноева монофілія, з одного боку, та, з іншого боку, поява ознак “біологічного прогресу” (формування дочірніх форм) за фактичної відсутності цього ж прогресу (оскільки відбуваються редукція чисельності й фрагментація ареалу).

Це відповідає традиційній географічній (“мутаційно-острівній”) моделі видоутворення (табл. 1). Згідно з нею, *ініціативна популяція* (термін автора) представляє по суті географічні уламки політипного виду в стадії регресу його популяцій, що принципово відрізняється від базових положень інвазійної моделі, для якої приймається дзеркально протилежна ситуація і, відповідно, зворотній порядок формування ознак “видовості” ініціативної популяції (табл. 1, праворуч).

Суть процесу видоутворення – зрушення стану буферизації. Тут, окрім традиційних мутацій, діє кілька факторів, що суттєво змінюють видові ознаки (генотип, морфотип, екотип, ареал). Усі вони переважно зовнішні та *біотичні*, а не *абіотичні*, як це припускає мутаційна модель:

- упливі інших видів, включаючи конкурентів, хижаків та адвентистів, що закономірно веде до зміщення еконіш і змін онтогенезу;
- хвороби та епідемії, включаючи паразитарні й вірусні, що змінюють популяційні цикли й ведуть до вимирання окремих популяцій;
- значне посилення дії абіотичних чинників, наприклад, радіоактивного забруднення;
- екологічні й біогеографічні катаклізми, включаючи гляціали та інші фактори фрагментації ареалів та історичної зміни угруповань;
- інвазії в нові ареали внаслідок появи нових екологічних русел та руйнування старих екологічних чи біогеографічних бар’єрів.

Динаміка ареалів може вести до формування нових популяцій в умовах стабільного існування правиду [24, 27].

Врешті чисельність виду може рости на лоні її перерозподілу у просторі після інвазій та диференційного розмноження нових форм, і “центр” виду може зміщуватися у просторі. Останнє веде до зміщення модальних класів ознак і проявляється у *часі* як філетична еволюція [37, 47] а в *просторі* – як транзитивні таксономічні системи [24, 31]. Моделі, що базуються на змінах ареалу як однієї з ключових ознак виду, “дозволяють” широку монофілію й малі генетичні дистанції між дочірніми формами, а одночасно з цим – три інші процеси, що ведуть до формування ознак нових видів: змін (1) ареалів, (2) трендів географічної мінливості та (3) метричних ознак та їх пропорцій на основі гетерохроній, тобто без значимої генетичної еволюції [21, 30, 70].

3. Моделі, приклади, визначення

3.1. Механізми підтримання цілісності

Основою підтримання цілісності виду як єдиної популяційної системи (і так само, як носія поняття ніша) є чотири ключові фактори, які забезпечують одночасно екоморфологічну унікальність і однорідність такої популяції:

- *стабілізуючий добір*, що відбраковує відхилення від норми. Особливо ефективний він є у різноманітних клональних форм (агамія, партеногенез тощо). Ефективність добору буде великою навіть за відсутності прямої його дії на фенотип: за Єгоровим [12, 13], при редукції чисельності крайні класи мінливості зникають швидше і в абсолютному, і у відносному виразі;
- *паралельний перенос*, що забезпечує обмін генетичним матеріалом між організмами, зокрема, за рахунок вірусів [34]. Цей тип змішування є значущим в час епідемій, які часто розвиваються саме на фазі зростання чисельності популяції, проте це можна розглядати не стільки як фактор змішування, а як шлях отримання нових ознак;
- *статевий процес*, що забезпечує обмін генетичним матеріалом між особинами одного виду. Інтенсивність змішування в популяціях регулюється співвідношенням статевого і вегетативного розмноження, партеногенезу й гермафродитизму. Кожна особина в популяції бісексуальних організмів по суті є гібридом;

