НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ • НАЦІОНАЛЬНИЙ НАУКОВО-ПРИРОДНИЧИЙ МУЗЕЙ
NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF UKRAINE • NATIONAL MUSEUM OF NATURAL HISTORY

GEO&BIO

ТОМ VOL. 25 2023

Вісник Національного науково-природничого музею
Proceedings of the National Museum of Natural History

НАУКОВИЙ ЖУРНАЛ • ВИДАЄТЬСЯ З 2001 РОКУ • ВИХОДИТЬ ДВА РАЗИ НА РІК • КИЇВ
SCIENTIFIC JOURNAL • FOUNDED IN 2001 • SEMI-ANNUAL • KYIV

Зміст

музеологія

Загороднюк, І. Шлях зоолога Срібної доби: практики польової роботи, добування і колекціонування матеріалу **3**

Протасов, О. Еволюційна система біосфери: діалектичний підхід **32**

Різун, В., В. Дедусь, Г. Гуштан, К. Гуштан, І. Коновалова, [та ін.]. Репрезентативність біоти західної частини України в датацентрі «Біорізноманіття України» [англ.] **51**

геологія та палеонтологія

Веклич, О. Деякі пізньокрейдові аглютиновані види форамініфер Північної окраїни Донбасу **64**

Гриценко, В., К. Руденко. Ревізія силурійських коралів (Anthozoa: Heliolitoidea) із колекції Національного науково-природничого музею НАН України [англ.] **75**

Дернов, В. Перша знахідка іхнофосилій *Cochlichnus* у пенсильванських континентальних та морських відкладах Донецького басейну, Україна [англ.] **109**

біологія та екологія

Ваш, Г., І. Гаднадь, Е. Когут, С. Коложварі. Досвід дослідження метеликів з використанням світлових пасток у населеному пункті: вплив метеорологічних факторів і змін місячних фаз [англ.] **121**

Contents

museology

Zagorodniuk, I. The way of the Silver Age zoologist: practices of field work, capturing and collecting material

Protasov, O. The evolutionary system of the biosphere: a dialectical approach

Rizun, V., V. Diedus, H. Hushtan, K. Hushtan, I. Konovalova, [et al.]. Representativeness of biota of the western part of Ukraine in the Data Centre 'Biodiversity of Ukraine'

geology & paleontology

Veklych, O. Some Late Cretaceous agglutinated species of foraminifera of the Northern outskirts of Donbas, Ukraine

Grytsenko, V., K. Rudenko. A revision of Silurian corals (Anthozoa: Heliolitoidea) from the collection of the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv)

Dernov, V. The first record of trace fossils *Cochlichnus* from the Pennsylvanian continental and marine rocks in the Donets Basin, Ukraine

biology & ecology

Vass, G., I. Hadnagy, E. Kohut, I. Kolozsvári. Experience from a light trap Lepidoptera survey in a populated settlement: effects of meteorological factors and changes in lunar phases

© Національний науково-природничий музей НАН України

Дятлова, О. Бабки Молдови: оновлений контрольний список одонатофауни [англ.] **134**

Заморока, А., О. Михайлюк-Заморока. Пропозиції щодо уніфікації національної номенклатури скрипунових (Coleoptera: Cerambycidae) із фавни України та деяких екзотів. Частина IV: підродина (Lamiinae) **141**

Комлик, Ю., О. Пономаренко. Аналіз активності угрупувань птахів у міських парках: приклад з містом Дніпро (Україна) **157**

Марковська, О. Біотопні преференції в групах близьких видів: приклад з *Sylvaemus* (Mammalia) [англ.] **166**

Петренко, Н., В. Пєсков, Є. Улюра. Морфологічна диференціація Anura (Amphibia) у пізньому онтогенезі: аналіз популяцій *Rana temporaria* з регіону Карпат **176**

Сурядна, Н., Г. Микитинець. Земноводні роду *Rana* степової зони України: стан популяцій, поширення та особливості екології [англ.] **187**

Dyatlova, O. Dragonflies of Moldova: an updated checklist of the Odonatofauna **134**

Zamoroka, A., O. Mykhailiuk-Zamoroka. Proposals for unification of the national nomenclature of longhorn beetles (Coleoptera: Cerambycidae) of the Ukrainian fauna and some exotic taxa. Part IV: subfamily Lamiinae **141**

Komlyk, Yu., O. Ponomarenko. Analysis of the activity of bird communities in city parks: a case study of Dnipro City, Ukraine **157**

Markovska, O. Biotope preferences in groups of closely related species: a case study of *Sylvaemus* (Mammalia) **166**

Petrenko, N., V. Peskov, E. Ulyura. Morphological differentiation of Anura (Amphibia) in the late ontogenesis: analysis of *Rana temporaria* populations from the Carpathian region **176**

Suriadna, N., G. Mykytynets. Amphibians of the genus *Rana* in the steppe zone of Ukraine: population status, distribution, and ecological features **187**

хроніки

Михаленок, Д. Зоолог Сергій Парамонов: Хемогенез — нова теорія еволюції (до 130-річчя від дня народження) **202**

Придатко-Долін, В. Юрій Дуброва (1955–2023) — біолог з України, якого чув світ: нотатки до біографії **227**

chronicles

Mikhalenok, D. Zoologist Sergiy Paramonov and his 'Chemogenesis—A New Theory of Evolution' (to the 130th anniversary of his birth) **202**

Prydatko-Dolin, V. Yuriy Dubrova (1955–2023), a biologist from Ukraine heard by the world: notes on his biography **227**

GEO&BIO 2023, том 25

Підписано до друку 14.12.2023 р. Формат 60×84/8. Папір офсетний.
Гарнітура Minion Pro. Ум.-друк. арк. 30,25. Обл.-видав. арк. 22. Наклад 100 прим.

Друк: ТзОВ «Простір М»
Свідоцтво ДК №2116 від 21.04.2005 р. про внесення до Державного реєстру видавців України
вул. Чайковського, 27, Львів, 79000 Україна; тел.: (0320) 261-09-05; e-mail: prostir@litech.net

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 3–31
https://doi.org/10.53452/gb2503

The way of the Silver Age zoologist: practices of field work, capturing and collecting material

Igor Zagorodniuk

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

article info

key words

field zoology, animal trapping, capturing methods, museum collections.

correspondence to

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

article history

Submitted: 23.10.2023. Revised: 04.12.2023. Accepted: 30.12.2023

cite as

Zagorodniuk, I. 2023. The way of the Silver Age zoologist: practices of field work, capturing and collecting material. *GEO&BIO*, **25**: 3–31. [In Ukrainian, with English summary]

abstract

The article is an essay on the formation and development of professional zoological research in Ukraine, with a focus on the study of terrestrial vertebrates, especially mammals, in particular during long-distance and long-term expeditionary trips and under conditions of stationary field research at biological stations. The heyday of such research is equated to the well-known renaissance of cultural processes of the late 19th and first third of the 20th century, but in field zoology such processes continued throughout the second third of the 20th century. The key features of the zoologists and field zoology of the Silver Age were constant (in fact, year-round) route excursions around the vicinity of large cities or various types of biological stations, as well as long-distance wagon-type collective expeditions, constant presence in nature with a gun more than with any type of trap, high specialisation on objects that could be obtained by shooting and were not small-sized and generally traditional hunting targets, linking the objectives of expeditions to material collection more than to observations (and, in fact, feedback, i.e. justification of expedition goals by the needs of collections accumulation). Special attention is paid to the traditional methods and volumes of material collecting. The changes in the practices of large expeditions and the factors of their extinction are considered. In particular, the latter is associated not so much with the disappearance of the need for material as with changes in the tasks of its analysis and the emergence of alternative, primarily live methods of studying certain species, as well as a departure from paradigmatic guidelines for describing and analysing the biotic diversity of regions and revising the taxonomy of groups and studying species variability using traditional systems of features, criteria, and approaches. The article analyses the value of the samples collected during the Silver Age and the tasks, motives and sources of enriching modern collections after the loss of the classical system of mass collection of morphological material.

© 2023 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Licence (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Шлях зоолога Срібної доби: практики польової роботи, добування і колекціонування матеріалу

Ігор Загороднюк

Резюме. Нарис про формування і розвиток в Україні професійних зоологічних досліджень з наголосом на дослідження наземних хребетних, а надто ссавців, зокрема під час дальніх і тривалих експедиційних виїздів та умовах стаціонарних теренових досліджень на біостанціях. Період розквіту таких досліджень прирівняно до відомого ренесансу культурологічних процесів кінця XIX і першої третини XX століття, проте в польовій зоології такі процеси тривали і всю другу третину XX ст. Ключовими ознаками (особливостями) зоологів і польової зоології «Срібної доби» були постійні (фактично цілорічні) маршрутні екскурсії околицями великих міст або різного типу біостанцій, а також дальні колективні експедиції обозного типу, постійне перебування в природі з рушницею більше, ніж з будь-якими типами пасток, висока спеціалізація на об'єктах, які можна було здобувати пострілом і які були недрібнорозмірними і загалом традиційними об'єктами полювання, прив'язка задач експедицій до збору матеріалу більше, ніж до спостережень (і, по суті, зворотний зв'язок — обґрунтування цілей експедицій потребами накопичення колекцій). Окрему увагу приділено традиційним способам і обсягам збору колекційного матеріалу. Розглянуто зміни у практиках великих експедицій і фактори їх згасання. Зокрема, останнє пов'язано не так зі зникненням потреб у матеріалі, як зміною задач його аналізу і появи альтернативних, насамперед прижиттєвих методик вивчення тих чи інших видів та відходу від парадигмальних настанов з опису й аналізу біотичного різноманіття регіонів та ревізії систематики груп і вивчення мінливості видів за традиційними системами ознак, критеріями та підходами. Проаналізовано тему цінності зібраних в період срібної доби колекцій і задачі, мотиви та джерела наповнення сучасних колекцій після втрати класичної системи масового збору морфологічного матеріалу.

Ключові слова: польова зоологія, здобування тварин, методи відлову, музейні колекції.

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

Передмова

Період великих експедицій XVIII–XIX століть, який став золотою ерою славних природознавців-мандрівників, в числі східноєвропейської когорти яких є такі відомі імена, як Йоган Ерклебен (1744–1777), Йоган Гюльденштадт (1745–1781), Петр Паллас (1741–1811), Едуард Еверсманн (1794–1860), Олександр Нордманн (1803–1866), Микола Миклухо-Маклай (1846–1888), Максиміліан Сила-Новицький (1826–1890) та ін., поступово минув. Фіналом цього періоду стало формування регіональних дослідних центрів та академій, що відбулося на межі XIX й XX століть. Уже наприкінці XIX ст. почалося формування нової когорти науковців, які продовжили справу своїх попередників, проте розвивали свої дослідження вже не як загально-природничі, а як орієнтовані на певні об'єкти, інколи й регіони, і які практично завжди базувалися на новостворених установах — університетах, краєзнавчих музеях, академіях тощо [Mazurmovych 1972; Zagorodniuk 2022].

Автор не раз задавався питанням, як науковці минулого шукали і здобували матеріал для досліджень, виявляли ті чи інші види тварин і описували їхню морфологію, будову, екологію, репродукцію. До цієї теми автор вже звертався 20 років тому у статті «Ціна життя тварини з точки зору зоолога» [Zagorodniuk 2003], проте викладені тоді міркування, хоч і пройшли випробування часом, потребують переосмислення, оскільки й практики польової роботи зазнали помітних змін. Передусім це стосується хребетних, бо саме для них, а надто ссавців, відбулися тектонічні зсуви у практиках і способах збору матеріалу. Ці нові сенси заперечують відлов диких тварин з метою їх колекціонування, попри збереження практик господарювання, що призводять до неконтрольованого нищення популяцій багатьох видів, а почасти й цілих екосистем. А до «традиційних» практик рурального господарювання з неконтрольованим нищенням шкідників сьогодні додалися й зони бойових дій, вплив яких на біоту набув катастрофічних масштабів, з чим ще належить розбиратися науковцям.

На початку 2000-х і згодом в Україні було організовано і проведено декілька Теріологічних шкіл, присвячених розвитку й поширення нових сучасних форм теренових досліджень (зокрема, школи 2002 та 2017 років). Тепер живопастки, фотопастки, ультразвукові детектори, логери, дрони, визначення за рештками тощо стали нормою багатьох досліджень, надто в заповідниках, куди колись в першу чергу й їхали за матеріалом і де тепер заборонено збирати матеріал з вилученням з природи. Відбувається і переоцінка вже накопичених колекцій як основи уявлень про біорізноманіття, з пошуком і виявленням нових можливостей їхнього аналізу відповідно до нових задач (екстракція ДНК, 3d-морфологія, нові «тонкі» ознаки, тощо).

Ці цілком зрозумілі з погляду сучасності зміни затьмарили наше минуле і те, на чому формувалися сучасні знання, чим жили наші вчителі, як вони розробляли таксономію, морфологію, фауністику та інші аспекти, пов'язані зі здобуванням матеріалу в природі. У срібну добу навіть міські парки чи передмістя були як тепер деякі заповідники. Тоді зоолог-хребетник не мислив себе без рушниці й по суті був і польовиком, і мандрівником, і колектором, і мисливцем. Він довершено знав біологію й екологію «своїх» груп, вмів розрізняти види у всіх їх проявах, вікових і сезонних аспектах, був знавцем біорізноманіття.

Це такі самі люди, як і герої чи автори «Таємничого острова» Ж. Верна, «Супутника слідопита» М. Формозова, «Мисливця» Дж. Хантера, «Землі шарудіння» Дж. Даррелла, «Дерсу Узала» В. Арсеньєва, «Наука джунглів» Дж. Корбетта тощо. Є й вагома поличка українських видань, як от «Понад берегами північного полярного моря» І. Барабаша-Никифорова [Barabash-Nykyforiv 1929], «Тварини-будівельники» Г. Сележинського [Selezhynsky 1969], «За рідкісними тваринами» М. Щербака [Scherbak 1977], «Мисливська атлантида Карпат» І. Чудійовича [Chudiyovych 2017]. Навколо і за участі таких фахівців і формувалися наукові школи, здійснювалися великі експедиції, створювалися колекції зоологічних музеїв. Врешті, саме ними формувався і зберігався погляд на незмінні цінності самого біологічного матеріалу як об'єктивної основи будь-якого дослідження.

Власне, в цьому всьому спектрі вирізняється одна тема, що по суті стала забутою, а в окремих проявах і табуйованою, — організація великих експедицій з дослідницькою і колекторською метою та здобування матеріалу для колекцій і подальших досліджень, включно з пошуками й описами нових видів. Надто це стосується періоду досліджень, названого тут «срібна доба» (або срібний вік) за аналогією до періоду культурного розвою кінця XIX і першої третини XX століть. В зоології цей вік тривав до 1950-х або й 1970 років, коли було мінімум стаціонарних досліджень з налагодженим побутом і місцями роботи, а були великі або й малі експедиції, якщо не зовсім дальні, як от кавказькі, центрально-азійські, забайкальські, далекосхідні, мурманські, сахалінські або африканські, то у кожному разі у віддалених диких куточках «ближчих атлантид» — у гірському Криму, Карпатах, Поліссі, надморських заповідниках, степах Приазов'я і Слобожанщини. Фактично то все зникло десь на межі «епохи застою» 1965 та пізніших років, яка охопила всі заточені в СРСР країни, а, отже, й Україну.

У тексті вжито декілька скорочень назв установ, які згадані не раз по тексту і історія досліджень в яких тісно пов'язана як у сенсі експедиційної активності та місць роботи зоологів, так і місць формування зоологічних колекцій та експозицій, зібраних їхніми співробітниками:

ЗМАН — Зоологічний музей ВУАН,

Зообін (ЗБІ) — Зоолого-біологічний інститут ВУАН,

ІЗАН — Інститут зоології АН УРСР (згодом НАН України),

ННПМ — Національний науково-природничий музей НАН України,

ЗМКУ — Зоологічний музей Київського національного університету імені Тараса Шевченка.

І. Загальна ситуація

В цьому розділі мова, насамперед, піде про ссавців, і не всіх, а про ту розмірну групу звірів, яку не здобувають звичайною рушницею, тобто не «традиційних» мисливських звірів, а звірів дрібніших, яких часто відносять до «мікромамалій» та «мезомамалій», тобто від землерийки чи нетопира до ховраха, сліпака або тхора. Щодо розмірної ієрархії птахів, то тут мова по суті іде про всі види, тому люди, які їх здобували дуже часто були шанувальниками полювання по перу або й професійними орнітологами, які принаймні за сумісництвом мали інтереси в інших галузях зоології — теріології, паразитології тощо. Звісно, завжди існують межові варіанти, про які дискутувати тут не будемо. Тут про те, за чим «нормальний мисливець» не буде ходити і тим паче на що не буде витрачати набої, бо, окрім всього іншого, «зайві» патрони — то не тільки чимала вага, але й додаткові фінансові витрати, тому не тільки знання й уміння, але й влучність та розсудливість були в пошані.

Дослідники минулого не мали тих знарядь для виявлення і здобування звірів, які тепер мають всі. Ми дуже часто стикаємося з такою проблемою знову й знову, коли опиняємося в оточенні дикої природи, коли треба здобути тварин із будь-якою метою — хоч дослідницькою (або наближеною до цього), хоч з утилітарною (зокрема й аменсальною, для «зачистки» простору). Без пасток Геро або Шермана, без капканів або ловчих тенет. І, звісно, без фотопасток чи детекторів, які точно в такій ситуації не допомогли би. Бо потрібні власне здобуті тварини.

1.1. Умови і можливості

Багато можна й не писати. Достатньо уявити, що немає Інтернету, мобільного зв'язку, а телефонів є лише 10 на все місто, і всі на одному ручному комутаторі; немає поняття акумулятора, батарейок або світлодіодів; не існують маршрутки та електрички, а автомобілі або моторні човни є тільки в ексклюзивному вжитку; картонно-фанерний чемодан або брезентовий речмішок — це всі дорожні зручності, бо анатомічних рюкзаків, полару, карематів, вібрамів, зіперів, целофану, термобілизни, пластикових фляг, термосів, кемпінг-газу та репелентів ще не існує як понять.

А ще це все помножимо на відсутність регулярних перевезень, доступних людських акомодацій, зручних інструментів, нормальної оптики, упаковок. Та часом навіть мати спирт, мило, засоби гігієни, віск для свічок чи гас для керосинок, дорожню медаптечку й навіть нормальний зошит для записів — все це часом ставало нереальними мріями одержимих і натхненних дослідників. Годі казати про неоднозначне ставлення до них пересічного люду або місцевої влади, рідних та сусідів по життю.

За таких умов їхати без надії влізти в потяг з громіздким вантажем, у важкому льоні чи брезенті, без нормальних побутових умов, часто без змінного взуття, але з кілограмами набоїв, і при тому таскати за собою десятки або сотні шкірок і нечищених черепів — все це могли далеко не всі. І все це можна було реалізувати головним чином групами, тільки в системі опорних точок (напр. стаціонарів системи захисту рослин, протичумної служби або лісництв, навчальних баз вузів, локальних музеїв тощо). Тому завжди була виразна спеціалізація дослідників на тих зразках, які легше добуваються і транспортуються, а заодно і дають (забезпечують) додаткові можливості, як-от їжу, обмін тощо.

Готуючи статті про науковців минулого (наприклад, про Богдана Волянського: [Zagorodniuk 2015] чи про Леоніда Портенка [Prydatko-Dolin 2021]), ми щоразу намагаємося уявити те, як вони організовували свою роботу, побут, переміщення; як вони здобували і опрацьовували матеріал, консервували зразки, як вони взаємодіяли з місцевими, як уникали проблем

[1] Для кращої стрільби по малих об'єктах (що й полегшувало й спорядження) використовували малі калібри (18 32) та напівзаряди з найбільш дрібним шротом.

у непрості часи соціальних катаклізмів і воєн, як музеєфікували зразки, а також як налагоджували комунікацію з колегами й «місцевими авторитетами», як писали і друкували статті. І як врешті зібрані ними зразки дійшли до наших днів, попри зміни режимів, назв і підпорядкувань установ, війн та революцій, голодоморів і політичних репресій, епідемій та інших лихоліть.

Отже, 1) їхали своїм ходом і точно без експедиційного транспорту, якщо не рахувати коней чи волів, запряжених у підводу; 2) працювали тільки у світлу пору і переважно в теплу пору року, 3) орієнтувалися на стаціонари, з якими треба було домовлятися або бути в їх системі, 4) пов'язували цілі й задачі з актуальними задачами країни, зокрема, займалися прогнозами чисельності шкідників та розробкою методів їх контролю (знищення), «покращенням мисливських угідь», вивченням тваринного населення лісосмуг або водосховищ і наданням рекомендацій щодо «покращення» складу фауни; 5) мали повну власну відповідальність за консервацію, транспортування та зберігання зразків і передачу їх до центральних музейних зібрань[4].

Очевидно, що, окрім здобування, важливим засобом була й фотодокументація знахідок і трофеїв, а за відсутності такої можливості їх замальовка [Veselskyi 2022]. При загалом обмеженій інформації про далекі фауни, для вивчення яких й споряджали експедиції, особливо важливими ставали саме збір і фіксація зразків (а спочатку їх виявлення і здобування, чому присвячено наступний розділ), що дозволяло в подальшому і перевіряти визначення, і порівнювати матеріали з різних регіонів, виявляти та описувати нові для регіону або й для науки в цілому види.

Одним із найдоступніших і найдешевших способів пересування за відсутності автомобільного чи гужового транспорту і нормальних доріг був водний транспорт (передусім човни), який широко практикували у всіх регіонах, де були великі водні артерії, хоч на Поліссі, хоч на Далекому Сході (рис. 1). Так, водні зоологічні експедиції по Дніпру описано і у Миколи Шарлеманя та Л. Портенка [Charlemagne 1926; Portenko 1928]. У такому разі човни були й транспортом, і обозом. Звісно, у степах та інших аридних регіонах мандрівки здійснювали на підводах (вперше про це читаємо у Гійома Боплана [Beauplan 1660]), а коли вже з'явився автотранспорт, то поступово експедиції стали перетворюватися на стаціонарні, і транспорт був лише засобом доставки загонів і постачання ресурсів.

---

[2] Нагадаю пару прикладів: Мигулін писав про те, що весь наклад видання «Ссавців Харківської губ.» 1917 р. [Mygulin 1917] пропав, проте, на щастя, окремі примірники збереглися; Барабаш-Нікіфоров у передмові до «Нарису фавни степової Наддніпрянщини» [Barabash-Nykyforiv 1928] пише: «... року 1918, дякуючи допомозі відомого місцевого видавця А. Г. Авчиннікова, рукопис було прийнято до друку й навіть віддано складати до друкарні Губерніяльного Земства. Однак, події, що незабаром після цього розгорнулися, і смуга виключно тяжких переживань, що спали на долю Катеринослава, в зв'язку з безперестанною зміною режимів, смерть самого А. Г. Авчиннікова й мій од'їзд з Катеринослава, одсунули видання книги на певний час. Року 1921 я спробував був розшукати й відновити свою роботу, але ці заходи мої лишилися майже без жодних наслідків. Рукопис, одданий до друку, було загублено, вдома в мене з нього збереглися лише уривки чорнеток, а досить чималий колекційний матеріял, як виявилося, нещадно знищено було махновцями.»

[3] Іван Тарасович Сокур розповідав мені, що свою першу дисертацію [Sokur 1940] в зоні степових лісосмуг Приазов'я він робив на велосипеді зі щоглою і парусом — у такий спосіб він долав десятки кілометрів між точками обліку і таборування. Подібну історію повідав Василь Іванович Придатко-Долін, коментуючи його статтю про дослідження ведмедів білих [Pydatko-Dolin 2022]: «під час експедиції на Архіпелаг Північна Земля діставався далеких мисів на лижах, із попутним вітром, закріплюючи лижні палки до бічних ділянок рюкзака і чіпляючи до них шматки брезенту, або навіть відкидаючи на них клапан рюкзака «Єрмак». Це вітрило дійсно допомагало. А під час експедицій у гори Дрім-Хед (о. Врангеля) в 1970-х усі ходили в маршрути із совковими лопатами: ними били сходини, розвідуючи барлоги, закривалися від хуртовини, і на них же з'їжджали вниз, у долину».

[4] Тут ми не торкаємося теми налаштування і транспортування спорядження, зокрема, зброї й набоїв, без чого неможливо було здобувати значну частину матеріалу, мати провіант, убезпечувати подорож.



Рис. 1. Експедиційні миті з життя зоологів: 1) експедиція Анатолія Федюшина по Прип'яті (1928); 2) Михайло Розанов в Кримському заповіднику (1917); 3-5) експедиція Зоологічного музею КДУ на Амур 1961 р.: 3) один із експедиційних човнів (Леонід Смогоржевський та Богдан Кістяківський); 4) Леонід Смогоржевський за опрацюванням матеріалу; 5) Богдан Кістяківський за препаруванням зразків; 6) Юрій Яніш — один з активних учасників низки виїздів київських зоологів в поля, бл. 1960 р. (джерела: нарис про Федюшина http://bio.bsu.by/zoomuz/2.phtm, архів А. Сироткіної; амурські фото з архіву Л. Прокопчук, архів Є. Яніш).

Fig. 1. Moments from the life of zoologists during expedition: 1) Anatoly Fediushyn's expedition along the Pripiat River (1928); 2) Mykhailo Rozanov in the Crimean Reserve (1917); 3–5) expedition of the Zoological Museum of KSU to the Amur River in 1961: 3) one of the expedition boats (Leonid Smohorzhevskyi and Bohdan Kistiakivskyi); 4) Leonid Smohorzhevskyi processing the material; 5) Bohdan Kistiakivskyi dissecting the samples; 6) Yurii Yanish, one of the active participants in a number of field trips of Kyivan zoologists, ca. 1960 (sources—essay about Fediushyn http://bio.bsu.by/zoomuz/2.phtm, archive of A. Sirotkina; Amur photos—from archive of L. Prokopchuk; archive of E. Yanish).

1.2. Доступні способи лову

Завданням будь-яких польових зоологічних досліджень є збір даних про видовий склад угруповань, присутність, чисельність, біотопний розподіл та популяційну структуру видів, особливості їх екології та репродукції (живлення, розмноження тощо). В попередні часи в основі більшості методик дослідження було добування і відлов тварин, як з метою прижиттєвих досліджень (мічення, біометрія, визначення репродуктивного статусу тощо), так і з метою накопичення порівняльного морфологічного та іншого матеріалу (для прикладу, шлунків для подальшого вивчення живлення або інших органів для виявлення паразитів). При цьому в експедиціях, що передбачали роботу на маршрутах і, відповідно, постійну зміну місць перебування, здебільшого практикувалися незворотні відлови, тобто здобування тварин із наступним їх препаруванням і виготовленням відповідних зразків (шкірки, черепи, препарати різних органів) або суцільну фіксацію у спирті або формаліні. Останній підхід, як і перетримування живих звірків у садках для подальшої передачі їх до віварію та лабораторних досліджень, звичайно застосовували тільки для дрібних тварин.

Згадані практики супроводжувалися кількома незворотними процесами, з яких важливо назвати такі п'ять: витрачання запасів провіанту, набоїв та інших розхідних матеріалів, переповнення ємностей (боксів, бідонів, садків тощо), накопичення поломок і втрат засобів здобування, включно з пастками, сітками, зброєю тощо, наростання втоми дослідників і різного роду проблем з екіпіруванням і здоров'ям, а також обмеженнями в термінах проведення експедицій, пов'язаними з періодами активності або репродукції об'єктів дослідження. Звісно, завжди були можливості планування експедицій з базовими таборами та радіальними маршрутами, проте нерідко маршрут був одним великим колом або ламаною лінією, зі суттєво рознесеними точками його початку й кінця. Тому все це накладало обмеження на терміни і тривалість експедицій, обсяги та способи здобування тварин. І все це треба було чітко планувати, беручи до уваги безліч факторів — і біологію тварин, і природу регіону досліджень, і логістику.

Про алгоритми і способи здобування зоологічного матеріалу напевно варто було б готувати окрему велику статтю, якщо не посібник, який і тепер напевно став би корисним для всіх, хто вимушено або за характером діяльності має постійний контакт з дикою природою, включно з господарниками, лісниками, військовими. Проте основна мета наведеної далі інформації — саме окреслення й аналіз поширених практик збору наукового матеріалу в експедиційних умовах, тобто аналіз того, що практикувалося дослідниками в умовах індивідуальної (на маршрутах) або колективної (в умовах великих експедицій) польової роботи. Таких основних напрямків можна назвати сім.

Використання вогнепальної зброї. Цей спосіб здобування матеріалу був найголовнішим в усі періоди і в усіх умовах і неможливо знайти хоча б один опис неозброєної належним чином експедиції Срібної доби. Очевидно, його головна перевага полягала у можливості точного прицілювання, дистанційного й точкового враження здобичі. При цьому для досягнення своєї мети дослідники також застосовували найрізноманітніші техніки, включно з традиційними мисливськими, такими як пошук і скрадування звіра, засідка, оклад, прогон, маршрут тощо. В залежності від розміру об'єкту для його здобування використовували різні типи набоїв і рушниць, включно зі зміною гладкоствольної зброї нарізною. Завжди були і тепер є шанувальники малокаліберних рушниць, важливих для здобування дрібно-розмірних тварин. І тепер така зброя, яку нерідко називають «садовою», дуже популярна у Північній Америці як один із засобів боротьби з небажаними коменсалами (таких як пацюки, інші дрібні гризуни, деякі горобині птахи)[5]. Від київських герпетологів не раз доводилося чути, як вони стріляли не по

[5] Такі практики, що отримали назву вермінтерства (varmint — шкідник), приктикуються як фермерами, так і службами пест-контролю (pest-control), у нас відомими переважно як служби дератизації [Leopold et al. 1964; Hutton & Dobson 1993]. З огляду на добробут тварин і можливість появи і втечі «подранків» останніми роками при пест-контролі у переліку «відносно гуманних методів — ціанід, альфа-хлоралоз, електричні пастки і "добре продумані пастки", які зазвичай вбивають швидко і без особливих страждань» [Mason & Littin 2003].

об'єктах, а по присадах, у т.ч. по заздалегідь розкладених камінцях, що дозволяло упіймати шокованих струсом, фактично контужених тварин (наприклад, ящірок).

Холодна зброя — зброя наших пращурів, яка при вмілому використанні теж дозволяла отримати необхідні матеріали. Однією з її переваг було те, що вона дозволяла не тільки економити коштовні вогнепальні заряди, а й була більш безпечною і доцільною у межах населених пунктів та їхніх околиць. Тому є цілком вірогідним, що практики з використання окремих різновидів цієї зброї були дуже поширеними і досить ефективними. Так, було неочікувано дізнатися, що у щоденниках Вс. Великанова [Kuzmenko 2017] більшість записів про здобування тварин (переважно птахів) стосувалася його вмілого користування рогаткою. Свого часу серед зоологів також досить популярними були легкі пневматичні рушниці. Крім того могли практикуватися й більш витончені методи, зокрема стрільба з арбалета та метання пращі. Згадки про використання арбалетів з мисливською метою в літературі зустрічаються доволі часто (наприклад, [Muzyka 2021]), проте у давніших зоологічних виданнях автор про це не читав, хоча в моїй родині (батько з Поділля) практики використання арбалетів з метою добування поживи (голуби, зайці тощо) були відомі.

Немеханічні пастки в експедиційних умовах є одними зі звичайних знарядь, якими послуговуються в усіх випадках, коли є час, а також потреба економити набої. Такими є різного роду ловчі ями, канавки, петлі, сітки. Всі вони не тільки активно використовувалися в минулому, але й практикуються дотепер, проте з адаптаціями до поточних задач і вимог закону. Очевидними перевагами цього способу здобування є менше пошкодження упійманих тварин, можливість здобування більшого набору видів, зокрема з потайним або нічним способом життя, а також прижиттєве дослідження без потреби колекціонування.

Так, практику ловчих канавок, які в «класичних» описах представлені глибокими ровами (щонайменше на два штики лопати, тобто 50–60 см) з навісними стінками, тепер застосовують в мініверсіях для лову дрібних мишовидих і землерийок. Відповідно, канавки тепер риють лише на 0,5 штика (10–15 см) [Kondratenko & Foroschuk 2006] або рекомендують робити тільки неглибокі направляючі розміром з кулак, з 1,5–2-літровими ПЕТ-пляшками на краях і поворотах канавки [Zagorodniuk 2003]. Окрім того, канавки ефективні при розборі листя, сіна або хмизу, коли звір, що тікає, спрямовується канавкою до точки захоплення або наперед встановленої сітки чи пастки.

Одним з поширених методів лову були різного роду петлі, які ставили як на субстраті, так і на проходах, на різній висоті, залежно від об'єкту, на який йшло полювання; якщо для зайців вистачало й тонкої мотузки, то вже на хижих і ратичних потрібно було використовувати жорсткі дроти, троси різного перетину. Такі петлі досі збереглися в багатьох регіонах у користуванні «сільського» браконьєрства. Так само до вельми поширених засобів лову належали різного роду сітки, якими ловили, зокрема, зайців: такі опадні сітки (з комірками по 3–8 см) накривають жертву при її ударі, і їх використовували не тільки для здобування, але й для відлову тварин з метою їх переселення [Radchuk 1963]. Сучасні «павутинні» сітки для лову кажанів та дрібних птахів використовують той самий ефект, проте в них застосовано принцип кишеньок, утворених провисаннями сітки між натягнутими мотузками, завдяки чому кажан або птах зависає в сітці [Tyschenko 2002].

Методики лову сітками важливі в усіх випадках, коли бажану здобич неможливо заманити на приманку; окрім того, вони малотравматичні, але зоологи (на відміну від браконьєрів) використовують їх надзвичайно рідко. Виключення складають павутинні сітки та може ще спеціальні великі пастки з сіток, що використовуються на пунктах відлову та кільцювання птахів. Ще із сіткових і петельних ловчих засобів варто згадати самозатяжну петлю на тичині [Prokopenko 1989] та найзвичайніший сачок — ці два знаряддя особливо ефективні при виявленні тварини на присаді або біля нори і дозволяють здобути живу особину. (До речі, орнітологи і тепер нерідко використовують сачок для відлову птахів, які гніздяться в норах, наприклад,

ластівки берегової. Також пригадую неодноразові розповіді про лови тушканів у світлі фар мотоцикла, про що колись розповідали єгері Чорноморського заповідника.)

Механічні пастки, самостріли. Різноманіття таких механічних засобів лову надзвичайне, проте далеко не всі вони можуть бути сконструйовані в експедиційних умовах з підручних засобів, а тому їх в експедиціях використовували обмежено. Проте вони є дуже вигідними, якщо види йдуть на приманку і якщо такі пастки можна зробити на місці (нерідко траплялися не тільки брак наперед готових пасток, але й обмежені можливості комплектування ними обозу експедиції). У частині випадків такі пастки важливі не тільки для лову звіра з метою дослідження або колекціонування, але й задля зменшення небажаних контактів у випадку постійних відвідувань тваринами місць базування та продуктових запасів. Приклад пастки на дрібних ссавців, зробленої з підручних матеріалів, показано на фото (рис. 2, *а*); її ідею привезено від тайгових колег (І. Шейгас, особ. повід.). Власне, саме мешканцями лісів — поліщуками й тайговиками було розроблено велику кількість пасток-самоловів для різного звіра, про що можна дізнатися у низці спеціальних довідників [Dementiev 1971; Gerasimov 1990]. Зокрема, у першому з них є розділи «Знаряддя добування мисливських тварин» та «Способи здобування мисливської продукції», а в другому — детально окремими розділами описано такі засоби, як (за змістом) «дугові защемлеві капкани, давильні капкани, дерев'яні переносні самолови, дерев'яні стаціонарні самолови, живоловки переносні, стаціонарні живоловки, ловчі садки та двори, сітки» [Gerasimov 1990][6]. Такі засоби по суті не старіють і не втрачають своєї ефективності, проте більшість з них заборонені сучасним законодавством.

Активне здобування, тварин — це по суті ручна робота, яка вимагає знань біології видів і спеціалізації на тих чи інших їх групах. Серед таких підходів — розкопування нір, розбір сіна, виливання водою, використання вудилищ, махалки, а також загін тварин у вже згадані сітки або ями та лов сачками. Всі ці методики неодноразово апробовані чи не кожним зоологом (зокрема й автором) і пов'язані з пошуком місць регулярного перебування тварин, передусім захистків, сховищ та інших місць відпочинку або й місць підгодівлі.

Слід окремо згадати такий важливий у недавньому минулому вид господарської діяльності, як скиртування сіна та соломи. Копиці, стоги та скирти були характерним місцем мешкання багатьох дрібних ссавців (полівок, мишаків та мишей), для яких вони були і середовищем, і кормовим «біотопом», і прихистком від хижаків, проте, так само там часто влаштовували свої нори лисиці, мешкали й різного роду мустели (надто ласки і тхорі), землерийки (зокрема й білозубки). Біля них часто трималися зайці, крутилися копитні, а круки та хижі птахи використовували їх в якості спостережних пунктів. Регулярно частину скиртів не встигали використати, і вони упродовж багатьох років залишалися на своєму місці, поступово руйнуючись (їх «переточували миші»). Такі оселища фактично були частиною ландшафту, місцезнаходженнями фауни, стаціями переживання багатьма тваринами несприятливих умов і сезонів, чому присвячено не одну статтю [напр., Naglov & Tkach 1998]. (За спогадами Р. Підопригори (особ. повід.), у скиртах існували стійкі вогнища туляремії і у повоєнні роки стоги і скирти буквально ворушилися від надмірної кількості в них гризунів.)

Розкопування нір є практикою, поширеною здавна, яка дає швидкий результат, проте вимагає спритності ловців (зазвичай це варто робити удвох, один копає, інший на сторожі) і багато фізичної роботи. Автор таким способом відловив не одну сотню польових гризунів, проте в біотопах з чагарниками, деревами або потужними дернинами така практика не дає суттєвих успіхів, а тому це зручно лише на ріллі або на супісках (напр. при розкопуванні нір полівок, хом'ячків, строкаток, мишей кандибок, де заодно можна зловити й інших дрібних ссавців, напр. білозубок). Виливання водою (часто оптимально з аміаком, що дозволяє економити

[6] На жаль, у відповідних українських виданнях (напр. [Novytsky & Domnich 2011]) є лише переліки способів лову, без їх пояснення. Інше ще більш відоме керівництво з мисливствознавства [Bondarenko et al. 1993] взагалі не містить даних про способи лову.

воду) — один із давніх методів вигонки з нір середньорозмірних гризунів (ховрахів, хом'яків, тушканів). Поширений колись метод використання вудлищ для лову (збивання) кажанів, часто з приманкою у вигляді прив'язаних на коротких нитках великих комах, є надто травматичним, і в сучасних практиках його замінено на «махалки» — парні вудлища з натягнутими між ними шматками сітки розміром до 1,0 × 1,5 м [Tyschenko 2002]. Звісно, до активного здобування відноситься й використання вогнепальної або холодної зброї, що згадано вище.

У колекціях нерідко знаходимо кажанів з переламаними кістками крил (переважно передпліччя) або численними дірками в криловій болоні (рис. 2, *c*). До певного часу це залишалося загадкою, аж поки на окремих етикетках не було знайдено записи «збита вудлищем» або «вбита на вильоті з дупла». Бамбукові вудилища не раз виступали в якості засобів лову, надто на вильоті зі сховищ кажанів, проте і рушниця не раз ставала засобом враження цілі, свідком чого принаймні двічі був і автор. У серії «Фауна України» у випуску про кажанів [Abelentsev *et al.* 1956] знаходимо такі приклади:

> «Тварини [*Myotis bechsteini*] перебували в стані заціпеніння, а коли були збиті зі стелі жердиною, кволо рухали кінцівками...» (с. 295; з посиланням на: [Tatarynov 1951: 198], проте у праці К. Татаринова цих деталей немає); «Вагітна самка [*Myotis daubentonii*], застрелена 6.V 1948 р. на р. Латориці в Ужгородському районі, мала 30–35-денний зародок 12 мм завдовжки...» (с. 325).



Рис. 2. Вгорі — приклади механічних пасток з підручних матеріалів: 1) дерев'яна «давилка» (для наземних дрібних ссавців); 2) дротяна живоловка (для підземних ссавців) (перше фото — І. Шейгаса; друге — авторське); внизу — активно здобуті тварини і жертви обставин: 3) здобутий у польоті кажан у колекції ННПМ, зі слідами перфорації крил шротом (*Pipistrellus nathusii* № 8972 із Закарпаття, с. Тростник, 9.05.1948, leg. В. Абелєнцев); 4) вовчки сірі (*Glis glis*) в антропогенній пастці (бак для води в лазні на садибі Поліського природного заповідника, фото С. Жили, 24.04.2006).

Fig. 2. Top—examples of mechanical traps made from improvised materials: 1) a wooden trap (for small terrestrial mammals); 2) a wire trap (for underground mammals) (first photo by I. Sheihas; second photo by the author); bottom—actively captured animals and victims of circumstances: 3) a bat captured in flight housed in the collection of NMNH, with traces of wing perforation by meal (*Pipistrellus nathusii* No. 8972 from Trostnyk, Transcarpathia, 9.05.1948, leg. V. Abelentsev); 4) edible dormouse (*Glis glis*) in an anthropogenic trap (water tank in the bathhouse on the estate of the Polissian Nature Reserve, photo by S. Zhyla, 24.04.2006).

«Відвідувача денних сховищ звичайного довгокрила [*Miniopterus schreibersii*] вражає його довірливість і необережність. Навіть після пострілу тварини дозволяють брати себе в руки і лише стурбовано цюркають та виділяють сечу.» (с. 349); «Часто клопів виявляли на літальних перетинках особин [*Nyctalus noctula*], застрелених під час вечірнього льоту (під Києвом, у Закарпатті, в Самарському лісі та в інших місцях).» (с. 391).

Антропогенні та природні пастки. Антропогенні пастки — особливий, майже неконтрольований і такий, що стає все більш значущим, фактор загибелі тварин [Zagorodniuk 2006]. Тому він є одним з важливих, а останнім часом — одним з ключових джерел поповнення колекцій, надто в антропогенному ландшафті. Серед таких колізій — загибель на автошляхах від зіткнень з автотранспортом, загибель на лініях електропередач та від ударів у різного роду поверхні (паркани, стіни, маяки, башти, дроти) або від падіння з високих місць чи потрапляння до ям (колодязів, дренажних систем тощо) і підземних частин будівель. Антропогенні пастки (інколи їх називають «екопастками», що некоректно) не були поширеним фактором у «срібну еру» зоології, принаймні на маршрутах експедицій, а урбоценози і технологічні майданчики майже ніколи не ставали об'єктами уваги зоологів, якщо не говорити про дератизаторів та подібні спеціалізації біологів.

Природних пасток насправді небагато, проте «природні» способи травмування або знерухомлення (падіння, крига, бітуми тощо) — це важливий фактор виявлення і колекціонування тварин. Є численні приклади того, як у печерах у внутрішніх водоймах знаходили десятки втоплених кажанів, що врешті ставали колекційним матеріалом і основою описів локальної фауни (напр.: [Godlevska & Ghazali 2009]). Частими жертвами як природних (у печерах), так і штучних водойм і навіть мікроводойм стають вовчки сірі і соні лісові. Подібні випадки відомі як в печерах (В. Тищенко, особ. повід.), так і при очистці баків з водою (рис. 2, *d*) або при перевірці ентомологічних пасток на основі ПЕТ-пляшок, заповнених водними розчинами фіксаторів з атрактантами [Lazariev 2022][7].

Звісно, одним із важливих джерел надходження зоологічного матеріалу були й приватні колекції та різного роду звіринці. До того ж у Срібну добу був величезний розквіт уваги пересічних громадян до таких об'єктів, як розправлені комахи (особливо жуки й метелики), живі рибки, аксолотлі або співочі птахи, опудала птахів (надто хижих), медальйони з мисливськими трофеями (препаровані голови, черепи і роги, ікла тощо). Все це ставало атрибутикою й всіх освітніх центрів, наукових установ, лісництв, тощо, а також деяких респектабельних закладів харчування і відпочинку і, звісно, багатьох садиб заможних осіб. Варто пам'ятати й те, що в ті роки контакт людей з природою був значно більшим, щільність популяцій багатьох видів суттєво перевершувала сучасну, а кількість мисливців і колекціонерів була на порядок вищою[8]. Врешті, значна частка перших колекцій більшості музеїв починалася з приватних зібрань, за рахунок передачі яких і відбувалося передусім їх поповнення [Karavaev 1926; Shydlovskyy 2012 та ін.].

Здобич хижих та навчених ловчих тварин — останній з проаналізованих тут ключових способів збору даних про склад фауни, чисельність видів, їх поширення, мінливість тощо. У стосунку до ссавців, при вивченні яких особливе значення має остеологічний матеріал, це джерело даних є важливим і широко використовуваним, надто у дослідженнях ссавців, оскільки дозволяє однозначно ідентифікувати види і набирати морфологічний матеріал для нових досліджень.

[7] За повідомленням колег-орнітологів (М. Осипова, особ. повід.), періоди великих снігопадів і заморозків в Ленкоранському районі Азербайджану призводили до загибелі великої кількості зимуючих там птахів, збирання яких спеціально відрядженими туди науковцями суттєво поповнило колекції київських музеїв.

[8] Це важлива тема, яку варто розглянути окремо. У огляді І. Сокура [Sokur 1961] знаходимо описи княжих полювань, коли за один вихід здобували десятки великих копитних; старожили з числа єгерів Чорноморського заповідника розповідали автору, що з будь-якої точки можна було бачити до 10 оленів; наразі на полях часом важко знайти нору полівки, годі казати про ховрахів, сліпаків або більшого звіра.

Окрім традиційного збору та огляду зразків з поїдей хижаків, як ссавців, так і птахів, які часто можна виявити біля лігв або гнізд, ще одним шляхом отримання нового матеріалу може бути навіть використання приручених хижих тварин, що приносять здобич до господарів. Щонайменше це можна сказати про тхорів та ловчих птахів (сов, соколів, яструбів, беркутів тощо). Утримання й використання останніх є дещо екзотичним і непростим для реалізації, зокрема й через ризики втрати птаха, проте степовики нерідко послуговувалися таким способом лову і загалом він досі є досить популярним у вузьких колах [Enaleev 2006].

Слід згадати також свійських котів і мисливських псів. Стосовно впливу перших на дику фауну і величезні обсяги їхньої здобичі існує багата література [Bonnaud *et al.* 2011; Krauze-Gryz *et al.* 2012]. Здобич, яку приносять коти, може становити цікавий і цінний для зоологів матеріал, серед якого можуть зустрічатися й надрідкісні види [Lepczyk *et al.* 2023]. Собаки ж є звичними компаньйонами і помічниками багатьох зоологів польовиків. Вони допомагають виявляти та здобувати тварин, знаходити місця їх перебування, відшукувати підранків і є дуже корисними при проведенні обліків, зокрема для пошуку нір деяких видів (напр. хохуль, борсуків, лисиць, полівок тощо). В останньому випадку пси не тільки знаходять нори, але й своєю поведінкою вказують хазяїну чи є вони жилими. До речі, цей досвід став однією з тем 18 Теріошколи, на якій йому була присвячена доповідь Є. Скоробогатова [Korobchenko 2010])[9].

1.3. Ставлення до матеріалу

Дослідники «срібної доби» мали величезний досвід польової роботи і, звісно, прекрасно знали особливості біології й екології багатьох тварин. Власне, в експедиціях цей досвід неймовірно розширявся і знання поглиблювалися, що врешті знаходило своє відображення і в розвитку наукових шкіл, і в наукових працях. Проте дальні експедиції мали ще одну особливість — їх учасники часто мали справу з недослідженою чи з фрагментарно дослідженою до них біотою, у складі якої було чимало мало відомих або й невідомих видів, які належало описати або осучаснити поверхневі описи попередників.

Тому незмінною задачею було здобування зразків для їх подальшого докладного вивчення і порівнянь у камеральних умовах. У тогочасних дослідників не виникало жодних сумнівів щодо добування тварин, що не властиве сучасним містянам, які вірять, що соковита телятина чи чедеризований сир на столі та кумедне теля в соцмережі — це різні історії. Наразі цінність життя піднята на небачену для початку XX ст. висоту, попри ряди курячих і риб'ячих тушок у супермаркетах. І тому всі нормальні зоологи того часу були кмітливими мисливцями і влучними стрільцями, знали сотні способів здобування матеріалу і, звісно, надавали перевагу влучному пострілу (рис. 3).

Формування таких професійних навиків визначалося як загальними мисливськими традиціями й практиками, так і можливістю «дістати» на відстані бажану здобич, вибрати її, визначити точку ураження і забезпечити моментальність такого враження, а, отже, свіжий матеріал (менш ефективними є практики з капканами, ловчими ямами або живопастками). Все це дуже складна для дискусій тема, тому у вжитку була звичною нейтральна фраза «взяти в колекцію» [Zagorodniuk 2003], без обговорення способів здобування. Ефір та подібні помічні речовини були важливі насамперед для дрібних або незручних для усипляння об'єктів (напр., їжаків), проте й асфіксію, прийняту у іхтіологів та інших гідробіологів, ніхто з фахівців по наземних хребетних не практикував, хоча зворотне — потоплення — є звичною практикою, проте не зоологів, а господарників.

Важливо відмітити ще одну примітну особливість представників того покоління зоологів срібної доби: неминуче контактуючи з місцевими жителями, мисливцями, промисловиками, господарниками, вони за всіх обставин мали тримати високу планку, чим заслуговували

[9] Врешті, на цей було отримано патент: Скоробогатов, Є. В., М. Д. Палькіна. 2017. Спосіб оперативного моніторингу розповсюдження хохулі звичайної (*Desmana moschata* Linnaeus, 1758). *База патентів України* (вебсайт). Номер патенту: 118821 (28.08.2017). Online: https://shorturl.at/xKNV5

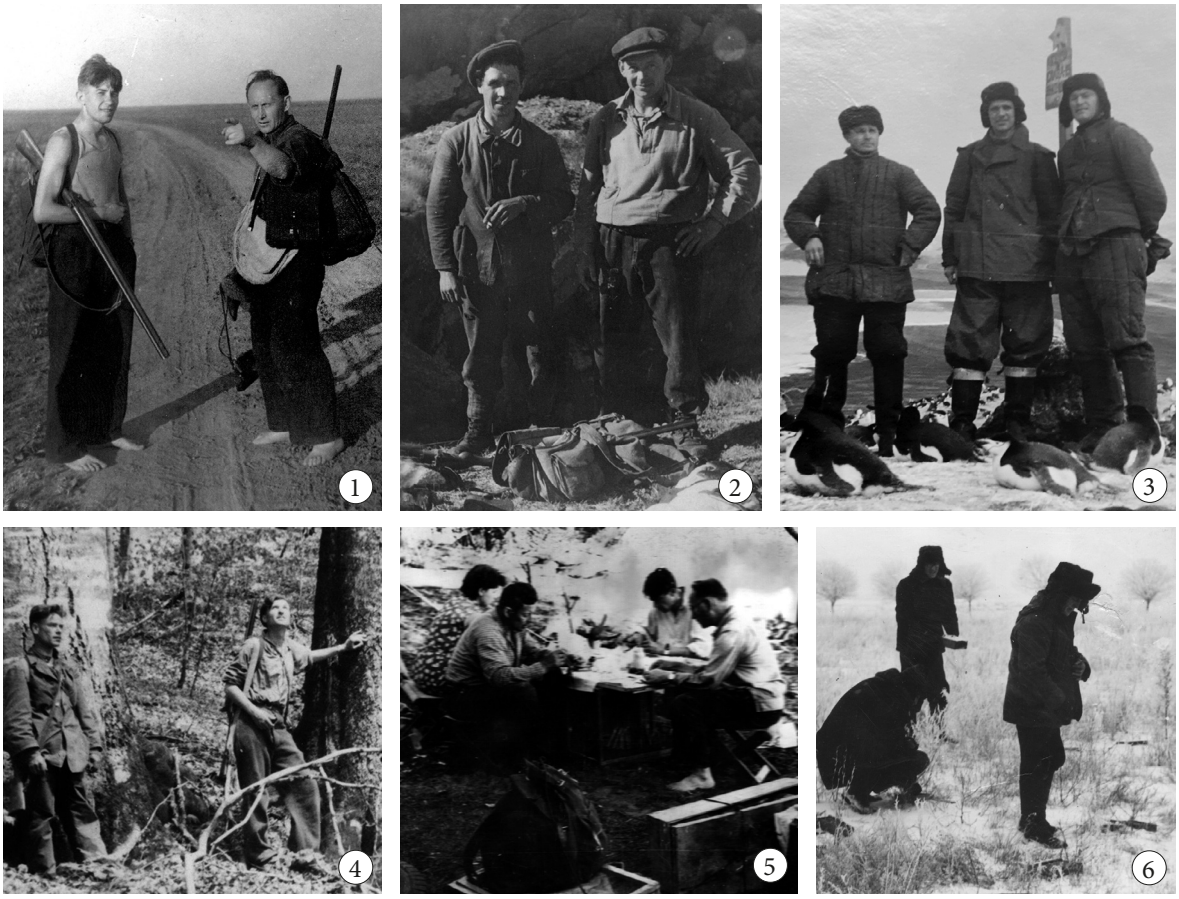


Рис. 3. Експедиційні будні зоологів академічних установ Києва: 1) Віктор Шарпило (ліворуч) з єгерем у причорноморському степу (кінець 1960-х); 2) Михайло Воїнственський (праворуч) з місцевим провідником в Дальніх Зеленцях (Біле море, 1960-ті роки); 3) Владислав Монченко з колегами-гідробіологами на острові Завадовського в Південному океані (близько 1957 р.) 4) колеги зоомузею (ймовірно, Віктор Антонович та Василь Абелєнцев) у пралісах Закарпаття (близько 1947 р.); 5) зоологи в таборі за камеральною обробкою матеріалу (Лідія Черноус [Панова], Михайло Воїнственський, Віктор Шарпило, Всеволод Жежерін; ймовірно 1960-ті роки); 6) теріологи відділу екології ІЗАН на зимових обліках дрібних ссавців в Асканії-Новій (стоять Олег Котляров та Орест Михалевич, бл. 1980 р.). Колекція фото в архіві автора з різних джерел: колекція О. Лісіциної, фото з архіву відділу екології (по суті фото І. Сокура) та музейного відділу ІЗАН (фото з архіву М. Воїнственського).

Fig. 3. Expedition days of zoologists from academic institutions of Kyiv: 1) Viktor Sharpylo (left) with a gamekeeper in the Black Sea steppe (late 1960s); 2) Mykhailo Voinstvenskyi (right) with a local guide in Dalni Zelentsi (White Sea, 1960s); 3) Vladyslav Monchenko with fellow hydrobiologists on Zavadovsky Island in the Southern Ocean (ca. 1957); 4) colleagues from the museum (probably Viktor Antonovych and Vasyl Abelentsev) in the virgin forests of Transcarpathia (ca. 1947); 5) zoologists in the camp processing the material (Lidia Chernous, Mykhailo Voinstvenskyi, Viktor Sharpylo, Vsevolod Zhezherin; probably 1960s); 6) mammalogists of the Department of Ecology of IZAN during winter surveys of small mammals in Askania-Nova (standing Oleg Kotliarov and Orest Mykhalevych, ca. 1980). Collection of photos in the author's archive from various sources: O. Lisitsyna's collection, photos from the archives of the Department of Ecology (essentially photos by I. Sokur) and the Museum Department of IZAN (photos from the archive of M. Voinstvensky).

повагу й довіру, отримували необхідну підтримку і пораду. Вони завжди були готові надати фахову консультацію місцевим природокористувачам, були і залишилися знавцями біології та екології видів, їхніх ознак, особливостей пошуку, можливостей дистанційної діагностики, володіли різноманітними методиками опрацювання матеріалу. Набуті ними знання і навички передавалися тільки між близькими колегами, не поширювалися ні усно, ні в публікаціях, що обмежувало їх застосування з браконьєрською метою, хоча, на жаль, зворотні приклади низької фаховості також відомі. Особливою цінністю і чеснотою, (що згадується всіма, з ким

автор обговорював ідеї цієї статті), була високопрофесійна робота, дотримання планів експедицій, досягнення мети, зважений підхід до кількості необхідних зразків, максимально повне опрацювання і використання всього здобутого матеріалу для різних задач не тільки самого здобувача, але й його колег, які потребували певних даних для власних наукових цілей (морфологія, репродукція, живлення, паразити тощо).

Наразі нормою стало проводити спостереження та різноманітні прижиттєві дослідження тварин, включно з вивченням ендопаразитів, живлення чи фізіології, все інше — практикування на лабораторних тваринах та трупах, отриманих із зоопарків (норма — порядку 10 % живої ціни) або знайдених на автотрасах, де частота вбивств незмінно стабільна — порядку 5 особин хребетних на 100 км на добу (і сотні тисяч безхребетних, як збитих чи роздавлених транспортом, так і накопичених в радіаторах), або в різного роду антропогенних пастках.

Від своїх університетських наставників Л. О. Смогоржевського та Л. М. Прокопчук автор добре знає, що все зібране у пройдених ними експедиціях повинно бути по можливості одразу відпрепароване. Це стосувалося навіть птаха або звіра з сильно розбитою від пострілу шкіркою. Тоді цінними були і сам матеріал, надія зустріти який вдруге могла бути вкрай малою, і набої, по закінченні яких експедиція по суті мала згортатися. І тому всі учасники експедиції незалежно від статусів мали опрацьовувати весь здобутий матеріал, хоч зі свічками, хоч із зашиванням дірок хрестиком, і тільки після того можна було заповнювати щоденники, їсти, спати, займатися різними іншими побутовими речами.

1.4. Збір і зберігання матеріалу, музеєфікація

Очевидно, що «дикі» польові умови, тобто віддалені від лабораторій, таксидермічних майстерень або просто якось обладнаних і пристосованих для такої роботи приміщень (машин, вагонів, наметів, кімнат) були реальністю. Все робилося «на колінах», без освітлення, води чи нормальних столів, якими звичайно слугували пні, повалені дерева, продуктові ящики тощо (див. рис. 1, *3*). Тому, окрім ретельної підготовки, вкрай важливою була кооперація з колегами. Це майже завжди була колективна праця. Врешті, треба було встигати все опрацювати до темряви, до дощу, до розгулу комарів, до нового переходу чи переїзду на нове місце таборування.

Інструменти й матеріали були відповідними часу. Картон, папір, вата, бинт, коробки, папки — все це часто було недоступним. Автор добре пам'ятає й власні уроки з набивання шкірок птахів на основі жмута трави, якому надавали форму численними обкрутками ниткою, або бавовняної вати з драних матраців, а ідеальним папером для етикеток були відбраковані фотографії та інша цупка вторсировина. Приклади етикеток на найнеочікуваніших «носіях» автор нещодавно згадував у історії «Їжак з Люксембургу» [Zagorodniuk 2023a]; деякі показано на фото тут (рис. 4). Годі казати про зразки, з яких мали робити опудала — пап'є-маше для фігур, глина чи пластилін для м'яких тканин (напр. язика) та матеріал для «очей» у до-плексигласову епоху, а потім і набори форм для витискання очей із плексу і фарб для розмальовки райдужки — це все було щоденними турботами. Але всі ці зразки існують й досі складають чи не більшість у кожній відомій музейній експозиції чи фондовій колекції.

Не менш складною задачею було зберігання зібраного матеріалу і доставка його на місце призначення. Проблеми виникали зі всім — пакуванням, запобіганням біопошкоджень, ящиками, шафами, а також із транспортуванням. Виручали газети і валізи (іншого не було), згадані в окремих описах експедицій[10]. Сучасні підходи орієнтовані передусім на лабораторні умови [Bondarenko & Rizun 2006], на можливості варки кісток та препарування будь-яких зразків. І розглядаючи зразки першої третини XX ст., інколи із захопленням оцінюємо і якість шкурок, і чистоту кісток, і акуратність етикеток, навіть не усвідомлюючи, за яких умов ці зразки зібрано, препаровано і музеєфіковано.

[10] Насправді, «ручне» транспортування завжди складало непросту задачу, яку наразі ніхто й не уявляє як проблему. В цій частині згадалося, що й у автора та у всіх старших колег, яких ми намагалися наслідувати, були фарбовані (для дизайну й від розкисання) «зоологічні» валізки з пап'є-маше, з якими ми не раз їздили в експедиції (риболовлю, полювання).



262 *Spalax* Mehely 1870 # 619 *Dryomys* Blinkov 1921 # 10234 *Pygerethmus* Myhulin 1925

7790 *Pygerethmus* Svyrydenko 1925 # 9881 *Cricetulus* Valkh 1928 # 241 *Talpa* Prozhyga 1930

4004 *Myodes* Sharleman 1931 # 3913 *Erinaceus* Lavrenko 1932 # 1433 *Meles* Panchenko 1934

8872 *Ellobius* Drebentsiv 1931 # 646 *Dryomys* Popov 1940 (етикетка зоомузею при Зообіні)

Рис. 4. Приклади стандартних і нестандартних етикеток від зразків ссавців в колекціях ДПМ (перше фото) та ННПМ (всі інші). Коли була можливість, дослідники замовляли етикетки на цупкому папері, надруковані типографським способом. Проте часто використовували будь-які доступні матеріали. В екзотичних випадках це були проїзні білети, мапи, фотографії, бланки установ, на яких була вільна сторона, придатна для записів.

Fig. 4. Examples of standard and non-standard labels of mammal specimens in the collections of the State (first photo) and National Museum of Natural History (the rest). Whenever possible, the researchers ordered labels on thick paper, made by a printing company. However, they often used whatever materials were available. In exotic cases, these included travel tickets, maps, photographs, and institutional letterheads that had a free page suitable for writing.

Сьогодні непросто уявити, як колись зоолог, направляючись на польові роботи, тягав за собою вантаж, який складався зі спальника, зброї, валізи чи рюкзака на чверть куба, зберігаючи там і шкірки, і набивки для них, і пастки і сітки для лову тварин, і інструменти, і набої, і крупу, і сорочку, і все побутове, включно зі свічками, ножами, нитками, примусами тощо. З усім цим знаряддям треба було потрапити на літаки, у переповнені потяги, під'їжджати на підводах, тягатися по селищах і містах, вантажити у човни. Все це відбувалося за будь-якої погоди і без будь-яких спеціальних захисних плівок чи навіть целофанових кульків. І за щастя вважалося потрапити і облаштуватися в сухих і теплих приміщеннях лісництв, станцій захисту рослин, учбових закладів і їхніх учбових баз, місцевих музеїв і навіть прикордонних застав.

Звісно, збір і накопичення матеріалу вимагав і вимагає обліку і загалом всіх процедур, пов'язаних не лише зі здобуванням і препаруванням матеріалу, але й з його описом та музеєфікацією. І тут з нездоланною актуальністю постає нова група задач, яку має «розрулити» дослідник: потрібні журнали обліку, якісні етикетки, посуд для варки кісток чи розмочування пелеток, шкірок тощо. Дуже важливим, непростим і відповідальним завданням є запобігання пошкодження зборів шкідниками, бо як не моль, то шкіроїди та інші комахи чи миші їх поточать[11], знищуючи цінний матеріал і зводячи нанівець зусилля тих хто його збирав. Зоологи

[11] Богдан Волянський, описуючи польові будні у Балті, зазначав, що пацюки постійно бігали по ліжках, на яких спали люди [Voliansky 1924]; про шкіроїдів у колекціях (Dermestes, Anthrenus) див: [Zolotarev et al. 1978].

старшого покоління добре пам'ятають баночки з мильним миш'яком, яким зсередини обробляли шкірки здобутих тварин.

Багато хто з науковців збирав і тримав при собі власні колекції як «робочі», без строгого обліку та каталогізації. Саме такими були і в такому стані надходили до музейних зібрань численні приватні колекції багатьох дослідників. У даному відношенні мало що змінилося й дотепер, через що сотні робочих колекцій зникають після відходу колег у небуття. Тому одна з задач музейних працівників — відслідковувати такі колекції і давати їм шанс отримати друге життя. Це дуже непросто, і досвід автора показує, що для цього треба докладати спеціальні зусилля або проявляти певні турботи, які не завжди поділяють інші колеги чи посередники, від яких залежать передача, транспортування та власне музеєфікація. Так, зокрема, в практиці автора було з колекціями В. Денщика, А. Пірхала, В. Сулика, С. Гащака, С. Філіпенка, В. Пархоменка, В. Мацуя, І. Кравченка, Г. Панова та інших, проте на щастя всі вони врешті потрапили до музейних сховищ. (Але скільки не потрапило — краще й не говорити).

Обговорення. Поточні тенденції

2.1. Занепад системи великих експедицій

Система експедиційних досліджень та теренових знань і вмінь є унікальною, вона має (мала) свої особливості і традиції і наразі фактично зникла. З розвитком технологій і способів виявлення і здобування тварин зникла необхідність організації великих експедицій з обозами, кооперацією та колективним розподілом функцій. Понад те, наразі колекторство перейшло в ранг «шакалячої» роботи, коли фактично дозволено (і то з відповідним складанням актів) займатися збором і препаруванням тільки виявлених у природі трупів, проте і таку необхідність часом вкрай непросто доводити[12].

Школи польової зоології є предметом особливого інтересу соціальних антропологів. Серед таких досліджень стосовно України є безцінні праці Олени Соболєвої [Soboleva 2017a-b] щодо існуючих до останнього часу традицій польової роботи в українських зоологів (переважно «хребетників», зокрема й теріологів). Це безцінні доробки, які висвітлюють і тему інтерпретації польових досліджень, і практики реалізації професійної ідентичності у польовій зоології. Йде очевидна втрата такої школи і загалом згасання колективних досліджень. Через спад інтересу до фауністики і дедалі більше переважання стаціонарних досліджень локальних фаун (передусім у природних заповідниках) потреба в них поступово зменшувалась і до кінця XX ст. згасла. Про грандіозні експедиції київських фауністів до Центральної Азії під керівництвом Миколи Щербака (1960–1980-ті роки) зооморфологів на Сахалін і Курили під керівництвом Георгія Агаркова (1970–1980-ті роки), палеонтологів до місцезнаходжень Поділля, Бессарабії, Причорномор'я, Криму і Приазов'я під керівництвом Вадима Топачевського (1970–1990-ті роки) тепер мало хто знає. Але є люди, які ще добре пам'ятають всі події пов'язані з підготовчими процесами і клопотом при спорядженні експедицій, їх проводами, і участю у них, саме дякуючи їм цей текст було суттєво доопрацьовано і, головне, в ньому були розставлені відповідні акценти.

Серед останніх відомих автору великих експедицій київської когорти зоологів — експедиційні «десанти» в Забайкалля, до Азербайджану, на Далекий Схід і Курили, які організовував М. Головушкін, та фактично постійно діюча «чорнобильська» експедиція лабораторії

[12] Вперше автор мав справу з подібним в одному з нацпарків Австрії навесні 2006 р., коли з радістю підібраний біля екостежки череп ховраха європейського провідники змусили покласти назад, бо це така ж частина екосистеми, як і жива тварина, і це може бути фактором існування інших видів (аж згадав про гадюку в легенді про череп коня на дорозі «віщого Олега»). Закон України про Червону книгу не дозволяє збирати будь-який матеріал, напр. підбирати загиблу на дорозі рідкісну тварину або тварину, знайдену в поїдях хижака (в законі не уточнено, охороняються тільки живі, чи мертві також, тому — за роз'ясненням колег з Управління біоресурсів Міндовкілля — виключень для мертвих тварин немає; врешті, здобуті тварини так само часто є мертвими, тож людина з рідкісною мертвою твариною в руках виявляється порушником закону).

мисливствознавства Інституту зоології НАНУ, започаткована одразу після чорнобильської катастрофи (Г. Панов, І. Легейда та ін.; рис. 5). Такими ж експедиціями були кілька автомобільних виїздів співробітників відділу хребетних ІЗАН до Криму (1960–1970-ті роки), де в рамках роботи по базовій прикладній тематиці проводився збір різноманітного колекційного матеріалу (який і тепер зберігається у фондах ННПМ). Такими були й багаторічні й всесезонні (чотири рази на рік протягом приблизно 1967–1988 рр.) виїзди відділу популяційної екології ІЗАН до Асканії-Нової та експедиції цього ж відділу по степовому Приазов'ю, а в подальшому — серія експедицій з дослідження польових гризунів лабораторії Сокура (1984–1990) та дві дальні експедиції по степу на схід до південного Уралу. Останні такі акції, в яких брав участь автор, мали місце в колективних експедиціях по річищу Дінця 2000–2001 років та в печерах Поділля у 2001–2002 роках, а також у маршрутній експедиції, організованій Євгеном Писанцем (ННПМ) спільно з мелітопольською командою герпетологів та іхтіологів по сходу України (передусім уздовж Дінця) у 2007 р.

Важливо також звернути увагу ще на таку особливість зоологів Срібної доби, як непереборне бажання побачити нові для себе світи, познайомитися з їх фауною та привезти її зразки додому. Для цього використовували будь-яку можливість і проявляли максимальну наполегливість і готовність терпіти всі складнощі, в тому числі вкрай ненадійні зв'язок і логістику, відсутність нормальних мап, мінімально придатні побутові умови та ризики контакту з небезпечною місцевою фауною або й непривітними тубільцями. Аби потрапити у якийсь цікавий для них важкодоступний регіон вони приєднувалися до самих різних проектів і кооперувалися з фахівцями будь-якого напрямку. Цим вони виявляли не лише допитливість і здоровий авантюризм, але й велику цілеспрямованість і відповідальність, завдяки чому наука збагачувалася не лише описами, але й доступними для подальших досліджень рідкісними й екзотичними експонатами.

Були й примусові, але врешті не менш цікаві експедиції, в які споряджали колег з обласних СЕС та протичумних станцій й НДІ, і про такі поїздки чимало автору розповідали такі високофахові колеги, як Володимир Наглов, Олександр Михайленко, Іван Русєв та ін., про це згадували у своїх спогадах Ілля Барабаш-Никифоров, який очолював під час і після радянсько-німецької війни групу з моніторингу туляремії та популяцій гризунів-переносників (зокрема, й у складі Військово-санітарного управління Південно-західного фронту), та Микола Калабухов, що працював з популяціями ховрахів у природних вогнищах зоонозів у Передкавказзі й Казахстані [напр. Kalabukhov 1978]. Звичайно це була важка робота в загонах з придушення вогнищ чуми, і матеріали звідти «в нормі» не надходили, оскільки мали бути знищені за протоколом. Проте деякі колекції для порівняльного аналізу все ж створювали, йшло накопичення зразків, включно з остеологічними матеріалами, препаратами ектопаразитів тощо. Обов'язково велися щоденники, заносили й дані щодо обліку ссавців і птахів, що ставало предметом окремих (поза протичумною темою) публікацій [напр. Gavrilov *et al.* 1968].

Проте всі нові практики, що розвинулися в останній чверті XX ст., вже не були схожими ні на класичні експедиції Миколи Пржевальського та інших мандрівників XVIII–XIX ст., ні на потужні дослідницькі десанти групи Володимира Станчинського у степах півдня України, ні експедиції товариства вивчення Сіверського Дінця, ні навколосвітні подорожі Зоологічного музею ІЗАН, ні дальні експедиції групи Миколи Щербака. Помалу все стиснулося до меж України та стаціонарів у академічних заповідниках — Дунайському, Луганському, Чорноморському, Українському Степовому, Асканії-Новій (рис. 6). Тим скорішим було «стискання» експедицій і польових практик у вишах, зокрема в Канівському природному заповіднику. Дальні краї залишилися доступними одинакам, які обходяться малими обсягами інструментів і матеріалу, передусім ентомологам.

В історії зоологічних досліджень в Україні були й особливо дальні «заморські» експедиції, проте фактично всі вони були індивідуальними, у складі різних збірних груп. Як приклад згадаємо декілька: а) виїзди на Кубу (і, звісно, привезені колекції) Володимира Таращука [див.:



Рис. 5. «Останні з могікан», здобувачі матеріалу з відділу фауни хребетних ІЗАН. Верхній ряд: 1 — Михайло Головушкін зі здобутими лисицями (окол. с. Оране, Іванківський р-н, 5.12.1972), 2 — Марія Осипова на рейді в Забайкаллі (09.1979); 3 — Герман Панов в експедиції (бл. 1990 р.); 4 — Іван Легейда на човні в експедиції по р. Прип'ять (2007); 5 — команда учасників постійно діючої чорнобильської експедиції на зустрічі з нагоди 25-річчя чорнобильських досліджень, біобаза «Теремки», 26.04.2011 (О. Колісник, І. Легейда, Г. Панов, О. Малега, В. Оліфір, В. Архіпчук, внизу — водій С. Мамаєв). Фото з архіву М. Головушкіна та І. Легейди.

Fig. 5. 'The Last of the Mohicans', collectors of the vertebrate department of IZAN. Top row: 1) Mikhail Golovushkin with captured foxes (near Orane, Ivankiv Raion, 5.12.1972), 2) Maria Osipova on a raid in Transbaikalia (09.1979); middle row: 3) German Panov in an expedition (ca. 1990); 4) Ivan Leheida on boat during an expedition along the Prypiat River (2007); bottom row: 5) participants of the standing Chornobyl expedition at a meeting on the occasion of the 25th anniversary of research in Chornobyl at Teremky Biobase, 26.04.2011 (O. Kolisnyk, I. Leheida, G. Panov, O. Maleha, V. Olifir, V. Arkhipchuk, driver S. Mamayev, below). Photos from the archives of M. Golovushkin and I. Legeida.

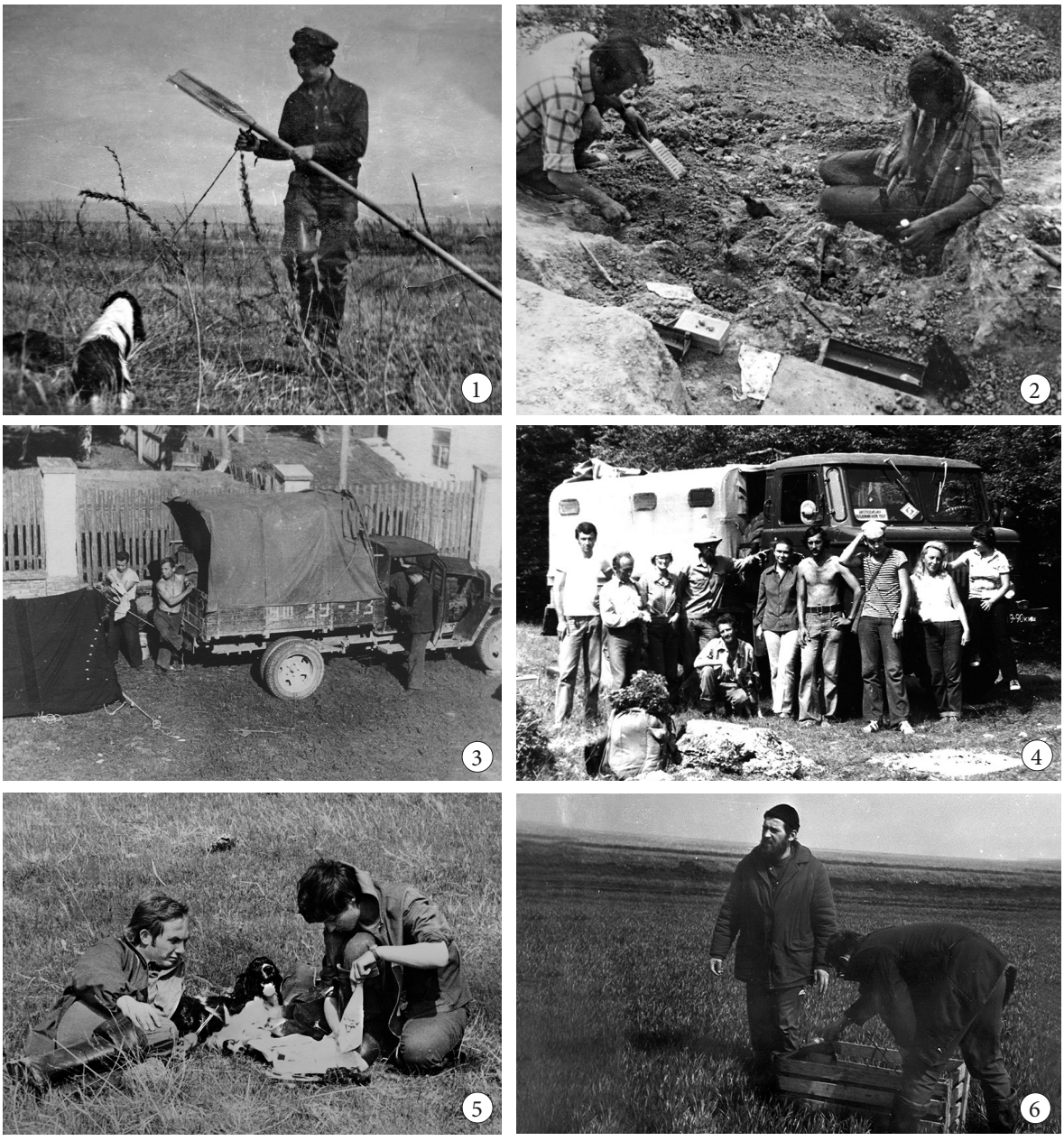


Рис. 6. Експедиційні миті з життя зоологів у «напівстаціонарних» експедиціях — з автомобілями і базовими таборами: 1) Микола Клєстов з чотирилапим помічником обстежує острови Канівського водосховища (70-ті роки), 2) одна з експедицій київських палеонтологів, Юрій Семенов на розкопі місцезнаходження гіпаріонової фауни в Одеській обл., 1975; 4) автомобільна експедиція відділу екології ІЗАН до Гірського Криму, Карабі-Яйла, 1981 р.; 5 — Марія Осипова опрацьовує здобутого птаха, поруч Ю. Семенов, Трахтемирів, бл. 1980 р.; 6 — Ігор Поліщук і Олег Котряров на виставленні живопасток для дрібних ссавців на полі в околиці асканійського степу, бл. 1980 р. Джерела: архів автора, Марії Осипової та Юрія Семенова.

Fig. 6. Moments from the life of zoologists during 'semi-stationary' expeditions with vehicles and base camps: 1) Mykola Klestov with his four-legged assistant examines the islands of the Kaniv Reservoir (1970s); 2) one of the expeditions of Kyivan palaeontologists in 1975, Yuriy Semenov at the excavation of the hyparion fauna site in Odesa Oblast, 1975; 4) automobile expeditions of the IZAN Ecology Department to the south of Ukraine to Crimean Mountains, Karabi-Yayla, 1981; 5) Mariia Osypova is processing a captured bird, next to her is Yurii Semenov, Trakhtemyriv, ca. 1980; 6), Ihor Polishchuk and Oleh Kotryarov at the installation of live traps for small mammals in the field near the Askanian steppe, ca. 1980. Sources: archive of the author, Maria Osypova, and Yuriy Semenov.

Schevchenko & Zolotukhina 2005], б) гідробіологічні дослідження 1958–1959 рр. Владислава Монченка в Тихому океані, Новій Зеландії, Антарктиці [Emelyanov *et al.* 2022], в) 30 (!) походів із китобоями Валеріана Бондаренка протягом 1956–1987 рр., звідки він привіз велику кількість зразків для різних зоологічних музеїв [Zagorodniuk & Prokopchuk 2022]. Подібні походи здійснювали і харків'янин-музеолог Лев Корабельников та одесит-китознавець Юрій Михальов [Mikhalev 2008, 2019]. А з 1996 р. сформувалася група, знана як український антарктичний центр (НАНЦ), проте це вже стаціонарна робота зі певним рівнем комфорту.

Проте сказати, що епоха, названа тут Срібною добою, не залишила жодних слідів, не можна. Час від часу такі ідеї продовжуються або відновлюються. Звісно, в умовах всюдисущої цивілізації все менше бажаючих гуртуватися навколо багаття, човнів або підвод; такого явища як каравани тим паче немає. Так, Василь Придатко-Долін присвятив арктичним дослідженням 10 зим (!), а потім мандрував у пустелі Центральної Азії, здобуваючи і там, і там безцінні матеріали, публікуючи їх (напр. про лігва ведмедя білого [Prydatko-Dolin 2022]), а наразі ведучи «арктичні» сторінки на сайті «Експедиція XXI» (напр. https://shorturl.at/oDHW5).

«Останнім з могікан», відомих автору, у 1990-х роках був Сергій Жила, який їздив на волах по слідах поліських вовчих зграй, охоплюючи спостереженнями фактично все Центральне Полісся. Чи не останніми науковцями, які мандрували і привозили безцінні матеріали, з київської когорти зоологів стали Євген Писанець, Михайло Головушкін, Вадим Чиколовець. У доробку останнього понад 10 книжок про природу різних країн, переважно азійських (напр. [Tshikolovets 2005]).

Поступово всі науковці по можливості перейшли до стаціонарного життя і найбільшими здобутками стали збори у форматі наукових шкіл (теріологи, орнітологи, ентомологи) та малоформатні поїздки в далекі краї, які нерідко більше нагадують туристичні мандри, ніж наукові експедиції, і цим змінам дедалі більше сприяє розвиток регіональних наукових центрів, які є самодостатніми і ревниво ставляться до приїжджих за матеріалами фахівців-чужинців.

По суті, всі ті традиції й практики, що були у період кінця XIX і перших двох третин XX ст., пішли безповоротно в минуле, і факторів їх відновлення взагалі немає, оскільки змінилося все, що збирало фахівців у такі мандри і роботу в полях. Неухильний розвиток цивілізації це відправив у минуле. Разом із втратою такого фактору, як експедиції, настали часи переоцінки стану популяцій багатьох груп організмів та запровадження все більших обмежень на їх вилучення з природи. Це також наклало свій відбиток на практику польових досліджень. Якщо у Срібну добу зоолог без рушниці сприймався по суті як ледар, який сам не дбає ні про матеріал, ні про їжу, ні про безпеку і загалом не вписується в образ польовика, то тепер все змінилося. Тепер всі озброєні детекторами, фотопастками, вебкамерами і логерами, від яких ніхто не сховається, а рушниця і навіть мишоловка тепер є ледь не знаряддям екоциду і викликають обурення навіть у шанувальників м'яса чи риби по можливості невідомого їм походження. Вбитий заєць або куріпка тепер сприймаються з точністю до навпаки, ніж у Срібну добу. А любителі дичини вимушені менше демонструвати свою пристрасть і мимоволі ставати спонсорами птахофабрик та виробників крабових паличок для задоволення потреб тих, хто проти вживання дичини[13].

2.2. Колекції як система знань і джерело знань

Музей — це не лише експозиція. Це перш за все фонди які є уособленням того, що дослідники вважають найбільш цінним надбанням. Музейні зібрання почасти демонструють й

[13] Що дуже розумно, бо за логікою якщо всі захочуть дичину, то, як показують авторські розрахунки на основі даних із всім відомої статистичної звітності «2тп-мисливство», мисливська фауна буде з'їдена за один день. При цьому важливо розуміти і адекватно оцінювати внески мисливців у підтримання мисливських господарств і популяцій мисливських видів тварин, зокрема, їхню роль в обмеженні поширення сказу, чуми диких свиней і деяких інших зоонозів, оскільки раціональне ведення таких господарств базується виключно на забезпеченні приросту популяцій мисливських тварин і вибірковому ліцензованому здобуванні «приросту».

цілі «зрізи» фауни, бо, як зазначено вище, дослідники у класичних великих експедиціях часто опрацьовували весь здобутий матеріал. Спектр можливих досліджень на основі колекцій надзвичайно широкий. В огляді 2014 року запропоновано розрізняти щонайменше сім ключових напрямків їх так званого «традиційного» аналізу [Zagorodniuk *et al.* 2014], тобто без вилучення ДНК, вивчення ультраструктури емалі чи 3d-аналізу кісток (зокрема й черепів). Надалі цей перелік деталізовано і укрупнено до п'яти основних напрямків, якими є (за: [Zagorodniuk & Chervonenko 2015], зі скороченнями):

1) аналіз природного різноманіття будь-якого регіону, свого часу охопленого експедиційними зборами, — фактологічне забезпечення досліджень з оцінками минулого чи поточного різноманіття (зокрема й геологічного та біотичного), описом його складу і змін;
2) виявлення та опис нових таксонів та унікальних знахідок, зокрема й на основі аналізу накопичених завдяки експедиціям матеріалів, які можуть бути досліджені за новими (сучасними) технологіями і критеріями, у т. ч. нових для науки, окремих регіонів або геологічних періодів;
3) аналіз матеріалів попередників за новими сучасними критеріями таксономії й діагностики, що дозволяє диференціювати гносеологічні (зміни поглядів) та фактичні історичні зміни природного різноманіття, вивчення його динаміки та аналіз її причин;
4) ревізія таксономії й систематики на основі порівнянь типових серій та вивчення мінливості об'єктів природи (просторової, часової, онтогенетичної тощо) — розробка класифікацій та концепцій виду, типології, критеріїв діагностики матеріалу;
5) аналіз раритетного різноманіття завдяки накопиченню матеріалів про рідкісні об'єкти природи, у т. ч. рідкісні види живих організмів, з можливістю аналізу їх поширення, мінливості, динаміки ареалів та відносної рясноти у просторі й часі.

«Їстівна фауна». При вивченні колекцій ссавців звертає на себе увагу явно підвищений інтерес до так званих «їстівних» та «комерційних» видів. Наприклад, це добре видно при аналізі колекцій, зібраних когортою харківських дослідників з групи Віктора Аверіна, у бессарабської когорти Миколи Гороновича й Олександра Браунера тощо. В таких колекційних серіях явно домінують зайці (а з птахів — передусім куроподібні та гусеподібні). Звісно, принагідно здобували й хутрових звірів, надто лисиць, черепи яких (як правило, без шкір) представлені в них у достатній кількості. У автора є також гіпотеза, що пояснює виражену увагу дослідників до їжаків та ховрахів в голодні роки російсько-української війни 1917–1921 рр. присутністю в ній гастрономічного аспекту (напр.: [Zagorodniuk 2023a])[14]. Про важливість останніх як джерела жиру і про заготовку такого жиру згадує син Євдокії Решетник — Еміль Хоменко [Korobchenko 2015].

Щоправда, завжди були й дослідники, які звертали увагу саме на «дріботу» або принаймні її не пропускали, як от Аргиропуло, Вальх, Волянський, Великанів, Виноградов, Оболенський тощо. «Дрібота» завжди була присутня і у колекціонерів, які почасти самі не були колекторами (але формально ними значаться), — у Браунера, Підоплічки, Шарлеманя. У кожному разі «внутрішній мисливець», присутній у абсолютної більшості дослідників минулого, їхній мисливський статус, а також необхідність забезпечувати себе їжею принаймні у польових умовах немалою мірою визначали інтерес багатьох із них до вказаних об'єктів, завдяки чому ті потрапляли до колекцій.

Про раритети. Попри всі складності з вибором наукових тем, маршрутів та способів здобування матеріалу і незалежно від цього незмінним предметом уваги всіх без висновку дослідників-зоологів є раритетні представники фауни. Поява нових видів або просто реєстрація рідкісних видів — все це становило постійний інтерес і знаходило своє відображення в музейних зібраннях. Понад те, бувало й так, що рідкісні види виявляються з часом, завдяки

[14] Про голод 1920 р. в житті науковців є чимало літератури [напр., Gamalia et al. 2018], і ця біда позначилася на долях багатьох зоологів, напр. відомого зоолога Феодосія Добржанського [Zagorodniuk 2021b].

існуванню в колекціях доволі гарних серій, сприятливим фактором появи яких була тривалість процесу накопичення самих колекцій. Власне, саме завдяки колекціям, які «йдуть» крізь покоління, накопичуються важливі факти про види, опис яких неможливий за результатами якогось одного польового сезону тощо. Наприклад, чи часто хтось з читачів, які знайомляться з цим текстом, бачили сліпачка чи кота лісового? А обох цих видів у музеях є десятки зразків (для прикладу, в ННПМ-z є 84 екз. *Ellobius talpinus* та 40 екз. *Felis sylvestris*).

«Віртуальні» зразки. Звісно, внаслідок різних катаклізмів (переїзди та зміни підпорядкування, втрата контролю і відсутність належного догляду в часи воєн тощо) зразки можуть зазнавати значних пошкоджень і «списуватися» або втрачатися через якісь інші невідомі причини. Такого в історіях досліджених автором колекцій багато. Проте важливим джерелом залишаються каталоги і давні журнали обліку, де зберігається безцінна інформація. При надійності джерел (імена колекторів і препараторів в нормі зазначені або принаймні пізнаються за почерком) це — безцінне джерело різноманітної інформації, яке дозволяє оцінювати попередні стани фауни та вивчати різні інші аспекти, у т.ч. на основі супровідних даних (виміри, стать, дати здобування тощо). Такими джерелами, зокрема, є журнали надходжень і переобліків матеріалів до колекцій, як от знані «рожеві» і «червоні» журнали ННПМ, згадані не раз, зокрема й автором [Zagorodniuk 2022], що особливо важливо як для видів, які не можна сплутати з іншими, або надійшли від колекторів, які були визнаними знавцями.

Тематичні колекції. Такими є будь-які колекції, створені під конкретну тему та об'єднані за якимось єдиним принципом, як от колекція ембріонів або «мокрих тушок» певної групи, колекція видів з певної території або певного дослідника тощо. Поширеним варіантом є «порівняльні колекції», побудовані за ноєвим принципом, а вершиною таких колекцій є серії типових зразків, які становлять чи не головну цінність і гордість цінність кожного музею. Звісно, ключовим в побудові сучасних фондів (часто на відміну від експозицій) є принцип розміщення зразків за систематичним положенням. Проте на практиці часто домінував саме тематичний напрямок.

Одним з проявів останнього стала остеологічна колекція рецентних видів у відділі палеонтології сучасного ННПМ, створена у 1930-х роках на основі колекцій зоологічного музею, при тому доволі вандальним способом — відсіканням остеологічних матеріалів (переважно черепів) від тушок, що автоматично супроводжувалося втратами належної етикеткової інформації, а згодом, при чергових інвентаризаціях — нарощуванням розривів у записах через появу нових номерів і неоднозначностями у трактуванні старих номерів, яких може бути 2–3, і тільки безкінечні звіряння написів на черепах із записами в старих журналах та етикетках при шкірках дозволяють з високою ймовірністю відновити втрачену єдність шкірка + череп. Всі інші приклади, як то зрізи, препарати, вилучені гельмінти, бакулюми тощо — мають цінність часто саме в тематичних (суб)колекціях.

Біорізноманіття per se. Тема важливості колекцій як зібрань ваучерних зразків піднімалася не раз, зокрема й автором [Zagorodniuk 2023b]. Ваучер — це зразок, який стверджує (і дозволяє верифікувати) наявність того чи іншого виду (роду, статі, віку) у тому чи іншому місці (регіоні) у той чи інший час (період, сезон). Врешті, тільки колекції можуть бути підставою для коректних реконструкцій попередніх станів фауни та її змін. Понад те, колекції за наявності в них великих протягом тривалого часу зібраних серій дозволяють не тільки виявляти раритети (див. вище), але й оцінювати відносну рясноту тих чи інших видів (чи груп) у сумарних вибірках [Zagorodniuk 2017].

В основі такого підходу лежить уявлення про те, що при значних обсягах сумарних вибірок і різнорідності задач різних дослідників такі вибірки віддзеркалюють стан угруповань не набагато гірше за прямі обліки з метою їх опису, а за відсутності описів вони є єдиним джерелом знань, вади якого не більші за вади прямих досліджень. Врешті, значна частина існуючих

оглядів фауни базується на відомих колекційних зразках, прикладом чого є цикл видань «Фауна України», а з теріологічних видань (окрім випусків «Фауни України») — огляди О. Мигуліна [Mygulin 1938], К. Татаринова [Tatarynov 1956], В. Топачевського [Topachevsky 1969] та ін. дослідників. На колекції часто спирався і автор, як от в «Раритетній теріофауні сходу України» [Zagorodniuk & Korobchenko 2008] та в десятках інших праць (напр.: [Zagorodniuk 2020]).

Звісно, найпоширенішими є дослідження мінливості морфологічних ознак і описи поширення видів, і таких досліджень дуже багато. Серед інших важливих напрямків, що досить активно розробляються, можна назвати аналіз видового складу і багаторічних змін часток видів у таких обскурних групах, як кажани (Zagorodniuk & Tkach 1997), а також аналіз фенології окремих їх груп (Zagorodniuk & Godlevska 2001); можливості аналізу двійникових груп з перевизначенням численних матеріалів (значна низка публікацій автора, напр. [Zagorodniuk 2008; 2020]).

Крім того, суттєвий пласт досліджень є суто музеологічним, чим у зв'язку з роботою в ННПМ чимало займається й сам автор. Він охоплює такі теми, як аналіз історії досліджень та біографій дослідників [напр. Zagorodniuk 2013; Zagorodniuk & Parkhomenko 2018] або аналіз минулого колекцій, включно з їх «міграціями» між установами й містами, як це було, зокрема, у випадку з колекцією Педагогічного музею в Києві [Zagorodniuk 2012] або при переміщеннях колекцій з музеїв Сімферополя та УНТ в Києві до академічних установ Києва [Zagorodniuk *et al.* 2015], а також у вже згаданій історії з «їжаком із Люксембурга», яка допомогла розшифрувати те, як відбувалося переміщення тисяч зразків ссавців з Харкова до Києва у середині 1930-х років [Zagorodniuk 2023a].

2.3. Минулі, сучасні й майбутні музеї

Основа будь-якої природознавчої установи — це її колекції, хоч живі, хоч мертві, з цілісними зразками або окремими препаратами, детально чи поверхнево етикетовані, тематичні чи різноякісні, представлені в експозиціях чи в фондах, тощо. Кожна колекція — це «консорт», навколо якого будується як тематика, так й інфраструктура установи, це центральна ланка кожного науково-дослідного центру, хоч анатомічного, хоч молекулярно-генетичного, палеонтологічного чи орієнтованого на експонування живих колекцій. Власне, різноманіття колекцій — це запорука прогресу біологічних досліджень, хоч класичних, хоч наднових. І тому всі покоління природничників дбали і дбають про колекції. Власне, саме тому, попри революції, війни і природні катаклізми, попри зміни назв, структури, адреси чи підпорядкування установ колекції всіляко зберігаються, завдяки чому ми маємо можливості накопичення цінних даних, створення порівняльних збірок тощо (див. початок розділу 2.1). Явище «міграції» колекцій в періоди значних потрясінь — одна з ознак того, як дослідники дбали про зібрання, і це до певної міри відповідає «принципу Чорної (Червоної) королеви» — щоби залишатися собою, треба постійно переміщатися.

Основу музейної діяльності, як вже зазначалося вище, складають не тільки експозиція, але й фондові колекції. Для їх належного утримання і поповнення докладаються постійні і значні зусилля — від цільових зборів під час експедицій до різного роду заохочень щодо здійснення таких зібрань, у т.ч. таких як запровадження нормативів при проведенні наукових досліджень та підготовці дисертацій, статей і монографій. Актуальною є й потреба накопичення й передачі до центральних зібрань ваучерних зразків (див. вище), зокрема тих, що існують (збираються) у заповідниках та на біологічних стаціонарах, що дозволяло би верифікувати ті чи інші повідомлення про склад і зміни біоти, включно з формуванням нормального доступу до таких матеріалів [Zagorodniuk 2023b]. Так само важливо мати можливості для порівняння нових матеріалів з різного роду еталонними серіями, оскільки найбільша цінність систематичних колекцій — це типові зразки, які є носіями наукових назв і наявністю яких визначається цінність колекцій [Pysanets 2009].

Важливим аспектом еволюції музейних традицій стала зміна поколінь і поступовий відхід у минуле практики великих експедицій та загалом дослідників срібного віку. Одночасно з цим відбулася і зміна етики зоологічних досліджень, хоча ще велике питання, чи змінилася етика чи тільки зросла прірва між діяльністю колекторів і музейників та домінантними ідеями суспільства, яке все більше спирається на пацифістські настрої, поширення ідей веганства та все більшого віддалення людей від природи, в якому формуються і набувають популярності так звані «зоозахисні» рухи, а одночасно спостерігається й все більша замкненість спільнот природокористувачів та дослідників природи, які розуміють доцільність своїх установок, проте усвідомлюють зростаючу непопулярність ідей традиційного природокористування. Понад те, в сучасних наукових спільнотах все більше поширюються ідеї ігнорування колекцій чи вивчення природних популяцій, або ж опрацювання давніх даних без поповнення фондів новими зразками. Так, теріологічна колекція ННПМ стало росла протягом XX ст. із темпом близько 1,5 тис. зразків на десятиліття, проте останні 30–40 років цей темп впав вдесятеро і продовжує сходити на нуль (рис. 7)[15].

Все, що є в зоологічних колекціях, як приватних чи робочих, так і музейних, було спеціально здобуте, тобто тим чи іншим способом вилучене з природи, звісно що вбите: людиною, хижаками, транспортом, хворобами, стихіями. В залежності від джерела і шляху потрапляння зразків до колекції їх стан буває дуже різним — від цілих або мало ушкоджених тварин до їх решток. Те саме стосується об'єму інформації, присутньої на етикетках, — від максимально повної до вкрай фрагментарної або й відсутньої.

Зрозуміло, що найбільше своєму призначенню відповідають ті зразки, що здобуті під час цільових виїздів, науковцями, які добре розуміли, що вони збирають, де, як і для чого. Тому такий матеріал є найбільш цінним, належно етикетованим, з нормальним станом тканин і покривів, цілими деталями, важливими для подальших досліджень або експонування. Натомість, значна кількість зразків, отриманих шляхом збирання загиблих тварин, доволі часто потрапляє у не найкращому стані, часто дефектними і з дуже неповною вихідною інформацією. Проте, свою роль в колекціях вони теж виконують і, понад те, засвідчують ще одну важливу рису людини, завдяки якій зразок потрапив до колекції, — її фаховість та відповідальність. Вона підібрала, вислідила, здобула, обробила, забезпечила етикеткою і передала до колекції важливий зразок. Вона не проігнорувала його, коли той опинився в полі зору, оцінила його наукову значимість, зробила все можливе, щоб зберегти і доставити до наукової установи. Власне, цим і безцінна робота таких фахівців, і це було професійним стандартом серед зоологів Срібної доби.

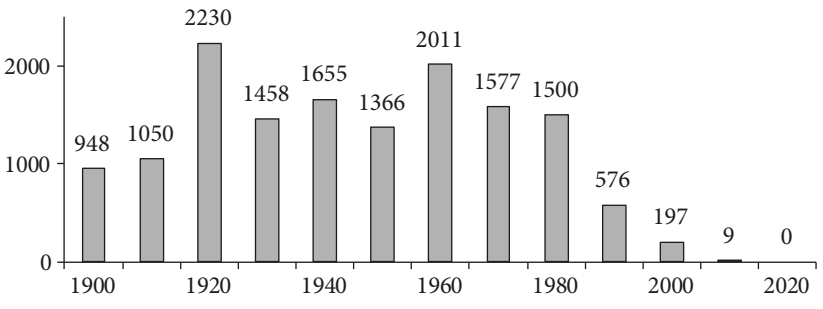


Рис. 7. Зміни кількості накопичених за десятиліття зразків ссавців в колекції ННПМ (за: [Zagorodniuk 2021a], зі змінами).

Fig. 7. Changes in the number of mammal specimens accumulated over decades in the NMNH collection (after [Zagorodniuk 2021a], with changes).

[15] Ситуацію дещо рятують передачі на постійне зберігання інших колекцій, часом немаленьких (напр. колекції С. Гащака, А. Пірхала, автора), про що згадано вище, проте це вже не результати академічних експедицій. Сумно визнати, але в академічних установах вже немає й таксидермічних лабораторій, проте вони ще збереглися в окремих вишах, зокрема в музеях КНУ, ЛНУ, НУБіП [Shydlovsky 2012; Zagorodniuk 2022].

Попри все, очевидним є загальне згасання інтересу до класичних досліджень, спостереження і вивчення тварин у природі, здобування і опрацювання колекцій. Наповнення останніх матеріалами фактично впало до мінімуму, і це стосується багатьох груп об'єктів, а надто хребетних. На сьогодні чи не єдиною можливістю, а практично основним джерелом наповнення великих (державних) музейних колекцій стало отримання ними приватних зібрань або колекцій інших установ, зокрема й розформованих. На жаль, процеси перепрофілювання і скорочення кількості природничих музеїв останніми роками набувають все більшого масштабу — у багатьох установах, надто освітніх, йде перетворення їх у спеціалізовані класи або лабораторії, а зі згортанням зоологічних спеціалізацій у вишах — до закриття самих музеїв.

Наприклад, у Тернополі із закриттям кафедри зоології ТПУ зоологічний музей фактично став непотрібним, а наявні в ньому колекції втратили і без того неофіційний статус наукових і стали простим роздатковим матеріалом, з відрізаними і складеними в окрему коробку етикетками. У Чернівцях зоологічний музей університету фактично припинив існування разом із кафедрою зоології, і нині став по суті лише навчальною експозицією для базових курсів. Зоомузей НУБіП, що має давню історію [Shevchenko *et al*. 2015] перетворено на навчальну лабораторію, в назві якої є слово «музей», проте *de facto* статус музею втрачено. Схожих прикладів багато і, очевидно, не довго чекати на нові; зокрема, зовсім не очевидно, що в найближчі роки така сумна доля не спіткатиме музеї столичних університетів, як от зоомузей Київського університету, який давно втратив статус наукового підрозділу, а після закриття кафедри зоології став по суті відірваним від навчального процесу [Zagorodniuk 2022].

Сучасні зоологічні практики відійшли від задач планомірного і свідомого пошуку та здобування матеріалу для поповнення колекцій з метою подальших досліджень. Цей процес, якщо і відбувається, то значною мірою за рахунок згаданих вище «випадкових» об'єктів — тварин, загиблих від транспорту, на ЛЕП, в антропогенних пастках, від погодних катаклізмів, померлих в зоопарках. В усіх намірах збирати в природі й передавати до колекцій матеріали необхідним тепер є отримання дозволів на діяльність, пов'язану з вилученням диких тварин з природи [Domashlinets 2005], що вкрай непросто.

Описані тенденції призводять до неухильного подальшого зростання цінності давніх колекцій, оскільки фактично їх не можна повторити — і тому, що такі види чи підвиди вимерли або вкрай вразливі і заборонені для здобування, і тому, що втрачено техніки здобування і препарування, і тому, що важливими є саме попередні стани фауни чи ознак, важливих для порівнянь, і тому, що потрібен морфологічний контроль для генетичних даних тощо. Задача переоцінки давніх колекцій і визначення нових їх цінностей — це окрема тема, яку в тому чи іншому аспекті розглядають різні автори. Ця задача має бути вирішена, і мова іде не тільки про набуття бажаних статусів на кшталт «національного надбання», але й про визнання важливості колекційних зібрань шляхом їх фактичного залучення у практику нових наукових досліджень, а також у процес підготовки фахівців із зоології.

Післямова

Колись, вже після міленіуму, один старший колега, знаний зоолог і колись досвідчений мандрівник на схилі свого віку розповідав мені історію про те, що справжня зоологія закінчилася разом із 20-м сторіччям. Загалом він мав рацію. Але (думав я) він це бачив крізь призму власної біографії. І це означало, що він себе цілком реалізував. Лише згодом зрозумів, що реально він прожив ті пригоди, злети й відкриття, які для сучасних дослідників зовсім недосяжні (авторський проект «Записки на полях зоології», 21.06.2017)

Автор не був учасником «великих» експедицій, проте брав участь у низці «середніх». Так само автор не був мисливцем, проте і герої багатьох відомих книг про природу, слідопити й мандрівники були не лише героями не лише автора, але й колег, з якими були й «походи на виживання», і дальні та ближні зоологічні виїзди на Полісся, в Карпати, на Кавказ, у Степ, на Змієві вали, печери Поділля тощо, беручи у старших уроки лову і препарування зразків. Такі люди були серед нас, і мені пощастило бути учнем Леоніда Смогоржевського та Миколи Воронцова, Ореста Михалевича і Олександра Цвелиха, тісно спілкуватися з Вадимом Топачевським

і Миколою Щербаком, Михайлом Головушкіним і Юрієм Некрутенком, Юрієм Семеновим та Іваном Легейдою, багатьма іншими колегами, які своїм прикладом піднімали і заохочували до експедицій всіх, хто потрапляв у їхню орбіту. І завжди привозили цінні матеріали, описуючи згодом їх у своїх працях, і всім цим прославляли свій фах і творили романтичні його сторінки. У них були вітрила і рушниці, коні та воли, у більшості з них були гарні й розумні пси, які були з ними в полях у будь-яку пору, були й гарні рушниці. На зібраних ними колекціях розроблена не одна ідея, описано не одна сотня нових видів, написана не одна дисертація. Врешті, на експозиціях, створених з привезених ними зразків, виросло не одне покоління природолюбів.

І чути, що вони були не такими, що можна було б обійтися і без мамутів, і без мишей, без тисяч хребетних і сотень тисяч комах у наукових фондах, що не можна було стріляти і що в музеях — вбиті тварини, а червоні книги нічого по суті не охороняють, що наші знання недостатні для охорони природи і раціонального використання природних ресурсів, — все це глибоко неправильно і несправедливо. Неправильно тому, що впливи науковців на природу, звісно, вкрай незначні і їх не можна порівняти з забрудненням річок і повітря, вселеннями мас чужорідних видів, розоренням степів і заміною лісів на соснові плантації, осушенням боліт і створенням гігантських териконів і сміттєзвалищ, заливанням земель і вод невідомими в природі хімікаліями, целофановим екоцидом, бомбуванням і мінуванням цілих природних зон тощо. Зоологи для цілей дослідження вилучають з популяцій такий мізер, який не можна порівняти ні з втратами від прямих дій людини, ні з впливами вселених людиною чужорідних видів, ні з навіть жертвами автодорожніх колізій, які створюють далеко не зоологи.

Цей нарис — пошана всім тим, хто створював підвалини сучасної зоології, описував невідомі фауни й окремі нові для науки види, накопичував матеріали для подальших досліджень і створення унікальних музейних експозицій. Великі обозні експедиції й зоологи з рушницями — тепер минуле, проте це та основа, на якій ми всі стоїмо і дякуючи чому продовжуємо розвиватися, при тому все далі віддаляючись від природи, не сприймаючи людей з рушницями, проте полюбляючи ласувати дичиною, живучи в ментальному хаосі та екзистенційному вакуумі, коли суспільство, користуючись на повну створеними науковцями знаннями, все частіше не приймає науковців як практиків, а хоче їх бачити квазінауковими блогерами, які по суті переказують чужі здобутки, не створюючи нових знань.

Безмежна дяка тим, хто важко, самовіддано і професійно працював і творив у срібну добу зоології, вириваючи з буремного і почасти недружнього їм світу цінні факти і знання про природу, включно з унікальними колекціями, на чому формувалися й на що спиратимуться наступні покоління природознавців.

Подяки

У статті використано фото, люб'язно надані в користування колегами — С. Жилою, І. Легейдою, О. Лісіциною, Л. Прокопчук, А. Сироткіною, І. Шейгасом. Дякую колегам, які брали участь у формуванні ідеї статті та сприяли розвитку викладених тут думок, зокрема М. Головушкіну, Ю. Комар, І. Легейді, Р. Підопригорі, Л. Прокопчук, Ю. Семенову, С. Тайковій, Є. Яніш. Дякую колегам Р. Підопригорі, В. Тищенкові, І. Шейгасу за особисті повідомлення, цитовані у статті. Моя незмірна подяка М. Осиповій, В. Придатку-Доліну, С. Харчуку, П. Чегорці та Є. Яніш за вичитку статті та важливі коментарі й доповнення. Дослідження проведено в рамках планової тематики ННПМ за 2021–2023 роки (Державний реєстраційний номер теми 0121U100527) за розділом «Вивчення створення та накопичення колекцій в інституціях-попередниках та значення давніх колекцій для відтворення історії академічних інституцій та музеїв, відомих персоналій».

References

Abelentsev, V. I., I. G. Podoplichko, B. M. Popov. 1956. *General Characteristics of Mammals. Insectivores, Bats.* Publishing house of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–448. (Series: Fauna of Ukraine; Volume 1, issue 1). [In Ukrainian]

Barabash-Nikiforov, I. I. 1928. *Essays on the Fauna of the Steppe Dnipro Region (Former Ekaterinoslavshchyna). 1. Mammals.* State Publishing House of Ukraine, Dnipro, 1–137. [In Ukrainian] https://u.to/vEQfIA
Barabash-Nikiforiv, I. 1929. *Above the Shores of the Arctic Sea.* State Publishing House of Ukraine, Kharkiv, 1–96. [In Ukrainian]
Beauplan, de, G. V. 1660 (1990). *Description of Ukraine.* Transl. from the French by Y. I. Kravets, Z. P. Borisyuk. Naukova Dumka, Kyiv, Ukrainian Scientific Institute, Cambridge, 1–256. [In Ukrainian] https://shorturl.at/dikZ2
Bondarenko, V. D., E. M. Rizun. 2006. *Forest zoology: a guide to animal dissection and collection formation for the museum of forest fauna*. National Forestry University of Ukraine, Lviv, 1–74.
Bondarenko, V. D., I. V. Delegan, K. A. Tatarynov, M. V. Chernyavsky, S. D. Tatukh, [et al.]. 1993. *Hunting Science. Training Manual.* Teaching-Methodological Cabinet Higher Education, Kyiv, 1–197. [In Ukrainian] https://shorturl.at/jEJW4
Bonnaud, E., F. M. Medina, E. Vidal, M. Nogales, B. Tershy, [*et al.*]. 2011. The diet of feral cats on islands: a review and a call for more studies. *Biol. Invasions*, **13**: 581–603.
Charlemagne, N. 1926. Eine Exuksion auf dem Dniepr von Kiew bis Stary Glybow und ruckwärts. *Collection of works of the Dnipro Biological Station.* Edited by D. O. Beling. Issue 1. Kyiv, 239–249. [In Ukrainian] https://shorturl.at/cguAN
Chudiyovych, I. 2017. *Hunting 'Atlantis' of the Lviv Carpathians. History and mythology, articles and photos.* Pyramid, Kyiv, 1–268. ISBN 978-966-441-493-4 [In Ukrainian]
Dementiev, V. I. 1971. *Fundamentals of Hunting Science. 2nd edition.* Forest Industry, Moscow, 1–232. [In Russian] https://shorturl.at/GMO15
Domashlinets, V. 2005. On the permits issued for research activity with removal of wild animals from the nature. *Novitates Theriologicae*, **5**: 84–86. [In Ukrainian] https://shorturl.at/ezCSV
Emelyanov, I., I. Zagorodniuk, V. Anistratenko. 2022. Vladyslav Monchenko, an outstanding zoologist and his contribution to the development of zoological collections. *Geo&Bio*, **22**: 29–36. [In Ukrainian] https://doi.org/10.15407/gb2204
Enaleiev, I. *Practice of Falconry*. Kazan, 2007, 1–56. [In Russian]
Gavrilov, E. I., V. A. Naglov, A. K. Fedosenko, [et al.]. 1968. On the avifauna of the Volga-Ural interfluve. *Proceedings of the Institute of Zoology, Academy of Sciences of the Kazakh SSR*, **29**: 153–190. [In Russian]
Gamalia, V. M., Y. K. Duplenko, V. I. Onoprienko, S. P. Ruda, V. S. Savchuk. 2018. *In: Presidents of the Academy of Sciences of Ukraine for 100 years of its existence*. Kyiv, 1–215. [In Ukrainian]
Gerasimov, Y. 1990. *Hunting Autotraps and Trapping. Reference book.* Agropromizdat, Moscow, 1–192. ISBN 5-10-001343-5. [In Russian] https://shorturl.at/BEHMX
Godlevskaya, E. V., M. A. Ghazali. 2009. New Records of Bats (Chiroptera) at the Territory of Donetsk Region (Ukraine). *Vestnik zoologii*, **43** (5): 470. [In Russian]
Hutton, T. C., J. Dobson. 1993. The control of feral pigeons: an independent approach. *Structural survey*, **11** (2): 159–167.
Kalabukhov, N. I. 1978. *The Life of a Zoologist. (Half a century of studying mammals and other animals).* Moscow University Publishing House, Moscow, 1–183. [In Russian]
Karavaev, V. 1926. A brief essay on the development and modern state of the Zoological Museum U.A.S. *Proc. Physical-Mathematical Division of Ukr. Acad. Sci.,* **4** (2): 21–30. [In Ukrainian]
Kondratenko O., Foroschuk V. 2006. The account of fine mammal and other groups of animals using ditch with pitfalls, with the purpose of studying their communities. *Proceedings of Theriological School*, **7**: 114–116. [In Russian] https://shorturl.at/krI57
Korobchenko, M. 2010. The XV Theriological school-seminar «Problem species of mammals» (Kaniv, 2008): report about work. *Proceedings of the Theriological School*, **10**: 159–164. [In Ukrainian] http://doi.org/10.15407/ptt2010.10.159
Korobchenko, M. 2016. Evdokia Reshetnyk (1903–1996) — an outstanding figure in the history of academic zoology and ecology in Ukraine. *Geo & Bio (Proceedings of the National Museum of Natural History)*, **14**: 136–146. [In Ukrainian] https://shorturl.at/aEGQS
Krauze-Gryz, D., J. Gryz, J. Goszczyński. 2012. Predation by domestic cats in rural areas of central Poland: an assessment based on two methods. *Journal of Zoology*, **288** (4): 260–266. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00950.x
Kuzmenko L. P. (ed.). 2017. *Diaries of Vsevolod Velikaniv: a Manual for Independent Work of Students*. Nizhyn Gogol State University, Nizhyn, 1–183. [In Ukrainian]
Lazariev, I. 2022. Dormice and anthropogenic traps: features of catching. *Novitates Theriologicae*, **13**: 103–105. http://doi.org/10.53452/nt1343
Leopold, A. S., S. A. Cain, C. M. Cottam, I. N. Gabrielson, T. L. Kimball. 1964. *Predator and Rodent Control in the United States*. US Fish & Wildlife Publications, 1–254. https://shorturl.at/otvPW
Lepczyk, C. A., J. E. Fantle-Lepczyk, K. D. Dunham, [et al.] 2023. A global synthesis and assessment of free-ranging domestic cat diet. *Natute Communications*, **14**: art #7809. https://doi.org/10.1038/s41467-023-42766-6
Mason, G., K. E. Littin. 2003. The humaneness of rodent pest control. *Animal Welfare*, **12** (1): 1–37. https://shorturl.at/bxBKS

Mazurmovych, B. M. 1972. *Development of Zoology in Ukraine.* Kyiv University Publishing House, Kyiv, 1–229. [In Ukrainian]
Mikhalev, Y. A. 2008. *Whales of the Southern Hemisphere: Biology, Fishing, Prospects for Population Recovery*. LLC "INVATS", Odessa, 1–328.
Mikhalev, Y. 2019. *Whales of the Southern Ocean: Biology, Whaling and Perspectives of Population Recovery.* Springer Switzerland AG, 1–382. (Series: Advances in Polar Ecology; Vol. 5).
Muzyka, V. 2021. Theoretical provisions of functioning and development of the hunting economy in Ukraine. *Scientific Bulletin of Polissia*, **2** (23): 40–52. https://doi.org/10.25140/2410-9576-2021-2(23)-40-52
Myhulin, A. A. 1917. *Mammals of the Kharkiv Province*. Kharkiv, 1–74. [In Russian]
Myhulin, O. O. 1938. *Mammals of the Ukrainian SSR (Materials for the Fauna)*. Publishing House of AS UkrSSR, Kyiv, 1–426. [In Ukrainian]
Naglov, V. A., H. E. Tkach. 1998. Small mammals (Mammalia: Insectivora, Rodentia) as haystack dwellers. *Vestnik zoologii*, **32** (3): 77–84. https://shorturl.at/iMUVW
Novitsky, R. O., V. I. Domnich. 2011. *Fundamentals of Hunting Science: Study Guide*. Artlogos, Dnipro, 1–172. https://shorturl.at/ajqZ7 [In Ukrainian]
Portenko, L. A. 1928. *Dnipro River and Dnipro Region. The notes of excursionist of a hunter in the middle reaches of the Dnipro*. State Publ. House. Moscow, Leningrad, 1–182. [In Russian]
Prokopenko, S. P. 1989. Fall net, cache, bituminous tar. *In: Methods of Study and Protection of Birds of Prey (Methodical recommendations)*. USSR State Committee for Nature Protection, Moscow, 55–60. [In Russian]
Prydatko-Dolin, V. 2021. Leonid Portenko (1896–1972)—world famous naturalist, participant of expeditions to the Arctic and Far East. *Geo&Bio*, **21**: 35–57. [In Ukrainian] https://doi.org/10.15407/gb2106
Prydatko-Dolin, V. 2022. The unexplored maternity dens survey of the polar bear (*Ursus maritimus*) on Wrangel and Herald islands in 1982. *Theriologia Ukrainica*, **24**: 184–209. [In Ukrainian] http://doi.org/10.15407/TU2416
Pysanets, E. M. 2009. Zoological collections of Ukraine: importance, current state and prospects of development. *In: Natural Museology: Theory and Practice.* Materials of the All-Ukrainian Conference. Lviv, Kamianets-Podilskyi, 9–17. [In Ukrainian]
Radchuk, V. 1963. Trapping of hares in Ukraine. *Hunting and hunting economy*, No. 1: 11–13. [In Russian]
Rekovets, L. Topachevsky Vadym Oleksandrovych, a mammalogist, evolutionist, and science organizer. *Novitates Theriologicae*, **14**: 335–338. [In Ukrainian]
Selezhynsky, G. V. 1969. *Animals-Builders. Scientific and Popular Edition.* Naukova Dumka, Kyiv, 1–104. [In Ukrainian]
Shcherbak, M. M. 1977. *In Search of Rare Animals*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–148. [In Ukrainian]
Shevchenko, L. S., S. I. Zolotukhina. 2005. *Mammals. Issue 2. Insectivores, bats, lagomorphs.* Zool. Mus. of the National Museum of Natural History of Ukraine. Kyiv, 1–228. [In Russian]
Shevchenko, S. M., V. M. Tyshchenko, I. V. Davydenko. 2015. The fund collection of the Museum of forest mammals and birds named after Professor O. O. Salhansky (Kyiv). *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **13**: 111–118. [In Ukrainian] https://bit.ly/33gb7PR
Shydlovsky, I. 2012. *The History of Museology and Zoological Museums at Universities in Ukraine.* Ivan Franko University of Lviv, Lviv, 1–112. [In Ukrainian] https://shorturl.at/lqQRV
Soboleva, O. 2017a. Interpretation of 'field' researches in the professional work of Ukrainian zoologists. *Pages of History: a collection of papers*, **43**: 108–119. [In Ukrainian] https://shorturl.at/blR89
Soboleva, O. 2017b. 'Walking into nature': professional identity and research practices in Ukrainian field zoology. *In*: Hrymych, M., O. Soboleva (eds). *Field: a collection of scientific works on the history, theory and methodology of field research. Volume 2*. Dulyby, Kyiv, 39–74. [In Ukrainian]
Sokur, I. T. 1940. On the fauna of birds and mammals of partisan forest protective strips of Henichesk district. *Proceedings of the Research Zoological and Biological Institute*, **8–9**: 115–121. [In Ukrainian]
Sokur, I. T. 1961. *Historical Changes and Use of Mammal Fauna of Ukraine*. Published by the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–84. [In Ukrainian]
Tatarynov, K. A. 1951. Finding of the long-eared night owl (Myotis bechsteini) in the Lviv region. *Scientific notes of the Lviv Museum of Natural History of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR*, **1**: 198–201. [In Ukrainian] https://shorturl.at/jnwAQ
Tatarynov, K. A. 1956. *Mammals of the Western Regions of Ukraine.* Publ. House of AS UkrSSR, Kyiv, 1–188. [In Ukrainian]
Tshikolovets, V. V. 2005. *The Butterflies of Ladakh (N.-W. India).* Kyiv, 1–176. (Series: Butterflies of Palaearctic Asia; Vol. 5). ISSN 1810-8199
Topachevsky, V. A. 1969. *Mole Rats (Spalacidae).* Nauka, Leningrad, 1–248. (Series: Fauna of the USSR. Mammals; vol. 3, issue 3). [In Russian]
Tyshchenko, V. 2002. Chapter III. Searching and methods of bat capturing. *In:* Zagorodniuk I. (ed.). *Bats of Ukraine and Adjacent Countries: a Guide for Field Investigations*. Kyiv, 39–62. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 3). ISBN 966-02-2476-1. https://shorturl.at/CHIJ9
Veselskyi, M. 2022. Drawing as a mean of displaying zoological information (about the author's experience). *Novitates Theriologicae*, **13**: 130–135. http://doi.org/10.53452/nt1352

Voliansky, B. E. 1924. Materials for the study of fauna of terrestrial vertebrates of Odesa region. 1. Notes during a trip to Balta and in the Balta district. *Yuzhnaia okhota [Southern hunting]*, No. 5–6: 16–20. [In Ukrainian] https://u.to/1UQfIA
Zagorodniuk, I. V., V. V. Tkach. 1996. The present state of fauna and the historical changes of abundance of the bats (Chiroptera) in the territory of Ukraine. *Reports of the NAS of Ukraine*, No. 5: 136–142. [In Ukrainian]
Zagorodniuk, I., L. Godlewska, 2001. Bats on the collections of zoological museums of Ukraine: review and phenological analysis of data. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Migration Status of Bats in Ukraine.* Ukrainian Theriological Society, Kyiv, 122–156. (Series: Novitates Theriologicae; Pars 6). [In Ukrainian] https://shorturl.at/BCGT9
Zagorodniuk, I. 2002. *Field Key to Small Mammals of Ukraine*. National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Kyiv, 1–60. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 5). [In Ukrainian] https://shorturl.at/lyHW0
Zagorodniuk, I. 2003. Price of animal life from the viewpoint of zoologist. *Ecosphera (Uzhhorod)*, No. 9–10: 10–14. [In Ukrainian] https://u.to/ZUUfIA
Zagorodniuk, I. 2006. Anthropogenic traps and survival of animals in transformed environment. *In:* Ed. Borejko, V. E. (ed.). *Tribune–12. Proceedings of 2nd International Conference for Wild Nature*. Lotos Press house, Kyiv, 160–171. [In Ukrainian] https://shorturl.at/qFKUV
Zagorodniuk, I. 2008. Sibling and morphologically closed species of mammals in collections of zoological museum: main results and prospects of investigations. *In:* Skilsky, I. (ed.). *Modern Museums. Scientific and Exposition Work.* DruckArt, Chernivtsi, 25–34. [In Ukrainian] https://shorturl.at/sFHSZ
Zagorodniuk, I., M. Korobchenko. 2008. Rare mammal fauna of eastern Ukraine: composition and distribution of rare species. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Rarity Mammal Fauna and Its Protection.* Luhansk, 107–156. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 9). [In Ukrainian]
Zagorodniuk, I. V. 2013. Zoological collections as source of biographical information: towards history of investigations of Anatol Argyropulo and Boris Popov. *In: Practical Topics of Natural Museology.* Natl. Mus. Nat. Hist., NAS Ukraine, Kyiv, 15–16. ISBN 978-966-02-7001-5. [In Ukrainian] https://bit.ly/3sZCRkT
Zagorodniuk, I., I. Emelyanov, O. Chervonenko. 2014. Zoological collections and museums as centres of biodiversity investigations. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Zoological Collections and Museums*. National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine. Kyiv, 6–9. ISBN 978-966-02-7388-7. [In Ukrainian] https://shorturl.at/zCGXY
Zagorodniuk, I. 2015. Bohdan Voliansky as bright person in Ukrainian zoology of 1920–1930s. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **69**: 3–19. [In Ukrainian] https://shorturl.at/lACZ5
Zagorodniuk, I., O. Chervonenko. 2015. Natural history collections as the basis of fundamental research of nature diversity. *Natural History Museums: The Role in Education and Science. Part 2.* (Proceedings of the IV Internat. Sci. Conf.). NMNH NAS of Ukraine; Ed. by I. Zagorodniuk. Kyiv, 23–25. ISBN 978-966-02-7728-1. [In Ukrainian]
Zagorodniuk, I., M. Korobchenko, M. Pidhainy. 2015. The oldest collected samples of Ellobius talpinus s. l. (Rodentia) in natural history museums of Ukraine: an investigation into the history of collections. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **13**: 101–110. [In Ukrainian] https://bit.ly/3km0jZp
Zagorodniuk, I. 2017. Zoological collections as a source of information about the state and changes of fauna, communities, and populations. *Novitates Theriologicae*, **10**: 183–189. [In Ukrainian]
Zagorodniuk, I., Parkhomenko, V. 2018. Boris Valkh and the development of zoology and museology in the East of Ukraine. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology,* **31**: 72–98. [In Ukrainian] http://doi.org/10.26565/2075-5457-2018-31-8
Zagorodniuk, I. 2020. Distribution and variation of mice group Sylvaemus microps & uralensis in Eastern Europe: fragmentation and clines. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 91–104. http://doi.org/10.15407/TU2012
Zagorodniuk, I. 2021a. Ground squirrels of the war: a history of zoological research and Spermophilus collections in the Reichskommissariat Ukraine. *Proceedings of the State Natural History Museum (Lviv),* **37**: 17–38. [In Ukrainian] https://doi.org/10.36885/nzdpm.2021.37.17-38
Zagorodniuk, I. V. 2021b. The phenomenon of Theodosius Dobrzhansky: to the 100th anniversary of the beginning of his scientific research in Kyiv (1921–1924). *Visnyk NAS of Ukraine*, No. 2: 49–68. [In Ukrainian] https://doi.org/10.15407/visn2021.02.049
Zagorodniuk, I. 2022. Zoological museums and mammal collections in Kyiv for the last two centuries: history, values, and prospects. *Geo&Bio*, **22**: 37–62. [In Ukrainian] http://doi.org/10.15407/gb2205
Zagorodniuk, I., L. Prokopchuk. 2022. Valerian Bondarenko, a taxidermist and researcher of whales. *Novitates Theriologicae*, **15**: 215–218. [In Ukrainian]
Zagorodniuk, I. 2023a. A hedgehog from Luxembourg: the story of a specimen as evidence of migrations of museum collections between Kharkiv and Kyiv in the 1930s. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, **40**: 4–18. [In Ukrainian] https://doi.org/10.26565/2075-5457-2023-40-1
Zagorodniuk, I. 2023b. Local faunas, voucher samples and biodiversity assessments. *Scientific Papers of the National Park Nyzhniosulsky*, **3**: 4–14. [In Ukrainian]
Zolotarev, V. P., E. V. Sharuda, S. P. Buhkalo. 1978. Pests insects of collection materials in the Museum of Natural History of Kharkov State University and their control. *Bulletin of Kharkiv University*, **164**: 81–83. [In Russian]

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 32–50
https://doi.org/10.53452/gb2504

The evolutionary system of the biosphere: a dialectical approach

Alexander Protasov

Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

article info

key words

biosphere, evolution, states, emergence, continuity, fractal structure, noosphere

correspondence to

Alexander A. Protasov; Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; 12 V. Ivasyuk Avenue, 04210 Kyiv, Ukraine;
Email: pr1717@ukr.net;
orcid: 0000-0002-0204-2007

article history

Submitted: 14.12.2023. Revised: 28.12.2023. Accepted: 30.12.2023

cite as

Protasov, A. The evolutionary system of the biosphere: a dialectical approach. *GEO&BIO*, **25**: 32–50. [In Ukrainian, with English summary]

abstract

The dialectics of evolution is that the development of various systems, complication is determined by several principles, which themselves are similar to emergent systems based on opposite but dialectically complementary categories and concepts. A new concept of evolution of the biosphere as an integral system of its successive states united by development trends is proposed. The structure of the biosphere is considered as a fractal system with the ecosystem as its elementary unit. The next fractal levels are biogeomes and biospheromerons. The fractal structure corresponds to the principle of emergence. The proposed concept of biosphere evolution is based on general naturalistic principles and categories of dialectics, such as states and interstates, continuity and discreteness, reproducibility and uniqueness, the hypothesis of information channels or trends, the concept of biosphere organisation in a specific evolutionary space-time. In general, the evolutionary history of the biosphere is a metameric picture of changing states and interstates. A complex system of continuums is the most important feature of the biosphere's organisation in space-time. Continuity of the first kind can be observed when there is a continuum of indistinguishability within a continuing state: during a long geological time, there were no cardinal changes in the structure of biosphere elements and connections between them. At the same time, the development of an integral biosphere system occurs in a continuum of the second kind: given the continuity of life, the differences between the early and subsequent states are very significant and obvious in the biosphere. Moreover, these differences are associated with complication, development, which is, in fact, evolution. The states of the biosphere in certain periods are connected by trends, which form an evolutionary system. Continuing states, when the system remains self-identical for a long period, are replaced by new states through interstates. Thus, a specific type of continuum, the metameric continuum, is formed. The taxonomic, ecomorphic, symbiotic, and ecosystem trends are identified and considered as the main ones in the evolution of the biosphere. The Vernadsky–Margalef hypothesis of the origin of life and biosphere in the form of protoecosystems is considered and supported.

© 2023 The author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Еволюційна система біосфери: діалектичний підхід

Олександр Протасов

Резюме. Діалектика еволюції полягає в тому, що розвиток різних систем, ускладнення визначається деякими принципами, які самі являють собою подобу емерджентних систем, що базуються на протилежних, але таких, що діалектично доповнюють одна одну категоріях і поняттях. Запропоновано нову концепцію еволюції біосфери як цілісної системи її послідовних станів, об'єднаних трендами розвитку. Структура біосфери розглядається як фрактальна система, елементарною одиницею якої виступає екосистема. Наступні фрактальні рівні — це біогеоми та біосферомерони. Фрактальна структура відповідає принципу емерджентності. Запропонована концепція еволюції біосфери базується на загальних натуралістичних принципах і категоріях діалектики, таких як стани й інтерстани, континуальність і дискретність, відтворюваність і унікальність, гіпотези інформаційних каналів або трендів, концепції організованості біосфери в специфічному еволюційному просторі-часі. Загалом еволюційна історія біосфери являє собою метамерну картину змін станів та інтерстанів. Складна система континуумів є найважливішою рисою організованості біосфери у просторі й часі. Континуальність першого роду можна спостерігати, коли в межах стану, що триває, існує континуум нерозрізненості: протягом тривалого геологічного часу не відбувалося кардинальних змін у структурі елементів біосфери і зв'язках між ними. При цьому розвиток цілісної біосферної системи відбувався в континуумі другого роду: за умови безперервності життя, у біосфері відмінності попередніх і наступних станів дуже істотні й очевидні. Причому, ці відмінності пов'язані з ускладненням, розвитком, що і є, власне, еволюцією. Стани біосфери в ті чи інші періоди пов'язані трендами, що утворює еволюційну систему. Тривалі стани, коли система залишається самототожною довгий період, через інтерстани змінюються новими станами. Таким чином, формується своєрідний тип континууму — метамерний континуум. Як основні в еволюції біосфери виокремлено і розглянуто тренди таксономічний, екоморфний, симбіотичний, екосистемний. Розглянуто та підтримано гіпотезу Вернадського-Маргалефа про походження життя і біосфери у вигляді протоекосистем.

Ключові слова: біосфера, еволюція, стани, емерджентність, континуальність, фрактальна структура, ноосфера.

Адреса для зв'язку: Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine. V. Ivasyuk av. 12, 04210, Kyiv, Ukraine; Email: pr1717@ukr.net; orcid: ORCID 0000–0002–0204–2007

Вступ

В останні десятиліття суттєво активізувався атропоцентричний погляд на планетарні процеси, питання, що стосуються, зокрема, змін клімату. Глобальні процеси розглядаються насамперед із позицій зміни умов життя людини [Delpla *et al.* 2009; Naveh 2000], навіть якщо й розглядається вплив тих чи інших факторів на екосистеми [Birk *et al.* 2020]. При цьому відходить на другий план фундаментальне положення, висловлене В. І. Вернадським, — людина, як і будь-який інший вид живих істот, є продуктом біосфери, він не існує і не може існувати поза нею: живі природні тіла виявляються тільки в біосфері, з нею представляють собою єдине ціле [Vernadsky 1945]. Проблеми як комфортного існування, так й виживання людства не можуть вирішуватися поза проблемами функціонування всієї біосфери. Прогнозування майбутнього людини і планети неможливе без пізнання її історії, закономірностей розвитку. Принцип актуалізму, прийняття того, що загальні закономірності якогось процесу, зокрема розвитку біосфери залишаються в основі своєї незмінними, важливий не тільки для пізнання минулого, але і для того, щоб отримати уявлення про подальший розвиток біосферної системи.

Нещодавно вийшла публікація, яка може бути віднесена до розряду високо концептуальних, що зачіпає основи найзагальніших положень про розвиток та еволюцію [Wong *et al.* 2023]. Вона підбиває деякий підсумок багаторічних досліджень та узагальнень авторів у цій галузі [Hazen 2005; Wong 2022] які призводять авторів до концепції єдності еволюційних процесів у природі. Еволюція представляється як історична послідовність взагалі, що пов'язана з саморозвитком. Так, говорять про еволюцію Сонячної системи, еволюцію Землі як планети, маючи на увазі розвиток на ній геологічних процесів. В еволюції важлива незворотність загального поступального руху за умов циклічності окремих процесів. Мабуть, ключове слово тут — «саморозвиток», тобто зміни, які визначають внутрішні причини.

Еволюція біосфери неодноразово була предметом наукового розгляду та аналізу, як з переважно біологічних позицій [Kamshylov 1974; Kordyum 1982; Budyko 1984; Mills & Konhauser 2021], так і з історико-філософських [Kolchinsky 1990; Krasilov 1986; Zavarzin 2001; Planavsky *et al.* 2021].

Поняття біокосної системи, яке вводить В. І. Вернадський [Vernadsky 1926] для біосфери за своєю суттю діалектично, оскільки поєднує протилежності в щось принципово нове, систему зовсім іншого типу, ніж косні та живі елементи. В еволюції важлива незворотність загального поступального розвитку при циклічності окремих процесів [Zavarzin 2006]. Еволюція це не тільки історична послідовність подій у біосфері, а й процес саморозвитку. При цьому, біотична еволюція є «побічним, але неминучим результатом підтримки стійкості системи вищого, стосовно організму, рангу», вважали Р.Л.Берг і А.А.Ляпунов [Berg & Lyapunov 1968: 5], тому, що популяція регулюється біогеоценозом [Shmalhauzen 1968a] і так далі, відповідно ієрархічної структурі біотичних і біокосних систем. Еволюція живих систем як біотичне явище, входить в систему всіх рівнів організації біокосної системи біосфери.

Очевидно, що жива речовина [Vernadsky 1926, 1965], Геомерида [Beklemishev 1928; Starynkevich 2013], біохоліда [Protasov 2012], тобто вся сукупність живого, живий покрив Землі, не тільки не залишалися незмінними але й еволюціонували, тобто відбувалося зростання багатства форм, ускладнення зв'язків. Ці зміни більш-менш повно задукоментовані в палеонтологічному літописі. При цьому, середовище існування живого (геохоліда) також не залишалося незмінним. Відповідність середовищу існування є безумовна передумова та умова існування живого [Zavarzin 2000]. Водночас, життя не є пасивним, зміни та розвиток геохоліди відбувалося при значному тиску біотичних факторів [Ponomarenko 2013].

Якими є закономірності еволюційного процесу біосфери? Свою версію відповіді на це питання я і пропоную у цій роботі.

1. Упереджені та неупереджені ідеї

Основна праця В. І. Вернадського «Біосфера» [Vernadsky 1926] починається з важливого представлення читачеві кількох «упереджених» ідей, які «суперечать існуючим у науці емпіричним узагальненням». Зокрема, він не вважає доведеним абіогенез та походження життя, і виводить його за межі наукового розгляду, оскільки немає прямих даних, що вказують на це явище.

У свою чергу, зведення неупереджених, «позитивних», конструктивних ідей може розглядатися як філософсько-методологічний каркас дослідження. На мій погляд, зведення тих та інших, для розгляду питань еволюції біосфери може виглядати наступним чином.

Упередженою ідеєю слід вважати розгляд біосфери лише як області життя на Землі, як і вважати біосферою лише сукупність живого.

Упередженою ідеєю слід вважати положення про те, що еволюція — явище суто біотичне, властиве тільки живому.

Упередженою ідеєю слід вважати положення про якийсь один принцип, механізм, на якому будується еволюція, чи то принципи селекціонізму, номогенезу чи інших.

Неупереджені ідеї, принципи та концепції, на яких ми будуватимемо подальші міркування є такими:

Створення та розпад

Все існуюче мало колись виникнути. Все існуюче не вічне, як у минулому, так і в майбутньому. Вочевидь, що цей принцип суперечить уявленням В. І. Вернадського про вічність життя: «Загальна проблема про початок життя в космосі втрачає наукове значення, подібно до того, немає наукової проблеми про початок матерії, електрики, енергії». [Vernadsky 2012*a*: 320]. Однак життя, у його земній формі, сама Земля, сонячна система зі своєю зіркою мають свій історизм. Діалектичність цієї пари понять полягає в тому, що творення та розпад/руйнування

забезпечують циклічність процесів. Упередженість принципу «вічності життя» саме у його недіалектичності: логічній відсутності комплементарної категорії, наприклад — «вічність — миттєвість».

Принцип існування «тут і зараз» (хаесеїтас)

Термін «хаесеїтас» у поле аналізу еволюційних процесів був запроваджений Г.О. Заварзіним [Zavarzin 2007] для позначення філософського принципу існування реальності: це те, що ми спостерігаємо тут і зараз як реально існуюче, дійсне. Сам термін належить філософу XIII ст. Дунс Скотту.

Концепція стану та інтерстану

Даний стан об'єкта, системи представляється як тимчасовий зріз всіх його характеристик. Кожен стан лімітований у часі [Simanov 2022] Між станами існують перехідні процеси чи інтерстани [Aleev 1986]. Концепція стану тісно пов'язана з принципом хаесеїтас діалектичним зв'язком, оскільки саме поняття «стан» з погляду принципу «тут і зараз» виглядає неоднозначно: можна виділити стани «миттєві» і стани, що тривають. Стан (тут і зараз) може нескінченно дробитися через властивість часу: між будь-якими двома моментами часу завжди знайдеться третій, тобто немає мінімального його відрізка [Gomankov 2014]. Принцип історизму, змінності, який вийшов ще з ідей античності, став уже парадигмою, настільки проник у повсякденну свідомість, що навіть постановка питання реальності застиглих станів виглядає антинауковою та неприйнятною. Афоризм про річку, куди не можна увійти двічі, став абсолютом. Тим не менш, з станами, що продовжуються, ми стикаємося постійно [Protasov 2019]. Земля обертається безперервно, проте ми цілком виразно виділяємо два стани — день і ніч, з двома інтерстанами — ранок, вечір. В організмі відбувається постійний обмін речовин, клітини різних тканин відмирають і заміщаються новими, проте протягом усього онтогенезу організм проходить ряд фізіологічних, екоморфних станів, тривалість яких може бути великою. Саме стани, що продовжуються, підлягають нашому сприйняттю та вивченню, проте лише зміна миттєвих станів вибудовує картину світу не як світу «застиглих станів», а світу процесів [Levich 2009]. В тому і є діалектика поняття стану.

Концепція того, що вміщає, і того, що вміщається

Цілісність, індивідуальність системи визначається не тільки внутрішніми її властивостями, зв'язками між елементами, а й характером взаємодії із середовищем. Відносини між вміщуваним і тим, що вміщує, визначають ієрархічну структуру біокосних систем. Приклад екологічної ніші може бути прикладом її, як того, що вміщує популяцію. Однак не можна розглядати екологічну нішу як такий собі гіперпростір, що може залишатися «порожнім, в очікуванні» популяції якогось виду. Екологічна ніша — це діалектичний прояв взаємодії середовища (того, що вміщає) і популяції (того, що вміщається). Немає цієї діалектичної пари — немає і екологічної ніші. Екосистему не можна розглядати як механічне об'єднання біотопу (того, що вміщує) і біоценозу (вміщуваного), це вже нова система. Що стосується біосфери, то цей принцип має розглядатися як один із ключових, коли йдеться про її структуру. Діалектика вміщуваного і того, що вміщує, полягає в тому, що не можна механічно розглядати геохоліду як вміщувальне для біохоліди — вміщувальне і вміщуване створюють нову систему. Водночас справедливим є й твердження, що вміщуване не може виникнути раніше, ніж вміщувальне [Zavarzin 2000], з чого випливає, що для виникнення біосфери мали б існувати певні умови, які створювала геосферна оболонка Землі, така собі «протогеохоліда». Такий самий «букет» нових систем на основі діалектичного зв'язку того, що вміщається, і того, що вміщає, існує і на рівнях організації біосфери.

Континуальність та дискретність

Еволюція біосфери відбувалася і відбувається континуально, без розривів через відсутність множинності актів походження життя. У той же час, в історії біосфери існували тривалі стани відносної стабільності, малої змінності істотно важливих характеристик, тобто існував континуум внутрішньої нерозрізненості, внутрішньої самоподібності стану, що триває. Це може бути означено як континуум першого роду [Protasov *et al*. 2022]. При відносній дискретності станів, розділених інтерстанами, в єдиному континуумі еволюційної системи відбуваються зміни, що обумовлюють континуум градієнтного характеру (континуум другого роду): стан наступний відрізняється від попереднього, початкові стани суттєво відмінні від кінцевих, сучасних, при тому ми маємо справу з той самою ж континуальною системою.

Ця єдність усієї еволюційної системи біосфери зумовлює певну принципову схожість послідовних триваючих станів (завдяки адитивності та спадкоємності), що призводить до нової форми континууму — метамерного континууму (континуум третього роду). Як ілюстративну модель можна навести каскад водосховищ на річці [Barbosa *et al.* 1999] або ланцюжок ставків, які розділені ділянками річки. У кожній водоймі формуватиметься більш-менш своєрідний біоценоз, однак, істотно відмінний від таких у лотичних ділянках.

У біології взагалі мало абсолютних понять та явищ, одне з таких — абсолютна континуальність життя. При цьому відоме нам життя на Землі має дискретну основу: живе існує у вигляді дискретних організмів. Слідуючи за категоричною точкою зору біологів щодо «неподільного» — індивідуума, необхідно вважати організми квантами живого, що мають властивість самовідтворення, що і створює континуум потоку життя. Однак звертаючись до витоків екології, науки про надорганізмові системи, знаходимо більш широке трактування «кванту життя», «Quantum Leben» [Möbius 1877]. Будь-яка популяція, у цьому трактуванні, представлена найбільшою кількістю особин, які змогли вижити у цих умовах, і є квант життя. Очевидно, тут необхідно зробити принципове уточнення, пов'язане з поняттями «живе» та «життя». Не організм є одиниця, «квант життя», а деяка їхня спільність, що реально здатна підтримувати континуум існування. Організм, одиниця живого, існує у часі онтогенезу, біологічно вид існує в еволюційному часі, живе існує у часі біосфери. Однак існування «живого» неможливе поза системними відносинами з «живим» ж, а також з необхідними елементами косного середовища. Це і є суть узагальнення, зробленого В. І. Вернадським: «Жива речовина загалом проявляється в навколишньому середовищі в біосфері, до складу якої вона входить...» [Vernadsky 2012b: 139]. Існування «живого лише у біосфері» є взаємодія і безперервний зв'язок як у біотичних угрупованнях, так і зв'язок із необхідною для існування частиною косного середовища. Тобто, слідом за А. Тенслі [Tansley 1935] можна сказати: це є екосистема, діалектична єдність живого і косного, одиниця і квант життя *в біосфері*.

В еволюційному аспекті на дискретність потоків життя вказував С. В. Пучковський [Puchkovsky 1997], розглядаючи квантованість життя як наявність фаз, що чергуються — стабільної та акцептивної. У стабільній фазі найбільш помітна роль спадковості, і також стабілізуючий ефект природного добору. У акцептивної фазі підвищується роль мінливості, перетворення підсистем. По суті — стабільна фаза — це стан, що триває, акцептивна — інтерстан. Навіть Ч. Дарвін не уявляв собі низку видів як безперервний континуум: «...періоди, протягом яких вид зазнає змін, хоча й тривалі, якщо вимірювати в роках, все ж таки короткочасні в порівнянні з періодами, коли він залишається незмінним» [Darwin 1907: 384].

Принцип тиску життя

Важливою складовою як дарвінівської теорії еволюції, так і вчення про живу речовину біосфери [Darwin 1907; Vernadsky 1926] є закон необмеженого зростання чисельності живих організмів. Це створює ефект тиску життя. Інтенсивність цього тиску є мірою активності живого. Ч. Дарвін був справедливо категоричний: «Не існує жодного винятку з правила, за яким

будь-яка органічна істота природно розмножується в такій прогресії, що за відсутності винищення, нащадки однієї пари покрило б всю землю» [Darwin 1907: 107]. Однією з найважливіших характеристик живої речовини В. І. Вернадський вважав гіпотетичну швидкість саме цього процесу — розраховував швидкість, з якою популяція може поширитися поверхнею Землі. Крім кількісного аспекту тиску життя в еволюції має місце якісний, який проявляється у появі все нових та нових форм живого. Якщо механізм появи нових видів і форм все ще дискутується, то зростання багатства форм життя — одне з незаперечних емпіричних узагальнень. Тут слід зазначити певний збіг процесів. Як відомо, зростання популяцій описується так званої логістичної S-подібної кривої [Gilyarov 1990], де є експоненційна частина, за якою, по мірі вичерпанні ресурсів відбувається суттєве зниження швидкості зростання та встановлення певної рівноваги між можливостями потенційного зростання та можливостями забезпечення ресурсами. Якісний аспект тиску життя також мав вигляд гіперболічної кривої [Markov & Korotaev 2008], принаймні для деяких великих груп організмів, починаючи з кембрію. У цьому зв'язку, гадаю, слід зазначити деяку однобічність концепції «заповнення ніш» [Lekevicius 2018]. Хоча вміщувальне має передувати вміщуваному, проте складно уявити, що середовище механічне «готує і надає» нові екологічні ніші в такій же гіперболічній прогресії. Діалектично, екологічна ніша є результатом системних відносин між популяцією, видом і середовищем (див. вище). Тому слід, мабуть, очікувати в еволюційно-геологічних масштабах часу істотне зниження зростання багатства форм і видів, аналогічно з логістичною кривою. Якісному тиску життя дедалі більше протидіятиме обмеження можливостей появи нових екологічних ніш. І, як зараз стає очевидним, не без участі людини.

Очевидно, поняття «тиску життя» слід розглядати досить широко. Ще Ж. Б. Ламарк зазначав [за: Gilyarov 1999], що у історичному розвитку Землі постійно відбувалася руйнація різноманітних складних речовин. За дуже і дуже значного віку Землі, вважав він, всі складні речовини мали б зруйнуватися до простих. Проте є сила, «сила життя», яка протистоїть тотальному розпаду. Також тиску життя протистоять численні «перепони», як зазначав Ч.Даврин. Принцип Ле Шательє має «двосічну» конструкцію.

Однак кожна дія, як і протидія суть енергетичні процеси. Тут показовим може бути приклад із річкової гідравліки. Тиску води потоку чинять опір сили тертя з дном, що призводить, важливо відзначити! до появи на дні ритмічних «згустків енергії», внаслідок чого дно потоку не гладке, а покривається періодичними скупченнями невеличких дюн. «Розвиток форм донних відкладень зазвичай утворюють стійкі послідовності. Рівне і гладке піщане дно — рідкісне явище поза лабораторними умовами» [Bogatov & Fedorovsky 2017]. Також завдяки енергетичним передумовам взаємовідносин між тиском потоку та опором ложа формуються метамерні періодичні структури у вигляді невеликих водойм та перекатів у гірських потоках [Chin 2002]. Реально у «рівноважній» ділянці логістичної кривої зростання відбуваються певні пульсації — інтенсивний «тиск життя» і потім досить інтенсивний спад під протидією середовища («тиск середовища»). Тобто рівновага визначається коливальними процесами.

Принцип актуалізму

Цей принцип є рівнозначним як для минулого, так майбутнього. Не лише «сучасність є ключем до розуміння минулого», за словами Ч. Лайеля [цит. по Kafanov 2005]. Принцип може бути розширений: минуле, сьогодення та майбутнє біосфери пов'язані єдністю історичних процесів розвитку, заснованих на єдиних закономірностях. Цікавим видається, якщо так можна сказати, «просторовий аспект актуалізму»: дослідження геології іншої планети (в даному випадку, Марса [Treiman, *et al.* 2023]) було б неможливо, якби спочатку не було прийнято, що основні процеси утворення мінералів, формування порід там і нашій планеті відбувалося подібно.

Принцип актуалізму покликаний вирішувати одне з ключових питань, яке ставиться під час обговорення розвитку та еволюції: як перейти від того, що ми реально спостерігаємо зараз, до того, що було і, можливо, буде? Тобто перейти від того, що є тут і зараз до того, що було раніше, та в іншому місці? Для цього, вважав Г. О. Заварзін [Zavarzin 2004] необхідно скористатися принципом аналогії: «речі сьогодення, не будучи речами минулого, аналогічні їм і мають подібні властивості» (с. 337). Аналогічність може бути встановлена на основі оцінки конфігурації властивостей, для яких існує простір логічних можливостей. Саме принцип актуалізму дозволяє нам реконструювати минулі стани, спираючись на знання змін властивостей сучасного, цим реконструюючи (чи прогнозуючи) континуальні тренди розвитку.

Інформація в системах, що розвиваються, і в еволюції

Отримання інформації — це усунення невизначеності, яка зникає при певних діях [Wiener 1958]. За одиницю її кількості приймається кількість інформації, що передається під час одного вибору між рівноймовірними альтернативами. Інформаційний баланс живих систем є позитивним. Життя як процес, пов'язане зі зменшенням ентропії, що відповідає активному накопиченню інформації [Aleev 1986]. Відповідність саме даного стану системи умовам існування як вибір/відбір з декількох можливих станів є інформаційний акт [Margalef 1968]. Перехід з одного стану в інший базується на передачі інформації. При цьому, як випливає з принципів кібернетики, зокрема стосовно біотичних процесів [Shmalhauzen 1968*a*], передача інформації супроводжується шумом, який виступає джерелом новизни.

У наступний стан система переходить не тільки як матеріальне тіло, об'єкт, а й інформація про нього, про його структуру, системні властивості, я називаю це принципом Вайсберга[1]. Для виникнення та формування ценотичних відносин у гідросфері знадобилося два з половиною мільярди років, тоді як наземні екосистеми сформувалися (*перейнявши у водних* ті ж принципи організації, саме *інформацію* про це) за період не більше 50–60 мільйонів років.

Концепція відбору

Відбір в еволюційних процесах слід розглядати набагато ширше, ніж «дарвінівський» відбір [Darwin 1907] чи «виживання успішніших» у боротьбі за існування. Доповнення власне «боротьби» кооперативними відносинами, перевагами, які дає симбіоз, не змінює принципів «дарвінівського» відбору. Варто говорити про нього як про окремий, насамперед «біологічний випадок». Відбір у широкому сенсі — це збереження, існування вміщуваного, відповідного умовам вміщувального. Перехід системи саме в цей стан і збереження самої себе — це і є акт відбору, пов'язаного з редукцією інших можливих станів. За висловом Г. О. Заварзіна [Zavarzin 2004], з усіх можливих майбутніх станів тільки один стає істинним і існуючим.

Акт вибору стану, що відбувся є акт зняття невизначеності, тобто інформаційний акт, перехід від одного стану до іншого і є передача інформації.

Принцип емерджентності

Будь-яка система має характерну для неї структуру, взаємодія елементів визначає цілісні властивості всієї системи. Емерджентність полягає в тому, що для підсистем та елементів не придатні в повній мірі закони та принципи системи як цілісності. Безліч екосистем, типів екосистем у процесі еволюції поводяться щодо біосферної системи досить хаотично. Організованість ієрархічної системи є впорядкування хаотичності на нижчих рівнях верхніми. Ймовірно, певна частка хаосу елементів є важливою передумовою життєдіяльності і, більш того,

[1] Вайсберг Матвій Семенович (нар. 1958), відомий київський художник, у своїх лекціях з історії мистецтва розвиває концепцію про те, що художник передає у майбутнє не лише матеріальний об'єкт (картина, скульптура), а й враження, ідею, атмосферу часу, тобто інформацію, що у взаємодії з інформаційним та емоційним досвідом глядача, дозволяє сприймати цей об'єкт саме як об'єкт мистецтва.

розвитку всієї системи, при цьому існування певних трендів еволюції цілісної біосфери безсумнівно. Хаотичність є джерелом новизни, що виражається в інформаційному шумі, в цьому полягає, мабуть, важлива функція ієрархічності систем.

Відтворюваність та унікальність

Відтворюваність — це явище виникнення нових об'єктів, які входять до групи, класу вже існуючих, або тих, що існували раніше. Віднесення їх до одного класу передбачає наявність подібних якостей і властивостей, тому діалектично відтворенню протистоїть унікальність, індивідуальність, неповторність. Явище відтворюваності широко поширене як у косній, так і живій природі, і в людській діяльності [Franklin 2010]. Нормальне функціонування систем базується на балансі взаємодії в їх структурі відтворюваності подібних елементів і неповторності унікальних. Жодна система неспроможна існувати за ідентичності її елементів, які можуть нескінченно відтворюватися, як і за абсолютної їх індивідуальності, неповторності, бо функціонування системи ґрунтується на різноманітності взаємодії як однорідних, так і різних елементів. Відтворюваність бере участь у процесах підтримки якогось необхідного для системи рівня різноманіття. Відтворюваність цілісних біотичних і біокосних систем, заснована на інформаційно-речових відносинах між вміщувальним та вміщуваним на різних рівнях ієрархії. Очевидно, що еволюція, як процес створення та закріплення нового, є процес порушення абсолютної відтворюваності, як точної реплікації минулого стану, минулої форми та функції. Треба враховувати часові та просторові масштаби, щоб зіставляти процеси еволюційні та відтворюваності. Чи є народження та розвиток зірок [Wong *et al.* 2023] відтворюваністю космічних об'єктів чи сам процес їх розвитку вже слід вважати еволюцією?

Наступність і новизна

Два діалектично пов'язані поняття, що визначають консервативне і революційне. Наступність передбачає оновлення: жоден стан системи не вічний, один змінюється іншим. При цьому наступний стан завжди містить як «спадщину» минулого, так і деяку кількість новизни. Зрозуміло, як і втрата старого, змінюючи структуру системи, конфігурацію елементів внаслідок цього, також призводить до появи новизни. Як було зазначено [Rautian 2006], кожен кардинальний поворот у ході розвитку системи потребує дестабілізації структури та втрати значної частини адаптивного досвіду існування у попередніх умовах. Занадто великі «порції» новизни можуть суттєво послабити стійкість системи. Придбання новизни відбувається у період інтерстану, для нового стану вона стає «рутиною». Рівень допустимої і достатньої новизни встановлює відбір, виходячи з відповідності вміщувальному. Новизна в процесах відтворюваності є інформаційним шумом, який є матеріалом для відбору. Поява нових конфігурацій у системі [Wong *et al.* 2023] може розглядатися як новизна для системи, проте не на рівні сукупності елементів, оскільки нові конфігурації можуть створюватися з ненових елементів. Ймовірно, це слід назвати варіабельністю відтворюваності. Саме тому доцільним є відділення сукцесії від еволюційного процесу [Zavarzin 2000]. Близькі до материка острови заселяються тими самими видами і формують таки самі екосистеми, як і на материку. На істотно віддалених островах може відбуватися інтенсивний процес видо- та формоутворення, що призводить до значного внесення новизни як до складу елементів, так і в їх «екологічні конфігурації» [Lekevicius 2018]. Однак це не призводить до еволюційних змін на біосферному рівні, не призвело до появи нових типів екосистем. Все нове стає існуючим тільки на певній базі старого, саме тому еволюція біосфери в своїй основі адитивна. Розглядаючи «еволюцію всього», важливо відзначити різницю у відношенні до новизни, створення новизни у косних, біокосних і біотичних системах. Косні системи (еволюція зірок, наприклад) суттєво обмежені законами фізичних процесів, хімічних взаємодій, біотичні системи набагато «вільніші» у створенні новизни, хоча теж існують у «коридорі логічних можливостей» [Zavarzin 2000].

Складні відносини між новизною-консервативністю, часом та континуальністю. На умовних полюсах градієнтного континууму ми спостерігаємо істотно різні структури, проте, де, в якій точці континууму виникає ця новизна? Чи завжди новизна потребує стрибка, розриву властивостей? Логіка діалектики змушує дати позитивну відповідь і в той же час додати, що в цьому випадку необхідно прийняти відносність часу. Стрибок, інтерстан може бути «миттєвим» і таким, що триває. Чи варто в цьому випадку ставати однозначно на бік Ч. Дарвіна чи на бік Л. С. Берга?

Когерентність та автономність процесів

Когерентність (від латін. cohaerentio — зв'язок) елементів системи визначається «забороною на розвиток абсолютного цілого» [Rautian 2006], у такому разі може бути змінено відразу все чи нічого. Елементи системи завжди мають певну індивідуальність і самостійність. Наявність зв'язків в екологічних системах розглядається в рамках закону екологічної кореляції [Reimers 1992]: всі живі та косні компоненти системи відповідають один одному. Проте зв'язки не можуть бути абсолютно жорсткими. Саме тому В. А. Красилов [Krasilov 1986] і запроваджує поняття когерентної еволюції, тобто не статичних взаємозв'язків, а взаємозалежних змін. Дійсно, якщо, як наводить приклад В. А. Красилов, мезозойська рослинність багато мільйонів років не зазнавала істотних змін, то це не означає, що змін як екологічних, так і еволюційних не відбувалося взагалі, а те, що вони відбувалися когерентно, що і підтримувало стабільність біосферної системи в цілому. Некогерентність кризових етапів, інтерстанів між стабільними станами, що тривають, полягала саме в тому, що порушувалися стійкі, взаємопов'язані екологічні процеси.

Стабільність і мінливість

Стабільність і мінливість є в еволюціоністиці однією з найважливіших діалектично пов'язаних пар понять. Як відомо, саме мінливість розглядалася в дарвінізмі як одна з передумов еволюції. Мінливість створює шум під час передачі інформації. Важливо зазначене І. І. Шмальгаузеном: «Стабільність організації означає існування більш менш складного регуляторного апарату, що захищає нормальне формоутворення від можливих порушень з боку випадкових ухилень факторів зовнішнього середовища» [Shmalgauzen 1968*b*: 65]. З цього випливає, що підтримка стабільності систем — енергетично витратний процес. Але, незмінність, стабільність цілого можна досягти лише шляхом зміни елементів [Berg & Lyapunov 1968]. Це і є, власне, механізм підтримки стабільності у морфопроцесі. Однак, скільки новизни приносить ця «зміна частин»? Як було зазначено [Zavarzin 2000], чим більша складність системи, тим менша її стабільність. Робить він цей висновок з того, що існування стабільних періодів в еволюції біосфери в історії її ставали менш тривалими, при цьому, ускладнення були очевидні. Періоди глобальних перебудов відбувалися все частіше в геологічному масштабі часу. Однак, досліджуючи стабільність водних екосистем, А. Ф. Алімов [Alimov 1991] приходить до висновку, що угруповання з більшою різноманітністю, складніші і стійкіші (хоча стійкість не завжди рівнозначна стабільності).

Адитивність та зменшення, редукція

Еволюція біосфери має адитивний характер, тобто відбувається накопичення певних її «досягнень». Прокаріотна гідросферна біосфера стала частиною того, що вміщує, для наступних її станів, «плантій» або період з появи наземних макрофітів став частиною того, що вміщує, для наступних станів епігейної частини біосфери та біосфери в цілому. Новизна накладається на існуюче. Уявлення про те, що еволюція це, виключно, сукупність нового — одне з головних помилок уявлення розвитку біосферної системи. Еволюція можлива лише за відповідності певних «порцій» новизни, які додаються до того, що існувало у минулому. Діалектична протилежність адитивності є зменшення, редукція (як підсумовування протилежно відніманню)

і пов'язана з відбором. Зникло безліч видів, таксонів вищого рангу. Зникли цілі типи екосистем, як ліси-водойми карбону. Діалектика цих протилежностей у тому, що накопичення не може бути нескінченним і має обмежуватися редукцією, звільняючи «простір» для новизни, підтримки циклічності процесів.

Принцип градуалізму та сальтації

Градуальність еволюції асоціюється з континуумом другого роду: розвиток безперервний, проте початкові стани істотно відмінні від наступних. При цьому, розвиток є градуальним в міру спадкоємного зв'язку його станів і одночасно уривчастим в міру стійкості кожного окремого стану, що змінюється в ході розвитку. Це можна називати законом переривчастої безперервності еволюції [Rautian 2006]. Новизна та спадкоємність пов'язані з градуалізмом та альтернативним їй сальтаціонізмом. Збільшення кількості новизни призводить до ослаблення зв'язків між станами, чим більше новизни, тим менш градуальний може бути процес розвитку. З цього випливає, що ніякий розвиток не може бути абсолютно градуальним чи/або нерівномірним.

Концепція тренда еволюції біосфери

Тренд може розглядатися як інформаційний канал, яким здійснюється передача інформації від стану до стану в системі, що розвивається, який строго стосується однієї властивості системи. Ця взаємодія створює структуру часового зрізу станів. Рамон Маргалеф [Margalef 1968] виділяє для екосистеми (зазначимо, що «екосистема», в даному випадку, в нього, ближче за змістом до біосфери) три такі інформаційні канали в часі: генетичний, екологічний, етологічний чи культурно-соціальний. У будь-якій системі, що розвивається, можуть бути виділені різноманітні канали-тренди. Якщо йдеться про організм, то тут важливі тренди фізіологічний — формуються нові функції організму, біохімічний — синтез речовин для «будівництва» і функціонування організму, екоморфний — відбувається формування та зміна екоморфних станів. Що стосується еволюції біосферної системи, то тут слід виділити абіотичний або тренд середовища, біохімічний, фізіологічний, таксономічний, екоморфний, симбіотичний, екосистемний, етолого-соціальний, антропо-культурний тренди. У кожному стані, «потужність» тренда різна, що і створює, власне структурний «портрет» стану системи біосфери, що розвивається.

2. Структура біосфери та її фрактальність

В.І. Вернадський [Vernadsky 1926, 1945] не до кінця розробив чітку, деталізовану схему структури біосфери. Спроби виявити структурні елементи та уявити біосферу як систему призводять до надмірно складної та неоднозначної картини [Reimers 1992]. Система екосистем Землі отримала назву екосфера [Cole 1958], видається, що це синонімічно біосфері. Екосистема представляє собою реально фрактальну частину, фрактальний елемент біосфери, інші елементи на кшталт «аеробіосфери», «фітосфери» [Reimers 1992] можуть розглядатися як часткові елементи класифікаційного плану.

Біосфера це не лише область, вмістилище живого, але є діалектична єдність живого і неживого, що взаємодіють між собою. Живе і косне, маючи багато в чому протилежні властивості [Vernadsky 1945], утворюють систему з новими властивостями. Саме — як систему, Вернадський писав, зокрема, про гідросферу та життя в ній, як частині біосфери: «Загалом весь океан повинен розглядатися — у кожному його місці — як нерозривний зв'язок мертвої інертної матерії та безперервно мінливої та що хімічно змінює мертве навколишнє водне середовище живої речовини» [Vernadsky 1923: 18]. Біосфера, як система, складається з характерних елементів, які пов'язані між собою прямими та зворотними зв'язками, але вона і сама, як емерджентна система є частиною геосферної системи земних оболонок.

Вернадський вважав, що основою уявлення про структуру біосфери має бути покладена густота життя — виділення ділянок, нею збагачених [Vernadsky 1926]. Це призводить до виділення найбільших підрозділів біосфери — біосферомеронів [Protasov 2012].

Біосфера має фрактальну природу. Вона є складною системою, функціонування якої визначається взаємозв'язками і взаємодіями між елементами різного рівня. Це система відносин між живою речовиною, біохолідою та геохолідою, косними елементами, що підтримують існування живого в масштабах усієї планети.

Об'єктом екології є екосистеми — найменші біокісні системи, елементи біосфери. Таким чином, можуть бути виділені найбільша (біосфера) та найменша (екосистема, біогеоценоз) біокісні системи живого на Землі. Подібність між ними полягає в тому, що в них відбувається трансформація сонячної енергії, а також підтримуються відносно замкнені циклічні процеси обміну речовини. У цієї функціональній подібності елементів і цілого полягає фрактальність біосфери, її структури. Саме тому не можна вважати біосферу «найбільшою екосистемою» [Sokolov 2000]. Це порушує принцип емерджентності та принцип взаємозв'язку вміщуваного та того, що вміщує. Однак і біосфера не складається безпосередньо із конкретних екосистем. Які елементи перебувають у ієрархії біосферної системи?

Найбільш активна частина біосфери за В. І. Вернадським є у найзагальнішому вигляді системою, що складається в океані з поверхневої «плівки», згущення життя, де відбувається трансформація сонячної енергії фотосинтетиками, донної зони («плівки»), в якій відбувається трансформація та акумуляція органічних та мінеральних речовин, досить функціонально інертної проміжної зони між ними, а також прибережного, шельфового згущення, де всі геохімічні процеси активізуються у зв'язку з контактом океану та суші, контактом «плівок». На континентах виділено одну наземну плівку життя. Таким чином, у біосфері може бути виділено чотири субструктури, найбільших елементів біосферної системи або біосферомеронів.

Різноманітність екосистем неоглядна. Проте біосфера є організованою системою. І одним із аспектів її організованості є широка структурно-функціональна конвергенція екосистем. У подібних умовах формуються подібні за своїм характером екосистеми, хоч вони і розрізняються в «деталях» — видовому складі, просторових особливостях, біотичних угрупованнях. Це дозволило виділити на суші цілком обмежену кількість «типових», узагальнених біотичних угруповань або біомів [Clements & Shelford 1939], лише трохи більше 10 біогеомів [Protasov 2016, 2017]. Такою є структура біосфери: фрактальними елементами її є біосферомерони, біогеоми, екосистеми-біогеоценози .

Організованість біосфери як морфопроцес

Розглядаючи принципи організованості біотичних та біокосних систем, В. Н. Беклемішев [Beklemishev 1994], використовує поняття морфопроцесу. Хоча він застосував це поняття для організму, воно набагато ширше і може бути використане для різних систем саморегулювання, в тому числі і для біосфери [Levit & Scholz 2002]. Морфопроцес — це збереження стійкої форми цілого, внаслідок постійної зміни, оновлення його частин. Це діалектична єдність відносної стійкості стану цієї форми де постійно змінюється процес, який підтримує форму. Саме морфопроцес підтримує просторово-часову континуальність біосфери. Два фактори / явища — мінливість середовища на всіх рівнях ієрархічної структури біосфери і тиск життя призводять до зміни станів, неідентичності станів, ускладненню та розвитку біосферної системи.

Еволюція планети Земля та частини її косної системи, яка пов'язана з живою речовиною, відбувається шляхом поступальних процесів, таких як формування атмосфери, земної кори, теплового режиму, дрейфу континентальних плит, формування стабілізованої хімічної структури океану. Наступні стани задані попередніми, крім процесів, детермінованих біохолідою, наприклад, утворення кисневої атмосфери. У той же час, глобальний біотичний процес акумуляції кисню суттєво регулювався глобальними процесами циклу заліза, кисень поглинався в окислах [Zavarzin 2003].

Біологічні системи не детерміновані повністю зовнішніми впливами, ні внутрішньої програмою системи, їх еволюція включає елемент перепрограмування [Zherikhin 1986]. Біосфера, будучи біокосною системою, у своєму розвитку, еволюції має як закономірні, детерміновані процеси, так і спонтанні, непередбачувані.

Аналогії у системах, що розвиваються

Існування будь-якої системи в часі є зміною станів. У системі, що розвивається/еволюціонує, зміна станів відбувається з їх ускладненням. Наприклад, система розвитку організму, онтогенез може бути представлена як ряд станів: ювенільний вік, дозрівання, репродуктивний стан, зрілість, старіння (рис. 1). Основними трендами, що поєднують стани онтогенезу є: фізіологічний, соматичний, екоморфний, етологічний, соціальний. У межах трендів передається інформація саме про цю частину системи, значущість, «потужність» тренду різна на різних етапах розвитку. Часовий зріз станів є зріз сукупності трендів зараз. Співвідношення їх «потужності», значущості на даний час є структурою стану, визначає різноманітність і складність всієї системи в даний період.

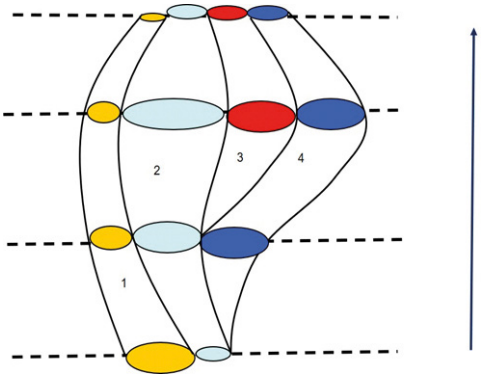


Рис. 1. Онтогенез як метамерна система: (*1*) соматичний тренд; (*2*) фізіологічний тренд; (*3*) репродуктивний тренд; (*4*) інтелектуальний тренд.

Fig. 1. Ontogeny as a metameric system: (*1*) somatic trend; (*2*) physiological trend; (*3*) reproductive trend; (*4*) intellectual trend.

У сукцесії екосистем, як і в онтогенезі, спостерігається певна зміна одного стану іншим. Як вважав Е. Одум, вони об'єднані досить великою кількістю трендів: енергетичний, структурний, симбіотичний, життєвих стратегій та ін. [Odum 1969].

Однак і онтогенез, як розвиток особини, так і сукцесія, як розвиток екосистеми досить істотно детерміновані. Перший процес — генетичною програмою, другий — певним набором наявних популяцій, характерними кліматичними умовами. У цьому є цікавим приклад еволюції зірок [Wong *et al.* 2023]. Можна виділити кілька станів цього процесу. Зірки зароджуються як гравітаційно пов'язані маси, що складаються переважно з водню та гелію. Внутрішній тиск і температура досить високі, щоб ініціювати та підтримувати реакції ядерного синтезу. Перші стадії нуклеосинтезу у всіх зірках включають спалювання водню з утворенням гелію. Додаткові процеси термоядерного синтезу призводять до спалювання гелію з утворенням вуглецю, спалювання вуглецю з утворенням магнію та інших елементів і кілька послідовних стадій, у яких утворюються десятки елементів і сотні ізотопів. На заключних стадіях життя зірок такі події, як перехід у стан нових, наднових, зіткнення нейтронних зірок, створюють повну періодичну таблицю, що складається з понад 100 елементів і приблизно 2000 їх ізотопів. Автори роблять висновок, що «зоряна еволюція призводить до появи нових змін незліченної кількості взаємодіючих ядерних частинок». Проте, здається, це ближче до «онтогенезу» зірок, оскільки кількість елементів обмежена таблицею Менделєєва. По суті має місце відтворення фізичних і хімічних процесів, з кінцевим результатом відтворення нової зірки. Щоправда, якщо час онтогенезу особини і час еволюційних процесів різниться на 6–10 порядків, а «онтогенез» зірок обчислюється часом 10^9 років, то, можливо, через немислимі 10^{18} років і вся система елементів істотно еволюює…

Виникає «лише» питання, чи існує у косній природі аналог тиску життя? Бо «паливом» еволюції виступає новизна, яка може виглядати як інформаційний шум під час передачі інформації стану до стану системи. Саме життя створює переважну частину новизни у біосфері.

Еволюційна система біосфери

Попередні та наступні стани мають спадкоємність, передачу інформації про свою структуру. Ця передача, власне і формує послідовність станів, характерних для цієї системи, в даний період часу визначає стан системи тут і зараз.

Ще у XIX ст. геологами і палентологами було виявлено досить чітке виділення окремих істотно однорідних стратиграфічних елементів геологічних систем. Зміна складу та різноманітності біотичних фоссилій в послідовних шарах осадкової товщі є єдиний прямий доказ реальності еволюції та основне джерело уявлень про односпрямований геологічний час [Krasilov 1977]. Хоча існує добре обґрунтована геологічним і палеонтологічним матеріалом геохронологічна картина відмінних станів біосфери, можуть бути запропоновані й інші варіанти виділення станів, крім «таксономічного».

Можна виділити ряд великих етапів, у яких «нові угруповання накладаються на попередні як на фундамент» [Zavarzin 2003: 318]. Перший етап був, власне, добіосферним етапом еволюції геосфери, сформувалися основні типи місцеперебування, тобто первинна геохоліда. Наступний етап — первинних організмів, об'єднаних у первинні угруповання, спільноти зі своїми зв'язками із середовищем. Наступний етап — це період панування прокаріотного життя, прокаріотій, протягом якого за 2 млрд років до наших днів «повністю формується біогеохімічна машина планети». Коли в атмосфері було накопичено достатньо біогенного кисню, на протокаріотну систему накладаються еукаріоти, до періоду близько 1 млрд років тому сформувався новий етап — «протистій». Далі поява багатоклітинності ознаменувало перехід до нового етапу — «метазою». Ценотичні системи ускладнюються з появою в них активних фаготрофів, що призводить до гонки розмірів хижаків і жертв. Великі метазои стають біогенним біотопом для прокаріотів, починають формуватися складні екосистемні симбіотичні зв'язки. Появою скелетних організмів («скелетоній») у кембрії та виходом фотосинтезуючих рослин («плантій») на сушу, закінчується «мегаблочна» еволюція біосфери.

Така складна система, як біосфера має величезну кількість елементів, що характеризують її в даний момент, в цю епоху, період її існування та розвитку, однак можна виділити невелику кількість основних трендів, «зрізи» яких, вірніше, структура зрізів визначають характер кожного стану (рис. 2).

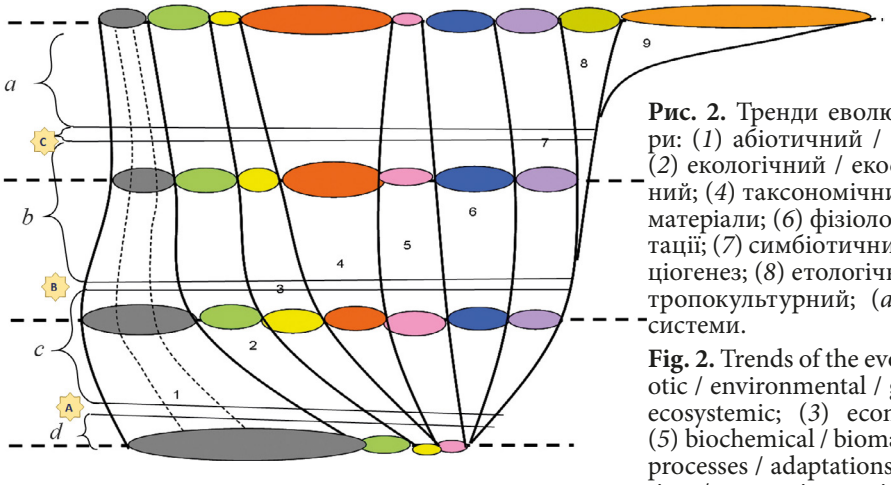


Рис. 2. Тренди еволюційної системи біосфери: (*1*) абіотичний / середовище / геохоліда; (*2*) екологічний / екосистемний; 3) екоморфний; (*4*) таксономічний; (*5*) біохімічний / біоматеріали; (*6*) фізіологічний / процеси / адаптації; (*7*) симбіотичний / кооперація / консорціогенез; (*8*) етологічний / соціальний; (*9*) антропокультурний; (*a–d*) стани еволюційної системи.

Fig. 2. Trends of the evolutionary system: (*1*) abiotic / environmental / geoholida; (*2*) ecological / ecosystemic; (*3*) ecomorphic; (*4*) taxonomic; (*5*) biochemical / biomaterials; (*6*) physiological / processes / adaptations; (*7*) symbiotic / cooperation / consortiogenesis; (*8*) ethological / social; (*9*) anthropocultural; (*a–d*) states of the evolutionary system.

У групі абіотичних трендів слід виділити тренди еволюції літосфери, гідросфери, атмосфери, тобто тих косних елементів біосфери, які створюють біотопи як елементи екосистем або єдиний структурний «каркас» для живої частини біосфери. Єдиний Світовий океан, періодична єдність материків, а при їх роз'єднанні — існування великих континентів, єдина система руху повітряних мас в атмосфері — це було найважливішою передумовою формування єдиної структури біосфери.

Біотичні тренди різноманітні. Найбільш «популярний» в еволюційних дослідженнях таксономічний тренд. Багатьма, якщо не більшістю дослідників, еволюція біосфери розглядається тільки або насамперед як еволюція живих організмів, більш менш у руслі дарвінівського вчення про походження видів. По суті це тренд генетичної еволюції. Поява нових видів та форм факт історичний, палеонтологічний. Важливо для еволюції біосфери, що цей тренд ставав дедалі «потужнішим», механізми ж мають для біосфери другорядне значення.

Організм існує в природі не тільки у вигляді носія генетичної інформації, належить не лише до певного виду, а й перебуває у вигляді конкретної реальної екоморфи, тому одним із важливих еволюційних трендів є тренд екоморфний, тренд життєвої форми. Екоморфа визначається як історичними генетичними зв'язками, так й умовами життя організму, адаптивними відносинами організму із середовищем, що визначає широку фізіологічну і морфологічну конвергенцію серед різних таксонів. Тобто існує як реплікація, відтворюваність різних екоморф, життєвих форм, так і поява нових в процесі еволюції.

У природі сильні кооперативні симбіотичні у найширшому сенсі відносини. Вони ускладнювалися, проходили певні етапи еволюції. Симбіотичні відносини були важливі у чисто біотичних системах, але й змінювали і відносини живого з середовищем. Тому симбіотичний тренд також може розглядатися як один із найважливіших в еволюції біосфери.

Весь еволюційний біохімічний тренд є історія формування як нового біологічного «матеріалу», так і біохімічних процесів. Важливим був процес створення хімічних основ регуляції процесів у організмах, і також хімічних механізмів регуляції відносин (передачі інформації) у різних асоціаціях організмів.

Питання про еволюцію екосистем обговорювалося неодноразово [Zherikhin 1986; Ponomarenko 2013; Krassilov 2014]. Основним непорозумінням у цьому питанні є те, що еволюцію екосистем деколи намагаються адаптувати до дарвінівських принципів. Еволюція екосистем і є недарвінівська область еволюції. Тут немає випадкових мутацій, конкуренції та боротьби за існування, у дарвінівському значенні, сенсі. Є процес біотичного самозбирання, адаптацій на рівні угруповань, сукцесії. Обґрунтованість виділення такого еволюційного тренду очевидна, оскільки саме екосистеми є одиниці її структури. Еволюцією екосистем була послідовна зміна в них характеру кругообігів речовини, складу та структури біотичних угруповань (як на таксономічному, так і екоморфному рівні), інтегруючих параметрів локальних екосистем, об'єднання їх в ієрархічні системи аж до біосфери. До цього слід додати зміну способів отримання та трансформації енергії. Обмеженість типів екосистем, біогеомів, свідчить про переважання конвергентних процесів у цій галузі еволюції біосфери. Власне, еволюція екосистем це еволюція біогеомів, когерентна еволюція багатьох екосистем у напрямку формування їхньої єдності.

Антропо-соціальний культурний тренд

Антропо-соціальний культурний тренд існує з початку еволюційного періоду появи на Землі прямих біологічних предків людини, хоча, на перших етапах він мав тісні зв'язки із соціальним загальнобіологічним трендом. Але, як зазначав В. А. Красилов [Krasilov 1986], протягом останніх 30–40 тис. років людина як біологічний вид перебуває в стані морфологічного стазису — «…людина в еволюційному сенсі унікальна, тому що її еволюція майже повністю зміщена в область культури», — писав він (с. 81). Таким чином, соціальний тренд еволюції біосфери трансформувався у соціально-культурний, розвиток соціуму та культури людини є продовженням його еволюційного біологічного тренду [Krassilov 2014].

3. Еволюційна система та метамерна модель еволюції біосфери

Стан біосфери у ті чи інші періоди пов'язані трендами, що і утворює еволюційну систему. Стани що тривають, коли система залишається самототожною довгий період, через інтерстани змінюються новими станами. Таким чином, формується своєрідний тип континууму, метамерний континуум. Хоча стани різні, але вони залишаються станами все тієї ж системи, що розвивається, виконуються ті самі біосферні функції, змінюються деталі, йде адитивний процес, проте зберігається цілісність, континуум глобального еволюційного процесу. Понад те, наступність, адитивність еволюції — одне з найважливіших її властивостей. Еволюція біосфери є розширенням того, що вміщує: для сучасної біосфери найдавніша протерозойська прокаріотна біосфера, як і гідросферна біосфера кембрію, як і плантій силуру стали частиною того, що вміщує.

Періодичність, наявність окремих етапів — одна з властивостей еволюції біосфери. За словами В. Межжеріна [Mezhzherin 1998] еволюція біосфери є пульсуючим процесом. Ще на початку XX ст. періодичність розвитку життя зазначав Д. Соболєв [Sobolev 1928]. Він вказував, що «життя на Землі врівноважене у своїх частинах і формах і з довкіллям. Умови життя змінюються, різні зміни, виводячи з рівноваги середовище життя, коливають і рівновагу між землею та життям» (цит. за [Mezhzherin 1998].

Тут можливе порівняння, запропоноване для екосистем річок екологом та морфологом В. М. Беклемішевим [Beklemishev 1956]. Їхні екосистеми мають метамерну структуру — чергування перекатів та плес. Це одна з основних відмінностей природного водотоку, річки, від штучного каналу, властивість лотичної екосистеми, що самопідтримується. «Метамерність» еволюційного процесу біосфери, порівняння його з річковим руслом є красивою метафорою, але вона відбиває, очевидно, і певні закономірності. Насамперед звернемо увагу на геологічну та палеонтологічну літопис біосфери. Вона розбита на еони, епохи саме тому, що невеликі порубіжні періоди, коли відбувалися глобальні вимирання колишніх форм і поява нових, поділяють більш тривалі періоди спокійного «когерентного» розвитку.

Таким чином, в еволюції біосфери ми маємо справу з трьома типами континуальності. Континуальність першого роду можна спостерігати, коли в межах стану, що триває, існує континуум нерозрізненості: протягом тривалого геологічного часу не відбувалося кардинальних змін у структурі елементів біосфери та зв'язках між ними. При цьому розвиток цілісної біосферної системи відбувається в континуумі другого роду: при безперервності життя біосфери відмінності ранніх і наступних станів дуже суттєві і очевидні. Причому, ці відмінності пов'язані з ускладненням, розвитком, що і є, власне, еволюція. Нарешті, є і континуум третього роду — метамерний, із закономірним чергуванням станів, що тривають певний час. Складна система континуумів є найважливіша риса організованості біосфери у просторі-часі.

4. Організованість метамерної моделі еволюції

Всі, вище викладені принципи грають у створенні еволюційної системи свою роль, але можна назвати кілька ключових. Це:

Спадкоємність, континуальність, безперервність життя як такого, при постійної зміни його змісту — від структури організму до структури біотичних угруповань.

Адитивність, накопичення фундаментальних «завоювань» еволюційного процесу, створення новизни та закріплення їх у структурах та функціях біосфери на ієрархічній основі.

Пульсаційний характер еволюційного процесу визначається взаємодіями між тиском життя та тиском середовища, протиріччям між необмеженістю зростання живого та обмеженістю ємності середовища. Підтримка організованості біосфери та її еволюції потребує енергетичних витрат.

Ускладнення структури біосфери призводить до періодичної зміни її структури, періодичність визначається обмеженістю енергії, що надходить ззовні та необхідністю якісної та кількісної перебудови основних механізмів отримання та трансформації енергії.

Історія біосфери виглядає як метамерна картина зміни станів, що розмежуються інтерстанами в геологічному масштабі часу, останні виглядають як розриви континууму однорідності. Тиск життя та тиск середовища перебувають у певній рівновазі в станах когерентної еволюції, проте тиск життя як активної компоненти системи, призводить до порушення балансу, відбувається криза, вимирання, перерозподіл екологічних ніш, потім починається новий цикл. Адитивність призводить до того, що у кожному циклі баланс встановлюється на все більш високому рівні.

5. Минуле та майбутнє

Умови, з якими сумісне життя, мають обмеження на планеті Земля як у минулому, і у майбутньому [Sorokhtin & Ushakov 2002]. Припинення існування біосфери, як і її поява, виникнення можливе лише як цілого, всієї системи. У цьому неможливо збереження людства поза/після існування ефективно функціонуючої біосфери. Як вважав В. І. Вернадський [Vernadsky 1965] біосфера могла виникнути тільки відразу як цілісна система, хоча б у найпростіших варіантах трансформації енергії, формування обміну, кругообігу речовин. Сценарій «походження життя саме як організмів» неспроможний розглядатися як єдино можливий. Саме тому існує гіпотеза [Margalef 1968] про виникнення біосфери у вигляді протоекосистем, в яких життя існувало в доорганізмених формах. Самовідтворення організмів згодом стало одними з ключових «досягнень» ранньої еволюції. Спираючись на строго емпіричні дані, В. І. Вернадський на початку XX ст. дійшов висновку про те, що неорганізмового життя на Землі не існувало, немає цього підтвердження і зараз, відтак, найбільш ймовірний шлях виникнення біосфери міг бути пов'язаний лише з гіпотезою панспермії, перенесення життя як організмів між космічними тілами, на яких умови відповідали необхідним для існування, але й ця гіпотеза не має емпіричного підтвердження, бо транспорт з подальшим розвитком міг статися лише в пулах «фрагментів біосфер». В такому разі, чи не слід звернути увагу на загальне явище відтворюваності? Якщо з'являлися нові планети, нові галактики, чому не може відтворюватися життя, скрізь, де умови відповідають його появі? При величезному розмаїтті умов у космосі, життя в космічних масштабах також має бути дуже різноманітним. Це найвищий рівень біорізноманіття. При цьому ми приходимо, слідом за Р. Маргалефом [Margalef 1968], Дж. Берналом, М. Камшиловим [Yeskov 2000] до гіпотези про існування життя до появи живих організмів, принаймні в такій формі, якими ми їх знаємо зараз .

В історії біосфери було багато криз різного масштабу. Однак ніколи не існувало феномена глобального впливу на всю систему біосфери одного біологічного виду, як це відбувається з людиною. В. І. Вернадський вважав, що це безпосередньо пов'язане з формуванням сфери розуму — ноосферою, новим станом біосфери [Vernadsky 1945]. Однак повернемося до структури біосфери як складної фрактальної системи, в основі якої знаходиться найменша її частина — екосистема. Людина своєю активністю, своєю працею створила і продовжує створювати нові типи екосистем: техно-, агро- та урбоекосистеми. Оскільки простір планети, звичайно, лімітований, ці антропогенні екосистеми неминуче будуть замінювати природні (як сталося з цілим біогеомом трав'янистих екосистем). Сучасна екологічна криза полягає в тому, що антропогенним, на відміну від природних екосистем, необхідна велика кількість додаткової енергії, яку і постачає людина [Odum 2000]. Однією з найважливіших ноосферних завдань є пошук гармонії, насамперед, енергетичної, між природними та антропогенними екосистемами.

Післямова

Питання еволюції біосфери необхідно розглядати системно. Насамперед, сама біосфера є складною системою. Її фрактальна структура існує за рахунок емерджентних властивостей кожного рівня. Ієрархічність системи підтримується кібернетичним управлінням і взаємозв'язками між тим, що вміщує, і вміщуваним. Еволюція біосфери відбувається в

специфічному просторі-часі, де різні типи континуальності визначають взаємовідносини між станами, що тривають, і трендами розвитку, утворюючи еволюційну систему.

Організованість біосфера має багато проявів. Величезне «біорізноманіття» згорнуто до відносно невеликої кількості функціональних груп, екоморф. Різноманітність екосистем згортається в невелику кількість біогеомів, ще менше — біосферомеронів. Ця блочність має фрактальну природу. Метамерна еволюція це морфопроцес: постійне у масштабах свого геологічного біосферного часу оновлення, вихор життя.

Подяки

Дослідження проведено в рамках власної ініціативи автора, поза будь-якими державними програмами. Автор щиро вдячний І. Загороднюку за підтримку та С. Бариновій за надання літератури та корисні дискусії.

References

Aleev, Y. G. 1986. *Ecomorphology*. Naukowa Dumka Publ., Kyiv, 1–423. [In Russian]

Alimov, A. F. 1991. Structural and functional characteristics of aquatic animal communities. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, **76** (2): 169–182. https://doi.org/10.1002/iroh.19910760203

Barbosa, F. A. R., J. Padisák, E. G. L.Espíndola, G. Borics, O. Rocha. 1999. The Cascading Reservoir Continuum Concept (CRCC) and its application to the River Tietê — Basin, São Paulo State, Brazil. *Theoretical Reservoir Ecology and its Applications.* Brazilian Academy of Sciences and Backhuys Publishers, Rio de Janeiro, 425–437.

Beklemishev, V. N. 1928. Organism and community (On the formulation of the problem of individuality in biocenology). *Works Biol. scientific research Institute and Biol. Station Permian University*, **1** (2–3): 127–147. [In Russian]

Beklemishev, V. N. 1994. *Methodology of Systematics*. KMK Scientific Press Ltd. Moscow, 1–250. [In Russian]

Beklemishev, V. N. 1956. Biocenoses of the river and river valley as part of the living cover of the Earth. *Trudy VGBO,* **7**: 77–97. [In Russian]

Berg, R. L., A. A. Lyapunov. 1968. Foreword. *In: Cybernetic Questions of Biology.* Nauka, Novosibirsk, 5–13. [In Russian]

Birk, S., D. Chapman, A. Carvalho [et al.] 2020. Impacts of multiple stressors on freshwater biota across spatial scales and ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*. **4**: 1060–8 ,https://doi.org/10.1038/s41559-020-1216-4

Bogatov, V. V., A. S. Fedorovsky 2017. *Fundamentals of river hydrology and hydrobiology*. Dalnauka Vladivostok, 1–384. [In Russian]

Budyko, M. I. 1984. *Evolution of the Biosphere*. Gidrometeoizdat, Leningrad, 1–326. [In Russian]

Chin, A. The periodic nature of step-pool mountain streams. 2002. *American Journal of Science,* **302** (2): 144–167. https://doi.org/10.2475/ajs.302.2.144

Clements, F. T., V. E. Shelford. 1939. *Bio-ecology.* Willey & Sons Inc., N.Y., 1–459. https://doi.org/10.2307/1436903

Cole, L. C. 1958. The ecosphere. *Scientific American,* **198** (4): 83–96. https://doi.org/10.1038/scientificamerican0458-83

Darwin, Ch. 1907. *Origin of Species. Illustrated selected works. 1.* Yu. Lepkovsky Publ., Moscow, 65–435. [In Russian]

Delpla, I., A. Jung, C. Baures [et al.] 2009. Impacts of climate change on surface water quality in relation to drinking water production. *Environment International,* **35**: 1225–1233. https://doi.org/10.1016/j.envint.2009.07.001

Franklin, A. 2010. *Is it the 'Same' Result: Replication in Physics*. Morgan & Claypool Publishers, San Rafael, 1–345.

Gilyarov, A. M. 1990. *Population Ecology.* Moscow State University, Moscow, 1–191. [In Russian]

Gilyarov, A. M. 1999. 'Pouvoir de la vie': J. B. Lamarck in the prehistory of ecology. *Priroda,* (4): 21–28. [In Russian]

Gomankov, A. V. 2014. About the report of Y. V. Tchaikovsky 'In what time can biological evolution proceed?' *Lethaea rossica,* **10**: 32–35. [In Russian]

Hazen, R. M. 2005 Genesis: Rocks, minerals, and the geochemical origin of life. *Elements,* **1**: 135–137. https://doi.org/10.2113/gselements.1.3.135

Kafanov, A. I. 2005. *Historical and Methodological Aspects of General and Marine Biogeography*. Vladivostok University Publ.,Vladivostok, 1–208. [In Russian]

Kamshylov, M. M. 1974. *Evolution of the Biosphere*. Nauka, Moscow, 1–223. [In Russian]

Kolchinsky, E. I. 1990. *Evolution of the Biosphere. Historical and Critical Essay on Research in the USSR*. Nauka, Leningrad, 1–269. [In Russian]

Kordyum, V. A. 1982. *Evolution and the Biosphere*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–225. [In Russian]

Krasilov, V. A. 1977. *Evolution and Biostratigraphy*. Nauka, Moscow, 1–256. [In Russian]

Krasilov, V. A. 1986. *Unsolved Problems of Evolution Theory*. Far Eastern Scientific Center of the Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok, 1– 110. [In Russian]

Krassilov, V. A. 2014. Evolution: System Theory. Pensoft, Sofia-Moscow, 1–414.
Lekevicius, E. 2018. Biodiversity — what for and why? II. In search for a synthetic explanation. *Zhurnal obshchei biologii*, **79** (3): 221–236. [In Russian]
Levich, A. P. 2009. Preface. Towards understanding the phenomenon of time: constructions of time in natural science. *Part 3. Methodology. Physics. Biology. Mathematics. Theory of Systems*. Progress A — Tradition, Moskow, 5–12. [In Russian]
Levit, G. S., J. Scholz. 2002. The biosphere as a morphoprocess and a new look at the concepts of organism and individuality. *Senckenbergiana Lethaea,* **82** (1): 367–372. https://doi.org/10.1007/BF03043795
Margalef, R. 1968. *Perspectives in Ecology Theory.* Univ. Chicago Press, Chicago-London, 1–111.
Markov, A. V., A. V. Korotaev. 2008. Hyperbolic growth of diversity of marine and continental biota of the Phanerozoic and evolution of communities. *Zhurnal obshchei biologii*, **69** (3): 175–194. [In Russian]
Mezhzherin, V. A. 1998. *Civilization and Noosphere. Book 3. Pulsating Biosphere*. Kyiv, 1–120. [In Russian]
Mills, B. J., C. H. Konhauser. 2021. Evolution of the structure and impact of Earth's biosphere. *Nature Reviews Earth & Environment*, **2**: 123–139. https://doi.org/10.1038/s43017-020-00116-w
Möbius, K. 1877. *Die Auster und Austernwirtschaft*. Verlag Hempel, Parey, Berlin, 1–127.
Naveh, Z. 2000. The total human ecosystem: integrating ecology and economics. *BioScience*, **50** (4): 357–61. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0357:TTHEIE]2.3.CO;2
Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**: 262–270. https://doi.org/10.1126/science.164.3877.262
Odum, E. P. 2001.The 'techno-ecosystem'. *The Bulletin of the Ecological Society of America*, **82**: 137–138.
Planavsky, N. J. *et al*. 2021. Evolution of the structure and impact of Earth's biosphere. *Nature Reviews Earth & Environment*, **2**: 123–139. https://doi.org/10.1038/s43017-020-00116-w
Ponomarenko, A. G. 2013. Early stages of the evolution of soil ecosystems. *Zhurnal obshchei biologii,* **74** (6): 420–433. [In Russian]
Protasov, A. A. 2012. Biogeome as a structural unit of the biosphere. *Biosphere,* **4** (3): 280–285. [In Russian]
Protasov, A. A. 2016. Biogeomes of hydrosphere and land as elements of the biosphere structure. *Ecology and Noospherology,* **27** (1–2): 5–15. [In Russian] https://doi.org/10.15421/031601
Protasov, O. O. 2017. *Biogeomica. Ecosystems of the World in the Structure of the Biosphere*. Akademperiodika, Kyiv, 1–382. [In Ukrainian] https://doi.org/10.15407/akademperiodyka.333.382
Protasov, A. A. 2019. Time diversity and evolution of the biosphere. *Lethaea rossica*, **18**: 82–90. [In Russian]
Protasov, A. A. 2002. *Biodiversity and Its Estimation. Conceptual Diversicology*. Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine. Kyiv, 1–105. [In Russian]
Protasov, A. A., Y. I. Uzunov, A. A. Sylaieva., Y. F. Gromova, I. A. Morozovska., T. M. Novosyolova. 2022. Ecological Continuum: Fundamental Concepts and Use in Applied Hydrobiology. *Hydrobiological Journal*, **58**, (5): 3–15. https://doi.org:10.1615/HydrobJ.v58.i5.10
Puchkovsky, S. V. 1997. Discreteness of life flows in time: evolutionary significance of bioquants. *Siberian Ecological Journal,* (6): 553–558. [In Russian]
Rautian, A. S. 2006. The bouquet of evolution laws. *Evolution of the Biosphere and Biodiversity*. KMK, Moscow, 20–38. [In Russian]
Reimers, N. F. 1992. *Conceptual Ecology*. Molodaya Guardia, Moscow, 1–366. [In Russian]
Shmalhauzen, I. I. 1968a. *Cybernetic Questions of Biology*. Nauka, Novosibirsk, 1–223. [In Russian]
Shmalgauzen, I. I. 1968b. *Factors of Evolution*. Nauka. Moscow, 1–451. [In Russian]
Simanov, A. L. 2022. Evolution of the concept 'State' in natural sciences. *Philosophy Science*, **4** (95): 114–126. [In Russian] https://doi.org/10.15372/PS20220408
Sobolev, D. N. 1928. *Earth and Life. On the Causes of Extinction of Organisms*. Kyiv, 1–75. [In Russian]
Sokolov, B. S. 2000. Biosphere as a biogeomerida and its biotope. *Biosphere*, **1** (1): 1–5. [In Russian]
Sorokhtin, O. G., S. A. Ushakov. 2002. *Development of the Earth*. Publishing House of Moscow State University, Moscow, 1–386. [In Russian]
Starynkevich, K. D. 2013. *The Structure of Life*. Geos, Moscow, 1– 69. [In Russian]
Tansley, A. D. 1935.The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, **16 (**4): 284–307. https://doi.org/10.2307/1930070
Treiman, A. H., N. L. Lanza, S. VanBommel, J. Berger, et al. 2023**.** Manganese Iron Phosphate Nodules at the Groken Site, Gale Crater, Mars. *Minerals*, **13**: 1122–1129. https://doi.org/10.1130/abs/2023AM-389279
Vernadsky, V. I. 1923. *Living Matter in the Chemistry of the Sea.* Scientific Chemical-Technical Publishing House. Petrograd, 1–37. [In Russian]
Vernadsky, V. I. 1926. *Biosphere*. Science Chemical Technical Publ. House, Leningrad, 1–146. [In Russian]
Vernadsky, V. I. 1945.The biosphere and the noosphere. *American Scientist*, **33** (1): 1–12.
Vernadsky, V. I. 1965. *Chemical Structure of the Earth's Biosphere and its Environment*. Nauka, Moscow, 1– 412. [In Russian]
Vernadsky, V. I. 2012a. On the conditions for the emergence of life on Earth. *Selected scientific works of academician V.I.Vernadsky; Vol. 4. Pt. 2.* NASU, Kyiv, 319–334. [In Russian]
Vernadsky, V. I. 2012b. Leaving matter in the bioschere. *Selected scientific works of academician V. I. Vernadsky. Vol. 4. Pt. 1.* NASU, Kyiv, 139–194. [In Russian]

Wiener, N. 1958. C*ybernetics, or Control and Communication in the Animal and the Machine.* Sovietskoye radio, Moscow, 1–320. [In Russian]
Wong, M. L., S. Bartlett, S. Chen, L. Tierney. 2022. Searching for life, mindful of lyfe's possibilities. *Life,* **12**: 783–786. https://doi.org/10.3390/life12060783
Wong, M. L., C. E. Cleland, D. Jr. Arend, R. M. Hazen, [et al.]. 2023. On the roles of function and selection in evolving systems// *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS),* **120** (43): e2310223120. https://www.pnas.org/doi/10.1073/pnas.2310223120
Yeskov, K. Y. 2000. *History of the Earth and Life on It*. MIROS-MAIK, Moscow, 1–352. [In Russian]
Zavarzin, G. A. 2000. Darwinian and non-Darwinian locations of evolution. *Vestnuk Russian Academy of Sciences,* **70** (5): 403–411. [In Russian]
Zavarzin, G. A. 2001. Development of biosphere. *Vestnik Russian Academy of Sciences*, **71**: 988–1001. [In Russian] https://doi.org/10.1134/S101933160603004X
Zavarzin, G. A. 2003. *Lectures on Natural History Microbiology*. Nauka, Moscow, 1–348. [In Russian]
Zavarzin, G. A. 2004: Metaphysics of relict communities. Actualistic bacterial paleontology in terms of Seinslehreю. *Voprosy philosophii,* (12): 56–69. [In Russian]
Zavarzin, G. A. 2006. Does evolution make sense of biology? *Vestnik Russian Academy of Sciences,* **76** (36): 522–543. [In Russian] https://doi.org/10.1134/S101933160603004X
Zavarzin, G. A. 2007. Being and development: evolution, succession, haesseitas. *Vestnik Russian Academy of Sciences,* **77** (4): 334–340. [In Russian] https://doi.org/10.1134/S1019331607020037
Zherikhin, V. V. 1986: Biocenotic regulation of evolution. *Paleontologicheckii Zhurnal*, (1): 3–12. [In Russian]

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 51–63
https://doi.org/10.53452/gb2505

Representativeness of biota of the western part of Ukraine in the Data Centre 'Biodversity of Ukraine'

Volodymyr Rizun[1], Valeriia Diedus[1], Habriel Hushtan[1], Kateryna Hushtan[1], Iren Konovalova[1], Oleksandr Kuzyarin[1], Andriy Novikov[1], Anastasiia Savytska[1], Hanna Serediuk[1], Taras Shcherbachenko[1], Taras Yanytsky[1], Andrew Zamoroka[2]

[1] State Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Lviv, Ukraine)
[2] Vasyl Stefanyk Precarpathian National University (Ivano-Frankivsk, Ukraine)

article info

key words

biology, biodiversity, flora, fauna, Ukraine, big data

correspondence to

Volodymyr Rizun; State Museum of Natural History NAS of Ukraine, 18 Teatralna Street, Lviv, 79008 Ukraine;
Email: rizunv@ukr.net;
orcid: 0000-0002-1675-032X

article history

Submitted: 06.04.2023. Revised: 16.12.2023. Accepted: 30.12.2023

cite as

Rizun, V., V. Diedus, H. Hushtan [et al.] 2023. Representativeness of biota of the western part of Ukraine in the Data Centre 'Biodiversity of Ukraine'. *GEO&BIO*, **25**: 51–63. [In English, with Ukrainian summary]

abstract

This paper summarises the inventory of biota of the western region of Ukraine in the web resource Data Centre 'Biodiversity of Ukraine' (DCBU) (http://dc.smnh.org), a growing biodiversity platform launched on 25 May 2017 and which organises knowledge on the biodiversity of Ukraine. The main objective and originality of DCBU is to aggregate curated biodiversity data of different kinds (e.g. scientific and vernacular names, data records of species, their geotagged geographical and biotopic distribution, conserva-tion categories, and representation in protected areas of Ukraine). The database of the resource is primarily filled with data concerning 7 oblasts (Volyn, Rivne, Lviv, Ternopil, Ivano-Frankivsk, Chernivtsi, and Zakarpattia oblasts) of the western region of Ukraine, which is discussed in this article. Currently, the following number of species of living organisms has been recorded for the mentioned oblasts of the region: Volyn Oblast—1311 species/80 protected species listed in the Red Data Book of Ukraine, Rivne Oblast—535/47, Lviv Oblast—3163/211, Ternopil Oblast—1081/164, Ivano-Frankivsk Oblast—1942/157, Chernivtsi Oblast—672/87, and Zakarpatska Oblast—2125/149. Taxonomic accounts in the DCBU cover 5 kingdoms (Chromista, Protista, Plantae, Fungi, and Animalia), 22 phyla, 81 classes, 283 orders, 1292 families, 4741 genera, and 11 763 species. DCBU enables the following operations to be accomplished: to create species lists of different taxonomic rank of separate territorial regions and water bodies of the country and also of different time intervals, to create lists of protected and endemic species and of those that are deposited in collections of scientific institutions; to find a particular specimen according to the inventory number, to create species lists according to the type of recording/collecting, collected or determined by certain specialists, to search for literature sources concerning the Ukrainian biota, and to advanced search for all mentioned parameters as well. The accumulation of information on biodiversity, the possibility of its searching and the free access would promote the development and speed-up of scientific research, the effective control of the ecological state of the environment by the public, and sustainable development.