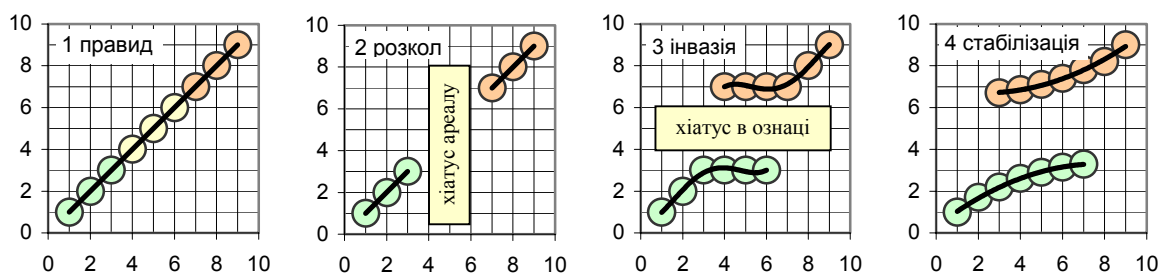


Рис. 1. Стадії поділу правиду на дочірні види на основі ампліфікаційної концепції виду та інвазійної моделі видоутворення. Вісь абсцис – простір, ординат – ознака. Розкол буферизованої системи за географічною компонентою веде до формування морфологічного хіатусу та буферизації підсистем (тобто нових видів) на якісно новому рівні. Відновлення ареалів лише частково відновлює структуру географічної мінливості правиду.

Таблиця 2. Порядок і зміст стадій формування близнюкового комплексу (див. рис. 1)

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

• *репродуктивна незалежність*: комплекс морфофізіологічних, поведінкових та екологічних особливостей, які забезпечують охорону генофонду від іншвидових домішок. Останнє досягається шляхом обмеження репродуктивних взаємин з чужорідними особинами, завдяки низькій життєздатності покручів, а також розходженню репродуктивних фаз у просторі й часі).

Цей комплекс ознак забезпечує цілісність виду як популяційної системи: у просторі й часі. Очевидно, що ця система “видозабезпечення” ефективна лише при наявності усіх вихідних позицій: відсутність лімітуючих факторів, достатність ресурсу, наявність просторової й трофічної ніші. Підтримання цих 4-х систем забезпечення цілісності можливе у стабільному або прогнозовано змінному середовищі чи угрупованні, проте кожна непрогнозована зміна середовища чи угруповання буде стимулювати процеси видоутворення, тобто формування нових – (унікальних і автономних!) – популяційних систем.

3.2. Моделі зрушення буферизованої системи

Традиційна модель припускає фрагментацію ареалу, ефект засновника (зміщення частот алелей) і подальшу незалежну еволюцію аж до накопичення відмінностей, при яких нові види не визнають один одного (у бісексуальних видів – не гібридизують у зонах контакту їх ареалів).

Розглянемо найпростішу модель формування двійникової пари в межах ареалу материнського виду. Ця модель включає 4 послідовні стадії (рис. 1): 1 – формування клини мінливості (або навіть політипізму), 2 – розрив такої клини мінливості внаслідок фрагментації ареалу, 3 – інвазія в новий (або правидовий) ареал на основі ампліфікації крайніх варіантів, 4 – стабілізація структури мінливості на новому рівні (рис. 1).

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. При припиненні його дії *інвазія ампліфікує* крайові варіанти мінливості правиду. При цьому темп інвазії в зону розриву значно вищий за генетичну еволюцію, а відновлення ареалу не відновлює структуру географічної мінливості (рис. 1).

До певної міри це аналогічно номогенетичній ідеї загалом [3] і гетерохроніям як механізмам формування відмінностей, зокрема [30, 52, 70]. *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. 2). Формування нових клин та їх вирівнювання збільшує морфологічну відстань між популяціями ще на 10–20 % (рис. 1, 4).

Ця модель пояснює формування нових полівидових систем (зокрема, ТТС¹) 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 каріотипи стабільні (напр., миші, кажани, олені) попри значно більший час їхнього розходження. Географічний шлях диференціації у цих групах був чи не головним [21].

¹ Транзитивні таксономічні системи представляють собою низку вікарних квазिवидів, які заміщують один одного у просторі подібно тому, як це могло бути в часі [24].

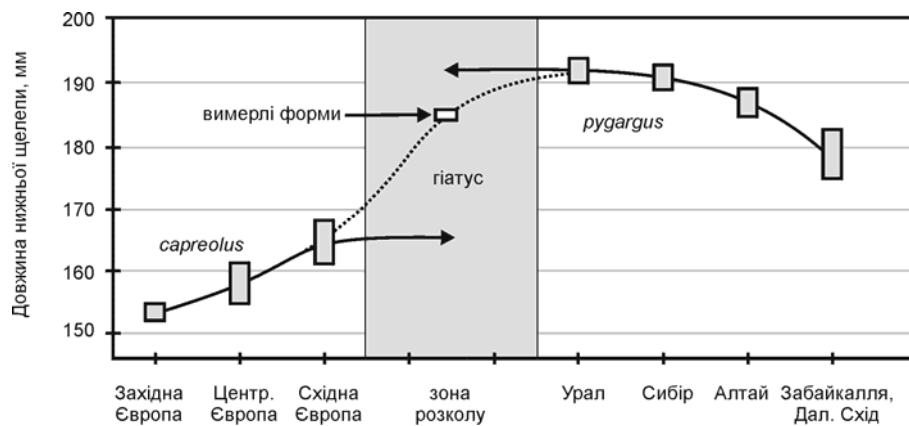


Рис. 2. Модель формування хіатусу між географічними формами сарни, *Capreolus*. Стрілки вказують напрям очікуваної зміни ключової ознаки (у нашому випадку – довжини мандибули) при відновленні ареалу і за умови відсутності зустрічного потоку генів (за: [24], зі змінами).