© 2022 The Author(s); Published by the State Museum of Natural History NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Представленість біоти західної частини України в Центрі даних «Біорізноманіття України»

Володимир Різун, Валерія Дєдусь, Габріел Гуштан, Катерина Гуштан, Ірина Коновалова, Олександр Кузярін, Андрій Новіков, Анастасія Савицька, Ганна Середюк, Тарас Щербаченко, Тарас Яницький, Андрій Заморока

Резюме. Ця стаття підсумовує інвентаризацію біоти західного регіону України на веб-ресурсі Центр даних «Біорізноманіття України» (ЦДБУ). (http://dc.smnh.org) — платформі з біорізноманіття яка розвивається і систематизує знання про біорізноманіття України. Основним завданням та специфікою ЦДБУ є узагальнення даних про біорізноманіття різних типів (наприклад наукові і вернакулярні назви, дані про знахідки видів, їхнє геотеговане географічне і біотопічне поширення, охоронні категорії, представленість у резерватах України). База даних ресурсу наповнена, насамперед, даними щодо 7 областей (Волинська, Рівненська, Львівська, Тернопільська, Івано-Франківська, Чернівецька та Закарпатська) західного регіону України, що обговорюється у цій статті. На цей час для зазначених областей регіону зареєстровано наступну кількість видів живих організмів: Волинська область — 1311 видів / 80 видів включених до Червоної книги України, Рівенська область — 535 / 47, Львівська область — 3163 / 211, Тернопільська область — 1081 / 164, Івано-Франківська область — 1942 / 157, Чернівецька область — 672 / 87 і Закарпатська область — 2125 / 149. Таксономічно ЦДБУ охоплює 5 царств (Chromista, Protista, Plantae, Fungi, Animalia), 22 типи, 81 клас, 283 ряди, 1292 родин, 4741 родів і 11763 види. ЦДБУ дозволяє виконувати наступні операції: створювати списки видів різних таксономічних одиниць окремих територіальних виділів і водойм України як і різних часових проміжків, списки видів які мають охоронний статус та ендемічних видів, а також для видів які зберігаються у колекціях наукових інституцій; знаходити конкретні зразки за їхніми інвентарними номерами, створювати списки видів згідно з типом даних (способом збору/колекціонування), зібрані чи визначені певним спеціалістом, проводити пошук літературних джерел які стосуються біоти України і розширений пошук за усіма згаданими параметрами. Накопичення інформації про біорізноманіття, можливість її пошуку та вільний доступ до неї сприятиме як розвитку та прискоренню наукових досліджень, так і ефективному контролю за екологічним станом довкілля з боку громадськості та сталому розвитку.

Ключові слова: біологія, біорізноманіття, флора, фауна, Україна, великі дані

Адреса для зв'язку: Володимир Різун; Державний природознавчий музей Національної академії наук України, вул. Театральна, 18, Львів, 79008 Україна; Email: rizunv@ukr.net; orcid: https://orcid.org/0000-0002-1675-032X

Introduction

One of the tasks of the web resource Data Centre 'Biodiversity of Ukraine' (http://dc.smnh.org/) is the documentation of the biota of Ukraine based on reliable scientific data. Given that Ukraine is one of the largest countries in Europe, it is impossible to cover its entire territory with this process at once. Therefore, at this stage of development of the web resource, the main number of finds/records of species is concentrated in the western region of Ukraine.

The area of Ukraine is 603 700 km² and it is the largest country by area among those fully located in Europe. The following natural zones are located in the territory of Ukraine from north to south: mixed forests, forest-steppe, steppe, and the Ukrainian Carpathians and Crimean Mountains, which are separate natural areas (Fig. 1, *a*–*b*).

Scientific research into the biota of Ukraine has been carried out for more than 250 years and currently approximately 72 000 species are recorded (fungi and myxomycetes—15 000; algae—5000; lichens—1200; mosses—800; vascular plants—5100, and taking into account exotic species grown in the soil of botanical gardens—more than 7500 species; insects—35 000; other arthropods—3500; protozoans—1800; nematodes—1600; flatworms—1280; annelids—440; fishes—over 200; amphibians—20; reptiles—23; birds—424; and mammals—132) [Analysis… 2017].

For two and a half centuries, the nature of Ukraine has changed significantly and its biota has changed accordingly. Now the total area of the forest fund of Ukraine is 10.4 million hectares, of

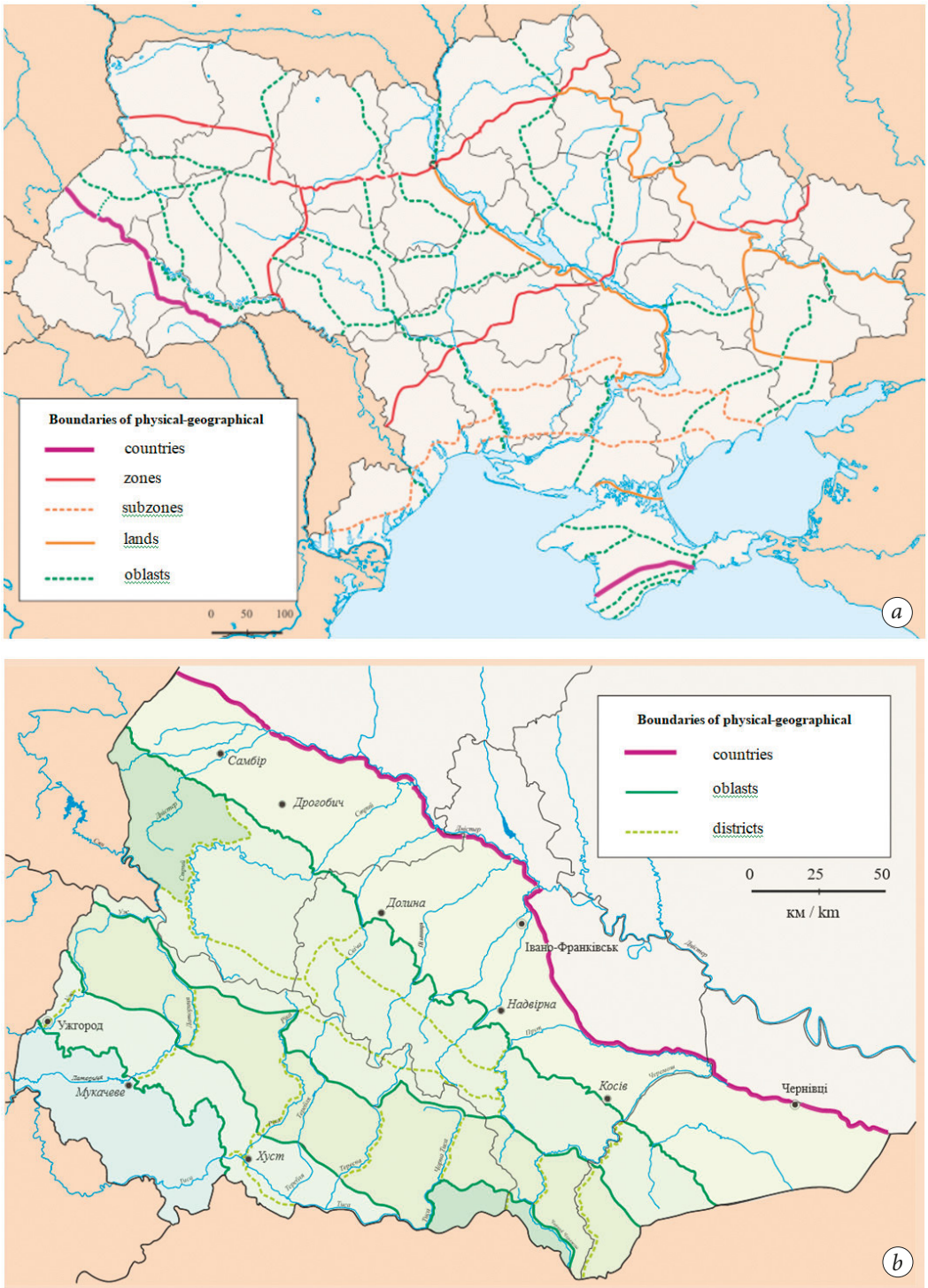


Fig. 1. The geographical zoning of Ukraine (*a*) and the Ukrainian Carpathians (*b*) used in the Data Centre 'Biodiversity of Ukraine' internet-resource based on the physiographic zoning of Ukraine according to the *General Geographic Atlas of Ukraine* / dir. R. Sossa, chief editor I. Rudenko. Kyiv: Ukrgeodezkartografiya & DNVP 'Kartografiya'. 2004. 112 p.

Рис. 1. Географічне зонування України (*a*) і Українських Карпат (*b*), що використано в інтернет-ресурсі Центр даних 'Біорізноманіття України' за основу взято фізико-географічне районування України за атласом: Загальногеографічний атлас України / дир. Р. Сосса, гол. ред. І. Руденко / Київ: Укргеодезкартографія & ДНВП 'Картографія'. 2004. 112 с.

which 9.6 million hectares are covered with forest vegetation. The forest cover of the country is 15.9% [Hensiruk 1992; Tkach 2012]. Ukraine has the highest percentage of arable land in the world, which, according to the Food and Agriculture Organisation FAO, is 53.9%. The proportion of ploughed agricultural lands is 78.2%. For comparison, in Poland these paramaters are 36.5% and 75.1%, in Germany 34.1% and 71%, in the USA 17.5% and 38.9%, respectively. By climatic zones, the steppe zone has the highest proportion of ploughed lands at 81.2%, whereas their proportion in the forest-steppe zone is 80.8% and in the forest zone (Polissia) is 65.7% (http://surl.li/mjryl).

All these factors cause an urgent need to take into account biotic diversity and monitor current changes of natural populations and ecosystems. This is what the internet-resource Data Centre 'Biodiversity of Ukraine'—the only academic biodiversity informatics platform in Ukraine—is called to do. In DCBU we not only account for biodiversity, but also create a developed search engine that would meet the needs of a wide range of scientists, such as conservationists and other interested parties. Such opportunities are not available in most citizen science biodiversity resources, for instance in the Global Biodiversity Information Facility (GBIF), iNaturalist, or Ukrainian Biodiversity Information Network. Most of these initiatives focus on a single aspect of biodiversity (e.g. species distribution, taxonomic knowledge or literature) and very few combine different kinds of biodiversity data and make it available under a species axis [Vattakaven *et al.* 2016].

Material and Methods

In this article we attampt to analyse the representation of biota in the western regions (oblasts) of Ukraine: Volyn, Rivne, Lviv, Ternopil, Ivano-Frankivsk, Chernivtsi, and Zakarpattia.

The internet-resource Data Centre 'Biodiversity of Ukraine' (http://dc.smnh.org/) was created in the State Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Lviv) and launched on 25 May 2017. DCBU has two main objectives: aggregating curated biodiversity data for all species in Ukraine and create a working tool for the basic study of biological diversity in various territorial units of the country. DCBU is managed by a group of specialists from the State Museum of Natural History, NAS of Ukraine and other scientific institutions of Ukraine. The internet-resource operates in two languages—in Ukrainian and, if possible, in English. In taxonomy, DCBU adheres to the scientific names accepted in the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) and the Encyclopedia of Life (EOL) portals. When forming a DCBU database, the Darwin Core principles are applied.

The web resource, along with the administrative division of Ukraine, uses physical and geographical zoning of Ukraine after the *General Geographical Atlas of Ukraine* and the physical and geographical zoning of the Ukrainian Carpathians with some of our changes (Fig. 1).

The structure of the web resource includes a number of thematic modules. Below we will take a closer look at the main ones.

Results

Taxonomic coverage

One of the modules of the web resource is Species module. The web resource DCBU adheres to the systematics adopted in GBIF Bacbone Taxonomy and Catalogue of Life Checklist, although in some cases (when curating a taxonomic group by leading specialists) other species names are used.

The database of DCBU contains information on the following taxa:

- 5 kingdoms (Animalia, Chromista, Fungi, Plantae, and Protista);
- 22 phyla (Acanthocephala, Amoebozoa, Annelida, Anthocerotophyta, Arthropoda, Ascomycota, Basidiomycota, Bryophyta, Bryozoa, Chordata, Cnidaria, Ctenophora, Echinodermata, Gastrotricha, Marchantiophyta, Mollusca, Nematoda, Nemertea, Ochrophyta, Rotifera, Tardigrada, and Tracheophyta);
- 81 classes (Acanthodii, Actinopterygii, Adenophorea, Agaricomycetes, Amphibia, Andreaeopsida, Anthocerotophyta, Arachnida, Asteroidea, Atractiellomycetes, Aves, Bacillariophyceae, Bivalvia,

Branchiopoda, Bryopsida, Caudofoveata, Cephalaspidomorphi, Cephalopoda, Chilopoda, Chondrichthyes, Chromadorea, Clitellata, Dacrymycetes, Diplopoda, Discosea, Echinoidea, Enoplea, Entognatha, Equisetopsida, Eurotatoria, Eutardigrada, Gastropoda, Gastrotricha_unranked_taxon, Ginkgoopsida, Gnetopsida, Haplomitriopsida, Heterotardigrada, Hexanauplia, Hirudinea, Hydrozoa, Insecta, Jungermanniopsida, Laboulbeniomycetes, Lecanoromycetes, Leotiomycetes, Liliopsida, Lobosea, Lycopodiopsida, Magnoliopsida, Malacostraca, Mammalia, Marchantiopsida, Maxillopoda, Monoplacophora, Myxogastria, Oligochaeta, Pauropoda, Pezizomycetes, Phaeophyceae, Phylactolaemata, Pilidiophora, Pinopsida, Placodermi, Polychaeta, Polyplacophora, Polypodiopsida, Polytrichopsida, Psilotopsida, Pteraspidomorphi, Reptilia, Scaphopoda, Scyphozoa, Secernentea, Solenogastres, Sordariomycetes, Sphagnopsida, Symphyla, Tentaculata, Tetraphidopsida, Tremellomycetes, and Tubulinea);

- 283 orders, 1292 families, 4741 genera, and 11763 species.

For each species, a page has been created with general information (binomial name, synonyms, conservation status, value of species, detailed information about species, book references, web references, taxonomic group expert name, taxonomic branch and 3 photos) (e.g. *Gentiana acaulis* L., *Carabus estreicheri* Fisch. von Waldh., *Aromia moschata* (L)).

The representativeness of the biota of the western region of Ukraine at the regnum and phyla level is shown in Table 1 and at the species level is shown in Table 2. As can be seen from the tables, the coverage of both regions and taxa varies and primarily depends on the degree of the study of the territory, which, in turn, depends on the accessibility of the territory for research (proximity to scientific centres) and its importance/value for research. This leads to a greater representation of taxa in museum collections and a greater number of scientific publications from which primary data for biota inventories can be obtained.

Table 1. **The representativeness of the biota of the western regions of Ukraine at regnum and phyla levels**
Таблиця 1. **Представленість біоти західного регіону України на рівні царств і типів**

Regnum	Phyla	VL spp	RV spp	LV spp	TR spp	IF spp	CH spp	ZK spp
Chromista	Ochrophyta	–	–	–	–	–	–	–
Protista	Amoebozoa	8	–	–	–	–	–	1
Plantae	Anthocerotophyta	–	–	–	–	–	–	–
	Bryophyta	1	–	114	54	83	232	35
	Marchantiophyta	1	2	16	2	26	5	13
	Tracheophyta	80	6	886	203	438	78	311
Fungi	Ascomycota	–	1	4	19	2	–	45
	Basidiomycota	7	119	27	20	10	1	240
Animalia	Acanthocephala	–	–	–	–	–	–	–
	Annelida	9	–	–	–	3	–	–
	Arthropoda	840	296	1692	471	1172	286	1272
	Bryozoa	–	–	–	–	–	–	–
	Chordata	271	109	335	304	193	65	180
	Cnidaria	–	–	–	–	–	–	–
	Ctenophora	–	–	–	–	–	–	–
	Echinodermata	–	–	–	–	–	–	–
	Gastrotricha	–	–	–	–	–	–	–
	Mollusca	54	1	78	8	13	5	22
	Nematoda	2	1	11	–	2	–	6
	Nemertea	–	–	–	–	–	–	–
	Rotifera	38	–	–	–	–	–	–
	Tardigrada	–	–	–	–	–	–	–
Total	(22)	1311	535	3163	1081	1942	672	2125

Note: VL—Volyn Oblast, RV—Rivne Oblast, LV—Lviv Oblast, TR—Ternopil Oblast, IF—Ivano-Frankivsk Oblast, CH—Chernivtsi Oblast, ZK—Zakarpattia Oblast.

Table 2 also shows the representation of species listed in the Red Data Book of Ukraine in the regions, which generally confirms the trends outlined for the entire biota, but also depends on the degree of conservation of natural habitats and their diversity. Thus, the presence of Red Data Book species

is expected, for example, to be higher in the Carpathians (Lviv—211 species, Ivano-Frankivsk—157, Zakarpattia—149, and Chernivtsi—87) and western parts of Podillia (Ternopil—164) than in the Polissia (Volyn—80, Rivne—47).

Table 2. **The representativeness of the biota of the western oblasts of Ukraine at species level**
Таблиця 2. **Представленість біоти областей західного регіону України на видовому рівні**

Oblasts	Data Centre 'Biodiversity of Ukraine'			
	Species	Records	Red Data Book of Ukraine	
			Species	Records
Volyn	1311	6950	80	461
Rivne	535	673	47	82
Lviv	3163	16553	211	1362
Ternopil	1081	3777	164	1315
Ivano-Frankivsk	1942	9640	157	1137
Chernivtsi	672	3461	87	236
Zakarpattia	2125	10099	149	833

Specimen module and species findings

In the Specimen module of DCBU, we sampled each literature occurrence, museum collections specimens, Nature Reserve collection specimens, Institute collection specimens, University collection specimens, private collection specimens, human observations, photos for the location of species occurrence (lattitude and longitude) using the Darwin Core Biodiversity Standard format [Wieczorek *et al.* 2012]. Each species, except the page with general information, is accompanied by a list of finds/records, a distribution map and a gallery of photographs.

The DCBU database currently contains information about 66 141 georeferenced specimen occurrences of 6698 species mainly from the territory of Ukraine but also from other countries of the world (Austria, Azerbaijan, Belarus, Bosnia and Herzegovina, Bulgaria, Canada, Chile, Croatia, the Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Georgia, Germany, Greece, Hungary, Italy, Kazakhstan, Kosovo, Kyrgyzstan, Latvia, Lithuania, Moldova, Montenegro, Morocco, Myanmar, the Netherlands, Norway, Poland, Portugal, Romania, Russia, Samoa, Serbia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Tajikistan, Turkey, and the United Kingdom) and Antarctica.

The 66 141 georeferenced specimen occurrences comprise 6 698 species from 5 taxonomic regnums and 22 phyla: Protista (21 records, 0.03%), (Amoebozoa—21 records, 0.03%); Fungi (585, 0.88%) (Ascomycota—100, 0.15%, Basidiomycota—485, 0.73%); Plantae (11 090, 16.77%) (Anthocerotophyta—2, 0.002%, Bryophyta—2093, 3.16%, Marchantiophyta—251, 0.38%, Tracheophyta—8 744, 13.22%); Animalia (54 445, 82.32%) (Annelida—99, 0.15%, Arthropoda—42 335, 64.01%, Bryozoa—1, 0.002%, Chordata—10 163, 15.37%, Cnidaria—6, 0.009%, Echinodermata—3, 0.005%, Gastrotricha—9, 0.01%, Mollusca—1 599, 2.42%, Nematoda—114, 0.17%, Nemertea—1, 0.001%, Rotifera—108, 0.16%, Tardigrada—5, 0.008%); Chromista (Ochrophyta— 2, 0.002%).

Temporal coverage. Date range (yyyy-mm-dd): 1821-04-21 until present. The oldest specimens are: *Galanthus nivalis* L., SMNH006272, 1821-04-21; *Viola lutea* Huds., SMNH000014, 1830-08-00; *Asplenium scolopendrium* L., SMNH004120, 1838-00-00; *A. trichomanes* L., SMNH000367, 1846-07-06; *Falco peregrinus* Tunstall, 1771, SMNH000703, 1849-05-10.

The three following tools visualise the number of recorded species for a specific area. Species diversity of physiographic regions of Ukraine—for the physiographic oblasts of Ukraine (Fig. 2, *b*), Species diversity of administrative regions (oblasts) of Ukraine and Species diversity of physiographic regions (oblasts) of the Ukrainian Carpathians (Fig. 2, *c*). More intense colour filling of a separate region indicates a higher number of species recorded in it; a six-level colour scale is used. Since the web resource was created not very long ago, and the territory of Ukraine is large, and the species diversity is large, at present most of the data comes from the western region of Ukraine.

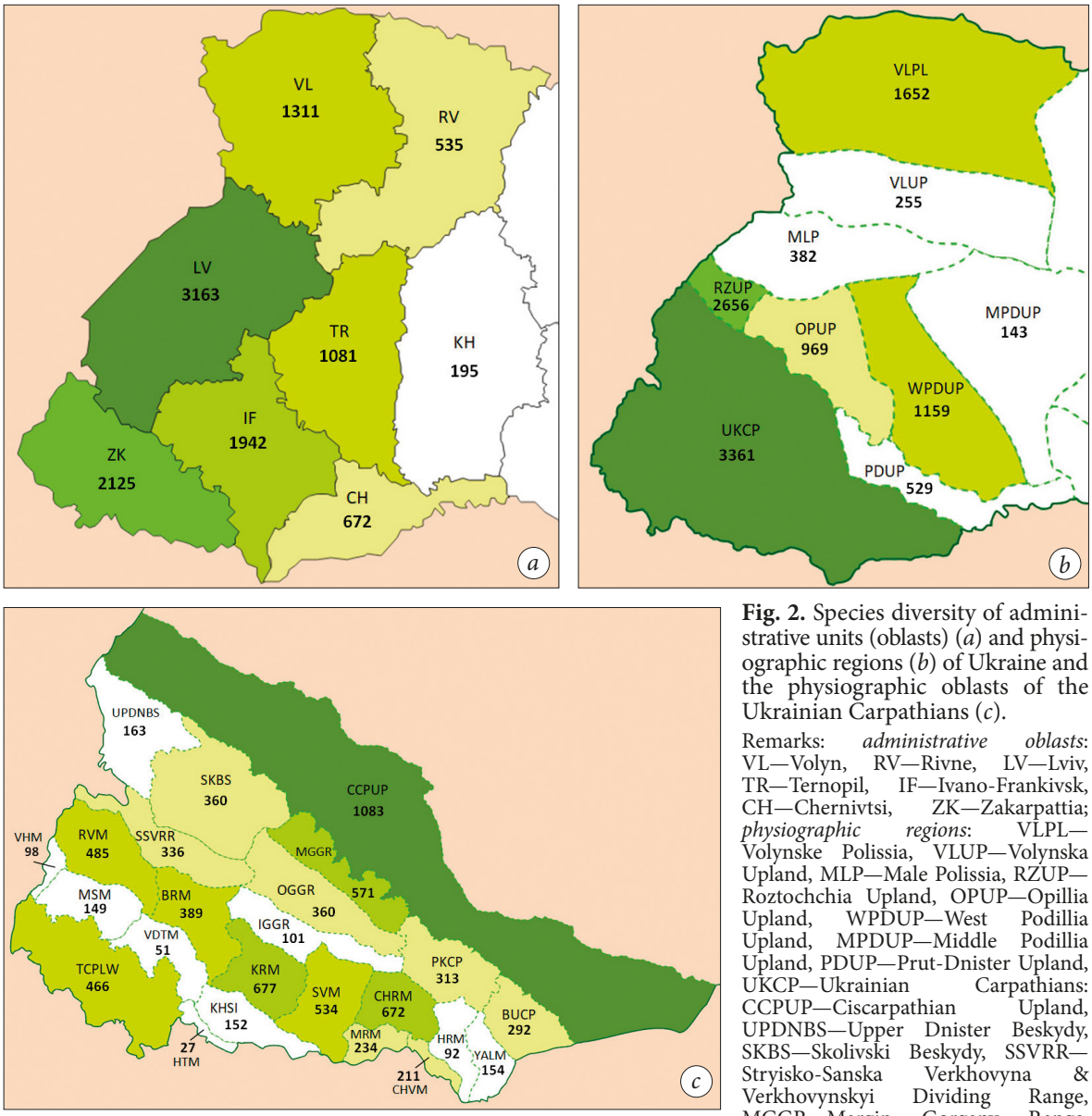


Fig. 2. Species diversity of administrative units (oblasts) (*a*) and physiographic regions (*b*) of Ukraine and the physiographic oblasts of the Ukrainian Carpathians (*c*).

Remarks: *administrative oblasts*: VL—Volyn, RV—Rivne, LV—Lviv, TR—Ternopil, IF—Ivano-Frankivsk, CH—Chernivtsi, ZK—Zakarpattia; *physiographic regions*: VLPL—Volynske Polissia, VLUP—Volynska Upland, MLP—Male Polissia, RZUP—Roztochchia Upland, OPUP—Opillia Upland, WPDUP—West Podillia Upland, MPDUP—Middle Podillia Upland, PDUP—Prut-Dnister Upland, UKCP—Ukrainian Carpathians: CCPUP—Ciscarpathian Upland, UPDNBS—Upper Dnister Beskydy, SKBS—Skolivski Beskydy, SSVRR—Stryisko-Sanska Verkhovyna & Verkhovynskyi Dividing Range, MGGR—Margin Gorgany Range, OGGR—Outer Gorgany Range, IGGR—Inner Gorgany Range, PKCP—Pokutski Carpathians, BUCP—Bukovynski Carpathians, RVM—Polonyna Rivna massif, BRM—Polonyna Borzhava massif, KRM—Polonyna Krasna massif, SVM—Svydovets massif, CHRM—Chornohora massif, HRM—Hryniavy Mountains, YALM—Yalovychorski Mountains, MRM—Marmarosh massif, CHVM—Chyvchyny massif, VHM—Vyhorlat massif, MSM—Makovytsia-Syniak massif, VDTM—Velykyi Dil-Tupyi massif, KHSI—Khust-Solotvyno Hollow, HTM—Hutynskyi massif, TCPLW—Trancarpathian Lowland.

Рис. 2. Видове різноманіття адміністративних (*a*), фізико-географічних (*b*) областей України і фізико-географічних областей Українських Карпат (*c*).

Примітки: *адміністративні області*: VL — Волинська область, RV — Рівненська, LV — Львівська, TR — Тернопільська, IF — Івано-Франківська, CH — Чернівецька, ZK — Закарпатська; *фізико-географічні регіони*: VLPL — Волинське Полісся, VLUP — Волинська височинна область, MLP — область Малого Полісся, RZUP — Розточчя, OPUP — Опілля, WPDUP — Західноподільська височинна область, MPDUP — Середньоподільська височинна область, PDUP — Прут-Дністровська височинна область, UKCP — Українські Карпати: CCPUP — Передкарпатська височинна область, UPDNBS — Верхньодністровські Бескиди, SKBS — Сколівські Бескиди, SSVRR — Стрийсько-Сянська Верховина і Верховинський Вододільний хребет, MGGR — Крайові Ґорґани, OGGR — Зовнішні (Скибові) Ґорґани, IGGR — Внутрішні (Привододільні) Ґорґани, PKCP — Покутські Карпати, BUCP — Буковинські Карпати, RVM — полонина Рівна, BRM — Полонина Боржава, KRM — Полонина Красна, SVM — Свидовець, CHRM — Чорногора, HRM — гори Гриняви, YALM — Яловичорські гори, MRM — Мармарош, CHVM — Чивчини, VHM — масив Вигорлат, MSM — масив Маковиця-Синяк, VDTM — масив Великий Діл-Тупий, KHSI — Хустсько-Солотвинська улоговина, HTM — Гутинський масив, TCPLW — Закарпатська низовинна область.

Species aggregation maps

The next tool for working with the web resource database is Species aggregation maps. There are three types of species aggregation maps in DCBU: Ukraine & Provinces, Selected area, and Species aggregation maps with search engine.

Species aggregation maps (Ukraine & Provinces). On these maps, the territory of Ukraine is divided into 20 × 20 km squares, and the territories of separate provinces (oblasts) are divided into 5 × 5 km squares. For each square, the number of species registered in it is calculated. In addition to the total number of species registered in each square, we can also get the number of species listed in the Red Data Book of Ukraine and the number of endemic species. The number of recorded species is shown by the colour intensity of the square or by a number (when the mouse clicks on a separate quadrate). So we can see squares with greater or lesser recorded species diversity.

For a more detailed study of the species diversity of separate territories, the tool Species aggregation maps (Selected area) was designed. With this tool, we can arbitrarily choose an area of 50 × 50 km or 10 × 10 km and within these squares count the number of recorded species in squares 1 × 1 km and 0.5 × 0.5 km, respectively. It is possibile to count the total number of registered species or to choose the desired Regnum, Phylum, Class, Order, or Family as well as species value (invasive species, medicinal plant, nectar source, pollinator species) and conservation status (IUCN, Bern, Red Data Book of Ukraine, Regional Red Lists, and endemics).

Species aggregation maps with search engine allows for the squares 20 × 20 km (Figs 3–5) (territory of Ukraine) and for the squares 5 × 5 km (territory of oblasts) both to count the total number of species and to select the desired Regnum, Phylum, Class, Order or Family. For separate oblasts or physigraphic regions of Ukraine (unlike previous aggregation maps), we can also get the number of species as well as species value (invasive species, medicinal plant, nectar source, and pollinator species), conservation status (IUCN, Bern, Red Data Book of Ukraine, Regional Red Lists, and endemics).

As can be seen from the map of the Volyn Polissya region (Fig. 3), it has been studied very fragmentarily, with the vast majority of finds occurring in nature reserves (NR) and

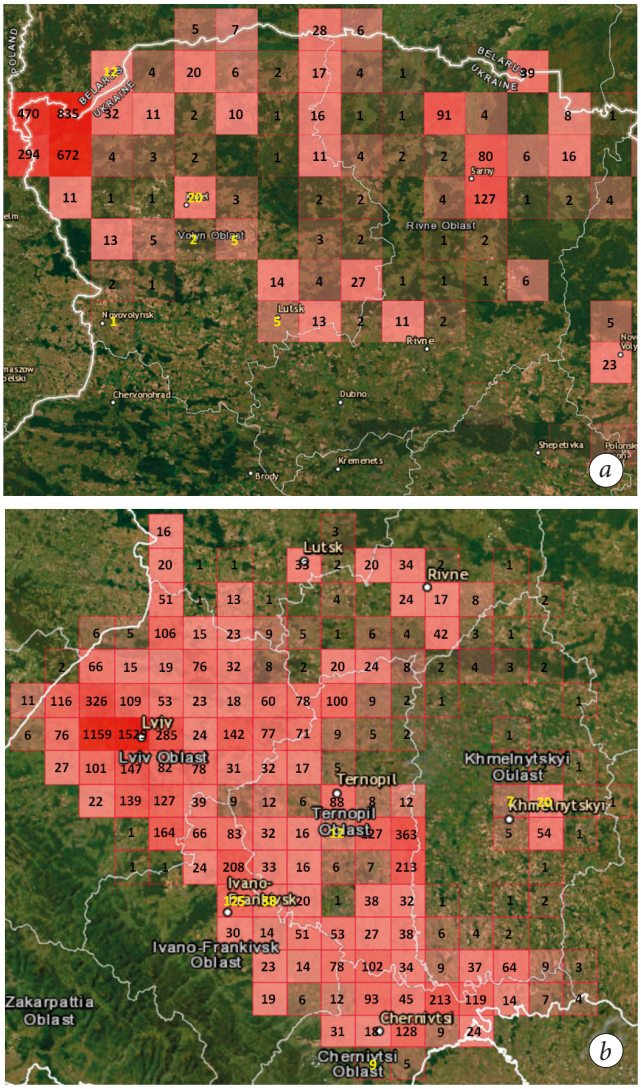


Fig. 3. Species aggregation map of the Volynske Polissia region (*a*) and the Temparate broadleaf forests zone (*b*) (squares 20 × 20 km) with the number of registered species in squares. Numbers are highlighted in yellow for better visibility.

Рис. 3. Видова агрегаційна карта Волинського Полісся (*a*) і зони широколистих лісів (*b*) (квадрати 20 × 20 км) з кількістю зареєстрованих видів у квадратах. Числа виділені жовтим кольором для кращої видимості.

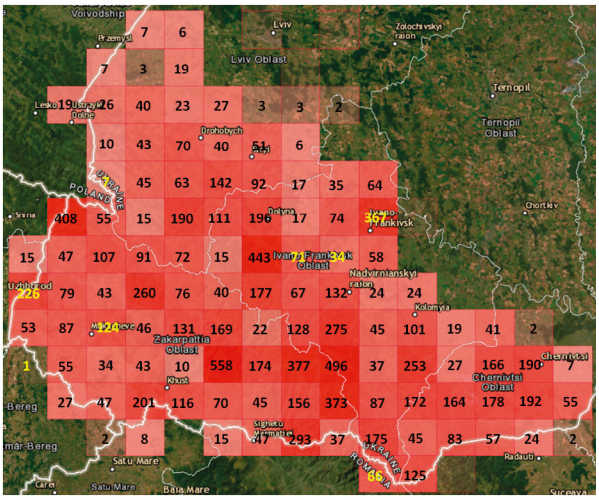


Fig. 4. Species aggregation map of the Ukrainian Carpathians region (squares 20 × 20 km) with the number of species in squares. Numbers are highlighted in yellow for better visibility.

Рис. 4. Видова агрегаційна карта Українських Карпат (квадрати 20 × 20 км) з кількістю зареєстрованих видів у квадратах. Числа виділені жовтим кольором для кращої видимості.

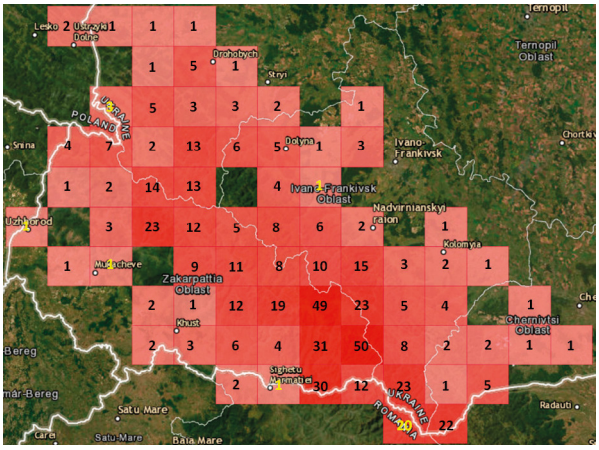


Fig. 5. Species aggregation map of the Ukrainian Carpathians region (squares 20 × 20 km) with the number of endemic species in squares. Numbers are highlighted in yellow for better visibility.

Рис. 5. Видова агрегаційна карта Українських Карпат (квадрати 20 × 20 км) з кількістю зареєстрованих ендемічних видів у квадратах. Числа виділені жовтим кольором для кращої видимості.

national nature parks (NNP): NR Rivnenskyi (295 species), NNP Shatskyi (1204 species). As for other protected areas, the data entered into the database is not yet sufficient to characterise their biota.

The biota of the broadleaf forest zone is relatively better documented than in other regions. The best explored are the neighborhoods of Lviv City (1561 species) and the nature reserves Roztochchia (1040) and Medobory (702). And filling in data on the biota of other reserves (NNP Dnister Canyon (167), NNP Halytskyi (273), NNP Khotynskyi (7), NNP Kivertsivskyi 'Tsumanska pushcha' (63), NNP Kremenetski Hory (78), NNP Pivnichne Podillya (244), NNP Podilski Tovtry (95), NNP Prypiat-Stokhid (40), NNP Yavorivskyi (85)) is at the initial stage.

In the Ukrainian Carpathians, the following regions are better documented: neighborhoods of Ivano-Frankivsk City (362 species); Carpathian Biosphere Reserve—Chornohora protected massif (208), Kuziy-Trybushany protected massif (114), Svydovets protected massif (192), Uholka-Shyrokyi Luh protected massif (494); NNP Carpathian (677); NNP Hutsulshchyna (222); and NNP Uzhanskyi (434).

Endemic species

The web resource DCBU includes 87 endemic species:

Plantae: *Heracleum carpaticum* Porcius, *Scilla kladnii* Schur, *Crocus banaticus* J.Gay, *Achillea carpatica* Błocki ex O.N. Dubovik, *A. oxyloba* (Sch. Bip.) Heimerl, *Carlina acaulis* L., *Centaurea maramarosiensis* (Ják.) Czerep., *C. phrygia* L., *Cirsium waldsteinii* Rouy, *Leucanthemum rotundifolium* (Willd.) DC., *Scorzoneroides pseudotaraxaci* (Schur) Holub, *Campanula carpatica* Jacq., *C. tatrae* Borbás, *Phyteuma tetramerum* Schur, *Ph. vagneri* A. Kern., *Pulmonaria filarszkyana* Ják., *Symphytum cordatum*

Waldst. & Kit., *Erysimum witmannii* Zaw., *Minuartia pauciflora* (Kit. ex Kanitz) Dvořaková, *Silene zawadzkii* Herbich, *Scabiosa lucida* Vill., *Gentiana pyrenaica* L., *Thymus pulcherrimus* Schur, *Syringa josikaea* J. Jacq. ex Rchb., *Euphrasia tatrae* Wettst., *Melampyrum saxosum* Baumg., *Veronica baumgartenii* Roem. & Schult., *Euphorbia carpatica* Wol., *Viola dacica* Borbás, *V. declinata* Waldst. & Kit., *Festuca carpatica* F. Dietr., *F. porcii* Hack., *Poa granitica* Braun-Blanq., *Trisetum fuscum* (Schult.) Schult., *Aconitum degenii* Gayer, *A. firmum* Rchb., *A. lasiocarpum* (Rchb.) Gáyer, *A. moldavicum* Hacq., *Ranunculus carpaticus* Herbich, *R. malinovskii* Elenevsky & Derv.-Sokol., *Alchemilla szaferi* Pawl., *Sempervivum montanum* L., *Chrysosplenium alpinum* Schur, and *Saxifraga carpatica* Sternb.

Insecta, Coleoptera: *Carpathobyrrhulus transsylvanicus* (Suffrian, 1848), *Amara misella* L. Miller, 1868, *Carabus fabricii* Duftschmid, 1812, *C. hampei* Kuster, 1846, *C. obsoletus* Sturm, 1815, *C. sylvestris transsylvanicus* Dejean, 1826, *C. zawadzkii* Kraatz, 1854, *Deltomerus carpathicus* (L. Miller, 1868), *Duvaliopsis pilosella* (L. Miller, 1868), *Duvalius corpulentus* (Weise, 1875), *D. roubali* Jeannel, 1926, *D. ruthenus* (Reitter, 1878), *D. subterraneus* (L. Miller, 1868), *D. transcarpathicus* Shilenkov & Rizun, 1989, *Leistus baenningeri* Roubal, 1926, *L. ucrainicus* Lazorko, 1954, *Nebria fuscipes* Fuss, 1849, *N. heegeri* Dejean, 1826, *N. reitteri* Rybinski, 1902, *N. transsylvanica* Germar, 1824, *Patrobus quadricollis* L. Miller, 1868, *P. styriacus* Chaudoir, 1871, *Pterostichus cordatus* Letzner, 1842, *P. foveolatus* (Duftschmid, 1812), *P. pilosus* (Host, 1789), *Trechus carpaticus* Rybiński, 1902, *T. fontinalis* Rybiński, 1901, *T. latus* Putzeys, 1847, *T. plicatulus* L. Miller, 1868, *T. pseudomontanellus* Rizun, 1994, *T. pulpani* Reška, 1965, *Athous mollis* Reitter, 1889, *Leptusa carpathica* Weise, 1877, and *Quedius transsylvanicus* (Weise, 1875).

Mollusca: *Acicula parcelineata* (Clessin, 1911), *Acicula perpusilla* (Reinhardt, 1880), *Bythiospeum carpathicum* (Soós, 1940), *Arianta petrii* Kimakowicz, 1890, *Plicuteria lubomirskii* (Ślósarski, 1881), *Prostenomphalia carpathica* Baidaschnikov, 1985, *Trochulus bielzi* (A. Schmidt, 1860), and *Bielzia coerulans* (M. Bielz, 1851)

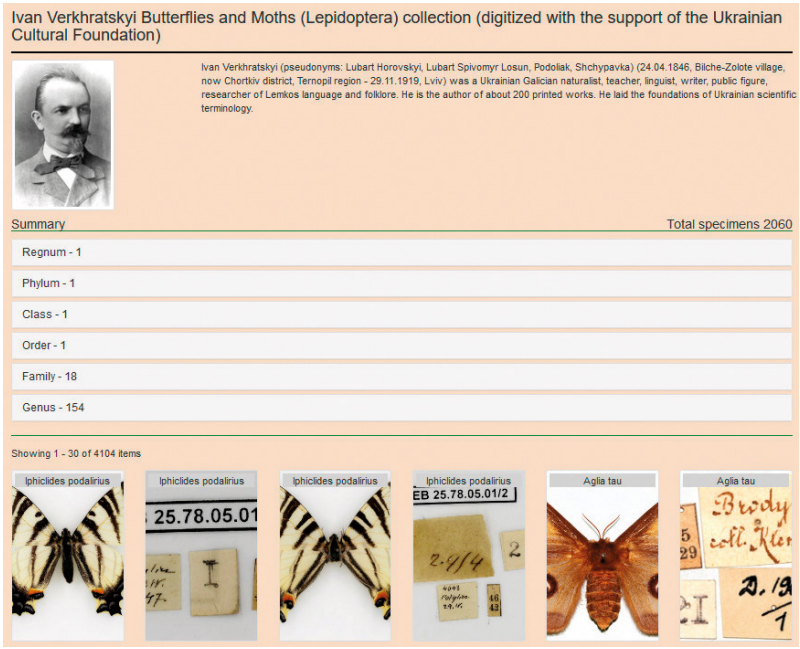
Chordata, Amphibia: *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1880).

These endemics were found in the Ukrainian Carpathians, representing 2044 records. It should be noted that the approaches to identify endemic species somewhat varies in different taxonomic groups. Most endemics are confined to the highest parts of the Ukrainian Carpathians, namely the Polonyno-Chornohirska region (oblast) and Marmarosh-Chyvchyny region (oblast) (Fig. 5), which are located in the south-eastern part of the mountains.

Virtual collections

In addition to the listed services, the Data Centre 'Biodiversity of Ukraine' internet-resource forms virtual collections from the scientifically researched and digitised collections of the State Museum of Natural History NAS of Ukraine (Lviv):

- Personal collections (of Franz Herbich, Alexander Zawadzki, Hiacynt Łobarzewski, Włodzimierz Dzieduszycki, Maksymilian Nowicki, Władysław Tyniecki, Ostap Voloshchak, Antoni Rheman, Antoni Wierzejski, Jozef Dzięddzielewicz, Marjan Łomnicki, Ivan Verkhratskyi, August Stöckl, Volodymyr Zanko, Jan Noskiewicz, Hryhorii Kozii, Mark Sagan, Józef Mądalski, Volodymyr Lazorko, Kostiantyn Malynovskyi, Ivan Zahaikevych, Kupava Ulychna, Vasyl Kolishchuk, and Ivan Vainahii);
- Taxonomic collections (*Bazzania* (Lepidoziaceae, Jungermanniales), *Cicindela*, *Cylindera*, *Duvalius* (Coleoptera, Carabidae), *Habroloma* (Coleoptera, Buprestidae), Felidae (Mammalia, Carnivora));
- Reference collections (Collection of type specimens of the State Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine);
- Institutional collections (Collection of the Museum of Nature of Medobory Nature Reserve, Collection of the Museum of Nature of Roztochia Nature Reserve, Collection of the Kremenetski Hory National Nature Park);
- Ivan Verkhratskyi's collection of butterflies and moths (Lepidoptera), digitised with the support of the Ukrainian Cultural Foundation (Fig. 6).



All virtual collections in the process of digitisation of museum collections are being constantly enriched, and new virtual collections will be created, in particular reference ones with type specimens that are stored in the State Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Lviv).

Fig. 6. Ivan Verkhratskyi's collection of butterflies and moths (Lepidoptera) in the Data Centre 'Biodiversity of Ukraine' internet-resource.

Рис. 6. Колекція метеликів (Lepidoptera) Івана Верхратського у вебресурсі Центр даних Біорізноманіття України.

Discussion

The Data Centre 'Biodiversity of Ukraine' internet-resource was created relatively recently and intensively developed by both the current scientific study and digitisation of the collections of the State Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Lviv), including more than 470 thousand specimens, and by the implementation of a number of projects and grants: 'Development and implementation of modern information and analytical methods in estimating the biodiversity of Ukraine' (2019–2021), 'Testing of the software complex the Data Centre 'Biodiversity of Ukraine' for scientific monitoring of biota' (2019), 'Evaluation of biotic diversity of model groups of arthropods of the Ukrainian Carpathians using modern information technologies' (2020–2021), 'Analysis of the history of the formation of museum collections using the museum information resource the Data Centre 'Biodiversity of Ukraine' (2022–2024), 'Digitalisation of Ivan Verkhratsky's historical butterflies collection' (2023), Digitalisation of natural collections that suffered damage as a result of hostilities and related factors: development of protocols and their implementation on the basis of the State Museum of Natural History NAS of Ukraine' (2023–2024).

The DCBU resource differs from similar resources for accounting biodiversity by its more scientific focus (data from qualitative scientific publications are entered into the database, leading specialists from individual taxonomic groups are involved and data also verified before entering) and practical orientation (DCBU tools). A significant number of tools enable scientists, nature reserve workers, managers, nature lovers, students, and all interested parties to be acquainted with the biota of Ukraine and conduct its basic analysis. It allows the linking of biological data with other data, such as environmental (soil, climate) or social (population, administrative units) data and thus has the potential to evolve as a data-driven decision support system for biodiversity conservation and management [Vattakaven *et al.* 2016].

And the fact that the resource database contains information about a significant number of museum specimens since the middle of the 19th century allows (using the tools of DCBU) monitoring the changes of the biota in time and space. All of the above makes the DCBU resource a very attractive working tool to stakeholders.

As the State Museum of Natural History, NAS of Ukraine is one of the publishers in the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) portal, the datasets from DCBU are regularly published: in

botany [Sup-Novikova 2022, Novikov 2023, Novikov *et al.* 2024, Savytska *et al.* 2024], in acarology [Hushtan *et al.* 2023], in entomology [Hushtan *et al.* 2023; Rizun, 2023*a*–*d*], and on Nematoda [Susulovsky & Susulovska 2023].

In general, the situation with the accounting and monitoring of biodiversity in Ukraine is at an early stage of development, unlike in Sweden, where SBDI—Swedish Biodiversity Data Infrastructure—was created in 2021 as a result of a decades-long process of developing, merging, and consolidating the Swedish e-infrastructure for biodiversity and ecosystems research (https://www.gbif.se/). It is a major achievement in creating a powerful national Swedish platform for innovative, interdisciplinary research on biodiversity and ecosystems. Eleven organisations across Sweden are involved in SBDI: Swedish Museum of Natural History (NRM; host organisation), Swedish University of Agricultural Sciences (SLU), Karolinska Institute (KI), Linnaeus University (LnU), Lund University (LU), Royal Institute of Technology (KTH), Stockholm University (SU), Swedish Meteorological and Hydrological Institute (SMHI), Umeå University (UmU), University of Gothenburg (GU), and Uppsala University (UU). The consortium covers the entire range of biodiversity data sources represented in the Swedish research community. In our opinion, a similar structure should be developed in Ukraine based on academic institutions that study biodiversity in cooperation with the Ministry of Environmental Protection and Natural Resources of Ukraine and taken into account when reforming the state environmental monitoring system in Ukraine in the field of 'Biodiversity'.

We are aware that at the moment our current database contains limited occurrence data of faunal groups and different regions of Ukraine are represented by different numbers of finds. But further development of the DCBU resource will be planned in filling these taxonomic and territorial gaps.

Acknowledgements

This article was also written with the support of the National Research Foundation of Ukraine, call 2022.01 'Science for the Recovery of Ukraine in the War and Post-War Periods' project 2022.01/0013 'Digitalisation of natural history collections damaged as a result of hostilities and related factors: development of protocols and their implementation on the basis of the State Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine.'

References

Analysis ... 2017. *Analysis of the state of biodiversity in Ukraine*. ECODIT LLC, 1–110. [In Ukrainian]

General... 2004. *General geographic atlas of Ukraine*. Chief editor I. Rudenko. Ukrgeodezkartografiya & DNVP Kartografiya, Kyiv, 1–112.

Hensiruk, S. A. 1992. *Forests of Ukraine*. Naukova dumka, Kyiv, 1–408. [In Ukrainian]

Hushtan, H., K. Hushtan, D. Leleka. 2023. *Oribatid mites (Sarcoptiformes: Oribatida) of the Lviv region. Version 1.1.* State Museum of Natural History, NAS of Ukraine. Dataset: https://doi.org/10.15468/hzpgpm

Hushtan, K., H. Hushtan, V. Rizun. 2023. *Collection of butterflies (Insecta: Lepidoptera) of the State Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine. Version 1.1*. State Museum of Natural History of the NAS of Ukraine. Occurrence dataset: https://doi.org/10.15468/cbrw9f

Novikov, A. 2023. *Rare, relict, range-limited, and problematic plant taxa in the Ukrainian Carpathians and adjacent territories from the LWS herbarium. Version 1.1*. State Museum of Natural History of the NAS of Ukraine. Occurrence dataset: https://doi.org/10.15468/9y2my2

Novikov, A., M. Sup-Novikova. 2022. *Endemic vascular plants of the Ukrainian Carpathians. Version 1.4*. State Museum of Natural History of the NAS of Ukraine. Occurrence dataset: https://doi.org/10.15468/5hrh87

Novikov, A., V. Nachychko, O. Kuzyarin, S. Susulovska. 2024. *LWS herbarium. Vascular plants. Version 1.11*. State Museum of Natural History of the NAS of Ukraine. Occurrence dataset: https://doi.org/10.15468/58zxna

Rizun, V., T. Shcherbachenko. 2019. Data Center 'Biodiversity of Ukraine', a tool for working with natural museum collections. *Natural History Museology*. NMNH NAS of Ukraine, Kyiv, **5**: 247–257. [In Ukrainian]

Rizun, V., T. Shcherbachenko. 2019. The use of aggregated maps on the web portal Data Centre 'Biodiversity of Ukraine' in spatial distribution analysis of the biota. *GEO&BIO*, **18**: 164–172. [In Ukrainian] https://doi.org/10.15407/gb1814

Rizun, V. B., S. V. Hlotov, H. H. Hushtan, K. V. Hushtan, I. B. Konovalova, [et al.]. 2020. Using the information resource Data Center 'Biodiversity of Ukraine' for biota monitoring. *In: Monitoring and protection of biodiversity in Ukraine*, Kyiv, 111–119. (Series: Conservation Biology in Ukraine; Is. 16, vol. 3). [In Ukrainian]

Rizun, V. 2023a. *The tribe Cicindelini (Coleoptera, Carabidae, Cicindelinae) of the collection of the State Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine. Version 1.1*. State Museum of Natural History of the NAS of Ukraine. Occurrence dataset: https://doi.org/10.15468/3a8kfe

Rizun, V. 2023b. *The genus Calosoma (Coleoptera, Carabidae) of the collection of the State Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine. Version 1.2*. State Museum of Natural History of the NAS of Ukraine. Occurrence dataset: https://doi.org/10.15468/gfbrtg

Rizun, V. 2023c. *The genus Omophron (Coleoptera, Carabidae) of the collection of the State Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine. Version 1.1*. State Museum of Natural History of the NAS of Ukraine. Occurrence dataset: https://doi.org/10.15468/vn37x2

Rizun, V. 2023d. *The genus Duvalius (Coleoptera, Carabidae) of the collection of the State Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine. Version 1.1*. State Museum of Natural History of the NAS of Ukraine. Occurrence dataset: https://doi.org/10.15468/wz542m

Sanabria, M. C. V., V. N. Velazco, G. Tolosa, L. B. Falco, C. E. Coviella. 2023. A georeferenced database of the edaphic biota currently available for Argentina. *Biodiversity Data Journal,* **11**: e113079. https://doi.org/10.3897/BDJ.11.e113079

Savytska, A., M. Ragulina, H. Serediuk. 2024. *LWS herbarium. Non-vascular plants. Version 1.5*. State Museum of Natural History of the NAS of Ukraine. Occurrence dataset: https://doi.org/10.15468/2vyggv

Susulovsky, A., S. Susulovska. 2023. *Free-living soil nematode species (Nematoda) prioritized for the digitization in the collection of the State Museum of Natural History of the NAS of Ukraine. Version 1.1*. State Museum of Natural History of the NAS of Ukraine. Occurrence dataset: https://doi.org/10.15468/gt7pdk

Tanalgo, K. C., K. C. Dela Cruz, A. R. Agduma, J. M. V. Respicio, S. S. Abdullah, [et al.]. 2023. The MOBIOS : A FAIR (Findable, Accessible, Interoperable and Reusable) database for Mindanao's terrestrial biodiversity. *Biodiversity Data Journal,* **11**: e110016. https://doi.org/10.3897/BDJ.11.e110016

Tkach, V. 2012. Forests and forest cover of Ukraine: the current state and perspectives of development. *Ukrainian Geographical Journal*, **2**: 49–55. [In Ukrainian]

Vattakaven, T., R. George, D. Balasubramanian, M. Réjou-Méchain, G. Muthusankar, [et al.]. 2016. India Biodiversity Portal: An integrated, interactive and participatory biodiversity informatics platform. *Biodiversity Data Journal,* **4**: e10279. https://doi.org/10.3897/BDJ.4.e10279

Wieczorek, J., D. Bloom, R. Guralnick, S. Blum, M. Döring, R. Giovanni, T. Robertson, D. Vieglais. 2012. Darwin Core: An evolving community-developed biodiversity data standard. *PLOS One,* **7** (1): e29715. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029715

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 64–74
https://doi.org/10.53452/gb2506

Some Late Cretaceous agglutinated foraminifers from the Northern outskirts of Donbas, Ukraine

Olena Veklych

Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine

article info

key words

Foraminifers, species, Upper Cretaceous, Northern outskirts of Donbas.

correspondence to

Olena Veklych; Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine; 55-b Oles Honchar Street, Kyiv, 01054 Ukraine;
Email: veklych.od@gmail.com;
orcid: 0000-0002-0017-8955

article history

Submitted: 16.11.2023. Revised: 30.12.2023. Accepted: 30.12.2023

cite as

Veklych, O. 2023. Some Late Cretaceous agglutinated foraminifers of the Northern outskirts of Donbas, Ukraine. *GEO&BIO*, **25**: 64–74. [In Ukrainian, with English summary]

abstract

The article describes four species of agglutinated foraminifers belonging to three genera (*Verneuilina*, *Orbignyna*, and *Spiroplectammina*) three superfamilies (Verneuilinoidea, Ataxophragmoidea, and Spiroplectamminoidea) and two orders (Ataxophragmiida and Ammodiscida, suborder Textulariina). Benthic species of foraminifers play an important role in the stratigraphic subdivision of the Upper Cretaceous deposits of the Northern outskirts of Donbas and correlation with adjacent territories, as they make up the most part of the assemblage in the samples. For this region, the foraminifera species *Verneuilina muensteri* Reuss, 1854, *Orbignyna variabilis* (d'Orbigny, 1840), *Orbignyna pinguis* Woloschyna, 1961, and *Spiroplectammina baudouiniana* (d'Orbigny, 1840) were monographically described for the first time. For each species of foraminifers, a detailed description of shell morphology is given. According to the biozonal scale of the Upper Cretaceous deposits of the East European Platform, *Verneuilina muensteri* is one of the characteristic species of the Upper Turonian Gavelinella moniliformis s. l. foraminifer zone, the species *Orbignyna variabilis* is typical for the Upper Santonian Gavelinella stelligera zone, and the species *Orbignyna pinguis* is characteristic of the Upper Campanian Globorotalites emdyensis zone. The species *Spiroplectammina baudouiniana* is also described. The stratigraphic and lateral distribution of each species of agglutinated foraminifers is indicated, and the deposits and sections of the Northern outskirts of Donbas in which they occurred are indicated. A schematic map of the region is presented, showing the studied sections in which shells of these species were found. These species are found in the rocks of the Shyroka, Yelanchyk, Kryva Luka, Sydorove, Konoplyanivka, and Kamianyi Brid formations of the Northern outskirts of Donbas, which are represented by chalk, marls, and calcareous sandstones. The work presents images of foraminifer species taken with a scanning electron microscope JSM-6490LV (JEOL Ltd., Japan). The article deepens our knowledge of some agglutinated foraminifers from the Upper Cretaceous deposits of the Northern outskirts of Donbas, which are characteristic species of the zone, contributing to further solving the issues of stratigraphy and correlation of these deposits.

© 2023 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Деякі пізньокрейдові аглютиновані форамініфери з Північної окраїни Донбасу, Україна

Олена Веклич

Резюме. В статті описано чотири види аглютинованих форамініфер, які належать до трьох родів — *Verneuilina, Orbignyna* та *Spiroplectammina*, трьох надродин — Verneuilinoidea, Ataxophragmoidea, Spiroplectamminoidea і двох рядів — Ataxophragmiida і Ammodiscida (підряд Textulariina). Бентосні види форамініфер мають важливу роль в стратиграфічному розчленуванні верхньокрейдових відкладів Північної окраїни Донбасу та кореляції з суміжними територіями, оскільки складають більшу частину комплексу у зразках. Для цього регіону монографічно вперше описано види форамініфер *Verneuilina muensteri* Reuss, 1854, *Orbignyna variabilis* (d'Orbigny, 1840), *Orbignyna pinguis* Woloschyna, 1961 і *Spiroplectammina baudouiniana* (d'Orbigny, 1840). Для кожного виду форамініфер здійснено детальний опис морфології черепашки. Згідно біозональної шкали відкладів верхньої крейди Східноєвропейської платформи для форамініферової зони Gavelinella moniliformis s. l. верхнього турону одним з характерних видів є *Verneuilina muensteri*; для зони Gavelinella stelligera верхнього сантону — вид *Orbignyna variabilis*; для зони Globorotalites emdyensis верхнього кампану — вид *Orbignyna pinguis*; крім того, наведено опис виду *Spiroplectammina baudouiniana*. Вказано стратиграфічне та латеральне поширення кожного виду аглютинованих форамініфер і зазначено відклади та розрізи Північної окраїни Донбасу, в яких вони зустрінуті. Наведена карта-схема регіону із зазначенням досліджених розрізів, у відкладах яких знайдені черепашки даних видів. Ці види встановлені у породах широківської, єланчицької, криволуцької, сидорівської, конопляновської, кам'янобідської світ Північної окраїни Донбасу, які представлені крейдою, мергелями, вапнистими пісковиками. Робота містить зображення видів форамініфер зроблені за допомогою скануючого електронного мікроскопу JSM–6490LV (JEOL Ltd., Японія). Стаття поглиблює наші знання щодо деяких аглютинованих форамініфер із верхньокрейдових відкладів Північної окраїни Донбасу, які є характерними видами зон, що сприятиме подальшому вирішенню питань стратиграфії та кореляції цих відкладів.

Ключові слова: форамініфери, вид, верхня крейда, Північна окраїна Донбасу.

Адреса для зв'язку: О. Д. Веклич; Інститут геологічних наук НАН України; вул. Олеся Гончара, 55б, Київ, 01054 Україна; email: veklych.od@gmail.com; orcid: 0000-0002-0017-8955

Вступ

Форамініфери є ортостратиграфічною групою фауни, яка швидко еволюціонувала, мала широке географічне поширення і була досить чисельною. Це забезпечило їм одну з провідних ролей у вирішенні багатьох питань стратиграфії та кореляції. Для стратиграфічного розчленування відкладів, зокрема верхньокрейдових, і проведення кореляції використовуються планктонні, а також дрібні бентосні форамініфери, особливо там, де вони складають більшу частину комплексу.

Верхньокрейдові форамініфери на території Північної окраїни Донбасу[1] вивчені досить детально. Їх дослідженням займалися вітчизняні та закордонні фахівці, такі як О. В. Гуров, П. А. Тутковський, О. К. Каптаренко-Черноусова, М. Д. Метальников, О. Р. Конопліна, В. Ф. Горбенко, О. С. Липник, Б. Ф. Зернецький (крупні форамініфери), Ж. І. Доліна, Л. Ф. Плотнікова, Л. П. Гончарук, О. Г. Олфер'єв, В. Н. Беньямовський, Л. Ф. Копаєвич, О. Д. Веклич, А. Д. Шоміна та ін. Однак, для уточнення детального розчленування верхньокрейдових відкладів цього регіону потрібно вирішити деякі проблемні питання стратиграфії та систематики форамініфер. Дотепер існує чимало визначників різних років видання з описом форамініфер [Lypnyk 1961; Vasilenko 1961; Plotnikova 1967; Kaptarenko-Chernousova *et al.* 1979; Practical… 1991], зокрема для цієї території [Атлас… 1974]. Черепашки форамініфер у цих та багатьох інших роботах зображені у вигляді малюнків. З розвитком комп'ютерних технологій стало можливим відтворювати зображення викопної фауни, зокрема форамініфер, за допомогою електронних фотографій [Loeblich & Tappan 1988], що полегшало визначення видів.

[1] Термін «Північна окраїна Донбасу» використаний згідно стратиграфічних схем [Stratigraphic... 1993] та монографії «Стратиграфія верхнього протерозою та фанерозою України у 2 томах. Т. 1: Стратиграфія верхнього протерозою, палеозою та мезозою України» [Gozhyk 2013, с. 548, 551].

Авторка статті протягом багатьох років досліджує форамініфери з верхньокрейдових відкладів Північної окраїни Донбасу, що знайшло своє відображення в кандидатській дисертаційній роботі[2]. У цих відкладах нами було визначено 323 види форамініфер, які належать до 88 родів і 23 родин та розроблена зональна шкала за бентосними форамініферами для верхньокрейдових відкладів Північної окраїни Донбасу, яка складається з 17 зон та 18 підзон. Форамініферові зони мезозою, зокрема верхньої крейди, визначаються зазвичай сукупністю видів (комплексні зони) або масовим розвитком виду-індексу (акмезона) [Practical… 1991].

Мета цієї роботи — навести опис чотирьох видів аглютинованих форамініфер важливих для стратиграфічного зонування та кореляції, які для території Північної окраїни Донбасу будуть описані вперше.

Матеріали та методи

Дослідження форамініфер з верхньокрейдових відкладів Північної окраїни Донбасу (рис. 1) проводилось нами у двох структурно-фаціальних районах цього регіону: 1) Західному, Північно-Західному; 2) Центральному (північна зона дрібної складчастості Донецької складчастої споруди).

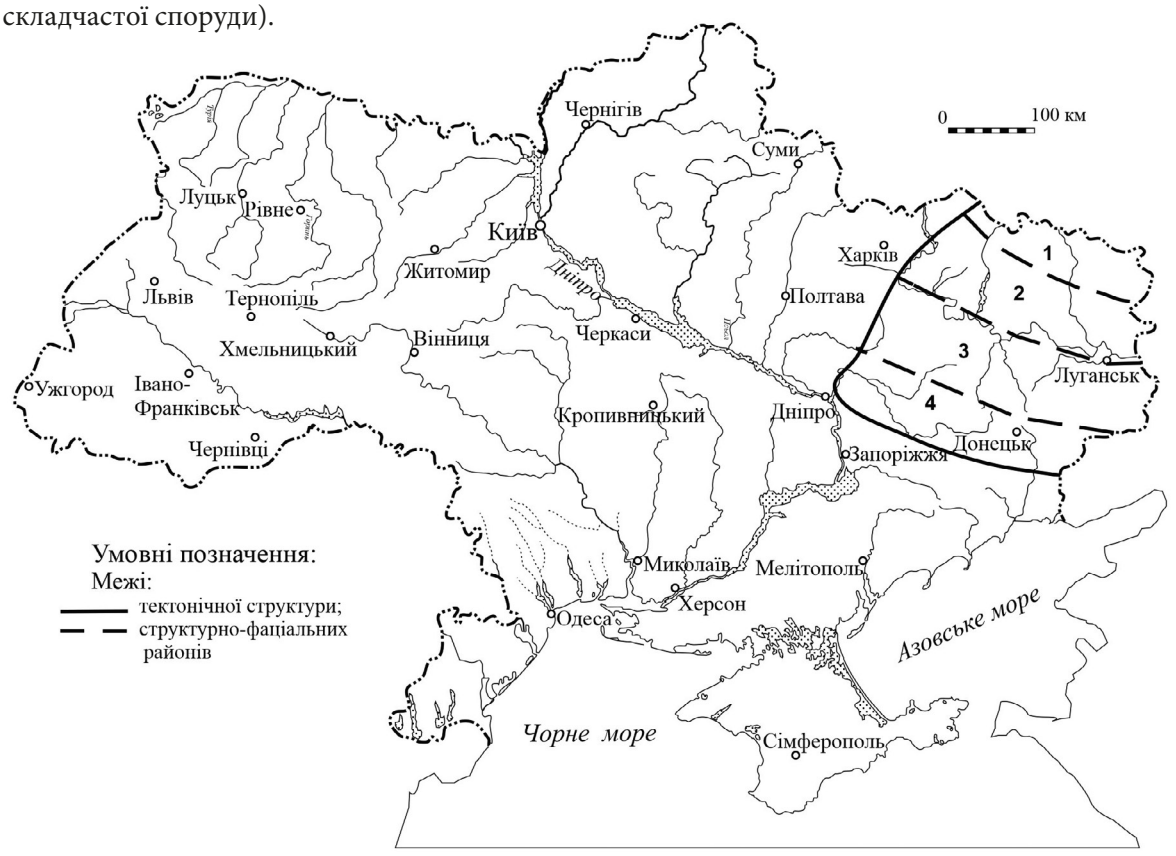


Рис. 1. Схема структурно-фаціального районування верхньокрейдових відкладів Донецької складчастої споруди [Stratigraphic… 1993; Gozhyk 2013]. Умовні позначення: *Північна окраїна Донбасу* — 1. Північний район (південний схил Воронезької антеклізи); 2. Західний, Північно-Західний район; 3. Центральний район (північна зона дрібної складчастості). *Південна окраїна Донбасу* — 4. Єланчицько-Вовчанський район.

Fig. 1. Scheme of structural and facies zonation of the Upper Cretaceous deposits of the Donets folded structure [Stratigraphic… 1993; Gozhyk 2013]. Key: *Northern outskirts of Donbas* — 1. Northern district (southern slope of the Voronezh anteclise); 2. Western, North-Western district; 3. Central district (northern zone of small folds). *Southern outskirts of Donbas* — 4. Yelanchyk–Vovchansk district.

[2] Веклич, О. Д. 2021. Біостратиграфія верхньокрейдових відкладів Північної окраїни Донбасу за форамініферами: Дис.... канд. геол. наук; спеціальність: 04.00.09. Київ, 1–206. https://u.to/M8M3IA

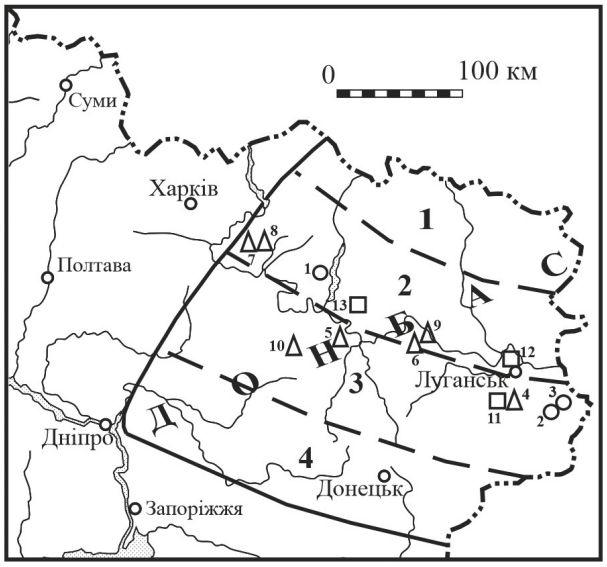


Рис. 2. Карта-схема району дослідження. Умовні позначення: межі: ——— тектонічної структури; — — структурно-фаціальних районів. (*1*) Куп'янська опорна св. №1; (*2*) св. 21-Д; (*3*) св. 22-Д; (*4*) м. Георгіївка; (*5*) с. Маяки; (*6*) с. Білогорівка; (*7*) с. Мілова; (*8*) кар'єр Балаклійського цементно-шиферного комбінату; (*9*) Березівський кар'єр; (*10*) м. Черкаське; (*11*) с. Збірне; (*12*) Кам'яний брід; (*13*) с. Шандриголове.

Fig. 2. Schematic map of the research area. Key: ——— boundaries of a tectonic structure; — — boundaries of structural and facies zones. (*1*) Kupyansk reference well No. 1; (*2*) well No. 21-D; (*3*) well No. 22-D; (*4*) Heorhiyivka; (*5*) Mayaki; (*6*) Bilogorivka; (*7*) Milova; (*8*) quarry of the Balakliya cement and slate plant; (*9*) Bereziv quarry; (*10*) Cherkas'ke; (*11*) Zbirne; (*12*) Kamianyi Brid; (*13*) Shandrygolove.

Загалом описані види форамініфер знайдено у відкладах, розкритих наступними розрізами (рис. 2):

- у свердловинах — Куп'янська опорна св. №1 (с. Підвисоке, Харківська обл.); св. 21-Д (околиця м. Молодогвардійськ); св. 22-Д (околиця м. Суходільськ);
- у кар'єрах — м. Георгіївка (Луганський р-н, Луганська обл.); с. Маяки (Слов'янський р-н, Донецька обл.); с. Білогорівка (Сєвєродонецький р-н, Луганська обл.); с. Мілова (Балаклійський р-н, Харківська обл.); кар'єр Балаклійського цементно-шиферного комбінату (с. Мілова, Балаклійський р-н, Харківська обл.); Березівський кар'єр (м. Лисичанськ, Луганська обл.); м. Черкаське (Краматорський р-н, Донецька обл.);
- у природних відслоненнях — с. Збірне (Луганський р-н, Луганська обл.); Кам'яний брід (околиця м. Луганськ); с. Шандриголове (Краснолиманський р-н, Донецька обл.).

Систематичний опис форамініфер здійснено за останньою розробленою та прийнятою класифікацією дослідників Альфреда Р. Льобліха і Хелен Теппан [Loeblich & Tappan 1988], а також використано посібник Е. М. Бугрової та І. Ю. Бугрової [Bugrova & Bugrova 2011], в основу якого покладена фундаментальна робота «Основы палеонтологии…» [Fundamentals… 1959] та більш пізня праця колективу авторів [Introduction… 1981].

Форамініфери досліджено за допомогою бінокулярного мікроскопу МБС-9 у відбитому світлі, при збільшенні до 98 разів (7×14). Фотозображення форамініфер зроблені старшим науковим співробітником В. В. Пермяковим на скануючому електронному мікроскопі JSM–6490LV (JEOL Ltd., Японія) в Лабораторії фізичних методів досліджень Інституту геологічних наук НАН України (ІГН НАНУ). Описані види форамініфер зберігаються в ІГН НАНУ у відділі стратиграфії і палеонтології мезозойських відкладів.

Опис деяких аглютинованих видів форамініфер

Нижче описано чотири види форамініфер — *Verneuilina muensteri* Reuss, 1854, *Orbignyna variabilis* (d'Orbigny, 1840), *O. pinguis* Woloschyna, 1961, кожен з них є відповідно одним з характерних для форамініферових зон Gavelinella moniliformis s. l. (верхній турон), Gavelinella stelligera (верхній сантон) та Globorotalites emdyensis (верхній кампан), а також вид *Spiroplectammina baudouiniana* (d'Orbigny, 1840). Опис цих видів бентосних аглютинованих форамініфер наведено вперше для Північної окраїни Донбасу.

Ряд **Ataxophragmiida Fursenko, 1958**

Надродина **Verneuilinoidea Cushman, 1911**

Родина **Verneuilinidae Cushman, 1927**

Підродина **Verneuilininae Cushman, 1927**

Рід ***Verneuilina*** d'Orbigny, 1840

Типовий вид — *Verneuilina tricarinata* (d'Orbigny, 1840)

***Verneuilina muensteri* Reuss, 1854** (рис. 3 a, b)

1845 *Textularia triquerta* Reuss [Reuss 1845: 39, табл. 13, фіг. 77].
1854 *Verneuilina muensteri* Reuss [Reuss 1854: 71, табл. 26, фіг. 5].
1937 *Verneuilina muensteri* Reuss, Cushman [Cushman 1937: 9, табл. I, фіг. 9–13].
1961 *Verneuilina muensteri* Reuss, Акимец [Akimets 1961: 82, табл. 2, фіг. 5а, б].
1961 *Verneuilina muensteri* Reuss, Василенко [Vasilenko 1961: 15, табл. 1, фіг. 8а–в].
1978 *Verneuilina muensteri* Reuss, Розумейко [Rozumeiko 1978: 62, табл. 1, фіг. 4а, б].
1979 *Verneuilina muensteri* Reuss, Липник [Kaptarenko-Chernousova et al. 1979: 89, табл. 27, фіг. 3а, б].
1991 *Verneuilina muensteri* Reuss [Practical… 1991: 168, табл. 76, фіг. 14].

Голотип. Походить з верхньокрейдових відкладів колишньої Чехословаччини.

Матеріал. Оригінал зберігається за № В-2 у відділі стратиграфії і палеонтології мезозойських відкладів ІГН НАНУ; Березівський кар'єр, м. Лисичанськ, Луганська обл.; крейда біла, середній-верхній турон. В одному зразку від 1 до 3 екземплярів.

Опис. Черепашка пірамідальна, подовжена, тригранна, загострена до низу, вона значно розширюється до устьового кінця останніх камер. В поперечному зрізі вона правильно трикутна, кути гострі, всі три грані плоскі, слабко увігнуті посередині, загострені виступаючі ребра слабо кілюваті та зазубрені. Початкова камера куляста, велика; остання камера слабо опукла згори. В кожному ряду від 6 до 9 виразних, слабо нахилених, плоских або злегка увігнутих камер, у молодих особин їхня кількість менша. Септальні шви чіткі, облямовані, опуклі, злегка вигнуті. Устя високе, напівкругле або петлеподібне, з вузькою губою, яке розташоване посередині останньої камери ближче до центру черепашки. Стінка дрібнопіщаниста, шорстка, вапнисті зерна на швах більші, ніж інші.

Розміри (мм). Довжина — 0,42, ширина — 0,37; співвідношення довжини черепашки до ширини (Д/Ш) 1:1,1.

Зауваження. За В. П. Василенко співвідношення Д/Ш — 1:1,5, зрідка — 1:2 [Vasilenko 1961].

Мінливість. Відмінності у особин можуть бути у розмірі черепашки, в особливостях швів і опуклості останньої камери. Спостерігається мінливість між дорослими та молодими формами, яка проявляється у меншій довжині та ширині черепашки, а також меншій кількості камер у рядах. Може змінюватися характер устя: петлеподібне спостерігається частіше у молодих особин.

Порівняння. Досліджувані особини виду *Verneuilina muensteri* Reuss мають велику подібність з голотипом наведеним Рьойссом [Reuss, 1854: pl. 26, fig. 5]. Наші екземпляри цього виду відрізняються від черепашок описаних В. П. Василенко [Vasilenko 1961] та С. В. Розумейко [Rozumeiko 1978] розмірами, а саме меншою довжиною, іноді більшою шириною, також більш опуклою устьовою поверхнею. В. С. Акимець [Akimets 1961] описуючи білоруські екземпляри цього виду зазначала, що у черепашок більш опуклі септальні шви. Вона вказує на генетичну близькість родів *Verneuilina* і *Valvulina* [Akimets 1961].

Місцезнаходження. Північна окраїна Донбасу. Широківська світа: Березівський крейдяний кар'єр, м. Лисичанськ, Луганська обл., нижній турон, зона Gavelinella nana; середній–верхній турон, зона Gavelinella ammonoides; верхній турон, зона Gavelinella moniliformis s. l.; нижній коньяк, зона Gavelinella kelleri; великий крейдяний кар'єр м. Черкаське, Донецька обл., верхній коньяк, зона Gavelinella costulata/Gavelinella thalmanni. Єланчицька світа: кар'єр с. Мілова, Харківська обл., нижній сантон, зона Gavelinella infrasantonica; Білогорівський кар'єр

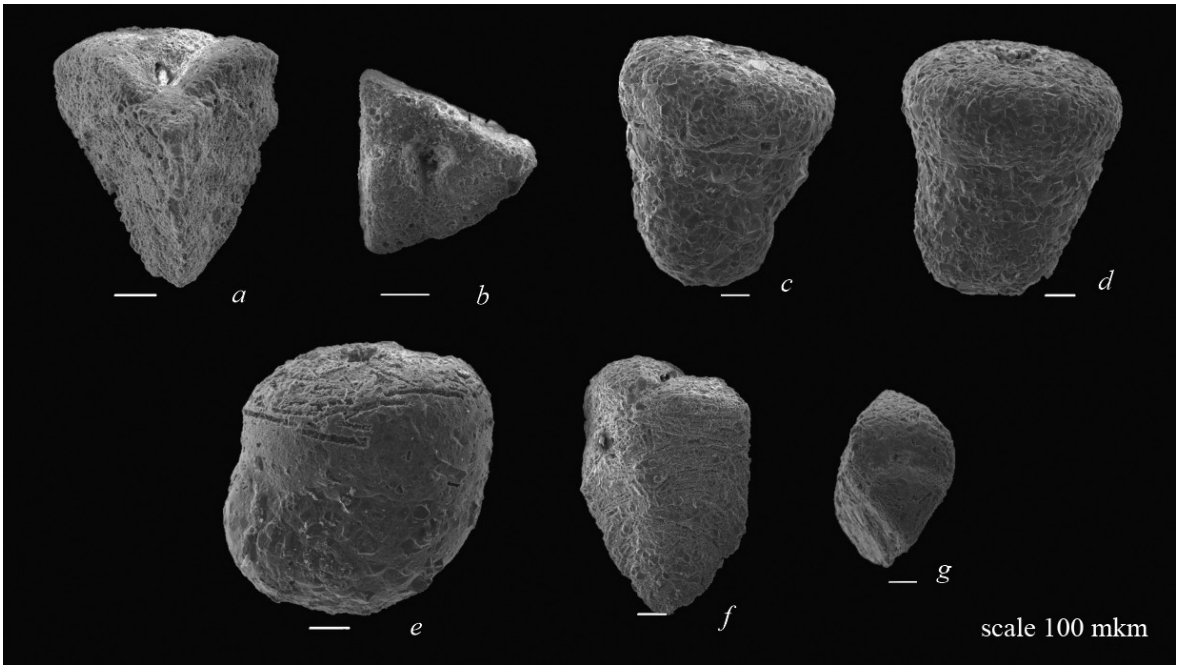


Рис. 3. Описані форамініфери з верхньокрейдових відкладів Північної окраїни Донбасу: (*a–b*) *Verneuilina muensteri* Reuss, 1854: *a* — вид збоку, *b* — вид згори, Березівський кар'єр, середній–верхній турон; (*c–d*) *Orbignyna variabilis* (d'Orbigny, 1840): *c* — вид збоку, *d* — вид з іншого боку, кар'єр с. Мілова, верхній сантон; (*e*) *Orbignyna pinguis* Woloschyna, 1961: вид збоку, кар'єр м. Георгіївка, верхній кампан; (*f–g*) *Spiroplectammina baudouiniana* (d'Orbigny, 1840): *f* — вид збоку, *g* — вид згори, відслонення біля с. Збірне, середній кампан.

Fig. 3. Foraminifers described from the Upper Cretaceous deposits of the Northern outskirts of Donbas: (*a–b*) *Verneuilina muensteri* Reuss, 1854: *a*—lateral view, *b*—top view, Bereziv quarry, Middle–Upper Turonian; (*c–d*) *Orbignyna variabilis* (d'Orbigny, 1840): *c*—lateral view, *d*—lateral view, quarry in the village of Milova, Upper Santonian. (*e*) *Orbignyna pinguis* Woloschyna, 1961: lateral view, quarry in the town of Heorhiyivka, Upper Campanian; (*f–g*) *Spiroplectammina baudouiniana* (d'Orbigny, 1840): *f*—lateral view, *g*—top view, outcrop near the village of Zbirne, Middle Campanian.

(перший уступ) Лисичанського содового заводу, с. Білогорівка, Луганська обл., нижній сантон, зона Gavelinella infrasantonica. Криволуцька світа: кар'єр Балаклійського цементно-шиферного комбінату, с. Мілова, Харківська обл., верхня частина нижнього кампану, зона Cibicidoides temirensis. Сидорівська світа: природне відслонення с. Збірне, Луганська обл., середній кампан, зона Brotzenella monterelensis.

Стратиграфічне і географічне поширення. Описаний вид встановлений в туроні–коньяку Дніпровсько-Донецької западини (ДДЗ), нижньому туроні–середньому кампані Північної окраїни Донбасу. Коньяк–сантон, рідко кампан Волино-Подільської плити, верхній турон–верхній кампан Білорусі, турон–сантон п-ову Мангишлак (Казахстан), турон–сенон (коньяк, сантон, кампан, маастрихт) Чехії, Словаччини і Захід Німеччини.

Ряд **Ataxophragmiida Fursenko, 1958**

Надродина **Ataxophragmoidea Schwager, 1877**

Родина **Ataxophragmiidae Schwager, 1877**

Підродина **Ataxophragmiinae Schwager, 1877**

Рід ***Orbignyna*** Hagenow, 1842

Типовий вид *Orbignyna ovata* Hagenow, 1842

Orbignyna variabilis (d'Orbigny, 1840) (рис. 3 c, d)

1840 *Bulimina variabilis* d'Orbigny [d'Orbigny 1840: 40, табл. IV, фіг. 12].
1941 *Orbignyna variabilis* d'Orbigny [Marie 1941: 26, табл. VI, фіг. 61–65].
1947 *Atahophragmium orbignynaformis* d'Orbigny, Василенко, Мятлюк [Vasilenko & Myatlyuk 1947: 200, табл. 1, фіг. 4, 5, 6].
1972 *Orbignyna (Ataxoorbignyna) variabilis* d'Orbigny, Волошина [Voloshina 1972: 124, табл. XVIII, ф. 2, 4; табл. XXII, фіг. 5, 6].
1978 *Orbignyna variabilis* d'Orbigny, Розумейко [Rozumeiko 1978: 82, табл. VI, фіг. 4а, б].
1979 *Orbignyna variabilis* d'Orbigny, Липник [Kaptarenko-Chernousova *et al.* 1979: 108, табл. 37, фіг. 7а, б].
1991 *Orbignyna variabilis* (d'Orbigny) [Practical… 1991: 178, табл. 80, фіг. 1].

Голотип. Походить з верхньосенонської білої крейди Паризького басейну.

Матеріал. Оригінал за № В-3 у відділі стратиграфії і палеонтології мезозойських відкладів ІГН НАНУ; кар'єр Балаклійського цементно-шиферного комбінату, с. Мілова, Харківська обл., мергель світло-сірий, верхній сантон. У зразках зустрічається рідко.

Опис. Черепашка компактна, подовжена, яка має спіральну та однорядну частини. Спіраль плоско-трохоїдна, ззовні асиметрична, велика, може дорівнювати за шириною або дещо вужча за однорядну, бокові сторони трохи сплощені. Однорядна частина — циліндрична, нараховує 1–4 невисокі камери, які повільно збільшуються і мають дископодібну форму. Перші 2–3 камери завитка зовні не спостерігаються, інші 4–6 утворюють зовнішній оберт. Зовнішній оберт має злегка опуклі та більш сплощені боки. Асиметрія спостерігається за рахунок початку зовнішнього оберту, яка зсунута до сплощеного боку. Шви тонкі, лінійні, дугоподібно зігнуті та прямі в однорядній частині. Устя — широкоовальне або округле, розташоване посередині устьової поверхні, в середині камер воно продовжується короткою шийкою-трубочкою. Устьова поверхня плоска, округла, горизонтальна або злегка нахилена в сторону навивання. Стінка середньопіщаниста, від слабко до помітно шорсткої.

Розміри (мм). Висота — 0,61, найбільша ширина (діаметр спіральної частини) — 0,50.

Мінливість. Ступінь асиметрії спіральної частини та відносна ширина черепашки є найбільш мінливою ознакою. Розмір зерен стінки також може бути різним.

Порівняння. А. Д. Орбіні описав під назвою *Bulimina variabilis* d'Orbigny відмінні за навиванням форми [d'Orbigny 1840]. Пізніше Марі були описані екземпляри *Orbignyna variabilis* Marie, які відрізняються від форм Орбіні, більшою симетрією черепашки і гладкою поверхнею стінки [Marie 1941]. Досліджені нами черепашки виду *Orbignyna variabilis* Marie відрізняються від черепашок, описаних С. В. Розумейко [Rozumeiko 1978] більшою симетрією, меншою висотою. Середньопіщаниста стінка черепашок є однаковою в порівнюваних екземплярах.

Місцезнаходження. Північна окраїна Донбасу. Єланчицька світа: перший уступ Білогорівського кар'єру Лисичанського содового заводу, с. Білогорівка, Луганська обл., нижній сантон, зона Gavelinella infrasantonica; кар'єр Балаклійського цементно-шиферного комбінату, с. Мілова, Харківська обл., верхній сантон, зона Gavelinella stelligera. Криволуцька світа: нижня частина нижнього кампану, зона Gavelinella clementiana clementiana; Куп'янська опорна свердловина № 1, с. Підвисоке, Харківська обл. (інтервал 387,40–390,75 м, зразок 122), нижня частина нижнього кампану, зона Gavelinella clementiana clementiana; відпрацьований кар'єр с. Маяки, Донецька обл., верхня частина нижнього кампану, зона Cibicidoides temirensis. Сидорівська світа: природне відслонення с. Збірне, Луганська обл., середній кампан, зона Brotzenella monterelensis.

Стратиграфічне і географічне поширення. Вид знайдено у нижньосантонських–нижньокампанських відкладах Північної окраїни Донбасу, а також у верхах верхнього сантону–нижньому кампані ДДЗ, Волино-Подільської плити, Криму, Ембенського району (Мангишлак) і кампані Паризького басейну (Франція). На Волино-Подільській плиті *Orbignyna variabilis* зустрічається особливо часто в низах кампану, де поряд з іншими представниками родини утворює зону атаксофрагміід [Voloshina 1972].

Біостратиграфічне значення. Автор цілком поділяє думку В. С. Акимець, яка вважає характерними видами форамініферової зони Gavelinella stelligera верхнього сантону — види *Orbignyna variabilis* (d'Orbigny), *Sitella carseyae* (Plummer, 1931) та деякі інші, крім вказаних в монографії [Practical… 1991].

***Orbignyna pinguis* Woloschyna, 1961** (рис. 3 е)

1961 *Orbignyna pinguis* Акимец [Akimets 1961: 104, табл. VIII, фіг. 1а, б].
1964 *Orbignyna pinguis* Кривоборский, Субботина [Krivoborsky & Subbotina 1964: 219, табл. XVI, фіг. 1].
1972 *Orbignyna (Ataxoorbignyna) pinguis* Волошина [Voloshina 1972: 127, табл. XIX, фіг. 4; табл. XX, фіг. 2; табл. XXII, фіг. 8].
1979 *Orbignyna pinguis* Woloschyna, Липник [Kaptarenko-Chernousova *et al*. 1979: 107, табл. 37, фіг. 6а, б].
1991 *Orbignyna pinguis* Woloschyna [Practical... 1991: 183, табл. 85, фіг. 8].

Голотип. Зберігається в колекції ІГГІ НАНУ під №11, с. Підтемна Львівської обл.; верхній маастрихт [Akimets 1961].

Матеріал. Оригінал за № В-4 у відділі стратиграфії і палеонтології мезозойських відкладів ІГН НАНУ; відпрацьований кар'єр м. Георгіївка, Луганська обл.; вапняки піскуваті, верхній кампан. В одному зразку 1–2 екземпляри.

Опис. Черепашка товста і низька, компактна, спірально-плоска, за винятком останньої камери, положення якої однорядне, слабко стиснута з обох боків. Дорослі особини двосторонньосиметричні. Спіраль має приховану частину, яка складається з 3–5 великих, плоских, слабо здутих трикутних камер. Чітка випрямлена остання камера однорядного відділу є низькою і широкою, циліндричною. Камери збільшуються в об'ємі поступово, їхні поверхні плоскі. Септальні шви лінійні, погано помітні, не чіткі та слабко вдавлені. Устьова поверхня плоска, округла, слабко нахилена. Устя округле, розташоване в центрі устьової поверхні. Стінка місцями піщаниста (крупнопіщаниста), шорстка, також вкрита поодинокими штрихами.

Розміри (мм). Висота — 0,46, найбільша ширина — 0,42.

Мінливість. Спостерігається індивідуальна мінливість, яка проявляється у різному ступені чіткості швів і опуклості камер. Розміри черепашок варіюють, у піщанистих мергелях вони крупніші. Також непостійні розміри аглютинованих зерен, які залежать від породи.

Зауваження. А. М. Волошина зазначала, що зовні число камер черепашки не перевищує 7, до того ж останні 1–2 камери майже випрямлені, в яких зберігається легкий нахил в сторону навивання [Voloshina 1972].

Порівняння. Особини виду *Orbignyna pinguis* Woloschyna вирізняються серед інших атаксоорбінін компактною, майже однаковою товщиною черепашки від початку до устьової поверхні. Відмінність досліджуваних особин від виду *Orbignyna variabilis* (d'Orbigny) полягає в більшій товщині та симетрії черепашок і шорсткій стінці, яка має поодинокі штрихи.

Місцезнаходження. Північна окраїна Донбасу. Сидорівська світа: відпрацьований кар'єр м. Георгіївка, Луганська обл., верхній кампан, зона Globorotalites emdyensis; св. 21-Д, пустир північної окраїни м. Молодогвардійськ, Луганська обл., біля траси Луганськ–Краснодон (тепер Сорокине), зразок 04414 (глибина 75 м), зразок 04413 (глибина 78,5 м) верхня частина верхнього кампану, зона Angulogavelinella gracilis grasilis; природне відслонення біля с. Шандриголове, Донецька обл., верхня частина верхнього кампану, зона Angulogavelinella gracilis grasilis. Конопляніївська світа: природне відслонення біля с. Шандриголове, Донецька обл., нижня частина нижнього маастрихту, зона Neoflabellina retuculata; св. 22-Д, західна окраїна м. Суходільськ, Луганська обл., зразок 04552 (глибина 88,4 м) нижня частина нижнього маастрихту, зона Neoflabellina retuculata. Кам'янобрідська світа: природне відслонення Кам'яний брід, околиця м. Луганськ, середня і верхня частини нижнього маастрихту, зона Brotzenella complanata.

Стратиграфічне і географічне поширення. Верхній кампан–маастрихт Північної окраїни Донбасу, Волино-Подільської плити, ДДЗ, Криму, маастрихт Західно-Сибірської низовини та Білорусі.

Ряд **Ammodiscida Fursenko, 1958**

Підряд **Textulariina Delage et Herouard, 1896**

Надродина **Spiroplectamminoidea Cushman, 1927**

Родина **Spiroplectamminidae Cushman, 1927**

Підродина **Spiroplectammininae Cushman, 1927**

Рід ***Spiroplectammina*** Cushman, 1927

Типовий вид — *Textularia agglutinans* d'Orbigny, 1840 var. *biformis* Parker et Jones, 1865

***Spiroplectammina baudouiniana* (d'Orbigny, 1840)** (рис. 3 f, g)

1840 *Textularia baudouiniana* d'Orbigny [d'Orbigny 1840: 46, табл. 4, фіг. 29, 30].
1928 *Textularia baudouiniana* Franke [Franke 1928: 135, табл. 12, фіг. 12a, б].
1932 *Spiroplectammina baudouiniana* Cushman [Cushman 1932: 87, табл. 2, фіг. 1a, б].
1937 *Textularia baudouiniana* Калинин [Kalinin 1937: 13, табл. 1, фіг. 1, 2].
1946 *Spiroplectammina baudouiniana* Cushman [Cushman 1946: 27, табл. 5, фіг. 12].
1946 *Textularia baudouiniana* Келлер [Keller 1946: 91, табл. 1, фіг. 12].
1961 *Spiroplectammina baudouiniana* Акимец [Akimets 1961: 74, табл. 1, фіг. 8a, б; 9, 10].
1979 *Textularia baudouiniana* d'Orbigny, Липник [Kaptarenko-Chernousova *et al*. 1979: 88, табл. 26, фіг. 1a, б].
1991 *Spiroplectammina baudouiniana* (d'Orbigny) [Practical… 1991: 183, табл. 83, фіг. 6].

Голотип. Походить з верхньосенонської білої крейди Паризького басейну.

Матеріал. Оригінал — с. Збірне Луганська обл., мергелі світло-сірі піскуваті дрібно- і середньозернисті, середній кампан. Зберігається у відділі стратиграфії і палеонтології мезозойських відкладів ІГН НАНУ за № В-1. В одному зразку 1–3 екземпляри.

Опис. Черепашка клиноподібна, у поперечному перетині ромбовидна, на початку мікросферичних форм — загострена, у мегасферичних — широкоокругла. Товщина та ширина черепашки поступово зростають до устьового кінця, а також зростає товщина від периферії до серединної лінії. Приустьова частина має найбільшу товщину і ширину. У початковій частині черепашка спіральна, з ростом набуває дворядності. Спіральна частина може бути порівняно невеликою і досить крупною (відповідно у мікросферичних і мегасферичних форм). Вона складається з кулястої початкової камери і 3–4 дугоподібно вигнутих камер, які утворюють половину оберту спіралі. Дворядний відділ — 6–7 низьких, плоских, злегка нахилених камер у кожному ряду. Септальні шви слабко вдавлені, злегка нахилені. Паралельно їм простягаються виступаючі потовщення у вигляді валиків, які скидаються на опуклі шви. В нижній частині черепашки камери і шви малопомітні. Периферичний край загострений і злегка зазубрений. Устя щілиноподібне, розташоване біля основи злегка опуклої і косозрізаної до периферичного краю септальної поверхні останньої камери. Стінка черепашки відносно рівна, оскільки складається з щільно зцементованих фрагментів спікул губок; деякі екземпляри можуть бути з тонкопіщанистою гладкою стінкою.

Розміри (мм). Довжина — 0,64, ширина — 0,40.

Мінливість. Морфологічні ознаки, крім різниці у розмірах, аналогічні у дорослих і молодих особин. Розмір досліджених форм невеликий. У молодих особин кількість камер у дворядному відділі — 3–4. Характер стінки є мінливою ознакою — від фрагментів спікул губок до тонкопіщанистої; також за рахунок включення окремих крупних кварцевих піщинок стінка іноді буває злегка шорстка.

Порівняння. Особини виду виявляють велику подібність до форм, описаних В. С. Акимець [Akimets 1961: 209, табл. 1, фіг. 8a, б]. За В. С. Акимець всі білоруські форми мають спіральний початковий відділ, який є суттєвою родовою діагностичною ознакою роду *Spiroplectammina* [Akimets 1961]. Ми погоджуємося з думкою В. С. Акимець, про те, що вид *Spiroplectammina baudouiniana* (d'Orbigny) є найбільш близьким до *S. lingua* Akimez, 1961 проте суттєвими відмінностями між ними є характер спіральної частини та розміри черепашки [Akimets 1961].

Місцезнаходження. Північна окраїна Донбасу. Сидорівська світа: природне відслонення біля с. Збірне Луганська обл., середній кампан, зона Brotzenella monterelensis; природне відслонення біля 1,5–2 км від с. Шандриголове, Донецька обл., верхній маастрихт, зона Hanzawaia ekblomi.

Стратиграфічне і географічне поширення. Вид поширений у середньому кампані–маастрихті Північної окраїни Донбасу. Середній кампан (раніше — нижня частина верхнього кампану)–маастрихт ДДЗ, Волино-Подільської плити, середній кампан (раніше нижня частина верхнього кампану)–нижній маастрихт Конксько-Ялинської та Причорноморської западин, верхній сенон (кампан–маастрихт) Українських Карпат, середній кампан Заходу Казахстану, нижній маастрихт Актюбінської області. Нижній маастрихт Ембенського району, маастрихт Мангишлаку, Західно-Сибірської низовини, кампан–маастрихт Білорусі, кампан і дат Кавказу. Верхній сенон Західної Європи та Північної Америки.

Висновки

Отже, для верхньокрейдових відкладів Північної окраїни Донбасу, вперше для цієї території, описано чотири важливих для зональної стратиграфії види аглютинованих форамініфер — *Verneuilina muensteri* Reuss (зона Gavelinella moniliformis s. l. верхнього турону), *Orbignyna variabilis* (d'Orbigny) — зона Gavelinella stelligera верхнього сантону, *Orbignyna pinguis* Woloschyna (зона Globorotalites emdyensis верхнього кампану), які є характерними видами цих форамініферових зон і вид *Spiroplectammina baudouiniana* (d'Orbigny). Ці види встановлені у відкладах верхньої крейди цього регіону в наступних світах — широківській (турон–коньяк), єланчицькій (сантон), криволуцькій (нижній кампан), сидорівській (середній–верхній кампан), конопляніській (нижній маастрихт), кам'янобрідській (верхи нижнього маастрихту), а також у верхньомаастрихтських відкладах (форамініферова зона Hanzawaia ekblomi). Дослідження форамініфер і монографічний опис видів сприяють більш детальному біозональному розчленуванню відкладів верхньої крейди та поглиблюють наші знання про стратиграфічне та географічне поширення видів форамініфер у межах Північної окраїни Донбасу.