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 [5, 64].

3.3. Приклади зрушення системи

Запропонована вище модель відповідає реальним ситуаціям, зокрема, з видами сарни: європейською *Capreolus capreolus* та азійською *C. pygargus* [25]. 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 [11] (рис. 2). 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 20 ст. на проміжку від Дніпра до Уралу [50]. Щоразу це призводило до формування зони розлому: як ареалу, так і мінливості. Унаслідок фрагментації ареалу географічна мінливість сарн переривалася, а в результаті наступної інвазії її 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.

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 [5, 7, 28]. Окрім того, кожний із дочірніх видів успадкував лише частину мінливості правиду.

У нашому випадку це склало принаймні 3^x редукцію мінливості на один дочірній вид, або 33 % від загального обсягу мінливості правиду (див. рис. 2). Процес диференціації розглянутих форм сарни, очевидно, ще не завершений, і їхня еволюційна поведінка в зоні симпатрії вимагає подальших досліджень [25].

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 (рис. 2).

Подібні процеси просторово-таксономічної диференціації спостерігаються у багатьох досліджених автором групах і близнюкових парах ссавців, зокрема у мідичь (*Sorex*), вуханів (*Plecotus*), нічниць (*Myotis*), підковиків (*Rhinolophus*), ховрахів (*Spermophilus*), мишей хатніх (*Mus*) і лісових (*Sylviaetus*), норичь звичайних (*Microtus*), чагарникових (*Terricola*) і водяних (*Arvicola*) [7, 21–24 та ін.]. Для більшості з них диференціація на близнюкові види та формування транзитивних таксономічних систем відбулися внаслідок фрагментації материнських популяцій під впливом плейстоценових зледенень.

4. Обговорення

4.1. До визначення поняття “вид”

Щоб дати визначення певного поняття, необхідно принаймні знати його межі¹. Вид як система поколінь не має меж (вертикальних), і хроновиди тут не “працюють” (між тим є поняття “фратрії” як окремої філетичної гілки). Як складова політипного надвиду вид також має нечіткі межі, які порушуються гібридними зонами.

Відносно чіткі межі вид має лише в угрупованні: тут вони окреслені іншими видами (часто

¹ За Гумільовим, безпосередньому спостереженню доступний не сам предмет, а його межі (цит. за [45]), проте межі біологічного виду ні у просторі, ні у часі не визначені [20].

не самими родинними), з якими він взаємодіє на всіх рівнях, окрім репродукції: поділ ресурсів (вкл. просторові), протистояння факторам середовища тощо [29]. Отже, чітке визначення (окреслення меж) виду можливе лише в межах багатovidового угруповання, тобто при визначенні одного виду через інші [20, 40, 68]¹.

Тут необхідно зауважити таке. Вид складається щонайменше з однієї популяції, проте популяція не має чітких меж від інших родинних популяцій як у просторі, так і в часі (такі популяції можуть бути аловидами або хроновидами). В угрупованні, тобто у композиції з різновидових популяцій, вид детермінований саме суміжними видами і нішею. Тобто визначається через інші види й нішу, а отже, не є еквівалентом популяції. Вид в угрупованні – це насамперед екоморфологічний тип, “зміст” і користувач конкретної еконіші, споживач певного ресурсу й сам ресурс. З огляду на це формування виду не може детермінуватися лише якимось одним способом видоутворення, шлях популяції до “видовості” може бути будь-яким, як і її походження (напр., гібридна) чи репродуктивна стратегія (напр., апогамія).

Отже, вид в екології може бути визначений лише через інші види². Ці види можуть бути доволі віддаленими, якщо взаємодіють на рівні поділу ресурсів в одному просторі, і дуже близькими, коли конфлікт між ними за користування певним ресурсом усувається їх просторовою або часовою диференціацією [29]. В окремих випадках великі відмінності й фактична репродуктивна ізоляція формуються між окремими субпопуляційними групами, і часом вони більші (напр., “пуголок – жаба”), ніж між суміжними хроновидами чи аловидами [20, 31, 39]. Тобто вид робить видом угруповання (!), і поява нового виду в новому для нього угрупованні стає першим (і ключовим) етапом його становлення як самостійної еволюційної одиниці [27].

Врешті, тип репродукції виду, його цитогенетичний статус та інші розроблені на вищих багатоклітинних формах критерії такими бути не можуть, оскільки різноманіття типів популяційних систем значно перевищує будь-яку фантазію. Гібридні форми, екотипи, клептони, клони, алотетраплоїди, квазивидами [6, 55, 56, 60, 62] – не стільки напіввидові чи паравидові поняття, скільки прояви різноманіття типів виду як члена угруповання. Вид дуалістичний, він і система поколінь, і член угруповання, і ці дві площини перехрещуються лише в одній точці – в особині, що й визначає життєздатність давно застарілої і вкрай суперечної морфологічної (а так само типологічної) концепції виду [1, 43].

¹ Щоб не відмовлятися від самого поняття “вид”, ми мусимо це визнати всупереч законам логіки як системі уникнення протиріч: поняття не можна визначати через самого себе.

² По суті визначення йде через поняття ніші, яке характеризує саме вид, а не внутрішньовидову групу.

Поняття “вид” первісно запропоновано для макробіонтів та для опису різноманіття локальних (місцевих) біот. Відповідно суперечки у визначенні поняття та обсягу виду виникають не стільки при аналізі угруповань, скільки при порівняннях форм, віддалених у просторі й часі (для макробіонтів) або представників мікросвіту. Ампліфікаційна концепція означає відносність поняття “вид” і не вимагає обмеження його тими чи іншими таксономічними групами, типами їх репродукції, провідними критеріями “виду” тощо.

4.2. Динамічні парадокси “виду”

Раніше автором визначено й наведено 12 парадоксів, що супроводжують визначення й тлумачення поняття “вид у біології” [20]. Нижче наведено ще 12 парадоксів, які доповнюють протиріччя статистичної картини виду протиріччями його динаміки та динаміки факторів видоутворення.

- *Генетика versus морфологія.* Генетична еволюція загалом є нейтральною й постійною [32], натомість еволюція морфологічна непостійна й дуже змінна [35]. Найбільші зміни (еволюція) виду відбуваються в час його становлення як члена нового для нього угруповання, при інсуляризації материнської популяції та/або при його інвазії в нові ареали (угруповання).

- *Особина чи популяція (мутація і засновник).* При видоутворенні з погляду мутаційної парадигми: мутація – це подія на рівні особини, а засновник виду – популяція. Понад те ізоляція розглядається як значущий фактор для популяції, що явно більша за носу пару, яку припускають мутаційні моделі (зокрема, традиційна “накопичувальна” й більш екстравагантна “макромутаційна”).

- *Морфологія versus ареал.* У системі координат “простір–ознака” диференціація правиду за просторовою компонентою закономірно результується диференціацією дочірніх форм за ключовою ознакою. Аналогічно – незначна диференціація сестринських видів за провідними ознаками “вимагає” їх просторової диференціації (вікаріювання).

- *Посилення добору чи послаблення.* Ампліфікація веде до буферизації популяції й зниження ефективності добору, а отже, стабілізації ампліфікованого морфотипу. У цей час генетична й морфологічна мінливість може збільшуватися, перебуваючи поза дією стабілізуючого добору. Марков [38] постулює послаблення (а не посилення) добору в час видоутворення, хоча очевидним є й те, що буферизована система (популяція після “видоутворення”) мало підвладна дії добору.

- *Змішування чи вегетація?* Вид часто починається зі статевого процесу й закінчується вегетацією, тобто відбувається еволюція від перемішування (гібридизації) до клонування (ампліфікації). Сексуальність та панміксія, важливі на початку життя виду, у міру буферизації популяції стають ефективними лише як механізми забезпечення мінливості II порядку (віко-статевої, кастової). Є

численні приклади поширення агамії у стадії “жиркування” виду, коли статевий процес заміщується різними формами вегетації [6, 33].

- *Смерть як народження?* Схема смерті виду (руйнації структури правиду, що можна простежити!) по суті є дзеркальним відображенням схеми народження нового виду. Механізми зникнення виду мають бути такими ж, як і появи: вид згасає шляхом танення й фрагментації популяцій, так само він має з’являтися: найчастіше шляхом формування нових осередків колоністів.

- *Вічність і терміновість.* Вид як популяційна система є вічним, натомість вид як морфологічний тип (класифікаційний вид) та як член угруповання (екологічний тип) має свої народження та смерть: у морфологічного виду вони визначені діагнозом (межами мінливості діагностичних ознак), в екологічного – часом появи й зникнення.