Подяки

Автор щиро вдячна канд. геол.-мін. наук Т. С. Рябоконь (ІГН НАНУ, Київ) та геологу Л. П. Гончарук (УкрДГРІ, Київ) за люб'язно наданий свого часу кам'яний матеріал по деяких свердловинах, кар'єрах і відслоненнях верхньокрейдових відкладів Північної окраїни Донбасу. Велику подяку також висловлюю анонімним рецензентам, які допомогли покращити якість цієї статті.

Дослідження виконано в рамках держбюджетної наукової теми Інституту геологічних наук НАН України «Біостратиграфія мезо-кайнозойських відкладів нафтогазоносних регіонів України як фундаментальна базова основа системного забезпечення геологічних робіт» (державний реєстраційний № 0122U001604, КПКВК 6541030).

References

Akimets, V. S. 1961. *Stratigraphy and foraminifers of the Upper Cretaceous deposits of Belarus.* Publishing house of the Academy of Sciences of the Belarusian SSR, Minsk, 1–245. (Series: Palaeontology and stratigraphy of the Belarusian SSR; Issue 3). [In Russian]

Atlas… 1974. *Atlas of the Upper Cretaceous fauna of the Donets Basin*. Krymgolts, G. Ya. (ed.). Nedra, Moscow, 1–640. [In Russian]

Bugrova, E. M., I. Yu. Bugrova. 2011. *Micropaleontology. Mesozoic and Cenozoic foraminifers and infusorians: a textbook.* Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, 1–104. [In Russian]

Cushman, J. A. 1932. The relationships of *Textulariella* and description of a new species. *Contribution of Cushman Laboratory of Foraminiferal Research*, **8** (4): 97–98. https://www.marinespecies.org/foraminifera/aphia.php?p=taxdetails&id=522802

Cushman, J. A. 1937. A monograph of the foraminiferal family Verneulinidae. (s. e.). *Special Publications (Cushman Laboratory of Foraminiferal Research)*, **7**: 1–157.

Cushman, J. A. 1946. Upper Cretaceous Foraminifers of the Gult Coastel-region of the United State and adjacent areas. *Geological Survey*. *Professional Paper*, **206**: 1–241. https://doi.org/10.3133/pp206

Delage, Y., E. Herouard. 1896. Traite de Zoologie Concrete. La Cellute et les Protozoaires. *Schleicher Freres*. Paris, **1**: 1–584. https://doi.org/10.5962/bhl.title.104948
Franke, A. 1928. Die Foraminiferen der Oberen Kreide Nort- und Mitteldeutschland. Berlin. *Abhandlungen der Königlich Preussischen geologischen Landesanstalt, Neue Folge*, **111**: 1–208.
Fundamentals… 1959. *Fundamentals of paleontology. General part. Protozoa. Vol. 1.* Eds: Rauser-Chernousova, D. M., A. V. Fursenko. Publishing house of the USSR Academy of Sciences, Moscow, 1–367. [In Russian]
Fursenko, A. V. 1958. Main stages of foraminifers fauna development in the geologic past. Proceedings of the Institute of Geological Sciences AS Bel. SSR, **1**: 10–29.. [In Russian]
Gozhyk, P. F. (ed.). 2013. *Stratigraphy of Upper Proterozoic and Phanerozoic of Ukraine. Vol. 1. Stratigraphy of Upper Proterozoic, Paleozoic and Mesozoic of Ukraine.* Institute of Geological Sciences National Academy of Sciences of Ukraine. Logos, Kyiv, 1–637. [In Ukrainian]
Hagenow, F. 1842. Monographie der Rugenschen Kreide-Versteinerungen. III Abtheilung — Mollusken. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, 528–575.
Introduction… 1981. Introduction to the Study of Foraminifers (Classification of Small Foraminifera of the Meso-Cenozoic). Subbotina N. N., N. A. Voloshinova, A. Y. Azbel (ed.). Nedra. Leningrad. 1–211. [In Russian]
Kalinin, N. A. 1937. Foraminifers of the Cretaceous deposits of Baktygaryn (Aktobe region). *Etudes of micropaleontology*, **1** (2): 1–61. [In Russian]
Kaptarenko-Chernousova, O. K., L. F. Plotnikova, E. S. Lipnik. 1979. *Cretaceous foraminifers of Ukraine: Paleontological reference book*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–260. [In Russian]
Keller, B. M. 1946. Foraminifers from the Upper Cretaceous deposits of the Sochi region. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Geology*, **21**: 83–108. [In Russian]
Krivoborsky, V. V., N. N. Subbotina. 1964. Subfamily Atahophragmiinae. *In:* Subbotina, N. N. (ed.). *Foraminifers of Cretaceous and Paleogene deposits of the West Siberian Lowland.* Nedra, Leningrad, 203–221. [In Russian]
Loeblich, A. R., Jr., H. Tappan 1988. Foraminiferal genera and their classifications. I. Foraminifera Classification. II. Title. Van Nostrand Reinhold Company. New York, 1–2047. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-5760-3
Lypnyk, O. S. 1961. Foraminifers and stratigraphy of the Upper Cretaceous deposits of the Dnipro-Donets Depression. *Proceedings IGS of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR.* Publishing House of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–68. (*Series: Stratigraphy and Palaeontology*; Issue 35). [In Ukrainian]
Marie, P. 1941. Les Foraminifers de la craie a *Belemnitella mucronata* du bassin de Paris. Paris. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Nouvelle Série*, **12** (1): 1–296.
d'Orbigny, A. 1840. Memoire sur les Foraminiferes de la Craie Blanche du Bassin de Paris. *Mémoires de la Société géologique de France,* **4** (1): 1–51. https://www.biodiversitylibrary.org/page/42308954
Parker, W. K., T. R. Jones. 1865. On some Foraminifera from the North Atlantic and Artic Oceans, including Davis Stratis and Baffins Bay. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, **155**: 245–341. https://doi.org/10.1098/rstl.1865.0006
Plotnikova, L. F. 1967. *Shallow-water Upper Cretaceous foraminifers of the platform part of the Ukrainian SSR.* Naukova Dumka, Kyiv, 1–108. [In Ukrainian]
Practical… 1991. Practical manual on the microfauna of the USSR. Mesozoic Foraminifera. *In*: Azbel, A. Ya., A. A. Grigelis (ed.). Nedra, Leningrad, **5**: 1–375. [In Russian]
Reuss, A. 1845–1846. *Die Versteinerungen der bohmischen Kreideformetion*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 1–148.
Reuss, A. 1854. Beitrage zur Charakteristik der Kreideschichten in den Ostalpen besonders im Gosauthale und am Wolfgangsee. *Denkschriften der Akademie der Wissenshaften. Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse*, **7** (1): 1–156.
Rozumeiko, S. V. 1978. *Foraminifers from the Upper Cretaceous deposits of the southwest of the East European Platform*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–177. [In Russian]
Schwager, C. 1877. Quadro del proposto sistyema de classificazione dei foraminiferi con guscio. *Bolletino R. Comitato Geologico d'Italia,* **8**: 18–27. [In Italian]
Stratigraphic... 1993. *Stratigraphic Schemes of Phanerozoic Formations of Ukraine for New Generation Geological Maps.* Graphic applications. Kyiv. [In Russian]
Vasilenko, V. P. 1961. Upper Cretaceous foraminifers from the Mangyshlak Peninsula. *Proceedings of VNIGRI*. **171**: 1–487. [In Russian]
Vasilenko, V. P., E. V. Myatlyuk. 1947. Foraminifers and stratigraphy of the Upper Cretaceous of the South Emba region. *Microfauna of the Caucasus, Emba and Central Asia. Proceedings of VNIGRI*. Gostoptekhizdat. Leningrad, Moscow, 161–221. [In Russian]
Voloshina, A. M. 1972. Ataxophragmiids from the Upper Cretaceous deposits of the Volyn-Podillya margin of the Russian Platform. *In*: Voloshina, M. V., L. S. Pishvanova (eds.). *Materials on the palaeontology and stratigraphy of oil and gas bearing regions of the western regions of the Ukrainian SSR. Proceedings of UkrNIGRI*, **27**: 55–130. [In Russian]
Voloshina, A. M. 1963. Some species of Upper Cretaceous foraminifers from the vicinity of the city of Lviv. *Proceedings of UkrNIGRI,* **5**: 250–274. [In Russian]

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 75–108
https://doi.org/10.53452/gb2407

A revision of Silurian corals (Anthozoa: Heliolitoidea) from the collection of the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv)

Volodymyr Grytsenko, Kseniia Rudenko

National Museum of Natural History, NAS of Ukraine

article info

key words

Heliolitoidea diversity, Silurian, reference section, Podillia, museum collections.

correspondence to

Volodymyr Grytsenko; National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01054 Ukraine;
Email: favosites@ukr.net;
orcid: 0000-0003-2904-4851

article history

Submitted: 12.04.2023. Revised: 25.05.2023. Accepted: 30.06.2023

cite as

Grytsenko, V., K. Rudenko. 2023. A revision of Silurian corals (Anthozoa: Heliolitoidea) from the collection of the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv). *GEO&BIO*, **25**: 75–108. (In English)

abstract

The collection of Silurian heliolitoid corals revised in this study has been assembled by the first author (V.G.) for four decades. The material was collected predominantly from Silurian outcrops and borehole cores in the Middle Dnister area. Some of the specimens were found in Belarus and Moldova during field works and field trips. The scientific works were part of the projects elaborated by a collective of scientists from the Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine and Taras Shevchenko National University of Kyiv. The working group consisted of geologists who graduated from the university in 1965 to 1970. Professors M. M. Klushnikov and O. L. Einor were our advisors. P. D. Tsegelnjuk was the oldest and the leader of the group. The collecting of specimens started in 1966 and now is ready to summarise the results. In the last fifty years, a large collection of fossil cnidarians from Silurian deposits has been assembled in the course of long-term geological field expeditions organised to study outcrops, cores of boreholes, and collect fossils. More than fifty outcrops and one hundred boreholes were studied in the territory of the Podillian region and the west slope of the Ukrainian Shield from Volyn to Snake Island. The collection comprises nearly ten thousand samples and 6000 thin sections of cnidarians. The total number of the studied samples belonging to Heliolitoidea is 139, of which 19 came from 9 outcrops and 120 from cores of 37 boreholes. The described samples represent 3 orders, 1 superfamily, 8 families, 2 subfamilies, 16 genera, 20 species (9 new), and 1 new subspecies. The authors consider that all the remains belong to fossil cnidarians. Fossil cnidarians are especially important from a facial point of view. The remains primarily indicate normal sea conditions in warm subtropical and tropical zones. In some cases, the identification of fossil cnidarians is easy, but usually we need to use the oriented thin sections. In the paper, only a small part of the collection is described following the system of Heliolitoidea developed by Olga Bondarenko. A studied collection is deposited in the Geological Department of the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine under the number GD-1986.

© 2023 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Ревізія силурійських коралів (Anthozoa: Heliolitoidea) із колекції Національного науково-природничого музею НАН України

Володимир Гриценко, Ксенія Руденко

Резюме. Колекція силурійських коралів геліолітоідей, переглянута в цьому дослідженні, збиралася першим автором (В.Г.) протягом чотирьох десятиліть. Матеріал зібраний переважно з силурійських відслонень і кернів свердловин Середнього Подністров'я. Частина екземплярів знайдена в Білорусі та Молдові під час польових робіт і екскурсій. Наукові роботи були частиною проектів, які розроблялися колективом науковців Інституту геологічних наук НАН України та Київського національного університету імені Тараса Шевченка. До робочої групи залучалися геологи, які закінчили університет у 1965-1970 рр. Нашими консультантами були професори М. М. Клюшніков та О. Л. Ейнор. Найстаршим і керівником групи був П. Д. Цегельнюк. Збір екземплярів розпочато в 1966 році і зараз ми готові до підбиття підсумків. За останні п'ятдесят років велика колекція викопних кнідарій із силурійських відкладів була зібрана в ході тривалих польових геологічних експедицій, організованих для вивчення відслонень, кернів свердловин і збору скам'янілостей. На території Поділля та західного схилу Українського щита від Волині до острова Зміїного досліджено понад півсотні виходів на поверхню і сотні свердловин. Колекція налічує близько десяти тисяч зразків і 6000 прозорих шліфів кнідарій. Загальна кількість досліджених зразків Heliolitoidea становить 139, з них 19 походять з 9 відслонень і 120 з кернів 37 свердловин. Описані зразки представляють 3 ряди, 1 надродину, 8 родин, 2 підродини, 16 родів, 20 видів (9 нових), 1 новий підвид (*Propora podolica, Cystihalysites komarovae, Helioplasma carinata, Yanetella dryganti, Agallelites leonidi, Agallelites petri, Bogimbailites bondarenkoe, Pseudoplasmopora spinifera, Pseudoplasmopora minima, Podolites irregularis, Saaremolites inversus podolica*). Автори вважають, що всі рештки належать викопним кнідаріям. Викопні кнідарії особливо важливі з точки зору фацій. Їхні залишки в першу чергу свідчать про нормальні умови моря в теплих субтропічних і тропічних зонах. У деяких випадках ідентифікувати викопні кнідарії легко, але зазвичай нам потрібно використовувати орієнтовані тонкі прозорі шліфи. У статті лише невелика частина колекції описана за системою Heliolitoidea, розробленою Ольгою Бондаренко. Досліджувана колекція зберігається в геологічному відділі Національного природознавчого музею НАН України під номером ГД-1986.

Ключові слова: геліолітоідеї, різноманітність, опорний розріз силуру Поділля, музейні колекції.

Адреса для зв'язку: В. Гриценко; Національний науково-природничий музей НАН України; вул. Богдана Хмельницького 15, Київ, 01054 Україна; Email: favosites@ukr.net; orcid: 0000-0003-2904-4851

Introduction

One of the best sequences of Silurian (from Wenlockian to Pridolian without visible interruptions) deposits are outcropped and discovered by boreholes in the western part of Ukraine. An international stratigrafical symposium was dedicated to the evaluation of this series of exposures [Tsegelnjuk *et al*. 1983]. As result, the representatives of the Subcommission on Silurian Stratigraphy of the Internationsal Union of Geological Sciences has improved the international stratigrafic chart and now returned to the consideration of another not yet solved problem. The Silurian session found in the program within the Subcommission Sessions under the title 'SC13: New stratigraphic insights into the Silurian story.' The current plan for presentations devoted to GSSP candidate sections is based on new updates and data, and will discuss the recently approved category of Standard Auxilliary Boundary Stratotypes. The limitation boundary between Ludlovian and Přidolian stratotypes we consider one of the most important issue.

A recent study of lipid biomarkers of Silurian to Early Devonian reef carbonates with assessing the marine communities and carbon cycling that sustained shallow-marine ecosystems proved that the Podillian pericontinental shelf was characterised by tropical conditions. The biomarkers were extracted from core samples of boreholes of Kotuzhiny-25 [Marshall *et al*. 2022].

The other new idea about the development of biostromes in the Silurian shelf as result of tsunami was presented by Polish researchers [Łuczyński *et al.* 2016].

The main goal of the paper is to carry out a revision of part of a large collection of Cnidaria stored in the Geological Department of the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine in order to describe the taxonomic diversity of the fossils, to shed light on the specifics of the Podillian sea basin in the Silurian, and to draw stratigraphical and facial conclusions. The new results will be used to improve the Silurian stratigraphical chart.

History of study

The investigations of Silurian fossils in Ukraine are linked to the name of the famous Ukrainian scientist Pavel Venyukov from the second half of the 19th century [Venyukov 1899]. In the 1960s, a team of a few Russian researchers from Saint Petersburg and Moscow visited Ukraine and conducted fieldwork in the Podillian Silurian section [Nikiforova *et al*. 1972].

Ukrainian team leader Petro Tsegelnjuk started research on the Silurian and Devonian reference section connected with the construction of the Dnister Hydropower Station and planned to flood the Dnister Valley. The team elaborated a project to save the significant section by choosing new stratigraphical units (neostratotypes) for those that were going to be flooded. In the frame of the project, lithological and palaeontological samples were collected from all units of the sequence, including the Ediacaran System. Another reason for the work was practical help for geologists and palaeontologists who conducted geological prospecting in this zone. The scientists collected colossal amounts of samples of different fossils. There are corals (including Rugosa, Tabulatoidea, and Heliolitoidea), Stromatoporoids, Brachiopoda, Graptolitoidea, Trilobita, Ostracoda, molluscs (including cephalopods, bivalves, and gastropods), Bryozoa, crinoids, Conodontoidea, Algae, and Chitinozoa [Tsegelnjuk *et al.* 1983]. Each researcher of the team was interested in two or more fossil groups (mostly two or three one).

The study of corals and stromatoporoid remains has been the interest of the first author (V.G.) for many years. My young colleague joined this research currently. A beginning of our collection started in 1966, when the first author was a student and participated in a fieldwork in Podillia in the so-called 'Dnister expedition' of the Geological Department of Kyiv University. For the last 55 years, a large collection of fossil cnidarians was assembled from Silurian deposits. The Silurian sequence in the west of Ukraine is represented by different varieties of limestones, which includes a rich diversity of corals. The whole collection includes Heliolitoidea but we decided to separate the superorder from other Cnidaria. Therefore, it is part of the biggest collection and this paper deals with remains of Heliolitoidea only.

The Lower Paleozoic succession of the western slope of the Ukrainian Shield includes mainly marine deposits. It is a continuation of the more extensive Paleobaltic marine basin [Motus & Gritsenko 2007; Vinn *et al.* 2022]. The differences are that the Podillian shelf is narrower and has fewer interruptions than the Baltic succession [Grytsenko 1983]. Some levels of the Podillian shelf include rich remains of Cnidaria. There is an important conclusion of Venyukov about three coral horizons in the Podillian Silurian succession [Venyukov 1899]. Then the fieldworks conducted by Boris Sokolov, Olga Nikiforova, Vera Sytova, Yuriy Tesakov, and others. They published their achievements in studying different Podillian fossil corals and brachiopods of Silurian and Devonian age [Ivanovsky 1984].

The specialists who studied fossil corals and stromatoporoids connected with each other in 1963 during the First All-Soviet Union Symposium on corals and reefs at Novosibirsk. After that, on academician Boris Sokolov's initiative, a few All-Soviet Union symposiums were organised. The second one in 1967 in Tallinn with 127 participants attending. In 1971, the first international symposium was conducted in Novosibirsk again with more than one hundred participants who represented many countries: Canada, USA, United Kingdom, France, Germanies, Bulgaria, Poland, Sweeden, Japan, Australia, and some republics of the former USSR (Estonia, Kazakhstan, Tajikistan, Russia, and Ukraine). The following international symposiums were held in different countries once in four years. The coral symposiums and workshops were organised under the initiative and support of the International Fossil Coral and Reef Society (IFCRS). As a rule, symposiums of the IFCRS in different

countries were accompanied by field excursions on the region's distribution of cnidarians of different geological ages. Sometimes the participants of the field excursions could see outcropped fossil reefs. The Society edits newsletters and scientific publications with materials of each symposium, where every researcher has an opportunity to put and get essential information on investigations of the items.

The participants of the corals and sponges symposiums took part in meetings and field trips. There were conducted in the following order: 1st in Novosibirsk, USSR, 1971; 2nd in Paris, France, 1975; 3rd in Warsaw, Poland, 1979; 4th in Washington, USA, 1983; 5th in Brisbane, Australia, 1988; 6th in Munster, Germany, 1991; 7th in Madrid, Spain, 1995; 8th in Sendai, Japan, 1999; 9th in 2003, Graz, Austria; 10th in St. Petersburg, Russia, 2007; 11th in Liege, Belgium, 2011; 12th in Muscat, Oman, 2015; 13th in Modena, Italy, 2019; 14th announced in Warsaw, Poland, 2023.

Now palaeontologists and geologists have an opportunity to discuss with colleagues any problems they have in studying corals, sponges, and reefs and see examples of fossil reefs of different ages. The participants of symposiums on coral and sponges took part in the meetings and field trips. The meetings of the specialists in cnidarians are useful for the scientists because they are able to get information on new investigation, which could be important for the deeper understanding of the fossil record.

The fifth All-Union Symposium was held in Dushanbe in 1983. As a result, the 'Fanerozoic Reefs and Corrals of the USSR" (Proceedings of the fifth All-Union symposium on corals and reefs) was published issued [Phanerozoic… 1986]. A report was presented on ridges of bioherms divided facial zones on a Silurian shelf in Podillia. It is useful for reconstructing past depositional environments [Gritsenko *et al.* 1997].

A detailed middle Silurian to Early Devonian biomarker stratigraphic record was obtained from thermally well-preserved strata, sampled from > 400 m long/depth drill-core of borehole No 25 from Ternopil Oblast of Ukraine, located in the Podillian peri-continental basin. These lipid biomarker records provide valuable insights into the temporal changes in microbial ecology and ocean chemistry for this ancient, tropical shallow-marine reefal carbonate platform [Marshall *et al*. 2023].

Many genera and species of Heliolitoidea are described in the chronicles of fossil corals with no obvious analogues, for example [Bondarenko 1992]. Systematic palaeontologists discover new features, which could link fossil and modern corals [Copper & Plusquellec 1993; Chatterton *et al*. 2008]. For instance, pseudomorphs of Ordovician polyps, which have six-ray symmetry as modern Scleractinia, were found in Canada [Copper 1985]. That anatomic characteristic allows suggesting a closer affinity between Heliolitoidea and Scleractinia.

The long history of studying fossil corals and their microstructure in the last decades is only one way to infer new information for a deeper understanding of the evolution of this group of fossil animals. The history of coral studies are described in more detail in [Ivanovsky 1984].

Geological setting

The Silurian sequence is located on west slope of the Ukrainian Shield represented mostly by carbonate rocks (limestone, dolostone, domarite, and marl) with a total thickness of more then 400 m. The limestone formation forms monocline structure with nearly 20 interbeds of bentonites, which are evidence of volcanic processes in the nearby Paleocarpatians (?) and could help to correlate the section inside the region. During the Middle and Upper Silurian, the sedimentary area was situated in the almost flat part of a large carbonate ramp on the margin of the Paleo-European shelf [Łuczyński, Skompski, and Kozłowski 2016; Tsegelnjuk *& al*. 1983].

Materials and Methods

The collection is stored in the Geological Department of the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine under number GD-1986. The collection includes many fragments of rocks from Silurian sequences: cores of boreholes, samples from outcrops with fossils, and more then 6000 thin sections.

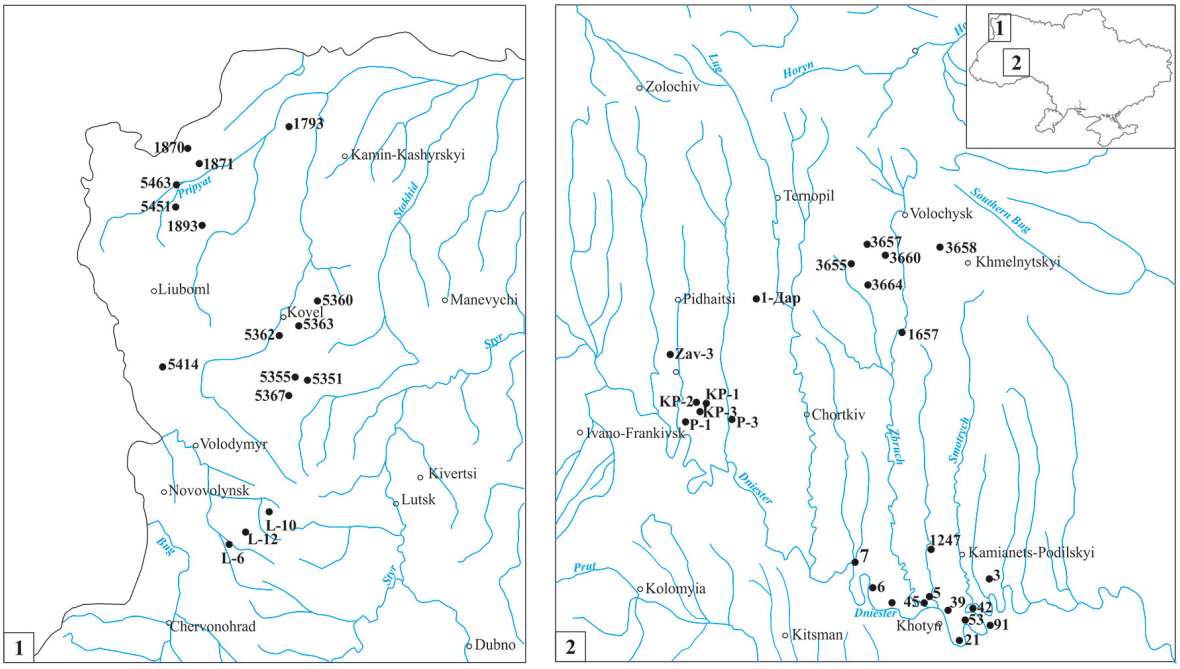


Fig. 1. The location of important boreholes: (*1*) Volyn; (*2*) Podillia (boreholes and outcrops in the Midle Dnister area).

Рис. 1. Розташування важливих свердловин: (*1*) Волинь; (*2*) Поділля (свердловини та відслонення в районі Середнього Придністер'я).

The samples represent all Silurian sequences of the western slope of the Ukrainian Shield including exposed Podillian sections and adjacent territories from Volyn to Snake Island. In Fig. 1, we show the geographical location of only part of studied outcrops and boreholes.

There are no problems in finding in the sequence and identifying the remains of corals because they differ from the rock in the outcrops and borehole cores by structure and colour. The coral and stromatoporoids remains could sometimes be identified just in the outcrop or in the borehole core wall if we apply low concentration hydrochloric acid (HCl), emphasising the coral skeleton structures. Nevertheless, as usual, the identification of corals needs specially oriented thin sections in two directions: longitudinal and transverse. In some cases, the identification requires more (serial) thin sections. Such (serial) approach is especially need for the study of Heliolitoidea.

Weathering and erosion reveal different surfaces of beds and sometimes show fossil remains that are preserved on or in beds of rocks. Often we have to cut sedimentary rocks using geological hummer and different (thin or strong) chisels to search for fossils inside the sequence of sedimentary rock (represented predominantly by limestones). It is perfect if parts of the animal's remains are visible on the weathered walls of the outcrop or on the polished walls of the borehole cores. Then researcher sends the sample for further operations in the laboratory, where a worker makes thin transperant sections of the needed directions and thickness to study the inner structure of the fossil corals.

If, as we expect, the fossil represents new species, serial grinding should be made. It allows seeing and measuring elements of the structure directly (diameters of corallites and intermedial tubes, distance between corallites and tabules inside it, and so on). The study and identification of Heliolitoidea usually require using thin sections and microscope. The authors applied a Digital Microscope, PC and traditional programs (Paint and Microsoft Office Manager, and Corel Draw).

We could make a preliminary identification by studying the weathered surface or by emphasising structure by a weak solution of hydrochloric acid (3–5 %). Sometimes, the relevand plans were studied by cutting the specimens with a diamond disc saw. Occasionally, such cut allowed us to make genus or even species definitions.

For descriptions, we follow the approach designed by Olga Bondarenko in the System of Heliolitoidea [Bondarenko 1992] applying to the Podillian diversity of Heliolitoidea and adopted in English.

The geographical location of the studied outcrops and boreholes in the territory of the western slope of the Ukrainian Shield and the outcropped Podillian region is shown in a map (Fig. 1). In this article, we consider only representatives of the superorder Heliolitoidea recovered from the outcrops (Fig. 1, *2*) and from cores of boreholes (Fig. 1, *1*). The total number of the studied samples of species that represent Heliolitoidea is 19 from 9 outcrops and 120 from cores of 37 boreholes (shown are only the most cited locations).

The materials have different states of preservation—some specimens are in excellent condition, but some pieces suffered the influence of secondary processes (re-crystallisation, dolomitisation, and even replacement by quartz).

The samples represent the entire Silurian sequence of the western slope of the Ukrainian Shield, including outcropped Podillian locations and closed territory from Volyn to Zmiyiny (Snake) Island. Geological setting was described in the other articles, for example in [Grytsenko 2007; Tsegelnjuk, Grytsenko, Konstantinenko, Ischenko *et al*. 1983; Gozhyk 2013].

Systematic Palaeontology

The main skeletal structures are shown in Fig. 2. The reference information is presented in small font.

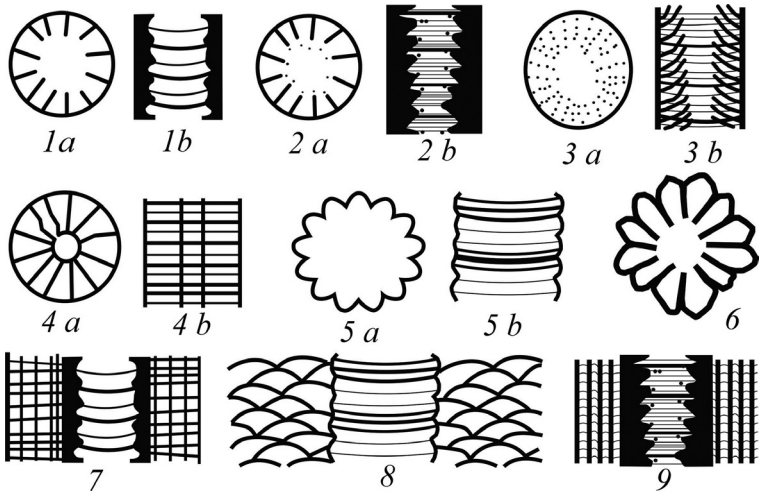


Fig. 2. The main skeletal elements of the structure of Heliolitoidea (sections *a*—transverse, *b*—longitudinal): (*1*) plate septa; (*2*) plate septa with spike ending; (*3*) spike septa; (*4*) axial tube; (*5*) wavy walls; (*6*) star-like section of corallites. Structure of coenenchima: (*7*) siphonolites with more or less horizontal diaphragms; (*8*) cystolites, (*9*) parasiphonolites (coenenchimal tubes with vesicle diaphragms).

Рис. 2. Головні скелетні елементи будови скелетів *Heliolitoidea* (*a* — у поперечних, *b* — повздовжніх перетинах): (*1*) пластинчасті септи; (*2*) пластинчасті септи з голчастими закінченнями; (*3*) голчасті септи; (*4*) осьові трубки; (*5*) хвилясті стінки; (*6*) зіркоподібний перетин коралітів. Структура хененхіми: (*7*) сифоноліти з більш-менш горизонтальними діафрагмами; (*8*) цистоліти (пухириста тканина); (*9*) парасифоноліти (ценехімальні трубки з пухиристими діафрагмами).

Superorder **Heliolitoidea** Frech, 1897

Description. The colonies are different from incrusting, plate-disk and bolder-like to branching ones. The corallites are located separately or close to each other. If corallites are located close to each other, they can form chains. The separately located corallites form equal spreading, chains or disordered positions. The shapes of corallites are prismatic or cylindrical. The cross-sections are polygonal or star-like. The septa are different: spiky, thin plates, squamula-like, and bacula-trabecular. Sometimes the septa are absent. The number of septa rows is 12, rarely 6 or vary from 13 to 32. The septa can be equal to each other. Rarely one or two opposite ones are longer than others, with a possible alternation by lengt—6 long and 6 or more short ones. The tabula in corallites are completed or interrupted, horizontal (flat) or curved in different ways (concave or convex) and rarely bubble-like. The axial developments are either absent or present: columella, thorn, plate, membranes, prismatic tubes, trabecular, and bacula, cylindrical tube, funnel-shaped tabula, and others. The caps are simple or

trapezium-like, sometimes conical, and others. The symmetry is radial or bilateral. The coenenchima is composed of different types of heterolite structures: protolites, siphonolites, cystolites, and parasiphonolites. The diaphragms are complete and interrupted, curved, and bubble-like. The symmetry of heterolites is absent, rarely bilateral or radial-starry.

The structures of vertical skeletal elements are homogeny, grained, fibrotic, clinofibrotic, trabeculoid, pseudobucular, trabecular, bacular, and stroboid. The trabecula and bacula are oriented vertically and obliquely upward. The trabecula and fibres can develop bundles, panicles, and braids.

In the growing process, corallites appear by waiting for heteromorphy components; the increase in the number of heteromorphic components happens by dividing themselves and by autothomy of corallites. The colonies can be tri-, tetra-, and pentamorphic. The cyclomorphic changing is manifested or rarely absent.

Composition: Coccoseridida Bondarenko, 1992. (O_2c_2?)–O_2c_3–S_1w_2; Proporida Bondarenko, 1958. O_3–S; Khangailitida Bondarenko, 1992. (O_2c_3?)–O_2/O_3–D_1; Heliolitida Frech, 1987. O_3a–D_2–(D_3?).

Remarks. Heliolitoidea differ from Tabulatoidea and Chaetetoidea by the presence of heteromorphic components, through the combination of which they develop tri-, tetra-, and pentamorphic colonies. Besides, most of the Heliolitoidea have a strictly fixed number of septa (12).

Stratigraphical range. O_2–D_2–(D_3?)

Geographical distribution. Cosmopolitic.

Order **Proporida** Bondarenko, 1958

Diagnosis. Polyparies have different shapes, including cylindrical, incrusting, and branching. The vertical skeletal elements consist of bundles of trabecula, bacula and fibra, which develop during astogenesis or only in the axial part of the cylindrical polypary. Trabecula, bacula and fibra look like 'broom' or 'bouquet'. Corallites spread separately or closely with different contact with each other. The cross-section differs from roundly polygonal to star-like. The number of septa is 12, sometimes 18–20 in the dark zones in the phase of metagenic expansion. The heteromorphic components are represented by prosiphonolites, cystolites and parasiphonolites. The colonies have tri- and tetramorphic structure.

Composition. Proporidae Sokolov, 1949 and Plasmoporidae Wentzel, 1895.

Remarks. The order Proporida differs from the orders Khangailitida, Heliolitida, and Coccoseridida in that trabecula, bacula and fibrae develope bundles that look like 'broom' or 'bouquet' and thus the edges of walls and septa have dishevelled appearance.

Stratigraphical range. O_3–S_2 [Bondarenko 1992].

Geographical distribution. Cosmopolitic.

Family **Proporidae** Sokolov, 1949

Diagnosis. The corallites are located closely with different contact with each other or separately. The cross-sections differ from roundly polygonal and folded to starry. The spinae and plate septales (septarium) consist of bundles of trabecula, bacula and fibrae. The heteromorphic components are represented by prosiphonolites, cystolites and rarely parasiphonolites. The aureoles, diadems, and crowns are absent. O. Bondarenko considered the colonies belonging to the trimorphic type [Bondarenko 1992].

Composition. Proporinae Sokolov, 1949, Ambiguaporinae Bondarenko, 1992.

Remarks. The family differs from the family Plasmoporidae by the absence of aureoles, diadems, and crowns.

Stratigraphical range. O_3–S_2.

Geographical distribution. Cosmopolitic.

Subfamily **Proporinae** Sokolov, 1949

Diagnosis. The heteromorphic components are represented by prosiphonolites, cystolites and rarely parasiphonolites. The colonies have one of the listed form of heteromorphic components or components that alterate during astogenesis [Bondarenko 1992].

Composition. *Propora* Milne-Edwards et Haime, 1849, *Acdalopora* Bondarenko, 1958, *Proporella* Leleshus, 1973, *Confertites* Bondarenko, 1992, *Wormsipora* Sokolov, 1955, *Camtonites* Lindstrom, 1899, *Kolongites* Voulykh, 1983, and we propose to include the genus *Cystihalisites* Chernyshov, 1941.

Stratigraphical range. O_3–S_2.

Geographical distribution. Cosmopolitic.

Genus ***Propora*** Milne-Edwards et Haime, 1849

Type species—*Porites tubulata* Lonsdale, 1849, pl. XVI, Figs. 3, *3a-e*; lectotype—Great Britain, London, Institute of Geological Science, collection of the Geological Society (GS) No. 6555, Woolhope Limestone, England and Wales.

Diagnosis. The corallites are located on different distances; cross-sections are starry and round. The walls of corallites are independent and waved longitudinally. The bundles of spiky trabecula, bacula and fibrae are oriented obliquely upwards. The short septal plates are developed by the fusion of spines in the dark zones. The tabula are different. The heteromorphic components are presented by cystolites of different forms and covered by individual spikes, and brushes of spikes. The cystolites could be pierced by short robs, which developed fusioned spikes. The cystolites are located irregularly.

Composition. More than 100 species described that require revision.

Stratigraphical range. S_1

Geographical distribution. Cosmopolitic.

Propora tubulata (Lonsdale, 1839). (Fig. 3, *m–n*)

Neotype chosen by Hill, 1981, Fig. 426, *2*, 32. GS No. 54451, Woolhope Limestone, England, 30 feet upper of beds with *Petalocrinus*, S_1w [Bondarenko 1992, pl. 13, Fig. 1].

Diagnosis. The polyparies have a lens-like shape. The vertical skeletal elements consist of bundles of trabecula, which develop on vesicles of different shape and size. Corallites spread separately at a distance of nearly 1 mm from each other. The cross-section differs from round, round-polygonal to starry. The diameter of corallites is near 1.2 mm. The number of septa is 12. In the dark zones, vesicles are smaller. The heteromorphic components are represented by vesicles (cystolites) covered by short

Fig 3. The structure of the described species: (*a, b*) *Yanetella dryganti* Grytsenko & Rudenko sp. nov., Middle Silurian, Malynivtsy Series (S_2ld), Rykhta Formation, Grinchuk Subformation, borehole KP–2, depth 1187 m: *a*—No. 4364, transverse section; *b*—No. 4366, longitudinal section; (*c, d*) *Podolites irregularis* Grytsenko & Rudenko sp. nov., Middle Silurian (S_2ld), Malynivtsy Series, Rykhta Formation, Grinchuk Subformation: *c*—No. 347, transverse section, outcrop No. 20/11R; *d*—No. 1051, transverse section, outcrop No. 39/12R; (*e–g*) *Helioplasma carinata* Grytsenko & Rudenko sp. nov., Middle Silurian (S_2ld), Malynivtsy Series, Rykhta Formation, Grinchuk Subformation, outcrop No. 39/12R: *e*—No. 5247e, transverse section, dark zone (12 siphonolites around corallites, thick walls, bubble diaphragms; and light zone thin walls); *f*—No. 5247a, mostly dark zone (wavy wall of corallites, different size of siphonolites with bubble diaphragms), transverse section; *g*—No. 5247b, transverse section; (*h, i*) *Syringoheliolites contrarius* Bond., Middle Silurian (S_2ld), Malynivtsy Series, Rhykhta Formation: borehole No. 5463, depth 240 m: *h*—No. 9975, transverse section; *i*—No. 9974, transverse section; (*j*) *Derivatolites cf. parvistellus* (Roemer, 1861), Middle Silurian (S_2ld), Malynivtsy Series, Stubla Formation, borehole No. 1793, depth 223.7 m; No. 7164c, transverse section; (*k*) *Saaremolites inversus podolica* Grytsenko & Rudenko ssp. nov. No.1197, longitudinal thin section, Middle Silurian, (S_2ld), Malynivtsy Series, Rykhta Formation, Grinchuk Subsuite, outcrop No. 18; (*l*) *Bogimbailites bondarenkoe* Grytsenko & Rudenko sp. nov., Upper Silurian (S_3př), Skala (Rukshin) Series, Varnitsa Formation, borehole No. 6, depth 157.4 m: No. 4050, transverse section (curved elongated siphonolites); (*m, n*) *Propora tubulata* (Lonsdale, 1849), Lower Silurian (S_1w), Yaruga Series, Ternava Formation, borehole No. 5360, depth 323 m: *m*—No. 5316a, longitudinal section; *n*—No. 5317b, transverse section; (*o*) *Propora parvituba* (Rominger), Lower Silurian (S_1w), Yaruga Series, Ternava Formation, outcrop 62–4, No. 62a–4–5, transverse section; (*p–s*) *Pachyhelioplasma podolica* Bondarenko, Upper Silurian (S_3př), Skala Series, Dzvenigorod Formation, borehole No. P–1, depth 1099–1102 m: *p*—thin section No. 1317Aa, transverse section; *r*—No. 1317Ab, longitudinal section; *s*—No. 1317 Ag, longitudinal section (Scale bar in all figures 1 mm). →

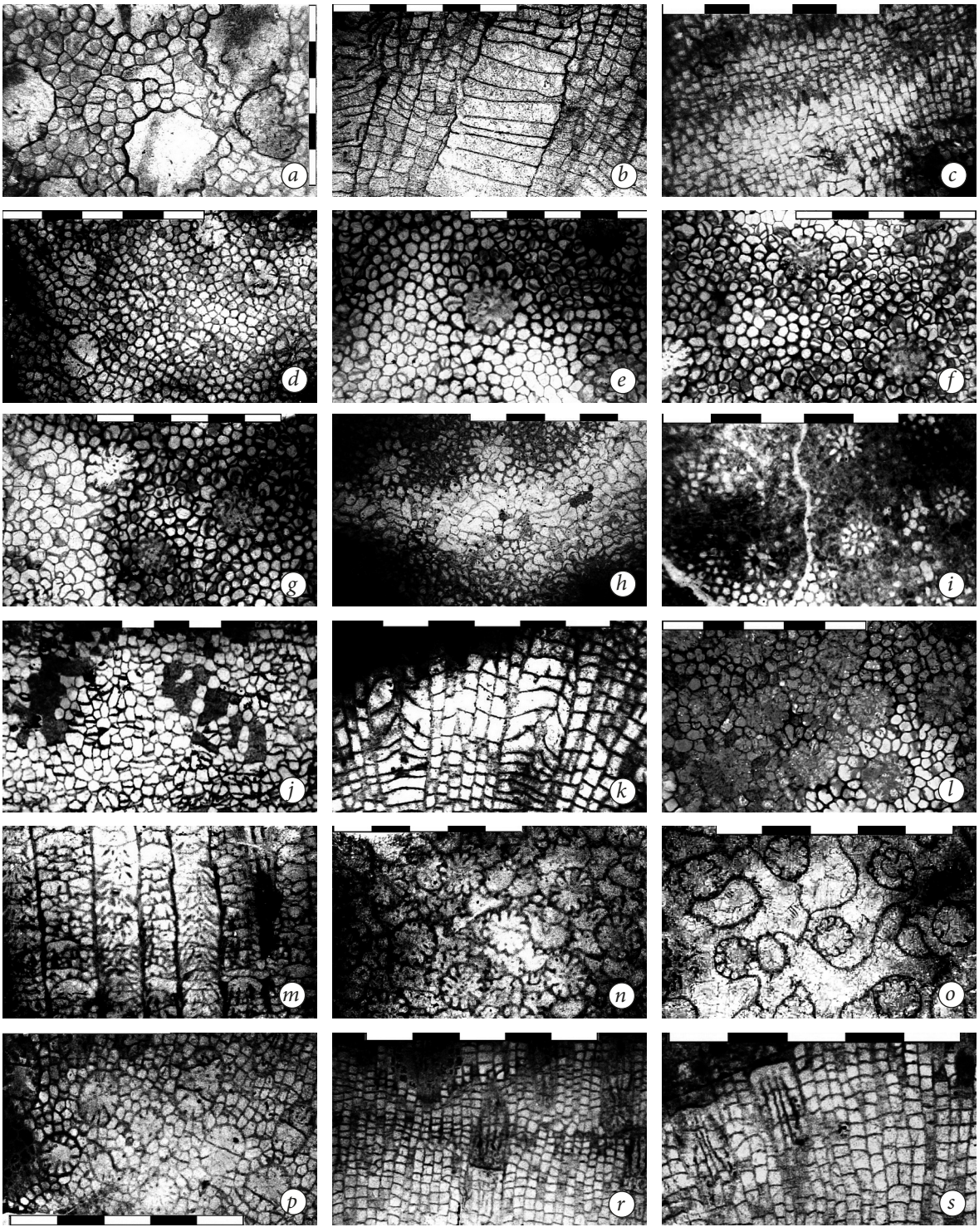
Рис. 3. Будова описаних видів (номери свердловин, шліфів та стратиграфічне положення зазначене в підписах англійською, поділки масштабу — 1 мм, довжина лінійки 5 мм).

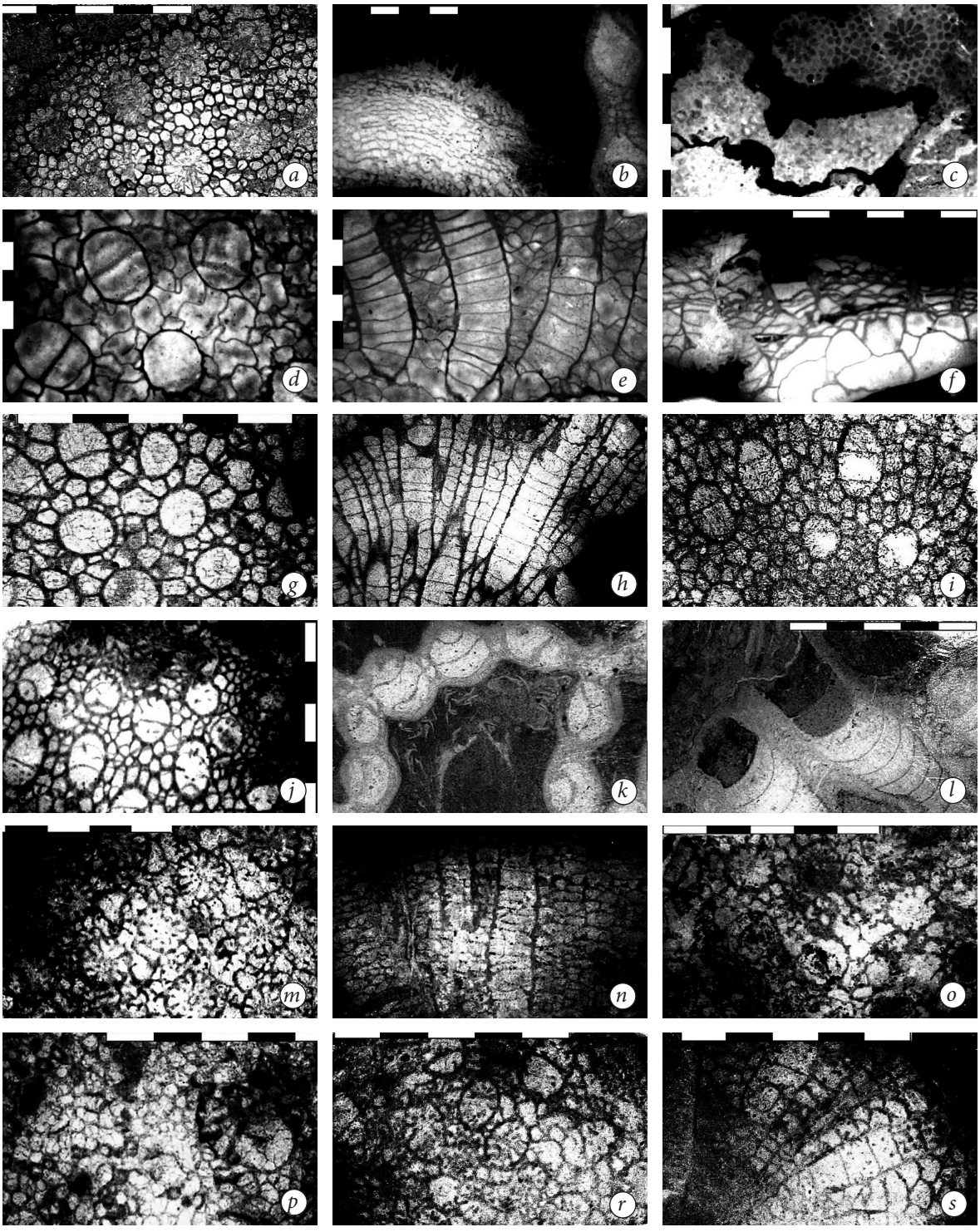
(0.2–0.4 mm) vertically oriented trabecula. The spikes in corallites are thin and long (curved upward and occupy all inner space of corallites).

Remarks. The genus *Propora*, according to Bondarenko [1992], includes nearly 130 species that need revision; of them only ten species could be valid [Bondarenko 1992].

Stratigraphical range. S_1w.

Geographical distribution. Cosmopolitic.





Propora podolica Grytsenko & Rudenko sp. nov. (Fig. 5, *g*)

Holotype stored in the Geological Department of the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, coll. GD No. 1986/6612, borehole No. 3669, depth 217 m, Podillia, Lower Silurian, Yaruga Series, Ternava Formation, S_1w.

Diagnosis. The polyparies have flat lens-like shape. The vertical skeletal elements are represented only by walls of corallite without visible trabecula, they are staked by lamellar tissue. The vesicles are

Fig. 4. The structure of the described species: (*a*) *Bogimbailites bondarenkoi* Grytsenko & Rudenko sp. nov., Upper Silurian (S_3př), Skala (Rukshin) Series, Varnitsa Formation, borehole No. 6, depth 157.4 m; No. 4050a, transverse section (irregular elongated siphonolites); (*b, c*) *Stelliporella intricata* Lindström, Middle Silurian (S_2ld), Malynivtsy Series, Konivka Formation, borehole No. 5414, depth 518.5 m; *b*—No. 9235a, longitudinal section; *c*—No. 9235b, transverse section; (*d–g*) *Chekhovichia implexus* Grytsenko. Upper Silurian (S_3př), Darakhov Formation: *d*—No. 9245, transverse section, borehole No. 5676, depth 333.5 m; *e*—No. 9246, longitudinal section, borehole No. 5676, depth 333.5 m; *g*—borehole No. P–1, depth 1185 m, No. 459Ab, tangential section (big irregular vesicles); (*f–i*) *Pseudoplasmopora karaespensis* Kovalevskiy, Upper Silurian (S_3př), Varnitsa Formation: *f*—KP–1–936, 4008a, transverse section; *h*—Dar–1, depth 576–579 m, No. 4317, longitudinal section; *i*—Dar–1, 576–579 m, No. 4316a, transverse section; (*j*) *Pseudoplasmopora spinifera* Grytsenko & Rudenko sp. nov., S_3př, Darakhiv Formation, borehole 5351, depth 338 m, No. 9583c, transverse section; (*k, l*) *Cystihalysites komarovae* Grytsenko & Rudenko sp. nov. Middle Silurian (S_2ld), Malynivtsy Series, Rhykhta Formation: *k*—borehole 5, depth 147.5 m, No. 4504b, transverse section; *l*—borehole L–10, depth 1475 m, No. 3934, longitudinal section; (*m–o*) *Plasmopora petalliformis* M.-Edw. & H., Lower Silurian (S_1w), Yaruga Series, Ternava Formation: *m*—borehole No. 1793, depth 373 m, No. 7204, transverse section; *n*—borehole No. 5360, depth 323 m, No. 7318, transverse section; *o*—borehole No. 1793, depth 373 m, No. 7205—longitudinal section; (*p*) *Agallelites petri* Grytsenko & Rudenko sp. nov., Middle Silurian (S_2ld), Malynivtsy Series, Tsviklivtsy Formation (S_2kn_2), borehole 3655, depth 351.8 m, No. 5819c, longitudinal thin section; (*r, s*) *Plasmopora* sp. S_1w, Yaruga Series, Ternava Formation, borehole No. 5463, depth 348 m: *r*—No. 9142b, transverse section; *s*—longitudinal section. (Scale bar in all figures 1 mm).

Рис. 4. Будова описаних видів (номери свердловин, шліфів та стратиграфічне положення зазначене в підписах англійською, поділки масштабу — 1 мм, довжина лінійки 5 мм).

big, twice as big as the diameter of corallites. The blisters in cross-section resemble fish scales (Fig. 5, *g*). The corallites are located from each other separately in a distance of nearly 1 mm and more. The cross-sections vary from close to round. The diameter of corallites is nearly 1.0 mm. The septa are not distinct. Zonality is absent. The heteromorphic components are represented by vesicles (cystolites) without any sculpture. The spikes are absent too. The tabula spread rarely.

Remarks. The species is close to *Propora magna* Sokolov, 1962 from the Lower Llandoveri, Porkuni Beds, Estonia; but the corallites have smaller diameter and have no visible folding.

Stratigraphical range. Silurian, Wenlockian, Yaruga Group, Ternava Formation (Formation in the sense of the Stratigraphic Codex of Ukraine).

Geographical distribution. Podillia, Ukraine.

Propora* cf. *raricellata Sokolov 1962 (Fig. 5, *e*)

Diagnosis. The polypary has a hemispherical shape. The vertical skeletal elements are represented only by walls of corallites without visible trabecula, consist of lamellar tissue. The vesicles are big, much bigger than the diameter of corallites. The blisters in cross-section resemble fish scales (Fig. 5, *e*). The corallites are spread from each other separately on a distance of nearly 1.5 mm. The cross-sections vary from close to round. The diameter of corallites is nearly 0.6 mm. The septa are not distinct. Zonality is not clear. The heteromorphic components are represented by vesicles (cystolites) without any sculpture. The spikes are absent too. The tabula are spread rarely.

Remarks. The species is close to *Propora raricellata* Sokolov, 1962 from the Lower Silurian, Wenlock Stage, Yaani Beds, Estonia; but the corallites have smaller diameter and have no visible folding. In Fig. 3, *o* we include *Propora parvituba* (Rominger) without description for comparison.

Stratigraphical range. Lower Silurian, Wenlockian (S_1w), Yaruga Group, Kytaihorod Horizon, Ternava Formation.

Geographical distribution. Ukraine, Podillia, Ternopil Oblast.

Genus ***Cystihalysites*** Tchernychev, 1941

Cystihalysites: Chernyshov, 1941: 70; Sutton, 1964: 456–457; Stasinska, 1967: 58–59.

Halysites (pars): Fischer-Benson, 1871: 16; Amsden, 1949: 94–95; Buchler, 1955: 65–66.

Type species—*Cystihalysites mirabilis*, Chernyshov, 1941: 70, pl. 2, Figs. 5–7, pl. 3, Figs. 1–6; Silurian, East Verkhoyan Mountains, Khandyga River.

Diagnosis. The polyparies develop chains of long dimorphic corallites that fuse into curved plates. The colonies have an appearance of chains like in *Halysites*. The corallites have an elliptic cross-section. 'Intermediate rectangular corallite' with one to three rows of domed vesicles inside connect each neighbouring tube. On the convex side of vesicules, spikes are located occasionally similar to trabecula in *Propora*. The walls of corallites have no pores. The tabulae inside corallites can have short trabecula. Septa are short and rear. Reproduction occurs by division [Chernyshov 1941: 70].

Composition: Type species from the Silurian of Verkhojansk region; *C. liber* Sok. et Tes.—Wenlock of Siberia; *C. dragunovi* Sokolov & Tesakov—S_1ln of Siberia; *C. amplitabulata* (Lambe), *C. blakewayensis* Sutton—S_1w of England; eratic bolders of Poland; *C. komarovae* Grytsebko & Rudenko sp. nov.—S_2ld of Podillia (Bagovitsa and Konivka Formations).

Remarks. Chernyshov first supposed the similarity between *Cystihalisites* and *Propora.* We propose to include the genus into the family Proporidae because of the appearance of vesicules like real coenenchima in *Propora*. Tesakov [1965] found *Favosites* with chaine corallites, so this phenomenon occurs among Tabulatoidea corals too.

Stratigraphical range. Silurian.

Geographical distribution. Cosmopolitic.

Cystihalysites komarovae Grytsenko & Rudenko sp. nov. (Fig. 4, *k, l*)

Holotype—Palaeontological Museum of Taras Shevchenko National University of Kyiv, No. 2441, Podillia, Upper Silurian, Bagovitsa and Rhykhta Formations, S_2ld.

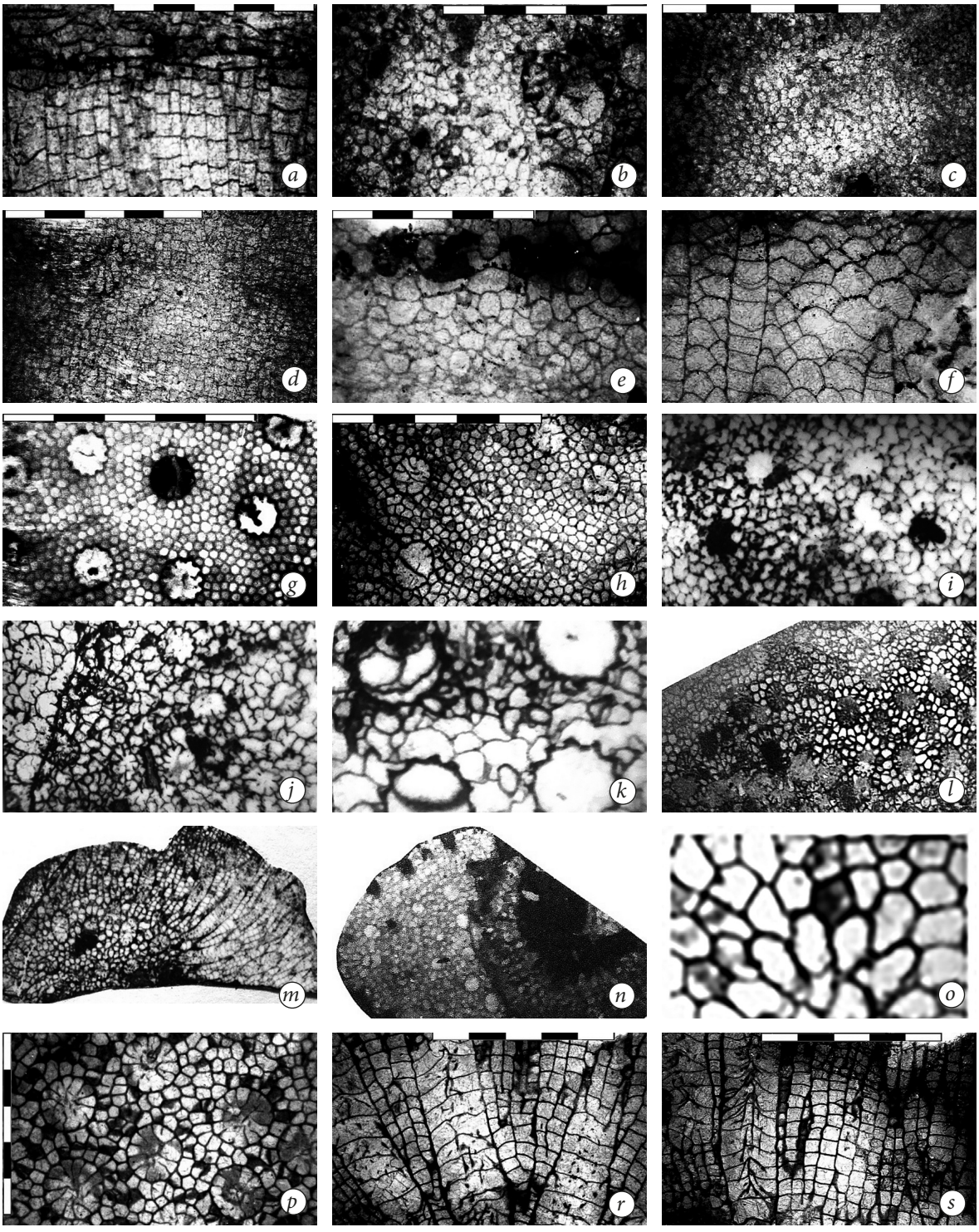
Etymology. The species name is given in memory of Olga Komarova, docent in the Geological Department of Taras Shevchenko National University of Kyiv.

Description. The chains of corallites are long and rarely branching. The height of corallites is 20 mm to 40 mm. The lacunas are rarely developed. The corallite's cross-section is almost elliptic or rounded; the sizes are 1.2–1.3 x 1.5–1.6 mm up to 1.6 x 2.1 mm, usually the size is 1.5 x 1.6 mm. The vesicles in the intermedium tubes are located in one to three rows. The epitheca is thick, to 0.2 mm. The thin ribs could be visible on the wall of corallites responsible for 12 interseptal intervals in the inner part. The base of septa is located in the wall, but some could be visible by short spikes. The corallites are divided by the coenenchima zone near 0.2–0.5 mm. The domed vesicles have a size of 0.2–0.5 mm (equal length and height). The number of mesured vesicles is 23–25 in 5 mm. The longitudinal

Fig. 5. The structure of the described species: (*a–b*) *Agallelites petri* Grytsenko & Rudenko sp. nov., Middle Silurian (S_2ld), Malynivtsy Series, Tsviklivtsy Formation, borehole No. 3655, depth 351.8 m: *a*—No. 5821, longitudinal section; *b*—No. 5819, transverse section; (*c–d*) *Stelliporella lamellata* Wenzel, Lower Silurian (S_1w), Yaruga Series, Ternava Formation, Kytaihorod Horizon, borehole No. 3658, depth 66,8; *c*—No. 6779, longitudunal section, *d*—No. 6480, transverse section; (*e*) *Propora raricellata* Sokolov, Lower Silurian (S_1w), Yaruga Series, Ternava Formation, Kytaihorod Horizon, borehole Koropets–3, depth 1230.6 m, No. 6611, transverse section; (*f*) *Propora podolica* Grytsenko & Rudenko sp. nov., Lower Silurian, Yaruga Series, Ternava Formation (S_1w), borehole No. 3660, depth 217 m, No. 6612, longitudinal section; (*g*) *Saaremolites inversus podolica* Grytsenko & Rudenko ssp. nov., Middle Silurian (S_2ld), Rykhta Formation, Grinchuk Subformation, outcrop No. 18, No. 1199, transverse section; (*h*) *Podolites irregularis* Grytsenko & Rudenko sp. nov., Upper Ludlow, Grinchuk Subformation (S_2ld), outcrop 20–11R, No. 347, transverse section; (*i–j*) *Plasmopora petalliformis* M.-Edw. & H.; Podillia, Kytaihorod Village, Ternava River; Wenlock (S_1w), Ternava Formation: *i*—transverse section; *j*—transverse section; (*k*) *Chekhovichia implexus* Grytsenko, Upper Silurian (S_3př), Darakhiv Formation, borehole Zavadivka–3, depth 1290–1292, No. 1309, transverse section (x7); (*l, m*) *Pseudoplasmopora spinifera* Grytsenko & Rudenko sp. nov., Upper Silurian (S_3př), Zadariv Formation, Volyn Oblast, borehole Lokachi–6, interval 1703–1706.6 m*; l*—No. 578, transverse section, *m*—No. 778, longitudinal/transverse section; (*n*) *Pseudoplasmopora minima* Grytsenko & Rudenko sp. nov. Upper Silurian, Zadariv Formation, Volyn Oblast, borehole Lokachi–6, interval 1703–1706.6 m; No. 1268, transverse section; (*o1, o2*) *Stelliporella lamellata* Wentzel, 1894. Lower Silurian, Yaruga Series, Ternava Formation (S_1w), borehole KP–3, depth 1230.6 m, No. 1474, transverse section; (*p–s*) *Dnestrites transites* Bondarenko, 1978, Upper Silurian, Přidolian Series (S_3př), Dzvenigorod Formation; outcrop 45 (Dzvenyhorod): *p*—5005, transverse section, *r*—5010a, longitudinal section, *s*—5010 *b*, longitudinal section. (Scale bar in all figures 1 mm). →

Рис. 5. Будова описаних видів (номери свердловин, шліфів та стратиграфічне положення зазначене в підписах англійською, поділки масштабу — 1 мм, довжина лінійки 5 мм).

ribbing is visible on the weathered surface of corallites. The tabula in the corallites are weakly concave and 7–14 are located in 5 mm. The spike is very thin and located on/in the inner wall. The waiting occurs in the coenenchimal intermedium from increasing (magnification up to 1.5 mm). The bud divides big vesicles into two smaller ones. The zonality of structure is emphasised by the appearance of smaller vesicles.



Remarks. The new species differ from other Proporidae by the habitus of chains, which are rarely branching and have no developed lacuna; it differs from *C. blakewaynsis* Sutton by shorter distance among tabulae and by the absence of trabecula in the chenenchima.

Stratigraphical range. S_2. Bagovitsa, Konivka and Rykhta Formations.

Geographical distribution. One specimen from the Bagovitsa Formation near Velyka Slobidka, twelve specimens from a quary near the village of Pudlivtsy, the species is abundant in the outcrops of the Rykhta Formation near the upper part of almost all sections and GD No. 1986/3934, 3937, 3940 (borehole L10, depth 1475 m); GD No. 1986/4504 (borehole 5, depth 147.5 m); GD No. 1986/9537 (borehole 5405, depth 268.2 m) and others.

Order **Khangailitida** Bondarenko, 1992

Diagnosis. The colonies have a different shape of branching and incrusting. The vertical skeletal elements have homogenic, grained, fibrosus or clinofibrosus structure on the whole colony or in the light zones and axial parts of the branches. The structure in the dark zones changes to trabecular, bacular and fibrosus, trabeculoid, stroboid, and pseudotrabecular. The corallites are located separately or closely in contact with each other differently. The corallite cross-sections vary from polygonal to starry. The number of septa is 12 and rarelly 6 or 16–20; sometimes the septa are absent or it is singular. The heteromorphic elements are represented by prosiphonoliteses, cystoliteses and parasiphonoliteses. The colonies are tri- and tetramorphic.

Composition. Superfamilies Khangailitidacea Bondarenko, 1992; Sibiriolitacea Lin, 1977; Yanetelacea Volulykh, 1980; and Fuynolitacea Bondarenko, 1992.

Remarks. Khangailitida differs from Heliolitida by heteromorphic components, which are represented by prosiphonolites, cystolites, and parasiphonolites instead of siphonolites; by changing of the skeleton tissue to trabecular, bacular, trabeculoid, stroboid, and pseudobacular structures in some superfamilies in the dark zones and in the end of astogenes. The order differs from Proporida by the structure of the tissue of vertical skeletal elements, which are represented by homogenic, grained, fibrosus and pseudobacular kinds on all body or only in light zones and in the axial parts of branches of the colonies. The order differs from Proporida by having the fibra ungrouped in tousled bunches and brooms, but upgrowing parallel each other. From Coccoseridida the order differs by combination of the fibrosus structure of the skeleton tissue with bacular, trabecular, trabeculoid, and stroboid, which develop together in one colony. In Khangailitidathe, fibrosus tissue develop in the light zones and the axial zones of colony branches, whereas bacular and other types—in the dark zones and periferical parts of branches. In Coccoseridida, bacular, trabecular, and stroboid skeleton tissue develop on all bodies of the colony.

Stratigraphical range. O_2c–O_2/O_3–S–D_2eif.

Superfamily **Khangailitidacea** Bondarenko, 1992

Diagnosis. The colonies have a different shape to bolder-like with different growths, besides branchings and incrustating. Coronas, aureols and tiares can surround the corallites. The vertical skeleton elements are constructed by homogenic, grained, fibrosus or clinofibrosus structures in the whole colony.

Composition. Families Khangailitidae Bondarenko, 1992; Ducdoniidae Ospanova, 1989; Protoheliolitidae Kiaer, 1899; Hemiplasmoporidae Bondarenko, 1992; Avicenidae Ospanova, 1986 [Bondarenko 1992].

Remarks. Khangailitidcea differs from Yanetellacea and Sibiriolitacea by the structure of vertical skeletal elements tht are constructed by monogenic, grained, fibrosus or clinofibrosus structures in the whole colony. Fuynolitacea have incrusted shape of colonies [Bondarenko 1992].

Stratigraphical range. (O_2c_3?)–O_2/O_3–S–D_2eif.

Family **Khangailitidae** Bondarenko, 1992

Diagnosis. The colonies have a different shape to bolder-like with different growths, besides branching and incrustating. The corallites are located separately on different distances from each other; they are located in close contact with each other having common walls; or connecting in some points without development-free lacunas; or closely contact each other with development free-lacunas. The

corallites have polygonal and rounded cross-sections. The structure of the walls and septal developments are equal. The septal spikes are oriented oblique upward and rarely horizontally. The heteromorphic elements are represented by prosiphonoliteses, cystoliteses and parasiphonoliteses. The coronas, aureoles, and tiares are absent. The structures of vertical skeleton elements are homogenic, grained, and fibrosus. The colonies are considered to be of different types, from tri- to pentamorphic.

Composition. Genera *Khangailites* Bondarenko et Minzhin, 1980; *Mcleodia* Flower et Duncan, 1975; *Kimilites* Sladkovskaia, 1987; *Spumaeolites* Zhizhina, 1967; *Linhuangites* Bondarenko, 1992; *Kreanopora* Ozaki, in Shimizu, Ozaki, Obata, 1934; *Thaumatolites* Yanet in Sokolov, 1955; *Qilianipora* Yu, 1962; *Helioplasma* Ketnerova, 1933. Conditionally: *Kiaerolites* Bondarenko, 1977 [Bondarenko 1992].

Remarks. The family Khangailitidae differs from Protoheliolitidae by the homogenous structure of skeletal tissues (walls and septa) and also by septa orientation (oblique upward or horizontally); from Hemiplasmoporidae by the absence of coronas, aureoles and tiares; and from Avicenidae by the absence of thickened walls of heteromorphic components which leads to rounded inner space.

Stratigraphical range. (O_2c_3?)–O_2/O_3–O_3a–D_2eif.

Geographical distribution. Cosmopolitic.

Family **Hemiplasmoporidae** Bondarenko, 1992

Diagnosis. The corallites are located separately and at different distances. The corallites in the cross-sections are rounded, weakly faceted, wavy, and folded. The structure of walls and septal developings are equal. The septa are represented by spikes, tubercles, squamula-like spikes, squamula, spiky, and squamula-like hemiplates, and brushes of spikes; sometimes the septa are absent. The heteromorphic components are represented by cystolites and parasiphonolites, which can alternate in the astogenesis and cyclomorphosis. The corallites are surrounded by coronas, aureoles, and tiaras. The structures of vertical skeletal elements are fibrosus and clinofibrosus. The colonies are considered to belong to tetra- and pentamorphic types.

Composition. The family incudes the genera *Hemiplasmopora* Ospanova, 1979 b; *Losevipora* Ospanova, 1979 a; *Helioplasmolites* Chekhovich, 1955; *Lacerilites* Bondarenko, 1992; *Squameolites* Bondarenko, 1963 b; *Pachyhelioplasma* Kim, 1966; *Bondarenkolites* Kim, 1984.

Remarks. The family differs from Protoheliolitidae, Khangailitidae, and Aviceniidae by developing coronas, aureoles, and tiaras. Besides, in the Hemiplasmoporidae areas with cerioid texture and prosiphonolites are absent, which are characteristic of Protoheliolitidae and some Khangailitidae.

Stratigraphical range. S–D_1eif$_1$.

Geographical distribution. Cosmopolitic.

Genus ***Pachyhelioplasma*** Kim, 1966

Holotype. *Pachyhelioplasma kettnerovae* Kim, 1966, pl. 34, Fig. 2, Paleontological-Stratigraphical party, Uzbekistan, Tashkent, No. 435/1; assemblage with *Favosites regularisimus.* D_1eif$_1$; Middle Asia, Zeravshan Ridge [Bondrenko 1992, pl. 27, Fig.1].

Diagnosis. The corallites have rounded or weakly faceted cross-sections. The walls are straight or weakly curved. The septa are represented by 12 lense-like plates, which often end in spikes. The tabulae are full and cross each other, horizontal or concave. The heteromorphic components are represented by parasiphonolites, filled by bubbles, which often develop braids. The walls of parasiphonolites are thickened, especially in the corners. The corallites are surrounded by aureoles and tiaras. The structures of vertical skeleton elements are clinofibrosus. The colonies are considered to belong to the tetramorphic type.

Composition. *Pachyhelioplasma kettnerovae* Kim, 1966 [Kim et al. 1978; Kim 1984]; *Pachyhelioplasma antiquum* Bondarenko, 1975, Kazakhstan, Ainasu Horizon, S_3př; *Pachyhelioplasma podolicum* [Bondarenko, 1985], Ukraine, Podillia, Skala Horizon. [Bondarenko 1982b, 1985a]; *Pachyhelioplasma rzonsnickajae* Kim, 1966, Middle Asia, Zeravshan Ridge; Manak and Shutsk Horizons; *Pachyhelioplasma sp*., Kazakhstan, North Near-Balkhash Region, Ainasu Horizon.

Remarks. *Pachyhelioplasma* differs from other genera of the family by thickening of the vertical skeletal elements and especially walls of tubuli (parasiphonolites) at the beginning from dark zones (at the beginning of the phylogenesis), and then in both zones (following phylogenesis).

Stratigraphical range. S_3př–D_2eif$_1$.

Geographical distribution. Middle Asia, Kazakhstan, and western Ukraine [Bondarenko 1992].

Pachyhelioplasma podolica Bondarenko, 1985 (Fig. 3, *p-s*)

The holotype is described in the paper by Bondarenko [1985].

Diagnosis. The polyparies have different size and shape; most colonies have ligiform structure with outgrowths. The diameter of cross-sections of corallites is nearly 1 mm. The corallites are curved in accordance to the forms of polyparies. The 12 septa are long reaching half the size of the corallites radiuses (Fig. 3, *p*). The septa often end in spikes. The walls of corallites are thickened, especially in the dark zones. The diaphragms are oblique and rare; their number in light zones is 7 on 2 mm of high parasiphonolites. The parasiphonolites have polygonal cross-sections. The thickness of dark zones is less than 1 mm (Fig. 3, *r*).

Remarks. Diversity manifested in the different construction of the dark and light zones. Firstly, dark zones are near twice as thick as the light zones. Secondly, the structure in the light zones often can be reduced, especially of the septa, which is well visible in Fig. 3, *r-s*. The finds were extracted from detritic limestones with tabulata and rugosan corals, stromatoporans, brachiopods and other fossil fauna [Tsegelnjuk et al. 1983].

Stratigraphical range. S_3př, Dzvenihorod Formation.

Geographical distribution. Outcrops No. 45 near Dzvenihorod Village; boreholes No. 1P, depth 1099–1102 m. Location shown in Fig. 1.

Genus ***Helioplasma*** Ketnerova, 1933

Type species—*Helioplasma kolihai* Ketnerova, 1933, text-Fig. 1–2; Lectotype (Galle, 1969), pl. I, Fig. 1; pl. II, Fig. 4; pl. III, Fig. 1–4; coll. Ketnerova No. K 15 (National Museum, Prague, Czech Republic); Upper Koneprussian limestone, D_1lh; Bohemia, Barrandien, Golden Hill (Zlaty Kun') Golden Horse quarry near Koneprus [Bondarenko 1992, pl. 22, Fig. 2, text-Fig. 21].

Helioplasma: Ketnerova, 1933: 181–182; Sokolov, 1955: 80, 1962: 278; Bondarenko, 1963*b*, 1966: 193; Galle, 1969:169–170; 1973: 33; Flugel, 1970: 126; Dubatolov, Ivanovsky, 1977: 44.

Bogimbailites (?): Bondarenko, 1966: 192.

Description. The corallites are located in the colony in different ways: separately or contacting each other. The corallites cross-sections are starry. The septa have sawtoothed look (or rows of septal needles). The septa are represented by plates with spiky edges, but sometimes solitary spikes are visible. The tabulae are complete (or occasionally interrupted), usually oriented upward in light zones and slightly downward in dark zones. The heteromorphic elements are represented by parasiphonoliteses in two variants: polygonal in cross-section with horizontal diaphragms and elongated in cross-section with bubble-like diaphragms. The bubble-like developments can be different in horizontal and vertical directions. Occasionally, it is located in the early astogenesic zone, in the base of the colony, and dark zones. Coenenchima ususally consist of thin tubes like in *Heliolites*, and tubes with blisters. Sometimes the walls of coenenchima tubes are interrupted and diaphragms become vesiculate tissue, which fill the place that was released.

Composition: *Helioplasma kolihai* Ketnerova, 1933, D_1, Czech Republic; *H. aliena* Galle, 1973, Bohemia, Barrandien, Limestone with Acanthopyge, D_2eif; *H. domestica* Bondarenko, 1966 and *H. indotata* Bondarenko, 1966, Anasui Horizon, Kazakhstan; *H. propinqua* [Bondarenko 1966], Superanasui Horizon, Kazakhstan; *H. dnestriensis* [Bondarenko 1981], Ukraine, Podillia, Dzvenyhorod Formation, S_3př; [Bondarenko 1981, 1982, 1986, 1987; Bondarenko, Sladkovskaia 1983]; *H. domesticum* Bond., 1966, Kazakhstan, southern outskirts of Karaganda basin, Ainasu and Kokbaital horizons, D_1gd [Bondarenko 1992]; *H. aliena* Galle, 1973, Middle Devonian, in Barrandien; *H. bondarenkoi* Grytsenko & Rudenko sp. nov., Upper Silurian, Přidoly, Rashkiv Formation of Podillia, S_3př.

Remarks. The genus *Helioplasma* Ketnerova differs from representatives of the genus *Heliolites* Dana by the structure of coenenchima; from the genera *Plasmopora* Milne-Edwards & Haime, *Pseudoplasmopora* Bondarenko, and *Squameolites* Bondarenko by the absence of aureole that surrounds the corallites; from *Helioplasmolites* Chekhovich by the absence of intensive reduction of the wall of coenenchimal tubes; from *Bogimbailites* Bondarenko by the absence of elongated and curved in transverse sections coenenchimal structures. The researchers before had not seen or paid attention to blisters in the coenenchimal tubes, because among the corals described under name *Heliolites* could be representatives of the genus *Heliolasma*.

Helioplasma carinata Grytsenko & Rudenko sp. nov. (Fig. 3, *e–g*)

Holotype: GD No. 1986/5247, outcrop No. 39/12R, Rykhta Formation, Grinchouk Subformation, transverse section: Fig. 3, *e*—dark zone (12 siphonolites around corallites, thick walls, bubble diaphragms; and light zone with thin walls); Fig. 3, *f*—GD No. 1986/5247a, mostly dark zone (walls of corallitesare wavy; siphonolites have different size and crossed by bubble diaphragms (Fig. 3, *g*—thin section GD No. 1986/5247b).

Etymology. The species name is derived from Latin 'carinae' (plural)—longitudinal or transverse developing on lateral surfaces of septa.

Description. The colonies have medium sizes. The corallites are located in the colony separately at distances of 4–6 rows of parasiphonolites, and surrounded by corona-like rings of parasiphonolites, which are much bigger than other ones. The corallites cross-sections are starry and wavy in the light and dark zones, respectively. The shapes of cross-sections are different and can be representatives of different species, but the thin sections were made from one colony. The cross-sections of parasiphonolites in the ring of aureole are of nearly 0.5 mm, while others tubuli are smaller (0.2–0.3 mm). The tabulae are thin and deformed. The diaphragms are flat in the light zones and blister-like in the dark zones. The walls of coenenchimal tubes (parasiphonolites) are mostly not reduced, but reduced somewhere in the dark zones. The seasonal variability is reflected in the zonal structure of polipary. The septal apparatus and blister-like structure are more developed in the dark zones. In Fig. 3, *g*, the upper left corallite less folded and having less developed septa, but visible development of carina. The corallites located on left lower angle have almost starry look (in the light zone). Two other corallites on the same picture in the right lower corner (dark zone)—there corallites are filled by septal spikes and surrounded parasiphonolites have bubble-like diaphragms, which are visible in the picture as little rings. In Fig. 3, *e–g*, most space in the pictures is represented by dark zones beside the right lower part of Fig. 3, *e* where only coenenchima without corallites can be seen. Other spaces in both picture show thickening of walls of parasiphonolites and many small vesicles inside ones.

The specimen was found in association with remains of many corals, including solitary Rugosa, Tabulata, and Stromatoporata, Bryozoa, and Crinoidea detritus. It is detritic facial zone. The upper part of the Grinchouk Subformation is rich in fossil corals; besides the described here species there are *Favosites* sp., *Syringoheliolites contrarius* Bond., *Rhizophyllum gothlandicus* Roemer and many others which are found in the detritic nodular marly limestones.

Remarks. The described species differs from *H. kolihai* Ketnerova by smaller diameter and rarer location of corallites, and other metric features; from *H. aliena* Galle by longer septa, lesser level of blisters appearance in the tubes; from others species of *Helioplasma* described by Bondarenko [1966] by longer septa and other features. The closest species is *Bogimbailites sytovae* Bondarenko, but it differs by having a bigger size (2.0–2.2 mm), more close location of corallites, more developed thickness of skeletal elements in the dark zones and appearance of squamulae among septa.

Stratigraphical range. S_2ld, Rykhta Formation, Grinchouk Subformation.

Geographical distribution. Malynivtsy Village, Podillia, Ukraine.

Superfamily **Yanetellacea** Voulykh, 1980

Diagnosis. The polyparies have various forms to conifers with outgrowths except branchy and incrusting. The structures of the vertical skeletal elements in one colony are changing in the cyclomorphosis from homogeneous grain and fibrotic to trabecular, bacular, and trabecular-like.

Composition. Inoporidae Ospanova, 1979; Yanetellidae Voulykh, 1980; Ellisitidae Dixon, Bolton, Copper, 1986.

Remarks. Yanetellacea differ from Fuynolitacea by the absence of incrusted forms of polyparies; from Siberiolitacea it differs by the absence of branchy and cylindrical colonies. A sudden change of vertical skeletal elements in the cyclomorphosis is characteristic for the Yanetellacea. The structure has homogeneous grain and fibrotic types in the light zones; and its changing into trabecular, bacular, and trabecular-like in dark ones. The same sequence observed in the astogenic changes.

Stratigraphical range. O_2c_1–S_3př.

Geographical distribution. Canada, Ural, Tajikistan, Ukraine (Podillia).

Family **Inaporidae** Ospanova, 1979

Diagnosis. The walls of the corallites are independent closed or dependent interrupting. The walls could be surrounded by chaines of vesicles. The numbers of septae are 6 or 12, which represented by trabecular-like structure. The septa could be spiky or plate. The tabula are flate, interrupted or vesicles. The herteromorphic components represented by different cystolites or parasiphonolites (rarely). The structures of vertical skeleton elements represented by homogeneous grain, and fibrotic to trabecular, bacular, and trabecular-like in the one colony.

Composition. *Concavites* Bondarenko et Minzhin, 1981; *Oskaria* Ospanova, 1983, *Innapora* Leleshus, 1974; *Chekhovichia* Boweld, 2015; *Dilites* Bondarenko et Minzhin, 1981.

Remarks. The Inaporidae differs from the Yanetellidae and the Ellisitidae by presence chaines and colones of vesicles arround corallites, which in septal zones filled by fibers and thin trabeculas, and developed rods of trabecular-like stracture. The *Chekhovichia* refers conditionally to Inaporidae because it has only chaines of vesicles but rods of trabecular-like stracture not yet observed. The *Dilites* has colones of vesicles, but type of filling is unclear.

Stratigraphical range. O_2c_3- S_3př.

Geographical distribution. Kazakhstan, Middle Asia, Kuznetsk Basin, Mountaine Altaj, Tuva, Mongolia, China, Australia, and (?) Norway.

Genus ***Chekhovichia*** Boweld, 2015 (n. subst. pro *Rotalites* Leleshus, 1970, *non* Lamarck, 1801)

Type species, by original designation: *Propora nuratensis* Chekhovich in Kovalevsky & al., 1960 (p. 217 pl. 43, Figs. 1–2.)

Diagnosis: see Leleshus, 1970: 97, emended by Bondarenko, 1992: 94. The shape of little polyparies are incorrect near-sphaerical, hemisphaerical, and nodular. The characteristic feature is the look of the corallites, like a gear with 12 cloves. The walls are unequal with longitudinal folds. The thickness of the corallites walls is more than the thickness of wall tubes and dissepiments in the coenenchima. The septal spines are rare or absent. The tabulae mostly have horizontal position, flat or slightly concave; they can be vesiculate in the near periphaerical zone. The coenenchima consist of vesicules (cystolites).

Composition: *Chekhovichia nuratensis* (Chekhovich) and *Chekhovichia asiaticus* (Chernova) found in the Ludlow Tian-Shan, and *Chekhovichia implexus* Grytsenko found in Přidoly Podillia and Belarus.

Remarks. The species differ from other genera of the family Proporidae by the following: festone cross-sections from *Propora* M. Edwards et Haime; by solid walls from *Innapora* Leleshus, 1974; more clear solid walls and more simple tabulae from *Thaumatolites* Yanet in Sokolov, 1955.

Stratigraphical range. S_{2-3}.

Geographical distribution. Middle Asia, Ukraine (Podillia) and Belarus.

Chekhovichia implexus Grytsenko, 2014 (Fig. 4, *d-g*; Fig. 5, *k*; pl. 1)

Holotype NMNH GD No. 1986, thin sections 459, borehole P–1 (Pidhaitsy), depth 1185 m, Ternopil Oblast; borehole L–6 (Locachi), interval 1703–1706.6 m, Volyn Oblast—Upper Silurian, Přidoly Stage (S_3př), Varnitsa Formation.

Description. The polyparies mostly have middle sizes, incorrect nodular, near-spherical, and/or hemispherical shapes. The polipary sizes are 30–40 mm (height), 50–150 mm (cross-sections), and possibly more. The corallites are comparably big, limited by thin or middle-thick walls waved in cross-sections. They are located comparably rare. The coenenchima conists of vesicles. The tabulae spread in different zones of corallites with different distances (in dark zones—closer, somewhere

vesiculate, in light ones—freer, slightly concave). The septal elements are absent or not distinct (the waved walls play the role of the septa). Twelve extrathecal ribs develop in the dark zones. The sizes of structural elements are summarised in Table 1. The age changes are very distinct. The neanic stage of the astogenic development differs by smaller size of corallites compared with the efebic stage (Fig. 4, *d-f*; Fig. 5, *k*, thin section No. 1986/1307). The vesiculate tissues on the neonic stage consist of very few blisters (vesicles). Protocoralite has a thick wall. Seasonal changes shown by periodic increase and decrease in the size of blisters and in changing by the degree of waviness of corallites walls (in dark and light zones).

Remarks. The new species differs from *R. nuratensis* (Chekhovich) by smaller cross-section of corallites, which are located rarer. *Ch. implexus* Grytsenko & Rudenko sp. nov. differs from the type species by the absence of second order corrugating. From the close species, *Ch. asiaticus* (Chernova) it differs by smaller size of corallites and less thick walls.

Twelve specimens were found and 20 oriented thin sections were made. The spesies was found in clayey-detritic limestones with remains of Bryozoa, branching Tabulata, solitary Rugosa, and lense-like colonies of Heliolitida in moderately shallow water facial zone.

Note. Usually, for tabulate coralls, zonality is visible in the thin sections as alternation of dark and light zones. The intensiveness of thick skeletal tissue development depends on the reproductive activity of corals. The slow growth rate is connected with seasonal changes [Preobrazhenskiy 1967, Bondarenko 1978]. In part of polyparies capsules were found—possibly planulas, i.e. fossil larvae [Grytsenko 1978].

Stratigraphical range.Upper Silurian, Přidolian Stage, Varnitsa and Darakhiv[1] Formations.

Geographical distribution. Middle Asia, Ukraine (Podillia), Belarus.

*Table 1.***The measurements of skeletal elements of** *Chekhovichia implexus* **(mm)**

Таблиця 1. **Виміри розмірів елементів скелету** *Chekhovichia implexus* **(в мм)**

Measurements	No. of thin sections		
	1305–1307	2284–2288	840
Diameter of corallites	1.3–1.6	1.2–1.4	1.3–1.5
Distace between corallites	0.7–1.8	0.4–1.7	0.7–1.7
Density of corallites per 1 cm^2	10–11	10–13	—
Wall thickness	0.05–0.10	0.05–0.10	0.05–0.10
Number of tabulae per 5 mm	10	12	9–13

Family **Yanetellidae** Voulykh, 1980

Composition: *Acdalina* Leleshus & Ospanova, 1979, O_3a_2; *Yanetella* Voulykh, 1980, S_3př.

Stratigraphical range. O_3a_2, S_3př.

Geographical distribution: Middle Asia, Urals, Ukraine (Podillia).

Genus ***Yanetella*** Voulykh, 1980

Type species—*Propora uralica* Yanet, 1977, pl. II, Fig. 2.

Holotype. UTGM No. 1017/305, 306, the upper part of the Kolonga Formation, S_3př; Eastern slope of Middle Ural Mountains (pl. 34, Fig. 3; pl. 36, Fig. 3).

Description. The corallites are located separately. In the light zones, the cross-sections of corallites are irregularly curved and round; the walls are thin, from independent (usually) to dependent (rarely); the role of septa is played by folds of walls; the tabulae are complete, horizontal, interrupted and bubble-like, sometimes separated on axial and peripherical areas; heteromorphic components are represented by cystolites, usually conical, covered by spikes on the top; the structure of vertical skeletal elements is fibrotic. In the dark zones, the cross-sections of corallites are regularly waved and folded; the walls of corallites are thick and independent; the septae are represented by twelve coarse ribbed developments; the tabulae are interrupted by flate-bubble-like elements; heteromorphic components are represented by spiky crust on the top of cystolites; the structure of vertical skeletal elements are trabecular, trabeculoid and bacular.

[1] The Darakhiv Suite is distributed in the eastern slope of the Lviv Paleozoic Depression [Gozhyk 2013].

Composition. The type species from the upper part of Colonga and lower part of Petropavlovka Formation; *Yanetella dryganti* Grytsenko & Rudenko sp. nov.

Stratigraphical range. S_2ld–S_3př.

Geographical distribution. Urals, Ukraine (Podillia).

Yanetella dryganti Grytsenko & Rudenko sp. nov. (Fig. 3, *a, b*)

Holotype. NMNH GD No. 1986/4364, 4366, Malynivtsy Group, Rykhta Formation, Grinchuk Subformation; Podillia borehole KP–2, depth 1187 m: No. 4364—transverse section; No. 4366—longitudinal section.

Etymology. The species name given in honour of Danylo Drygant (Ukrainian palaeontologist, specialist in conodonts).

Description. The corallites (d = 2.0–2.5 mm) are located separately and have rings with 20–24 cystolites around and 2–3 rows of cystolites among each other. In the light zones, the cross-sections of corallites are irregularly curved and round; the walls are thin, longitudinally waved, independent (usually); the role of septa is played by folds of walls; the tabulae are complete, horizontal; interrupted and bubble-like, sometimes separated on axial and peripherical areas; heteromorphic components are represented by vertical columns of cystolites, which usually have different cross-sections; the structure of vertical skeletal elements is not clear. In the dark zones, the cross-sections of corallites are regularly waved and folded; the walls of corallites are thick and independent; the role of septa is played by twelve coarse ribbed developments; the tabulae are complete, horizontally flat, weakly convex; heteromorphic components are represented by vertical columns of cystolites, which usually have different cross-sections; the structure of vertical skeletal elements is not clear. Number of tabulae is 10 per 5 mm.

Stratigraphical range. S_2ld (Rhykhta Formation).

Geographical distribution. Ukraine (Podillia).

Family **Plasmoporidae** Bondarenko, 1963

Diagnosis. Polyparies are different in shape—chemisphaerical, lens-like, and cylindrical, excluding incrusting ones. Corallites are located separately. The structure of walls and septa are equal. The septa are represented by simple needles, squamoidal needles with thickened bases, plates or can be absent. The siphonolites, usually, are polygonal in cross-section. The corallites are surrounded by coronas, aureoles and diadems (tiaras). The colonies are of tetramorphic type [Bondarenko 1992].

Remarks. For comparison, we give other approaches for the family Plasmoporidae Wentzel, 1895, which has the following diagnosis: corallites are located separately; they have wavy, folded, and starry cross-sections. The coronas, aureoles and diademas are characteristic for the family. They could be present in the entire colony or only in the dark zones.

Composition. *Plasmopora* Milne-Edwards et Haime, 1849; *Pseudoplasmopora* Bondarenko, 1963; *Sideriolites* Bondarenko, 1992; *Amphilites* Bondarenko, 1975.

Remarks. The family differs from Heliolitidae and Stelliporellidae by the development of coronas, aureoles, and diadems around corallites.

Genus ***Plasmopora*** Milne-Edwards et Haime, 1849

Plasmopora: Milne-Edwards et Haime, 1849: 262; 1850: lix; 1851: 74; Počta, 1902: 300; Kiaer,1903: 275; Lindstroem, 1899: 181; Shimer and Shrock, 1944: 103; Sokolov, 1950: 140; 1955: 82; 1962: 279; Lecompte, 1952: 535; Stumm, 1962: 4–5; Bondarenko 1963: 49–50.

Type species—*Porites petalliformis* Lonsdale, 1839; Wenlockian of England.

Holotype. *Porites petalliformis* Lonsdale, 1839: 687, pl. 16, Fig. 4, 4a is probably stored in the Geological Society of London. There is another mention of storage in the Museum of Practical Geology in the Geological Survey of UK [Dubatolov, Ivanovsky 1977].

Composition: *Plasmopora petalliformis* (Lonsdale) from the Wenlockian of England, Ternava Formation of Podillia, Silurian of North America; *P. scita* Milne-Edwards et Haime from Upper Llandoverian-Wenlockian of England and Sweden (Gotland Island), Upper Llandoverian of Norway; Lower Ludlovian of England,

Ternava Formation of Podillia; *P. exselsa* Počta, from Lower Ludlovian of Bohemia and *P. nakamurai* Ozaki, found in basal conglomerate of Mesozoic in Korea.

Remarks. *Lamionoplasma* Bondarenko, 1963 is the closest genus, but it differs by the development of septal plates dissecting corallites close to the axis.

Stratigraphical range. S_{1-2}.

Geographical distribution. England, Sweden, Czech Republic (Bohemia), Ukraine (Podillia), North America, Europe, Korea.

Plasmopora petalliformis Milne-Edwards & Haime, 1849 (Fig. 5, *i–j*)

Porites petalliformis Lonsdale, 1839: 687, tabl. 16, Fig. 4, 4a;

Plasmopora petalliformis Milne-Edwards et Haime, 1849: 262; 1850: LIX; 1856: 253, pl. LIX, Fig. 1a, 1c; Lindstroem, 1899: 77, pl. VI, Figs. 1–12;

Palaeopora petalliformis: MacCoy, 1851: 17.

Diagnosis. The polyparies are free, and the shape is close to hemispherical, the flat basal side is covered with concentrical epitheca. The septae are rudimentary. The tabulae have a horizontal position. The walls are thin. The ridges of calises are not distinct. The corallites are connected by vertical-radial plates among which are other horizontal plates [Milne-Edwards et Haime, 1849: 262; Dubatolov & Ivanovsky 1977: 69].

Description. The polyparies are of small and middle sizes; hemispherical and lens-like shapes. Its diameter is nearly 30 mm, and its height is about 20 mm. The maximum size is 300 x 200 mm. The basal epitheca is preserved (not destroyed). The corallites have cylindrical shapes surrounded by star-like aureole. The diameter of the corallites is 1.3–1.8 mm, but mostly about 1.5–1.6 mm. The distance among corallites is 1–2 mm. There are 8–10 units of corallites per 1 cm^2. The corallites are surrounded by 12 extrathecal plates. The walls of corallites are thin, 0.05–0.10 mm. The thickness of extrathecal plates and vesicles (blisters) is not more than 0.05 mm.

The tabules have a concave shape and are separated from one another by 0.2 to 0.8 mm. The vesicular tissue consists of vertical rows of blisters. The size of separate vesiculae in the central part of the colony is nearly 0.5 mm, but in the peripherical part — dissipiments are more in size and without regular orientation. The needles are usually distinct and form 20 rows in which every niddle is bent at an angle of 30–45^0. We have 6 specimens from 3 boreholes, and 8 thin sections were made.

Remarks. The described specimens do not differ in detail from the species in the collection of Lindsrtoem [1899]. The species differ from other ones by: less distance among corallites in *P. calyculata* Ldm; less developmet of trabecula (needles) in *P. foroense* Ldm; less distance among corallites and absence of separated trabecula—from *P. scita* Milne-Edwards et Haime.

Stratigraphical range. S_1w, Ternava Formation.

Geographical distribution. England, Sweeden, Ukraine (Podillia).

Order **Heliolitida** Fresh, 1897

Diagnosis. The colonies have different habitus, including incrusting and branching. The vertical skeleton elements have homogenous, granular, and fibrous structures in all colonies. The corallites are located separately or in close contact to each other. Their cross-section differs from rounded-polygonal to starry. The number of septa is equal to 12, rarely more. Among the septa could be present two orders (i.e. alternation of long and shorter one). The siphonolites are developed. O. B. Bondarenko included the following families in the order: Pseudoplasmoporellidae Bondarenko, 1963; Heliolitidae Lindström, 1873; Stelliporellidae Bondarenko, 1971 [Bondarenko 1992].

Remarks. The order differs from orders Coccoseridida and Proporida by features of the skeletal tissue of vertical elements—septa, wall of corallites, and heteromorphic elements. The order Heliolitida has a lesser diversity of skeletal tissue than Khangailitida, but the corresponding homohenous, granular, and fibrous tissue is similar. The difference is that Heliolitida have only siphonolites but absent stages of prosiphonolites, cystolites and parasiphonolites. The siphonolites have different cross-sections. The axial structures are mostly absent.

Stratigraphical range. S–D.

Geographical distribution. Cosmopolitic.

Family **Heliolitidae** Lindstroem, 1873

Diagnosis. The colonies have different habitus except incrusting. The corallites are located separately. The structure of corallites walls and septa are equal in most cases. The septa are represented by spikes, squamulae, and plates; or could be absent.

Composition: *Heliolites* Dana, 1846, *Paolites* Bondarenko, 1992, *Vishkilites* Bondarenko, 1983, *Incendites* Serezhnikova, 1992, *Heliolitella* Lin in Li *et al*., 1975, *Agallelites* Bondarenko, 1992, *Okopites* Bondarenko, 1978, *Dnestrites* Bondarenko, 1978, *Paraheliolites* Thanh, 1966, *Bogimbailites* Bondarenko, 1966, *Pachycanalicula* Wentzel, 1985.

Remarks. The family Heliolitidae differs from Pseudoplasmoporidae by the absence of coronas, aureoles and tiaras; from Stelliporellidae—by the absence of different axial complexes in the central part of corallites.

Stratigraphical range. S–D.

Geographical distribution. Cosmopolitic.

Genus ***Agallelites*** Bondarenko, 1992

Type species—*Heliolites irregularis* Wentzel, 1895 pro *Heliolites interstinctus irregularis* Wentzel, 1895, neotype chosen by Galle, 1973, pl. IV, Figs. 3–4 Prague Geological Academy No. 317; Bohemia, outcrop 'V Kozle'; upper part of Liten' formation, S_1w [Bondarenko 1992, pl. 41, Fig. 2].

Diagnosis. The polyparies are disk-like or nodular. The cross-sections of corallites are rounded. Tabularial walls are straight, slender curved, and thicker than walls of siphonolites. The septa lack both light and dark zones. Tabulae are mainly oriented horizontally. The units of coenenchima (siphonolites) differ in shape and size (from regular polygonal to elongated, and meandric). The diaphragms have a horizontal orientation.

Remarks. Genus *Agallelites* differs from other genera of the family by thick and smooth walls of corallites without septa in the corallites.

Stratigraphical range. S–D.

Geographical distribution. Cosmopolitic.

Agallelites leonidi Grytsenko & Rudenko sp. nov. (Fig. 6, *a-c*)

Holotype. NMNH Collection GD No. 1986/9996, 9997a, 9997b. Borehole 5414, depth 579 m, Rhykhta Formation (S_2ld).

Etymology. The species name is given to honour our collague Leonid Konstantinenko.

Diagnosis. Corallum small, cross-sections 0.9–1.1 mm, lacks any septal developments. Tabulae have a concave shape and their density is nearly 10 per 2 mm. The distance among corallites corresponds to 4–5 rows of siphonolites. Zonality is emphasised by dark tabulae and by closer distance among diaphragms in polygonal siphonolites.

Remarks. The species differs from others species of the genus by much smaller corallites and relatively bigger distance among them.

Stratigraphical range. Silurian, Rhykhta Formation, Podillia, boreholes: 5463, depth 248; 5414, depth 579 m; 5351, depth 441 m; 3655, depth 351.9 m.

Geographical distribution. Ukraine (northen Podillia).

Agallelites petri Grytsenko & Rudenko sp. nov. (Fig. 5, *a, b*)

Holotype. NMNH Collection GD No. 1986, thin sections 5819–5823. Borehole 3655, depth 351.8 m, Tsviklivtsy Formation.

Etymology. The species name is given to honour Petro Tsegelnjuk, our colleague and chief of the team.