- *Генетика чи ніша.* Стабілізація досягається буферизацією генетичної системи шляхом зростання численності та рівня панміксії, з одного боку, і стабілізуючим добром з боку інших членів біотичних угруповань. Принаймні дія цих факторів стає значимою й більш значущою, ніж стабілізуючий добір під дією абіотичних чинників.

- *Внутрішні і зовнішні фактори.* У стані найвищої “видовості” зсередини на вид нічого не діє саме через його буферність, і вид, представлений потужними популяціями, є стабільним. Процеси становлення й розквіту виду відбуваються поза добром, часто завдяки його послабленню. Розквіт популяції означає кінець видоутворення (що йшло від зовнішніх причин) і початок смерті виду (внутрішні причини) внаслідок зростання внутрішньовидової мінливості й дестабілізації.

- *Статика та динаміка.* Вид – це стаціонарний (тимчасово стабілізований) стан популяційної системи, у свою чергу динамічної за визначенням. За аналогією з водою, вид – це плесо, в яке розливається струмок. Ознаки і властивості популяції як репродуктивної системи є динамічними (народжуваність, смертність, віко-стативна структура) і мало характеризують вид як таксон. Видові ознаки стабілізовані його нішею, як трофічною, так і морфологічною, як просторовою, так і часовою.

- *Прогрес чи регрес.* Вид може формуватися не лише внаслідок редукції популяційної системи правиду (коли виду погано, хоча це чомусь називають біологічним прогресом), але й у стані розквіту, зокрема при інвазії в нові ареали, де з’являються нові можливості для ампліфікації. Зрозуміла можливість видоутворення не лише у стадії біологічного регресу та фрагментації популяцій, що було парадоксом (видоутворення – прогрес, але у фазі регресу).

- *Надійні – криптогенні, проблемні – автохтонні.* Очевидні факти ротації біорізноманіття та поява “добрих” видів відбуваються криптогенно, що засвідчують як палеонтологія, так і неонтологія. Усі автохтонні пари відносяться до проблемних ком-

плексів. Усі “криптисти” та “інвайдери” є чіткими (“добрими”) видами виключно у вимірах нових для них біомів, проте такими ж проблемними відносно своїх материнських популяцій, як і види-автохтони.

Врешті, нездоланий в усіх концепціях парадокс – *проблема масштабу* [20] – не має перспектив на розв’язання. Масштаб ампліфікації не має критичного значення, і умовність цього рівня визначає умовність самого поняття “вид” як рівня біологічної диференціації.

Ясно, що цей рівень буде знижуватися в міру поглиблення наших знань, що не додає поняттю “вид” об’єктивності. У добре досліджених систематичних групах темп такого зниження становить ~5 % на десятиліття [19, 26]. Проте тут починається інша царина – еволюція наших уявлень про “вид” як категорію, а не сутність, та еволюція видів як таких.

4.3. Кілька слів про розуміння еволюції

Чи еволюція не доказова? Головним постулатом усіх класичних метафізичних та сучасних креаціоністських концепцій, а також багатьох сучасних еволюційних теорій є відсутність прямих доказів еволюції. Останнє традиційно пояснюють невідповідністю масштабів еволюційних процесів часу розвитку сучасної біології і тим паче одного життя одного науковця (та однієї концепції виду навіть у голові одного дослідника!). Між тим сучасний період розвитку біосфери й цивілізації супроводжується численними інвазіями, від карантинних комах та збудників хвороб людини до інтродукцій та акліматизацій мисливських звірів.

Дивлячись на ці факти і згадуючи хоча б лише появи нових “видів” грипу, які, погулявши світом, повертаються в Європу фактично новими видами, чи варто припускати, що інвазійно-ампліфікаційна модель еволюційного процесу є помилковою або має суттєві вади?

Еволюцію неможливо спостерігати очима однієї людини й досягнути розумом одного науковця (при цьому сукцесійні ряди ми таки бачимо, як і набори видів різного рівня диференціації). Кожна вищенаведена думка, будучи коментарем до слів “інвазія”, “ампліфікація”, “вид” і “популяція”, може бути продовжена черговими коментарями, зносками, прикладами та посиленнями на все нові й нові джерела й факти, на що не вистачить обсягу цього видання. Тому варто подякувати читачеві за увагу, зупинившись лише на одному важливому моменті: еволюції самої людини.

Слово до еволюціоністів і креаціоністів. Розвиток наукової думки продовжується, і наш успіх у розумінні природних (=еволюційних) процесів, циклічний за своєю природою [53], залежить від темпів нашого ж звільнення від давніх догм і моделей, які в більшості галузей біології є класифікаційними, а не еволюційними [41, 43].

Креационісти не визнають не еволюцію, а стрибок з мавпи в людину. І правильно роблять, бо мутаціями все не пояснити. Проте далі – табу. Схожість *Homo* із *Simia* неважко бачити і в морфології, що розуміли й до Менделя.

Як бути з розумом – ось що мучило креационістів і займало еволюціоністів. Людина як алогічно мисляча істота й дотепер розглядається і систематиками, й креационістами як щось кардинально відмінне (окремі вид окремої родини) тому, що її ознаки не виправдано зважують, а генезис зводять до сальтаціонізму. Забуваючи, що історія людини – і рас, і мов, і культур – суцільні інвазії з гетерохроніями та ампліфікаціями. Суперечки про мавпу й людину як “етапи” філетичного розвитку

Подяка. Автор щиро дякує проф. М. Воронцову та проф. І. Ємельянову за цікаві дискусії при постановці теми дослідження, проф. В. Топачевському, проф. Ю. Шеляг-Сосонко, проф. Л. Рековцю, О. Корнюшину, О. А. Михалевичу, П. Пучкову, Д. Вишневському та В. Чумаку за обговорення окремих положень цієї статті та зауваження щодо її змісту.

приматів для продовження абсурду варто перенести на собаку й kota.

Чому до дискусій про еволюцію не запрошують еволюціоністів, палеонтологів, біогеографів, екологів, а кличуть фізиків і систематиків, які працюють зі стаціонарними об'єктами й прогнозованими явищами й для яких непрогнозовані зміни об'єктів – катастрофа, артефакт чи абсурд?

Викладена тут і в попередніх працях автора [20, 26] система поглядів на відносність поняття “вид” може бути неприйнятною частиною колег уже тому, що всі звикли до стаціонарного виду й тлумачення видоутворення як спецефекту. Звільнення від догм продовжується...

1. Алтухов Ю. П. Вид и видообразование // Соросовский образовательный журнал. – 1997. – № 4. – С. 2–10.
2. Артемьев Ю. Т. Камень тоже предок Человека. – Казань, 2002. – 124 с. – (Интернет-версия: teleport.al.ru).
3. Берг Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей // Берг Л. С. Труды по теории эволюции (1922–1930). – Ленинград: Наука, 1977. – С. 95–311.
4. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. – Москва: Мир, 1989. – Том 1. – 667 с. – Том 2. – 477 с.
5. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Влияние конкуренции на структуру сообщества // Экология. Особи, популяции и сообщества. – Москва: Мир, 1989. – Том 2. – 667 с. – Том 2. – С. 238–243.
6. Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журнал общей биологии. – Москва, 1980. – Том 41, № 4. – С. 485–506.
7. Вишневский Д. О. Аналіз угруповань унгулят України з позиції сталой Хатчинсона // Вісник Луганського державного педагогічного університету. – 2002. – № 1 (45). – С. 195–197.
8. Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – Москва: Прогресс–Традиция, 1999. – 640 с.
9. Гиляров А. М. Виды сосуществуют в одной экологической нише // Природа. – 2002. – № 11. – С. 71–74.
10. Грант В. Расы и виды // Грант В. Эволюция организмов. – Москва: Мир, 1980. – С. 162–182.
11. Данилкин А. А., Марков Г. Г., Штуббе К. и др. Изменчивость и таксономия // Соколов В. Е. (ред.). Европейская и сибирская косули: систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана. – Москва: Наука, 1992. – С. 22–63.