Diagnosis. Corallum of medium size, the cross-section is 1.3–1.4 mm, lacks any septal developments. Tabulae has concave shape and a density of 5 per 5 mm. The distances among corallites corresponds to two rows of siphonolites, which often have an irregular shape. The walls of corallites are twice as thick as the walls of siphonolites.

Remarks.The species differs from other species of the genus by the medium size of corallites and relatively closer distance among them.

Stratigraphical range. Silurian, Tsviklivtsy Formation and its analogues, (S_2ld_2), boreholes: 3655, depth 351.8 m; cross-sections 5819–5823; 1871, depth 221.7 m (14 m lower M–5) and others finds.

Geographical distribution. Ukraine (northern Podillia).

Genus ***Okopites*** Bondarenko, 1978

Type species—*Okopites okopiensis* Bondarenko, 1978, CGM No. 116365/1, Rashkiv Formation, layer 133, S_3př, Podillia, the left bank of the Dnister River, near the village of Okopy [Bondarenko 1992, pl. 2, Fig. 1, text-Fig. 34.*1*, 35.*1*].

Diagnosis. The corallites are located separately. The cross-sections of corallites vary from wrong-wavy to starry-folded in adult stage of colony development. The septa are represented by spikes, which are steeply oriented upward and sometimes united into fragments of short plates. The complete tabula changes from flat to arc-curved. The siphonolites are different in shape and size; the cross-sections are different in shape (from elongated-curved to weakly elongated and polygonal). The diaphragms are complete and have flat to weakly curved form; a few are interrupted.

Composition. Bondarenko [1992] listed a number species and subspecies from Eurasia.

Remarks. The species differs from *Dnestrites* by the septal apparatus, which is represented by upward oriented spikes. *Okopites* has no septal plates and axial structures. *Paraheliolites* has spikes oriented obliquely upward or has no spikes; siphonolites are the same in shape and size.

Stratigraphical range. S_2ld–D_1lh.

Geographical distribution. Ukraine (Podillia), Central Kazakhstan, Urals, Middle Asia (?), China, Australia.

Genus ***Dnestrites*** Bondarenko, 1978

Type species—*Dnestrites transites* Bondarenko, 1978, pl. II, Fig.3, text-Fig. 3; the upper part of Troubchin Formation, bed 184, S_3př; Podillia, left bank of the Dnister River, a ravine between the villages Dzvenyhorod and Dniestrove [Bondarenko 1992: pl. 42, Fig. 2, text-Figs (34. *2, 3*; 35. *2*].

Diagnosis. The corallites are located separately. The cross-sections of corallites are weakly waved at the beginning of the development of colonies, folded, and starry on other parts. The septae are represented by thin plates with spikes on the edges. The plates are united in the axial zone. The axial structures developed in dark zones. The tabulae are different in the light and dark zones.

Stratigraphical range. Troubchin and Dzvenyhorod Formations; Xibiehe Formation.

Geographical distribution. Ukraine (Podillia). China (Inner Mongolia).

Dnestrites transites Bondarenko, 1978 (Fig. 5, *p–s*)

Description. The corallites are located separately but close to each other (1–2 rows of siphonolites/cystolites among neighbouring corallites). The cystolites are more characteristic for dark zones. The cross-sections of corallites are 1.6–1.8 mm. The walls are weakly waved at the beginning of colonies development, folded, and starry on other parts. The septa are represented by thin curved plates with spikes on the edges. The plates are united in the axial zone (Fig. 5, *s*). The complexly built axial structurs are developed in dark zones. They are constructed by septal plates and convex tabula. The axial complex is oriented upward like spruce branches (Fig. 5, *s*). The tabulae are different in light and dark zones, flat and convex, accordingly (Fig. 5, *r–s*). We made 5 thin sections from 2 specimens collected in an outcrop on the left bank of Dnister River near the village of Dzvenyhorod.

Remarks. Bondarenko [1978] described another species *D. expectatus* Bondarenko, 1978, which we consider to belong to the type species as its features are within the limits of variability of the type species.

Stratigraphical range. Upper Silurian, Přidoly (S_3př), Dzvenigorod Formation.

Geographical distribution. Ukraine (Podillia).

Genus ***Paraheliolites*** Tong-Gzuy Than, 1966

Type species—*Heliolites (Paraheliolites) minutus* Tong-Gzuy Than, 1966 a, pl. 29, Fig. 2; BX No 311/25, Miale Horizon, D_1pr; North Vietnam, Baktkhai Province [Bondarenko 1992: pl. 40, Fig. 2].

Diagnosis. The corallites are located separately. The cross-sections of corallites are rounded, or weakly folded. The walls have no longitudinal curves or are weakly folded. The septa are spiky and oriented oblique upward or can be absent. The tabulae are completely oriented horizontally, or concave and can have solitary separated spikes. The siphonolites have a prismatic shape with equal polygonal or rare elongated cross-sections. The thin walls of siphonolites are thickened in the dark zones and thus the inner space have a rounded-polygonal look. The complete diaphragms are oriented horizontally, are weakly concave or convex.

Composition. *Heliolites (Paraheliolites) minutus* Tong-Gzuy Than, 1966; *Paraheliolites balkhashensis* Kov., 1975, Kazakhstan, Akkan and Kokbaital Horizons, S_2ld–D_1lh; *P. barrandei* sensu Tong-Gzuy Than, 1988, non *P. bohemicus* (Wentzel, 1895); Bohemia, Barrandien, the upper part of Liten Formation, S_1w; *P. pachycanaliculoides* Barskaya, 1963, Altay Mountains, S_2ld_1; Podillia Troubchin and Dzvenyhorod Formations (S_2ld_3?)–S_3př [Bondarenko 1982b, 1983a]; *P. scaliensis* Bondarenko, 1985a; Podillia, Troubchin and Dzvenyhorod Formations (S_2ld_3?)–S_3př; and many others from Eurasia and Australia.

Remarks. The genus *Paraheliolites* was separated basen on the development of septal spikes or their absence, which differs it from the genus *Heliolites* that has plate septa (Tong-Gzuy Than, 1966). From the very beginning, Tkhan considered that genus as a subgenus within *Heliolites* [Bondarenko 1992].

Stratigraphical range. S_1w–D_1lh.

Geographical distribution. Cosmopolitic.

Paraheliolites scaliensis Bondarenko, 1985 (Fig. 6, *d–f*)

Diagnosis. The curving corallites are located separately. The cross-sections of corallites are rounded, or weakly folded. The diameter is 1.2–1.4 mm. The corallites are separated from each other by 1–2 rows os siphonolites. The walls have no longitudinal curves or are weakly folded. The septa are spiky and oriented oblique upward or can be absent. The tabulae are completely oriented horizontally or concave and with solitary separated spikes. The siphonolites have a prismatic shape with equal polygonal or rare elongated cross-sections. The thin walls of siphonolites are thickened in the

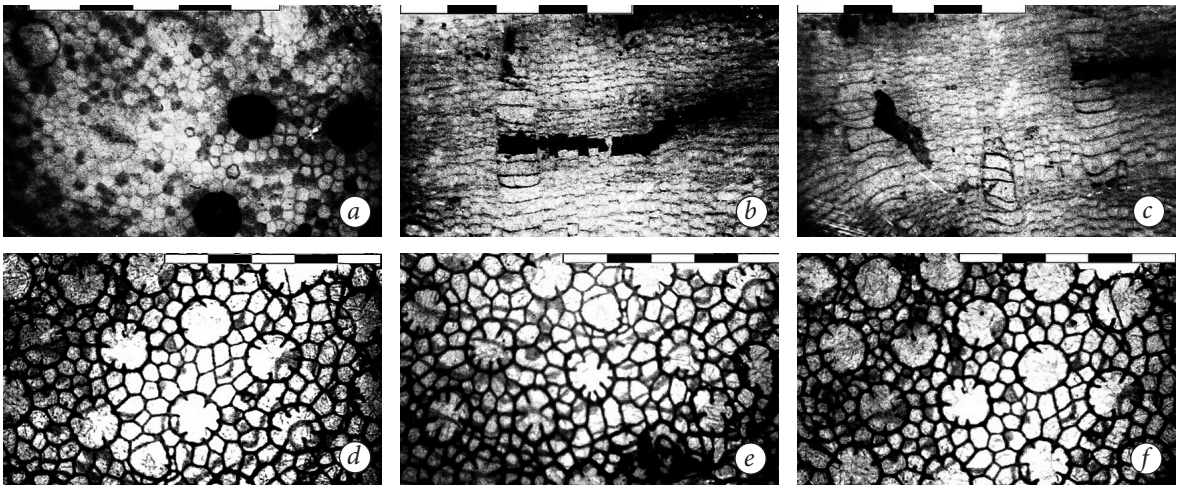


Fig. 6. The structure of the described species: (*a–c*) *Agallelites leonidi* Grytsenko & Rudenko sp. nov., Malynivtsy Series, Rhykhta Formation (S_2kn_3), borehole No. 5414, depth 579 m; *a*—No. 9996b, transverse section; *b*—No. 9997a, longitudinal section; *c*—No. 9997b, longitudinal section; (*d–f*) *Paraheliolites scaliensis* Bondarenko, 1985. Přidolian Series (S_3př), Dzvenigorod Formation, outcrop 45 (Dnistrove); transverse sections: No. 5017, No. 5017a, and No. 5017b. (Scale bar in all figures 1 mm).

Рис. 6. Будова описаних видів (номери свердловин, шліфів та стратиграфічне положення зазначене в підписах англійською, поділки масштабу — 1 мм, довжина лінійки 5 мм).

dark zones and thus the inner space have a rounded-polygonal look. The complete diaphragms are oriented horizontally, are weakly concave or convex.

Remarks. The species differs from *P. pachycanaliculoides* Barskaya by larger diameter of the corallites and less developed spiky septa.

Stratigraphical range. Trubchin and Dzvenigorod Formations (S_3př).

Geographical distribution. Ukraine (Podillia).

Genus ***Bogimbailites*** Bondarenko, 1966

Heliolites: Weissermel, 1938

Type species—*Bogimbailites sytovae* Bondarenko, 1966: 191, pl. XXXII, Figs 1, 4. Lower Devonian, Gedinian, Isen' Formation, Superanasui Horizon, Zone *Bogimbailites sytovae.* Southern ridge of Karaganda Basin, Upper Burnak River, 5 km north-east of the ruins of Bogimbai.

Diagnosis. Polyparies are nodule-like. The corallite walls are waved, septal formations are represented by needles, which are broader (like squamulae) near the base. The walls of coenenchimal tubes are reduced. As a result, it looks like a meander or has a sponge-like appearance in cross-section. The diaphragms are horizontal in the light zones and reduced flat-blistered in the dark zone. The tabulae are complete or interrupted, horizontal flat or curved on different sides. The genus *Bogimbailites* occupies an intermediate position between *Helioplasmolites* Chekhovich and *Helioplasma* Ketnerova. It differs from both by periodic development of blisters in diaphragms and features of walls reduced in sipholites.

Remarks. O. B. Bondarenko presented information about the holotype: 'Upper Silurian, Ludlow Stage, Isen' Formation; Lower Devonian, Gedinian, Superainasu Horizon, Zone *Bogimbailites*' [Bondarenko 1966: 191]. It is incorrect, and could be explained by a discussion about the age 'Superainasuisky' Horizon, which, as shown by researchers of the Silurian and Devonian of Kazakhstan, corresponded to early selected Kokbaital Horizon, which, in turn, correlates with the Borschov Horizon in Podillia, the lower part of Lokhovian of the International Stratigraphical Chart [Bondarenko *et al*. 1975: 21–26].

Composition: *Bogimbailites sytovae* Bondarenko, 1966, Gedinian of Kazakhstan. *Heliolites* sp. nov. described by W. Weissermel on the opinion of O. B. Bondarenko [Weissermel 1938; Bondarenko 1966], and the new species *B. bondarenkoi* Grytsenko & Rudenko sp. nov from Rushkiv Horizon, Varnitsa Formation.

Stratigraphical range. S_3př–D_1lh.

Geographical distribution. Kazahkstan, Ukraine (Podillia).

Bogimbailites bondarenkoi Grytsenko & Rudenko sp. nov. (Fig. 5, *l*; Fig. 6, *a*; *Table 2*)

Holotype. NMNH Collection GD No. 1986, thin section 4050, 4050a; Upper Silurian, Přidolian, Varnitsa Formation, Ternopil Oblast, borehole 6, depth 157.4 m.

Etymology. The species name is given to honour Olga Bondarenko, a famous palaeontologist and specialist in the study of Heliolitoidea.

Diagnosis. The corallites sections are wavy and folded; their diameter is 1.5–1.6 mm. The corallites are surrounded by a ring of large siphonolites with bubble-like diaphragms. The walls of corallites and siphonolites are thickened in the dark zones. The septal formations are represented by 12 rows of needles, which are broader near the base like squamula. The walls of coenenchimal tubes are somewhere reduced. As a result, in cross-section it looks like an elongated slightly curved tube. The diaphragms are oriented horizontally and obliquely in the light zones and little convex-blistered in the dark zone. The tabula is complete or interrupted horizontal flat or curved on different sides. The spikes fulfill the inner part of corallites in the dark zones.

Remarks. *Bogimbailites bondarenkoe* differs from *Heliolites* Dana by more complete coenenchima construction, including having meanders or sponge-like structure of coenenchima. The blister-like diaphragms and waved walls of sipholites allow distinguishing representatives of the genus *Bogimbailites* from *Heliolites*,

which have direct walls and mostly flat diaphragms. One specimen was found in the core of borehole No. 6. We made four thin sections. The rock is represented by clayey-detritic limestone of marine moderately shallow water (detritic) facial zone. The specimen was accompanied with remains of Bryozoa, Brachipoda, and solitary Rugosa.

Table 2. **The measurements of skeletal elements of *Bogimbailites bondarenkoe* No.1316–1319**
Таблиця 2. **Виміри розмірів елементів скелету *Bogimbailites bondarenkoe* № 1316–1319**

Corallites (Tubuli)		Coenenchimal tubes (Siphonolites)	
Diameter of corallites (mm)	0.9–1.0	Diameter of tubes	0.2–0.5
Distance between corallites (mm)	0.2–1.0	Number of rows among corallites	1–3
Wall thickness (mm)	0.05	Wall thickness (mm)	0.025
Number of tabulae per 5 mm	14	Number of diaphragms per 5 mm	19
Number per 1 cm^2	40		

Family **Pseudoplasmoporidae** Bondarenko, 1963

Diagnosis. The colonies have different shape except incrusting. The corallites are located separately. The corallites are surrounded by coronas, aureoles or tiaras. The structure of wall and septa are equal. The septa are represented by simple spikes, squamula-like spikes, which are thickened near walls, thin plates, or can be absent. The siphonolites have a polygonal shape as usual. The colonies have tetramorphic construction.

Composition. *Pseudoplasmopora* Bondarenko, 1963; *Sideriolites* Bondarenko, 1992; *Amphilites* Bondarenko, 1975. Conditionally: *Navoites* Leleshus & Ospanova, 1979a; *Paeckelmannopora* Weissermel, 1939.

Remarks. The family differs from Heliolitidae and Stelliporellida by the absence of coronas, aureoles, and tiaras, which surround corallites.

Stratigraphical range. (O_2c_{2-3}?)–O_3a–D_1lh.

Geographical distribution. Cosmopolitic.

Genus ***Pseudoplasmopora*** Bondarenko, 1963

Type species—*Pseudoplasmopora conspecta* Bondarenko, 1963, p. 47, pl. I. IV, Fig. 1, text-Fig. 1. CGM No. 8732/1, Upper Silurian, Ludlow, Isen' Formation, Ainasu Horizon (later the deposits were corresponded to the Lower Devonian [Bondarenko *et al.* 1975]. Southern part of Karaganda Basin, within 3 km south of Akbastau settlement.

Plasmopora: Milne-Edwards et Haime, 1851: 226 (pars); Jones et Hill, 1949: 206 (pars); Ragnell, 1941: 50 (pars).

Heliolites: Chapman, 1914: 311 (pars); Kovalevsky, 1965: 112–133 (125–126 pars).

Pseudoplasmopora: Bondarenko, 1963: 47; 1966: 157, 158.

Diagnosis. The shapes of the polipary are different: from lens-like to conical. The septal elements are represented by needles; sometimes they are absent. The tabulae are horizontal and curved. The corallites are surrounded by aureoles from 12 tubes through all colonies. The tubes have horizontal diaphragms and sometimes cross one another [Bondarenko 1966: 156].

Composition. Sixteen species and two new species described herein.

Remarks. The genus differs from *Heliolites* Dana by the presence of an aureole of 12 tubes surrounding corallites; from *Squameolites* it differs by the absence of septal squamulae.

Stratigraphical range. S_1w–D_1lh.

Geographical distribution. Europe (England and Podillia), North America, Asia (Kazakhstan, Kuznezk Basin, Tarbagatay, Tian Shan, India), and Australia.

Pseudoplasmopora spinifera Grytsenko & Rudenko sp. nov. (Fig. 5, *l–m*)

Holotype. NMNH Collection No. 1986, Upper Silurian Zadariv Formation[2], Volyn Oblast, Locachi–6 borehole, interval 1703–1706.6 m.

[2] Zadariv Formation is distributed in the Deep part of the Lviv Paleozoic Depression [Gozhyk 2013].

Etymology. The name is derived from the Latin 'spinifer'—having spikes (needles).

Description. The tiny *Pseudoplasmopora* has thin corallites with long needles. The polyparies are little, nodule-like or fungous. The diameter of corallites is 0.6–0.9 mm, densely located (48–50 per 1 cm^2). It is surrounded by 12-tubes aureole. Among the corallites are 1–2, sometimes 3 siphonolites. The tubes have penta- or hexagonal sections. The walls of corallites and tubes of siphonolites have the same thickness and are almost direct. The zoning (dark and light) is not very clear. The thickness of skeletal elements is nearly 0.05 mm in the light zone and 0.1 mm in the dark zone. The tabulae are often oriented horizontally, direct or slightly concave. The number of tabulae can be 26 per 5 mm. The diaphragms in siphonolites are slightly convex. The edges are directed to the bottom in the places connected to corallites. The frequencies of diaphragms in siphonolites are such to one in the corallites, but their levels do not match. The needles develop in two orders and on the entire lengths of corallites by rows. The long needles reach the centre of corallites. The bases of needles in the dark zone are connected and form septa-like structures. The variability is manifested very weakly. The seasonal zonation is indistinct in the structure. We made six thin transparent sections from two specimens.

Remarks. The preservation is good, although in some places the silicification of skeletons is noticeable. The specimens are distributed in clayey-detritic limestones from middle shallow water facial zone together with remains of Stromatoporata, Favositidae, Rugosa, Bryozoa, and Brachiopoda. The described species differs from other species by having more developed needles. The species differs from *P. bella* (Kovalewsky) by larger corallites and smaller distance among them; from *P. conspecta* Bondarenko by having walls twice as thick, smaller distance among corallites and rarely located diaphragm in the siphonolites. Differences from other species are more significant.

Stratigraphical range. Upper Silurian Zadariv Formation.

Geographical distribution. Ukrasine, Volyn Oblast, Locachi–6 borehole.

Pseudoplasmopora minima Grytsenko & Rudenko sp. nov. (Fig. 5, *n*)

Holotype. NMNH Collection No. 1986/1268, 1269; Upper Silurian, Přidolian Stage, Zadariv Formation, Volyn Oblast, borehole Locachi–6, interval 1703–1706.6 m.

Etymology. The name means 'very small' in Latin.

Description. The little *Pseudoplasmopora* polyparies include very thin and closely located corallites. The needles are very thin and short. The little hemispherical polypary is attached to a corallite of *Rhamulophyllum* sp. Its size is 6 x 7 cm. The basal surface is flat concave (the cast of rugosan coral). Corallites are located radially. There are nearly 80 corallites per 1 cm^2. The diameter of corallites is 0.5 mm, and the distance between them is 0.2–0.4 mm or 3–4 siphonolites. Twelve siphonolites form an aureole, which surrounds every corallite. The size of siphonolites in aureole is 0.15–0.20 x 0.25 mm. It is more on less isometrical in other places, and have a size of nearly 0.2 mm. The walls of corallites have little thickness outside in the places of contact with siphonolites. The trabecular structure of the walls is visible by microscope. The tabula is slightly convex, located with an interval of 0.2–0.5 mm. Diaphragms in the siphonolites are convex and blister-like, somewhere spike-shaped. The ridge of siphonolites in the aureole is tilted towards the corallites. The measured interval between diaphragms is 0.10–0.15 mm. The needles are underdeveloped. The variability is recognised by alternating dark and light zones, where blisters or simply thin plates represent diaphragms, accordingly. The thickness of skeletal elements is almost the same in both types of zones.

Remarks. *P. bella* (Kovalevsky) which redescribed by Bondarenko [Bondarenko 1966] is most close to described specieshere, but differs on less distance of corallite location, more interval tabulas in corallites and diaphragms in siphonolites. In addition, new species have blister-like diaphragms and poor distincted needles. The difference from others species is more visible. Only one sample found in exelent concervation, and two thin sections (No1268, No1269) made. The rock is clayey-detritic limestone. The sample found with remains of solitary Rugosan, Bryozoan and Crinoidea detritus. It is detritic facial zone.

Stratigraphical range and geographical distribution indicated before.

Family **Stelliporellidae** Bongarenko, 1971

Description. The corallia have different shape from massive or incrusting upto cylindrical and branching. The tabularia separated by coenenhyme (sometimes contacting each other). Each corallite has 12 equal plates (somewhere with spinose ending). The cross-section of corallites is rounded or starry. The plate of septae are connected and, as a result, develop different axial structures: prismatic tubes, cylinders or membranes; sometimes connected by neighbours from two to five. In rare cases, one septum reaches the centre, thickening and developing an axial column, lens-like in cross-section. Tabula is complete but sometimes incomplete, horizontal, concave or convex. The coenenchimal tubes are polygonal, elongate, curved or meandric in cross-sections; the thickening of the wall makes a rounded inner space. The diaphragms are completely horizontal and domed; sometimes interrapted in the dark zones. The number of siphonolites in rings near the corallites can be from 12 to 27. The coronae and/or aureoles are absent, but sometimes tiaras can be developed [Bondarenko 1992].

Remarks. Bondarenko included to the family the following genera: *Parastelliporella* Lin et Chow, 1977; *Cosmiolites* Lindstrom, 1899; *Stelliporella*, Wentzel, 1894; *Derivatolites* Bondarenko, 1971; *Podolites* Bondarenko, 1971; *Saaremolites* Sokolov, 1955; *Syringoheliolites* Bondarenko, 1971; *Pachystelliporella* Lin in Jia et al., 1977; *Tarbagataillites* Bondarenko, 1975, and *Marialites* Bondarenko, 1992 [Bondarenko 1992].

Stelliporella lamellata Wentzel, 1894. (Fig. 5, *o–1*, *o–2*)

Diagnosis. The colonies have a plate-disc shape. The corallites have a starry cross-section. The plate septa reach the axial zone, where they develop special tubes of different sizes, but a few form a special 'pocket' from the wall of corallites to the axial zone. The bases of septa are thickened. The diameter of corallites is nearly 1.0–1.1 mm. Few specimens were recovered found from different boreholes. We made 20 thin sections.

Stratigraphical range. Lower Silurian, Kytaihorod Horizon.

Geographical distribution. Ukraine, Ternopil Oblast, Koropets–3 borehole, depth 1230.6 m.

Stelliporella intricata Lindstroem, 1899 (Fig. 4, *b-c*)

Diagnosis. The colonies have branched shape. Mainly distributed in reef facies, where they were found in clear limestones of Konivka Formation bioherms and some boreholes. The branches are relatively thin and short. The diameter is up to 1.5–2.0 cm. The corallites have a starry look. Two septa run around the free axial zone surrounding the corallite centre and developing a 'special pocket'. The other septa are connected to them. The corallites have a diameter of nearly 1 mm. Coenenchimal tubes have polygonal cross-section and are more or less equal each. The diaphragms can be relateively weakly curved on both sides (up and down); the number of diaphragms is 5 per 2 mm.

Remarks. In the collection, we have only few specimens of the species. We made three thin sections: borehole No. 7, depth 324 m, thin section No. 4029, Shutnivtsy Subformation of Konivka Formation; borehole No. 5414, depth 618.5 m, thin section No. 9235. The additional material we received from Belarus.

Stratigraphical range. Upper Silurian, Malynivtsy Series, Konivka Formation (S_2ld).

Geographical distribution. Ukraine, Volyn Oblast, borehole No. 5414, depth 518.5 m, No. 9235a—longitudinal section, No. 9235—transverse section.

Genus ***Podolites*** Bondarenko, 1971

Type species—*Podolites diseptatus* Bondarenko, 1971; pl. 38, Fig. 4, *2*; holotype, Paleontological Institute No. 4239/4, Kitaigorod horizon, Ternava Formation, Sursha Subformation, S_1w [Bondarenko 1992, pl. 37, fig. 2].

Diagnosis. The polyparies have a nodular shape. The transverse section of corallites is close to ring. The walls of corallites are straight, somewhere slightly curved. The neighbouring two or three plates are connected, more rarely four or five, and develop membranes. Tabulae are complete and horizontal. Siphonolites has polygonal shape. Diaphragms are complete and have horizontal position. The rings surrounding corallites consist of 14–16 siphonolites.

Composition. Type species and *P. irregularis* described herein.

Remarks. The genus *Podolites* differs from *Direvatolites* by connecting not only septal plates of opposite sectors but also neighbour plates by two and three, somewhere four and even five simultaneously. The species differs from *Pachystelliporella* by the thin walls of siphonolites.

Podolites irregularis Grytsenko & Rudenko sp. nov. (Fig. 3, *c–d*; Fig. 5, *h*)

Holotype. NMNH Collection No. 1986, thin sections No. 347, No. 1051; Upper Ludlow, Grinchuk Subformation (S_2ld).

Etymology. The species name means 'irregular' in Latin.

Diagnosis. Colonies have lens-like shapes. The corallites have rounded form. Their diameter is 1.2–1.3 mm. They are separated from each other by 3–4 rows of siphonolites. The septa are developed in different lengths and are less regular. They are often reduced—it is uncharacteristic for the type species. The septa join in an irregular way: the long thin septa formed connected groups two each as wedge and two each as parallely almost achieved or crossing axial zones. The septa can be wavy curved and form symmetry close to bilateral. Corallites have a typical appearance as in the species described by Olga Bondarenko [1971]. In the early stage of development, corallites can be wavy (Fig. 5, *h,* right, bottom). The species in our collection also differs by other positions in the sequence, i.e. Grinchuk Subformation instead Sursha Subformation in the type species.

Stratigraphical range. Grinchuk Subformation (S_2ld).

Geographical distribution. Ukraine, Podillia.

Genus ***Saaremolites*** Sokolov, 1955

Type species—*Saaremolites inversus* Sokolov, 1955; pl. 75, Fig. 1–2; holotype VNIGNI No. 599/127, Jagarakhu Horizon, S_1w_2, Estonia, Saarema Island [Bondarenko, 1992, pl. 47, Fig. 1].

Diagnosis. The polyparies have nodular and hemispherical shapes. The transverse section of corallites is folded and starry. The walls of corallites are longitudinally folded. The septa are spiky. The columns are located in the central part (axial) of corallites. It is short and spiky in the light zone. The columns are long and complicated by short spikes in the dark zones. Tabulae are sharply domed, somewhere arcuate in the zone of axial column. The siphonolites has polygonal shape in transverse sections. The diaphragms are complete and have horizontale position. The corallites are surrounded by a ring of 17–22 sipholites.

Composition. Type species; *Saaremolites kurzemensis* Klaamann, 1984, Latvia, borehole Venspils, Paadla horizon S_2ld_1; *Saaremolites inversus podolica* Grytsenko & Rudenko ssp. nov., Ukraine, Rykhta Formation, Grinchuk Subformation, outcrop No. 18, thin section No. 1197–1199.

Remarks. The genus *Saaremolites* differs from other genera of the family by having spiky septa. In addition, they differ from *Derivatolites*, *Podolites* and *Stelliporella* by presenting an axial column, from *Syringoheliolites*—by the absens of the axial tube, which is developed as a result of sequential splicing of septa.

Stratigraphical range. S_1w_2–S_2ld.

Geographical distribution. Estonia, Latvia, and first finding in Podillia, perhaps Sweden (Gothland Island).

Saaremolites inversus podolica Grytsenko & Rudenko ssp. nov. (Fig. 3, *k*, Fig. 5, *g*)

Type specimen—Rykhta Formation, Grinchuk Subformation, outcrop No. 18, thin section No. 1197–1199.

Etymology. The name of subspecies is derived from the name of the region, Podillia.

Diagnosis. The colonies have bolder-like and hemisphaerical shapes. The corallites are located separately. Their cross-sections round or weekly folded, with a diameter of 0.9–1.0 mm. The septal characteristics differ in the light and dark zones. In the light zones, septae are reduced and only short squamula-like developments can be seen. A simple lens-like on transverse section columella developed in the dark zones; septa are longer in these zones. The tabula near the columella are steeply raised (Fig. 5, *g*). The siphonolites have polygonal cross-section. The siphonolites near corallites form rings from 19 to 21 tubes.

Remarks. The subspecies differs from typical *S. inversus* Sokolov by having more redused septa and more upper stratigraphical position, S_2ld instead of S_1w.

Stratigraphical range. Grinchuk Subformation (S_2ld).

Geographical distribution. Ukraine, Podillia.

Genus ***Syringoheliolites*** Bondarenko, 1971

Type species—*Syringoheliolites contrarius* Bondarenko, 1971; pl. 38, Fig. 5, text-Fig. 2; holotype PIN No. 4239/5; Malynivtsy local series, the upper part of Grinchuk Subformation; western Ukraine, Podillia [Bondarenko, 1992, text-Fig. 37.*3*].

Diagnosis. The colonies have different shape from bolder-like to hemispherical and flat disk. The cross-section of corallites is starry or folded. The walls of corallites are weakly folded in the vertical direction. The septal plates are fused near the axial spaces developing cylindrical tubes, which open into segments between two septa.

Syringoheliolites contrarius Bondarenko, 1971 (Fig. 3, *h, i*)

Diagnosis. The colonies have flat-disc shape and different sizes (diameter up to 20–30 cm). The corallites are starry in cross-sections. The diameter varies from 0.9–1.1 mm. The long septa joining developed an axial tube with interruption between two septa. The axial tubes are filled by a few more little tubes (e.g. table A, Fig. 3, *h*, near the right of the central part). The coenenchima is constructed by little equal polygonal siphonolites. The horizontal elements developed in corallites (tabula) and in siphonolites (diaphragms) are almost flat.

Remarks. The species is primarily characteristic for the upper part of the Rhykhta Formation in outcrops and many boreholes, including borehole No. 5463, depth 240 m; thin sections No. 9974, No. 9975 and many others.

Discussion

The remains of fossil cnidarians are mostly connected with deposits of shallow water zones of an ancient sea. Their distribution depends on various factors: palaeoclimate cycles and reflected sea level fluctuations, the characteristic of the sea bottom, level of salinity, food resources, and so on. That conclusion is based on modus vivendi of modern corals, which is characteristic for fossils too.

Cnidarian remains play one of the leading roles in sequence-stratigraphy as indicators of the depth and main features of past sea basins, which researchers reconstruct according to the facial nature of the deposits.

Usually, in Heliolitoidea (and Tabulata) corals zonality is visible in the thin sections as alternation of dark (narrower) and light (broader) zones. The intensiveness of the development of thick skeletal tissue was depended on higher reproductive activity of corals and slower growth rate (dark zone) connected with seasonal changes [Preobrazhensky 1967; Bondarenko 1978]. In part of the polyparies capsules were found—possibly planulas, i.e. fossil larvae [Grytsenko 1978].

The upper level of the system—Phylum Coelenterata Frey & Leuckart, 1847, Subphylum Cnidaria Hatschek, 1888—we adopted following the basic authoritative international source 'Treatise on Invertebrate Paleontology' [Treatise 1956: Part F][3].

Heliolitoidea is one of complicated and difficult-to-study superorder of fossils. Almost every researcher represents the system according to own understanding. B. S. Sokolov brought such system: Class Anthozoa, subclass Heliolitoidea, order Protaraeida, order Heliolitida (families: Heliolitidae Lindström, 1873; Plasmoporidae Wentzel, 1895; Cyrtophyllidae Sokolov, 1950; Proporidae Sokolov, 1950; Proheliolitidae Kiär, 1899).

Dorothy Hill and Edvin C. Stumm represented other System in order Tabulata Milne-Edwards et Haime, 1859 they included families: Chaetetidae Milne-Edwards et Haime, 1850; Stringophyllidae Počta, 1902; Favositidae Dana, 1846, and Heliolitidae Lindsrtöm, 1876. In the family the authors

[3] This volume was reprinted in 1967.

included Subfamilies: Coccoseridinae Kiär, 1899; Palaeoporitinae Kiär, 1899; Plasmoporinae Wentzel, 1895; Heliolitinae Lindsrtöm, 1876. The family Heliolitidae Lindsrtöm, 1876 on the opinion [Hill & Stumm 1956] included 17 genera.

The new 'System Heliolitoidea' created by Olga Bondarenko by using a new tool for painting and a series of oriented thin sections received of real changes of astogenic development on different stages (i.e. neanic, ephabic, gerontic stages, and alternation of dark and light zones). The new approach applied to the study of Heliolitoidea allowed Olga Bondarenko to increase the number of features and show that the periodical changing of features (cyclomorphosis) is not only species-specific but also genus-specific. Therefore, all this led to a conclusion of the necessity to take into account not only one feature but to consider others as well to receive the correct volume of the genera. As a result, the author revised the diagnosis of genera and accordingly, were viewed and given a diagnosis of suprageneric categories. In Olga Bondarenko's monograph a new system of Heliolitida, based on other taxonomic criteria, was given, including 4 orders (one new), 7 superfamilies (two new), 25 families (six new), 4 subfamilies (one new), 4 tribes (one new), 122 genera (20 new and 30 were erected earlier), and nearly 1000 species [Bondarenko 1992].

We hope the question about conditions in the Silurian sea basin on the west slope of the East European plateform is solved by evidence of some litological basements. Firstly, the sequence consists of limestones, which indicate warm seawater. Secondly, the list of fossils firmly points to sea conditions with normal salinity [Tsegelnjuk *et al.* 1983]. Earlier, based on geological data we considered that the Silurian sea shelf was divided into five sea facial zones with normal and turbulent conditions [Grytsenko *et al.* 1999]. Recently, evidence of tropical conditions within the limits of the Podillian pericontinental shelf was obtained through the application of a new research method—biomarkers were used from core samples of boreholes Kotuzhiny–25 [Marshall *& al.* 2022].

We suggest that gypsum interbeds in the shoal lagoon deposits show warmer times in the Silurian period. The sea level change was reconstructed (Fig. 7) using a detailed study of the Podillian Silurian section [Grytsenko 2007].

The facial spread of sedimentation depends on organic build-up (Fig. 8), which is developed by skeletons of Cnidaria and Algae. The calcerous algae and cnidarian remains constructed strong structures (bioherms), which influenced the current and facial distribution of sediments.

We recently with our colleagues from the University of Reverside (California) provided a study of assessing marine communities and carbon cycles that sustained shallow-marine ecosystems on the Silurian, reef-rimmed carbonate platform [Marshall *et al.* 2022].

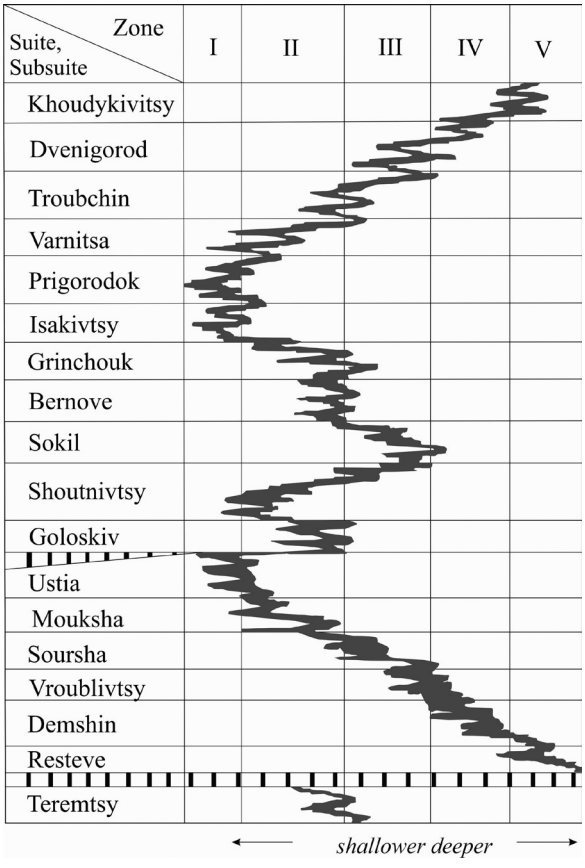


Fig. 7. Sea level changes in the Silurian (transgressions and regression based on outcrop data) or the dynamics of facies in the case of the Podolian reference section [Grytsenko 2007].

Рис. 7. Динаміка рівня моря на протязі силурійського періоду (трансгресії та регресії за даними вивчення відслонень силуру в долині Дністра) або зміна фаціальних обстановок на прикладі опорного розрізу силуру Поділля [Grytsenko 2007].

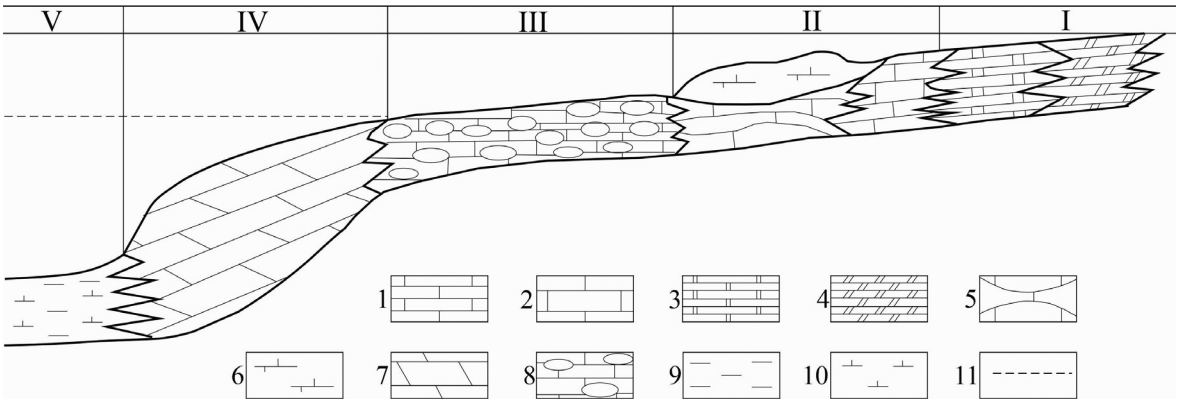


Fig. 8. The facial model of the Podillian Silurian Sea. *Zones I–V*: I—lagoon; II—bar; III—shallow shelf; IV—deep shelf; V—deep sea. *Rocks 1–10*: *1*—thin bedded limestones; *2*—detrital limestones; *3*—thin bedded dolomites; *4*—dolomitic-marls (domarit); *5*—nodular detrital limestones; *6*—massive limestones of bioherms; *7*—marls; *8*—nodular argillaceous-detrital limestones; *9*—argillites, *10*—calcareous argillites, *11*—wave base.

Рис. 8. Фаціальна модель Подільського морського басейну. *Зони I–V*: I — лагуна; II — бар; III — мілководний шельф; IV — глибоководний шельф; V — глибоке море. *Породи 1–10*: *1* — тонкошаруваті вапняки; *2* — детритові вапняки; *3* — тонкошаруваті доломіти; *4* — доломітові мергелі (домерити); *5* — грудкуваті детритові вапняки; *6* — масивні вапняки біогермів; *7* — мергелі; *8* — грудкуваті аргіліти-детритові вапняки; *9* — аргіліти; *10* — вапнисті аргіліти; *11* — базис хвиль.

Conclusions

The revision of our collection of Heliolitoidea shows a significant diversity of these corals and requires more deep study based on the ranks of variability.

Heliolitoidea are characteristic of shallow water facies with more or less active turbulence. They are often found in bioherms on almost all stratigraphical levels of the Silurian sequence in the deposits of the west slope of the Ukrainian Shield in the limits of Podillia.

Heliolitoidea are represented by different morphological varieties from globous to flat and chain-like. The skeletal structure is very complicated. They are colonial animals in which corallites are surrounded by sipholites and other components of the coenechima. Septal elements vary from almost absent to extending to the centre of corallites. The walls of corallites can be circular and wavy in cross-section. Sometimes corallites have axial tubes—aulos (genus *Syringoheliolites* Bondarenko and other genera).

Heliolitoidea were distributed globally in the early Paleozoic warm water seas (palaeotropical and palaeosubtropical climate zones from Canada to Australia). Some of them took part in the construction of bioherms that spread along the shoreline on shelf zone like chaines of build-ups and could separate the continental slope from lagoons.

The specific look of well-preserved pecimens sometimes allowed us to make preliminary identifications to species level. In the other cases, there is a need ti make thin transparent sections, which show the coral's inner structure. The identification of fossils is largely complicated by they complex structure, changing features of the skeletons during astogenesis, and 'homologous series in hereditary variability'[4] in different genera.

Finally, Heliolitoidea are used to correlate geological sections of different regions and in a broader global context.

Acknowledgements

We dedicate this paper to the memory of our colleagues and friends from 1972 Olga Bondarenko and Viktor Pushkin, who studied Lower Paleozoic Heliolitoidea and bryozoans, respectively. We are

[4] The law of homologous series in hereditary variability [Vavilov 1987].

also grateful to an old friend and colleague, Petro Tsegelnjuk, who led several expeditions to Podillia since the first author was a student and after graduation from the Kyiv University. We express our deepest thanks to friends Galina Furmanchuk and Vasil Sidor for organising and supporting a number of field trips along the Dnister River for sampling after a long interruption. The authors are very grateful to the reviewers for polishing the manuscript and helpful advice and remarks. We are sincerely grateful to I. Zagorodniuk, Z. Barkaszi, V. Dernov and V. Raevsky for helpful advice in the process of preparation and editing of the manuscript. A special thanks to Academician I. Emelianov and O. Chervonenko, leaders of our museum, for constantly supporting and funding field and in-house work to study the fossil corals.

This study was supported by Taras Shevchenko National University of Kyiv, National Academy of Science of Ukraine, the Geological Survey, other national organizations, institutions, as well as the Geological Department of National Museum of Natural History, NAS of Ukraine. The study is also part of the research project 'Geological diversity' (No. 0122U000429) carried out in the Geological Department of NMNH NAS of Ukraine.

References

Bondarenko, O. B. 1963. The revision of genus Plasmopora. *Paleontological jornal*, **1**: 42–52. [In Russian]

Bondarenko, O. B. 1966. Heliolitoidea of Isen'ska Formation. *Stratigraphy and Fauna Silurian and Lower Devonian deposits of Nurinsky sinclinory*. MGU, Moscow, 145–197. [In Russian]

Bondarenko, O. B. 1971. Vertical spreading Heliolitoidea in Podillia and age of compatible deposits. *Vesnyk MGU, geol.*, **2**: 42–48. [In Russian]

Bondarenko, O. B. 1978. Polymorphism of Paleozoic tabulatamorph corals. *Paleontological jornal*, **2**: 23–35. [In Russian]

Bondarenko, O. B. 1992. *The System of Heliolitids.* Moscow Society of Naturalists, Moskva, 1–209. [In Russian]

Boweld, B. A. 2015. Chekhovichia, a new generic replacement name for Rotalites Leleshus 1970 (Anthozoa: Heliolitoidea) non Lamarck 1801 (Protista: Foraminifera). *Zootaxa. Correspondence* 4034 (2): 399–400. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4034.2.11

Chatterton, B., P. Copper, O. Dixon, S. Gibb. 2008. Spicules in Silurian tabulate corals from Canada, and implications for their affinities. *Palaeontology,* **51:** 173–198. https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00733.x

Copper, P. 1985. Fossilized polyps in 430-Myr-old Favosites corals. *Nature*, **3** (16): 142–144. https://doi.org/10.1038/316142a0

Copper, P., Y. Plusquellec. 1993. Ultrastructure of the walls, tabulae and 'polyps' in Early Silurian Favosites from Anticosti Island, Canada. *Cour. Forsh. Senckenberg*, **1** (64): 301–308.

Dubatolov, V. N., A. B. Ivanovsky. 1977. The index of Genera of Tabulata. *Transactions of Institute of Geology and Geophisic of Sibirian branch of AS USSR*, **336**: 1–156. [In Russian]

Galle, A. 1973. Family Heliolitidae from the Bohemian Paleozoic. *Sbornik geol. Ved. R.P.*, Praha, **15**: 5–48.

Grytsenko, V. P. 1980. Calcarous capsulae of planulae of Silurian Heliolitoidea: *The coralls and reefs of the Phanerozoic of USSR*. Nauka, Moscow, 67–68. [In Russian]

Grytsenko, V. 2007. Distribution of Corals on the Silurian Podolian Shelf.-*Fossil Coral and Sponges* Öster. *Akad. Wiss., Schriftenr. Edwiss. Komm. (Wien)*, **17**: 185–198.

Grytsenko, Volodymyr. 2014. New species of Rotalites (Corals) from Silurian Přidolian series of Volyn' and Podillia (Ukraine). *Paleontological Review*, **46**: 133–141. [In Russian]

Grytsenko, V., A. Istchenko, L. Konstantinenko, and P. Tsegelnjuk. 1999. Animal and plant communities of Podolia. *In: Paleocommunities: A case study from the Silurian and Lower Devonian*. Ed. by A. Boucot & J. A. B. Lawson. Cambridge University Press, New York, 462–487.

The Phanerozoic reef and corals of the USSR. 1986. *Proceedings of the V AllUnion symposium on coralls and reefs, Dushanbe, 1983*. Nauka, Moscow, 1–232. [In Russian]

Hill, Dorothy, Edwin C. Stoom. 1967. Tabulata: F444–F477. *In:* Moor Raymond C., 1956 (1967). *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part F. Coelenterata.* Geological society of America and University of Kansas Press, I–XX, F1–498.

Ivanovsky, A. B. 1984. *History of Study Paleozoical Coralls and Stromatoporoidea (1975–1982).* Nauka, Moscow, 1–200. [In Russian]

Kaljo, D., V. Grytsenko, T. Martma, M.-A. Motus. 2007. Three global carbon isotope shifts in the Silurian of Podolia (Ukraine): stratigraphical implications. *Estonian Journal of Earth Sciences*, **56** (4): 205–220. https://doi.org/10.3176/earth.2007.02

Kovalevsky, O. P. 1965. Tabulata and Heliolitoidea Karaespinsky horizon. *In: Stratigraphy of Lower Paleozoic and Silurian deposits of Central Kazakhstan*. Nedra, Leningrad, 112–133. [In Russian]

Leleshus, V. L. 1970. The new Late Silurian Heliolitoidea of the Southern Tian-Shan. *News of AS of Tajikistan SSR*, **54** (4): 94–101. [In Russian]

Lindstroem, G. 1899. Remarks on the Heliolitidae. *Kgl. Svenska Vet. handl.*, **1**: 3–140.
Łuczyński Piotr, Stanisław Skompski and Wojciech Kozłowski. 2016. Recent studies on the Silurian of the western part of Ukraine. *Acta Geologica Polonica*, **66** (3): 281–297. http://doi.org/10.1515/agp-2016-0014
Marshall, N., G. D. Love, V. Grytsenko, A. Bekker. 2023. Lipid biomarker records for Silurian to Early Devonian reef carbonates: Assessing the marine communities and carbon cycling that sustained shallow-marine ecosystems. *Organic geochemistry*, **175**: 104528. http://dx.doi.org/10.1016/j.orggeochem.2022.104528
Moor, R. C. 1956. *Treatise on invertebrate Paleontology*. Part F. Coelenterata, I–XX, F1–498.
Motus, M.-A., V. Grytsenko. 2007. Morphological variation of the tabulate coral Paleofavosites cf. collatatus Klaamann, 1961 from the Silurian of the Bagovichka River localities, Podolia (Ukraine). *Estonian Journal of Earth Sciences*, **56 (**3): 143–156. https://doi.org/10.3176/earth.2007.17
Preobrazhensky, B. V. 1967. The value of zonal evidence in the skeleton of Tabulatamorphic corals. *Paleontological juornal*, **3**: 3–8. [In Russian]
Gozhyk, P. F. (ed.). 2013. Stratigraphy of Upper Proterozoic, Paleozoic and Mesozoic of Ukraine. *Institute of Geological Sciences NAS of Ukraine,* Kyiv, 1–637. [In Ukrainian]
Sokolov, B. S. 1949. Tabulata and Heliolitida. *Atlas of leading forms of fossil fauna of the USSR. Silurian system. Volume 2.* Publ. House of Geological literature, Moskva, 75–102. [In Russian]
Sokolov, B. S. 1962. *Basics of palaeontology. Spongy, Archaeocyata, Coelenterata, and Vermes*. Ed. Academy of Science of USSR, 1–485. [In Russian]
Sokolov, B. S. 1955. *Palaeozoic Tabulata of the European part of USSR.* Transaction of VSRGPI. New Seria, **85**: 1–527. [In Russian]
Tesakov, Y. I. 1965. Chain Favositida. *Transactions of I Symposium on corals and reefs.* Nauka, Moscow, **1**: 14–20, tables I–IV. [In Russian]
Tsegelnjuk, P. D., V. P. Grytsenko, L. I. Konstantinenko, A. A. Ischenko *et al*. 1983. The Silurian of Podolia. *The Guide to excursion.* Naukova dumka, Kyiv, 1–224. [In Russian & English]
Vavilov, N. I. 1987. *The Law of Homological Rows in Hereditary Variability*. Nauka, Leningrad, 1–256. [In Russian]
Venyukov, P. N. 1899. The Fauna of Silurian deposits of Podolian hubernia. *Materials for Geology of Russia*. Saint-Peterbourg, 1–266. [In Russian]
Vulykh, P. Y. 1980. Morphogenezis Yanetella gen. nov. new family of Heliolitoidea. *Paleontological Juornal,* **4**: 39–44. [In Russian]

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 109–120
https://doi.org/10.53452/gb2508

The first record of the trace fossils *Cochlichnus* from the Pennsylvanian continental and marine deposits in the Donets Basin, Ukraine

Vitaly Dernov

Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

article info

key words

trace fossils, *Cochlichnus anguineus*, late Bashkirian, Pennsylvanian, Donets Basin, Ukraine.

correspondence to

Vitaly Dernov; Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine; 55-b Oles Honchar Street, Kyiv, 01054 Ukraine;
Email: vitalydernov@gmail.com;
orcid: 0000-0002-5873-394X

article history

Submitted: 21.07.2023. Revised: 20.10.2023. Accepted: 30.12.2023

cite as

Dernov, V. 2023. The first record of the trace fossils *Cochlichnus* from the Pennsylvanian continental and marine deposits in the Donets Basin, Ukraine. *GEO&BIO*, **25**: 109–120.

abstract

Sinusoidal trace fossils *Cochlichnus anguineus* are described for the first time from marine and continental siltstones and sandstones of the Mospyne and Smolyanynivka formations (late Bashkirian, Early Pennsylvanian) in Luhansk Oblast, eastern Ukraine (central Donets Basin). Previously, in Ukraine, *Cochlichnus anguineus* was recorded in the early Bashkirian Buzhanka Formation of the Lviv Paleozoic Trough. *Cochlichnus* isp. is known from the Ediacaran of western Ukraine. The studied ichnofossils come from four localities representing sedimentary sequences of shallow marine, lagoonal, and lacustrine terrigenous rocks. The ichnogenus *Cochlichnus* Hitchcock, 1858 is known from the Precambrian to Holocene and were generally distributed in non-marine environments in the Carboniferous, although it has been recorded in a wide range of environments, from lacustrine (Mermia Ichnofacies) to marine (Cruziana Ichnofacies). In the Pennsylvanian deposits of eastern Ukraine, these trace fossils are predominantly found in lacustrine black shales, but also in lagoonal siltstones and shallow marine sandstones and siltstones. *Cochlichnus* has been interpreted as traces of grazing, feeding, and locomotion, and it is suggested that traces, depending on the environmental conditions and potential producers, may be combinations of all these ethological categories. Potential producers of *Cochlichnus* include worms *sensu lato*, as well as nematodes, annelids, insect larvae, or cyclostomates. In modern freshwater basins, traces morphologically similar to *Cochlichnus* are produced by nematodes and dipteran larvae. It seems that nematodes and/or annelids are the most likely producers of the studied *Cochlichnus*, since representatives of Diptera are not known in the Carboniferous. In the Donets Basin, *Cochlichnus anguineus* usually co-occurs with the trace fossils *Lockeia*, *Planolites*, and *Palaeophycus*. Sometimes these ichnofossils are found on the layer surfaces bearing microbially induced sedimentary structures together with *Taphrhelminthopsis* and *Aulichnites*.

© 2023 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Перша знахідка іхнофосилій *Cochlichnus* у пенсильванських континентальних та морських відкладах Донецького басейну, Україна

Віталій Дернов

Інститут геологічних наук НАН України (Київ, Україна)

Резюме. Синусоїдальні іхнофосилії *Cochlichnus anguineus* Hitchcock, 1858 вперше описані з верхньобашкирських (нижній пенсильваній) морських та континентальних відкладів моспинської та смолянинівської світ Луганської області (центральний Донбас). На території України іхнофосилії *Cochlichnus anguineus* були відомі раніше з відкладів бужанської світи (нижня частина башкирського ярусу) Львівського палеозойського прогину; *Cochlichnus* isp. відомий з едіакарію Заходу України. Вивчені іхнофосилії походять з чотирьох місцезнаходжень, що представляють осадові послідовності мілководно-морських, лагунних та озерних теригенних порід. Сліди *Cochlichnus* відомі починаючи з докембрію і по сучасність. В карбоні вони були поширені в основному в неморських фаціях, хоча загалом їх зафіксовано в широкому діапазоні фаціальних обстановок: від озерних (мермієва іхнофація) до морських (крузіанова іхнофація). У пенсильванських відкладах Сходу України ці іхнофосилії трапляються переважно в озерних чорних сланцях, а також в лагунних алевролітах і мілководних морських пісковиках і алевролітах. Іхнорід *Cochlichnus* інтерпретується як сліди пастьби, харчування та пересування, і припускається, що вони, в залежності від умов навколишнього середовища та потенційних продуцентів, можуть бути комбінаціями всіх цих етологічних категорій іхнофосилій. Потенційними продуцентами *Cochlichnus* можуть бути черви *sensu lato*, а також нематоди, анеліди, личинки комах або круглороті. У сучасних прісноводних басейнах сліди, схожі або навіть ідентичні *Cochlichnus*, продукуються нематодами та личинками комах ряду Diptera. Схоже, що нематоди та/або анеліди є найвірогіднішими продуцентами вивчених іхнофосилій *Cochlichnus*, оскільки представники Diptera не відомі в карбоні. В Донецькому басейні *Cochlichnus anguineus* зазвичай трапляються разом з іхнофосиліями *Lockeia, Planolites* та *Palaeophycus*. Іноді вони, а також іхнофосилії *Taphrhelminthopsis* і *Aulichnites* присутні на поверхнях нашарування, які несуть мікробіальні осадові структури.

Ключові слова: Іхнофосилії, *Cochlichnus anguineus*, верхня частина башкирського ярусу, пенсильваній, Донецький басейн, Україна

Адреса для зв'язку: В. С. Дернов; Інститут геологічних наук НАН України; вул. Олеся Гончара, 55-б, Київ, 01054 Україна; email: vitalydernov@gmail.com; orcid: 0000-0002-5873-394X

Introduction

Cochlichnus Hitchcock, 1858 is a trace fossil in the form of a sinusoidal wave preserved on lower and upper bedding surfaces mainly of sandstones and siltstones [Hitchcock 1858; Gluszek 1995; Metz 1995, 1996; Buatois *et al*. 1996; etc.]. These trace fossils occur in marine and continental deposits from the Ediacaran to Holocene and are described in many works [e.g. Hitchcock 1858; Gluszek 1995; Buatois *et al*. 1996, 1997; Keighley & Pickerill 1997; etc.]. However, the producers of these ichnofossils are not reliably known, although traces identical to them have also been found in recent non-marine sediments [Chamberlain 1975; Ratcliffe & Fagerstrom 1980; Metz 1987].

In Ukraine, *Cochlichnus anguineus* Hitchcock, 1858 was recorded in the early Bashkirian Buzhanka Formation of the Lviv Paleozoic Trough [Shul'ga *et al*. 2007: fig. 30; author's interpretation]. In addition, *Cochlichnus* isp. is known from the Ediacaran of Podillia (western Ukraine) [Paliy 1978; Gureev 1986; Ivantsov *et al*. 2015]. *Cochlichnus* isp. figured by Ivantsov *et al.* [2015: pl. 7, fig. 3] is very similar to *Cochlichnus anguineus* from the Pennsylvanian strata of Indiana, USA [Archer & Maples 1984: fig. 3*c*] and Early Devonian rocks of Algeria [Bendella *et al.*, 2022: fig. 4*G*].

Here, I describe the first record of *Cochlichnus anguineus* in the continental and marine deposits of the late Bashkirian Mospyne and Smolyanynivka formations exposed in the southern part of Luhansk Oblast, Ukraine. The studied material indicates a wide distribution of these trace fossils in the Pennsylvanian rocks of eastern Ukraine and brings us closer to uncover their producers.

Geological setting and Material

Material. In this study, I investigated 13 sandstone and siltstone slabs with *c*. 30 well-preserved *Cochlichnus anguineus* (specimens GMLNU-9/01 to GMLNU-9/13) and several field photos of these trace fossils *in situ*. The studied collection (GMLNU-9) is stored in the Geological Museum of Luhansk Taras Shevchenko National University (Poltava, Ukraine).

Fossil sites. The studied material was collected at four fossil sites of the Mospyne and Smolyanynivka formations (Fig. 1) in the central part of the Donets Basin:

(1) Makedonivka-1: Ukraine, Luhansk Oblast, Luhansk Raion, quarries near the village of Makedonivka (coordinates: 48°14'20.5"N 39°18'23.3"E). These quarries exposed a thick fine-grained sandstone bed, which lie 60 m below the G_1^2 limestone layer of the Mospyne Formation (Fig. 2*c*). The sandstone contains rare plant debris, impressions of marine bivalves and diverse trace fossils, including *Arborichnus*, *Circulichnis*, *Laevicyclus*, *Lockeia*, *Psammichnites*, *Treptichnus*, etc. [Dernov, 2023].

(2) Makedonivka-2: Luhansk Oblast, Luhansk Raion, the ravine slope and old coal mine dumps near the northern outskirts of the village of Makedonivka (coordinates: 48°14'36"N 39°17'58"E). This fossil site represents the 10-m-thick shale-dominated succession that lie above the g_1^2 coal layer, Mospyne Formation (Figs 2*a, b*).

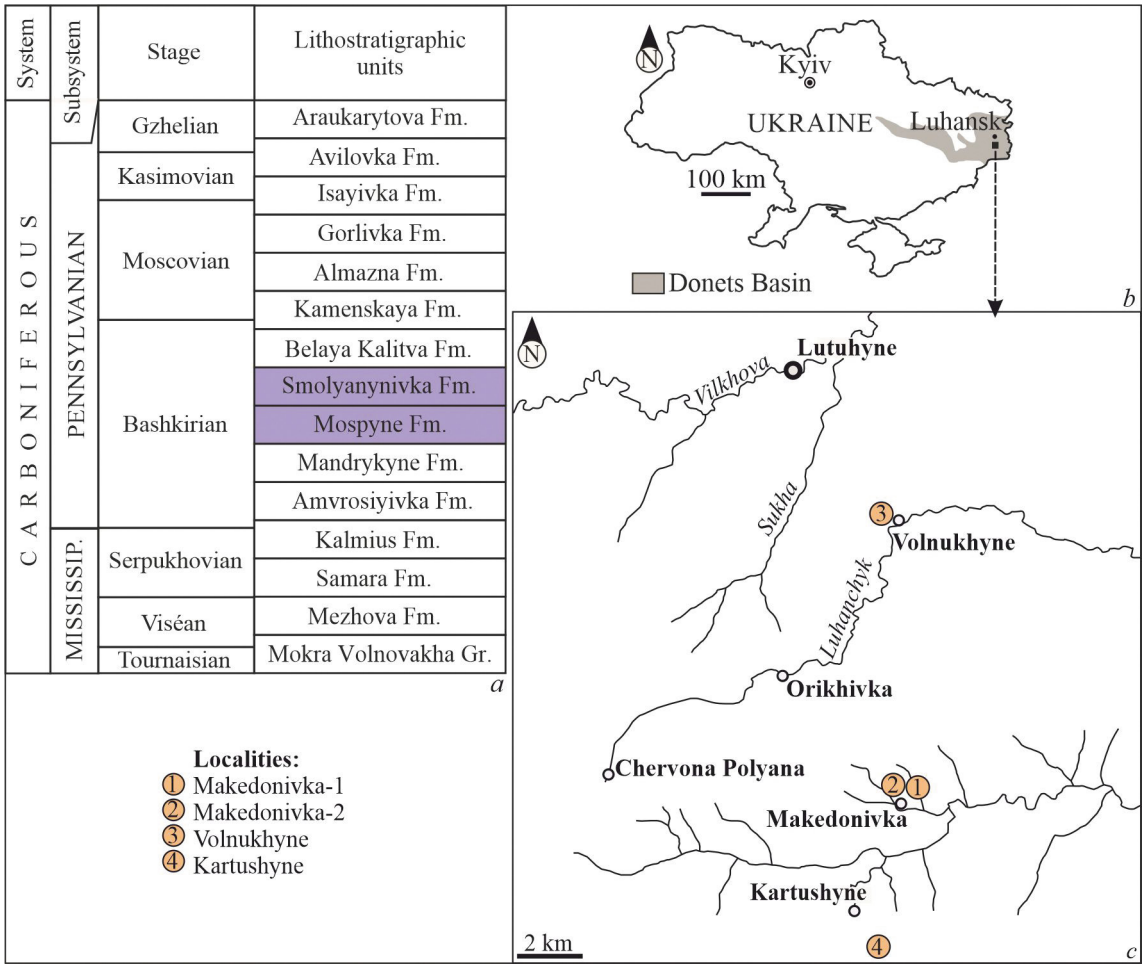


Fig. 1. Stratigraphic position (*a*) and geographical location (*b, c*) of the *Cochlichnus*-bearing fossil sites.
Рис. 1. Стратиграфічне положення (*a*) та географічне розташування (*b, c*) вивчених місцезнаходжень.

The roof shale of the g_1^2 coal bed contains remains of the non-marine bivalves *Curvirimula trapeziforma* (Dewar, 1939) and *C. tesselata* (Jones, 1891) [Dernov 2022a], horseshoe crabs [Dernov 2019], crossopterygian scales *Rhizodopsis sauroides* (Williamson, 1849) and *Rhabdoderma elegans* (Newberry, 1856) [Dernov 2019], coprolites, and evidence of plant-arthropod interactions (endophytic oviposition, leaf margin feedings, etc.) [Dernov 2021].

A rich terrestrial plant assemblage consisting of the genera *Asolanus, Bothrodendron, Cyperites, Lepidodendron, Lepidophloios, Lepidostrobophyllum, Syringodendron, Stigmaria, Asterophyllites, Calamites, Pinnularia, Sphenophyllum, Corynepteris, Alethopteris, Dictyoxylon, Eusphenopteris, Karinopteris, Mariopteris, Lyginopteris, Neuralethopteris, Paripteris, Trigonocarpus, Cordaicarpus, Cordaites*, and *Samaropsis* was studied from this locality by Dernov and Udovychenko [2019].

The siltstone with *Cochlichnus anguineus* is grey and greyish-yellow, fine-grained, micaceous, horizontally bedded with plant debris and rare steinkerns of non-marine bivalves. *Cochlichnus anguineus* is concentrated mainly in a 3 to 4-cm-thin interlayer of limonitised brown siltstone with small plant debris and the trace fossils ?*Palaeophycus* isp. and *Diplichnites* isp. A thin interlayer of ellipsoidal siderite nodules with rare remains of horseshoe crabs [Dernov 2019: fig. 3.8] and pteridosperms *Karinopteris* lies in the lower part of the siltstone layer, just above limonitised siltstones with *Cochlichnus anguineus*.

(3) Volnukhyne: Luhansk Oblast, Luhansk Raion, a quarry near the village of Volnukhyne (coordinates: 48°21'28"N, 39°16'53"E). This quarry exposed lacustrine and lagoonal siltstones that lie above the g_3 coal layer of the Mospyne Formation (Fig. 2*d*).

A single slab of the fine-grained grey lacustrine or lagoonal siltstone with several *Cochlichnus anguineus* was found on the talus along with trace fossils *Planolites*, microbially induced sedimentary structures, and gas-escape structures (Fig. 2*e*). At this fossil site, in the roof shale of the g_3 coal layer, a rich assemblage of terrestrial plants, including the genera *Asolanus*, *Bothrodendron*, *Cyperites*, *Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Lepidostrobophyllum*, *Asterophyllites*, *Calamites*, *Calamostachys*, *Sphenophyllum, Alethopteris, Cardioneura*, *Cyclopteris*, *Karinopteris*, *Lyginopteris, Mariopteris*, *Neuropteris*, *Palmatopteris*, *Artisia*, *Cordaites,* and *Samaropsis* was recorded [Dernov & Udovychenko 2019]. Plant debris often bears attached microconchids, as well as galls, endophytic oviposition, etc. [Dernov & Udovychenko 2019; Dernov 2021].

(4) Kartushyne: Luhansk Oblast, Roven'ky Raion, heap spoils of the coal mine 1.2 km south of the village of Kartushyne (coordinates: 48°09'53.7"N, 39°15'33.1"E); upper part of the Smolyanynivka Formation, roof shale of an unidentified coal layer in the interval between the h_7 and h_{11} coal beds.

The mine dumps are composed mainly of slabs of black and dark grey lacustrine siltstones with remains of terrestrial plants (*Bothrodendron, Cyperites, Lepidodendron, Lepidophloios, Lepidostrobophyllum*, *Sigillaria, Stigmaria, Annularia, Asterophyllites, Calamites, Radicites, Sphenophyllum, Asterotheca, Renaultia*, *Eusphenopteris, Neuropteris, Paripteris, Odontopteris, Alethopteris, Mariopteris, Cyclopteris*, *Cordaianthus, Cordaites*, *Samaropsis*, etc.), microconchids, non-marine bivalves *Carbonicola acuta* (Sowerby, 1812), ?millipedes, insects, horseshoe crabs, scales of the crossopterygians *Rhizodopsis sauroides* and *Megalichthys* sp., fish egg capsule *Palaeoxyris* sp. and the trace fossils *Cochlichnus anguineus*, ?*Skolithos*, *Palaeophycus*, and *Diplichnite*s.

Regional stratigraphy. The Mospyne Formation (C_2^2 or G) consists of a paralic succession of sandstones, siltstones, mudstones, coals, and limestones [Aizenverg *et al.* 1963, 1975; Dunaeva 1969; Poletaev *et al.* 2011; Nemyrovska & Yefimenko 2013]. The thickness of this formation varies from 315 m in the NW part of the Donets Basin to 730 m in the SE part of the Donets Basin [Aizenverg *et al.* 1963; Dunaeva 1969; Poletaev *et al.* 2011; Nemyrovska & Yefimenko 2013]. The Mospyne Formation corresponds to the lower part of the Zuyivkian Horizon (lower half of the Kayalian Regional Stage) of the Regional stratigraphic scheme of the Dnipro–Donets Downwarp [Poletaev *et al.* 2011; Nemyrovska & Yefimenko 2013].

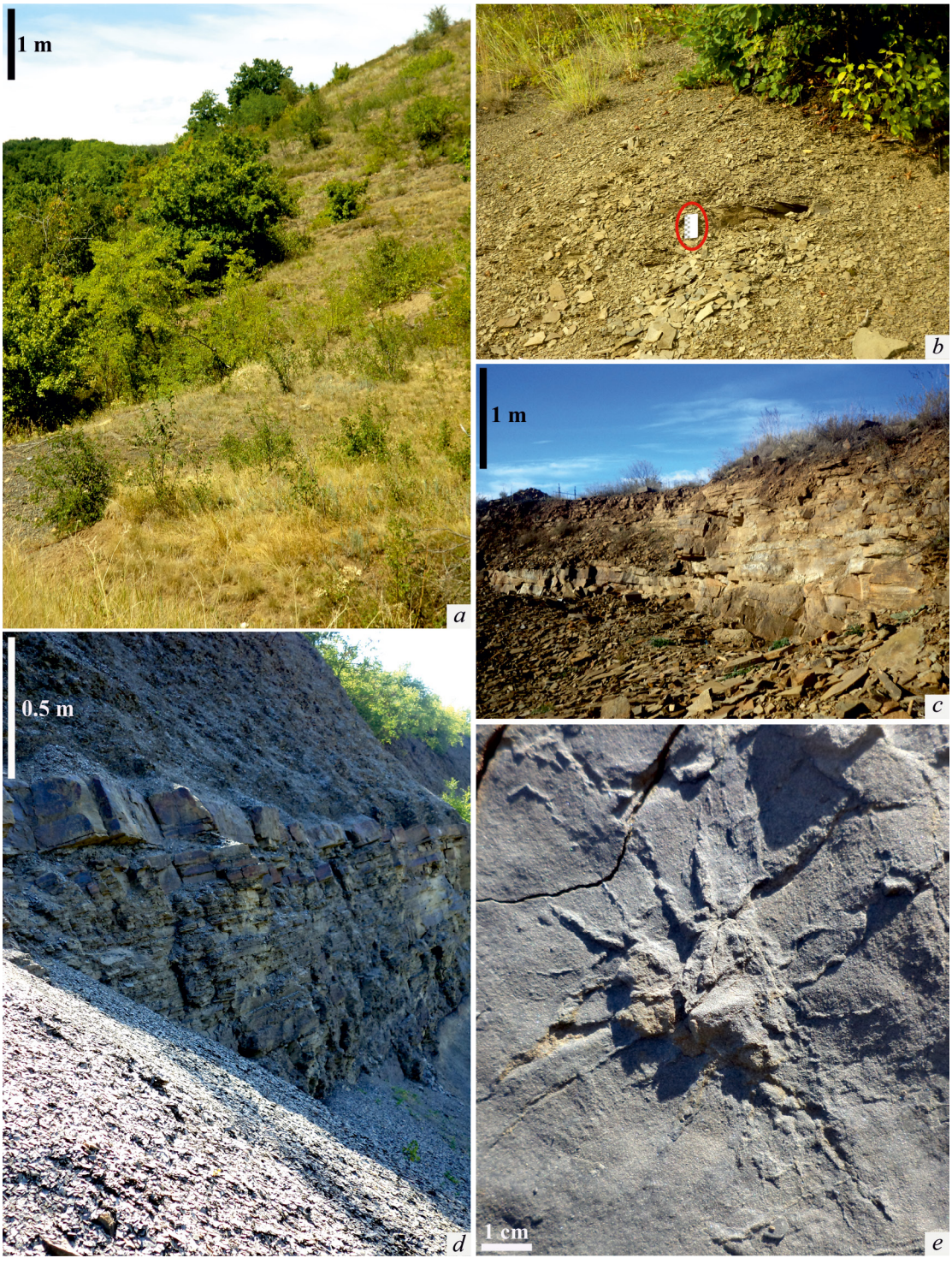


Fig. 2. Geological setting of the studied fossil sites: (*a*) general view of the fossil site Makedonivka-2; (*b*) siltstone layer with *Cochlichnus anguineus* (Makedonivka-2), scale bar = 100 mm; (*c*) general view of the fossil site Makedonivka-1; (*d*) siltstone layer with *Cochlichnus anguineus* (Volnukhyne); (*e*) gas-escape structure in the siltstone with *Cochlichnus anguineus* (Volnukhyne).

Рис. 2. Геологічні особливості вивчених місцезнаходжень: (*a*) загальний вигляд місцезнаходження Македонівка-2; (*b*) алевроліти з *Cochlichnus anguineus* (Македонівка-2), масштабна лінійка = 100 мм; (*c*) загальний вигляд місцезнаходження Македонівка-1; (*d*) алевроліти з *Cochlichnus anguineus* (Волнухине); (*e*) знаки виділення газу із нелітифікованого осаду в алевролітах з *Cochlichnus anguineus* (Волнухине).

The Smolyanynivka Formation (C_2^3 or H) consists of a paralic succession of sandstones, siltstones, mudstones, coals, and limestones [Aizenverg *et al.* 1963, 1975; Dunaeva 1969; Poletaev *et al.* 2011; Nemyrovska & Yefimenko 2013]. This formation is characterised by thick (40–60 m) beds of coarse-grained alluvial sandstones [Aizenverg *et al.* 1963]. The thickness of this formation varies from 330 m in the NW part of the Donets Basin to 670 m in the SE part of the Donets Basin [Aizenverg *et al.* 1963; Dunaeva 1969; Poletaev *et al.* 2011; Nemyrovska & Yefimenko 2013]. The Smolyanynivka Formation corresponds to the upper part of the Zuyivkian Horizon (stratigraphic interval between the H_1 and the H_4 limestone layers) and almost completely to the Makiyivkian Horizon (interval between the H_4 and the I_1 limestone layers) [Poletaev *et al.* 2011].

Age. Mospyne and Smolyanynivka formations contain remains of typical Langsettian terrestrial plants [Novik 1974; Dernov & Udovychenko 2019; etc.] and ammonoids [Popov 1979; Dernov 2022b], non-marine bivalves of the upper part of the *lenisulcata* Zone and lower part of the *communis* Zone (Mospyne Formation) [Dernov 2022a] and upper part of the *communis* Zone and *lower modiolaris* Subzone (Smolyanynivka Formation) [Sergeeva 1981], as well as late Bashkirian conodonts [Nemyrovska, 1999], and other marine and terrestrial biota, such as miospores, foraminifers, corals, bryozoans, brachiopods, scaphopods, gastropods, horseshoe crabs, millipedes, insects, and fishes.

Palaeogeography. The Bashkirian coal-bearing deposits in the Donets Basin were accumulated mainly in a large alluvial-deltaic plain, which was flooded periodically by the warm epicontinental seas [Logvinenko 1953; Feofilova & Levenshtein 1963; Ustinovsky 1993]. Only the central part of the Donets Basin was characterised by a continuous regime of marine sedimentation in the early late Bashkirian (Fig. 3).

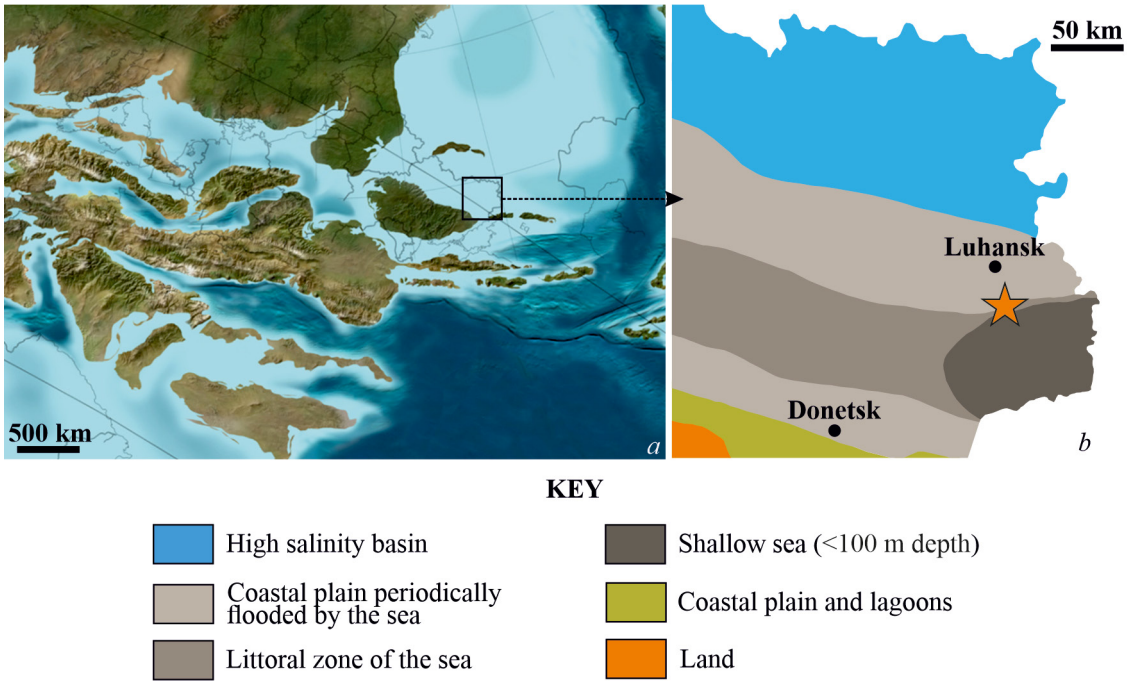


Fig. 3. Bashkirian palaeogeography of eastern Ukraine: (*a*) palaeogeographic map of Europe in the Pennsylvanian (https://deeptimemaps.com); (*b*) palaeogeographic map of the Donets Basin in the Bashkirian (modified from Ischenko *et al.*[1993: fig. 33]).

Рис. 3. Палеогеографія Сходу України в башкирський час: (*a*) палеогеографічна карта Європи в пенсильванії (https://deeptimemaps.com); (*b*) палеогеографічна карта Донбасу в башкирський час (взято з [Ischenko *et al.*, 1993: fig. 33]).

Systematic ichnology

Ichnogenus ***Cochlichnus*** Hitchcock, 1858

Type ichnospecies. *Cochlichnus anguineus* Hitchcock, 1858; original designation, by monotypy.

Other included ichnospecies. *C. annulatus* Orlowski, 1989; *C. antarticus* Tasch, 1968.

Diagnosis. Regular, sinusoidal, horizontal trails and burrows resembling a compressed and stretched corkscrew. The overall width of an individual trace may change progressively [after Häntzschel 1975; Keighley & Pickerill 1997; Uchman 1998].

Remarks. *Cochlichnus* differs from *Belorhaphe* Fuchs, 1895 by smooth rounded rather than angular curves of the trace. *Cochlichnus* differs from *Helminthopsis* Heer, 1877 by regular curves of the sinusoid, while the outlines of *Helminthopsis* resemble river meanders rather than sinusoidal wave [Buatois *et al*. 1997].

Stratigraphic range. From the Ediacaran to the present.

Cochlichnus anguineus Hitchcock, 1858

Figs 4 and 5

See Stanley & Pickerill [1998: p. 9], Schlirf [2000: p. 176] and Uchman *et al*. [2004: p. 135] for synonymy.

Diagnosis. Regular, sinusoidal, smooth, horizontal trails and burrows resembling a compressed and stretched corkscrew. The overall width of an individual trace may change progressively [after Häntzschel 1975; Keighley & Pickerill 1997; Uchman 1998].

Material. Thirteen sandstone and siltstone slabs preserving *c*. 30 trace fossils and several field photos of the trace fossils *in situ* (specimens GMLNU-9/01 to GMLNU-9/13).

Description. Horizontal, cylindrical, thin, sinusoidal trails and burrows with a smooth surface preserved as a convex hyporelief on the lower bedding surface and concave epirelief on the upper surface of the fine-grained sandstone and siltstone layers. The traces are straight, less often weakly arched (Fig. 4*d*) or sharply curved at an angle of about 45° (Fig. 4*a*), not branching, and usually occur singly; if several traces co-occur, they may intersect (Figs 4*d* and 5*d*). The diameter of the trails/burrows mainly ranges between 1.2 and 1.5 mm; much less frequently, the width of the trails is 5.0 mm (Fig. 5*c*). The length of the most complete trace fossil is 150 mm (Fig. 4*a*). The wavelength of the sinuous meanders ranges between 8.0 and 12.0 mm, and the amplitude between 3.0 and 5.5 mm. The cross section of the positive ridges is rounded or ellipsoidal, sometimes slightly flattened from above.

Remarks. *Cochlichnus anguineus* differs from other ichnospecies of the ichnogenus *Cochlichnus* in the absence of annulation and lateral markings [Buatois *et al.* 1996, 1997]. *Cochlichnus kochi* (Ludwig, 1869), which is widely distributed in the Westphalian strata of England [Elliott 1985], is a junior synonym of *Cochlichnus anguineus* [Gluszek 1995]. Stanley & Pickerill [1998] consider *Cochlichnus antarcticus* to be a junior synonym of *C. anguineus*; ichnospecies *C. kochi*, *C. serpens* Webby, 1970, *C. lagartensis* Muniz, 1980, *C. duomaensis* Yang et al., 1983 and *C. sousensis* Muniz, 1985 are all junior synonyms of *C. anguineus* [Fillion & Pickerill 1990; Buatois & Mangano 1993; Stanley & Pickerill 1998].

In 1994, a new name *Cymataulus* Rindsberg, 1994 was proposed for sinusoidal traces inside rather than on the surfaces of layers [Rindsberg 1994]. However, this idea has not found support among researchers, because in many cases it is difficult and sometimes impossible to establish whether *Cochlichnus* burrows inside the sediment or traces on its surface [Pickerill & Narbonne 1995]. Thus, *Cymataulus* is considered a junior synonym of *Cochlichnus* [Buatois *et al.* 1996, 1997; Keighley & Pickerill 1997].

Localities. See 'Geological setting and Material' section.

Occurrences. Ediacaran–Holocene.

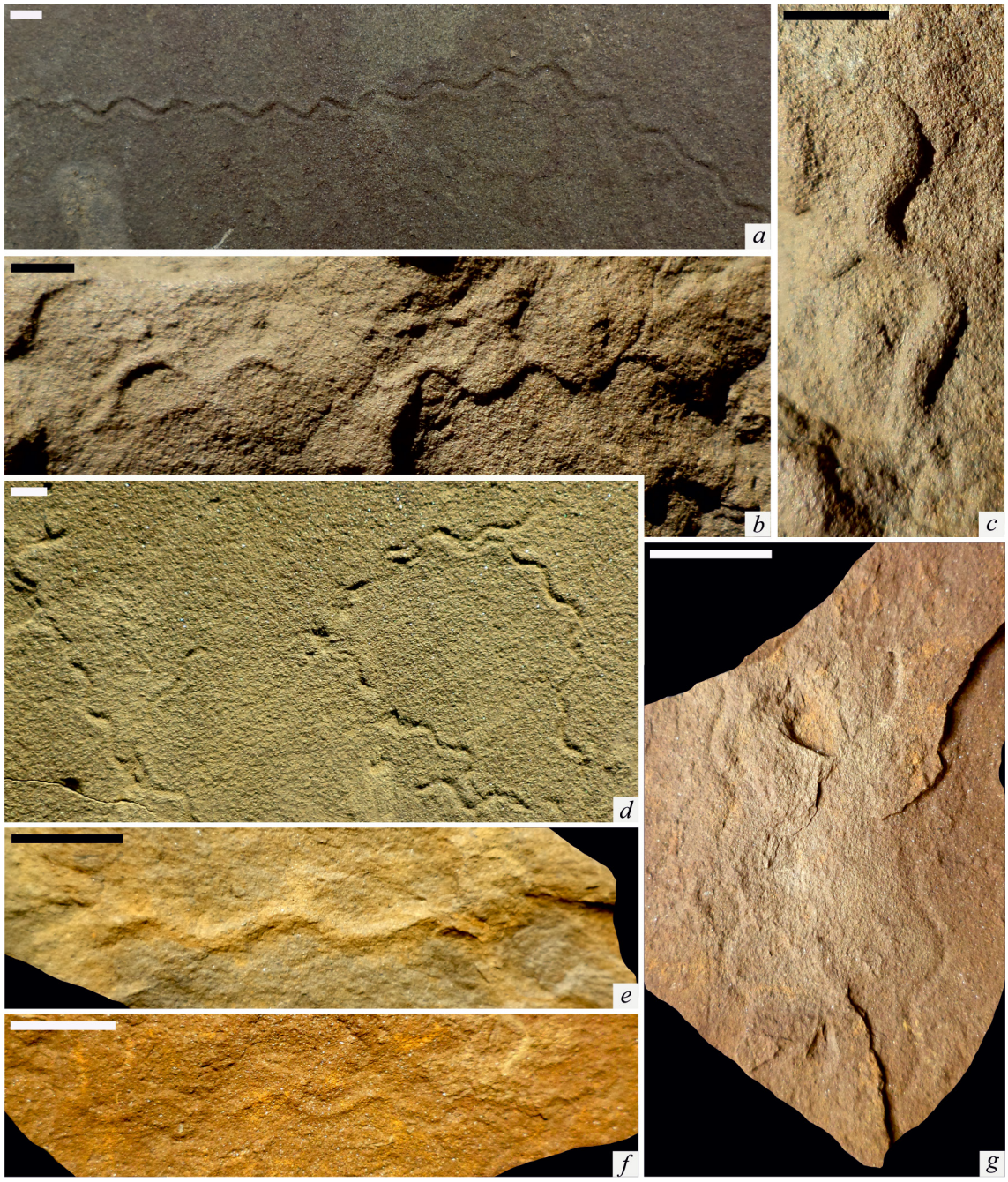


Fig. 4. *Cochlichnus anguineus* Hitchcock, 1858 from the Mospyne Formation: (*a–d*) Makedonivka-1 fossil site (*a*—GMLNU-9/01, *b*—GMLNU-9/05, *c*—GMLNU-9/03, *d*—field photo of the trace fossil *in situ*); (*e–g*) Makedonivka-2 fossil site (*e*—GMLNU-9/02, *f*—GMLNU-9/04, *g*—GMLNU-9/06). Scale bars = 10 mm.

Рис. 4. *Cochlichnus anguineus* Hitchcock, 1858 з моспинської світи: (*a–d*) місцезнаходження Македонівка-1 (*a* — GMLNU-9/01, *b* — GMLNU-9/05, *c* — GMLNU-9/03, *d* — польове фото іхнофосилій *in situ*); (*e–g*) місцезнаходження Македонівка-2 (*e* — GMLNU-9/02, *f* — GMLNU-9/04, *g* — GMLNU-9/06). Масштабні відрізки = 10 мм.

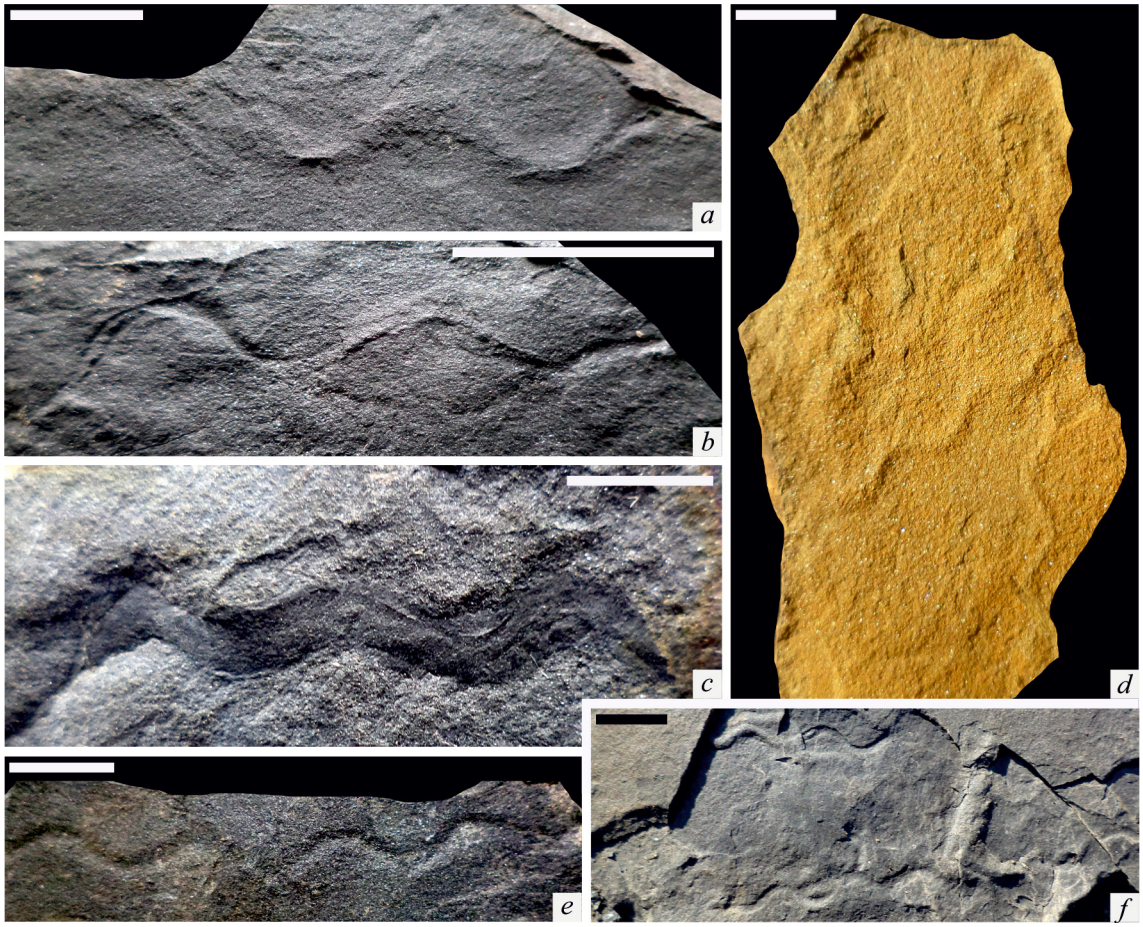


Fig. 5. *Cochlichnus anguineus* Hitchcock, 1858 from the Mospyne and Smolyanynivka formations: (*a–c, e*) Kartushyne fossil site (*a*—GMLNU-9/09, *b*—GMLNU-9/07, *c*—GMLNU-9/10, *e*—GMLNU-9/12); (*d*) Makedonivka-2 fossil site (GMLNU-9/11); (*f*) Volnukhyne (GMLNU-9/08). Scale bars = 10 mm.

Рис. 5. *Cochlichnus anguineus* Hitchcock, 1858 з моспинської та смолянинівської світ: (*a–c, e*) Картушине (*a* — GMLNU-9/09, *b* — GMLNU-9/07, *c* — GMLNU-9/10, *e* — GMLNU-9/12); (*d*) Македонівка-2 (GMLNU-9/11); (*f*) Волнухине (GMLNU-9/08). Масштабні відрізки = 10 мм.

Discussion and concluding remarks

In the Donets Basin, *Cochlichnus anguineus* usually co-occurs with *Lockeia* (Makedonivka-1), *Planolites* (Volnukhyne), and *Palaeophycus* (Makedonivka-2). Sometimes these trace fossils are found on the bedding surfaces bearing microbially induced sedimentary structures (Fig. 4*a*) together with *Taphrhelminthopsis* and *Aulichnites* (Makedonivka-1).

Cochlichnus is known from the entire Phanerozoic [Buatois *et al.* 1996; Lucas *et al.* 2004] and was generally distributed in non-marine environments in the Carboniferous, although it has been recorded in a wide range of environments, from lacustrine (Mermia Ichnofacies) to marine (Cruziana Ichnofacies) [Buatois *et al.* 1997; Lucas & Lerner 2005; Uchman *et al.* 2008, 2009; Smith *et al.* 2011).

Cochlichnus has been interpreted as traces of grazing, feeding, and locomotion and it is suggested that traces, depending on the environmental conditions and potential producers, may be combinations of all these trace fossil ethological categories [Buatois *et al.* 1997]. Potential producers of *Cochlichnus* include worms *sensu lato* [Webby 1970; Hakes 1976], nematodes [Moussa 1970; Chamberlain 1975; Metz 1998], annelids [Hitchcock 1858], cyclostomates [Gluszek 1995] or insect larvae [Toula

1908; Uchman *et al*. 2004]. In modern freshwater basins, traces morphologically similar to *Cochlichnus* are produced by nematodes [Chamberlain 1975], larvae of Ceratopogonidae [Metz 1987], Therevidae [Michealis 1972] and *Chironomus motilator* [Tarr 1935]. It seems that nematodes and/or annelids are the most likely producers of *Cochlichnus*, since representatives of Diptera are not known from the Carboniferous.

Acknowledgements

I would like to thank the anonymous reviewers whose comments and suggestions improved the quality of the final version of the manuscript. The research was carried out within the framework of the scientific theme 'Late Precambrian and Phanerozoic biota of Ukraine: biodiversity, revision of systematic composition and phylogeny of leading groups' (No. 0122U001609).

References

Aizenverg, D. E., N. G. Belenko, V. S. Dedov, M. L. Levenshtein, I. A. Makarov, [et al.]. 1975. Stratigraphic excursion. In: *Aizenverg, D. E., V. V. Lagutina, M. L. Levenshtein, V. S. Popov (eds). Field excursion guidebook for the Donets Basin*. Moscow, 201–245. [In Russian]

Aizenverg, D. E., N. E. Brazhnikova, K. O. Novik, A. P. Rotai, P. L. Shulga. 1963. *Carboniferous stratigraphy of the Donets Basin.* Publishing House of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–182 [In Russian]

Archer, A. W., C. G. Maples. 1984. Trace fossil distribution across a marine-to-nonmarine gradient in the Pennsylvanian of Southwestern Indiana. *Journal of Paleontology*, **58** (2): 448–466.

Bendella, M., M. Benyoucef, R. Mikuláš, I. Bouchemla, B. Ferré. 2022. Storm-dominated shallow marine trace fossils of the Lower Devonian Teferguenite Formation (Saoura valley, Algeria). *Italian Journal of Geosciences*, **141** (3): 400–425. https://doi.org/10.3301/IJG.2022.23

Buatois, L. A., G. Jalfin, F. G. Acenolaza. 1997. Permian nonmarine invertebrate trace fossils from southern Patagonia, Argentina: ichnologic signatures of substrate consolidation and colonization sequences. *Journal of Paleontology*, **71** (2): 324–337. https://doi.org/10.1017/S0022336000039238

Buatois, L. A., M. G. Mángano, X. Wu, G. Zhang. 1996. Trace fossils from Jurassic lacustrine turbidites of the Anyao Formation (central China) and their environmental and evolutionary significance. *Ichnos*, **4** (4): 287–303. https://doi.org/10.1080/10420949609380137

Buatois, L. A., M. G. Mángano. 2003. La icnofauna de la Formación Puncoviscana en el noroeste argentino: la colonizacin de fondos oceánicos y reconstrucción de paleoambientes y paleoecosistemas de la transición precámbrica-cámbrica. *Ameghiniana*, **40** (1): 103–117.

Chamberlain, C. K. 1975. Recent Lebensspurren in nonmarine aquatic environments. *In: Frey R. W. (ed.). The study of trace fossils*. Springer-Verlag, New York, 431–458. https://doi.org/10.1007/978-3-642-65923-2_19

Dernov, V. 2019. On the study of the non-marine fauna of the Mospino Formation (Middle Carboniferous, Donets Basin). *Tectonics and Stratigraphy*, **46**: 105–115. [In Russian] https://doi.org/10.30836/igs.0375-7773.2019.208882

Dernov, V. 2021. The earliest insect endophytic oviposition (Early Pennsylvanian, eastern Ukraine). *Visnyk of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Geology,* **95** (4), 16–24. https://doi.org/10.17721/1728-2713.95.02

Dernov, V. 2022a. Nonmarine bivalves from the Mospyne Formation (upper Bashkirian) of the Donets Basin: taxonomy, paleoecology, and stratigraphic significance. *Geologichnij zhurnal*, **380** (3): 34–56. [In Ukrainian] https://doi.org/10.30836/igs.1025-6814.2022.3.255491

Dernov, V. 2022b. Late Bashkirian ammonoids from the Mospyne Formation of the Donets Basin, Ukraine. *Fossil Imprint*, **78** (2), 489–512. https://doi.org/10.37520/fi.2022.021

Dernov, V. 2023. Horseshoe crab trace fossils *Arborichnus* Romano et Meléndez, 1985 from the Bashkirian (Carboniferous) of the Donets Basin, Ukraine. *Fossil Imprint*, **79**, 9–25. https://doi.org/10.37520/fi.2023.002

Dernov, V. S., N. I. Udovychenko. 2019. On the paleobotanical characteristics of the Mospino Formation. *Visnyk of V.N. Karazin Kharkiv National University, Geology, Geography, Ecology*, **51**: 67–82. [In Russian] https://doi.org/10.26565/2410-7360-2019-51-05

Dewar, W. 1939. *Anthraconauta (Anthracomya) minima* (Auctorum) and its associates in the Lancashire coalfield. *Bulletin of Geological Survey of Great Britain*, **1**: 47–66.

Dunaeva, N. M. 1969. Open Donets Basin. *In: Bondarchuk, V. G. (ed.). Stratigraphy of the Ukrainian SSR. Vol. V. Carboniferous.* Naukova Dumka, Kyiv, 21–48. [In Ukrainian]

Elliott, R. E. 1985. An interpretation of the trace fossil *Cochlichnus kochi* (Ludwig) from the East Pennine Coalfield of Britain. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **45**: 183–187. https://doi.org/10.1144/pygs.45.3.183

Feofilova, A. P., M. L. Levenshtein. 1963. *Features of the sedimentation and coal accumulation in the Early and Middle Carboniferous of the Donets Basin.* Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, 1–175. [In Russian]

Fillion, D., R. K. Pickerill. 1990. Ichnology of the Upper Cambrian? to Lower Ordovician Bell Island and Wabana groups of eastern Newfoundland, Canada. *Palaeontographica Canadiana*, **7**: 1–119.
Fuchs, T. 1895. Studien über Fucoiden und Hieroglyphen. *Denkschriftender Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, **62**: 369–448.
Gluszek, A. 1995. Invertebrate trace fossils in the continental deposits of an Upper Carboniferous coal-bearing succession, Upper Silesia, Poland. *Studia Geologica Polonica*, **108**: 171–202.
Gureev, Yu. A. 1986. On the prospects for palaeoichnological analysis in stratigraphy. *Tectonics and Stratigraphy*, **27**: 42–47. [In Russian]
Hakes, W. G. 1976. Trace fossils and depositional environments of four clastic units, Upper Pennsylvanian megacyclothems, northeast Kansas. *University of Kansas Paleontological Contributions*, **63**: 1–43.
Häntzschel, W. 1975. Trace fossils and Problematica. *In: Teichert, C. (ed.). Treatise on Invertebrate Paleontology. Part W. Miscellanea. Suppl. 1*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence, W3–W269.
Heer, O. 1876–1877. Flora fossilis Helvetiae. Die vorweltliche Hora der Schweiz. Verlag J. Wurster & Co., Zürich, 1–182. (Parts 1, 2 (1876):1–90; Parts 3, 4 (1877): 91–182).
Hitchcock, E. 1858. *Ichnology of New England; a report on the sandstone of the Connecticut Valley, especially its footmarks.* W. White, Boston, 1–220.
Ischenko, A. A., T. I. Nemirovskaya, A. A. Skovorodnikova, O. P. Fissunenko. 1993. The Olmezivkian-Mandrykinkian Stage. *In: Tsegelnyuk, D. P. (ed.). Geological history of Ukraine. Paleozoic*. Naukova Dumka, Kyiv, 136–141 [In Russian]
Ivantsov, A. Yu., V. P. Gritsenko, V. M. Paliy, V. A. Velikanov, L. I. Konstantinenko, [et al.]. 2015. *Upper Vendian macrofossils of Eastern Europe. Middle Dniester area and Volhynia.* PIN RAS, Moscow, 1–144. [In Russian]
Keighley, D. G., R. K. Pickerill. 1997. Systematic ichnology of the Mabou and Cumberland groups (Carboniferous) of western Cape Breton Island, Eastern Canada 1: Burrows, pits, trails and coprolites. *Atlantic Geology*, **33:** 181–215.
Logvinenko, N. V. 1953. *Lithology and paleogeography of the Carboniferous coal-bearing sediments of the Donets Basin.* Kharkiv University, Kharkiv, 1–436. [In Russian]
Lucas, S. G., M. Bruner, P. Shipman. 2004. Middle Pennsylvanian ichnofauna from eastern Oklahoma, USA. *Ichnos*, **11** (1–2): 45–55. https://doi.org/10.1080/10420940490442322
Lucas, S. G., A. J. Lerner. 2005. Lower Pennsylvanian invertebrate ichnofossils from the Union Chapel Mine, Alabama: a preliminary assessment. *Pennsylvanian Footprints in the Black Warrior Basin of Alabama. Alabama Paleontological Society Monograph*, **1**: 147–152.
Ludwig, R. 1869. Fossile Pflanzenreste aus den palälithischen Formationen der Umgebung von Dillenburg, Biedenkopf und Friedberg und aus dem Saalfeldischen. *Palaontographica*, **17**: 105–128.
Metz, R. 1987. Sinusoidal trail formed by recent biting midge (Family Ceratopoginidae): trace fossil implications. *Journal of Paleontology*, **61** (2): 312–314. https://doi.org/10.1017/S0022336000028481
Metz, R. 1995. Ichnologic study of the Lockatong Formation (Late Triassic), Newark Basin, southeastern Pennsylvania. *Ichnos*, **4** (1): 43–51. https://doi.org/10.1080/10420949509380113
Metz, R. 1996. Newark Basin ichnology: the Late Triassic Perkasie Member of the Passiac Formation, Sanatoga, Pennsylvania. *Northeastern Geology and Environmental Sciences*, **18**: 118–129.
Metz, R. 1998. Nematode trails from the Late Triassic of Pennsylvania. *Ichnos*, **5** (4): 303–308. https://doi.org/10.1080/10420949809386428
Michealis, P. 1972. *Belorhaphe kochi* (Ludwig 1869), eine Wurmspur im europischen Karbon. *Geologisches Jahrbuch,* **71**: 299–330.
Moussa, M. T. 1970. Nematode fossil trails from the Green River Formation (Eocene) in the Uinta Basin, Utah. *Journal of Paleontology*, **44** (2): 304–307.
Muniz, G. C. B. 1980. *Cochlichnus lagartensis* ichnosp. nov., ichnofóssil da Formação Lagarto, Grupo Estância, no. Estado de Sergipe. *Academia Brasileira de Ciencias,* **5**: 3101–3103.
Muniz, G. C. B. 1985. *Cochlichnus sousensis*, icnospecie da formacao Sousa, Grupo Rio do Peixe, no. Estado da Parafba. *Coletanea de trabalhos paleontologicas. Trabalhos apresentados VIII congresso Brasileiro de paleontologia, 1983. Ministerio das minas e energia, departmento nacional da producao mineral*, 239–241.
Nemyrovska, T. I. 1999. Bashkirian conodonts of the Donets Basin, Ukraine. *Scripta Geologica*, **119**: 1–116.
Nemyrovska, T. I., V. I. Yefimenko. 2013. Middle Carboniferous (Lower Pennsylvanian). In: *Gozhik, P. F. (ed.). Stratigraphy of the Upper Proterozoic and Phanerozoic of Ukraine. Vol. 1. Stratigraphy of the Upper Proterozoic, Paleozoic and Mesozoic.* LAT&K, Kyiv, 283–303. [In Ukrainian]
Newberry, J. S. 1856. Description of several new genera and species of fossil fishes, from the Carboniferous strata of Ohio. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **8**, 96–100.
Novik, E. O. 1974. *Regularities of development of the Carboniferous flora of the south part of the European part of the USSR.* Naukova Dumka, Kyiv, 1–140. [In Russian]
Orlowski, S. 1989. Trace fossils in the Lower Cambrian sequence in Swietokryskie Mountains, Central Poland. *Acta Paleontologica Polonica*, **34** (3): 211–231.
Paliy, V. M. 1978. Late Precambrian and Cambrian trace fossils from Ukraine. *In: Vyalov, O. S. (ed.). Trace fossils of ancient organisms and problems of paleogeographic reconstruction.* Apatity, 26–34. [In Russian]

Pickerill, R. K., G. M. Narbonne. 1995. Composite and compound ichnotaxa: a case example from the Ordovician of Quebec, eastern Canada. *Ichnos*, **4** (1): 53–69. https://doi.org/10.1080/10420949509380114
Poletaev, V. I., M. V. Vdovenko, O. K. Shchogolev, N. I. Boyarina, I. A. Makarov. 2011. Stratotypes of the Carboniferous and Lower Permian regional stratigraphic units of the Dnipro-Donets Downwarp. Logos, Kyiv, 1–236. [In Ukrainian]
Popov, A. V. 1979. Carboniferous ammonoids of the Donets Basin and their stratigraphic significance. Nedra, Leningrad, 1–119. [In Russian]
Ratcliffe, B. C., J. A. Fagerstrom. 1980. Invertebrate lebensspuren of Holocene floodplains: their morphology, origin and paleoecological significance. *Journal of Paleontology*, **54** (3): 614–630.
Rindsberg, A. K. 1994. Ichnology of the Upper Mississippian Hartselle Sandstone of Alabama, with notes on other Carboniferous formations. *Geological Survey of Alabama Bulletin*, **158**: 1–107.
Schlirf, M. 2000. Upper Jurassic trace fossils from the Boulonnais (northern France). *Geologica et Palaeontologica*, **34**: 145–213.
Sergeeva, M. T. 1981. Bashkirian (Middle Carboniferous) bivalves of the Donets Basin and their stratigraphic significance. *Tectonics and stratigraphy*, **21:** 53–61. [In Russian]
Shul'ga, V. F., A. Zdanovski, L. B. Zaytseva, A. V. Ivanova, A. V. Ivanina, [et al.]. 2007. Correlation of Carboniferous coal-bearing formations of the Lviv-Volhynian and Lublin basins. Varta, Kyiv, 1–427. [In Russian]
Smith, C. J., D. L. Fillmore, E. L. Simpson, S. G. Lucas. 2011. Invertebrate trace fossils from deposits of the Pennsylvanian-age Llewellyn Formation, eastern Pennsylvania, USA. *In: Sullivan, R. M., S. G. Lucas, J. A. Spielmann (eds). Fossil Record 3. New Mexico Museum of Natural History and Science*, **53**: 152–156.
Sowerby, J. 1812. *The mineral conchology of Great Britain; or, Coloured figures and descriptions of those remains of testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the earth. Vol. 1.* Printed by Benjamin Meredith, London, 1–236.
Stanley, D. C. A., R. K. Pickerill. 1998. Systematic ichnology of the Late Ordovician Georgian Bay Formation of Southern Ontario, eastern Canada. *Royal Ontario Museum publications in life sciences*, **162**: 1–56.
Tarr, W. A. 1935. Concretions in the Champlain Formation of the Connecticut River Valley. *Bulletin of Geological Society of America*, **46** (10): 1493–1534. https://doi.org/10.1130/GSAB-46-1493
Tasch, P. 1968. A Permian trace fossil the Antarctic Ohio Range. *Kansas Academy of Science Transactions*, **71** (1): 33–37. https://doi.org/10.2307/3627396
Toula, F. 1908. Kriechspuren von *Pisidium amnicum* Müller. Beobachtungen auf einer Donauschlickbarre bei Kahlenbergerdorf-Wien. *Verhandlungen der kaiserlichekųniglichen geologischen Bundesanstalt*, **11**: 239–244.
Uchman, A. 1998. Taxonomy and ethology of flysch trace fossils: revision of the Marian Książkiewicz collection and studies of complementary material. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, **68**: 105–218.
Uchman, A., A. Gaigalas, V. Kazakauskas. 2008. Trace fossils from the Upper Pleistocene glaciolacustrine laminated sediments of Lithuania. *Geologija*, **50** (3): 212–226. 10.2478/v10056-008-0047-9
Uchman, A., A. Gaigalas, V. Kazakauskas. 2009. Trace fossils from Late Pleistocene varved lacustrine sediments in eastern Lithuania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **272** (3–4): 199–211. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.08.003
Uchman, A., M. Pika-Biolzi, P. A. Hochuli. 2004. Oligocene trace fossils from temporary flood plain ponds: an example from the freshwater molasses of Switzerland. *Ecologae Geologicae Helvetia*, **97** (1): 133–148. https://doi.org/10.1007/s00015-004-1111-z
Ustinovsky, Yu. B. 1993. Kayalian Stage (late Bashkirian). *In: Tsegelnyuk, P. D. (ed.). Geological history of the territory of Ukraine*. Naukova Dumka, Kyiv, 147–154. [In Russian]
Webby, B. D. 1970. Late Precambrian trace fossils from New South Wales. *Lethaia*, **3** (1): 79–109. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1970.tb01265.x
Williamson, W. C. 1849. On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some ganoid and placoid fish. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **139**: 435–475. https://doi.org/10.1098/rstl.1849.0023
Yang, S., Z. Song, D. Liang. 1983. Late Carboniferous-Early Permian flysch trace fossils from Ali, Xizang (Tibet), China. *Journal of Wuhan College of Geology*, **1**: 93–103. [In Chinese]

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 121–133
https://doi.org/10.53452/gb2509

Experience from a light trap Lepidoptera survey in a populated settlement: effects of meteorological factors and changes in lunar phases

Gábor Vass[1,2], István Hadnagy[1], Erzsébet Kohut[1], István Kolozsvári1,

[1] Ferenc Rákóczi II Transcarpathian Hungarian College of Higher Education (Beregovo, Ukraine),
[2] University of Sopron (Sopron, Hungary)

article info

key words

Lepidoptera, light trap, weather conditions, moon phase, Transcarpathia.

correspondence to

Kolozsvári, I.; Ferenc Rákóczi II Transcarpathian Hungarian College of Higher Education, 6 Kossuth Square, Beregovo, 90202 Ukraine,
Email: kolozsvari.istvan@kmf.org.ua; orcid: 0000-0002-4527-7762

article history

Submitted: 05.07.2023. Revised: 08.12.2023. Accepted: 30.12.2023.

cite as

Vass, G., I. Hadnagy, E. Kohut, I. Kolozsvári. 2023. Experience from a light trap Lepidoptera survey in a populated settlement: effects of meteorological factors and changes in lunar phases. *GEO&BIO*, **25**: 121–133. [In English, with Ukrainian summary]

abstract

In the framework of the research, light trap Lepidoptera collections were carried out in the territory of a settlement (Velyki Berehy, Zakarpatska Oblast, Ukraine), which is bordered by nature reserves, forests, and agricultural areas, as well as by the remains of a large marsh (Szernye bog) that had been drained in the past. A Jermy light trap with a household LED bulb was used to capture the moths and butterflies. In addition to assessing the Lepidoptera fauna of the area, the study aimed to find out which species of Lepidoptera are attracted to energy-saving light bulbs commonly used in households in a settlement located in a habitat-diverse environment. In addition to the artificial light pollution conditions and other anthropogenic influences of the settlement, the direction and magnitude of the effects of temperature, relative humidity, cloud cover, wind speed, and moon phase parameters at the time of collection on the flight trends of nocturnal Lepidoptera species were also investigated. A total of 97 days of collecting between May 2018 and May 2019 resulted in the collection of 122 Lepidoptera species from 16 families. In terms of their ecological requirements, species were found in closed and open forest, forest edge, scrub, meadow, actively cultivated and abandoned agricultural areas, as well as in dry and wet areas. Several species considered being agricultural, forestry, or horticultural pests were identified, but not in abundance. Among the environmental variables, temperature variation showed a strong significant positive correlation with daily species numbers and abundance, while relative humidity, wind speed, cloud coverage and moon phases showed varying degrees of negative correlation, but were generally weak. The effects of the interactions of natural and man-made environmental influences on living organisms are difficult to assess objectively, but their research is of paramount importance for the long-term effective conservation of habitats of particular conservation value and for the preservation of their biodiversity.

© 2023 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Досвід дослідження метеликів з використанням світлових пасток у населеному пункті: вплив метеорологічних факторів і змін місячних фаз

Габор Ваш, Іштван Гаднадь, Ержебет Когут, Степан Коложварі

Резюме. У рамках дослідницької роботи проводився збір метеликів за допомогою світлових пасток у межах населеного пункту (с. Великі Береги, Україна, Закарпатська обл.), який обмежений природоохоронними територіями, лісами та сільськогосподарськими угіддями, а також залишками раніше осушеного великого торф'яного болота Сернє. Для вилову метеликів використовували світлову пастку, оснащену звичайною побутовою світлодіодною лампою. Крім оцінки фауни метеликів досліджуваної території, проаналізували, зокрема, які види метеликів приваблюють енергозберігаючі лампи, що часто використовуються в домогосподарствах у зазначеному населеному пункті. Крім впливу штучного світлового забруднення й інших антропогенних чинників поселення на тенденції літання нічних активних видів метеликів, також дослідили напрямок і ступінь впливу температури та відносної вологості повітря, хмарності, швидкості вітру та місячних фаз, зафіксованих під час вилову. У результаті збору зразків, який проводився протягом 97 днів (з травня 2018 р. до травня 2019 р.), зібрали представників 122 видів метеликів, які належать до 16 родин. Стосовно екологічних особливостей – траплялись види, характерні для густих суцільних і розріджених лісів, узлісся, чагарників, луків, активно оброблених і занедбаних сільськогосподарських територій, а також сухих і вологих локацій. Крім того, ідентифікували кілька видів, які можна вважати шкідниками з точки зору сільського господарства, лісівництва, чи садівництва, але не в масовому масштабі. Зазначимо, що зміна температури навколишнього середовища показала значну позитивну кореляцію з показниками добової чисельності видів та особин, а відносна вологість, швидкість вітру, хмарність та місячні фази показали різну за ступенем, але по суті слабку негативну кореляцію. Важко об'єктивно судити про наслідки взаємодії природних і штучних впливів навколишнього середовища на живі істоти, але дослідження особливо цінних середовищ існування має велике значення для ефективної, довгострокової природоохоронної діяльності та збереження біорізноманіття.

Ключові слова: Lepidoptera, світлова пастка, погодні умови, місячні фази, Закарпаття.

Introduction

The aim of the light trap collection was to assess the species composition of the Lepidoptera fauna in a selected settlement in the Carpathian Basin, to investigate which species of moths and butterflies are attracted by the LED bulb, which is nowadays considered to be a traditional technology and is often used in local households, and to investigate how weather conditions and lunar cycles influence the success of the collections. Specialised light sources are commonly used in light trapping studies in the literature, but are not commonly used in everyday life in populated settlements, and insects are not exposed to them more often. The settlement of Velyki Berehy (Zakarpatska Oblast, Ukraine) was chosen as the study site because it is surrounded by inhabited areas with extensive forest stands and agricultural land, as well as Ramsar-status floodplain forest. The settlement is bordered by the Borzha River from the east and is 126 metres above sea level. The area can be considered as the edge of the former Szernye bog, which used to be a swampy-boggy area of up to 100 km^2 in wet seasons, surrounded by the settlements of Kid'osh, Velyki Berehy, Nove Selo, Fornosh, Dertsen, Haty, and Yanoshi. It gradually dried up as a result of drainage work beginning in the 1840s and continuing after 1945. In the 1980s and 1990s, small stands of roundleaf sundew (*Drosera rotundifolia*) and common bladderwort (*Utricularia vulgaris*), which were the original wetland indicator species, were still present in the region, but these have now largely disappeared or declined [Lakatos & Dalmai 1998].

Despite the transformation of the landscape, habitat history is likely to continue to play an important role in the evolution of the flora and fauna of the area.

With respect to the Lepidoptera fauna of the whole Transcarpathian region, recent collections by Geryak [2010; 2012; 2021], Popov [2004], Lyashenko [2009], Szanyi *et al.* [2015 a, b; 2018], Kanarsky *et al.* [2011], and Matsiakh & Kramarets [2020] added a significant amount of data to our knowledge.

Szanyi *et al.* [2015 a, b; 2018] recorded 560 Lepidoptera species in the vicinity of the Velyka Dobron Wildlife Reserve, while Geryak [2010] recorded 498 Lepidoptera species during his comprehensive county-wide survey, including several species not previously identified in Transcarpathia and considered to be new to the area.

The research also wanted to find out how the effectiveness of a trap light, operated by a household light bulb of rather low luminous intensity, in a populated area considered to be somewhat light-polluted, is affected by variations in relative humidity, wind speed, cloud cover, and moon phase, in terms of both species and individuals. In the future, the elimination of the harmful effects of light pollution will also become an increasingly important issue in the design of nature reserves to better protect species. It is now well established that weather conditions and cyclical variations in lunar brightness clearly influence the flight patterns of many insect species and affect the effectiveness of light-trapping collection methods, but the extent of their influence and their weight at the species level is not yet sufficiently understood [Steinbauer *et al.* 2011; Jonason *et al.* 2014]. Recent research suggests that for insects, the spectral composition of nocturnal lighting may be more biologically important than light intensity [Longcore & Rich 2015].

Material and Methods

Study site

In the immediate vicinity of the designated collecting site (geocoordinate: 48.2337, 22.7490) in the inner part of the settlement of Velyki Berehy there are residential buildings and gardens with fruit trees (*Prunus domestica, Prunus armeniaca, Prunus persica, Prunus cerasus, Malus domestica, Pyrus communis,* and *Juglans regia)*. Outside the settlement there are ploughs, pastures, vineyards, and woods (Fig. 1). To the north of the settlement is the formerly drained Szernye bog, and to the east is a forest of 2 466 ha, divided by the Borzha River. Parts of the forest are under multiple protection. The Atak–Borzhava Ramsar site (283.4 ha) contains more than 300 plant species. The Borzhava section of the Tisza Valley Regional Landscape Park was previously designated here, as well as the Atak area (52 ha), a botanical natural monument of state importance, and the Borzha local importance protected area (302 ha) [EP 2022[1]; Kish *et al.* 2009].

According to the phytogeographical classification, within the Central European flora of the Holarctic floristic kingdom, the area belongs to the Pannonicum floristic province of the Lower Plain (Eupannonicum) floristic province of the Northern Plain (Samicum) floristic province [Simon 1952]. Typical communities are Querco-Fagetea oak-ash-siliceous groves, Fraxino-pannonicaea-Ulmetum with 100-300 years old specimens. The canopy is dominated by *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus minor*, and *Acer campestre*. The shrub layer is characterised by *Cornus sanguinea*, *Euonymus europaeus*, *Crataegus monogyna*, *Crataegus oxycanta*, and *Hedera helix*. In the grassland, in addition to Fagetalia species, *Allium ursinum*, *Crocus heuffelianus*, *Anemona nemorosa*, *Asarum europaeum*, *Gagea lutea*, *Lathyrus vernus*, *Circea lutetiana*, *Carex pilosa*, *Carex remota*, and *Aegopodium podagraria* are common. There are also the highly diverse Carici elongatae-Alnetum and Fraxino pannonicae Alnetum communities of the class Alnetea glutinosae. At canopy level, *Alnus glutinosa*, *Ulmus leavis*, and *Fraxinus excelsior* are typical. The shrub layer is rich in *Frangula alnus* and *Viburnum opulus*, and the grassland layer is rich in sedge species (*Carex acutiformis, Carex elongata,* and *Solanum dulcamara)*. Stoyko [2009] also mentions the association Fraxineto-excelsiori-angustifolii-Qercetum-roburis aegopodiosum, whose grassland is dominated by *Aegopodium podagraria, Asarum europaeum, Gallium odoratum, Hedera helix, Millium effusum,* and *Carex brizoides*, as well as by *Carex remota, Gallium aparine, Geum rivale, Glechoma hederaceae,* and other species.

[1] EP–Report on the State of the Natural Environment of Transcarpathia Oblast in 2022—Transcarpathian State Administration, Department of Ecology and Natural Resources, Uzhhorod, 2013 [Доповідь про стан навколишнього природного середовища Закарпатської області за 2012 рік — Закарпатська обласна державна адміністрація, Департамент екології та природних ресурсів, Ужгород, 2023]. https://ecozakarpat.gov.ua/wp-content/nd/2021_ecopasport.pdf

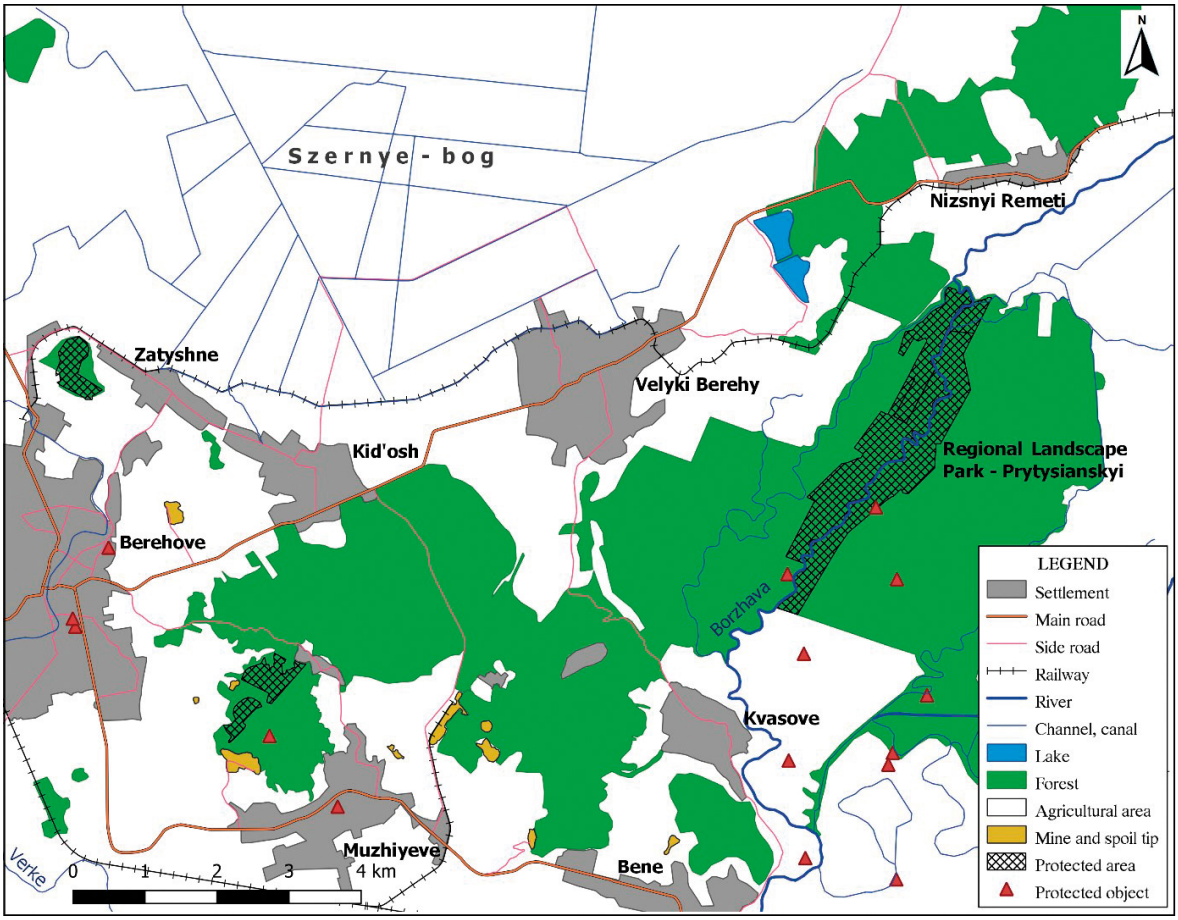


Fig. 1. Map of the study area.
Рис. 1. Карта досліджуваної території.

The climate type of the area, according to the Köppen–Geiger classification [Kottek *et al.* 2006], is warm summer humid continental (Dfb). According to the CarpatClim climate atlas [Szalai *et al.* 2013[2]], the mean annual temperature is 9.7°C based on grid point data from 1875 for the period 1961–2010. The coldest month is January (–2.4°C) and the warmest is July (20.1°C). The summer and winter seasons are well defined. On average over many years, the mean temperature in the months of December–January–February is below 0°C, and monthly mean temperatures in the period April–October are above 10°C. The average annual rainfall is 690 mm. The annual rainfall is relatively even. The wettest month is June (78 mm) and the driest is March (45 mm).

Field work

The Jermy-type light trap used in the collections was placed at a height of 3 metres above the ground. The light source was a 9 W LED bulb with a colour temperature of 4500 K (close to the spectral composition of natural light).

The trap was operated between 8 pm and 5 am (CET) between 1 May 2018 and 7 May 2019 for a total of 97 days on the following days: 2018.05.01–02, 05.04–05, 05.12–13, 05.19–20, 05.27–28, 05.28–29, 06.01–02, 06.03–04, 06.06–07, 06.09–10, 06.14–15, 06.15–16, 06.18–19, 06.19–20, 06.24–25, 07.01–02, 07.02–03, 07.04–05, 07.05–06, 07.12–13, 07.13–14, 07.16–17, 07.24–25, 07.25–26, 07.26–

[2] Szalai, S., I. Auer, J. Hiebl, J. Milkovich, T. Radim, [et al.]. 2013. Climate of the Greater Carpathian Region. Final Technical Report. European Commission – JRC, www.carpatclim-eu.org.

27, 07.28–29, 07.29–30, 07.30–31, 08.02–03, 08.03–04, 08.04–05, 08.06–07, 08.09–10, 08.10–11, 08.12–13, 08.17–18, 08.19–20, 08.21–22, 08.24–25, 08.26–27, 08.27–28, 08.30–31, 09.01–02, 09.04–05, 09.06–07, 09.07–08, 09.10–11, 09.12–13, 09.14–15, 09.17–18, 09.19–20, 09.25–26, 09.27–28, 09.29–30, 10.07–08, 09–10, 10.11–12, 10.12–13, 10.14–15, 10.15–16, 10.17–18, 10.19–20, 10.27–28, 10.29–30, 10.30–31, 11.04–05, 11.05–06, 11.07–08,11.09–10, 11.11–12, 11.13–14, 11.14–15, 11.17–18, 11.19–20, 11.21–22, 11.24–25, 03.06–07, 03.11–12, 2019.03.14–15, 03.21–22, 03.23–24, 03.24–25, 03.26–27, 03.29–30, 03.30–31, 04.02–03, 04.04–05, 04.09–10, 04.11–12, 04.18–19, 04.19–20, 04.24–25, 04.25–26, 04.26–27, 04.29–30, 05.01–02, and 05.06–07.

The moths and butterflies that arrived in the catcher were stunned with ethyl acetate and collected in the morning hours each day, then preserved by freezing until taxonomic identification. For taxonomic identification of the moths and butterflies, the recommendations of the Catalogue of Life[3] and the International Commission on Zoological Nomenclature[4] were used.

Data analysis

Statistical processing of our results was performed in Microsoft Excel 2019 and PAST 4.50 (Hammer et al. 2001). For meteorological data, data from Station 12786: Záhony (Hungary) were used [OGIMET[5]]. Daily % of lunar disk values were taken from the Almanac official astronomical website [AOAW[6]] database. Diversity relationships of the Lepidoptera fauna of the study area were determined using Shannon diversity calculations [Pielou 1975] and Buzas and Gibson's evenness values (eH/S, where H is the Shannon–Weaver index, S is the number of species). Relationships between environmental variables and individual Lepidoptera species and diversity relationships were analysed using redundancy analysis [RDA, Legendre & Legendre 1998] and linear correlation analysis. To decide which of the species have a significantly defined frequency, i.e. are not randomly present in the area at a given time, a modified statistical test for hypothesis of probability evenness [Vincze 1975] was applied. To decide which are the species with significant definite frequency—i.e. it is not random that they are present in a given place at a given time— the statistical test for hypothesis of probability evenness has been used (Vincze 1975). This can be applied to the problem as it follows: in a given ε probability level, we can determine a critical interval with h_1 and h_2>h_1 borders. If there is, at least, one *S* species with f_S frequency, so that f_S>h_2, we cannot consider the distribution of the species direction to be even. In this case, *S* is called a characteristic *species* (CSP), otherwise, it is a non-characteristic species (NSP) on 1–ε probability level. From a zoocoenological point of view, species with absolute abundance higher than the h_2 upper limit of f_S need to be considered in more detail. The values of h_1 and h_2 are:

$$h_1 = p_0 n - u_\varepsilon \sqrt{n p_0 (1 - p_0)} \qquad \text{and} \qquad h_2 = p_0 n + u_\varepsilon \sqrt{n p_0 (1 - p_0)}$$

where p_0 is the basic probability of occurrence of a species (assuming uniform distribution in the area), i.e. now, since 122 species are distinguished $p_0 = 1/122 = 0.008$, n is the total number of cases (sample size: total number of individuals per species). The u_ε can be defined in the following correlation:

$$2\Phi(u_\varepsilon) - 1 = 1 - \varepsilon$$

where $\Phi\Phi\ (x)$ is the distribution function of the standard normal distribution, ε is the probability threshold for the occurrence of a species f_S times out of n cases under the assumption of a basic probability p_0. Thus, if $\varepsilon = 0.0027$ [Dévényi & Gulyás 1988], then $u_\varepsilon = 2.98$.

[3] https://www.catalogueoflife.org/

[4] https://www.iczn.org/the-code/the-international-code-of-zoological-nomenclature/

[5] OGIMET – Weather Information Service – 12786: Zahony (Hungary). Accessed on 10. 04. 2022. https://www.ogimet.com

[6] AOAW: Almanac official astronomical website: https://www.almanac.com/astronomy/moon/calendar/CT/Hungary/

If the relative frequency of species Rf_S is given in %, then the limits of the critical interval are $H_1 = 100h_1/n$, $H_2 = 100h_2/n$. The characteristic species with the highest relative abundance is considered the dominant species (DSP).

Results and Discussion

Lepidoptera fauna of the area

As a result of the collections, 604 individuals of 122 species of 16 Lepidoptera families were indentified (Table 1), including 43 species of the family Noctuidae, 28 of the family Geometridae, 13 of the family Crambidae, 9 of the family Erebidae, 8 of the family Pyralidae, 7 of the family Torticidae, 3 of the family Lasiocampidae, 2 of the family Pterophoridae, 1 of the family Plutellidae, 1 of the family Yponomeutidae, 1 of the family Notodontidae, 1 of the family Nolidae, 1 of the family Gelechiidae, 1 of the family Drepanidae, 1 of the family Hepialidae, and 2 of the family Nymphalidae.

Table 1. **Lepidoptera species observed during the research**
Таблиця 1. **Види метеликів, які спостерігалися під час досліджень**

Species	Family	Species	Family	Species	Family
1. Abrostola triplasia	*No*	*42. Diacrisia sannio*	*Er*	*83. Mythimna turca*	*No*
2. Acronicta rumicis	*No*	*43. Diaphora mendica*	*Er*	*84. Nomophila noctuella*	*Cr*
3. Aedia leucomelas	*No*	*44. Diasemia reticularis*	*Cr*	*85. Ochropleura plecta*	*No*
4. Agapeta hamana	*To*	*45. Dichomeris limosellus*	*Gl*	*86. Oncocera semirubella*	*Py*
5. Agriopis aurantiaria	*Ge*	*46. Dioryctria sylvestrella*	*Py*	*87. Operophtera brumata*	*Ge*
6. Agriopis bajaria	*Ge*	*47. Dolicharthria punctalis*	*Cr*	*88. Orthosia gothica*	*No*
7. Agrochola litura	*No*	*48. Earias clorana*	*Nl*	*89. Orthosia gracilis*	*No*
8. Agrochola lota	*No*	*49. Egira conspicillaris*	*No*	*90. Orthosia incerta*	*No*
9. Agrotis exclamationis	*No*	*50. Eilema lutarella*	*Er*	*91. Orthosia opima*	*No*
10. Allophyes oxyacanthae	*No*	*51. Elaphria venustula*	*No*	*92. Ostrinia nubilalis*	*Cr*
11. Anania hortulata	*Cr*	*52. Ematurga atomaria*	*Ge*	*93. Pandemis cerasana*	*To*
12. Anania verbascalis	*Cr*	*53. Emmelia trabealis*	*No*	*94. Pararge aegeria tircis*	*Ny*
13. Angerona prunaria	*Ge*	*54. Epione repandaria*	*Ge*	*95. Pelosia muscerda*	*Er*
14. Anticlea derivata	*Ge*	*55. Erannis defoliaria*	*Ge*	*96. Peribatodes rhomboidaria*	*Ge*
15. Aphomia sociella	*Py*	*56. Eucarta amethystina*	*No*	*97. Phragmatobia fuliginosa*	*Er*
16. Ascotis selenaria	*Ge*	*57. Eucosma conterminana*	*To*	*98. Pleuroptya ruralis*	*Cr*
17. Autographa gamma	*No*	*58. Eupsilia transversa*	*No*	*99. Plutella xylostella*	*Pl*
18. Axylia putris	*No*	*59. Eurhodope rosella*	*Py*	*100. Poecilocampa populi*	*La*
19. Camptogramma bilineata	*Ge*	*60. Gluphisia crenata*	*Nt*	*101. Pseudeustrotia candidula*	*No*
20. Catarhoe rubidata	*Ge*	*61. Hedya nubiferana*	*To*	*102. Pterophorus pentadactyla*	*Pt*
21. Catoptria falsella	*Cr*	*62. Helicoverpa armigera*	*No*	*103. Pyrausta aurata*	*Cr*
22. Celypha rivulana	*To*	*63. Homoeosoma sinuella*	*Py*	*104. Pyrausta purpuralis*	*Cr*
23. Cerastis rubricosa	*No*	*64. Hydraecia micacea*	*No*	*105. Rivula sericealis*	*Er*
24. Chiasmia clathrata	*Ge*	*65. Hypomecis roboraria*	*Ge*	*106. Scoliopteryx libatrix*	*Er*
25. Chlorissa cloraria	*Ge*	*66. Hypoxystis pluviaria,*	*Ge*	*107. Scopula flaccidaria*	*Ge*
26. Chrysoteuchia culmella	*Cr*	*67. Hypsopygia costalis*	*Py*	*108. Scopula immorata*	*Ge*
27. Cleora cinctaria	*Ge*	*68. Idaea dimidiata*	*Ge*	*109. Scopula rubiginata*	*Ge*
28. Clepsis pallidana	*To*	*69. Ipimorpha subtusa*	*No*	*110. Synaphe punctalis*	*Py*
29. Cnaemidophorus rhododactyla	*Pt*	*70. Lacanobia oleracea*	*No*	*111. Thalera fimbrialis*	*Ge*
30. Colotois pennaria,	*Ge*	*71. Lasiocampa quercus*	*La*	*112. Thetidia smaragdaria*	*Ge*
31. Conisania luteago	*No*	*72. Ligdia adustata*	*Ge*	*113. Tholera decimalis*	*No*
32. Conistra erythrocephala	*No*	*73. Lithophane ornitopus*	*No*	*114. Thyatira batis*	*Dr*
33. Conistra rubiginosa	*No*	*74. Lycia hirtaria*	*Ge*	*115. Timandra comae*	*Ge*
34.Conistra vaccinii	*No*	*75. Macdunnoughia confusa*	*No*	*116. Trachea atriplicis*	*No*
35. Cosmia pyralina	*No*	*76. Malacosoma neustria*	*La*	*117. Triodia sylvina*	*He*
36. Cucullia umbratica	*No*	*77. Mamestra brassicae*	*No*	*118. Tyta luctuosa*	*Er*
37. Cydalima perspectalis	*Cr*	*78. Metacrambus carectellus*	*Cr*	*119. Vanessa atalanta*	*Ny*
38. Cydia pomonella	*To*	*79. Miltochrista miniata*	*Er*	*120. Xanthorhoe ferrugata*	*Ge*
39. Deltote bankiana	*No*	*80. Myelois circumvoluta*	*Py*	*121. Xestia c-nigrum*	*No*
40. Deltote pygarga	*No*	*81. Mythimna albipuncta*	*No*	*122. Yponomeuta plumbella*	*Yp*
41. Diachrysia stenochrysis	*No*	*82. Mythimna l-album*	*No*		

Note: Noctuidae—*No*, Geometridae—*Ge*, Crambidae—*Cr*, Erebidae—*Er*, Pyralidae—*Py*, Tortricidae—*To*, Lasiocampidae—*La*, Pterophoridae—*Pt*, Nymphalidae—*Ny*, Plutellidae—*Pl*, Yponomeutidae—*Yp*, Notodontidae—*Nt*, Nolidae—*Nl*, Gelechiidae—*Gl*, Drepanidae—*Dr*, Hepialidae—*He*

In terms of numbers of individuals, as well as species, species from the families Noctuidae (147) and Geometridae (140) dominated, with 90 species from the family Crambidae, 38 from the family Erebidae, 73 from the family Pyralidae, 48 from the family Torticidae and 25 from the family Lasiocampidae, 3 from the family Pterophoridae, 7 from the family Plutellidae, 3 from the family Yponomeutidae, 1 from the family Notodontidae, 1 from the family Nolidae, 1 from the family Gelechiidae, 1 from the family Drepanidae, 1 from the family Hepialidae, 24 from the family Hephalidae, and 2 from the family Nymphalidae.

Of the 122 Lepidoptera species collected, 29 species reached a relative abundance of at least 1%. Of these, *Oncocera semirubella* was the most abundant (7.5%), but *Ostrinia nubilalis* (5.3%), *Celypha rivulana* (5.1%), *Timandra comae* (4.6%), and *Triodia sylvina* (4.0%) also had a considerable proportion (Fig. 2).

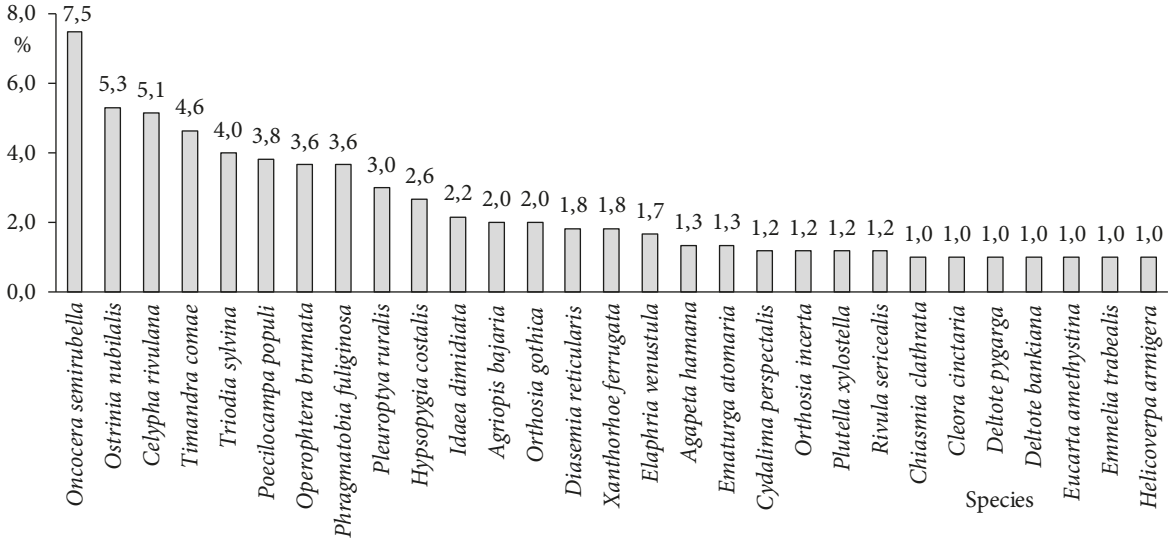


Fig. 2. Quantitative ratios of Lepidoptera species identified in the samples that reached or exceeded a relative abundance of 1%.
Рис. 2. Кількісні співвідношення видів метеликів, ідентифікованих у зразках, які досягли або перевищили відносну частоту 1%.

Table 2. **Number of species (SP_n) captured in the total period and in each month.**
Таблиця 2. **Кількість видів (SP_n) уловлених за весь період і по місяцях.**

Months	SP_n	*DSP*	DSP_{Rf}	*CSP*	CSP_n	CSP_{SRf}	CSP_{ARf}	NSP_n	NSP_{SRf}	NSP_{ARf}
May	10	*P. xylostella*	18.2	*P. xylostella*	1	18.2	18.2	9	81.8	9.1
June	28	*O. semirubella*	13.6	*A. hamana, H. costalis, O. semirubella*	3	33.3	11.1	25	66.7	2.7
July	54	*C. rivulana*	8.9	*C. rivulana, O. nubilalis, O. semirubella*	3	25.0	8.3	51	75.0	1.5
August	53	*T. comae*	10.6	*C. rivulana, O. nubilalis, O. semirubella, P. fuliginosa, T. sylvina, T. comae*	6	45.7	7.6	47	54.3	1.2
September	27	*T. sylvina*	17.3	*O. semirubella, P. ruralis, T. sylvina*	3	42.7	14.2	24	57.3	2.4
October	11	*A. bajaria*	41.7	*A. bajaria*	1	41.7	41.7	10	58.3	5.8
November	9	*O. brumata*	40.7	*O. brumata, P. populi*	2	81.5	40.7	7	18.5	2.6
March	8	*O. gothica*	21.7	*O. gothica*	1	21.7	21.7	7	78.3	11.2
April	19	*O. gothica*	17.5	*C. cinctaria, O. gothica*	2	32.5	1.0	17	67.5	4.0
Full period	122	*O. semirubella*	7.5	*A. bajaria, C. rivulana, D. reticularis, H. costalis, I. dimidiata, O. brumata, O. gothica, O. nubilalis, O. semirubella, P. populi, P. fuliginosa, P. ruralis, T. sylvina, T. comae, X. ferrugata*	15	53.0	3.5	107	47.0	15

Note: dominant species (DSP), its relative frequency (DSP_{Rf}), characteristic species (CSP), their number (CSP_n), combined relative frequency (CSP_{SRf}) and average relative frequency (CSP_{ARf}), number of non-dominant species (NSP_n), their combined relative frequency (NSP_{SRf}) and average relative frequency (NSP_{ARf})

домінуючий вид (DSP), його відносна частота (DSP_{Rf}), типовий вид (CSP), їх кількість (CSP_n), їх сукупна відносна частота ($CSPS_{Rf}$) і середня відносна частота ($CSPA_{Rf}$), кількість нетипових видів (NSP_n), їх сукупна відносна частота (NSP_{SRf}) і середня відносна частота (NSP_{ARf})

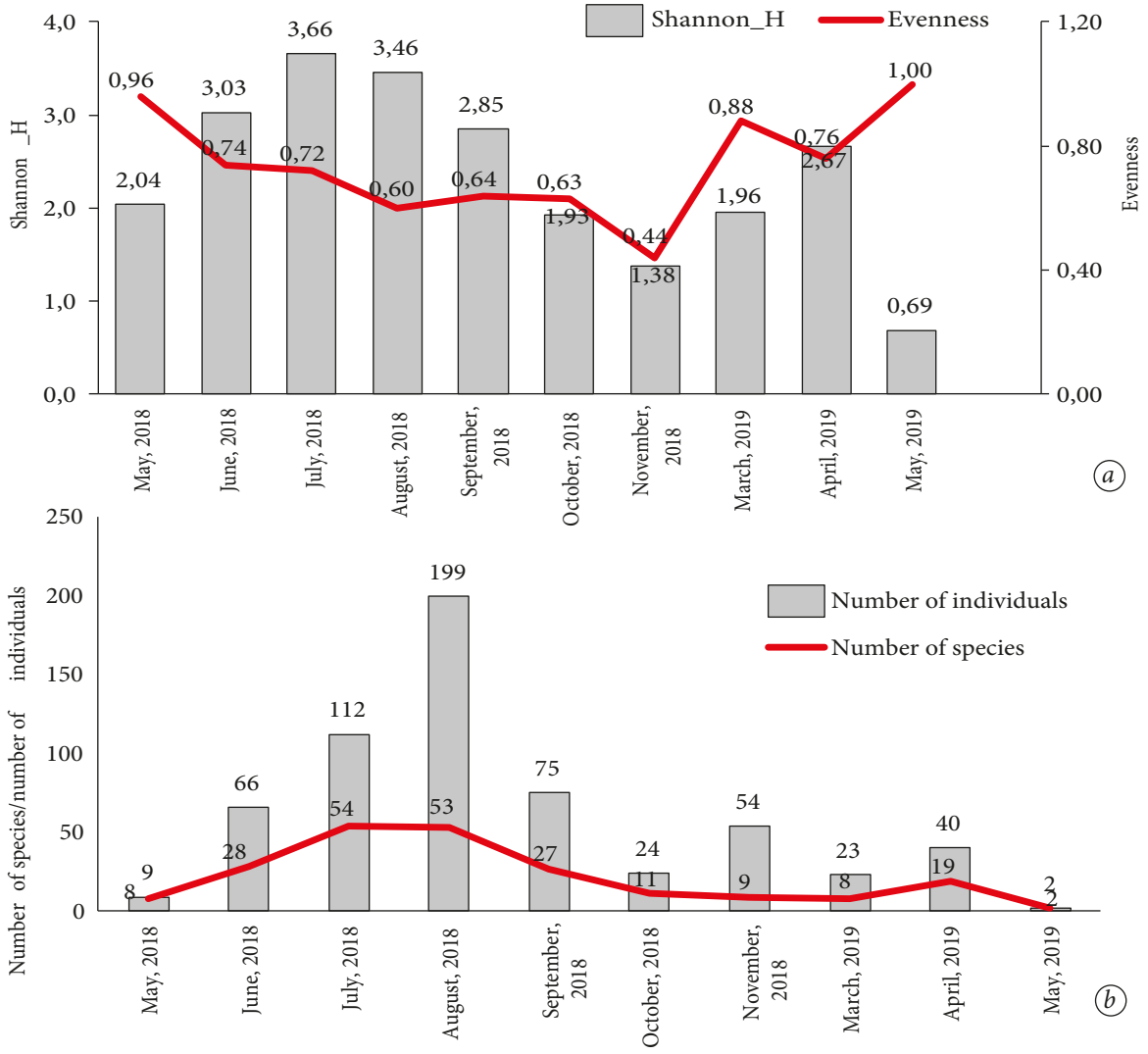


Fig. 3. Monthly trends in Shannon Diversity and Evenness (A) and species number and number of individuals (B) during the study period.

Рис. 3. Індекс різноманітності Шеннона і вирівняність (A) та зміна кількості видів і чисельності особин (B) по місяцям протягом досліджуваного періоду.

While all months had a dominant species, *Oncocera semirubella* was dominant throughout the June–September period. This species, which feeds mainly on legumes (Fabaceae), grows up to two generations per year and was observed in the samples during most of the study period. Looking at the number of species and number of individuals in each month, the highest values were found between June and September, with a maximum in August for both variables. Shannon's diversity values were higher in spring and summer and lower in autumn, while the evenness indices showed higher values in March, April, and May (Fig. 3, Table 2).

The data on species composition (122 species) were compared with the results of previous light trapping, scent trapping, and visual observation of Geryak's [2018] field collections in the vicinity to identify species belonging to six families of the taxon Noctuoidea (Notodontidae, Nolidae, Arctiidae, Lymantriidae, Erebidae, and Noctuidae). In his research, he reports 498 species from Transcarpathia. In the narrower surroundings of Velyki Berehy, he reports the occurrence of 217 species (6 families) at Ardai Hill in Berehovo, 185 species (6 families) at Muzhiyeve, 23 species (5 families) at Yanoshi, and 142 species of common occurrence.

In the present study, 54 species of the taxon Noctuoidea (Notodontidae 1, Nolidae 1, Erebidae 9, and Noctuidae 43) were identified. Comparing the species list of Geryak [2018] for the area around Velyki Berehy (Ardai Hill, Muzhiyeve, and Yanoshi) and the general distribution with the results of the present study, an agreement was found for 50 Lepidoptera species, which clearly indicates that further systematic survey studies are needed and further spatial descriptions of species can be expected in the future.

The relationship between environmental variables and Lepidoptera fauna

The monthly abundance and number of species of moths and butterflies collected in the study area were also compared with six environmental variables. The relationship between the abundance of the species captured and the temperature, relative humidity, wind speed, cloud cover, and moon phases were examined using linear correlation, regression, and redundancy analyses. The correlation between variables was sought by considering the mean, minimum, and maximum values of environmental factors and the values for different intervals of the sampling period.

Table 3. **The linear correlation (r) coefficient between the number of individuals and species per case and the relationship between the environmental factors (bold: significant relationship, p = 0.05 probability level).**
Таблиця 3. **Значення коефіцієнта лінійної кореляції (r), що виражає залежність між чисельністю особин і кількістю видів та окремими факторами середовища (жирний шрифт: значущий зв'язок, на рівні ймовірності p=0,05).**

Variables		Number of individuals time period (GMT+2)			Number of species time period (GMT+2)		
		14–23h	20–23h	20–05h	14–23h	20–23h	20–05h
Temperature (T), °C whole period	mean	**0.614**	**0.705**	**0.645**	**0.730**	**0.604**	**0.740**
	min	**0.582**	**0.617**	**0.633**	**0.699**	**0.705**	**0.711**
	max	**0.580**	**0.586**	**0.621**	**0.686**	**0.697**	**0.738**
Temperature (T), °C Jun–Nov.	mean	**0.601**	**0.634**	**0.640**	**0.742**	**0.762**	**0.757**
	min	**0.571**	**0.645**	**0.633**	**0.719**	**0.645**	**0.734**
	max	**0.557**	**0.619**	**0.619**	**0.684**	**0.758**	**0.758**
Relative humidity (RH), % whole period	mean	-0.053	-0.140	-0.092	-0.137	**-0.217**	-0.144
	min	-0.116	-0.164	-0.157	-0.194	**-0.262**	**-0.254**
	max	-0.119	-0.097	0.000	-0.075	-0.141	-0.027
Relative humidity (RH), % Jun–Nov.	mean	**-0.223**	**-0.340**	**-0.325**	**-0.347**	**-0.439**	**-0.393**
	min	-0.010	**-0.341**	**-0.339**	-0.076	**-0.468**	**-0.465**
	max	-0.192	**-0.310**	**-0.209**	**-0.284**	**-0.359**	**-0.236**
Wind speed (WS), m/s	mean	-0.149	-0.111	-0.094	-0.125	-0.147	-0.104
Cloud cover (CC), %	mean	-0.137	-0.049	-0.160	-0.130	-0.129	**-0.219**
Moonlight, %	---		-0.103			-0.105	

Table 3 shows the most closely related values of the linear correlation coefficient and the regression coefficient. The critical value of the correlation coefficient for the significance level p = 0.05 in this case (n = 97) is $r_{0.05} = 0.199$, i.e. the weak negative relationship between wind speed and the number of species captured during the sampling period (r = –0.147) and the number of individuals (r = –0.149) is not significant. There is also a weak but significant relationship with relative humidity (r = –0.468) and cloud cover (r = –0.219), especially for minimum values, with a negative sign, i.e. the lower the humidity and cloud cover, the more species and their individuals were found in the area. The strongest stochastic correlation is observed between the number of species captured per case and the mean temperature (r = 0.758). The coefficient of determination ($r^2 = 0.575$), i.e. about 58% of the total variance in the number of species captured, can be explained by a linear regression on the air temperature during the sampling period, while the remaining 42% is due to other abiotic and/or biotic factors, possibly due to chance.

The daily species count and total number of individuals data, as well as the five environmental variables analysed using redundancy distribution analysis (RDA), also showed similar relationships (Fig. 4). The first axis explained 37.09% of the variability in the variables ($r^2 = 0.3794$; F = 11.13; permutation test, n = 999; p = 0.001). Daily variation in temperature was considered to be one of the most

significant factors in the evolution of species number and individual count data over time. At the species level, a stronger relationship was found for *O. semirubella* (86), *C. rivulana* (22), and *O. nubilalis* (92), but this was not considered significant. In this comparison, no strong and characteristic relationships at species level were found for relative humidity, cloud cover, wind speed, and moon phases, with the correlation values of the species being more clustered around the origo.

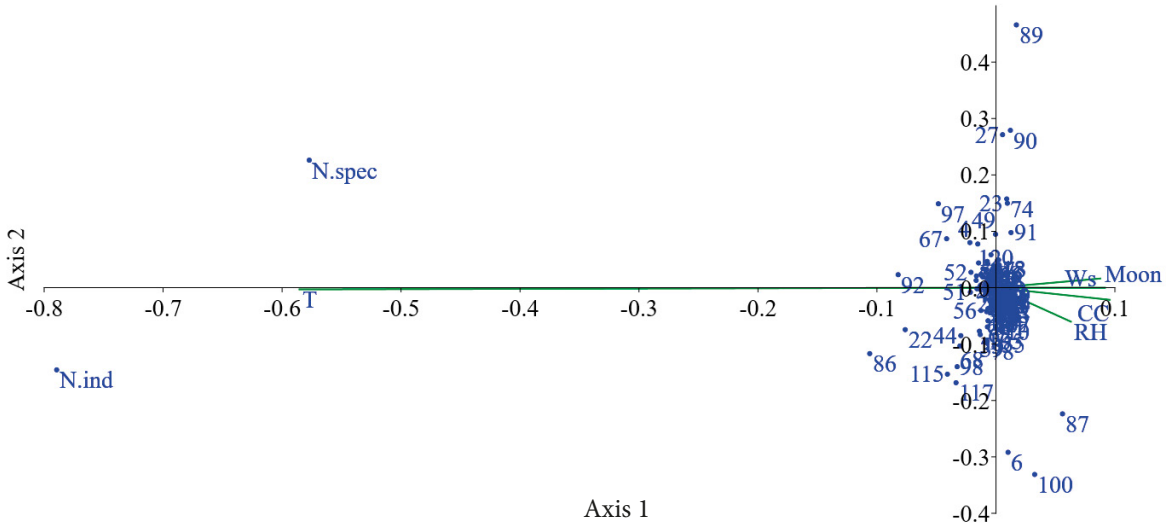


Fig. 4. Result of the redundancy analysis on the number of Lepidoptera species and the five environmental variables studied (N.spec—number of species; N.ind—number of individuals, the blue numbers refer to the number of species in the previous list).

Рис. 4. Результат аналізу надмірності (редунданції), виконаного на даних чисельності видів метеликів і на 5 досліджуваних змінних середовища (N.spec—кількість видів, N.ind—кількість особин, сині цифри позначають порядкові номери метеликів перелічені у попередньому списку).

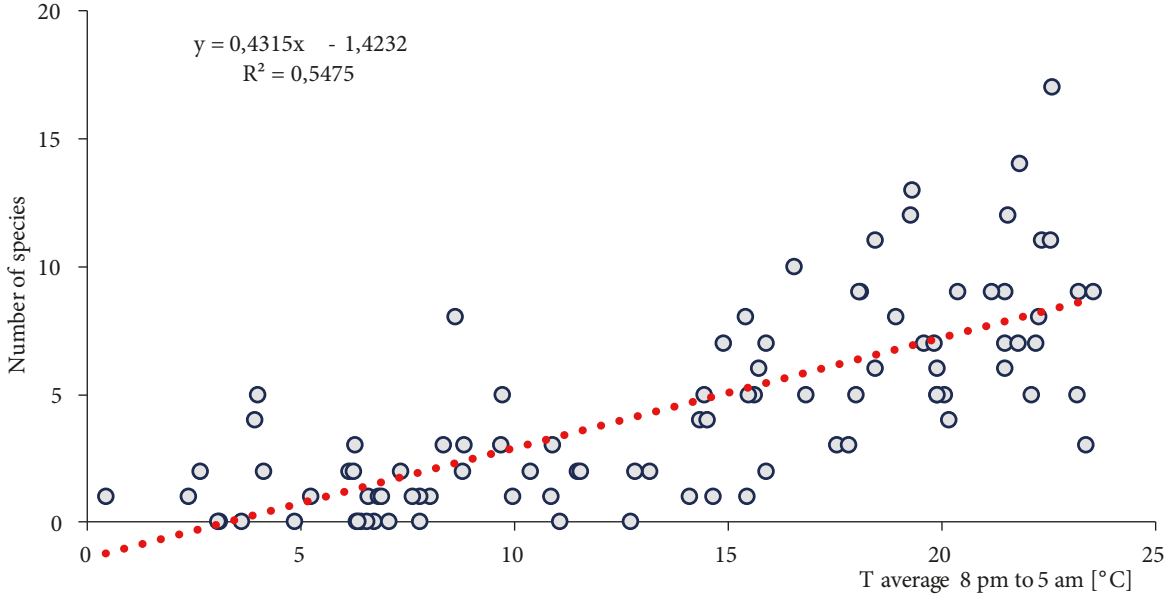


Fig. 5. Relationship between average air temperature (between 8 pm and 5 am on the night of sampling) and the number of species captured.

Рис. 5. Кореляція між середньою температурою повітря (в ніч відбору проб між 20:00 та 05:00) та кількістю уловлених видів.

The heat-island effect, which is increasingly studied in terms of its ecological effects on inhabited settlements, is likely to have less impact on the spatial distribution of insect communities in a village of the size and location of Velyki Berehy in summer than, for example, anthropogenic light pollution in the form of moonlight. Where urban heat island effects and anthropogenic light pollution are more pronounced, there may be noticeable changes in the phenology of Lepidoptera species. Warmer environments accelerate insect growth, and light pollution increases the length of the moths and moths and butterflies' diurnal active period, mutually disrupting their normal adaptation to natural seasonal changes [Merckx *et al*. 2021].

The extent to which species frequencies vary with temperature can be expressed by linear regression between variables. The slope of the best-fitting line in the equation y = ax + b, the regression coefficient, is also the sensitivity of the dependent variable (y, i.e. number of species) to a unit change in the value of the independent variable (x, i.e. temperature) [Obádovics 2003].

This means that, statistically, no species is found below 3.5°C, and then a 1°C change (increase) in temperature causes an average 1.2-fold increase in the number of species. It can also be said that a rise in night-time temperature from 5°C to 10°C causes on average 3 times as many species to become active (2.5 times as many individuals) as a rise from 20°C to 25°C.

In terms of the frequency distribution of the number of individuals by temperature, overall, most individuals (259) occurred on the warmest nights (between 8 pm and 5 am, Figs. 5–6) with temperatures between 20–25°C. There was also a weak negative correlation between the % of the daily size of the Moon disk and the number of species (r = –0.105) and the number of individuals (r = –0.103).

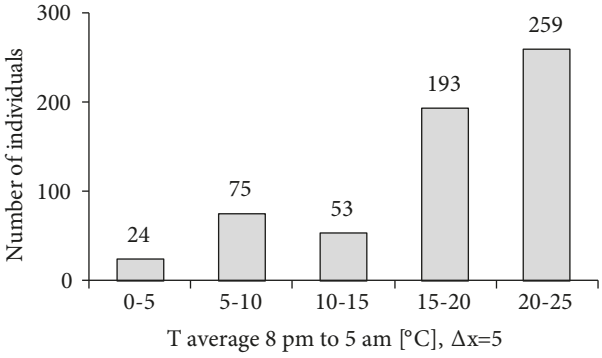


Fig. 6. Frequency distribution of individuals by air temperature.

Рис. 6. Частотний розподіл особин за температурою повітря.

Conclusions

The trap, equipped with a conventional household LED light bulb, attracted a total of 122 Lepidoptera species during the study period. Although the species with a relative frequency of more than 1% are mostly common, the habitat diversity of the study area can be traced through the composition of the Lepidoptera fauna. In addition to species associated with cultivated areas and considered as agricultural, horticultural, and silvicultural pests (*O. nubilalis, O. semirubella, T. sylvina, P. ruralis, E. atomaria, C. perspectalis, P. xylostella, H. armigera,* and *H. costalis*), species typical of woodlands and forest edges (*X. ferrugata, R. sericealis*), meadows (*D. reticularis, C. rivulana,* and *A. hamana*), as well as marshes (*I. dimidiata, E. amethystina,* and *E. venustula*), floodplains (*I. dimidiata, E. amethystina,* and *E. venustula*), abandoned vineyards (*D. pygarga*) and dry areas (*E. trabealis*) were also represented. For the complete list of species, no Lepidoptera species from the Red Data Book of Ukraine were detected, but *V. atalanta* and *P. aegeria* are found in the IUCN Red List with Least Concern (LC) classification. Experience shows that the species number and species composition of the Lepidoptera fauna of the area is not yet complete, as only a scant third of the species already known from previous surveys in the area were found. The role of the environmental variables studied in the faunistic indicators is obviously overshadowed by the fact that the samples were collected in a residential area. It was observed that during periods of low humidity and dry weather, moths and butterflies arrived at the light trap in higher numbers. As the average temperature increased, both species and individual numbers increased. Species-level differences may also exist in this respect. For example, in the case of the polyphagous species *O. brumata*, which was common in the sample collections, the results of

light trap collections in Hungary showed a strong relationship between the gradient of individuals of the species and the sum of the amount of rainfall in June and the number of hours of sunshine in October [Kúti *et al*. 2010].

Previous literature is also inconsistent on the effects of light pollution and moonlight on Lepidoptera. For moonlight, we found a weak negative correlation with diurnal changes in species and number of individuals, indicating that fewer insects were collected by the light trap during periods of stronger moonlight. In terms of the direction of the phenomenon, our results are in line with a large body of relevant studies that stronger moonlight reduces the number of insects captured. This phenomenon may be due to the fact that the light from the trap is less effective on lighter nights, collecting from a smaller area, and the intense moonlight may naturally help to orient insects that are active at night [Nowinszky 2000].

Similar experiences exist with moths and butterflies and other nocturnal insects: Rubio-Palis [1992] on the malaria vector species *Anopheles nuneztovari*, Nag & Nath [1991] on *Agrotis ipsilon*, Shrivastava *et al*. [1987] on *Spodoptera litura*, Yela & Holyoak [1997] on species of the family Noctuidae, Nowinszky & Puskás [2009] on *Ostrinia nubilalis*, Gebresilassie *et al*. [2015] on *Phlebotomus orientalis*, and Mishra *et al*. [1999] on *Agrotis flammatara* reported that low numbers of individuals were detected on nights close to the full moon, with more intense drawing activity during waning moon phase than during waxing moon phase. For other species, however, it is not clear that stronger moonlight results in higher catches. There are also suggestions that moonlight may extend the night flight period, leading to an increase in the number of insects captured [Nowinszky 2000]. In light trapping studies of *Scotinophara coarctata*, Ito *et al*. [1993] found higher numbers of insects during the full moon and lower numbers during the new moon. Studies by Bowden & Jones [1979] also showed that *Delia coarctata* had the highest number of individuals during the full moon.

In addition to naturally occurring night-time light sources, the ecological and metabolic effects of artificial light pollution on insects and their interactions with each other may further complicate the issue [Longcore & Rich 2015; Boyes *et al.* 2021]. These results have revealed trends and relationships in Lepidoptera faunal composition and responses to environmental drivers, but species-level specificities and associated habitat effects often nuance the direction and magnitude of these trends.

Acknowledgements

The authors would like to thank Enikő Nagy-Kolozsvári and Anita Sikura for the linguistic corrections of the manuscript. The authors received no financial support for the research, authorship, and/or publication of this article.

References

Bowden, J., M. G. Jones. 1979. Monitoring wheat bulb fly, *Delia coarctata* (Fallén) (Diptera: Anthomyiidae), with light-traps. *Bulletin of Entomological Research,* **69** (01): 129–139.

Boyes, D. H., D. M. Evans, R. Fox, M. S. Parsons, M. J. O. Pocock. 2021. Is light pollution driving moth population declines? A review of causal mechanisms across the life cycle. *Insect Conservation and Diversity,* **14**: 167–187.

Dévényi, D., O. Gulyás. 1988. *Matematikai statisztikai módszerek a meteorológiában.* Tankönyvkiadó, Budapest, 1–443.

Gebresilassie, A., S. Yared, E. Aklilu, O. Kirstein, A. Moncaz, [et al.]. 2015. The influence of moonlight and lunar periodicity on the efficacy of CDC light trap in sampling *Phlebotomus* (*Larroussius*) *orientalis* Parrot, 1936 and other Phlebotomus sandflies (Diptera: Psychodidae) in Ethiopia. *Parasites & Vectors,* **8** (1): 106.

Geryak, Y. 2010. The Noctuoidea (Insecta, Lepidoptera) of the Transcarpathian region. *Sci. Bull. Uzhhorod Univ. (Ser. Biol.),* **29**: 126–139.

Geryak, Y. 2012. New and little known species of the Noctuoidea (Lepidoptera, Insecta) for Ukrainian Carpathians. *Sci. Bull. Uzhhorod Univ. (Ser. Biol.),* **33**: 105–119.

Geryak, Y. 2021. *Ecological complexes of Noctuoid moths (Lepidoptera, Noctuoidea) of the Ukrainian Carpathians.* The thesis for a candidate of biological sciences degree in specialty «Ecology». – State Museum of Natural History, National Academy of Science of Ukraine, Lviv, 1–375.

Hammer, Ø., D. A. T. Harper, P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica,* **4**: 1–9.

Ito, K., H. Sugiyama, N. M. N. b. N. Salleh, P. C. Min. 1993. Effects of lunar phase on light trap catches of the Malayan black rice bug, *Scotinophara coarctata* (Heteroptera: Pentatomidae). *Bulletin of Entomological Research,* **83** (01): 59–66.
Jonason, D., M. Franze, T. Ranius. 2014. Surveying Moths Using Light Traps: Effects of Weather and Time of Year. *PLoS One,* **9** (3): e92453.
Kanarskyi, Y., Y. Geryak, E. Lyashenko. 2011. Ecogeographic structure of the moth fauna (Lepidoptera, Drepanoidea, Bombycoidea, Noctuoidea) in upper Tisa river basin and adjacent areas (Ukraine). *Transylv. Rev. Syst. Ecol. Res., "The Upper Tisa River Basin",* **11**: 143–168.
Kish, R., B. Prots, A. Polianovskyi, T. A. Bashta, O. Vovk, [et al.]. 2009. *Regional Landscape Park „Prytysianskyi" — Protection of Nature Heritage of the Transcarpathian Lowland.* Uzhhorod, Art Line, 1–20.
Kottek, M., J. Grieser, Ch. Beck, B. Rudolf, F. Rubel. 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, **15** (3): 259–263.
Kúti, Zs., A. Hirka, G. Petrányi, Cs. Szabóky, L. Gimesi, [et al.]. 2010. A kis téliaraszoló (*Operophtera brumata* L.) aktivitásának modellezése abiotikus paraméterekkel. *Agrárinformatika/Agricultural Informatics*, **1** (1): 40–46.
Lakatos Gy., K. Dalmai 1998. A Pannon-tenger hírmondója a Szernye-mocsár. *Természetbúvár* **53** (4): 32–33.
Legendre, P., L. Legendre. 1998. Numerical Ecology, 2nd English ed. *Elsevier*, 1–853.
Longcore, T., C. Rich. 2004. Ecological light pollution. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**: 191–198.
Lyashenko, E. K. 2009. Species composition, abundance and hawkmoths (Lepidoptera, Sphingidae) habitat distribution of Transcarpathian region. *Sci. Bull. Uzhgorod Univ. (Ser. Biol.),* **25**: 167–170.
Matsiakh, I., V. Kramarets. 2020. Invasive phyllophagous insects in Ukraine. *Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine,* **20**: 11–25.
Merckx, T., M. E. Nielsen, J. Heliölä, M. Kuussaari, L. B. Pettersson, [*et al.*]. 2021. Urbanization extends flight phenology and leads tolocal adaptation of seasonal plasticity in Lepidoptera. *PNAS,* **118** (40): e2106006118.
Mishra, P. N., M. P. Singh, M. C. Nautiyal. 1999. Effect of Moon Light and Lunar Periodicity on the Attraction of Black Cutworm Moth *Agrotis flammatara* (Schiffer-Mueller) on Light Trap. *Pertanika J. Trap. Agric. Sci.,* **22** (1): 69–72.
Nag, A., P. Nath. 1991. Effect of moon light and lunar periodicity on the light trap catches of cutworm *Agrotis ipsilon* (Hufn.) moths. *J. Appl. Ent.,* **111**: 358–360.
Nowinszky, L. 2000. *Fénycsapdázás*. Savaria University Press, Szombathely, 1–184.
Nowinszky, L., J. Puskás. 2009. Light-trap catch of european corn borer (*Ostrinia nubilalis* hbn.) depending on the moonlight. *Acta entomologica serbica,* **14** (2): 163–174.
Obádovics, J. Gy. 2003. *Valószínűségszámítás és matematikai statisztika.* Scolar Kiadó, Budapest, 1–334.
Pielou, E. C. 1975. Ecological Diversity. *Wiley Interscience Publication*, New York, London, Sydney, Toronto, 1-165.
Popov, S. 2004. Butterfly Species (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) Need Protection in the Zakarpatska province. *Sci. Bull. Uzhhorod Univ. (Ser. Biol.),* **15**: 98–101.
Rubio-Palis, Y. 1992. Influence of moonlight on light trap catches of the malaria vector *Anopheles nuneztovari* in Venezuela. *Journal of the American Mosquito Control Association,* **8** (2): 178–180.
Shrivastava, S. K., B. C. Shukla, A. S. R. A. S. Shastri. 1987. Effect of lunar cycle on light trap catches of *Spodoptera litura* Fabricius [1987]. *Indian Journal of Agricultural Sciences,* **57** (2): 117–119.
Simon, T. 1952. Montán elemek az Északi-Alföld flórájában és növénytakarójában. *Annales Biologicae Universitatis Debreceniensis,* **1:** 146–174.
Steinbauer, M. J., A. Haslem, E. D. Edwards. 2011. Using meteorological and lunar information to explain catch variability of Orthoptera and Lepidoptera from 250 W Farrow light traps. *Insect Conservation and Diversity,* **5**: 367–380.
Stoyko, S.M. 2009. *Oak forests of the Ukrainian Carpathians: ecological features, restoration, conservation*. Lviv, 1–220. [In Ukrainian]
Szanyi, Sz., A. Nagy, Z. Varga. 2015. Butterfly assemblages in fragmented meadow habitats of the Pre-Carpathian lowland (Bereg plain, SW Ukraine). *Applied Ecology and Environmental Research,* **13** (3): 615–626.
Szanyi, Sz., A. Nagy, Z. Varga. 2018. Diversity and concordance in the composition of butterfly assemblages of the Transcarpathian (Bereg) plain (SW Ukraine). *Biologia,* **73**: 951–964.
Szanyi, Sz., L. Szőcs, Gy. Csóka, Z. Varga. 2015. A Beregi-sík Noctuoidea (Lepidoptera: Macroheterocera) faunájának állatföldrajzi és ökológiai jellemzése. *Állattani Közlemények,* **100** (1–2): 89–100.
Vince, I. 1975. *Matematikai statisztika ipari alkalmazásokkal.* Műszaki könyvkiadó, Budapest, 1–351.
Yela, J. L., M. Holyoak. 1997. Effects of Moonlight and Meteorological Factors on Light and Bait Trap Catches of Noctuid Moths (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.,* **26** (6): 1283–1290.

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 134–140
https://doi.org/10.53452/gb2510

Dragonflies of Moldova: an updated checklist of the Odonatofauna

Olena Dyatlova

Independent Researcher [Worldwide Dragonfly Association] (Odesa, Ukraine)

article info

key words

Odonata, dragonflies, Moldova, fauna, checklist.

correspondence to

Olena Dyatlova; Worldwide Dragonfly Association;
Email: lena.dyatlova@gmail.com;
orcid: 0000-0003-0578-3123

article history

Submitted: 20.08.2023. Revised: 12.12.2023. Accepted: 30.12.2023

cite as

Dyatlova, O. 2023. Dragonflies of Moldova: an updated checklist of the Odonatofauna. *GEO&BIO*, **25**: 134–140. [In English, with Ukrainian summary]

abstract

The present research compiles all known records of dragonflies in Moldova, including Transnistria (from the beginning of the 20th century until present), based on all known literature and other sources, and also the personal observations of the author in 2005, 2009, and 2011. Brief history of Moldovan odonatology is given with the gap of more than 50 years of odonatological studies in Moldova in the middle of the last century. The analysis shows that the checklist of Odonata in Moldova comprises 37 species. The presence of several species in Moldova needs confirmation. The probable absence of *Nehalennia speciosa* in the territory of Moldova is discussed in the article based on the opinion of other authors and the lack of favourable habitats in the area. The map presented illustrates the areas in Moldova with the lack of data on the presence of dragonflies. This elucidated the understudied regions. Unfortunately, some records from the literature sources are given without any coordinates, so they could not be mapped. This analysis will help in planning further research into dragonflies of Moldova. Moldova still remains poorly studied from an odonatological point of view. Further investigations will undoubtedly fill in the 'white spots' on the distribution of species in the territory of Moldova and will help in the development of modern recommendations of habitat protection, underline urgent conservation measures in the country and highlight priority species. We expect that 10 to 20 species of dragonflies remain to be discovered in Moldova. Also, field research in different phenological periods will presumably help to add some new species. The data about dragonflies of Moldova were amended after three field trips of the author in 2005 (the area near Saharna) and in 2009 and 2011 (the route covered the territory of Moldova from south to north). Based on the author's field research, three species of dragonflies are listed for the first time for the territory of Moldova: *Lestes macrostigma*, *Coenagrion ornatum*, and *Orthetrum brunneum*. For one species, *Coenagrion scitulum,* the exact locations are given for the first time by the author. The presence of the species of European concern in Moldova include *Lestes macrostigma* and *Coenagrion ornatum*, and *Gomhus flavipes* might be considered as well by odonatologists from the neighbouring countries.

© 2023 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Бабки Молдови: оновлений контрольний список одонатофауни

Олена Дятлова

Резюме. У цьому дослідженні зібрано всі відомі дані про бабок Молдови (з початку XX ст. до наших днів) на основі усієї відомої літератури та інших джерел, а також особистих спостережень автора у 2005, 2009 та 2011 роках. Подана коротка історія молдавської одонатології з перервою у понад 50 років одонатологічних досліджень у Молдові в середині минулого століття. Контрольний список бабок Молдови та Придністров'я складається з 37 видів. Наявність декількох видів у Молдові потребує підтвердження. У статті обговорюється мала ймовірність існування *Nehalennia speciosa* на території Молдови на основі думки інших авторів та відсутності відповідних біотопів у регіоні. На мапі проілюстровано, для яких територій у Молдові бракує даних щодо присутності там бабок, що дозволило з'ясувати, які регіони потребують подальшої уваги. Нажаль, деякі види згідно з даними літератури наведені без врахування координат, де вони були знайдені, тож ці знахідки на території Молдови не були відображені на мапі. Цей аналіз допоможе у плануванні нових досліджень на території Молдови. Молдова, як і раніше, залишається маловивченою з одонатологічної точки зору. Подальші дослідження, безумовно, заповнять «білі плями» щодо поширення видів на території Молдови і допоможуть у розробці сучасних рекомендацій з охорони місць існування представників одонатофауни у країні, «підкреслять», які природоохоронні заходи в країні є терміновими та допоможуть виділити пріоритетні види. Ми очікуємо, що в Молдові можливо виявити від 10 до 20 видів бабок. Крім того, польові дослідження в різні фенологічні періоди, ймовірно, допоможуть додати деякі нові види. Дані про бабок Молдови були розширені після трьох експедицій автора у 2005 (територія в околицях Сахарни) та 2009 і 2011 роках (маршрут охоплював територію Молдови з півдня на північ). За результатами польових досліджень автора, три види бабок наводяться вперше для території Молдови: *Lestes macrostigma*, *Coenagrion ornatum* та *Orthetrum brunneum*. Для одного виду, *Coenagrion scitulum,* вперше вказуються території у Молдові, де само зустрічається вид. Важливе значення мають знахідки видів *Lestes macrostigma*, *Coenagrion ornatum* та *Gomhus flavipes*, які охороняються в рамках міжнародних документів. Дані щодо цих знахідок мають бути враховані одонатологами сусідніх з Молдовою країн.

Ключові слова: Odonata, бабки, Молдова, фауна, контрольний список.

Адреса для зв'язку: Олена Дятлова. [*Worldwide Dragonfly Association*]; E-mail: lena.dyatlova@gmail.com; orcid: 0000-0003-0578-3123

Introduction

The information on the Odonatofauna of Moldova is still very limited despite the latest publications devoted to this subject [Dyatlova 2010; 2018]. This was considered as a serious gap between the state of knowledge of odonate distribution in Western and Eastern Europe [Dyatlova 2015]. Therefore, several consecutive field studies were carried out in different parts of the country: in 2005 and 2009 [Dyatlova 2010], and in 2011 [Dyatlova 2018].

For the purpose of the present research, a thorough review of all published records and personal information was found important as such compilation has the power to elucidate understudied regions, highlight priority species and underline urgent conservation measures. It also acted as incentive for studying the Odonata of Moldova.

The information obtained during the field trips of the author and from all known literature sources was depicted on maps of the Atlas of the European Dragonflies and Damselflies [Boudot & Kalkman 2015]. Together with the data from Ukraine, this gave an impression on the species composition of dragonflies in Eastern Europe.

Brief history of Moldovan odonatology

Brauner [1910] published the first data on the regional Odonata fauna, followed by Artobolevsky [1917] and Bezvali [1932]. These publications contain information only about 19 species. In addition, some of the listed taxa need a critical discussion, and confirmation of their presence in Moldova is required. This applies to *Nehalennia atrinuchalis* Selys, 1876. Bezvali [1932] reported *N. atrinuchalis*

from Leova. De Marmels [1984] synonymised *N. atrinuchalis* with *Paracercion hieroglyphicum* [Brauer 1865] and *P. calamorum* [Ris 1916], which are two species with general distribution from far-east Russia to Japan and south to Indonesia [Wilson 2009].

Bernard and Wildermuth [2005] questioned the validity of Bezvali's [1932] record too referring to two possible scenarios for the confusion: (1) If Bezvali based his identification on the original description of *Nehalennia atrinuchalis* then his specimen should be considered another species, which is also different from *N. speciosa* Charpentier, 1840*,* however, (2) If Bezvali made a mistake in the species name only then his record should be considered the only *N. speciosa* record for Moldova. Giving that the general distribution of *P. hieroglyphicus* and *P. calamorum* is far from Moldova and that the presence of *N. speciosa* in Moldova has never been confirmed by other researchers, the inclusion of the latter in the species checklist for the country must be validated by further studies.

Also, *Chalcolestes viridis* (Vander Linden, 1825) was mentioned by Andreev [1998] for Talmaz, Dnister River. However, this taxon is probably confused with *Chalcolestes parvidens* (Artobolevsky, 1929), which occurs in the lower Dnister River on the Ukrainian side [Dyatlova 2005; 2006].

After a gap of more than 50 years of odonatological studies in Moldova, A. V. Andreev published the information about the dragonflies of the Dnister River in the Talmaz area [Andreev 1998]. A total of 20 Odonata species were recorded in this area. Andreev [1998] also summarised the status of Moldavan odonatology prior to the 1990s.

Osetsymskiy [2006] investigated invertebrate and vertebrate animals in the territory of the Jagorlyk Reserve located in Transnistria (the self-proclaimed Pridnestrovian Moldavian Republic) between Ukraine and the Dnister River. In his publication, he gives a list of Odonata species recorded in the Jagorlyk Reserve: *Calopteryx splendens* (Harris, 1780), *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771), *Ischnura elegans* (Vander Linden, 1820), *Aeshna juncea* (Linnaeus, 1758) and *Sympetrum vulgatum* (Linnaeus, 1758). We propose that a confirmation of the presence of *A. juncea* in Transnistria is needed, as the species is not very common in neighbouring Ukraine [Gorb *et al.* 2000] and prefers bogs and other standing water with well-developed *Sphagnum* vegetation [Boudot & Kalkman 2015], habitats, which are probably not presented in Transnistria.

There are two other species of Odonata that could be candidates for inclusion in the checklist of dragonflies of Moldova: *Erythromma lindenii* (Selys, 1840) and *Leucorrhinia pectoralis* (Charpentier, 1825). The information on their distribution in Moldova is not published yet and results from personal communications of V. V. Derzhansky and A. V. Andreev to the author. The exact locality for *E. lindenii* was never specified, and therefore could not be mapped.

The same applies to the report and some publications from Moldova. In a report [Anonymous, 2007], two species are indicated for the Talmaz area (lower Dnister area): *Gomphus flavipes* (Charpentier, 1825) and *Coenagrion mercuriale (Charpentier, 1840).* We cannot use these data for mapping since no exact date and locality are indicated and *C. mercuriale* is probably a doubtful species for Moldova according to the species range in Europe [Boudot & Kalkman 2015].

Also, several species are mentioned in another publication for Moldova [Andreev & Derzhansky 2004], such as *Lestes virens* (Charpentier, 1825), *Coenagrion armatum* (Charpentier, 1840), *Coenagrion mercuriale*, *Coenagrion scitulum* (Rambur, 1842), *Brachytron pratense* (Müller, 1764), *Libellula fulva* Müller, 1764, and *Orthetrum coerulescens* (Fabricius, 1798). Unfortunately, these records also could not be used for the mapping as nothing is known about the date and the locality (even approximately) of them.

Finally, the author started her fieldwork on Moldovan Odonata in 2005 and compiled a brief checklist of the species recorded in the beginning of August in the area of the most famous monastery near Saharna and its surroundings. This place is located on the right bank of the Dnister River. This is a picturesque natural place where small rivers flow into the Dnister and form a system of canyons, waterfalls, and small lakes.

This study was followed by field work in 2009, extending the study to additional parts of the country. Summarising the data obtained during the field work in 2005 and 2009, 25 Odonata species were recorded, among them several species were new for the territory of Moldova: *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836), *Coenagrion ornatum* (Selys, 1850), and *Orthetrum brunneum* (Fonscolombe, 1837). For *Coenagrion scitulum* the exact locality and habitats were described for the first time [Dyatlova 2010].

Field work in 2011

On 15–19 June 2011, field work was concentrated on the northern part of Moldova—the most poorly studied area from the odonatological point of view. During the next field work in 2011, 25 sampling sites were investigated, three of them were revisited since the last surveys given [Dyatlova 2010] mentioned as Loc. 5, 15 and 23 in a recent research [Dyatlova 2018] and, respectively Loc. 27, 15 and 6 in the previous publication [Dyatlova 2010].

After this field work in 2011, we confirmed the presence of *Libellula fulva* and *Gomphus flavipes* in Moldova because the previous mentions of the species did not provide information about their habitats.

In Table 1, we summarise all localities were odonates were recorded from the beginning of the 20th century until present. In Table 2, a checklist of Odonata from Moldova in given with references to literature sources in which the records are published (doubtful species are included and discussed). Coordinates of record localities are listed in Table 1.

Table 1. **A list of all record localities of Odonata in Moldova known from the literature and by own investigations**

Таблиця 1. **Список усіх місць знаходження бабок у Молдові, відомих з літературних джерел та власних спостережень автора**

Loc.	Locality	Coordinates
1.	Talmaz, Dnister	N 46°39'13.57" E 029°39'59.22"
2.	Jagorlyk Reserve (Transnistria)	N 47°22'15.03" E 029°10'03.02"
3.	Răscăeţi, Dnister	N 46°34'49.37" E 029°46'45.53"
4.	Kopanka, Dnister	N 46°40'31.83" E 029°36'20.60"
5.	Chişinău	N 47°01'15.29" E 028°48'54.42
6.	Căpriana	N 47°7'3" E 028°30'16"
7.	Leova	N 46°29'06.04" E 028°14'31.48"
8.	Lapushna	N 46°53'36.19" E 028°24'39.37"
9.	Ciutuleşti	N 47°45'41.00" E 028°23'44.00"
10.	Zagorna	N 47°47'48" E 028°33'10"
11.	Kornesty	N 47°21'22" E 028°00'30"
12.	On the border of the forest and swampy meander, downstream from the village of Chobruchi (Raionul Stefan-Voda)	N 46°35'17.73" E 029°45'24.85"
13.	Surroundings of Glodeni, Point 1	N 47°46'08.4" E 027°20'59.6"
14.	Surroundings of Glodeni, Point 2 (Buteşti)	N 47°47'45.3" E 027°20'09.1"
15.	Surroundings of Glodeni, Point 3	N 47°37'23.3" E 027°25'19.6"
16.	Surroundings of Glodeni, Point 4	N 47°48'40.0" E 027°21'09.3"
17.	Surroundings of Glodeni; Nature reserve: Pădurea Domnească (cantonul N 8), Point 1	N 47°38'12.1" E 027°22'20.2"
18.	Surroundings of Glodeni; Nature reserve: Pădurea Domnească (cantonul N 8), Point 2	N 47°38'06.7" E 027°22'36.0"
19.	Surroundings of Glodeni; Nature reserve: Pădurea Domnească (cantonul N 8), Point 3	N 47°38'17.4" E 027°22'08.7"
20.	Surroundings of Galashany	N 47°51'58.7" E 027°17'18.7"
21	Surroundings of Orhei	N 47°13'12.9" E 028°46'21.8"
22	Kogil'nik river around Chuckuleny	N 46°58'26.0" E 028°28'21.5"
23	Ganaseni-Nou, surroundings of Leova	N 46°25'15.8" E 028°15'05.9"
24a	Saharna, surroundings of Rezina	N 47°41'52.08" E 28°58'30.52"
24b	Saharna, in the territory of 'rock monastery'	47°41'47.6" N 028°57'30.7" E
25	Surroundings of Kongaz	N 46°09'12.6" E028°37'36.4"
26	Surroundings of Pyrlitsa	N 47°21'49.2" E 027°51'01.9"
27	Surroundings of Făleşti	N 47°30'09.5" E 027°46'41.9"
28	Pond around Sarata-Galbena	N 46°42'32.0" E 028°30'42.3"
29	Between Bardar and Kotovsk, Point 1	N 46°51'55.5" E 028°38'37.7"
30	Between Bardar and Kotovsk, Point 2	N 46°51'52.7" E 028°38'48.8"
31	Sarata River around Sarata-Galbena	N 46°43'40.3" E 028°30'50.8"
32	Botna River between Salkutsa and Zaim, surroundings of Căuşeni	N 46°36'28.8" E 029°18'52.1"

Loc.	Locality	Coordinates
33a	Between Kornesty and Comeşti, surroundings of Ungheni, Point 1	N 47°21'23.3" E 028°01'59.8"
33b	Between Kornesty and Comeşti, surroundings of Ungheni, Point 2	N 47°21'23.3" E 028°01'59.8"
34	Surroundings of Glodeni; Nature reserve: Pădurea Domnească (cantonul N 8), Point 4	N 47°38'07.4" E 027°22'02.6"
35	Surroundings of Ryshkany	N 47°56'46.3" E 027°26'48.2"
36	Surroundings of Glinzheny	N 47°37'40.9" E 027°51'47.4"
37	Cioburci	N 46°35'59.43" E 029°43'18.16"
38a	Ţipova village, from Ţipova monastery a serpentine path down to the Dnister River	N 47°36'30.4" E 028°59'03.5"
38b	Ţipova village, near the Loc. site 38a, open bank of Dnister River	N 47°36'30.4" E 028°59'03.5"
39	Surroundings of Graseni (mentioned as 'Surroundings of Pyrlitsa' in [Dyatlova 2010])	N 47°21'51.7" E 027°51'00.9"
40a	Surroundings of Hijdieni	N 47°47'55.7" E 027°24'14.6"
40b	Surroundings of Hijdieni	N 47°46'31.4" E 027°28'13.1"
41	Between Corneşti and Pojarna	N 47°20'53.4" E 028°02'12.1"
42	The outskirts of Glodeni	N 47°40'46.4" E 027°27'13.6"
43	Surroundings of Bieşti	N 47°30'50.6" E 028°53'08.2"
44a	Trestieni, Loc. 1	N 48°16'16.5" E 027°06'58.0"
44b	Trestieni, Loc. 2	N 48°16'16.5" E 027°06'58.0"
45a	Surroundings of Terebna, Loc. 1	N 48°01'57.6" E 027°14'19.7"
45a	Surroundings of Terebna, Loc. 2	N 48°01'57.6" E 027°14'19.7"
46	Lalova	N 47°33'54.3" E 029°01'25.8"
47a	Surroundings of Navyrnets	N 47°36'20.4" E 027°33'40.9"
47b	Surroundings of Navyrnets	N 47°36'20.4" E 027°33'40.9"
48	Surroundings of Pînzăreni	N 47°36'39.1" E 027°39'37.0"
49	Făgădău	N 47°26'05.8" E 027°48'06.7"
50	Surroundings of the village of Chetrosica Veche	N 48°06'35.5" E 027°24'05.5"
51	Near Lake Moldovanca	N 47°37'15.1" E 027°36'38.0"
52	Mărcăuţi	N 48°18'23.4" E 027°13'20.3"
53	3.5 km NE of Sturzeny	N 47°56'36.6" E 027°28'46.2"
54	Ivancha, Orhei region. Numerous emergence.	N 47°17'05" E 028°51'25"

Table 2. **A checklist of Odonata from Moldova with references to literature sources in which the records are published (doubtful species are also included)**

Таблиця 2. **Список видів бабок Молдови з посиланнями на літературні та інші джерела, у яких згадується вид (сумнівні види також включено до списку)**

No.	Species	References
1	*Calopteryx splendens* (Harris, 1780)	Andreev 1998: [1]; Osetsymskiy 2006: [2]; Dyatlova 2010: [13], [20], [21], [22], [23], [24a]; Dyatlova 2018: [38a], [38b], [24b]
2	*Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836)	Dyatlova 2010: [25], [26], [27]
3	*Lestes barbarus* (Fabricius, 1798)	Andreev 1998: [1], [3]; Dyatlova 2010: [17], [24a], [28]
4	*Chalcolestes parvidens* (Artobolevskij, 1929)	Andreev 1998: [1]
5	*Lestes sponsa* (Hansemann, 1823)	Bezvali 1932: [5]; Dyatlova 2010: [25], [26]
?	*Lestes virens* (Charpentier, 1825)	Andreev & Derzhansky 2004: the exact locality is not provided
6	*Sympecma fusca* (Vander Linden, 1820)	Bezvali 1932: [5], [6], [7]; Dyatlova 2010: [18], [26], [27]
7	*Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771)	Andreev 1998: [1], [3]; Osetsymskiy 2006: [2]; Dyatlova 2010: [13], [14], [19], [20], [21], [22], [23], [24a], [29], [31], [32]; Dyatlova 2018: [38a], [42]
8	*Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758)	Brauner 1910: [9], [10]; Andreev 1998: [1]; Dyatlova 2010: [24a], [30], [33b], [34]; Dyatlova 2018: [41], [40b], [43], [44a], [45a]
9	*Coenagrion pulchellum* (Vander Linden, 1825)	Brauner 1910: [9]; Dyatlova 2010: [34]; Dyatlova 2018: [43], [46]
10	*Coenagrion scitulum* (Rambur, 1842)	Andreev & Derzhansky 2004: the exact locality is not provided; Dyatlova 2010: [29], [30]
11	*Coenagrion ornatum* (Selys, 1850)	Dyatlova 2010: [29], [30], [31]
?	*Coenagrion mercuriale* (Charpentier, 1840)	Anonymous 2007: [without locus] Andreev & Derzhansky 2004: the exact locality is not provided
?	*Coenagrion armatum* (Charpentier, 1840)	Andreev & Derzhansky 2004: the exact locality is not provided
12	*Enallagma cyathigerum* (Charpentier, 1840)	Brauner 1910: [9]; Dyatlova 2010: [30]; Dyatlova 2018: [45b], [47b], [48]
?	*Erythromma lindenii* (Selys, 1840)	Andreev 1998: *Erythromma lindenii* was recorded by V.V. Derzhansky (Andreev, 1998): in Moldova but the exact locality is not provided
13	*Erythromma viridulum* (Charpentier, 1840)	Andreev 1998: [1], [4]; Dyatlova 2010: [15], [24a], [30], [33a], [35]; Dyatlova 2018: [39], [40a], [41]
14	*Ischnura elegans* (Vander Linden, 1820)	Andreev 1998: [1], [4]; Osetsymskiy 2006: [2]; Dyatlova 2010: [15], [18], [20], [24a], [25], [26], [27], [30], [31], [32], [33a], [34], [35], [36]; Dyatlova 2018: [14], [38a], [38b], [39], [40a], [40b] [41], [42], [43], [44a], [44b], [45a], [45b], [46], [48], [49], [52]
15	*Ischnura pumilio* (Charpentier, 1825)	Andreev 1998: [1]; Dyatlova 2010: [15], [16], [18], [25], [26], [27], [29], [33a], [36]; Dyatlova 2018: [40b], [41], [44a], [44b], [45a], [45b], [47a], [48], [50], [51], [52]

No.	Species	References
?	*Nehalennia* sp.	Bezvali 1932: [7]; According to Bernard & Wildermuth [2005] the record of *Nehalennia* sp. is probably doubtful
17	*Gomphus flavipes* (Charpentier, 1825)	Anonymous 2007: [without locus]; Dyatlova 2018: [38a]
18	*Aeshna affinis* Vander Linden, 1820	Brauner 1910: [11], [54]; Andreev 1998: [4]; Dyatlova 2010: [19], [34]
?	*Aeshna juncea* (Linnaeus, 1758)	Osetsymskiy 2006: [2]
19	*Aeshna isoceles* (Müller, 1767)	Brauner 1910: [9], [10]; Dyatlova 2018: [38b], [40a], [43], [50]
20	*Aeshna mixta* Latreille, 1805	Bezvali 1932: [5]; Andreev 1998: [3], [4]
21	*Anax imperator* Leach, 1815	Bezvali 1932: [5]; Brauner 1910: [10]; Dyatlova 2010: [13], [30], [30a], [30b], [34]; Dyatlova 2018: [38b], [40a], [41], [43]
22	*Anax parthenope* (Selys, 1839)	Bezvali 1932: [5]; Dyatlova 2010: [36]; Dyatlova 2018: [38b], [43], [49], [52], [53]
?	*Brachytron pratense* (Müller, 1764)	Andreev & Derzhansky 2004: the exact locality is not provided
23	*Somatochlora flavomaculata* (Vander Linden, 1825)	Brauner 1910: [10]
24	*Crocothemis erythraea* (Brullé, 1832)	Andreev 1998: [1], [4]; Dyatlova 2010: [34]; Dyatlova 2018: [51]
25	*Leucorrhinia pectoralis* (Charpentier, 1825)	A. V. Andreev, pers. comm (unpublished data): [12]
26	*Libellula depressa* Linnaeus, 1758	Brauner 1910: [9], [10]; Andreev 1998: [1]; Dyatlova 2010: [29], [30], [36]
27	*Libellula fulva* Müller, 1764	Andreev & Derzhansky 2004: [without locus]; Dyatlova 2018: [38b], [41], [47a], [51]
28	*Libellula quadrimaculata* Linnaeus, 1758	Brauner 1910: [10]
29	*Orthetrum albistylum* (Selys, 1848)	Andreev 1998: [1]; Dyatlova 2010: [15], [20], [24a], [27], [28], [30], [33a], [33b], [34], [35], [36]; (Dyatlova 2018): [38b], [40a], [44b], [45a], [48], [50], [52]
30	*Ortetrum brunneum* (Fonscolombe, 1837)	Dyatlova 2010: [14], [15], [16], [22], [31], [32]; Dyatlova 2018: [47a], [50], [51]
31	*Orthetrum cancellatum* (Linnaeus, 1758)	Brauner 1910: [9]; Dyatlova 2010: [17], [27]; Dyatlova : [42], [45a], [49], [50]
?	*Orthetrum coerulescens* (Fabricius, 1798)	Andreev & Derzhansky 2004: the exact locality is not provided
32	*Sympetrum depressiusculum* (Selys, 1841)	Bezvali 1932: [5]; Andreev 1998: [1], [3], [4]
33	*Sympetrum flaveolum* (Linnaeus, 1758)	Bezvali 1932: [6], [8]; Brauner, 1910: [10]; Andreev 1998: [1]
34	*Sympetrum meridionale* (Selys, 1841)	Bezvali 1932: [6], [8]; Andreev 1998: [1], [3], [4]; Dyatlova 2010: [13], [17], [18], [24a], [26], [27], [28]
35	*Sympetrum sanguineum* (Müller, 1764)	Artobolevsky 1917: [37]; Andreev 1998: [1]; Dyatlova 2010: [24a], [34]; Dyatlova 2018: [43]
36	*Sympetrum vulgatum* (Linnaeus, 1758)	Bezvali 1932: [6], [8]; Andreev 1998: [1]; Osetsymskiy 2006: [2]
37	*Sympetrum striolatum* (Charpentier, 1840)	Andreev 1998: [1], [3], [4]; Dyatlova 2010: [18], [27].

Discussion

In this study, we summarised all known records on Odonata in Moldova. This analysis allowed us to create a checklist of Odonata in Moldova, including Transnistria, which currently comprises 37 species. Several species known from the literature need a confirmation of their presence in the study area (*Nehalennia* sp., *Erythromma lindenii*, and *Aeshna juncea*).

Data presented on a map (Fig. 1) clearly shows that large parts of the country urgently need to be studied for their Odonata fauna. Not only the representation of study localities is scarce, but also the cover of different phenological periods.

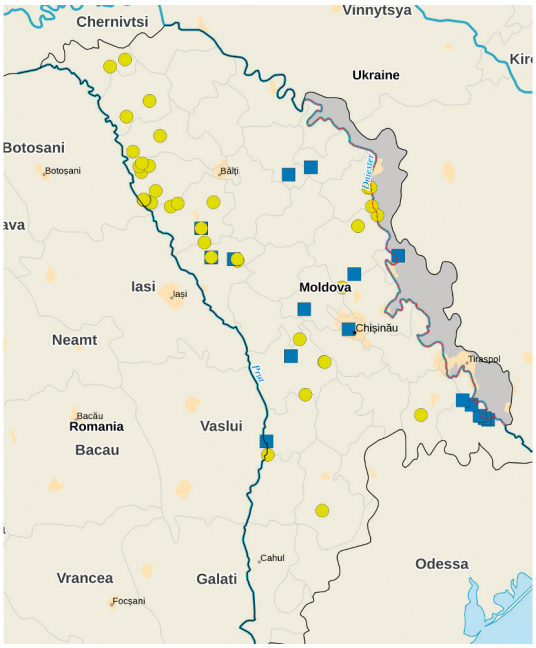


Fig. 1. Record localities of dragonflies in Moldova based on data of different authors [Artobolevsky 1917; Bezvali 1932; Brauner 1910; Andreev 1998; Andreev, pers. comm.; Osetsymskiy 2006]—marked as ■, and by our own records in 2005 and 2009 [Dyatlova, 2010] and in 2011 [Dyatlova, 2018]— marked as ●.

Рис. 1. Місця знаходження бабок в Молдові за даними різних авторів [Artobolevsky 1917; Bezvali 1932; Brauner 1910; Andreev 1998; A. Andreev, усне повід.; Osetsymskiy 2006] — позначені як ■ та за власними дослідженнями автора у 2005, 2009 [Dyatlova 2010] та 2011 р. [Dyatlova 2018] — позначені як ●.

Additional investigations could fill the gaps on the map of Moldova, amend the checklist with other species and bring new data on the distribution and abundance of the species of European concern in Moldova and on the state of their habitats (*Lestes macrostigma*, etc).

At Locality No. 24b (Saharna village, in the territory of a monastery situated on a rock), there could probably be some habitats suitable for *Cordulegaster* species. In our research, it lacks in larval records of species in running waters, the best way to prove the presence of cordulegastrid or gomphid taxa. But this should be refined or refuted by new investigations in the territory of Moldova.

In Moldova, a country with an intensive agriculture, many habitats seems to be polluted and exist without considering standards of water quality and management. This could also influence the species composition, which demonstrates a very poor fauna at some habitats.

Acknowledgements

Financial support was obtained from the International Dragonfly Fund. I am very grateful to my husband Vadym for his overall help and assistance of my investigations, Dr Milen Marinov for his incredibly useful corrections of the first versions of the manuscript, and Dr Igor Zagorodniuk who strongly encourages and supports odonatological investigations in Ukraine and Moldova.

References

Andreev, A. 1998. On Odonata fauna in Moldova and dragonflies of Talmaza's section of the Dnister River. *Problemy sokhranenija bioraznoobrazija Srednego i Nizhnego Dnestra.* BIOTICA, Chisinau, 14–16. [In Russian]

Andreev, A., V. Derzhansky. 2004. Dragonfly fauna (Insecta, Odonata) of Moldova: first results. *Anal. Şt. Univer. de Stat din Moldova. Seria 'Ştiinte chimico-biologice'*, Chisinău, 170–173. [In Russian]

Anonymous. 2007. Management Plan for 'Talmaza wetland' core area of the Lower Dnister (a project). *Ramsar Site No. 1316 (Republic of Moldova),* 1–73. [In Russian] http://www.biotica moldova.org/library/OTTO%20 ManPLan.pdf

Artobolevsky, G. V. 1917. To the fauna of Odonata of Bessarabia. *Materialy k Poznaniyu Fauny Yugo-Zapadnoj Rosii, Volume 2*. Kyiv, 58. [In Russian]

Brauner, A. A. 1910. Notes on Odonata of Bessarabia. *Trudy Bessarabskogo Obschestva Estestvoispytateley*, **2** (1): 34–36. [In Russian]

Gorb, S. N., R. S. Pavlyuk, Z. D. Spuris. 2000. *Odonata of Ukraine: a faunistic overview.* Kyiv, 1–155. (Series: Vestnik Zoologii; Suppl. 15). [In Ukrainian]

Dyatlova E. S. 2005. Dragonflies (Odonata) from the lower Dnister river. *Black Sea Ecological Bulletin*, № 3-4 (17-18): 204–212.

Dyatlova, E. S. 2006. The Odonata of southwestern Ukraine. *Opuscula Zoologica Fluminensia*, **221**: 1–15.