12. Егоров Ю. Е. Стабилизирующий эффект случайной элиминации // Журнал общей биологии. – 1975. – Том 36, № 2. – С. 220–226.
13. Егоров Ю. Е. Механизмы дивергенции. – Москва: Наука, 1983. – 172 с.
14. Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – Киев, 1999. – 168 с.
15. Емельянов И. Г., Загороднюк И. В., Хоменко В. Н. Таксономическая структура и сложность биотических сообществ // Экология та ноосферология. – Дніпропетровськ, 1999. – Том 8, № 4. – С. 6–18.
16. Завадский К. М. Вид и видообразование. – Ленинград: Наука, 1968. – 404 с.
17. Загороднюк И. В. Политипические Arvicolidae Восточной Европы: таксономия, распространение, диагностика. – Киев, 1991. – 64 с. – (Ин-т зоол. АН Украины / Препринт № 10.91).
18. Загороднюк И. В. Пространственно-кариотипическая дифференциация серых полевок (Arvicolini, Rodentia) // Зоологический журнал. – 1991. – Том 70, вып. 1. – С. 99–110.
19. Загороднюк И. В. Політипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доповіді НАН України. – 1998. – № 7. – С. 171–178.
20. Загороднюк И. В. Вид в біології як неперервна система // Феномен співіснування двох парадигм: креационізму та еволюційного вчення / За ред. І. Г. Ємельянова. – Київ: Вирій, 2001. – С. 153–181.
21. Загороднюк И. В. Уровни таксономической и морфологической дифференциации европейских групп грызунов семейства Muridae // Доповіді НАН України. – 2001а. – № 5. – С. 151–157.
22. Загороднюк И. В. Номенклатура и система рода Arvicola // Водяная полевка. Образ вида / Под ред. П. А. Пантелеева. – Москва: Наука, 2001б. – С. 174–192. – (Серия "Виды фауны России и сопредельных стран").
23. Загороднюк И. В. Природа відмінностей у близьких видів: аналіз двійникових комплексів кажанів // Зоологічні дослідження в Україні на межі тисячоліть. – Кривий Ріг: І.В.І., 2001в. – С. 143–145. – (Мат-ли наук. конф., Кривий Ріг, 13–14 листопада 2001).
24. Загороднюк И. В. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*) // Доповіді НАН України. – 2002а. – № 9. – С. 185–191.
25. Загороднюк И. В. Аловиды сарни (*Capreolus*): природа відмінностей між ними і статус популяцій з України // Вісник Луганського державного педагогічного університету. – 2002б. – № 1 (45). – С. 206–222.
26. Загороднюк И. В. Види нижчих тетрапод України: у природі і на папері // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2003. – Вип. 33. – С. 80–90.
27. Загороднюк И. В. Инвазия как шлях видоутворення // Доповіді НАН України. – 2003а. – № 10. – С. 187–194.
28. Загороднюк И. В. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців // Доповіді НАН України. – 2003б. – № 11. – С. 179–187.
29. Загороднюк И. В., Ємельянов І. Г. Вид в екології як популяційна система та як компонент біотичного угруповання // Вісник Дніпропетровського ун-ту. (Серія Біологія, Екологія). – 2003. – Вип. 11 (Том 1). – С. 3–13.
30. Загороднюк И. В., Кавун К. Ю. Вікова мінливість як основа формування міжвидових відмінностей у гризунів (Muriformes) // Доповіді НАН України. – 2000. – № 3. – С. 174–180.