Dyatlova, E. S. 2010. Dragonflies of Moldova: state of knowledge and personal observations. *International Dragonfly Fund*, Report **25**: 1–43.

Dyatlova, E. 2015. Moldova. *In:* Boudot, J.-P., V. J. Kalkman (eds). *Atlas of the European dragonflies and damselflies.* KNNV publishing, the Netherlands, 44.

Dyatlova, E. S. 2018. Note on the dragonfly fauna of Moldova — Progress report 2011. *International Dragonfly Fund — Report (Journal of the International Dragonfly Fund).* Report **114**: 1–20.

Bernard, R., Wildermuth, H. 2005. Nehalennia speciosa (Charpentier, 1840) in Europe: a case of a vanishing relict (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, **34** (4): 335–378.

Bezvali, V., 1932. Odonata de Bessarabie. *Bull. Muz. Nat. Ist. Nat. din Chisinau*, 68–69.

Boudot, J.-P., Kalkman V. J. (eds). 2015. *Atlas of the European dragonflies and damselflies*. KNNV Publishing, the Netherlands, 1–381.

De Marmels, J. 1984. The genus Nehalennia Selys, its species and their phylogenetic relationships (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica,* **13** (4): 501–527.

Osetsymskiy, B. I. 2006. Short results of inventory of the fauna of the 'Jagorlyk' reserve. *In:* I. D. Trombitskiy, T. D. Sharapanovskaya (eds). *Jagorlyj reserve*. EcoTIRAS ("ElanPoligraf" SRL), Chisinau, 28–36. ISBN 9789975966535 [In Russian]

Wilson, K. D. P. 2009. Paracercion calamorum. *The IUCN Red List of Threatened Species 2009*: e.T164788A5926668. https://goo.gl/bMEQdG. Downloaded on 26 January 2018.

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 141–156
https://doi.org/10.53452/gb2511

Proposals for unification of the national nomenclature of longhorn beetles (Coleoptera: Cerambycidae) of the Ukrainian fauna and some exotic taxa. Part IV: subfamily Lamiinae.

Andrew Zamoroka[1], Oksana Mykhailiuk-Zamoroka[2]

[1] Vasyl Stefanyk Precarpathian National University (Ivano-Frankivsk, Ukraine);
[2] Ivan Puliui Lyceum of Ivano-Frankivsk City Council (Ivano-Frankivsk, Ukraine)

article info

key words

Ukrainian names, vernacular nomenclature, naming convention, methodology of nomenclature, flat-faced longhorns, longhorn beetles.

correspondence to

Andrew M. Zamoroka; Department of Biology and Ecology, Vasyl Stefanyk Precarpathian National University, 57 Shevchenko Street, Ivano-Frankivsk, 76018 Ukraine; Email: andrew.zamoroka@pnu.edu.ua; orcid: 0000-0001-5692-7997

article history

Submitted: 11.10.2023. Revised: 30.11.2023. Accepted: 30.12.2023

cite as

Zamoroka, A., O. Mykhailiuk-Zamoroka. 2023. Proposals for unification of the national nomenclature of longhorn beetles (Coleoptera: Cerambycidae) of the Ukrainian fauna and some exotic taxa. Part IV: subfamily Lamiinae. *GEO&BIO*, **25**: 141–156. [In Ukrainian, with English summary]

abstract

The current study is a continuation of our research on the unification of the Ukrainian vernacular nomenclature of the longhorn beetles of the fauna of Ukraine. In the first part of our study, we unified and codified Ukrainian vernacular nomenclature of two subfamilies including Spondilidinae and Prioninae, in the second—Cerambycinae, in the third—Lepturinae and Necydalinae. In the fourth part, we considered the largest and final subfamily of the longhorn beetles in the fauna of Ukraine—flat-faced longhorns (Lamiinae). As a result, 156 taxa of flat-faced longhorns of various ranks were identified, for which there are scientific (Latin) names. These belong to 13 subspecies, 103 species, 29 genera and 10 tribes and 1 subfamily. The analysis of providing these taxa with Ukrainian vernacular names showed that only 52 of them (40 species and 12 genera) have counterparts known in the literature. However, only half of them is suitable for further use in a unified Ukrainian vernacular nomenclature. The other studied names are non-binominal (for species), denote the names of two or more genera at the same time, contain appositions or compound words written with a hyphen, transferred from Russian or transliterated from Latin. An analysis of the demand for Ukrainian vernacular nomenclature of the flat-faced longhorns in several biodiversity databases showed that all of them provide option for use of Ukrainian names. Moreover, some of them, in the absence of the Ukrainian nomenclature, replace it with an English-language one. The unification of the flat-faced longhorns names included the introduction of a universal system of name convention, as close as possible to scientific and at the same time specifically national, reflecting the traditions of Ukrainian nomenclature. The result of our study was the unification and codification in Ukrainian of 156 vernacular names of taxa of the subfamily of flat-faced longhorns, 122 of which are proposed for the first time. The use of the proposed Ukrainian names is of exclusively advisory and cannot replace valid scientific names. In scientific and technical publications, popular science, fiction and educational texts, in oral communication, it is desirable to accompany scientific Latin names in Ukrainian.

© 2023 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Пропозиції щодо уніфікації національної номенклатури скрипунових (Coleoptera: Cerambycidae) із фавни України та деяких екзотів. Частина IV: підродина Lamiinae

Андрій Заморока, Оксана Михайлюк-Заморока

Резюме. Чинна праця є продовженням нашого дослідження із уніфікації української вернакулярної номенклатури скрипунових жуків (Cerambycidae). У першій частині нашого дослідження ми уніфікували та кодифікували українську номенклатуру двох підродин, зокрема куцовусевих (Spondilidinae) і фрузевих (Prioninae), у другій — козакових (Cerambycinae), а у третій — тонкохвісткових (Lepturinae) і коротових (Necydalinae). У четвертій частині ми розглянули найбільшу і заключну підродину скрипунових у фавні України — дебелякові (Lamiinae). В результаті визначено 156 таксонів дебелякових різного рангу, для яких наявні наукові (латинські) назви. Зокрема вони розподілені між 13-ма підвидами, 103-ма видами, 29-ма родами, 10-ма трибами в межах 1-єї підродини. Аналіз щодо забезпечення цих таксонів українськими вернакулярними назвами продемонстрував, що лише 52 із них (40 видів і 12 родів) мають відомі у літературних джерелах відповідники. Однак тільки половина із них є придатними для подальшого використання в уніфікованій номенклатурі. Інші з проаналізованих українських назв мають небіноміальний (для видів) характер, позначають назви двох і більше родів одночасно, містять прикладки або складні слова, що пишуться через дефіс, перенесені з російської чи транслітеровані з латини. Аналіз затребуваності вернакулярної номенклатури дебелякових сучасними базами даних із біорізноманіття показав, що усі вони містять опцію з використання українських назв. Причому деякі з них, за відсутності української номенклатури, заміщують її англомовною. Уніфікація назв дебелякових полягала у запровадженні універсальної системи вернакулярних назв, максимально наближеної до наукової і водночас питомо національної, що відбиває традиції української назвництва. Результуючою нашого дослідження стала уніфікація і кодифікація українською мовою 156-ти назв таксонів підродини дебелякових, 122-і з яких запропоновані вперше. У той же час Використання запропонованих українських назв має виключно рекомендаційний характер і не може замінити дійсну наукову назву. Супровід наукових латинських назв українськими є бажаний, за умови доречності, у наукових, технічних, науково-популярних, художніх і навчальних виданнях, в усному спілкуванні.

Ключові слова: українські назви, вернакулярна номенклатура, назвництво, методологія номенклатури, дебелякові, скрипунові жуки.

Вступ

Починаючи із середини XIX століття, у науковій і освітній спільнотах утвердилось розуміння необхідності українського назвництва як частини живої мови [Verkhratskyi 1864]. Історично склалось так, що цей процес зазнав як період бурхливого розвою і розквіту, так і час гострої репресії і забуття [Zamoroka 2022a]. Біологи сучасності отримали вкрай неоднозначну і суперечливу спадщину української вернакулярної номенклатури, спотвореної більш як півстолітнім періодом тоталітарного придушення і нищення [Ponomariv 2002; Nekrutenko 2003; Sokol 2010; Vakulenko 2015]. У наш час, коли здавалося б зникли усі перепони до її відродження, з'явилась нова проблема — відсутність природних носіїв української біологічної номенклатури. Адже з часів тотальних репресій всього українського змінилось уже два покоління дослідників, які були зрощені на т.з. «новій» і «правильній» вернакулярній номенклатурі. Саме тому перед сучасним (третім) поколінням постало дуже складне завдання — дати адекватну відповідь на наростаючий запит суспільства на українські назви тварин, грибів, рослин та інших живих істот [Zamoroka 2022a].

Назвництво скрипунових жуків (Coleoptera: Cerambycidae) у своєму історичному розвої пройшло ті ж самі періоди, що й українська вернакулярна номенклатура загалом: зародження, розквіт, нищення і відродження з небуття [Zamoroka 2022a; Zamoroka & Mykhailiuk-Zamoroka 2022]. Попри те, що скрипунові жуки є широко розповсюджені в Україні, налічуючи 283 видів [Zamoroka 2022c; 2023], доступних у літературних джерелах українських назв таксонів є дуже мало. У класичних працях Верхратського [Verkhratskyi 1864; 1869; 1906] та Щоголіва [Schoholiv

1920; 1928] знаходимо низку назв, частина з яких має беззаперечно народні корені, а частина — неологізми, запропоновані самими авторами. Одначе, навіть ці матеріали є аж занадто скупими, щоб вдовольнити сучасні потреби. Наприклад, Бартенєв [Barteniev 2009] послуговувався практично виключно російською вернакулярною номенклатурою, зрідка дослівно перекладаючи її на українську мову, а Кравченко у своїй праці [Kravchenko & Kravchenko 2009] дав українські назви скрипуновим жукам або шляхом перекладу із російської, або ж транслітерації з латинської (див. результати).

Починаючи із 2022-го року, ми критично опрацювали наявну українську вернакулярну номенклатуру скрипунових у намаганні уніфікувати і кодифікувати її [Zamoroka 2022a; Zamoroka & Mykhailiuk-Zamoroka 2022; 2023]. На сьогодні пропрацьовані назви для таксонів п'яти підродин скрипунових: куцовусові, фрузеві [Zamoroka 2022a], козакові [Zamoroka & Mykhailiuk-Zamoroka 2022], тонкохвісткові й коротові [Zamoroka & Mykhailiuk-Zamoroka 2023]. У чинні праці ми пропонуємо уніфіковану вернакулярну номенклатуру найбільшої і заключної в українській фавні підродини скрипунових — дебелякові (Lamiinae). Загалом нами кодифіковано 156 таксонів, включаючи 13 підвидів, 103 види, 29 родів, 10 триб.

Матеріали і методи

Уніфікація номенклатури скрипунових жуків полягає у створенні універсальної системи найменувань, максимально наближеної до наукової і водночас питомо національної з відображенням традицій українського назвництва. Перш за все ми слідували меті відібрати з наявних та вкласти у новостворені назви дух українськості. Детальну методологію відбору, кодифікації й утворення української номенклатури скрипунових ми навели у першій частині нашого дослідження [Zamoroka 2022a].

Тут ми наведемо алгоритм дослідження, який складався з таких етапів: 1) укладання таксономічного переліку дебелякових [Zamoroka 2022c]; 2) збір літературних відомостей про вживані українські вернакулярні назви; 3) визначення придатності назви за критеріями оригінальності (українське походження), біномінальності (іменник+прикметник), відповідності норм правопису і вжитку; 4) пріоритизація назв за критеріями першості (закріплювалась найдавніша назва) й відповідності родової назви (повторювані назви для різних родів — виключались); 5) пропозиції нових назв (відмічені *) здійснювали за потреби, дотримуючись низки правил. Зокрема утворення назви підродини відбувалося шляхом додавання до кореня назви типового роду суфіксу -ов- / -ев- і закінчення -і; триби, надтриби і підтриби — корінь слова + -цев- + -і; рід і підрід — іменник у називному відмінку. Винятки є поодинокими і стосуються лише назв триб.

Вживання пропонованих українських назв має виключно рекомендаційний характер і не може замінити валідну наукову назву, утворену на основі латинської мови відповідно до норм чинної редакції Міжнародного кодексу зоологічної номенклатури [International Code… 2003]. Супровід наукових латинських назв українськими є бажаним, коли це доречно, у наукових і технічних публікаціях, науково-популярних, художніх і освітніх виданнях, в усному мовленні. Вживання назв, уніфікованих у чинній публікації, є добровільним, і окрім них допускається використання інших вернакулярних назв на розсуд того чи іншого автора.

Скорочення: LAT — етимологія наукової назви; УКР — етимологія української вернакулярної назви; лат. — латинська мова; гр. — давньогрецька мова.

Результати

Підродина дебелякові (Lamiinae) є найбільш розмаїтою у фавні України, налічуючи 103 види [Zamoroka 2022c]. Притому українські назви з літературних джерел відомі для 52-х таксонів, включаючи 40 видів і 12 родів. Вони головно присвоєні економічно важливим видам, які часто-густо завдають шкоди лісовим, садовим і сільськогосподарським культурам, технічним конструкціям. Їх детальний аналіз свідчить, що для означення таксонів видового рангу

у 19 випадках застосовувалась небіноміальна номенклатура, 9 — прикладки, 7 — латинізми. 6 — росіянізми. Слід відмітити, що дуже часто небіноміальна номенклатура поєднувалась із прикладками і росіянізмами. Із 40 відомих з літератури вернакулярних назв видів вважаємо придатними для подальшого використання 20. Ми також виявили поширені в літературних джерелах проблеми із застосуванням найменувань родів у видових назвах. Дуже часто попередні автори використовували ту саму назву для означення різних родів, а в межах одного роду — дві, а то й три різні (навіть одним автором), що створювало певні труднощі для чинної уніфікації номенклатури.

Наприклад, назвою «вусач» позначено родові назви *Acanthocinus*, *Aegomorphus*, *Agapanthia*, *Dorcadion*, *Exocentrus*, *Lamia*, *Leiopus*, *Mesosa*, *Monochamus*, *Oberea*, *Pogonocherus*, *Saperda*; «вусань» — *Agapanthia*, *Agapanthiola*, *Oberea*; «вусачик» — *Leiopus*, *Menesia*, *Pogonocherus*, *Tetrops*; «скрипун» — *Acanthocinus*, *Lamia*, *Monochamus*, *Saperda*; «скрипунчик» — *Exocentrus*, *Tetrops*. Ідентичні назви траплялися й у інших підродинах, деякі з них, як цілком придатні, були раніше закріплені за визначеними родами [Zamoroka 2022a; Zamoroka & Mykhailiuk-Zamoroka 2022; 2023]. З наведеного прикладу є очевидним те, що загальна тенденція називництва минулого опиралась на розмірність жуків: великим присвоювали назву «скрипун» або пізніше росіянізм «[в]усач», а дуже дрібним — «скрипунчик» або запозичене з російської «[в]усачик». Зрозуміло, що для кодифікації родових назв необхідне впровадження унікальних назв, вибираючи їх із наявних питомо українських, або пропонуючи нові.

Ми спробували оцінити затребуваність української вернакулярної номенклатури для таксонів підродини дебелякових, проаналізувавши відомості доступні на ресурсах з біорізноманіття iNaturalist[1], UkrBIN[2] й Біорізноманіття України[3] (табл. 1). Кожен із перелічених ресурсів передбачає використання українських вернакулярних назв.

Таблиця 1. **Порівняння застосування української вернакулярної номенклатури різними ресурсами з біорізноманіття**

Table 1. **Comparison of the use of Ukrainian vernacular nomenclature by different biodiversity resources**

Ресурс	Кількість включених видів	Кількість використаних українських назв	Кількість видів з відомими українськими назвами
iNaturalist	68	14	27
UkrBIN	100	5	40
Біорізноманіття України	70	–	38
Чинне дослідження	103	103	40

Бачимо, що iNaturalist включає 68 видів дебелякових для 27-ми з яких відомі вернакулярні назви з літератури. Однак, iNaturalist відображає українські назви лише для 14-ти з них, які запозичує через портал uk.wikipedia.org. В усіх інших випадках пропонується або латинська або англомовна назви. Тут важливо зауважити, що алгоритми iNaturalist показують вернакулярну номенклатуру узгоджену із мовним інтерфейсом операційної системи або налаштуваннями бравзера користувача. Аналіз придатності цих назв вказує, що тільки 6 відповідає нормі біноміальності, а питомо українськими є лише 4. Ресурс UkrBIN включає 100 видів дебелякових, з яких тільки для п'яти видів наводить українські назви (2 — біномени, 5 — питомо українські). Ресурс Біорізноманіття України вміщує відомості про 70 видів дебелякових, однак практично усі вернакулярні назви є транслітераціями із латині. Загалом запит на українські вернакулярні назви існує, однак такі назви до цього моменту були відсутніми.

Ми наводимо розгорнуту українську вернакулярну номенклатуру підродини дебелякових, яка налічує 156 таксонів, включаючи 13 підвидів, 103 види, 29 родів та 10 триб. Нами запропоновано 122 нові назви таксонів.

[1] https://www.inaturalist.org/observations?place_id=8860&taxon_id=50265&view=species

[2] https://ukrbin.com/distribution.php?classid=37690&action=geotaxa&id=182&sp=1

[3] http://dc.smnh.org/species/list.html

Підродина Дебелякові* — Lamiinae Latreille, 1825

Етимологія: див. *Lamia*.

Триба Кольківцеві* — Acanthoderini Thomson, 1860

LAT: гр. *άκανθα+δέρη* — колька + шия. УКР: від *колька* — передньоспинка озброєна гострим шпичаком. Типовий рід Кольок* (*Acanthoderes* Audinet-Serville, 1835) у фавні України не трапляється.

Рід Козоріг* — *Aegomorphus* Haldeman, 1847. LAT: гр. *αἴξ+μορφὴ* — козоподібний. УКР: те саме що і LAT.

Вид Козоріг булавоногий* — *Aegomorphus clavipes* (Schrank, 1781). LAT: лат. *clava+pes* — булавоніг. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: вусач булавобедрий [Zahajkevych 1958].

Вид Козоріг темний* — *Aegomorphus obscurior* (Pic, 1904). LAT: лат. *obscurior* — темного кольору, присмерковий. УКР: те саме що і LAT.

Рід Дерешиця* — *Oplosia* Mulsant, 1863. LAT: гр. *ὅπλον* — інструмент, посуд, зброя. УКР: від *дереш* (сірий з коричнюватим відтінком) — забарвлення жуків сіре з жовто-коричневими вкрапленнями і плямами.

Вид Дерешиця попеляста* — *Oplosia cinerea* (Mulsant, 1839). LAT: лат. *cinereus* — попелястий. УКР: те саме що і LAT.

Триба Прутивусцеві* — Acanthocinini Blanchard, 1845

Етимологія: див. *Acanthocinus*.

Рід Прутивус — *Acanthocinus* Dejean, 1821. LAT: гр. *άκανθα+κινέω* — колька + рухатись. УКР: від *прутяні вуса* — антени жуків надзвичайно тонкі і довгі, наче прутики. Інші вернакулярні назви: прутиус [Schoholiv 1928].

Вид Прутивус трачієвий — *Acanthocinus aedilis* (Linnaeus, 1758). LAT: лат. *aedilis* — їстівний. УКР: від *трачиння* — личинки точать деревину, залишаючи багато дрібної тирси. Інші вернакулярні назви: скрипун трачій [Verkhratskyi 1869; Schoholiv 1920; Schoholiv 1928], дровосік сірий [Schoholiv 1920], прутиус трачій [Schoholiv 1928], скрипун довговусий сірий великий [Zahajkevych 1958], вусач сірий довговусий [Barteniev 2009; Kravchenko & Kravchenko 2009].

Вид Прутивус сірий — *Acanthocinus griseus* (Fabricius, 1792). LAT: лат. *griseo* — сірий. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: скрипун довговусий сірий малий [Zahajkevych 1958]; вусач довговусий сірий малий [Kravchenko & Kravchenko 2009].

Вид Пуртивус мережаний* — *Acanthocinus reticulatus* (Razoumowsky, 1789). LAT: лат. *reticulatus* — мережаний. УКР: те саме що і LAT.

Рід Стончик* — *Leiopus* Audinet-Serville, 1835. LAT: гр. *λείος+πούς* — стрічка + нога. УКР: від *стончка* (стрічка) — на кінцівках наявні темні перев'язі.

Вид Стончик омеловий* — *Leiopus femoratus* Fairmaire, 1859. LAT: лат. *femora* — стегно. УКР: від *омела* — личинки часто розвиваються в омелі.

Вид Стончик Ліннеїв* — *Leiopus linnei* Wallin, Nylander & Kvamme, 2009. LAT: лат. *linnei* — на честь шведського натураліста XVIII століття Карла Ліннея (Carolus Linnaeus). УКР: те саме що і LAT.

Вид Стончик кленовий — *Leiopus nebulosus* (Linnaeus, 1758). LAT: лат. *nebula* — хмара, туман. УКР: від клен — личинки часто розвиваються у клені. Інші вернакулярні назви: вусач сірий кленовий [Zahajkevych 1958]; сірий кленовий вусач [Zahajkevych 1959; Barteniev 2009]; вусачик сірий кленовий [Kravchenko & Kravchenko 2009].

Вид Стончик цяткований* — *Leiopus punctulatus* (Paykull, 1800). LAT: лат. *puncta* — цятка. УКР: те саме що і LAT.

Рід Квачик* — *Exocentrus* Dejean, 1835. LAT: гр. *ἔξω+κέντρον* — зовнішня колючка. УКР: від *квачик* (пензлик) — жуки мають густе опушення тіла із довгими щетинками.

Вид Квачик крапчастий — *Exocentrus adspersus* Mulsant, 1846. LAT: лат. *adspersus* — забризканий, заляпаний. УКР: від *крапка* — надкрилля у світлих пучках волосків. Інші вернакулярні назви: щетинистий скрипунчик крапчастий [Markevych & Tatarko 1983].

Вид Квачик липовий — *Exocentrus lusitanus* (Linnaeus, 1767). LAT: лат. *Lusitania* — давньоримська назва Португалії. УКР: від *липа* — личинки заселяють прутики липи. Інші вернакулярні назви: щетинистий скрипунчик липовий [Markevych & Tatarko 1983], вусач лузитанський [Godlevska *et al.* 2010].

Вид Квачик поцяткований* — *Exocentrus punctipennis* Mulsant et Guillebeau, 1856. LAT: лат. *puncta+penna* — цятковане пір'я. УКР: те саме що і LAT.

Вид Квачик Стерлінів — *Exocentrus stierlini* Ganglbauer, 1883. LAT: лат. *stierlini* — на честь швейцарського натураліста XIX століття Вільгельма Ґустава Стерліна (Wilhelm Gustav Stierlin). УКР: те саме що і LAT.

Триба Пелехівцеві* — Pogonocherini Mulsant, 1839

Етимологія: див. *Pogonocherus*.

Рід Пелех* — *Pogonocherus* Dejean, 1821. LAT: гр. *πώγων+κέρας* — бородатий ріг. УКР: від *пелехатий* — антени, передньоспинка і надкрилля із пучками волосків.

Вид Пелех прикрашений* — *Pogonocherus decoratus* (Fairmaire, 1885). LAT: лат. *decoratus* — прикрашений. УКР: те саме що і LAT.

Вид Пелех оперезаний* — *Pogonocherus fasciculatus* (Degeer, 1775). LAT: лат. *fasciculatus* — оперезаний. УКР: те саме що і LAT.

Вид Пелех пухнастенький* — *Pogonocherus hispidulus* (Piller et Mitterpacher, 1783). LAT: лат. *hispidulus* — пухнастенький. УКР: те саме що і LAT.

Вид Пелех кудлатенький* — *Pogonocherus hispidus* (Linnaeus, 1758). LAT: лат. *hispidus* — кудлатий. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: липовий вершинний вусачик [Zahajkevych 1959; Barteniev 2009].

Вид Пелех овальний* — *Pogonocherus ovatus* Goeze, 1777. LAT: лат. *ovatus* — овальний, яйцеподібний. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: вусач вершинний ялицевий [Zahajkevych 1961].

Вид Пелех Перрудів* — *Pogonocherus perroudi* Mulsant, 1839. LAT: лат. *perroudi* — на честь французького натураліста XIX століття Бенуа-Філібера Перруда (Benoît-Philibert Perroud). УКР: те саме що і LAT.

Вид Пелех Сіверсів* — *Pogonocherus sieversi* Ganglbauer, 1886. LAT: лат. *sieversi* — на честь російського натураліста XIX століття Альфреда Ґустава Сіверса (Alfred Gustav Sievers). УКР: те саме що і LAT.

Триба Променицеві* — Desmiphorini Thomson, 1860

LAT: гр. *δεσμίς+φέρω* — промінь + нести. УКР: від *промінь* — жуки вкриті довгими волосками і щетинками, що нагадують промені. Типовий рід Променицяя* — *Desmiphora* Audinet-Serville, 1835 у фавні України не трапляється.

Рід Пацьориця* — *Deroplia* Dejean, 1835. LAT: гр. *δέρις+ὅπλον* — шия озброєна. УКР: від *пацьорка* (намистина) — строкате забарвлення антен імаґо нагадують намисто.

Вид Пацьориця Ґенеєва* — *Deroplia genei* (Aragona, 1830). LAT: лат. *genei* — на честь італійського натураліста Карло Джузеппе Ґене (Carlo Giuseppe Gené). УКР: те саме що і LAT.

Рід Рудик* — *Anaesthetis* Dejean, 1835. LAT: гр. *ἀναίσθητος* — беззмістовний, безглуздий. УКР: від *рудий* — кутикула імаґо-буро-рудого кольору.

Вид Рудик цеглянистий* — *Anaesthetis testacea* (Fabricius, 1781). LAT: лат. *testa* — тьмяного цегляно-червоного кольору. УКР: те саме що і LAT

Триба Абданцеві* — Parmenini Mulsant, 1839

Етимологія: див. *Parmena*.

Рід Абданка* — *Parmena* Dejean, 1821. LAT: гр. *πάρμη* — щит. УКР: від *абданк* — малюнок надкриль нагадує обрисами герб абданк.

Вид Абданка європейська* — *Parmena europaea* Danilevsky, 2016. LAT: лат. *europaea* — європейська. УКР: те саме що і LAT.

Вид Абданка причорноморська* — *Parmena pontocircassica* Danilevsky et Miroshnikov, 1985. LAT: гр. *Πόντος* [*Εὔξεινος*] + лат. *Circassia* — чорноморсько-кавказька. УКР: *причорноморська* — видозмінено від LAT.

Вид Абданка пухнаста* — *Parmena pubescens* (Dalman, 1817). LAT: *pubescens* — пухнаста. УКР: те саме що і LAT.

Триба Середницеві* — Mesosini Thomson, 1860

Етимологія: див. *Mesosa*.

Рід Середниця* — *Mesosa* Latreille, 1829. LAT: гр. *μέσος* — по середині (тут у розумінні розташування плям на надкрилах). УКР: те саме що і LAT.

Вид Середниця довгоноса — *Mesosa curculionoides* (Linnaeus, 1761). LAT: лат. *curvus* [змін. на *curculio*] + гр. *εἶδος* — кривий [довгорийок] + подібний. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: вусач довгоносикоподібний [Zahajkevych 1958]; вусач довгоносиковий очкастий [Gamayunova *et al.* 2008; Barteniev 2009]; вусач очкастий сірий [Kravchenko & Kravchenko 2009], вусач очкастий довгоносий [Godlevska *et al.* 2010].

Вид Середниця замружена* — *Mesosa myops* (Dalman, 1817). LAT: гр. *μύωψ* — мружити око. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: вусач жовтоплямистий очкастий [Barteniev 2009], вусач очкастий плямистий [Godlevska *et al.* 2010].

Вид Середниця хмарчаста* — *Mesosa nebulosa* (Fabricius, 1781). LAT: лат. *nebula* — хмара, туман. УКР: те саме що і LAT.

Триба Хоптяницеві* — Agapanthiini Mulsant, 1839

Етимологія: див. *Agapanthia*.

Рід Трав'янка* — *Theophilea* Pic, 1895. LAT: гр. *Θεόφιλος* — боголюб. УКР: від *трава* — личинка розвивається у стеблах злаків.

Вид Трав'янка довгаста* — *Theophilea subcylindricollis* Hladil, 1988 LAT: лат. *sub+cylindrus+collum* — із майже циліндричною шиєю. УКР: від *довгий* — довгасте тіло.

Рід Солом'яник* — *Calamobius* Guérin-Méneville, 1847. LAT: гр. *κάλαμος+βιόω* — мешканець соломини. УКР: від *солома* — личинка розвивається у стеблах злаків.

Вид Солом'яник тонкий* — *Calamobius filum* (Rossi, 1790). LAT: лат. *filum* — нитка. УКР: від *тонкий* — тіло дуже тонке і сильно видовжене.

Рід Лабузинниця* — *Agapanthiola* Ganglbauer, 1900. LAT: гр. *ἀγαπάω+ανθος* — любителька квітів. УКР: від *лабузиння* — личинки заселяють стебла різноманітних трав. Інші вернакулярні назви: вусань [Schoholiv 1928].

Вид Лабузинниця білоплеча* — *Agapanthiola leucaspis* (Steven, 1817). LAT: гр. *λευκό+ἀσπὶς* — білий щит. УКР: від *білі плечі* — щиток у плечовій частині надкриль вкритий густим яскраво-білим волоссям.

Рід Хоптяниця* — *Agapanthia* Audinet-Serville, 1835 LAT: гр. *ἀγαπάω+ανθος* — любителька квітів. УКР: від *хопта* — личинки заселяють стебла різноманітних трав, часто бур'янів. Інші вернакулярні назви: вусань [Schoholiv 1928].

Вид Хоптяниця золотнева* — *Agapanthia asphodeli* (Latreille, 1804). LAT: лат. *asphodeli* — золотневий. УКР: те саме що і LAT.

Вид Хоптяниця будякова* — *Agapanthia cardui* (Linnaeus, 1767). LAT: лат. *cardui* — будяковий. УКР: те саме що і LAT.

Вид Хоптяниця артишокова* — *Agapanthia cynarae* (Germar, 1817). LAT: лат. *cynarae* — артишоковий. УКР: те саме що і LAT.

Вид Хоптяниця соняшникова — *Agapanthia dahli* (Richter, 1821). LAT: лат. *dahli* — на честь шведського натураліста XVIII ст. Андерса Даля (Anders Dahl). УКР: від *соняшник* — личинки часто ушкоджують стебла соняшника. Інші вернакулярні назви: вусань соняшниковий [Schoholiv 1928], вусач соняшниковий [Barteniev 2009].

Вид Хоптяниця свербіжницева* — *Agapanthia intermedia* Ganglbauer, 1884. LAT: лат. *inter+medius* — між серединою. УКР: від *свербіжниця* — личинки заселяють стебла свербіжниці польової (*Knautia arvensis* (L.) Coult.).

Вид Хоптяниця дивинова* — *Agapanthia kirbyi* (Gyllenhal, 1817). LAT: лат. *kirbyi* — на честь британського натураліста XVIII-XIX століть Вільяма Кірбі (William Kirby). УКР: від *дивина* — личинки заселяють стебла різних видів дивини (*Verbascum* L.).

Вид Хоптяниця козельцева* — *Agapanthia maculicornis* (Gyllenhal, 1817). LAT: лат. *macula+cornu* — плямистий ріг. УКР: від *козельці* — личинки заселяють стебла різних видів козельців (*Tragopogon* L.).

Вид Хоптяниця коростянкова* — *Agapanthia violacea* (Fabricius, 1775). LAT: лат. *violacea* — пурпурова, фіолетова. УКР: від *коростянка* — личинки заселяють стебла коростянки (*Scabiosa* L.) та деяких інших трав'янистих рослин. Інші вернакулярні назви: агапантія фіолетова [Kravchenko & Kravchenko 2009].

Вид Хоптяниця кропивова* — *Agapanthia villosoviridescens* (Degeer, 1775). LAT: лат. *villoso+viridescens* — зеленкуватоволосиста. УКР: від *кропива* — личинки заселяють стебла кропиви (*Urtica* L.) та деяких інших трав'янистих рослин. Інші вернакулярні назви: агапантія віллозовірідесценс [Kravchenko & Kravchenko 2009].

Вид Хоптяниця черсакова* — *Agapanthia* (*Smaragdula*) *viti* Rapuzzi & Sama, 2012. LAT: лат. *viti* — на честь чеського колекціонера Данієла Віта (Daniel Vit). УКР: від *черсак* — личинки розвиваються у стеблах черсаків (*Dipsacus* L.).

Триба Дебеляцеві* — Lamiini Latreille, 1825

Етимологія: див. *Lamia*.

Рід Скрипник* — *Monochamus* Dejean, 1821. LAT: гр. *μόνος+άμμα* — один вузол. УКР: від *скрипун* — жук родини скрипунових. Інші вернакулярні назви: чорний скрипун [Markevych & Tatarko 1983].

Вид Скрипник сосновий — *Monochamus galloprovincialis* (Olivier, 1795). LAT: лат. *Gallia+provincia* — Ґалійський Край, Країна Ґалів, Франція. УКР: від *сосна* — личинки заселяють деревину сосни. Інші вернакулярні назви: чорний скрипун сосновий [Markevych & Tatarko 1983], чорний сосновий вусач [Barteniev 2009], вусач чорний сосновий [Kravchenko & Kravchenko 2009].

Вид Скрипник лісовий* — *Monochamus saltuarius* (Gebier, 1830). LAT: лат. *saltuarius* — лісник, управитель маєку. УКР: від *ліс* — жуки зв'язані із хвойними лісами.

Вид Скрипник ялиновий — *Monochamus sartor* (Fabricius, 1787). LAT: *sartor* — кравець, швець, латальник, майстер з ремонту одежі. УКР: від *ялина* — личинки заселяють деревину ялини. Інші вернакулярні назви: вусач чорний ялиновий західний [Zahajkevych 1958], чорний скрипун західний [Markevych & Tatarko 1983].

Підвид Скрипник ялиновий західний* — *Monochamus sartor sartor* (Fabricius, 1787). LAT: див. *M. sartor*. УКР: від *захід* — підвид розповсюджений у горах Центральної Європи (Альпи-Карпати).

Підвид Скрипник ялиновий східний* — *Monochamus sartor urussovi* (Fischer, 1806). LAT: лат. *urussovi* — на честь князя Алєксандра Урусова. УКР: від *схід* — підвид розповсюджений на схід від Феноскандії і Полісся до Тихого Океану. Інші вернакулярні назви: чорний скрипун великий [Markevych & Tatarko 1983].

Вид Скрипник малий — *Monochamus sutor* (Linnaeus, 1758). LAT: лат. *sutor* — чоботар, швець. УКР: від *малий* — традиційна назва виду в Україні. Інші вернакулярні назви: вусач чорний ялиновий малий [Zahajkevych 1958], чорний скрипун малий [Markevych & Tatarko 1983].

Рід Дебеляк — *Lamia* Fabricius, 1775. LAT: гр. *λαμία* — Бабай, вигадка для страхання дітей. УКР: від *дебелий* — одна із традиційних українських назв. Інші вернакулярні назви: кнап, скрипун, скрипунь [Verkhratskyi 1864; 1869; Schoholiv 1920; 1928], скрипник [Schoholiv 1920], дебеляк [Schoholiv 1928]. Коментар: найдавнішою українською вернакулярною назвою для *Lamia* є кнап [Verkhratskyi 1864; 1869], однак це слово є запозиченням із німецької для означення ткача, що робить його непридатним для сучасного використання. Скрипунь — закріплено за родом *Morimus*. Назва скрипун є збірною для позначення будь-якого з видів родини скрипунових, тому не закріплена за жодним із родів. Це попереджає можливу етимологічну плутанину для утворення похідних від українських назв для таксонів рівня триби і підродини, адже *Lamia* — типовий рід для триби Lamiini і підродини Lamiinae.

Вид Дебеляк звичайний — *Lamia textor* (Linnaeus, 1758). LAT: лат. *textor* — ткач. УКР: від *звичайний* — одна із традиційних українських назв. Інші вернакулярні назви: кнап звичайний [Verkhratskyi 1869; Schoholiv 1920; 1928], скрипун звичайний [Schoholiv 1920], дебеляк звичайний [Schoholiv 1928], вусач кореневий вербовий [Zahajkevych 1958; Kravchenko & Kravchenko 2009], вусач вербовий корневий [Barteniev 2009], вусач-товтсун вербовий [Godlevska *et al.* 2010].

Рід Скрипунь* — *Morimus* Audinet-Serville, 1835. LAT: гр. *μόριμος* — мрець, небіжчик. УКР: від *скрипун* — жук родини скрипунових.

Вид Скрипунь піший — *Morimus asper* (Sulzer, 1776). LAT: лат. *asper* — шорсткий, нерівний. УКР: від *піший* — жуки безкрилі і не здатні до польоту, пересуваються пішки. Інші вернакулярні назви: скрипунь піший [Zamoroka 2022b].

Підвид Скрипунь піший волоський* — *Morimus asper funereus* Mulsant, 1863. LAT: лат. *funereus* — похоронний, жалобний. УКР: від *Валахія* — підвид розповсюджений на півночі Балканського півострова, досягаючи меж України у долинах Прута і Тиси. Інші вернакулярні назви: морімус темний (Barteniev 2009; Red data Book… 2009; Godlevska *et al.* 2010)[4]. Коментар: назва *Морімус темний* (запропонована І. К. Лопатіним) — непридатна, оскільки є транслітерацією із латині, а на додачу ще й калькою із російської і прямим перенесенням із Червоної книги СРСР (Red data Book… 1984).

Підвид Скрипунь піший кримський* — *Morimus asper verecundus* (Faldermann, 1836). LAT: лат. *verecundus* — сором'язливий. УКР: від *Крим* — розповсюджений у горах Криму й Кавказу.

Рід Дячок — *Neodorcadion* Ganglbauer, 1884. LAT: гр. νέος+*δορκάδιον* — нова козулька. УКР: від *дяк* — одна із традиційних українських назв для жуків Dorcadionini. Інші вернакулярні назви: дячок [Verkhratskyi 1872; Schoholiv 1920; 1928].

Вид Дячок двосмугий* — *Neodorcadion bilineatum* (Germar, 1824). LAT: лат. *bi* + *lineatus* — подвійна лінія. УКР: те саме що і LAT.

Рід Музичка — *Dorcadion* Dalman in Schönherr, 1817. LAT: гр. *δορκάδιον* — козулька. УКР: від *музика* — схоплений жук видає ритмічні скрипучі звуки. Інші вернакулярні назви: музичка [Verkhratskyi 1869; Schoholiv 1920; 1928]; дячок [Verkhratskyi 1872; Schoholiv 1920; 1928].

Вид Музичка чорнявий* — *Dorcadion aethiops* (Scopoli, 1763). LAT: гр. *αἴθω*+*ὤψ* — засмагле лице = гр. *Αἰθίοψ* — етіопець. УКР: від *чорний* — комахи чорного забарвлення.

Вид Музичка нивовий * — *Dorcadion carinatum* (Pallas, 1771). LAT: лат. *carinatum* — ребристий. УКР: від *нива* — жуки часто трапляються на сільськогосподарських угіддях. Інші вернакулярні назви: музичка пашенний [Schoholiv 1928], вусач хлібний [Barteniev 2009], хлібний жук-вусач, коренеїд чорний, польовий скрипун [Biliavskyi 2012].

---

[4] Також вжито в: Наказі Міндовкілля України 19.01.2021 № 29 «Про затвердження переліків видів тварин, що заносяться до Червоної книги України..» https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0260-21

Вид Музичка брунатовий* — *Dorcadion fulvum* (Scopoli, 1763). LAT: лат. *fulvum* — жовто-бурий, брунатовий. УКР: те саме що і LAT.

Підвид Музичка брунатовий звичайний* — *Dorcadion fulvum fulvum* (Scopoli, 1763). Етимологія: див. *D. fulvum*.

Підвид Музичка брунатовий червонокрилий* — *Dorcadion fulvum erythropterum* (Fischer-Waldheim, 1824). LAT: гр. *ἐρῠθρός+πτερόν* — червоне крило. УКР: те саме що і LAT.

Підвид Музичка брунатовий опільський* — *Dorcadion fulvum opillicum* Zamoroka, 2019. LAT: лат. *opillicum* — Опілля, регіон на заході Поділля [Zamoroka 2019]. УКР: те саме що і LAT.

Вид Музичка попелястий* — *Dorcadion cinerarium* (Fabricius, 1787). LAT: лат. *cinerarium* — попелястий. УКР: те саме що і LAT. Коментар: внутрішньовидова система *D. cinerarium* прийнята за однією з наших праць [Zamoroka 2022c] з трьох підвидів:

Підвид Музичка попелястий звичайний* — *Dorcadion cinerarium cinerarium* (Fabricius, 1787). Етимологія: див. *D. cinerarium*.

Підвид Музичка попелястий пантикапейський* — *Dorcadion cinerarium panticapaeum* Plavilstshikov, 1951. LAT: гр. *Παντικάπαιον* — на честь давньогрецького міста Пантикапей (тепер Керч) у східному Криму. УКР: те саме що і LAT.

Підвид Музичка попелястий Перудів* — *Dorcadion cinerarium perroudi* Pic, 1942. LAT: лат. *perroudi* — на честь французького натураліста XIX століття Бенуа-Філібера Перуда (Benoît-Philibert Perroud). УКР: те саме що і LAT.

Вид Музичка уловлений* — *Dorcadion decipiens* Germar, 1824. LAT: лат. *decipiens* — уловлений. УКР: те саме що і LAT.

Вид Музичка вишуканий* — *Dorcadion elegans* Kraatz, 1873. LAT: лат. *elegans* — вишуканий. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: вусач-коренеїд елегантний [Godlevska *et al.* 2010].

Вид Музичка хрещатий — *Dorcadion equestre* (Laxmann, 1770). LAT: лат. *equestre* — конячий, кінський, кавалерійський. УКР: від *хрест* — білий візерунок надкриль жуків нагадує хрест. Інші вернакулярні назви: хрестник [Verkhratskyi 1906], дячок хрещатий, хрестник [Schoholiv 1920; 1928], музичка хрещатий [Schoholiv 1928], вусач земляний хрестоносець [Barteniev 2009], вусач-коренеїд хрестоносець [Red Data Book… 2009; Godlevska *et al.* 2010][5], музичка хрещатий [Zamoroka 2022b].

Вид Музичка оксамитовий — *Dorcadion holosericeum* Krynicki, 1832. LAT: лат. *holoserica* — оксамит. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: музичка [Verkhratskyi 1864; 1906], кобалька [Verkhratskyi 1906], дячок шовковий, кабалка, музика, дідунь [Schoholiv 1920; 1928], музичка шовковий [Schoholiv 1928]. Коментар: оскільки видова назва *шовковий* закріплена за *Dorcadion sericatum*, тому за *D. holosericeum* закріплюємо назву *оксамитовий*, що також відповідає науковій назві.

Вид Музичка суперечливий* — *Dorcadion litigiosum* Ganglbauer, 1883. LAT: лат. *litigiosum* — суперечливий. УКР: те саме що і LAT.

Вид Музичка підкавказький* — *Dorcadion ciscaucasicum* Jakovlev, 1899. LAT: лат. *ciscaucasicum* — підкавказький. УКР: те саме що і LAT.

Підвид Музичка підкавказький Мокжецького — *Dorcadion ciscaucasicum mokrzeckii* Jakovlev, 1902. LAT: лат. *mokrzeckii* — на честь польського ентомолога Зиґмунда Атанази Мокжецького (Zygmunt Atanazy Mokrzecki). УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: вусач-коренеїд Мокржецького [Red Data Book…, 2009; Godlevska *et al.* 2010][6], музичка підкавказький Мокжецького [Zamoroka 2022b].

Вид Музичка піший* — *Dorcadion pedestre* Poda 1761. LAT: лат. *pedester* — піхотинець, пішохід. УКР: те саме що і LAT.

[5] Див. попер. прим.

[6] Див. попер. прим.

Вид Музичка крихітний* — *Dorcadion pusillum* Kuester, 1847. LAT: лат. *pusillum* — дуже малий, крихітний. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: Вусач-коренеїд малий [Godlevska *et al.* 2010].

Вид Музичка Скополіїв* — *Dorcadion scopolii* (Herbst, 1784). LAT: лат. *scopolii* — на честь натураліста XVIII ст. Джованні Антоніо Скополі (Giovanni Antonio Scopoli). УКР: те саме що і LAT.

Вид Музичка шовковий* — *Dorcadion sericatum* Sahlberg, 1823. LAT: лат. *sericatus* — шовковий. УКР: те саме що і LAT.

Вид Музичка кримський* — *Dorcadion tauricum* Waltl, 1838. LAT: гр. *Ταυρικῆ* — Крим. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: Вусач-коренеїд таврійський [Godlevska *et al.* 2010].

Триба Скрипунцеві* — Tetraopini Thomson, 1860

LAT: гр. *τέτρα+ώψ* — чотири ока. УКР: від *скрипун* — жук родини скрипунових. Типовий рід Скрипунець* (*Tetraopes* Dalman in Schönherr, 1817) у фавні України відсутній.

Рід Скрипунчик — *Tetrops* Kirby, 1826. LAT: гр. *τέτρα+ώψ* — чотири ока. УКР: від *скрипун* — жук родини скрипунових. Інші вернакулярні назви: скрипунчик [Markevych & Tatarko 1983].

Вид Скрипунчик жовтоногий — *Tetrops gilvipes* (Faldermann, 1837). LAT: лат. *gilvus+pes* — жовта нога. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: скрипунчик жовтоногий [Markevych & Tatarko 1983].

Підвид Скрипунчик жовтоногий Адельбаверів* — *Tetrops gilvipes adlbaueri* Lazarev, 2012. LAT: лат. *adlbaueri* — на честь австрійського ентомолога XX–XXI століть Карла Адльбавера (Karl Adlbauer). УКР: те саме що і LAT.

Підвид Скрипунчик жовтоногий Єфетова* — *Tetrops gilvipes efetovi* Lazarev, 2012. LAT: лат. *efetovi* — на честь українського ентомолога Костянтина Єфетова.

Вид Скрипунчик Петерків* — *Tetrops peterkai* Skořepa, 2020. LAT: лат. *peterkai* — на честь чеського ентомолога Томаша Петерки (Tomáš Peterka). УКР: те саме що і LAT.

Вид Скрипунчик фруктовий — *Tetrops praeustus* (Linnaeus, 1758). LAT: лат. *praeustus* — з обпаленим кінчиком (тут у розумінні надкриль). УКР: від *фрукт* — жуки розмножуються і живляться на фруктових деревах. Інші вернакулярні назви: скрипун [Zdun 1961], вусачик фруктовий [Zahajkevych 1963; Kravchenko & Kravchenko 2009], скрипунчик фруктовий [Markevych & Tatarko 1983].

Вид Скрипунчик Старків* — *Tetrops starki* Chevrolat, 1859. LAT: лат. *starki* — на честь натураліста XIX століття Джозефа Старка (Josef Stark). УКР: те саме що і LAT.

Триба Скрипальцеві* — Saperdini Mulsant, 1839

Етимологія: див. *Saperda.*

Рід Скрипаль — *Saperda* Fabricius, 1775. LAT: гр. *σᾰπέρδης* — риба, окунь, солена риба. УКР: від *скрипіти* — упіймані жуки видають скрипучі звуки. Інші вернакулярні назви: обляк [Verkhratskyi 1869; Schoholiv 1920; 1928], скрипаль, скрипун великий [Schoholiv 1928]. Коментар: родова назва *обляк* закріплена за *Stenostola*.

Вид Скрипаль тополевий — *Saperda carcharias* (Linnaeus, 1758). LAT: гр. *καρχαρίας* — акула. УКР: від *тополя* — личинки заселяють стовбури тополь і осик. Інші вернакулярні назви: обляк тополевий, обляк тополяк [Verkhratskyi 1869; Schoholiv 1920], скрипаль тополевий, обляк тополевий [Schoholiv 1928], скрипун осиковий великий [Zahajkevych 1958], вусач тополевий [Barteniev 2009], вусач тополевий великий [Kravchenko & Kravchenko 2009].

Вид Скрипаль восьмикрапковий* — *Saperda octopunctata* (Scopoli, 1772). LAT: лат. *octo+puncta* — вісім крапок. УКР: те саме що і LAT.

Вид Скрипаль окатий — *Saperda perforata* (Pallas, 1773). LAT: лат. *perforo* — дірявити. УКР: від *око* — чорні плями на надкриллях нагадують окремі вічка. Інші назви: вусач очкастий [Barteniev 2009], скрипун очкастий [Kravchenko & Kravchenko 2009; Godlevska *et al.* 2010].

Вид Скрипаль осиковий — *Saperda populnea* (Linnaeus, 1758). LAT: лат. *populus* — осика, тополя, народ. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: обляк осичний; обляк осичняк [Verkhratskyi 1869; Schoholiv 1920; 1928], скрипаль осиковий, [Schoholiv 1928], скрипун осиковий малий [Zahajkevych 1958], скрипун малий осиковий [Barteniev 2009; Kravchenko & Kravchenko 2009].

Вид Скрипаль в'язовий* — *Saperda punctata* (Linnaeus, 1767). LAT: лат. *puncta* — крапка. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: скрипун ільмовий [Godlevska *et al.* 2010].

Вид Скрипаль мармуровий — *Saperda scalaris* (Linnaeus, 1758). LAT: лат. *scala* — драбина. УКР: від *мармур* — забарвленням нагадує мармур. Інші вернакулярні назви: скрипун мармуровий [Zahajkevych 1958; Kravchenko & Kravchenko 2009], мармуровий скрипун [Zahajkevych 1959; Barteniev 2009].

Вид Скрипаль подібний* — *Saperda similis* (Laicharting, 1784). LAT: лат. *similis* — подібний, схожий. УКР: те саме що і LAT.

Рід Обляк* — *Stenostola* Dejean, 1835. LAT: *στενὸς+στολή* — вузький одяг. УКР: від *обляк* (циліндричний) — тіло має циліндричну форму.

Вид Обляк невиразний* — *Stenostola dubia* (Laicharting, 1784). LAT: лат. *dubius* — непевний, невиразний, незрозумілий. УКР: те саме що і LAT.

Вид Обляк лискучий* — *Stenostola ferrea* (Schrank, 1776). LAT: лат. *ferreus* — залізний. УКР: від *лиск* — тіло має металічний полиск.

Рід Крушинниця* — *Menesia* Mulsant, 1856. LAT: Наукова етимологія роду не відома. Mulsant [1863], виокремлюючи новий рід, не вказав походження його назви. УКР: від *крушина* — личинки розвиваються у деревині крушини.

Вид Крушинниця двокрапкова — *Menesia bipunctata* (Zoubkoff, 1829). LAT: лат. *bi+punctatus* — двоцятковий. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: вусачик двокрапковий [Kravchenko & Kravchenko 2009].

Рід Прутяник* — *Oberea* Dejean, 1835. LAT: лат. *oberro* — вештатись, вагатись, базікати. УКР: від *прут* — личинки заселяють довгі тонкі прути верби, ліщини, жимолості, молочаю та ін. Інші вернакулярні назви: вусань [Schoholiv 1928].

Вид Прутяник червоноголовий* — *Oberea erythrocephala* (Schrank, 1776). LAT: гр. *ἐρυθρόν+κέφαλος* — червона голова. УКР: те саме що і LAT.

Вид Прутяник молочаєвий* — *Oberea euphorbiae* (Germar, 1813). LAT: лат. *euphorbiae* — молочаєвий. УКР: те саме що і LAT.

Вид Прутяник ліщиновий — *Oberea linearis* (Linnaeus, 1761). LAT: лат. *linearis* — лінійний. УКР: від *ліщина* — личинки заселяють ліщинові прути. Інші вернакулярні назви: вусань ліщиновий [Schoholiv 1928], вусач ліщиновий чорний [Barteniev 2009].

Вид Прутяник моравський* — *Oberea histrionis* Pic, 1917. LAT: лат. *histrio* — блазень. УКР: від *Моравія* — вид повторно був описаний з Моравії, Чехія.

Вид Прутяник вербовий — *Oberea oculata* (Linnaeus, 1758). LAT: лат. *oculata* — оката. УКР: від *верба* — личинки заселяють тонкі вербові прути. Інші вернакулярні назви: вусань червоногрудий [Schoholiv 1928], червоногрудий вербовий вусач [Barteniev 2009], вусач червоногрудий вербовий [Kravchenko & Kravchenko 2009].

Вид Прутяник жимолостевий* — *Oberea pupillata* (Gyllenhal, 1817). LAT: лат. *pupilla* — цятка. УКР: від *жимолость* — личинки заселяють прути жимолості.

Рід Назіллячка — *Oxylia* Mulsant, 1862. LAT: гр. *ὀξῦς* — гострий, швидкий, яскравий, різкий. УКР: від *на зіллі* — імаґо трапляються на стеблах трав'янистих рослин. Інші вернакулярні назви: назіляк [Schoholiv 1920; 1928; Markevych & Tatarko 1983], фітоеція [Markevych & Tatarko 1983].

Вид Назіллячка срібна* — *Oxylia argentata* (Menetries, 1832). LAT: лат. *argentata* — срібна. УКР: те саме що і LAT.

Рід Стеблівниця* — *Phytoecia* Dejean, 1835. LAT: гр. *φυτόν+οικέω* — та, що живе у стеблі трав'яної рослини. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: назіляк [Schoholiv 1920; 1928; Markevych & Tatarko 1983], фітоецію [Markevych & Tatarko 1983].

Вид Стеблівниця бутнева* — *Phytoecia affinis* (Harrer 1784). LAT: лат. *affinis* — схожий, подібний. УКР: від *бутень* — личинки заселяють стебла бутню запашного (*Chaerophyllum aromaticum* L.).

Вид Стеблівниця живокостева* — *Phytoecia caerulescens* (Scopoli, 1763). LAT: лат. *coerulescens* — блакитнувата. УКР: від *живокіст* — личинки заселяють стебла рослин з родини шорстколистих (Boraginaceae).

Вид Стеблівниця капустяна* — *Phytoecia caerulea* (Scopoli, 1772). LAT: лат. *caerulea* — лазурова, блакитна. УКР: від *капуста* — личинки заселяють стебла рослин з родини капустяних (Brassicaceae). Інші вернакулярні назви: фітоецію хрестоцвітна [Markevych & Tatarko 1983].

Вид Стеблівниця пастернакова* — *Phytoecia cylindrica* (Linnaeus, 1758). LAT: лат. *cylindrica* — циліндрична. УКР: від *пастернак* — личинки заселяють стебла рослин з родини окружкових (Apiaceae).

Вид Стеблівниця Фальдерманова* — *Phytoecia faldermanni* (Faldermann, 1837). LAT: лат. *faldermanni* — на честь німецького натураліста XIX століття Франца Фальдермана (Franz Faldermann). УКР: те саме що і LAT.

Вид Стеблівниця шавлієва* — *Phytoecia hirsutula* (Fröelich, 1793). LAT: лат. *hirsutula* — волохата. УКР: від *шавлія* — личинки заселяють стебла шавлії (*Salvia* L.).

Вид Стеблівниця бедринцева* — *Phytoecia icterica* (Schaller, 1783). LAT: гр. *ίκτερικός* — жовчний. УКР: від *бедринець* — личинки заселяють стебла рослин з родини окружкових (Apiaceae).

Вид Стеблівниця деревієва* — *Phytoecia millefolii* (Adams, 1817). LAT: лат. *millefolii* — деревієва. УКР: те саме що і LAT.

Вид Стеблівниця горобцівкова* — *Phytoecia molybdaena* (Dalman, 1817). LAT: гр. *μολύβδαινα* — свинцева. УКР: від *горобцівець* — личинки заселяють стебла горобцівця (*Lithospermum* L.).

Вид Стеблівниця полинова* — *Phytoecia nigricornis* (Fabricius, 1781). LAT: лат. *niger+cornu* — чорний ріг. УКР: від *полин* — личинки заселяють стебла полину (*Artemisia* L.).

Вид Стеблівниця празеленева* — *Phytoecia praetextata* (Steven, 1817). LAT: лат. *praetextata* — одягнена в тогу, молода. УКР: від *празелень* — личинки заселяють стебла празелені звичайної (*Lapsana communis* L.).

Вид Стеблівниця воловоока* — *Phytoecia pustulata* (Schrank 1776). LAT: лат. *pustulata* — пухирчаста. УКР: від *волове око* (айстра) — личинки заселяють стебла рослин родини айстрових (Asteraceae). Інші вернакулярні назви: фітоуція пустулата [Kravchenko & Kravchenko 2009].

Вид Стеблівниця жабрицева* — *Phytoecia rubropunctata* Goeze 1777. LAT: лат. *rubrum+puncta* — червона цятка. УКР: від *жабриця* — личинки заселяють стебла жабриці (*Seseli* L.) і деяких інших рослин з родини окружкових (Apiaceae).

Вид Стеблівниця кучерявцева* — *Phytoecia argus* (Frölich, 1793). LAT: гр. *Ἄργος* — Аргос, персонаж давньогрецьких мітів, стоокий (всевидючий) син Іо й Арестора (тут у розумінні численних чорних плям на голові і передньоспинці жуків, які нагадують очі). УКР: від *кучерявець* — личинки заселяють стебла кучерявця (*Trinia* Hoffm.).

Вид Стеблівниця різакова* — *Phytoecia scutellata* (Fabricius, 1792). LAT: лат. *scutellata* — блюдцеподібна. УКР: від *різак* — личинки заселяють стебла різака (*Falcaria* Fabr.).

Вид Стеблівниця тиґрова — *Phytoecia tigrina* (Mulsant, 1851). LAT: лат. *tigrina* — смугаста, тиґрова. УКР: те саме що і LAT. Інші вернакулярні назви: стеблівниця тиґрова [Zamorka 2022b][7].

[7] Див. попер. прим.

Вид Стеблівниця восковицева* — *Phytoecia uncinata* (Redtenbacher, 1842). LAT: лат. *uncinata* — гачкувата. УКР: від *восковиця* — личинки заселяють стебла восковиці малої (*Cerinthe minor* L.).
Вид Стеблівниця морквяна — *Phytoecia virgula* (Charpentier, 1825). LAT: лат. *virgula* — стеблинка. УКР: від *морква* — личинки заселяють стебла моркви дикої (*Daucus carota* L.) та деяких інших рослин з родини окружкових (Apiaceae).

Обговорення

Дебелякові у фавні України відзначаються найвищим видовим розмаїття з-поміж усіх скрипунових жуків [Zamoroka 2022c]. Відповідно й цікавість мешканців до цих комах є значно вищою, ніж до їх родичів. Прикладом такої цікавості можуть бути результати частоти спостережень окремих видів на ресурсі з біорізноманіття iNaturalist, яка є непропорційна до супроводу українськими назвами. Із п'яти видів дебелякових (*A. villosoviridescens*, *D. holosericeum*, *L. textor*, *M. galloprovincialis*, *D. fulvym*) з найбільшою кількістю спостережень лише для одного — *L. textor* наведено українську назву — вусач-товстун вербовий. Тоді як для решти — англійські, а для *D. holosericeum* — лише латинь.

Наведений вище приклад є відображенням дуже складної історичної ретроспективи розвою української національної номенклатури загалом і скрипунових зокрема [Zamoroka 2022a]. І у першу чергу це тривалий період зросійщення і пов'язаного з ним негативного добору саме в українському секторі біологічної термінології і номенклатури [Ponomariv 2002; Sokol 2010; Vakulenko 2015]. Наш аналіз наявності й доступності українських назв дебелякових є лише секторальним підтвердженням глобальної проблематики.

На нашу думку, сучасна проблема української номенклатури (і біологічної термінології назагал) полягає не в наявності якихось перешкод для її відродження чи широкого впровадження, а у відсутності природних носіїв. Підтвердженням цього є виявлений нами колосальний розрив у застосування українських назв для дебелякових, які використовувались на початку XX і застосовуються на теперішній час у XXI столітті. Зокрема, порівняння класичних праць Щоголіва [Schoholiv 1920; 1928] і недавніх Бартенєва [Barteniev 2009], демонструє кардинальну розбіжність у застосуванні українських назв для дебелякових і на загал для скрипунових. Наприклад, для *A. aedilis* Щоголів наводить назву прутиус трачій, а Бартенєв — вусач сірий довговусий; для *L. textor*: дебеляк звичайний проти вусач вербовий корневий (орфографію збережено); для *D. carinatum*: музичка пашенний проти вусач хлібний і т. ін. Якщо джерелом назв для Щоголіва слугували праці Верхратського [Verkhratskyi 1864, 1869, 1872, 1906], власні розробки і збірки народних назв, то Бартенєв послуговувався російською вернакулярною номенклатурою, роблячи дослівні переклади на українську. Слід відмітити, що Бартенєв [Barteniev 2009] навів лише 16 назв дебелякових українською мовою. Одначе затребуваність української вернакулярної номенклатури залишилась, тому Кравченко дослівно переклав українською ту частину з них, якої бракувало власне для його праці [Kravchenko & Kravchenko 2009].

Загалом раніше існувало лише 40 українських вернакулярних назв на позначення видів дебелякових. Це складало майже 39 % від усіх видів наявних у фавні України. Детальний аналіз цих назв показав, що половинна з них є непридатними для вжитку у якості української номенклатури, оскільки частина з них є росіянізмами, частина — латинізмами, а більшість — небіномінальні. Найбільш давні і найбільш вдалі назви для дебелякких, відомі з літературних джерел, нами були збережені і кодифіковані. Для решти таксонів ми запропонували асоціативні найменування або адаптовані переклади українською мовою наукових назв.

Підсумовуючи хочемо підкреслити, що застосування уніфікованої української національної номенклатури матиме позитивний вплив на розвиток як українського сектору глобальної таксономії і номенклатури, так освітнього і виховного вимірів нашого соціуму. Використання українських назв у літературних джерелах, освітніх матеріалах, базах даних, електронних ресурсах глобальної мережі, сприятимуть утвердженню української ідентичності у грядущих поколіннях.

Фінансовий звіт

Дослідження не забезпечувалося спеціальним фінансуванням.

References

Barteniev, A. F. 2009. *The longhorn beetles of Eastern Ukraine and Crimea*. V. N. Karazin Kharkiv National University, Kharkiv, 1–418. [In Russian]

Biliavskyi, Yu. V. 2012. Black soil longhorn beetle (Dorcadion carinatum Pall.) in in corn crops. *Scientific Progress & Innovations*, **2**: 54–56. [In Ukrainian] https://doi.org/10.31210/visnyk2012.02.11

Gamayunova, S. G., O. N. Kukina, L. V. Novak. 2008. Mesosa curculionoides L. (Coleoptera, Cerambycidae) as typical xylobiont in the Kharkov. *Quarantine and Plant Protection*, **113**: 274–281. [In Ukrainian]

Godlevska, O., I. Parnikoza, V. Rizun, H. Fesenko, Y. Kutsokon, [*et al.*]. 2010. *Fauna of Ukraine: conservation categories. Reference book*. Godlevska, O. & Fesenko, H. (eds), the 2nd edition. Kyiv, 1–50. [In Ukrainian]

International Code of Zoological Nomenclature. Forth edition. Adopted by the International Union of Biological Sciences. In: Nekrutenko, Yu. (ed.). Translation from English and French. Kyiv, 2003, 1–175. [In Ukrainian]

Kravchenko, O. M., S. O. Kravchenko. 2009. The Study of the Coleopteroid Insects (Coleoptera and Cerambycidae) of the Shats'k National Nature Park and its Neighbouring Territories. *Proceedings of Lesia Ukrainka Volyn National University*, **2**: 135–143. [In Ukrainian]

Markevych, O. P., K. I. Tatarko. 1983. *Russian-Ukrainian-Latin zoological glossary. Terminology and nomenclature*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–410. [In Ukrainian]

Mulsant, É. 1856. Description d'une nouvelle espèce de Longicorne constituant un nouveau genre dans cette tribu de Coléoptères. *Annales de la Société Linnéenne de Lyon (nouvelle série)* **3**: 157–159.

Nekrutenko, Yu. 2003. *Introduction to Ukrainian translation of International Code of Zoological Nomenclature. The fourth edition.* Kyiv, IX–XXV. [In Ukrainian]

Ponomariv, O. 2002. Returning to national foundations in Ukrainian terminology. *Problems of Ukrainian Terminology*, **453**: 14–16. [In Ukrainian]

Red Book of Ukraine. Animal World. A. I. Akimov (ed.). Hlobalkonsaltynh, Kyiv, 2009, 1–624. [In Ukrainian]

Red Data Book of USSR: Rare and Endangered Animal Species of Animals and Plants. In: A. M. Borodin, A. G. Bannikov, V. E. Sokolov *et al.* (eds). 2d edition. Lasnaya Promyshlennost, Moskow, 1984, 1–480. [In Russian]

Schoholiv, I. 1920. *Glossary of Ukrainian entomological nomenclature (project)*. Published by Ukrainian Scientific Society, Kyiv, 1–80. [In Ukrainian]

Schoholiv, I. 1928. *Glossary of zoological nomenclature. Part III. Names of Invertebrate Animals. Evertebrata. (project). Insects*. The State Publishing House of Ukraine, Kyiv, 1–114. [In Ukrainian]

Sokol, I. 2010. Familiar strangers: nabohastiyko, nekhar and strybka… to the question of evolution of the Ukrainian zoological vernacular nomenclature and terminology. [Znayomi neznayomtsi: nabohastiyko, nekhar, ta strybka… do pytannia evolutsii, ukrainskoi zoolohichnoi nomenklatury y terminolohii]. *Ukrainian language and literature in the secondary schools, gymnasiums, lyceums and collegiums*, **1**: 125–127. [In Ukrainian]

Vakulenko, M. O. 2015. *Ukrainian terminology: the complex linguistical analysis*. [Ukrainska terminolohia: kompleksnyi linhvistychnyi analiz]. Foliant, Ivano-Frankivsk, 1–361. [In Ukrainian]

Verkhratskyi, I. 1864. *Beginnings of vrnakular nomenclature and terminology and note on tarantula* [Pochatky do ulozhennia nomenkliatury i terminolohyi pryrodopysnoi, narodnioi y zamitka o voloskim-pavuku]. In Poremba M.F. Publish House, Lviv, 1–18. [In Ukrainian]

Verkhratskyi, I. 1869. *Beginnings of Vernacular Nomenclature and Terminology*. In Stavropyhyiskyi Institute publish house, Lviv, 3d ed., 1–23. [In Ukrainian]

Verkhratskyi, I. 1872. *Beginnings of vrnakular nomenclature and terminology*. In Stavropyhyiskyi Institute publish house, Lviv, 4th ed., 1–23. [In Ukrainian]

Verkhratskyi, I. 1906. *Zoology for Junior High School Classes*. 3d Edition, Lviv, 1–204. [In Ukrainian]

Zahajkevych, I. K. 1958. *Pest insects of trees and shrubs in the western regions of Ukraine*. Academy of Science of Ukraine, Kyiv, 1–132. [In Ukrainian]

Zahajkevych, I. K. 1959. To the knowledge of the forest pest insects' trophic connections. *Proceedings of Scientific Museum of Natural History of Academy of Science of Ukraine*, **7**: 78–83. [In Ukrainian]

Zahajkevych, I. K. 1961. To the knowledge of the longhorn beetles (Coleoptera, Cerambyciae) of Ukraine. *Proceedings of Scientific Museum of Natural History of Academy of Science of Ukraine*, **9**: 52–59. [In Ukrainian]

Zahajkevych, I. K. 1963. To the knowledge of Tetrops praeusta in Ukraine. *Recent and Past Fauna of the Western Regions of Ukraine*. Published by Academy of science of Ukraine, Kyiv, 40–43. [In Ukrainian]

Zamoroka, A. M. 2019. A new subspecies of Dorcadion fulvum (Scopoli, 1763) (Coleoptera: Cerambycidae) from western Ukraine. *Polish Journal of Entomology*, **88** (4): 363–378. https://doi.org/10.2478/pjen-2019-0024

Zamoroka, A. M. 2022a. Proposals for unification and use of the Ukrainian national nomenclature for native and exotic species of the longhorn beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in Ukraine. Part I: subfamilies Spondylidinae and Prioninae. *Proceedings of the State Natural History Museum*, **38**: 207–218. [In Ukrainian] https://doi.org/10.36885/nzdpm.2022.38.207-218

Zamoroka, A. M. 2022b. The longhorn beetles included to the IV edition of the Red Data Book of Ukraine — analysis. *In:* T. P. Yanyskyi *et al.* (eds). *Actual Problems of Entomofauna Studies of Western Region of Ukraine*. XVI Lviv entomological school, State Museum of Natural History of NASU, Lviv, 19–21. [In Ukrainian]

Zamoroka, A. M. 2022c. The longhorn beetles (Coleoptera, Cerambycidae) of Ukraine: Results of two centuries of research. *Biosystem diversity*, Vol. **30** (1): 46–74. https://doi.org/10.15421/012206

Zamoroka, A. M., O. V. Mykhailiuk-Zamoroka. 2022. Proposals for unification and use of the Ukrainian national nomenclature for native and exotic species of the longhorn beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in Ukraine. Part II: subfamily Cerambycinae. *Proceedings of the State Natural History Museum*, **38**: 219–230. [In Ukrainian] https://doi.org/10.36885/nzdpm.2022.38.219-230

Zamoroka, A. 2023. New additions to the fauna of the longhorn beetles in Ukraine with a new record of rare, poorly known and invasive species. *Baltic Journal of Coleopterology*, **23** (2): 159–188. https://doi.org/10.59893/bjc.23(2).002

Zamoroka, A. M., O. V. Mykhailiuk-Zamoroka. 2023. Proposals for unification and use of the Ukrainian national nomenclature for native and exotic species of the longhorn beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in Ukraine. Part III: subfamily Lepturinae and Necydalinae. *Proceedings of the State Natural History Museum*, **39**: 161–170. [In Ukrainian] https://doi.org/10.36885/nzdpm.2022.38.219-230

Zdun, V. I. 1961. To the knowledge of the pest insect fauna on fruit trees in west Volyn. *Proceedings of Scientific Museum of Natural History of Academy of Science of Ukraine*, **9**: 45-51. [In Ukrainian]

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 157–165
https://doi.org/10.53452/gb2512

Analysis of the activity of bird communities in city parks: a case study of Dnipro City, Ukraine

Yulia Komlyk, Oleksandr Ponomarenko

Dnipro National University (Dnipro, Ukraine)

article info

key words
bird activity, bird communities, parks, biodiversity, species composition

correspondence to
Yulia Komlyk; Dnipro National University; 72 Gagarina Avenue, Dnipro, 49000 Ukraine;
Email: julikomluk@gmail.com;
orcid: 0009-0007-6615-1345

article history
Submitted: 13.12.2023. Revised: 30.12.2023. Accepted: 30.12.2023

cite as
Komlyk, Yu., O. Ponomarenko. 2023. Analysis of the activity of bird communities in city parks: a case study of Dnipro City, Ukraine. *GEO&BIO*, **25**: 157–165. [In Ukrainian, with English summary]

abstract

The article presents the results of the analysis of bird communities' activity in the parks of the right-bank part of Dnipro City during the breeding season of 2022–2023. It was established that 51 bird species consistently exhibit activity in the city parks. Among them, more than half (68.6 %) belong to the order Passeriformes. The analysis of the obtained data indicates that common species such as the house sparrow, chiffchaff, great tit, and white wagtail demonstrate the highest activity in all investigated parks and squares. The widespread presence of these species suggests their flexible use of spatial resources in urban parks, indicating their adaptability to anthropogenic environments. Applying the Rodgers–Shannon overlap index allowed determining the similarity degree of bird community parameters. The results indicate significant similarity among communities in several parks in the right-bank part of Dnipro, associated with their small area, proximity to residential buildings, and common tree crown pruning stages. The correlation between bird diversity and the size and characteristics of park territories was investigated. The correlation matrix revealed a clear positive relationship between park area and the number of bird species exhibiting activity. This is attributed to the greater environmental heterogeneity and the presence of resources for survival, which, in turn, enables representatives of different ecological complexes to realise their ecological and spatial niches. This is explained by the greater heterogeneity and the availability of resources for survival, facilitating the realisation of various ecological and spatial niches for different species. Some parks in the right-bank part of the city exemplify a clear connection between park area and bird species diversity. It was found that with an increase in park area by an average of 2.9556 hectares, the number of bird species increases by one. Additionally, a correlation was observed between the number of tree species in the territory and the bird communities' biodiversity of the park or square, emphasising the importance of the plant cover for preserving and attracting bird diversity.

© 2023 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Licence (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Аналіз активності угруповань птахів у міських парках: приклад з містом Дніпро (Україна)

Юлія Комлик, Олександр Пономаренко

Резюме. Стаття презентує результати аналізу активності угруповань птахів у парках правобережної частини міста Дніпро протягом гніздового періоду 2022–2023 років. Встановлено, що у парках міста регулярно виявляє активність 51 вид птахів. З них понад половина (68,6%) відноситься до порядку горобцеподібних (Passeriformes). Аналіз отриманих даних свідчить, що типові види, такі як горобець, чикотень, синиця велика та мухоловка білошия, проявляють найвищу активність серед інших видів у досліджених парках та скверах. Розповсюдженість цих видів вказує на їх гнучке використання просторових ресурсів міських парків, що свідчить про їх гемеробність до умов антропогенних середовищ. Застосування індексу перекривання Роджерса-Шенера дозволило визначити ступінь схожості угруповань птахів у парках. Результати вказують на значну подібність угруповань у декількох парках правобережної частини Дніпра, пов'язану з їх невеликою площею, близькістю до житлових будівель та спільними етапами обрізки крон дерев у 2019–2021 роках, тож видовий склад орнітофауни такі парки мають схожий. Відомо що просторова структура та композиція парків значно впливають на процеси формування угруповань птахів. У статті досліджено взаємозв'язок між площею парку та видовим складом орнітофауни. Зокрема, за допомогою матриці кореляції виявлено чіткий позитивний зв'язок між площею парку та кількістю видів птахів, що є присутніми та виявляють активність. Це пояснюється більшою гетерогенністю та наявністю ресурсів для існування, що сприяє реалізації екологічних та просторових ніш для представників різних видів. Виявлено, що із збільшенням площі парку в середньому на 2,9556 гектари, кількість видів птахів збільшується на один вид. Парки правобережної частини міста також є яскравим прикладом наявного зв'язку між кількістю видів дерев на території міського парку та кількістю видів птахів, які можуть зустрічатися. Позитивний кореляційний зв'язок між кількістю видів дерев на території міського парку або скверу та біорізноманіттям їх орнітофауни підкреслює важливість рослинного покриву для збереження та підтримання різноманіття птахів.

Ключові слова: активність птахів, угруповання, парки, біорізноманіття, видовий склад.

Адреса для зв'язку: Юлія Комлик; Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара; проспект Гагаріна, 72, м. Дніпро, 49000 Україна; Email: julikomluk@gmail.com; orcid: 0009-0007-6615-1345

Вступ

Парки, що мають сприятливі умови для життя та розмноження та існування різноманітних видів рослин та тварин, включаючи птахів, є об'єктом значного наукового інтересу. Дослідження угрупувань птахів у парках вивчаються з точки зору збереження біорізноманіття, екологічних взаємодій ніш видів та збереження природного середовища в умовах міських ландшафтів [Fernández-Juricic & Jokimäki 2001].

Просторова структура та композиція парків значно впливають на процеси формування угруповань птахів. Дослідження показують, що наявність у парках ділянок з різноманітними типами ландшафту, такими як ділянки з деревостаном, водойми, та газони, привертають більше видів птахів [Smith & Jones 2019]. Крім цього, розмір та географічне розташування парку також можуть визначати територіальний розподіл птахів у міському середовищі та відігравати важливу роль у міграції птахів [Marzluff & Rodewald 2018]. Видове різноманіття птахів вивчалось у парках різних міст. Виявлено, що міські парки можуть слугувати коридором для перелітних птахів, а також стаціонарних угруповань [Shochat *et al.* 2006]. Дослідження різноманіття та чисельності птахів у міських парках показали ,що існує багато видів, пристосованих до умов міського середовища [Smith 2017]. Також вивчення взаємодії різних видів птахів у парках показують, що тут виникають складні екологічні та гніздові патерни, адаптовані до міського середовища [Brown & Johnson 2018].

Аналіз впливу міського середовища на стан угруповань птахів показує, що зміна та перетворення ландшафту, забруднення повітря і шум впливають на їх здатність виживати і розмножуватись [Jones 2019]. Антропогенні фактори, такі як шум, забруднення повітря та наявність людей, також впливають на активність угрупувань птахів. Деякі види здатні адаптуватись до умов міського середовища та ефективно співіснувати поряд, тоді як інші пташині уникають

таких територій, обираючи більш природні а віддалені від людських осель [McKinney 2006]. Порівняльне дослідження активності видів птахів може допомогти з'ясувати загальні закономірності переваг середовища існування. Дослідження також вказують що збільшення загальної щільності птахів у європейських містах у є досить поширеним явищем. Дослідження варіації щільності та активності птахів у міських парках проводились у більшості великих міст України, таких як Львів [Dubovyk *et al*. 2020] та [Senyk 1998], Київ [Nesteka 2019], Харків [Savynska 2010], Ужгород [Stankiewicz-Volosianchuk 2017] та інші. Комплексні дослідження активності угруповань птахів у парках міста Дніпро не проводились.

Матеріали та методи

Територія досліджень охоплює найбільші парки та сквери правобережної частини міста Дніпро. Основою даної роботи є матеріали, зібрані у польових умовах протягом гніздового сезону 2022–2023 років. Облік активності птахів проводили за допомогою маршрутних обліків у вранішні години. Присутність птахів на досліджуваних територіях та їх активність відмічалась як за співом, так візуально. Всього було опрацьовано 2267 реєстрацій птахів у 12 парках та скверах правобережжя м. Дніпро. Загальна протяжність маршруту склала 51,33 км, а саме у Парку Зелений Гай зафіксовано 247 реєстрацій птахів на протяжності маршруту 7,39 км, Монастирський острів — 167 реєстрацій на 4,22 км, Парк 40-річчя визволення Дніпра — 106 реєстрацій на 2,44 км, Парк імені Тараса Шевченка — 322 реєстрації на 5,98 км, Парк імені Юрія Гагаріна — 218 на 3,1 км, Парк імені Богдана Хмельницького — 129 на 3,57 км, Парк імені Лазаря Глоби — 390 на 4,81 км, Парк імені Льва Писаржевського — 174 на 2,1 км, Парк Пам'яті та Примирення — 112 на 1,73 км, Сквер Героїв — 42 на 1,35 км, Сквер Металургів — 84 на 1,14 км, Тунельна балка — 276 реєстрацій на 13,5 км протяжності маршруту відповідно.

Метою цієї роботи було проаналізувати активність угруповань птахів та їх видове різноманіття у парках та скверах правобережної частини м. Дніпро, а також дослідити залежність кількісного різноманіття видів птахів у відношенні до таких параметрів як площа парку, кількість видів дерев та їх середньої висоти.

При обробці матеріалу було використано елементи інформаційно-логічного аналізу даних, а також коефіцієнт індексу перекривання Роджерса-Шенера для аналізу спорідненості угруповань:

$$C_{jk} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{s} \left| p_{ij} - p_{ik} \right|}{2}, \qquad (1)$$

де p_{ij}, p_{ik} — частка і-того виду в загальному числі особин вибірок (угруповань) j та k.

Результати та їх обговорення

У парках та скверах правобережної частини міста Дніпро було зареєстровано активність 51 вид птахів (Табл. 1). Це представники таких рядів: Горобцеподібні (Passeriformes) — 35 видів (68,6 % від загальної кількості представлених рядів), Голубоподібні (Columbiformes) — 3 види (5,9 %), Сивкоподібні (Charadriiformes) — 4 види (7,8 %), Яструбоподібні (Accipitriformes) — 1 вид (2,0 %), Гусеподібні (Anseriformes) — 1 вид (2,0 %), Сиворакшоподібні (Coraciiformes) — 1 вид (2,0 %), Зозулеподібні (Cuculiformes) — 1 вид (2,0 %), Куроподібні (Galliformes) — 1 вид (2,0 %), Журавлеподібні (Gruiformes) — 1 вид (2,0 %), Пірникозові (Podicipediformes) — 1 вид (2,0 %), Совоподібні (Strigiformes) — 1 вид (2,0 %) та Сулоподібні (Suliformes) — 1 вид (2,0 %).

Найбільш часто зустрічались такі види птахів як голуб сизий *Columba livia* (Gmelin, 1789) — 489 зустрічей, шпак звичайний *Sturnus vulgaris* (Linnaeus, 1758) — 330 зустрічей та синиця велика *Parus major* (Linnaeus, 1758) — 255 зустрічей (табл. 1).

Орнітофауна досліджених територій представлена птахами різних екологічних груп, серед яких найбільше представлений лісовий комплекс — 19 видів (37,25 % від загальної кількості видів) та лучний — 16 видів (31,37 %). В меншій кількості представлені водно-болотні птахи — 9 видів (17,65 %), синантропні — 5 видів (9,80 %), узлісні (1 вид) та степові (1 вид) — по 1,96 %.

Таблиця 1. **Розподіл активності видів птахів у парках та скверах правобережної частини м. Дніпро (гніздовий період 2022–2023 рр.)**

Table 1. **Distribution of activity of bird species in parks and squares of the right-bank part of Dnipro (nesting period 2022–2023)**

№	Назва птаха українською	Назва птаха наукова	Місце реєстрації активності птахів												
			Парк ЗГ	Парк МО	Парк ВД	Парк ТШ	Парк ЮГ	Парк БХ	Парк ЛГ	Парк ЛП	Парк ПП	Сквер Г	Сквер М	Т Балка	Загалом
1	Баклан великий	*Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758)	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
2	Вивільга	*Oriolus oriolus* (Linnaeus, 1758)	4	–	–	4	1	1	–	–	–	–	–	10	20
3	Вівчарик-ковалик	*Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817)	5	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	9	15
4	Вільшанка	*Erithacus rubecula* (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	4	5
5	Ворона сіра	*Corvus cornix* (Linnaeus, 1758)	7	12	10	8	3	3	15	7	6	1	2	5	82
6	Галка	*Corvus monedula* (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
7	Голуб сизий	*Columba livia* (Gmelin, 1789)	20	7	18	39	22	16	182	78	48	17	9	–	489
8	Горихвістка чорна	*Phoenicurus ochruros* (S.G. Gmelin, 1774)	1	–	–	7	–	–	8	1	1	–	3	–	26
9	Горлиця садова	*Streptopelia decaocto* (Frivaldszky, 1838)	3	3	–	5	1	–	4	–	5	–	5	–	26
10	Горобець польовий	*Passer montanus* (Linnaeus, 1758)	27	35	3	40	1	3	21	5	14	9	11	29	226
11	Горобець хатній	*Passer domesticus* (Linnaeus, 1758)	–	1	–	1	–	–	4	–	–	–	–	4	10
12	Дрізд співочий	*Turdus philomelos* (C.L.Brehm, 1831)	2	–	–	–	6	–	–	–	–	–	–	–	8
13	Дрізд-омелюх	*Turdus viscivorus* (Linnaeus, 1758)	4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4
14	Дятел звичайний	*Dendrocopos major* (Linnaeus, 1758)	3	1	4	2	2	–	2	–	–	–	2	10	26
15	Дятел сирійський	*Dendrocopos syriacus* (Hemprich et Ehrenberg, 1833)	12	–	1	9	2	1	–	–	2	1	1	–	31
16	Жовна сива	*Picus canus* (Gmelin, 1788)	4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	7
17	Зеленяк	*Chloris chloris* (Linnaeus, 1758)	14	2	3	11	15	–	7	3	1	–	–	2	59
18	Зозуля	*Cuculus canorus* (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	2
19	Зяблик	*Fringilla coelebs* (Linnaeus, 1758)	6	5	11	29	13	6	4	4	–	–	3	4	90
20	Крижень	*Anas platyrhynchos* (Linnaeus, 1758)	–	2	–	–	–	–	37	–	–	–	–	–	40
21	Кропив'янка чорноголова	*Sylvia atricapilla* (Linnaeus, 1758)	1	1	–	1	7	–	–	–	–	–	–	2	12
22	Кропив'янка прудка	*Sylvia curruca* (Linnaeus, 1758)	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
23	Кропив'янка сіра	*Sylvia communis* (Latham, 1787)	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6	8
24	Крук	*Corvus corax* (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
25	Крутиголовка	*Jynx torquilla* (Linnaeus, 1758)	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	2
26	Крячок річковий	*Sterna hirundo* (Linnaeus, 1758)	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
27	Ластівка міська	*Delichon urbica* (Linnaeus, 1758)	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
28	Лиска	*Fulica atra* (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	2
29	Лунь польовий	*Circus cyaneus* (Linnaeus, 1766)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
30	Мартин звичайний	*Larus ridibundus* (Linnaeus, 1766)	–	2	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	3
31	Мартин сивий	*Larus canus* (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	2
32	Мухоловка білошия	*Ficedula albicollis* (Temminck, 1815)	6	4	12	24	11	16	10	8	1	3	7	1	108
33	Мухоловка сіра	*Muscicapa striata* (Pallas, 1764)	3	5	1	2	5	1	5	8	1	–	–	–	32
34	Одуд	*Upupa epops* (Linnaeus, 1758)	–	2	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1	5
35	Пірникоза велика	*Podiceps cristatus* (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
36	Пісочник малий	*Charadrius dubius* (Scopoli, 1786)	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
37	Плиска біла	*Motacilla alba* (Linnaeus, 1758)	1	3	7	–	5	4	1	2	–	2	2	2	37
38	Припутень	*Columba palumbus* (Linnaeus, 1758)	2	2	1	–	4	–	1	1	–	–	–	6	18
39	Ремез	*Remiz pendulinus* (Linnaeus, 1758)	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
40	Синиця блакитна	*Parus caeruleus* (Linnaeus, 1758)	2	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	5
41	Синиця велика	*Parus major* (Linnaeus, 1758)	29	18	6	34	23	13	11	30	4	–	6	62	255
42	Сова вухата	*Asio otus* (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	5
43	Сойка	*Garrulus glandarius* (Linnaeus, 1758)	9	1	–	1	5	–	–	–	1	–	1	16	34
44	Соловейко східний	*Luscinia luscinia* (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	3
45	Сорока	*Pica pica* (Linnaeus, 1758)	19	5	–	4	4	1	2	–	–	–	–	30	68
46	Сорокопуд терновий	*Lanius collurio* (Linnaeus, 1758)	5	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	6
47	Фазан	*Phasianus colchicus* (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4	4
48	Чикотень	*Turdus pilaris* (Linnaeus, 1758)	15	19	12	78	51	20	32	8	5	4	18	3	265
49	Шпак звичайний	*Sturnus vulgaris* (Linnaeus, 1758)	41	22	17	21	29	44	40	18	21	5	14	55	330
50	Щеврик лісовий	*Anthus trivialis* (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
51	Щиглик	*Carduelis carduelis* (Linnaeus, 1758)	2	1	–	–	5	–	2	–	1	–	–	1	12
Загалом			247	167	106	322	218	129	390	174	112	42	84	276	2267

Скорочення: Парк ЗГ – Зелений Гай, Парк МО – Монастирський острів, Парк ВД – Парк 40-річчя визволення Дніпра, Парк ТШ – Парк імені Тараса Шевченка, Парк ЮГ – Парк імені Юрія Гагаріна, Парк БХ – Парк імені Богдана Хмельницького, Парк ЛГ – Парк імені Лазаря Глоби, Парк ЛП – Парк імені Льва Писаржевського, Парк ПП – Парк Пам'яті та Примирення, Сквер Г – Сквер Героїв, Сквер М – Сквер Металургів, Т Балка – Тунельна балка.

Українські та латинські назви птахів подано відповідно до видання «Птахи фауни України» [Fesenko & Bokotey 2002].

Досліджені парки та сквери мають певні відмінності у породному складі деревостану, стані деревних насаджень, їх висоті тощо. Для оцінки ступеня подібності або збігу між угрупованнями птахів вирішено застосувати індекс перекривання Роджерса-Шенера, що дасть змогу врахувати в даному випадку параметр активності видів птахів в угрупованнях. Цей індекс є особливо цінним для оцінки спільної екологічної ніші або використання середовища існування різними групами птахів, надаючи розуміння потенційної конкуренції або співіснування між видами.

За результатами розрахунків, найбільші значення отримано у порівнянні таких угруповань: Парк 40-річчя визволення Дніпра та Сквер Металургів — 0,660, Парк 40-річчя визволення Дніпра та Парк ім. Б. Хмельницького — 0,635; Парк 40-річчя визволення Дніпра та Сквер Героїв — 0,620, а також у парі Парку ім. Б. Хмельницького та Сквері Металургів — 0,585. Як ми бачимо, значення індексу перекривання Роджерса-Шенера вказуюсь на подібність в угрупованнях птахів скверів та невеликих парків Дніпра. Для всіх цих парків характерною є відносно невелика площа, близькість житлової забудови та автомобільних доріг. Також у даних парках відмінністю є форма крони дерев, дуже велика кількість дерев були кроновані у 2019–2021 роках, що також має значення у процесах формування біорізноманіття угруповань птахів. Найбільше реєстрацій у даних парках припало на види: голуб сизий, шпак *Sturnus vulgaris* (Linnaeus, 1758), чикотень *Turdus pilaris* (Linnaeus, 1758), горобець польовий *Passer montanus* (Linnaeus, 1758).

Найменші значення індексу отримані під час порівняння угруповань птахів Парку імені Лазаря Глоби та Тунельної балки (–1,35). Таке значення обумовлене дією багатьох факторів, адже перший парк знаходиться в центрі міста та є місцем відпочинку багатьох мешканців. Даний парк є пам'яткою садово-паркового мистецтва місцевого значення, також у ньому є невелике озеро, завдяки чому у складі орнітофауни наявні представники водно-болотного комплексу. Під час польових досліджень у цьому парку майже половина реєстрацій припала на один вид — сизий голуб (46,7 % від загальної кількості птахів цього парку). Наявність такої кількості голубів у порівнянні з іншими птахами могло спровокувати та систематичне підгодовування містянами та наявність старих будівель на території парку.

Тунельна балка є заповідним урощищем, площа якого сягає 123,00 га, що є найбільшою за площею зеленою ділянкою у місті Дніпро. Територія балки на сьогодні є найменше окультуреною, в порівнянні з іншими парками та скверами. У балці присутні ландшафти, які стали прихистком для лісових та узлісних видів, що зазвичай уникають близькості до людських осель. В урочищі була відмічена активність таких видів як лунь польовий *Circus cyaneus* (Linnaeus, 1766), щеврик лісовий *Anthus trivialis* (Linnaeus, 1758), вільшанка *Erithacus rubecula* (Linnaeus, 1758), тощо.

Серед усіх парків та скверів наймасовішими видами за кількістю реєстрацій активності є: голуб сизий, шпак звичайний, чикотень, горобець польовий, синиця велика, мухоловка білошия *Ficedula albicollis* (Temminck, 1815), зяблик *Fringilla coelebs* (Linnaeus, 1758) (табл. 2). З наведеного переліку видів птахів типовим синантропом є голуб сизий, перебування якого у міських ландшафтах зумовлене наявністю доступної їжі поряд з осередками мешкання та відпочинку людей. Присутність інших наведених видів птахів може бути ознакою їх пластичності до вибору середовища існування. Так чисельність зустрічей шпака звичайного, чикотня, синиці великої була досить значною у досліджених територіях.

Пластичне використання територій різних за площею, породним складом деревостану та його висотою може свідчити про гемеробність даних видів. Цікавим є факт активної присутності мухоловки білошийої у парках Дніпра, адже на більшості північних та західних територіях України цей вид є рідкісним, що оселяється головним чином у лісових масивах з дуплявими деревами високого віку, тож гемеробність даного виду, ймовірно, має регіональний характер.Такі фактори як площа території, кількість видів дерев та висота деревостану не однаково впливають на біорізноманіття птахів в умовах міських ландшафтів.

Таблиця 2. **Наймасовіші види у парках та скверах правобережжя м. Дніпро**
Table 2. **The most abundant species in parks and squares of the right-bank park of Dnipro**

Парки та сквери м. Дніпро	Площа, га	Кількість видів дерев	Середня висота деревостану, м	Види птахів з найбільшою кількістю реєстрацій активності							
				Columba livia	*Sturnus vulgaris*	*Turdus pilaris*	*Passer montanus*	*Parus major*	*Ficedula albicollis*	*Fringilla coelebs*	*Corvus cornix*
Зелений Гай	38,90	18	21,46	20	41	15	27	29	6	6	7
Монастирський острів	22,90	16	20,38	7	22	19	35	18	4	5	12
Парк 40-річчя визволення Дніпра	10,70	17	14,75	18	17	12	3	6	12	11	10
Парк імені Тараса Шевченка	19,40	22	19,53	39	21	78	40	34	24	29	8
Парк імені Юрія Гагаріна	12,70	20	22,58	22	29	51	1	23	11	13	3
Парк імені Богдана Хмельницького	9,54	11	22,99	16	44	20	3	13	16	6	3
Парк імені Лазаря Глоби	26,20	16	21,36	182	40	32	21	11	10	4	15
Парк імені Писаржевського	8,45	12	19,50	78	18	8	5	30	8	4	7
Парк Пам'яті та Примирення	4,72	7	15,92	48	21	5	14	4	1	–	6
Сквер Героїв	5,81	6	22,13	17	5	4	9	–	3	–	1
Сквер Металургів	4,00	5	21,19	9	14	18	11	6	7	3	2
Тунельна балка	123,00	20	18,89	–	55	3	29	62	1	4	5
Загалом:				456	327	265	198	236	103	85	79

Для більш детального дослідження залежності видового складу орнітофауни парку до його певних параметрів було використано метод матриці кореляцій. Додатково до рівняння на графіку представлений довірчий інтервал (95% Conf.Int.), який показує діапазон, в якому ми можемо бути впевнені на 95%, що при заданій площі території буде зустрічатись певна кількість видів птахів. Крапки на графіку є фактичними спостереженнями, а лінія тренду — це результат лінійної регресійної моделі Пунктирні лінії, що обрамляють лінію тренду, показують цей діапазон. Чим ширший довірчий інтервал, тим більше невизначеності в оцінках моделі.

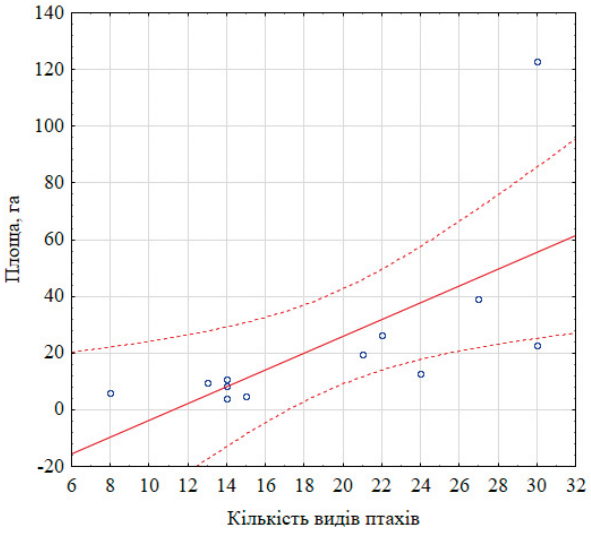
На рисунку 1 наведено взаємозв'язок між площею парку та кількістю видів птахів які виявляли активність. Так, за матрицею корецяцій є чіткий зв'язок між площею територій, та кількістю видів птахів які зустрічаються та виявляють активність. Це обумовлено більшою гетерогенністю середовища, наявністю ресурсів для існування, які в свою чергу дають змогу представникам різних екологічних комплексів реалізувати свої екологічні та просторові ніші, також такі території виступають пунктами міграції та зупинки для міграційних та перелітних птахів. У великих парках угруповання птахів зазвичай є більш ізольованими від міського шуму, забруднення та близькості людської діяльності. Також великі парки можуть пропонувати більші та стабільніші ресурси, такі як їжа та матеріали для гніздування.

На прикладі парків правобережної частини бачимо чітке збільшення кількості видів птахів зі збільшенням території площі парку (рис. 1). Коефіцієнт «2,9556» означає, що при збільшенні площі парку на 2,9556 гектара в середньому, видове різноманіття птахів збільшується на один вид. Це в свою чергу передбачає, що більшість видів птахів асоціюється з великими парками.

Також аналіз матеріалу вказує на чіткий кореляційний зв'язок між кількістю видів дерев на території, що також має суттєвий вплив на формування біорізноманіття орнітофауни парку або скверу.

Для графічного зображення кореляції кількості видів птахів по відношенню до кількості видів дерев, які утвоюють парк довірчий діапазон є схожим за шириною в порівнянні з попереднім випадком, що вказує на те, що цей парамер також має важливий вплив на формування угруповань птахів у міському середовищі (рис. 2).

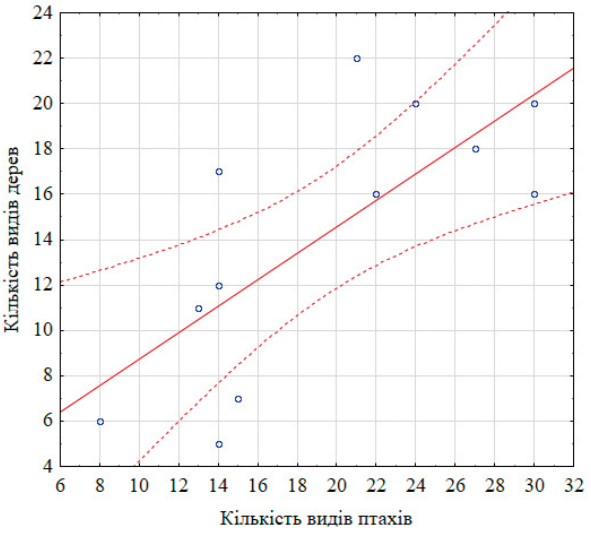
Кут нахилу лінії тренду є помітно більшим ніж на першому графіку, що означає що для парків м. Дніпро, представлених в даному дослідженні, кожне збільшення кількості видів дерев пов'язане зі збільшенням різноманіття угруповань. Екологічно такий зв'язок може бути обумовлений тим, що парки з більш різноманітною флорою забезпечують більше можливостей для реалізації екологічних та просторових ніш для різних видів птахів.



Площа, га = -33,2818+2,9556*x; 0,95 Conf.Int.

Рис. 1. Графічне зображення кореляції різноманіття видів птахів у відношенні до площі парку.

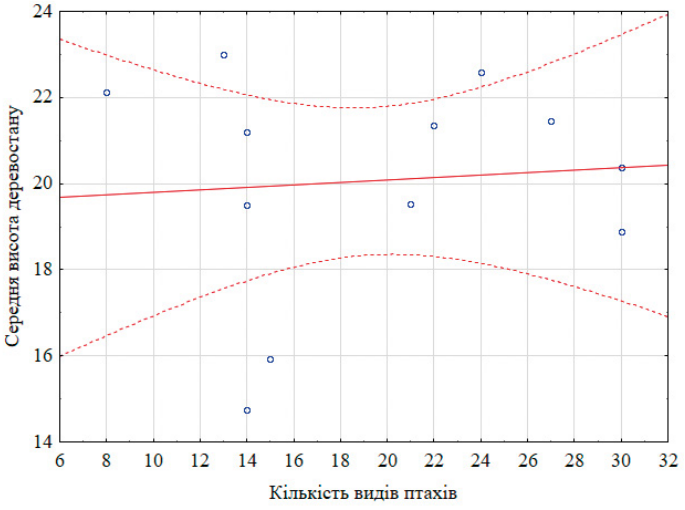
Fig. 1. A graphical representation of the correlation between bird species diversity and park area.



Кількість видів дерев = 2,8634+0,5847*x; 0,95 Conf.Int.

Рис. 2. Графічне зображення кореляції різноманіття видів птахів у відношенні до кількості видів дерев у парку.

Fig. 2. A graphical representation of the correlation between bird and tree species diversities.



Середня висота деревостану = 19,4946+0,0291*x; 0,95 Conf.Int.

Рис. 3. Графічне зображення кореляції різноманіття видів птахів у відношенні до середньої висоти деревостану.

Fig. 3. Graphical representation of the correlation between bird species diversity and average height of trees.

З розглянутих факторів, середня висота деревостану у парках або скверах має порівняно невелику кореляцію з кількістю видів птахів (рис. 3). Насамперед такий розподіл пов'язаний з тим, що в міських ландшафтах дерева часто кронують, тож форма та висота їх крони зазвичай відрізняється від природньої. Також на величину даного параметру впливає і вік насаджень. Так, м. Дніпро лише в парку імені Юрія Гагаріна залишились місця природнього деревостану, висота якого може сягати 29–30 м у пониззі, що є залишком отрогу балки.