31. *Загороднюк И., Хазан М.* Филогения и биогеография группы "agapeus" (род *Sorex*): цитогенетический подход // Состояние териофауны в России и ближайшем зарубежье. – М., 1996. – С. 157–161.
32. *Кимура М.* Молекулярная эволюция: теория нейтральности. – Перевод с англ. под ред. Ю. П. Алтухова и Л. А. Животовского. – Москва: Мир, 1985. – 400 с.
33. *Комаров В. Л.* Учение о виде у растений. – Москва: Изд-во АН СССР, 1940. – 212 с.
34. *Кордюм В. А.* Эволюция и биосфера. – Киев: Наукова думка, 1982. – 264 с.
35. *Кэрролл Р.* Эволюция // Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных: – Перевод с английского. – Москва: Мир, 1993. – Том 3. – С. 141–168.
36. *Левонтин Р.* Генетика видообразования // Левонтин Р. Генетические основы эволюции. – Москва: Мир, 1978. – С. 167–193.
37. *Малева А. Г.* Об изменчивости зубов полевок (*Microtinae*) // Труды Зоологического Института АН СССР. – Л-д, 1976. – Том 66. – С. 48–58.
38. *Марков А. В.* Надвидовой таксон как система: модель эволюционного взаимодействия филумов // Современная систематика. Методологические аспекты / Под ред. И. Я. Павлинова. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1996. – С. 213–238. – (Сб. Тр. Зоол. музея МГУ, Том 34).
39. *Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. – Москва: Мир, 1968. – 598 с.
40. *Мина М. В.* Виды и внутривидовые подразделения у рыб // Мина М. В. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия / Под ред. А. В. Яблокова. – Москва: Наука, 1986. – С. 26–58.
41. *Павлинов И. Я.* Есть ли биологический вид, или в чем «вред» систематики? // Журнал общей биологии. – 1992. – Том 53, № 5. – С. 757–767.
42. *Павлинов И. Я.* Кластический анализ. – Москва: Изд-во Московского ун-та, 1990. – 159 с.
43. *Павлинов И. Я.* Слово о современной систематике // Современная систематика. Методологические аспекты. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1996. – С. 7–54. – (Сб. Тр. Зоол. муз. МГУ, Том 34).
44. *Панов Е. Н.* Граница вида и гибридизация у птиц // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. – Москва: Изд-во Московского ун-та, 1993. – С. 53–95.
45. *Протасов А. А.* Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсиколия. – Киев: Институт гидробиологии НАН Украины, 2002. – 105 с.
46. *Расницын А. П.* О Черной королеве, поступательности размножения и групповом отборе // Эволюционные исследования. Вавиловские темы. – Владивосток: БПИ, 1988. – С. 47–53.
47. *Рековец Л. И.* Градуализм, сальтационизм и неполнота геологической летописи // Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення / За ред. І. Г. Ємельянова. – Київ: Вирій, 2001. – С. 65–72.
48. *Рубцова З. М.* Критерии вида // Развитие эволюционной теории в СССР / Под ред. С. Р. Микулинского, Ю. И. Полянского. – Ленинград: Наука, 1983. – С. 296–306.
49. *Стегний В. Н.* Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. – Новосибирск: Изд-во Новосиб. ун-та, 1993. – 111 с.
50. *Тимофеева Е. К.* Косуля. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1985. – 224 с. – (Серия: «Жизнь наших птиц и зверей»). Вып. 8).
51. *Шварц Е. А., Белоновская Е. А., Второв И. П., Морозова О. В.* Интродуцированные виды и концепция биоценотических кризисов // Успехи современной биологии. – 1993. – Том 113, № 4. – С. 387–399.
52. *Шишкин М. А.* Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. – Москва, 1988. – Том 2. – С. 142–169.
53. *Энтвейн В. М.* Философия систематики. Книга первая: Методология, история, системный подход / Под ред. Я. И. Старобогатова и И. К. Лисеева. – Харьков: Ранок, 1999. – 368 с.
54. *Dobzhansky T.* A critique of the species concept in biology // Philosophy of Science. – 1935. – Vol. 2. – P. 344–355.
55. *Dubois A.* Nomenclature of parthenogenetic, gynogenetic and "hybridogenetic" vertebrate taxons: new proposals // Alytes. – 1990. – Vol. 8. – P. 61–74.
56. *Dubois A., Gunther R.* Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology // Zool. Jahrb. (Syst.). – 1982. – Vol. 109. – P. 290–305.
57. *Eldredge N.* The ontology of species // Vrba E. S. (ed.). Species and speciation. – Pretoria: The Transvaal Museum, 1985. – P. 17–21. – (Transvaal Mus. Monogr., N 4).
58. *Ghiselin M. T.* A radical solution to the species problem // Systematic Zoology. – 1974. – Vol. 23. – P. 536–544.
59. *Gollmann G.* Species concepts: a contrast of viewpoints // Amphibia–Reptilia. – 1996. – Vol. 17. – P. 295–301.
60. *Haffer J.* Superspecies and species limits in vertebrates // Z. zool. Syst. Evol.-forsch. – 1986. – Vol. 24. – S. 169–190.
61. *Häuser C. L.* The debate about the biological species concept – a review // Z. zool. Syst. Evol.-forsch. – 1987. – Vol. 25. – S. 241–257.
62. *Hotz H., Uzzell Th., Beerli P., Guex G.-D.* Are hybrid clonals species? A case for enlightened anarchy // Amphibia–Reptilia. – 1996. – Vol. 17. – P. 315–320.
63. *Hull D. L.* Are species really individuals? // Systematic Zoology. – 1976. – Vol. 25, N 2. – P. 174–191.
64. *Hutchinson G. E.* Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? // American Naturalist. – 1959. – Vol. 93. – № 870. – P. 145–159.
65. *Lewin D. A.* Three species concepts // Taxon. – 1981. – Vol. 30. – P. 609–613.
66. *Paterson H. E. H.* The recognition concept of species // Vrba E. S. (ed.). Species and speciation. – Pretoria: The Transvaal Museum, 1985. – P. 21–29. – (Transvaal Mus. Monogr., N 4).
67. *Thompson d'Arcy W.* On growth and form. – Cambridge, 1917. – XVI+793 p.
68. *Van Valen L.* Ecological species, multispecies, and oaks // Taxon. – 1976. – Vol. 25. – 233–239.
69. *Wiley E. O.* The evolutionary species concept reconsidered // Systematic Zoology. – 1978. – Vol. 27, N 1. – P. 17–26.
70. *Wayne R. K.* Cranial morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphological change // Evolution. – 1986. – Vol. 40, N 2. – P. 243–261.

Отримано: 10 листопада 2003 р.

Прийнято до друку: 11 березня 2003 р.