У порівнянні з такими параметрами як площа територій та кількість видів дерев, що представлені в парку, висота деревостану у парках правобережної частини м. Дніпро має менший вплив на кількість видів птахів. Коефіцієнт «0,0291» свідчить, що в середньому, з кожним збільшенням середньої висоти деревостану приблизно 2,91 сантиметри, можна очікувати

збільшення видового різноманіття угруповань птахів на 1 вид. Хоча це може здатися невеликою зміною, але в масштабі великої кількості видів ця різниця стає значною, адже це може бути пов'язано з тим, що вищі дерева можуть забезпечувати більше місць для гніздування та більше ресурсів, що приваблює різноманітні види птахів.

Важливо зазначити, що хоча матриця корекції передбачає чіткий зв'язок, встановлення причинно-наслідкового зв'язку потребує подальшого дослідження та врахування інших факторів, які можуть впливати на активність видів птахів у парках та скверах міста.

Висновки

У парках та скверах правобережної частини міста Дніпро під час гніздового сезону 2022–2023 років зафіксовано активність 51 виду птахів. Загальний видовий спектр включає представників різних рядів, що свідчить про досить велику різноманітність птахів у досліджуваних територіях. Найбільша частка активності видів птахів припала на представників Горобцеподібних (Passeriformes) — 35 видів (68,6 % від загальної кількості представлених рядів). Це може вказувати на значущу роль цього ряду в міському середовищі.

За отриманими даними, найбільш поширеними видами є голуб сизий, шпак звичайний та синиця велика. Їх зустрічі значно перевищують інші види, і це може вказувати на високий рівень адаптації цих видів до умов міського середовища та на гемеробію видів.

Застосування індексу перекривання Роджерса-Шенера виявило подібність угруповань птахів у деяких парках та скверах. Найбільше значення індексу перекривання між угрупованнями зафіксовано для парків, таких як Парк 40-річчя визволення Дніпра та Сквер Металургів. Менші значення отримано для парків Парк ім. Лазаря Глоби та Тунельної балки, що зумовлене різними екологічними умовами та площею територій.

Встановлено, що у парках з вищими деревами і більшою площею території активність птахів зростає, а також збільшується кількість видів птахів в угруповання вцілому. Це може бути пов'язано з тим, що високі дерева забезпечують птахам різноманітні місця для гніздування та відпочинку. Крім того, великі парки зазвичай містять більше різних мікросередовищ, що пропонує птахам широкий вибір харчових ресурсів та місць для гніздування.

Отримані дані вказують на важливість врахування екологічних та антропогенних факторів при вивченні птахів у міських ландшафтах, а також наголошують на потребі подальших досліджень для зрозуміння впливу різноманітних факторів на біорізноманіття урбанізованих територій та гемеробії птахів.

Подяки

Автори дякують власним сім'ям, які безмежно підтримували під час проведення польових робіт та збору матеріалу для даного дослідження, а також редакції журналу, яка надала можливість висвітлити результати досліджень. Дослідження проведено в рамках дисертаційної роботи за темою «Угруповання птахів як індикатор гемеробії на прикладі міста Дніпро» на кафедрі зоології та екології біолого-екологічного факультету Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара аспіранткою Ю. А. Комлик.

References

BirdLife... 2017. European birds of conservation concern: populations, trends and national responsibilities. *BirdLife International*, **27** (2): 1–170.

Chamberlain, D. E., D. A. W. Henry, C. Reynolds, E. Caprio, A. Amar. 2019. The relationship between wealth and biodiversity: a test of the luxury effect on bird species richness in the developing world. *Global Change Biology*, **25** (9): 3045–3055. https://doi.org/10.1111/gcb.14682

Dubovyk, O., H. Kuzyo, A. Bokotey. 2020. Density variation in 'rare' breeding birds in native forests and urban parks. *GEO&BIO*, **19**: 20–31. https://doi.org/10.15407/gb1904

Fernández-Juricic, E., J. Jokimäki. 2001. A habitat island approach to conserving birds in urban landscapes: case studies from southern and northern Europe. *Biodiversity & Conservation*, **10** (12): 2023–2043. https://doi.org/10.1023/A:1013133308987

Fesenko H. V., A. A. Bokotey. 2002. *Birds of the fauna of Ukraine*. Ukrainian Society for the Protection of Birds, Kyiv, 1-378. [In Ukrainian]
Gapanovich V., O. Lagutenko, T. Nesteka. 2019. Special diversity of Passeriformes on the territory of Kiev Goloseevsky park. *Young Scientist*, **1**(65): 302–305. [In Ukrainian] https://doi.org/10.32839/2304-5809/2019-1-65-70
Jones, B. N. 2019. Impact of urbanization on avian populations. *Journal of Urban Ecology*, **25** (4): 312–325.
Marzluff, J. M., A. D. Rodewald. 2018. Urbanization and bird communities. *Current Ornithology*, **28** (6): 21–47.
McKinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, **127** (3): 247–260. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005
Park, S., Y. Kim. 2016. Biodiversity Patterns in Urban Parks. *Journal of Urban Biodiversity*, **18**(3): 210–225.
Robinson W. D., Hallman T. A., Hutchinson R. A. 2021 Benchmark Bird Surveys Help Quantify Counting Accuracy in a Citizen-Science Database. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **9** (1): 1–16. https://doi.org/10.3389/fevo.2021.568278
Savynska, N. O. 2010. Peculiarities of sparrow-like birds inhabiting artificial nests in Kharkiv city parks. Collection of scientific works of H.S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University. *Biology and Valeology*, 2010, **12**: 40–47. [In Ukrainian]
Senyk, M. 1998. Birds of the Park "Goryhovyi Gai" in the city of Lviv. *Materials of the 3rd conference of young ornithologists of Ukraine*. **3**. 126–130. [In Ukrainian]
Shochat, E., P. S. Warren, S. H. Faeth, N. E. McIntyre, D. Hope. 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**(4): 186–191. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.11.019
Shydlovskyy, I., O. Dubovyk, P. Hrynyuk, I. Zahorodnyi, V. Matejchyk. 2021. Avifauna of meadow ecosystems in borderland areas of Lviv and Volyn Oblasts. *GEO&BIO,* **20**: 117–134. [In Ukrainian] https://doi.org/10.15407/gb2012
Smith, J. A. 2017. Bird Diversity in Urban Parks. *Urban Ecology Journal*, **10** (2): 45–56.
Smith, J. A., B. N. Jones. 2019. Urban parks and their effect on bird diversity in a medium-sized southeastern US city. *Urban Ecosystems*, **22** (2): 225–238.
Stankiewicz-Volosianchuk, O. 2017. The ornithofauna of Uzhhorod city. *Scientific Bulletin Uzhhorod University. Seria Biology*, **43**: 31–39. [In Ukrainian]
Taylor, R. S., M. K. Peck. 2017. Anthropogenic Effects on Avian Communities in Urban Green Spaces. *Urban Ecosystems*, **20** (1): 45–58.
Zagorodniuk, I. 2008. Rare and valuable fauna and criteria of species rarity. *Proceedings of the Theriological School*, **9**: 7–20. [In Ukrainian]

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 166–175
https://doi.org/10.53452/gb2513

Biotope preferences in groups of closely related species: a case study of *Sylvaemus* (Mammalia)

Oksana Markovska

V. N. Karazin National University of Kharkiv (Kharkiv, Ukraine)

article info

key words

Sylvaemus, relative abundance, biotope preference, long-term monitoring, abundance category.

correspondence to

Oksana Markovska; V. N. Karazin National University of Kharkiv, 4 Svobody Square, Kharkiv, 61022 Ukraine; Email: ksenia.markovskaia@gmail.com; orcid: 0000-0002-2573-4524

article history

Submitted: 03.12.2023. Revised: 28.12.2023. Accepted: 30.12.2023

cite as

Markovska, O. 2023. Biotope preferences in groups of closely related species: a case study of *Sylvaemus* (Mammalia). *GEO&BIO*, **25**: 166–175. [In English, with Ukrainian summary]

abstract

The trapping of small mammals was carried out in 2017 to 2023 in the territory of the Kharkiv Oblast, Ukraine. In total, 19 biotopes were studied: different types of oak forest, dry and floodplain meadows, riparian vegetation, areas of the steppe, field protection forest strips, fields, as well as various ecotones. The trapping of small mammals was carried out using the standard trap-line method on 93 trap lines. With a trapping effort of 17 310 trap-nights, 1295 individuals of small mammals were caught, 689 of which belonged to the genus *Sylvaemus*. Three species of mice of the genus *Sylvaemus* were found in the territory of Kharkiv Oblast during the study period: *Sylvaemus uralensis, Sylvaemus sylvaticus*, and *Sylvaemus tauricus*. According to the relative abundance, wood mice can be arranged in the following order: uralensis > sylvaticus > tauricus. The cyclicity of annual fluctuations in relative abundance is not noticeable. The similarity of the abundance fluctuation in *S. sylvaticus* and *S. tauricus* was revealed, taking into account that these are competing species. *S. uralensis* and *S. sylvaticus* lead the top three dominant species in the overall dominance structure of small mammals. The highest relative abundance of wood mice during the study period was recorded on dry meadows, on the border of riparian vegetation with fields and floodplain meadows, on the border of field protective forest strips with fields, and in dry maple-linden-oak forest. *S. uralensis* belongs to the eurytopic species, is found in almost all studied biotopes, avoids oak forests, occurs on the edges of forests, dominates in abundance in open biotopes, in particular in the steppe, on dry meadows, riparian vegetation, and field protection forest strips. *S. sylvaticus* is also prone to eurytopy, it is recorded in significant abundance in both open and forest biotopes, mostly prefers riparian vegetation, field protection forest strips, dry coniferous forest, fresh maple-linden-oak forest and forest edges. *S. tauricus* is found mostly in forest biotopes, in particular in various types of oak forest and on forest edges, it prefers field protection forest strips with an old stand of oak, linden, and robinia. All three species of mice of the genus *Sylvaemus* are common species.

© 2022 The Author(s). Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Біотопні преференції в групах близьких видів: приклад з *Sylvaemus* (Mammalia)

Оксана Марковська

Резюме. Обліки дрібних ссавців проводили з 2017 по 2023 рік на території Харківської обл.. Досліджено 19 біотопів: різні типи дібров, суходільні та заплавні луки, прибережно-водна рослинність, ділянки степу, полезахисні лісосмуги, поля, а також різні варіанти екотонів. Облік чисельності дрібних ссавців проводили стандартним методом пастко-ліній. Закладено 93 пастко-лінії, відпрацьовано 17310 пастко-ночей та зловлено 1295 особин дрібних ссавців, 689 з яких належали до роду *Sylvaemus*. На території Харківської області за період дослідження виявлено три види мишаків роду *Sylvaemus*: *Sylvaemus uralensis*, *Sylvaemus sylvaticus*, *Sylvaemus tauricus*. За відносною чисельністю, мишаків можна розташувати в такому порядку: *uralensis* > *sylvaticus* > *tauricus*. Циклічності річних коливань відносної чисельності не помітно. Виявлена подібність коливання чисельності у *S. sylvaticus* та *S. tauricus*, беручи до уваги, що це конкуруючі види. *S. uralensis* та *S. sylvaticus* очолюють трійку домінуючих видів в загальній структурі домінування дрібних ссавців. Найбільша відносна чисельність мишаків за період дослідження зафіксована на суходільних луках, на межі прибережно-водної рослинності з полями та заплавними луками, на межі полезахисних лісосмуг з полями та в сухій кленово-липовій діброві. *S. uralensis* належить до евритопних видів, зустрічається майже в усіх досліджених біотопах, уникає дібров, трапляється на узліссях, за чисельністю домінує в відкритих біотопах, зокрема в степу, на суходільних луках, прибережно-водній рослинності та полезахисних лісосмугах. *S. sylvaticus* також схильний до евритопності, в значній кількості зафіксований як у відкритих, так і в лісових біотопах, здебільшого надає перевагу прибережно-водній рослинності, полезахисним лісосмугам, сухому хвойному лісу, свіжій кленово-липовій діброві та узліссям. *S. tauricus* зустрічається здебільшого в лісових біотопах, зокрема в різних типах дібров та на узліссях, надає перевагу полезахисним лісосмугам зі старим деревостоєм дуба, липи та робінії. Всі три види мишаків роду *Sylvaemus* належать до звичайних видів.

Ключові слова: *Sylvaemus*, відносна чисельність, біотопічна преференція, багаторічний моніторинг, категорія рясноти.

Адреса для зв'язку: О. Марковська, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, площа Свободи, 4, м. Харків, 61022 Україна; Email: ksenia.markovskaia@gmail.com; orcid: 0000-0002-2573-4524

Introduction

The mice of the genus *Sylvaemus* belong to the sibling species, which are widely distributed in the western part of the Palearctic [Canady *et al.* 2014]. *S. uralensis* inhabits a wide geographical area in Central Europe, the Baltic region, and in the east through the western part of Russia and Ukraine to eastern Kazakhstan, mountainous Altai, north-western China and in the south to the Caucasus region and northern Turkey [Canady *et al.* 2014]. The geographic range of *S. sylvaticus* in Europe extends north to Scandinavia, east to central Belarus, east of Ukraine and west of Russia, which serves as its eastern border, south to north-western Turkey [Wilson & Reeder 2005] and in some regions of North Africa [Schlitter *et al.* 2016]. Currently, *S. tauricus* is absent from the Iberian Peninsula [Michaux *et al.* 2005], western France, northern Belgium and the Netherlands, its range extends north to Finland, the Baltic States, western Russia and some regions of Anatolia (while it is absent in Africa and Iceland) [Amori *et al.* 2016].

S. uralensis is a typical steppe element, a common species of a variety of open habitats, which can reach high abundance in areas of sparse vegetation along temporary streams or swamps even under the extreme climatic conditions of the semi-deserts of Central Asia. In the highlands of the Mongolian Altai, *S. uralensis* is also found in floodplain larch forests [Shar *et al.* 2015]. In Central Europe, it reaches its maximum density in areas of coastal lowland forests, willows and shrubs along swampy habitats [Knitlova & Horacek 2017]. In Anatolia, Russia and Armenia, this species prefers forests [Balasanyan *et al.* 2018; Frynta *et al.* 2006; Krystufek & Vohralík 2007]. *S. uralensis* is more common in eastern Ukraine [Hoofer *et al.* 2007]. A typical eurytopic species, most characteristic of agrocoenoses and shrub thickets [Zagorodniuk 2006].

S. sylvaticus prefers ecotone habitats with dense herbaceous vegetation and low canopy, including forest edges, field edges, shrublands, field protective forest strips, and parks [Kuncova & Frynta 2009; Jojic *et al.* 2014], eurytopic [Popov 1993], occupies territories from plains to the dwarf pine zone [Canady & Mosansky 2015], absent in large forest areas [Popov 1993], found even on sand dunes [Marsh & Harris 2000]. *S. sylvaticus* is found in forests along river valleys of the central, western, and northern regions of Ukraine and is most common in the northern region. It is practically not known from the regions of the south-east of Ukraine. Thus, the species is rare in this region and probably reaches its south-eastern distribution borders [Hoofer *et al.* 2007]. It has a low degree of biotope preference to floodplains [Naglov 1989].

S. tauricus inhabits mature deciduous [Vukicevic-Radic *et al.* 2006; Yalden 1971], mixed or coniferous forests [Niethammer 1969], with a high and dense canopy [Michaux *et al.* 2005], which show a great diversity of seed tree species [Yalden & Shore 1991], with fallen trees, branches and stones, can also occur in fields [Popov 1993, Naglov & Tkach 2002]. Barciova & Macholan [2006] also emphasise that *S. tauricus* prefers forests with a well-developed canopy, while *S. sylvaticus* avoids continuous forest areas. During peaks of density, migrates to arable land and gardens [Lesinski *et al.* 2020]. Specimens of *S. tauricus* were collected from all forest habitats and regions of Ukraine, with the exception of steppe areas [Hoofer *et al.* 2007].

Despite the fact that these species have different ecology, their ecological needs partially overlap and they often live in syntopy [Marsh & Harris 2000].

The aim of the research is to study the specifics of the ecology of mice of the genus *Sylvaemus*, in particular their relative abundance, place in the dominance structure, biotope preferences, and categories of species presence.

Study area

Small mammals were captured in 2017 to 2023 in four administrative districts of Kharkiv Oblast, in the surroundings of eight settlements: Bohodukhiv Raion (Guryev Kozachok, Kolomak), Krasnohrad Raion (Vlasivka, Rozsokhuvata), Chuhuiv Raion (Haidary), Kupiansk Raion (Krasne Pershe, Nesterivka, and Novomlynsk).

Different types of oak forests, dry and floodplain meadows, riparian vegetation, steppe areas, field protective forest strips, fields, and various ecotones were studied (Table 1).

Table 1. **Studied biotopes in the surroundings of settlements of Kharkiv Oblast in 2017–2023**
Таблиця 1. **Досліджені біотопи в околицях населених пунктів Харківщини за 2017–2023 рр.**

Biotope code	Biotope	GK	K	V	R	H	D	N
St	steppe						+	+
DM	dry meadows	+	+	+	+	+		
DM/FM	dry meadows/floodplain meadows		+	+				
DM/F	dry meadows/field		+		+	+	+	
F	field			+	+	+		
FM	floodplain meadows		+	+	+	+	+	+
RV/FM	riparian vegetation/floodplain meadows	+	+	+	+	+	+	+
RV/F	riparian vegetation/field		+	+	+			
FPS	field protective forest strip	+	+		+			
FPS/DM	field protective forest strip/dry meadows		+		+		+	
FPS/F	field protective forest strip/field				+			
RF	ravine forest							+
DCF	dry coniferous forest			+				
DMLF	dry maple-linden-oak forest		+	+		+	+	
DMLF/DM	dry maple-linden-oak forest/dry meadows			+		+		
DMLF/FM	dry maple-linden-oak forest/floodplain meadows					+		
DMLF/F	dry maple-linden-oak forest/field		+			+		
FMLF	fresh maple-linden-oak forest		+			+		
MMLF	moist maple-linden-oak forest					+		

Note: GK—Guryev Kozachok, K—Kolomak, V—Vlasivka, R—Rozsokhuvata, H—Haidary, D—Dvorichansky National Nature Park (Krasne Pershe, Novomlynsk), N—Nesterivka.

Materials and Methods

Micromammals were captured by the standard trap-line method using Gero traps [Kucheruk 1952; Numerov *et al.* 2010], equipped with standard bait (rye bread crust with unrefined sunflower oil). The traps were placed 5 metres apart in a line. We set 25/50/75/100/150 traps in a line, and trapping was carried out during one night in each habitat. Whenever possible, the surveys were conducted three times a year in spring, summer, and autumn.

The research was conducted over seven years, from spring 2017 to autumn 2023. A total of 93 trap-lines were laid for 17 310 trap-nights (Table 2) (Guryev Kozachok—100 t/n, Kolomak—2700 t/n, Vlasivka—1700 t/n, Rozsokhuvata—5700 t/n, Haidary—3845 t/n, Dvorichansky NNP—1315 t/n, Nesterivka—1950 t/n) and 1295 small mammals were caught, 689 of which belonged to the genus *Sylvaemus*.

Table 2. **Trapping efforts (trap-nights) in the studied biotopes of Kharkiv Oblast in 2017–2023**
Таблиця 2. **Кількість відпрацьованих пастко-ночей в досліджених біотопах Харківщини за 2017–2023 рр.**

Biotope	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023
St	500	300	175	–	150	–	–
DM	300	325	1100	250	875	200	–
DM/FM	–	–	125	100	100	–	–
DM/F	200	100	200	25	175	–	–
F	–	60	150	50	200	–	–
FM	–	75	175	–	–	–	–
RV/FM	315	435	575	125	400	50	–
RV/F	200	150	50	450	400	50	300
FPS	–	125	150	–	100	–	–
FPS/DM	–	–	50	–	150	–	–
FPS/F	–	50	125	250	950	500	500
RF	300	150	75	100	100	–	–
DCF	–	–	50	50	100	–	–
DMLF	300	485	350	400	450	–	–
DMLF/DM	100	25	250	–	100	–	–
DMLF/FM	–	110	75	–	100	–	–
DMLF/F	–	85	75	–	50	–	–
FMLF	–	270	450	–	250	–	–
MMLF	–	50	–	–	50	–	–
Total	2215	2795	4200	1800	4700	800	800

In 2017, 8 habitats were surveyed with an effort of 2215 trap-nights, in 2018—2795 trap-nights and 16 habitats, in 2019—4200 trap-nights and 18 habitats, in 2020—1800 trap-nights and 10 habitats, in 2021—4700 trap-nights and 18 habitats, in 2022—800 trap-nights and 4 habitats, in 2023—800 trap-nights and 2 habitats.

Results and Discussion

Sylvaemus in the general structure of species dominance and their relative abundance

During the survey period, 1295 specimens were caught, of which 689 belonged to the genus *Sylvaemus*: *Sylvaemus uralensis*—359, *Sylvaemus sylvaticus*—195, and *Sylvaemus tauricus*—135 (Table 3).

In 2017, the top three dominant species included only *S. uralensis*, and in 2018—only *S. tauricus*. From 2019 to 2023, the top three dominant species were led by *S. uralensis* and *S. sylvaticus*, and in 2021, all three species of wood mice were recorded among the dominant species (Table 3). In general, in terms of relative abundance, the wood mice can be ranked in the following order: *uralensis* > *sylvaticus* > *tauricus*. If we look at annual fluctuations in relative abundance (Fig. 1), we do not see any characteristic cyclicality. Noteworthy is the similarity of population fluctuations in *S. sylvaticus* and *S. tauricus*, given that these are competing species.

Table 3. **Trapping dynamics of small mammals during the research period from spring 2017 to autumn 2023**

Таблиця 3. **Динаміка відлову дрібних ссавців за період досліджень з весни 2017 по осінь 2023 року**

Species	2017		2018		2019		2020		2021		2022		2023	
	n	*N*	*n*	*N*	*n*	*N*	*n*	*N*	*n*	*N*	*n*	*N*	*n*	*N*
Apodemus agrarius	**69**	3.12	**22**	0.79	**55**	1.31	9	0.50	**33**	0.70	4	0.50	7	0.88
Sylvaemus uralensis	**59**	2.66	12	0.43	**119**	2.83	**44**	2.44	**98**	2.09	**14**	1.75	**13**	1.63
Sylvaemus sylvaticus	23	1.04	8	0.29	**75**	1.79	**40**	2.22	**30**	0.64	**12**	1.50	**7**	0.88
Sylvaemus tauricus	39	1.76	**16**	0.57	25	0.60	17	0.94	**32**	0.68	6	0.75	–	–
Mus musculus	4	0.18	10	0.36	11	0.26	9	0.50	15	0.32	–	–	2	0.25
Mus spicilegus	–	–	–	–	6	0.14	1	0.06	1	0.02	–	–	–	–
Micromys minutus	1	0.05	2	0.07	3	0.07	1	0.06	1	0.02	–	–	–	–
Microtus levis	48	2.17	–	–	14	0.33	5	0.28	4	0.09	1	0.13	–	–
Myodes glareolus	**85**	3.84	**15**	0.54	23	0.55	11	0.61	9	0.19	1	0.13	3	0.38
Terricola subterraneus	–	–	3	0.11	1	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–
Cricetulus migratorius	2	0.09	–	–	3	0.07	2	0.11	6	0.13	1	0.13	3	0.38
Sorex araneus	13	0.59	7	0.25	15	0.36	18	1.00	7	0.15	–	–	–	–
Sorex minutus	1	0.05	–	–	5	0.12	11	0.61	4	0.09	–	–	–	–
Crocidura suaveolens	1	0.05	–	–	2	0.05	12	0.67	1	0.02	–	–	–	–
Neomys fodiens	1	0.05	1	0.04	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Dryomys nitedula	1	0.05	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Total	347	15.7	96	3.43	357	8.50	180	10.0	241	5.13	39	4.88	35	4.38

Note: *N*—relative abundance, $N = n \times 100/D$, where *n*—number of trapped individuals, *D*—trapping effort [Numerov *et al.* 2010].

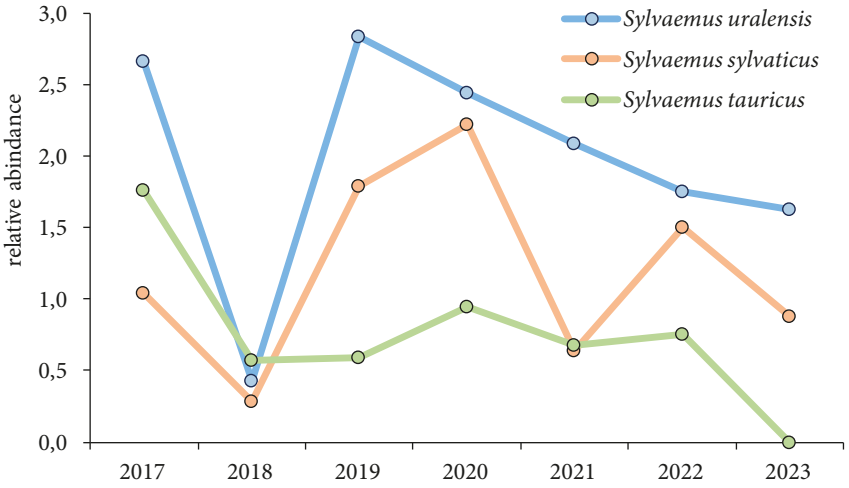


Fig. 1. Dynamics of abundance of mice of the genus *Sylvaemus* during 2017–2023.
Рис. 1. Динаміка чисельності мишаків роду *Sylvaemus* протягом 2017–2023 рр.

Distribution of mice of the genus *Sylvaemus* in the studied habitats

In 2017, wood mice were found in all of the studied habitats (Table 4). In forest habitats, the relative abundance was high in the ravine forest (*S. uralensis*, *S. tauricus*), dry maple-linden-oak forest (*S. tauricus*) and its edge with dry meadows (*S. sylvaticus*, *S. tauricus*). In open habitats, the relative abundance was somewhat lower, with the majority of wood mice recorded in the steppe (*S. uralensis*), on the border of riparian vegetation with floodplain meadows and fields (*S. uralensis*).

In 2018, out of the studied habitats, no wood mice were recorded in the steppe and on the border of dry maple-linden-oak forest and dry meadows, unlike the previous year. The total relative abundance this year was extremely low, with the highest number of wood mice caught in the dry maple-linden-oak forest and on the edge of floodplain meadows (*S. tauricus*), as well as in floodplain meadows (*S. tauricus*), on the border with riparian vegetation (*S. uralensis*), and on the border of dry meadows and field (*S. uralensis*).

In 2019, wood mice were caught in all of the studied habitats. A higher relative abundance was recorded in open habitats, particularly, as in the previous year, in dry meadows and their borders

with field (*S. uralensis*, *S. sylvaticus*), on the border of riparian vegetation and floodplain meadows (*S. uralensis*, *S. sylvaticus*). In forest habitats, the highest number of wood mice was found in fresh maple-linden-oak forest (*S. sylvaticus*, *S. tauricus*) and on the border of field protective forest strips with fields (*S. uralensis*).

Table 4. **The relative abundance (*N*) of mice of the genus *Sylvaemus* in the researched habitats in the territory of Kharkiv Oblast**

Таблиця 4. **Відносна чисельність (*N*) мишаків роду *Sylvaemus* в досліджених біотопах Харківщини**

Biotope	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023
St	0.72	0,00	0.10	–	0,00	–	–
DM	0.27	0.07	1.48	0.17	1.00	1.00	–
DM/FM	–	–	0.05	0.17	0,00	–	–
DM/F	0.41	0.18	0.57	0.11	0.15	–	–
F	–	0.04	0.02	0,00	0.06	–	–
FM	–	0.14	0.02	–	–	–	–
RV/FM	0.63	0.18	0.48	0.28	0.89	0,00	–
RV/F	0.54	0.07	0.17	2.94	0.17	0,00	1.88
FPS	–	0.04	0.31	–	0.13	–	–
FPS/DM	–	–	0.02	–	0.04	–	–
FPS/F	–	0.07	0.57	0.56	0.32	3.00	0.63
RF	1.04	0.07	0.02	0.17	0.17	–	–
DCF	–	–	0.21	0.33	0,00	–	–
DMLF	0.95	0.11	0.21	0.89	0.15	–	–
DMLF/DM	0.90	0,00	0.17	–	0.15	–	–
DMLF/FM	–	0.14	0.05	–	0.06	–	–
DMLF/F	–	0.04	0.05	–	0.02	–	–
FMLF	–	0.04	0.71	–	0.06	–	–
MMLF	–	0.11	–	–	0.02	–	–

In 2020, no wood mice were found in the fields of the studied habitats. The highest relative abundance was recorded on the border of riparian vegetation and field (*S. sylvaticus*, *S. uralensis*), in dry maple-linden-oak forest (*S. tauricus*) and, as in the previous year, on the border of field protective forest strips with fields (*S. uralensis*).

In 2021, no wood mice were caught in the steppe, on the border of dry and floodplain meadows, as well as in dry coniferous forest. The highest relative abundance was recorded in dry meadows (*S. uralensis*, *S. sylvaticus*), on the border of riparian vegetation and floodplain meadows (*S. uralensis*), and on the border of field protective forest strips with fields (*S. uralensis*, *S. tauricus*).

In 2022, no wood mice were found on the border of riparian vegetation with floodplain meadows and fields. As in previous years, the majority of wood mice were caught on the border of field protective forest strips with fields (*S. uralensis*, *S. sylvaticus*).

In 2023, the highest relative abundance, unlike the previous year, was recorded at the border of riparian vegetation and field (*S. uralensis*).

In general, during the study period, most wood mice were caught in dry meadows, on the border of riparian vegetation with fields and floodplain meadows, on the border of field protective forest strips with fields, and in a dry maple-linden-oak forest.

Biotopic preferences

The degree of biotopic preferences is calculated according to the formula

$$F_{ij} = (n_{ij} \times N - n_i \times N_j) / (n_{ij} \times N + n_i \times N_j - 2n_{ij} \times N_j),$$

where n_{ij} is the number of individuals of *i* species in *j* sample (habitat) with a volume of N_j; n_i is the number of individuals of the species in all captures with a total volume of N [Zagorodniuk & Naglov 2017]. The data necessary for calculating the degree of biotopic preference are summarised in Table 5.

The value of F_{ij} ranges from –1 to +1:

–1—the species is absent in the habitat;

+1—the species occurs only in this habitat;

0—the species is indifferent to this habitat (neither prefers nor avoids).

Thus, if the value is less than zero, the species avoids the studied habitat; if it is greater than zero, the species prefers the studied habitat, and the closer the value is to 1, the greater the preference of the species to this habitat.

Also, this value allows to determine the eurytopy or stenotopy of the species. If a species occurs only in one habitat (+1), or gives it a greater preference (> +0.7) with a negative or indifferent (close to zero) 'attitude' to other habitats, then it is a *stenotopic* species. If the preference value in all studied habitats is equal to zero or deviate slightly (within ± 0.3) from zero, then the species should be classified as *eurytopic*. An intermediate position is occupied by species that have sufficient ecological valence (plasticity) and occur in several habitats [Zagorodniuk & Naglov 2017].

Table 5. **The number of trapped mice of the genus *Sylvaemus* among the total number of caught individuals and species in the studied habitats for the total period of trapping (2017–2023)**

Таблиця 5. **Кількість зловлених мишаків роду *Sylvaemus* серед загальної кількості зловлених особин та видів в досліджених біотопах за весь період відлову (2017–2023 рр.)**

Biotope	*S. uralensis* *n*	*S. sylvaticus* *n*	*S. tauricus* *n*	Sum *n*	Sum sp
St	20	–	–	58	8
DM	94	32	2	209	12
DM/FM	4	1	–	22	8
DM/F	32	9	6	84	9
F	1	3	1	26	6
FM	1	1	3	18	7
RV/FM	64	19	3	190	12
RV/F	51	44	2	163	12
FPS	9	6	5	21	4
FPS/DM	1	2	–	7	4
FPS/F	47	20	13	107	9
RF	15	3	19	99	6
DCF	5	10	–	17	4
DMLF	5	10	41	132	8
DMLF/DM	6	18	10	48	5
DMLF/FM	4	1	4	10	4
DMLF/F	–	–	4	9	3
FMLF	–	16	18	63	6
MMLF	–	–	4	6	3
Total	359	195	135	1295	16

Note: Sum *n*—total number of individuals; Sum sp—total number of species.

According to the degree of biotopic preference (Table 6), *S. uralensis* belongs to eurytopic species, occurs in almost all studied habitats, avoids oak forests, occurs on forest edges, and by abundance dominates in open habitats, in particular in the steppe, dry meadows, riparian vegetation, and field protective forest strips. *S. sylvaticus* is also prone to eurytopy as it is recorded in large numbers in both open and forest habitats, mostly preferring riparian vegetation, field protective forest strips, dry coniferous forest, fresh maple-linden forest and forest edges. *S. tauricus* occurs mainly in forest habitats, in particular in various types of oak forests and on forest edges, preferring field protective forest strips with old oak (*Quercus robur* L.), linden (*Tilia cordata* Mill.), and robinia (*Robinia pseudoacacia* L.) stands.

Distribution of mice of the genus *Sylvaemus* by abundance categories

According to I. Zagorodniuk and O. Kyseliuk [Zagorodniuk 2002; Zagorodniuk *et al.* 2002], there are six categories of species presence: absent, 0—the portion in the sample is zero; rare (very rare), 1—from 0 to 1%; occasional, 2—from 1 to 3%; frequent, 3—from 3 to 10%; common, 4—from 10 to 30%; and abundant, 5—from 30 to 100%.

According to the obtained abundance scores (Table 7), all three species of mice of the genus *Sylvaemus* are common species.

Table 6. **Values of the degree of biotopic preference (F_{ij}) of mice of the genus *Sylvaemus***
Таблиця 6. **Показники ступеня біотопної приуроченості (F_{ij}) мишаків роду *Sylvaemus***

Biotope	*S. uralensis*	*S. sylvaticus*	*S. tauricus*	Sp in hab with $F_{ij} > 0$
St	0.1	–1.0	–1.0	5
DM	0.3	0	–0.9	7
DM/FM	–0.2	–0.5	–1.0	5
DM/F	0.2	–0.2	–0.2	6
F	–0.8	–0.1	–0.5	3
FM	–0.7	–0.5	0.2	5
RV/FM	0.1	–0.2	–0.8	6
RV/F	0.1	0.3	–0.8	7
FPS	0.2	0.3	**0.4**	4
FPS/DM	–0.3	0.3	–1.0	3
FPS/F	0.3	0.1	0.1	6
RF	–0.3	–0.7	0.3	3
DCF	0,0	**0.6**	–1.0	3
DMLF	–0.8	–0.4	**0.6**	4
DMLF/DM	–0.4	**0.5**	0.4	3
DMLF/FM	0.2	–0.2	**0.6**	2
DMLF/F	–1.0	–1.0	**0.6**	3
FMLF	–1.0	0.3	**0.5**	3
MMLF	–1.0	–1.0	**0.7**	3

Note: Sp in hab—the number of species that occur in the habitat.

Table 7. **Estimated numbers and abundance of small mammals in the territory of Kharkiv Oblast in the survey period of 2017–2023**
Таблиця 7. **Оцінка чисельності та ряснота дрібних ссавців на території Харківщини за результатами обліків 2017–2023 рр.**

Species	Relative abundance (*N*)	% in the sample	Abundance scores	Presence category
Apodemus agrarius	1.15	15.37	4	common
Sylvaemus uralensis	2.07	27.72	4	common
Sylvaemus sylvaticus	1.13	15.06	4	common
Sylvaemus tauricus	0.78	10.42	4	common
Mus musculus	0.29	3.94	3	frequent
Mus spicilegus	0.05	0.62	1	rare
Micromys minutus	0.05	0.62	1	rare
Microtus levis	0.42	5.56	3	frequent
Myodes glareolus	0.85	11.35	4	common
Terricola subterraneus	0.02	0.31	1	rare
Cricetulus migratorius	0.10	1.31	2	occasional
Sorex araneus	0.35	4.63	3	frequent
Sorex minutus	0.12	1.62	2	occasional
Crocidura suaveolens	0.09	1.24	2	occasional
Neomys fodiens	0.01	0.15	1	rare
Dryomys nitedula	0.01	0.08	1	rare

Conclusions

1. During the study period, three species of mice of the genus *Sylvaemus* were found in Kharkiv Oblast: *Sylvaemus uralensis*, *Sylvaemus sylvaticus*, and *Sylvaemus tauricus*.
2. *Sylvaemus uralensis* and *S. sylvaticus* lead the top three dominant species in the general structure of small mammal dominance.
3. The highest relative abundance of wood mice during the study period was recorded in dry meadows, on the border of riparian vegetation with fields and floodplain meadows, on the border of field protective forest strips with fields, and in a dry maple-linden-oak forest.
4. *Sylvaemus uralensis* is a eurytopic species, *S. sylvaticus* is prone to eurytopy, and *S. tauricus* is found mostly in forest habitats.
5. All three species of mice of the genus *Sylvaemus* are common species.

Acknowledgements

I sincerely thank I. Zagorodniuk for discussing research materials and editing the manuscript. This study was carried out as part of the doctoral research project 'Peculiarities of relationships and the problem of determining the species affiliation of wood mice of the genus *Sylvaemus* in conditions of sympatry.'

Reference

Amori, G., R. Hutterer, B. Krystufek, N. Yigit, G. Mitsain, L. J. Palomo. 2016. Apodemus flavicollis. *The IUCN Red List of Threatened Species*: e.T1892A115058023.

Balasanyan, V., E. Yavruyan, B. Somerova, A. Abramjan, E. Landova, P. Munclinger, D. Frynta. 2018. High diversity of mtDNA haplotypes confirms syntopic occurrence of two field mouse species Apodemus uralensis and A. witherbyi (Muridae: Apodemus) in Armenia. *Russian Journal of Genetics*, **54** (6): 687–697. https://doi.org/10.1134/S1022795418060030

Barciova, L., M. Macholan. 2006. Morphometric study of two species of wood mice Apodemus sylvaticus and A. flavicollis (Rodentia: Muridae): traditional and geometric morphometric approach. *Acta Theriologica*, **51** (1): 15–27. https://doi.org/10.1007/BF03192651

Canady, A., L. Mosansky, M. Hybelova, P. Pavelkova. 2014. Morphometric variability of Apodemus uralensis in Slovakia (Rodentia: Muridae). *Lynx, n. s. (Praha)*, **45**: 5–14.

Canady, A., L. Mosansky. 2015. Craniometric data of Apodemus sylvaticus in Slovakia. *Biologia*, **70** (7): 974–981. https://doi.org/10.1515/biolog-2015-0105

Frynta, D., P. Mikulova, V. Vohralik. 2006. Skull shape in the genus Apodemus: phylogenetic conservatism and/or adaptation to local conditions. *Acta Theriologica*, **51** (2): 139–153. https://doi.org/10.1007/BF03192665

Hoofer, S. R., S. Gaschak, Y. Dunina-Barkovskaya, J. Makluk, H. N. Meeks, J. K. Wickliffe, R. J. Baker. 2007. New information for systematics, taxonomy, and phylogeography of the rodent genus Apodemus (Sylvaemus) in Ukraine. *Journal of Mammalogy*, **88** (2): 330–342. https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-218R1.1

Jojic, V., V. Bugarski-Stanojevic, J. Blagojevic, M. Vujosevic. 2014. Discrimination of the sibling species Apodemus flavicollis and A. sylvaticus (Rodentia, Muridae). *Zoologischer Anzeiger*, **253**: 261–269. https://doi.org/10.1016/j.jcz.2014.02.002

Knitlova, M., I. Horacek. 2017. Late Pleistocene-Holocene paleobiogeography of the genus Apodemus in Central Europe. *PLOS One*, **12** (3): 1–23. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173668

Krystufek, B., V. Vohralík. 2007. Distribution of field mice (Apodemus) in Anatolia. *Zoology in the Middle East*, **42**: 25–36. https://doi.org/10.1080/09397140.2007.10638243

Kucheruk, V. V. 1952. Quantitative registration of the most important species of harmful rodents and shrews / Methods of accounting for the number and geographical distribution of terrestrial vertebrates. *USSR Academy of Sciences*, Moscow, 9–46. [In Russian]

Kuncova, P., D. Frynta. 2009. Interspecific morphometric variation in the postcranial skeleton in the genus Apodemus. *Belgian Journal of Zoology*, **139** (2): 133–146.

Lesinski, G., J. Gryz, D. Krauze-Gryz, P. Stolarz. 2020. Population increase and synurbization of the yellow-necked mouse Apodemus flavicollis in some wooded areas of Warsaw agglomeration, Poland, in the years 1983–2018. *Urban Ecosystems*, **24**: 481–489. https://doi.org/10.1007/s11252-020-01046-7

Marsh, A. C. W., S. Harris. 2000. Partitioning of woodland habitat resources by two sympatric species of Apodemus: lessons for the conservation of the yellow-necked mouse (A. flavicollis) in Britain. *Biological Conservation*, **92**: 275–283. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00071-3

Michaux, J. R., R. Libois, M. G. Filippucci. 2005. So close and so different: comparative phylogeography of two small mammal species, the yellow-necked fieldmouse (Apodemus flavicollis) and the woodmouse (Apodemus sylvaticus) in the Western Palearctic region. *Heredity*, **94**: 52–63. https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800561

Naglov, V. A. 1989. Distribution and population density of Sylvaemus sylvaticus (Rodentia, Muridae) in the Kharkov oblast. *Vestnik zoologii*, **4**: 87–89. [In Russian]

Naglov, V. A., G. E. Tkach. 2002. The structure of rodent communities in the agrocenoses of the forest-steppe and steppe zones of the Kharkiv region. *Visnyk Luhansk DPU imeni Taras Shevchenko*, **1**: 76–79. [In Russian]

Niethammer, J. 1969. Zur frage der introgression bei den walmäusen Apodemus sylvaticus und A. flavicollis (Mammalia, Rodentia). *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **7**: 77–127. https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.1969.tb00850.x

Numerov, A. D., A. S. Klimov, E. I. Trufanova. 2010. Field studies of terrestrial vertebrates. *Voronezhsky State University*, Voronezh, 1–301. [In Russian]

Popov, V. V. 1993. Discriminant criteria and comparative study on morphology and habitat selection of Apodemus sylvaticus (Linnaeus, 1758) and Apodemus flavicollis (Melchior, 1834) (Mammalia, Rodentia, Muridae) in Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*, **46**: 100–111.

Shar, S., N. Batsaikhan, D. Dolch, S. L. Gardner, O. Kullmer, [et al.]. 2015. First report of the herb field mouse Apodemus uralensis (Pallas, 1811) from Mongolia. *Mongolian Journal of Biological Sciences*, **13** (1-2): 35–42. https://doi.org/10.22353/mjbs.2015.13.05

Schlitter, D., E. Straeten, G. Amori, R. Hutterer, B. Kryitufek, N. Yigit, G. Mitsain. 2016. Apodemus sylvaticus. *The IUCN Red List of Threatened Species*: e.T1904A115059104.
Vukicevic-Radic, O., R. Matic, D. Kataranovski, S. Stamenkovic. 2006. Spatial organization and home range of Apodemus flavicollis and A. agrarius on mt. Avala, Serbia. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **52** (1): 81–96.
Wilson, D. E., D. M. Reeder. 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, 3rd ed. *John Hopkins University Press*, Baltimore, 1–2142.
Yalden, D. W. 1971. A population of the yellow-necked mouse, Apodemus flavicollis. *Journal of Zoology*, **164**: 244–250. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1971.tb01310.x
Yalden, D. W., R. F. Shore. 1991. Yellow-necked mice Apodemus flavicollis at Woodchester Park, 1968–1989. *Journal of Zoology*, **224**: 329–332. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb04811.x
Zagorodniuk, I. 2002. Field key to small mammals of Ukraine. *Proceedings of the Theriological School*, **5**: 1–60. [In Ukrainian]
Zagorodniuk, I., O. Kiseliuk, I. Polishchuk, I. Zenina. 2002. Point estimates of the abundance of populations and the minimum scheme of recording mammals. *Visnyk of L'viv University, Biology Series*, **30**: 8–17. [In Ukrainian]
Zagorodniuk, I. 2006. Mammals of eastern provinces of Ukraine: composition and historical changes of the fauna. *Proceedings of the Theriological School*, **7**: 216–259. [In Ukrainian]
Zagorodniuk, I., V. Naglov. 2017. The index of habitat preference in ecological studies of species and of the structure of communities. *Novitates Theriologicae*, **10**: 176–182. [In Ukrainian]

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 176–186
https://doi.org/10.53452/gb2514

Morphological differentiation of Anura (Amphibia) in the late ontogenesis: analysis of *Rana temporaria* populations from the Carpathian region

Nina Petrenko, Vladimir Peskov, Eugenia Ulyura

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

article info

key words

common frog, late ontogenesis, morphological differentiation, sex-related differences, intrapopulation differentiation, Carpathian region.

correspondence to

Eugenia Ulyura; National Museum of Natural History, NAS of Ukraine; 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01030 Ukraine;
Email: ulyura@ukr.net;
orcid: 0000-0002-2439-4134

article history

Submitted: 18.08.2023. Revised: 24.12.2023. Accepted: 30.12.2023.

cite as

Petrenko, N., V. Peskov, E. Ulyura. 2023. Morphological differentiation of Anura (Amphibia) in the late ontogenesis: analysis of *Rana temporaria* populations from the Carpathian region. *GEO&BIO*, **25**: 176–186. [In Ukrainian, with English summary]

abstract

The study is devoted to the morphological features of the common frog of the Carpathian region of Ukraine, namely the expression, directionality and structure of sexual differences of this species. The work uses data obtained as a result of the processing of the scientific collection of *Rana temporaria* (Linnaeus, 1758) from the territory of the Ukrainian Carpathians (Lviv, Ivano-Frankivsk, and Zakarpattia oblasts), which is housed at the National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine (Kyiv). A total of 381 common frog specimens were studied—233 males (L = 24.6–84.5 mm) and 148 females (L = 23.2–94.2 mm). It is shown that individual differences in linear dimensions and body proportions in a sample of common frog males and females are structured and clearly reflect the morphological differentiation of individuals according to the age criterion. In the late ontogenesis of the common frog, generalised sex-related differences extend with the increasing age of individuals: in juveniles SqMD = 2.36, in subadults SqMD = 4.77, and in adults SqMD = 22.08. At the same time, not only does the expression of sex-related differences increase, but also their orientation changes significantly. According to our data, this year's juveniles (juvenis) are individuals that did not winter at all (0+). At the same time, males are reliably ($t = 4.50$; $p < 0.001$) larger in body length (24.6–37.5 mm; $L_{mean} = 29.87$ mm) than females (23.2–32.7 mm; $L_{mean} = 26.40$ mm). But already in the group of semi-adult (subadultus) frogs, the orientation of sexual dimorphism in terms of body length changes completely—females are reliably larger than males, which is even more pronounced in adult, sexually mature individuals. Males of tailless amphibians grow and physiologically mature faster than females, so they begin to reproduce 1–2 years earlier. Females, which grow more slowly and mature later, join the reproduction having a larger size and older age. It is shown that sexual differences begin to form in the subadultus group. The generalised differences (SqMD) by sex are significantly smaller than by age. Adult sexually mature females compared to males are characterised by larger values of 18 body parameters, except for shoulder length (H.) and elbow joint diameter (Cr.a.c.), which are most reliably larger in males. These features of the proportions of the limbs provide the male with reliable holding of the female during mating (amplexus).

© 2023 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Морфологічна диференціація Anura (Amphibia) у пізньому онтогенезі: аналіз популяцій *Rana temporaria* з регіону Карпат

Ніна Петренко, Володимир Пєсков, Євгенія Улюра

Резюме. Дослідження авторів присвячене морфологічним особливостям трав'яної жаби Карпатського регіону України, а саме вираженості, направленості та структурі статевих відмінностей цього виду. У роботі використані дані, отримані в результаті обробки наукової колекції *Rana temporaria* (Linnaeus, 1758) з території Українських Карпат (Львівська, Івано-Франківська та Закарпатська області), яка зберігається у фондах Національного науково-природничого музею НАН України (м. Київ). Всього опрацьовано 381 екз. трав'яної жаби — 233 самців (L = 24,6–84,5 мм) і 148 самиць (L = 23,2–94,2 мм). Показано, що індивідуальні відмінності за лінійними розмірами та пропорціями тіла в вибірці самців і самиць трав'яної жаби структуровані та чітко відображають морфологічну диференціацію особин за віковим критерієм. У пізньому онтогенезі трав'яної жаби узагальнені статеві відмінності зростають із збільшенням віку особин: juvenis — SqMD = 2,36, subadultus — SqMD = 4,77, adultus — SqMD = 22,08. При цьому не тільки збільшується вираженість статевих відмінностей, також суттєво змінюється їхня спрямованість. За нашими даними, цьогорічки (juvenis) — це особини, які не зимували взагалі (0+), при цьому самці за довжиною тіла (24,6–37,5 мм; $L_{сер.}$ = 29,87 мм) високо вірогідно ($t = 4.50$; $p < 0.001$) крупніші за самиць (23,2–32,7 мм; $L_{сер.}$ = 26,40 мм). Але вже в групі напівдорослих (subadultus) жаб спрямованість статевого диморфізму за довжиною тіла повністю змінюється — самиці стають вірогідно крупніші за самців, що ще більше посилюється у дорослих статевозрілих особин. Самці безхвостих амфібій ростуть і фізіологічно дозрівають швидше за самиць, тому починають розмножуватись на 1–2 роки раніше. Самиці, які ростуть повільніше і дозрівають пізніше, долучаються до розмноження більш крупними за розмірами і старшими за віком. Показано, що статеві відмінності починають формуватися в групі subadultus. Узагальнені відмінності (SqMD) за статтю значно менші ніж за віком. Дорослі статевозрілі самиці у порівнянні з самцями характеризуються більшими значеннями 18-х параметрів тіла, крім довжини плеча (H.) та діаметра ліктьового суглоба (Cr.a.c.), які високо вірогідно більші у самців. Ці особливості пропорцій кінцівок забезпечують самцю надійне утримання самиці під час парування (amplexus).

Ключові слова: жаба трав'яна, пізній онтогенез, морфологічна диференціація, статеві відмінності, внутрішньо-популяційна диференціація, Карпатський регіон.

Адреса для зв'язку: Євгенія Улюра; Національний науково-природничий музей НАН України; вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01054 Україна; Email: ulyura@ukr.net; orcid: 0000-0002-2439-4134

Вступ

Морфогенез є одним із фундаментальних аспектів розвитку усього живого. Усю багатогранність його процесів легше всього вивчати на групах тварин з необмеженим типом росту (довгим онтогенетичним розвитком). Унікальним об'єктом для таких досліджень слугують амфібії, весь процес розвитку яких протікає у зовнішньому середовищі і залежить від абіотичних факторів. Стабільність процесів морфогенезу амфібій — це важливий параметр серед критеріїв, які характеризують якість середовища існування.

Популяції амфібій, що населяють різні середовища існування, можуть демонструвати морфологічні відмінності, потенційно відображаючи різноманітні адаптації. У безхвостих амфібій морфологія поясу задніх кінцівок часто може знаходитись під впливом сильного природнього добору, в результаті якого з'являються міжпопуляційні варіації у морфологічних показниках, що пов'язані з покращенням рухової функції.

Температурне середовище і тривалість сезону активності також є важливими факторами у формуванні відмінностей морфологічних ознак цих пойкілотермних тварин. Багато з них живуть на високих широтах або висотах, мають тенденцію до збільшення довжини і маси тіла, а також можуть бути старшими ніж особини, що живуть на нижчих широтах і висотах. Проте детальних даних про вік, розмір тіла та варіації росту все ще недостатньо. У випадку амфібій, які ростуть протягом всього життя, щорічні сезонні зміни в метаболізмі реєструються у

зростанні кісток у формі ліній зупинки росту. Тому вони є чудовим модельним об'єктом у вивченні мінливості розміру тіла і віку серед різних популяцій. Що й зумовило вибір авторами об'єкту своїх досліджень.

Жаба трав'яна (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) — один з самих поширених європейських видів справжніх жаб, репрезентований у межах видового ареалу 4-6 підвидами [Kuzmin 2012; Pysanets 2014]. Вид поширений майже у всій Європі за винятком центральної і південної частин Іберійського півострова, Південної Італії та південних Балканів, на сході розповсюджений до Уралу, інтродукований в Ірландії та на Фарерських островах. В батрахофауні України трав'яна жаба представлена номінативним підвидом *R. t. temporaria*, поширеним на території більшої частини північних, східних та західних регіонів України, практично повністю відсутній у степовій зоні [Pysanets 2014] і взагалі відсутній на території АР Крим [Pysanets & Kukushkin 2016].

Жаба трав'яна є широко поширеним видом амфібій, життєвий цикл якого вивчався вздовж широтних і висотних градієнтів у різних частинах Європи. Було показано, що цей вид демонструє значні варіації як розміру тіла, так і віку серед різних популяцій [Augert & Joly 1993; Miaud *et al.*1999; Laugen *et al.* 2005]. Загальні відомості щодо морфології трав'яної жаби в межах української частини видового ареалу наведені в окремих публікаціях у скороченому вигляді [Szczerbak & Scherban 1980; Peskov *et al.* 2004; Pysanets 2007; Kurtiak & Krulko 2008], у той час як спеціальних досліджень, присвячених морфологічній диференціації особин в пізньому онтогенезі на теренах України до цього часу практично не проводилось. Попереднє дослідження авторів було присвячене морфологічним особливостям трав'яної жаби центрального регіону України, а саме вираженості, направленості та структурі статевих відмінностей цього виду [Peskov *et al.* 2017]. До сьогодні, трав'яні жаби Карпатського регіону залишались поза увагою дослідників-морфологів. Виходячи з цього, метою нашої роботи було виявити і дати кількісну оцінку морфологічної мінливості та диференціації особин трав'яної жаби за віком та статтю на прикладі західноукраїнської популяції *R. t. temporaria*.

Матеріал і методи

У роботі використані дані, отримані в результаті обробки наукової колекції *Rana temporaria* (Linnaeus, 1758) з території Українських Карпат (Львівська, Івано-Франківська та Закарпатська області), яка зберігається у фондах Національного науково-природничого музею НАН України (м. Київ). Всього опрацьовано 381 екз. трав'яної жаби — 233 самців (L = 24,6–84,5 мм) і 148 самиць (L = 23,2–94,2 мм).

Проміри проводили з точністю до 0,1 мм згідно загальноприйнятої методики з деякими змінами [Peskov *et al.* 2019]: L. — довжина тіла; L. c. — довжина і Lt. c. tym. — ширина голови на рівні барабанних перетинок; D. r. n. — відстань від ніздрі до кінця морди; Sp. n. — проміжок між ніздрями; D. r. o. — довжина рила (відстань від переднього краю ока до кінця морди); D. n. o. — відстань від ніздрі до переднього краю ока; L. o. — довжина очної щілини; L. tym. — довжина барабанної перетинки; Sp. oc. — відстань між передніми краями очей; A. — довжина передпліччя; H. — довжина плеча; M. — довжина передньої лапки (відстань від зап'ястка до кінця третього пальця); D. p. m. — довжина першого пальця передньої кінцівки; Lt. m. — ширина зап'ястка; F. — довжина стегна; T. — довжина гомілки; L. t — довжина додаткової гомілки; L. p. — довжина задньої лапки (стопи); Lt. p. — ширина задньої лапки; D. p. p. — довжина першого пальця задньої кінцівки; C. int. — довжина внутрішнього п'яткового горбика; At. c. int. — висота внутрішнього п'яткового горбика; Cr. a. c. — діаметр ліктьового суглобу; Cr. a. g. — діаметр колінного суглоба; Cr. f. t-t. — діаметр гомілковостопного суглоба.

Диференціацію особин за абсолютними значеннями морфометричних ознак вивчали за допомогою ієрархічного кластерного аналізу. Узагальнену відмінність між особинами розраховували з використанням квадратичної дистанції Евкліда (SqDE). Міжгрупову відмінність за

віком та статтю оцінювали з використанням t-критерію Стьюдента (відмінність за окремими ознаками) та квадратичної дистанції Махаланобіса — SqMD (узагальнена відмінність за сукупністю ознак) [Halafyan 2007].

Вік жаб визначали за допомогою методу скелетохронології [Kleynenberg & Smirina 1969; Smirina 1989; McCreary *et al.* 2008]. Цей метод дозволяє надійно оцінити вік більшості особин у популяціях амфібій [Sinsch 2015], однак не дає змоги правильно оцінити вік старих особин [Wagner *et al.* 2011]. У амфібій щорічні сезонні зміни в метаболізмі реєструються під час росту кісток у формі «ліній зупинки росту» (LAG) — ліній спокою, які відповідають кількості зимівель. Методи, що засновані на цих лініях, є провідними у вивченні мінливості у віці та рості між статями та популяціями [Castanet, Smirina 1990; Leclair et al. 2005].

З метою уточнення кількості ліній спокою, що утворюються в результаті різкого сповільнення росту під час зимівлі, на заморожуючому мікротомі ми виготовляли тонкі поперечні зрізи (30 мк) середньої частини діафіза 4-ї фаланги четвертого пальця задньої кінцівки. Однорічними особинами вважали жаб, що зимували один раз; дворічними — дві зимівлі і т. п. Якщо тварини не зимували жодного разу, ми розглядали їх як цьогорічок [Kleynenberg & Smirina 1969; Smirina 1989; Reminnyi 2007]. Підрахунок ліній спокою здійснювали за допомогою мікроскопа Carl Zeiss Primo Star (Німеччина) при збільшенні x100 та x400. У роботі аналізували повну окружність поперечного зрізу середньої частини діафіза фаланги і враховували не тільки кількість ліній спокою, але і характер їхнього розподілу на площі поперечного зрізу. І тільки у випадку, коли ми знали не лише кількість ліній спокою, але і могли оцінити характер їхнього розподілу на зрізі, ми додавали одну-дві лінії спокою враховуючи розмір тіла тварини.

Усього методом скелетохронології було досліджено 41 екз. самців та 47 екз. самиць *R. temporaria.* При визначенні віку враховували час відлову жаб, тобто особинам, які були відловлені на початку сезону активності, додавали одну лінію склеювання, тому що остання (зовнішня) лінія склеювання ще не відокремилась.

Репродуктивний статус самців трав'яної жаби оцінювали за довжиною тіла, розміром сім'яників та за кольором шлюбних мозолів, а самиць — за довжиною тіла, наявністю та розмірами ікри.

Статистична обробка даних проведена з використанням пакету програм Statistica 6.0. [Halafyan 2007] для Windows та EXCEL.

Результати та обговорення

Диференціація особин за лінійними розмірами та пропорціями тіла

У результаті кластеризації матриці $DE_{LL,}$ було показано що індивідуальні відмінності за лінійними розмірами та пропорціями тіла у вибірці самців (рис. 1, *I*) і самиць (рис. 1, *II*) трав'яної жаби структуровані та чітко відображають морфологічну диференціацію особин за віковим критерієм. Цим методом було виділено по дві основні групи (кластера), які позначені літерами *A, B* (самці) і *C, D* (самиці) (рис. 1).

У самців до складу групи *A* потрапили особини з довжиною тіла від 24,6 до 52,7 мм, групи *B* — від 50,6 до 84,5 мм. У самиць групу *C* складають особини з довжиною тіла 23,2 — 64,2 мм, групу *D* — 62,5 — 94,2 мм. Виходячи з того, що у нижчих хребетних тварин, до яких належать амфібії, між загальними розмірами тіла і віком існує досить високий рівень кореляції [Peskov *et al.* 2019], логічно припустити, що серед дрібних самців (група *A*) і самиць (група *C*) за кількістю переважають молоді нестатевозрілі особини, в той час як серед самців групи *B* і самиць групи *D* — дорослі статевозрілі жаби.

Це припущення підтверджується даними скелетохронології, за якими, серед нестатевозрілих ювенільних самців з довжиною тіла 24,6–37,5 мм переважають цьогорічки, які не зимували взагалі (0 +) та молоді особини, які перезимували один (1+) раз (juvenis, субкластер *Aa*), самці з довжиною тіла 38,0-52,7 мм зимували один (1+) або два (2+) рази, але також є молодими статевонезрілими особинами (subadultus, субкластер *Ab*).

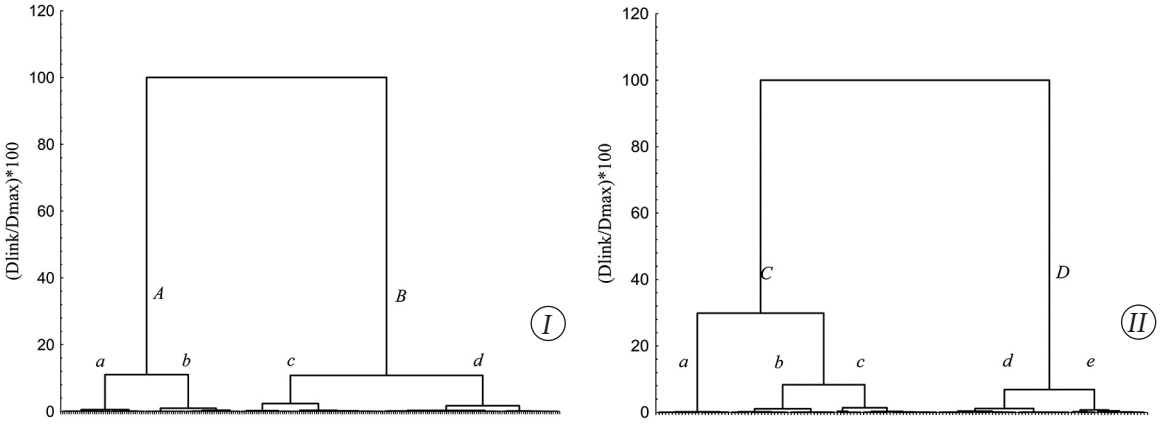


Рис. 1. Диференціація самців (*I*) та самиць (*II*) трав'яної жаби за абсолютними значеннями 26 морфометричних ознак.

Fig. 1. Differentiation of common frog males (*I*) and females (*II*) by absolute values of 26 morphometric characters.

Дорослі статевозрілі самці за загальними розмірами і пропорціями тіла диференціювались на дві групи (субкластери *Bc* і *Bd*). Субкластер *Bc* складається з самців довжина тіла яких варіює від 50,6 до 69,3 мм ($L_{сер.}$ = 62,54 мм), які зимували від 1 до 5 разів. Самців, які зимували 2-3 рази, слід розглядати як молодих дозріваючих [за термінологією Kabardina 2002], що тільки починають брати участь у розмноженні. Після трьох років самці практично всі розмножуються. Самців цієї групи слід розглядати як змішану вікову групу «subadultus + adultus». Самців, довжина тіла яких до 60 мм і вторинні ознаки статевого диморфізму чітко не виражені, ми розглядаємо як дозріваючих. Якщо більше 60 мм і вторинні ознаки статевого диморфізму чітко виражені — як статевозрілих. Наші дані значною мірою співпадають з результатами інших авторів, отриманими з використанням різних методів визначення віку трав'яної жаби [Smirina 1980; Lyapkov 1997; Kabardina 2002).

До цієї групи потрапили два статевонезрілих (1+) самця з довжиною тіла (L) 50,6 і 64,4 мм, які, на наш погляд, є молодими швидкорослими [за термінологією Shabanov *et al.* 2014].

Основу субкластера *Bd* складають самці з довжиною тіла від 66,1 до 84,5 мм ($L_{сер.}$ = 74,82 мм), які зимували від 2 до 6 разів. Враховуючи вік а також зовнішні ознаки статевого диморфізму (забарвлення шкіри, наявність шлюбних мозолів), ми відносимо цих особин до дорослих статевозрілих самців.

Самиці трав'яної жаби за абсолютними розмірами тіла диференціювались на п'ять груп (субкластерів). Субкластер *Ca* об'єднав в єдину групу самиць з найменшою довжиною тіла (L = 23,2–32,7 мм), які жодного разу не зимували (0+), тому ми розглядаємо їх як цьогорічок. Самиць з довжиною тіла 32,2–51,3 мм, що зимували один раз (1+) — subadultus-I (субкластер *Cb*), з довжиною тіла 51,6–64,2 мм, що зимували двічі (2+) — subadultus-II (субкластер *Cc*) (рис. 1, *II*; табл. 2). Субкластер *Cb* складають статевонезрілі особини, субкластер *Cc* — дозріваючі.

Самиці з довжиною тіла від 62,5 мм до 77,5 мм ($L_{ср.}$ = 70,68 мм) і віком 2 +, 3 + (субкластер *Dd*) та самиці з довжиною тіла від 78,4 мм до 94,2 мм ($L_{ср.}$ = 85,13) і віком 2+, 3+, 4+, 5+ (субкластер *De*) об'єднались в одну групу. Враховуючи розміри тіла та вік цих жаб, ми віднесли їх до двох розмірно-вікових груп — adultus I (субкластер *Dd*) та adultus II (субкластер *De*).

До групи adultus II (субкластер *De*) потрапила самиця з довжиною тіла L = 89,3 мм, що зимувала два рази (2+), яку можна вважати швидкорослою статевозрілою особиною. Дана онтогенетична стратегія зустрічається в природних популяціях жаб та характеризується відносно високою швидкістю росту та раннім статевим дозріванням — «швидкорослі та скоростиглі» за термінологією Д. Шабанова та співавторів [Shabanov *et al.* 2014].

Мінливість морфометричних ознак у розмірно-вікових групах самців і самиць

Отримані дані відображають високий рівень мінливості морфометричних ознак в пізньому онтогенезі самців і самиць (табл. 1). Результати порівняння особин різного віку (самців і самиць окремо) за середніми значеннями 26 морфометричних ознак (табл. 2) свідчать про вірогідні відмінності порівнюваних груп за більшістю ознак, що відображає продовження їх росту протягом всього постметаморфічного періоду розвитку. Варіювання величини t-критерія всередині кожного стовпчика відображає нерівномірність росту різних частин тіла жаб.

Таблиця 1. **Статистичні характеристики (M, SD) 26 морфометричних ознак в розмірно-вікових групах самців та самиць трав'яної жаби**

Table 1. **Statistical characteristics (M, SD) of 26 morphometric characters in size-age groups of males and females of the common frog**

Ознака, мм	Самці								Самиці									
	juvenis (*a*) n = 39		subadultus (*b*) n = 45		adultus I (*c*) n = 67		adultus II (*d*) n = 82		juvenis (*a*) n = 22		subadultus II (*b*) n = 32		subadultus I (*c*) n = 31		adultus I (*d*) n = 40		adultus II (*e*) n = 23	
	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
L.	29,87	3,26	46,22	4,02	62,44	4,80	74,74	4,64	26,40	2,06	57,49	3,90	44,45	4,77	70,68	10,44	85,13	4,73
L. c.	10,02	0,95	14,70	1,29	18,61	1,75	21,74	1,18	9,19	0,70	17,60	0,92	14,30	1,29	21,02	2,90	24,16	1,38
Ltc. tym	9,85	1,10	15,00	1,52	20,01	2,40	24,45	1,85	8,61	0,73	18,65	1,39	14,36	1,79	23,34	3,57	28,34	2,22
D. r. n.	2,62	0,31	3,81	0,39	4,98	0,47	5,76	0,48	2,30	0,22	4,64	0,44	3,68	0,39	5,59	0,83	6,40	0,61
S. p. n.	2,72	0,29	3,84	0,37	4,69	0,54	5,30	0,42	2,50	0,24	4,44	0,41	3,70	0,33	5,18	0,74	5,66	0,42
D. r. o.	4,60	0,43	6,58	0,79	8,47	0,63	9,84	0,79	4,09	0,30	8,00	0,73	6,33	0,75	9,49	1,34	10,95	0,65
D. n. o.	2,18	0,28	3,11	0,35	4,03	0,40	4,63	0,42	1,96	0,20	3,77	0,41	2,88	0,44	4,48	0,67	5,13	0,67
L. o.	3,56	0,51	5,24	0,43	6,65	0,67	7,53	0,56	3,25	0,35	6,22	0,43	5,13	0,58	7,43	1,07	8,18	0,85
L. tym.	1,52	0,32	2,84	0,40	4,23	0,64	5,04	0,52	1,34	0,18	3,55	0,39	2,56	0,39	4,49	0,77	5,25	0,75
Sp. o. c.	5,10	0,47	7,29	0,72	9,33	0,75	10,95	0,78	4,85	0,56	8,69	0,59	7,02	0,68	10,37	1,47	11,62	1,65
A.	6,84	0,80	11,25	1,24	16,50	1,84	20,24	1,21	6,09	0,48	13,68	1,27	9,85	2,10	17,10	2,68	20,24	1,07
H.	5,97	0,73	9,34	1,23	13,89	1,84	17,82	1,83	5,30	0,52	10,99	1,21	8,45	1,08	13,36	2,17	16,41	1,68
M.	7,80	0,98	12,56	1,24	16,50	1,24	19,10	1,06	6,91	0,72	15,14	1,18	12,01	1,28	18,42	2,70	21,30	0,74
Lt. m.	1,88	0,36	3,01	0,37	4,40	0,57	5,47	0,71	1,68	0,22	3,76	0,50	3,35	2,36	4,53	0,81	5,31	0,87
D. p. m.	4,97	0,71	8,23	0,87	10,73	1,36	12,68	0,81	4,27	0,51	10,20	0,84	8,02	0,91	12,60	1,95	14,56	0,75
F.	13,62	1,54	21,46	2,24	30,19	2,78	36,02	2,35	12,00	1,10	26,52	2,10	20,10	2,35	32,95	4,95	38,24	2,12
T.	15,12	1,66	24,12	2,43	33,25	2,76	39,57	2,07	13,03	1,21	29,67	2,11	22,47	2,67	36,35	5,28	41,16	2,03
L. t.	8,47	1,01	13,58	1,43	18,80	1,62	22,58	1,52	7,32	0,66	16,81	1,44	12,62	1,55	20,72	3,07	23,81	1,19
L. p.	15,11	2,22	25,36	2,74	35,47	3,11	42,88	2,47	13,02	1,17	31,56	2,51	23,72	2,69	38,27	5,58	43,80	4,31
Lt. p.	2,64	0,38	4,36	0,56	6,16	0,73	7,66	0,69	2,30	0,29	5,45	0,62	4,04	0,55	6,87	1,20	8,26	0,59
D. p. p.	3,01	0,46	5,41	0,76	7,86	0,84	9,40	0,75	2,58	0,38	6,82	0,59	5,21	0,75	8,52	1,39	9,62	0,70
C. int.	1,32	0,28	2,15	0,33	3,03	0,40	3,67	0,51	1,10	0,14	2,68	0,38	2,10	0,38	3,42	0,61	3,96	0,45
At. c. int.	0,76	0,14	1,11	0,18	1,49	0,20	1,80	0,22	0,67	0,10	1,33	0,18	1,08	0,20	1,60	0,28	1,90	0,22
Cr. a. c.	1,87	0,28	3,08	0,34	4,47	0,54	5,64	0,37	1,68	0,20	3,71	0,41	2,84	0,41	4,45	0,68	5,29	0,36
Cr. a. g	2,43	0,31	3,70	0,50	4,99	0,42	5,99	0,36	2,20	0,24	4,59	0,45	3,48	0,49	5,70	0,88	6,49	0,51
Cr. f. t-t	2,38	0,28	3,78	0,50	5,24	0,48	6,31	0,38	2,10	0,23	4,77	0,40	3,52	0,53	5,83	0,89	6,84	0,35

Таблиця 2. **Результати порівняння середніх значень морфометричних ознак у самців та самиць різних розмірно-вікових груп (t-критерій Стьюдента)**

Table. 2. **Results of comparison of mean values of morphometric characters of males and females of different size and age groups (Student's t-test)**

Ознака, мм	Самці			Самиці			
	juv — sad	sad — ad-I	ad-I — ad-II	juv — sad-I	sad-I — sad-II	sad II — ad-I	ad-I — ad-II
L.	–20,25	–18,67	–15,85	–16,65	–11,90	–13,24	–12,18
L. c.	–18,69	–12,81	–12,96	–16,87	–11,69	–14,54	–10,16
Ltc. tym	–17,54	–12,41	–12,78	–14,22	–10,64	–13,32	–10,50
D. r. n.	–15,30	–13,65	–9,87	–14,85	–9,08	–9,43	–6,27
S. p. n.	–15,17	–9,21	–7,63	–14,64	–7,89	–7,62	–4,48
D. r. o.	–13,87	–13,99	–11,54	–13,19	–8,92	–10,03	–9,63
D. n. o.	–13,11	–12,59	–8,90	–9,01	–8,28	–7,73	–4,98
L. o.	–16,40	–12,44	–8,73	–13,58	–8,54	–10,44	–4,32
L. tym.	–16,73	–12,87	–8,50	–13,58	–10,08	–8,61	–4,83
Sp. o. c.	–16,23	–14,38	–12,89	–12,25	–10,44	–11,10	–4,25
A.	–18,99	–16,72	–14,92	–8,23	–8,79	–11,26	–9,83
H.	–14,98	–14,52	–12,99	–12,64	–8,78	–7,46	–7,64
M.	–19,32	–16,46	–13,78	–16,83	–10,08	–11,77	–10,65

Ознака, мм	Самці			Самиці			
	juv — sad	sad — ad-I	ad-I — ad-II	juv — sad-I	sad-I — sad-II	sad II — ad-I	ad-I — ad-II
Lt. m.	–14,29	–14,52	–10,02	–3,30*	–0,94**	–5,57	–4,04
D. p. m.	–18,60	–10,91	–10,86	–17,39	–9,81	–10,54	–7,91
F.	–18,39	–17,58	–13,88	–14,98	–11,43	–13,55	–10,12
T.	–19,48	–18,02	–15,96	–15,50	–11,89	–14,04	–9,38
L. t.	–18,60	–17,55	–14,69	–15,08	–11,14	–12,88	–10,22
L. p.	–18,64	–17,67	–16,20	–17,46	–11,94	–11,56	–6,56
Lt. p.	–16,19	–14,06	–12,84	–13,56	–9,52	–8,09	–7,09
D. p. p.	–17,24	–15,76	–11,83	–15,17	–9,50	–9,60	–5,25
C. int.	–12,37	–12,25	–8,35	–11,80	–6,07	–8,00	–4,96
At. c. int.	–9,81	–10,30	–8,74	–8,71	–5,39	–5,53	–5,38
Cr. a. c.	–17,46	–15,26	–15,54	–12,29	–8,41	–8,16	–8,78
Cr. a. g	–13,76	–14,81	–15,56	–11,33	–9,44	–10,86	–6,70
Cr. f. t-t	–15,60	–15,61	–15,30	–11,88	–10,57	–10,05	–8,97

Примітка. * — при p < 0,01; ** — не вірогідно, всі інші — при p < 0,001.

Статеві відмінності

Статеві відмінності виявляли і оцінювали шляхом порівняння самців і самиць трав'яної жаби як за середніми значеннями окремих ознак (табл. 3), так і за величиною узагальнених відмінностей (SqDM) за 26 ознаками в кожній розмірно-віковій групі. Для подальшого аналізу статевих відмінностей два субкластера з напівдорослими (subadultus) самицями було об'єднано в одну розмірно-вікову групу «нестатевозрілі». Дорослих самців і самиць, які в кластерному аналізі диференціювались на дві розмірні (і, одночасно, вікові) групи — також було об'єднано в групу adultus.

Таблиця 3. **Результати порівняння самців та самиць трав'яної жаби в трьох розмірно-вікових групах за середніми значеннями 26 морфометричних ознак (t-критерій Стьюдента)**

Table 3. **The results of the comparison of male and female common frogs in three size-age groups according to the mean values of 26 morphometric characters (Student's t-test)**

Ознака	Juvenis ♂ — ♀ M (29,87 ± 0,52; n = 39), F (26,40 ± 0,43; n = 22)	Subadultus ♂ — ♀ M (46,22 ± 0,59; n = 45), F (51,07 ± 0,99; n = 63)	Adultus ♂ — ♀ M (69,21 ± 0,63; n = 149), F (75,96 ± 1,05; n = 63)
L.	4,50	–3,79	–5,67
L. c.	3,58	–3,77	–5,88
Ltc. tym	4,69	–3,47	–5,91
D. r. n.	4,22	–3,30**	–5,11
S. p. n.	3,16**	–2,60*	–4,04
D. r. o.	4,92	–3,11**	–5,49
D. n. o.	3,21**	–2,17*	–4,47
L. o.	2,62*	–3,54	–5,05
L. tym.	2,39*	–2,04*	–0,85***
Sp. o. c.	1,84***	–3,20**	–3,45
A.	3,99	–1,32***	0,91***
H.	3,78	–1,32***	4,16
M.	3,72	–3,10**	–5,91
Lt. m.	2,31*	–2,12*	1,41***
D. p. m.	4,09	–3,79	–7,04
F.	4,32	–2,93**	–2,68**
T.	5,17	–2,81**	–2,46*
L. t.	4,78	–2,76**	–2,79**
L. p.	4,10	–2,99**	–1,10***
Lt. p.	3,66	–2,58*	–2,56*
D. p. p.	3,71	–3,36**	–1,33***
C. int.	3,30**	–3,02**	–2,81**
At. c. int.	2,49*	–2,47*	–1,33***
Cr. a. c.	2,85**	–2,08*	3,42
Cr. a. g.	2,98**	–2,77**	–4,75
Cr. f. t-t.	3,96	–2,81**	–3,63

Примітка. * — при p < 0,05; ** — при p < 0,01; *** — не вірогідно, всі інші — при p < 0,001.

В розмірно-віковій групі «juvenis» самці у порівнянні з самицями мають вірогідно більші середні значення 25 морфометричних ознак. Не доведена відмінність за шириною морди — Sp.oc. (t = 1.84, p > 0.05). Узагальнена морфологічна відмінність між самцями й самицями даної групи незначна (SqMD = 2,36).

Напівдорослі самиці (subadultus) за більшістю ознак вірогідно крупніші у порівнянні з напівдорослими статевонезрілими самцями (subadultus). Не доведена відмінність за довжиною плеча — A. (t = –1,32; p > 0,05) та передпліччя — H. (t = –1,32; p > 0,05). Узагальнена відмінність між самцями й самицями порівнюваних груп також відносно незначна (SqMD = 4,77).

Дорослі статевозрілі самиці розмірно-вікової групи «adultus» мають вірогідно більші середні значення 18 морфометричних ознак, окрім довжини плеча — H. (t = 4,16; p < 0,001) та діаметра ліктьового суглобу — Cr. a. c. (t = 3,42; p < 0,001), які високо вірогідно більші у самців (див. табл. 3). Ці особливості пропорцій кінцівок забезпечують самцю надійне утримання самиці під час парування (amplexus). Статевих відмінностей не виявлено за шістьма знаками (L. tym., A., Lt. m., L. p., D. p. p., At. c. int.). Крім того, узагальнені статеві відмінності, як групи adultus-I (SqMD = 22,08) так і adultus-II (SqMD = 46,34), значно більші у порівнянні з такими у молодих та напівдорослих жаб (рис. 2–3).

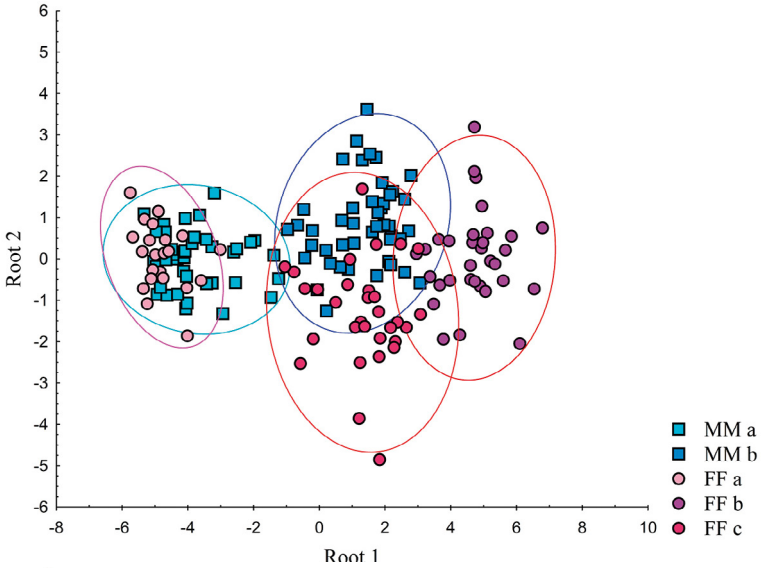


Рис. 2. Розподіл нестатевозрілих особин жаби трав'яної у просторі значень перших двох канонічних змінних (Root1 та Root2), розрахованих за 26 морфометричними ознаками (MM a — L = 29,87 мм; MM b — L = 46,22 мм; FF a — L = 26,40 мм; FF b — L = 57,49 мм; FF c — L = 44,45 мм), де MM — самці, FF — самиці.

Fig. 2. Distribution of sexually immature individuals of the common frog in the space of values of the first two canonical variables, calculated according to 26 morphometric characters (MM a — L = 29.87 mm; MM b — L = 46.22 mm; FF a — L = 26.40 mm; FF b — L = 57.49 mm; FF c — L = 44.45 mm), where MM — males, and FF — females.

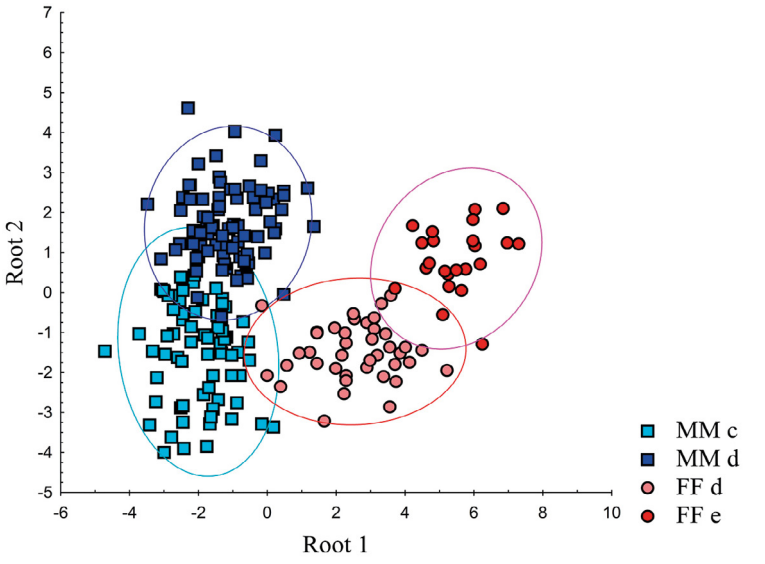


Рис. 3. Розподіл статевозрілих особин жаби трав'яної у просторі значень перших двох канонічних змінних (MM c — L = 62,54 мм; MM d — L = 74,82 мм; FF d — L = 70,68 мм; FF e — L = 85,13 мм) , де MM — самці, а FF — самиці.

Fig. 3. Distribution of sexually mature common frog individuals in the space of values of the first two canonical variables (MM c — L = 62.54 mm; MM d — L = 74.82 mm; FF d — L = 70.68 mm; FF e — L = 85.13 mm) where MM — males, and FF — females.

Внутрішньопопуляційна диференціація жаби трав'яної за сукупністю ознак

Результати дискримінантного аналізу представлено на діаграмі розсіювання самців (juvenis, subadultus) і самиць (juvenis, subadultus I, subadultus II) у просторі значень перших двох канонічних змінних. Розподіл нестатевозрілих самців (MM) і самиць (FF) трав'яної жаби у просторі значень першої та другої канонічних змінних показав, що вздовж першої канонічної осі спостерігається збільшення лінійних розмірів тіла — від ювенільних (juvenis) особин до напівдорослих (subadultus), а уздовж другої — часткова диференціація самців і самиць за пропорціями тіла в групі subadultus — починають формуватись статеві відмінності (див. рис. 2).

При цьому, по першій осі найбільше відрізняються між собою самиці групи juvenis та subadultus II (SqMD = 93,93) а також juvenis та subadultus I (SqMD = 41,13). Молоді та напівдорослі самці відрізняються у меншій мірі (SqMD = 28,11). Найбільший внесок у диференціацію розмірно-вікових груп уздовж першої канонічної вісі зареєстровано за наступними параметрами — довжина тіла (0,850) і голови (0,818), ширина голови (0,743), довжина передньої лапки (0,778) та пальця на ній (0,779), довжина гомілки (0,805), додаткової гомілки (0,757) та стопи (0,800).

Уздовж другої канонічної осі самці й самиці диференціювались за пропорціями передніх (A., H., Cr.a.c.) і задніх (F., T., L.t., L.p.) кінцівок (рис. 2). Узагальнені відмінності між самцями «subadultus» і самицями «subadultus-I» (SqMD = 4,77) та «subadultus-II» (SqMD = 14,43) значно менші в порівнянні з віковими відмінностями.

Діаграма розсіювання статевозрілих самців і самиць (adultus I та adultus II) у просторі значень перших двох канонічних змінних представлена на рис. 3. За значеннями першої канонічної змінної максимально відрізняються самці adultus I від самиць adultus II (SqMD = 62,95) а також самці adultus II від самиць adultus II (SqMD = 46,34). Сутність цих відмінностей полягає у тому, що самиці у порівнянні з самцями характеризуються більшими значеннями 22-х параметрів тіла, крім довжини плеча (H.), довжини передпліччя (A.), ширини зап'ястка (Lt.m.) та діаметра ліктьового суглоба (Cr.a.c.).

Уздовж другої канонічної змінної і самиці (SqMD = 16,34) і самці (SqMD = 11,56) диференціювались за розміром тіла. Найвагоміший внесок у відмінності по другій канонічній осі відмічено за довжиною тіла (0,728), плеча (0,792), передпліччя (0,728), гомілки (0,752), стопи (0,707), а також за діаметром ліктьового суглоба (0,842) (див. рис. 3).

За результатами нашого дослідження статеві відмінності трав'яної жаби (за порівнянням середніх значень 26 морфометричних ознак, t-критерій Стьюдента) Карпатського регіону виявилися більш вираженими в кожній розмірно-віковій групі порівняно з трав'яною жабою з центрального регіону України (Київська, Житомирська та Вінницька області) [Peskov *et al.* 2017]. Також наші результати відрізняються від даних, які були отримані Ю. А. Кабардиною з московської популяції трав'яної жаби [Kabardina 2002]. За її даними у групі цьогорічок самці (L = 12–14,5; $L_{сер.}$=13,53 мм) практично однакові з самицями (L = 12,3–15; $L_{сер.}$ = 13,38 мм) за довжиною тіла. Довжина тіла статевонезрілих самців (L = 23–49,9; $L_{сер.}$ = 38,34 мм) практично не відрізняється від такої у самиць (23–49,8; $L_{сер.}$ = 39,27 мм). У віковій групі дозріваючих жаб відмінності за довжиною тіла між самцями (L = 50–59,9; $L_{сер.}$ = 55,52 мм) і самицями (L = 50–59,6; $L_{сер.}$ = 54,67 мм) також не вірогідні. Дорослі статевозрілі самиці (L = 60–85; $L_{сер.}$ = 69,68 мм) дещо крупніші за самців своєї вікової групи (L = 60–86,3; $L_{сер.}$ = 68,26 мм), але відмінності статистично не вірогідні. За нашими даними, цьогорічки (juvenis) — це особини, які не зимували взагалі (0+), при цьому самці за довжиною тіла (24,6–37,5 мм; $L_{сер.}$ = 29,87 мм) високо вірогідно ($t = 4.50$; $p < 0.001$) крупніші за самиць (23,2–32,7 мм; $L_{сер.}$ = 26,40 мм). Але вже в групі напівдорослих (subadultus) жаб спрямованість статевого диморфізму за довжиною тіла повністю змінюється — самиці стають вірогідно крупніші за самців, що ще більше посилюється у дорослих статевозрілих особин (табл. 3). В обох статей темпи росту з віком (по досягненню статевої зрілості) уповільнюються, проте у самців значно швидше, ніж у самиць. Цілком ймовірним є припущення, що статева зрілість багатьох видів тварин зумовлюється досягненням певного мінімального розміру тіла, а не віку [Gibbons & McCarthy 1984].

Вираженість та спрямованість статевих відмінностей у ювенільних та молодих трав'яних жаб підтверджує літературні дані про те, що самці безхвостих амфібій ростуть і фізіологічно дозрівають швидше за самиць, тому починають розмножуватись на 1-2 роки раніше. Самиці, які ростуть повільніше і дозрівають пізніше, долучаються до розмноження більш крупними за розмірами і старшими за віком [Miaud *et al.* 2006; Reminnyi 2007]. Більш крупні розміри тіла у дорослих статевозрілих самиць трав'яної жаби у порівнянні з самцями, на думку С. М. Ляпкова [Lyapkov 2005], пояснюються як дією природного добору на плодючість, так і більшим рівнем їхнього виживання. Менші розміри дорослих самців визначаються обмеженістю у їх рості внаслідок накопичення резервних жирів в період статевого дозрівання і дією негативних факторів під час розмноження.

Вік статевої зрілості також тісно пов'язаний із варіаціями тривалості сезону активності на різних широтах або висотах, тому що при коротшому сезоні потрібно більше років, щоб досягти дорослого стану. Закономірно, що ті особини, які розвиваються при довшому річному сезону активності, будуть рости швидше й матимуть більший розмір тіла [Karl & Fischer 2009; Patrelle *et al.* 2012; Cogălniceanu *et al.* 2017]. При цьому, зі зменшенням сезону активності у *Rana temporaria* збільшується не тільки вік статевої зрілості, а й тривалість життя та гранична довжина тіла [Miaud *et al.* 1999].

Висновки

1. За результатами кластерного аналізу мінливості абсолютних значень 26 морфометричних ознак самці (n = 238) диференціювалися на чотири групи (субкластери), а самиці (n = 148) — на п'ять субкластерів, які ми віднесли до трьох розмірно-вікових груп — juvenis (молоді), subadultus (напівдорослі) та adultus (дорослі).
2. В пізньому онтогенезі трав'яної жаби узагальнені статеві відмінності зростають із збільшенням віку особин: juvenis — SqMD = 2,36, subadultus — SqMD = 4,77, adultus — SqMD = 22,08. При цьому не тільки збільшується вираженість статевих відмінностей, також суттєво змінюється їхня спрямованість.
3. За нашими даними, цьогорічки (juvenis) — це особини, які не зимували взагалі (0+), при цьому самці за довжиною тіла (24,6–37,5 мм; $L_{сер.}$ = 29,87 мм) високо вірогідно (t = 4,50; p < 0.001) крупніші за самиць (23,2–32,7 мм; $L_{сер.}$ = 26,40 мм). Але вже в групі напівдорослих (subadultus) жаб спрямованість статевого диморфізму за довжиною тіла повністю змінюється — самиці стають вірогідно крупніші за самців, що ще більше посилюється у дорослих статевозрілих особин.
4. З використанням методу скелетохронології в західноукраїнській популяції трав'яної жаби було виявлено наявність «швидкорослих» особин, які були статевозрілими у віці 2+. Дана онтогенетична стратегія зустрічається в природних популяціях й інших видів жаб та характеризується відносно високою швидкістю росту та раннім статевим дозріванням.
5. Статеві відмінності в межах кожної розмірно-вікової групи серед популяцій трав'яної жаби різних географічних регіонів виявляються більш вираженими у напрямку з північного сходу на південний захід України.

Подяки

Робота виконана у рамках наукової теми ННПМ НАН України «Фауністичні зміни та еко-морфологічні адаптації в модельних групах хребетних і безхребетних тварини України та деяких інших територій Євразії»» (№ ДР 0120U100452). Автори вдячні колегам, які сприяли розвитку цього дослідження, а також рецензентам рукопису за важливі коментарі та слушні зауваження.

References

Augert, D., P. Joly. 1993. Plasticity of age at maturity between two neighboring populations of the common frog (R. temporaria L.). *Canadian Journal of Zoology*, **71** (1): 26–33. https://doi.org/10.1139/z93-005

Castanet, J., I. Smirina. 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol.*, **11**: 191–196.

Cogălniceanu, D., R. I. Băncilă, R. Plăiaşu, D. Roşioru, J. Merila. 2017. Small-scale spatial and temporal variation of life-history traits of common frogs (Rana temporaria) in sub-Arctic Finland. *Polar Biology,* **40**: 1581–1592. https://doi.org/10.1007/s00300-017-2081-8
Gibbons, M. M., T. K. McCarthy. 1984. Growth, maturation and survival of frogs R. temporaria L. *Holarctic Ecology* **7**:419–427. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1984.tb01143.x
Halafyan, A. A. 2007. *STATISTICA 6. Statistical Data Analysis: Textbook.* Binom, Moskva, 1–512. [In Russian]
Kabardina, Yu. A. 2002. Formation of interspecies differences in morphometric characteristics of common, *Rana temporaria*, and moor, *Rana arvalis*, frogs. *Zoologicheskii zhurnal*, **81** (2): 221–233. [In Russian]
Karl, I., K. Fischer. 2009. Altitudinal and environmental variation in lifespan in Copper butterly *Lycaena tityrus*. *Functional Ecology,* **23**: 1132–1138. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01607.x
Kleynenberg, S. E., E. M. Smirina. 1969. On the method of determining the age of amphibians. *Zoologicheskii zhurnal*, **48** (7): 1070–1094. [In Russian]
Kurtiak, F. F., L. V. Krulko. 2008. Diagnosis of species of the genus Rana Linnaeus, 1758 (Amphibia, Anura, Ranidae) from the territory of Transcarpathia. *Naukovyi Visnyk Uzhhorodskoho universytetu. Seriia Biolohiia,* **22**: 224–232. [In Ukrainian]
Kuzmin, S. L. 2012. *Amphibians of the Former USSR. 2-e ed.* Moskva, KMK, 1–370. [In Russian]
Laugen, A. T., A. Laurila, K. I. Jönsson, F. Söderman, J. Merilä. 2005. Do common frogs (R. temporaria) follow Bergmann's rule? *Evolutionary Ecology Research,* **7**: 717–731.
Leclair M.H., R. Jr. Leclair, J. Gallant. 2005. Application of skeletochronology to a population of Pelobates cultripes (Anura: Pelobatidae) from Portugal. *Journal of Herpetology,* **39**: 199–207. https://doi.org/10.1670/174-04A
Lyapkov, S. M. 1997. Variability in growth rates of common frogs (Rana temporaria) and moor frogs (Rana arvalis) in the first years of terrestrial life. *Zoologicheskii zhurnal*, **76** (2): 199–205. [In Russian]
Lyapkov, S. M. 2005. Sexual dimorphism in brown frogs: differences in body size and demographic characteristics. In: *Evolutionary Factors in the Formation of the Diversity of the Animal World*. KMK, Moskva, 297–310. [In Russian]
McCreary, B., C. A. Pearl, M. J. Adams. 2008. *A Protocol for Aging Anurans Using Skeletochronology*. U.S. Geological Survey Open File Report, 1–38. https://doi.org/10.3133/ofr20081209
Miaud, C., R. Guyétant, J. Elmberg. 1999. Variations in life-history traits in the common frog (R. temporaria, Aphibia: Anura): aliterature review and new data from the French Alps. *Journal of Zoology,* **249**: 61–73. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb01060.x
Patrelle, C., M. B. Hjernquist, A. Laurila, F. Soderman, J. Merila. 2012. Sex differences in age structure, growth rate and body size of common frogs Rana temporaria in the subarctic. *Polar Biology*, **35**: 1505–1513. https://doi.org/10.1007/s00300-012-1190-7
Peskov ,V. N., A. Y. Malyuk, N. A. Petrenko. 2017. Expression, direction and structure of sexual differences in amphibians and reptiles, on example of Rana temporaria Linnaeus, 1758 and Lacerta viridis (Laurenti, 1768). *Zbirnyk Prats Zoolohichnoho Muzeiu,* **48**: 54-69. [In Russian]
Peskov, V. N., N. A. Petrenko, V. Y. Reminnyi. 2019. Size-at-age variability and sexual dimorphism of morphometric characteristics in the late ontogenesis of the marsh frog Pelophylax ridibundus (Anura, Ranidae) from territory of Crimea. *Vestnik zoologii*, **53** (4): 325–334. https://doi.org/10.2478/vzoo-2019-0031
Peskov, V. N., Y. M. Kotserzhynskaia, V. V. Manylo, E. M. Pysanets. 2004. Morphological differentiation and diagnosis of brown frogs Rana arvalis, R. temporatia and R. dalmatina (Amphibia, Ranidae) from the territory of Ukraine. *Vestnik Zoologii*, **38** (6): 29-40. [In Russian]
Pysanets, Y. M. 2007. *Amphibians of Ukraine (a Guide to Identifying Amphibians of Ukraine and Neighboring Countries).* Vydavnytstvo Raievskoho, Kyiv, 1–192. [In Ukrainian]
Pysanets, Y. 2014. *Amphibians of Eastern Europe. Part II. Order Tailless.* National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Kyiv, 1–192. [In Ukrainian]
Pysanets, Y., O. Kukushkin. 2016. *Amphibians of Crimea.* National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Kyiv, 1–320. [In Ukrainian]
Reminnyi, V. Y. 2007. Age structure of the reproductive part of the population of marsh frogs Pelophylax ridibundus (Ranidae Amphibia). *Zbirnyk Prats Zoolohichnoho Muzeiu,* **39**: 63–68. [In Ukrainian]
Szczerbak, N. N., M. I. Scherban. 1980. *Amphibians and Reptilians of Carpathian.* Naukova dumka, Kyiv, 1–268. [In Russian]
Shabanov, D. A., A. V. Korshunov, M. A., Kravchenko, E. V. Meleshko, A. V. Shabanova, E. E. Usova. 2014. Intra-population ontogenetic strategies of precocity and stunting: definition using the example of tailless amphibians. *Visnyk Kharkivskoho Natsionalnoho Universytetu imeni V. N. Karazina,* (1126): 138–147. [In Russian]
Sinsch, U. 2015. Review: Skeletochronological assessment of demographic life-history traits in amphibians. *Herpetological Journal,* **25**: 5–13.
Smirina, E. M. 1980. On the rate of growth and survival of common frogs (Rana temporaria) in the first years of life. *Zoologicheskii zhurnal,* **12** (59): 1831–1840. [In Russian]
Smirina, E. M. 1989. The method of determining the age of amphibians and reptiles by bone layers. In: *Rukovodstvo po Izucheniyu Zemnovodnyih i Presmyikayuschihsya*. VII Vsesoyuznaya Gerpetologicheskaya Konferentsiya, 144–153. [In Russian]
Wagner, A., R. Schabetsberger, M. Sztatecsny, R. Kaiser. 2011. Skeletochronology of phalanges underestimates the true age of long-lived Alpine newts (*Ichthyosaura alpestris*). *Herpetological Journal,* **21**: 145–148.

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 187–201
https://doi.org/10.53452/gb2515

Amphibians of the genus *Rana* in the steppe zone of Ukraine: population status, distribution, and ecological features

Nataliia Suriadna[1], Halyna Mykytynets[2]

[1]Melitopol Insitute of Ecology and Social Technologies of the University 'Ukraine' (Kyiv, Ukraine)
[2] Pryazovsky National Nature Park (Melitopol, Ukraine)

article info

key words

Rana, distribution limits, refugia, habitats, reproduction, population characteristics

correspondence to

Nataliia Suriadna; Melitopol Institute of Ecology and Social Technologies of the University 'Ukraine', 1G Horiva Street, Kyiv, 04071 Ukraine;
Email: suriadna@gmail.com;
orcid: 0000-0002-0681-4465

article history

Submitted: 07.09.2022. Revised: 13.12.2022. Accepted: 30.12.2023

cite as

Suriadna, N., H. Mykytynets. 2023. Amphibians of the genus *Rana* in the steppe zone of Ukraine: population status, distribution, and ecological features. *GEO&BIO*, **25**: 187–201. [In English, with Ukrainian summary]

abstract

Frogs of the genus *Rana* Linnaeus, 1758 are represented in the steppe zone of Ukraine by their southernmost populations. The distribution of brown frogs in the steppe zone of Ukraine is closely related to the floodplain forests of major rivers (Dnipro, Dnister, Danube, Southern Bug, Oril, Samara, Donets, etc.). The paper presents for the first time data on the distribution, ecological and population features, habitats, specifics of reproduction and development of brown frogs. New habitats of *R. arvalis* were found in the floodplain habitats of the lower reaches of the Dnipro River in Kherson Oblast and populations were confirmed in Dnipropetrovsk and Kirovohrad oblasts. The southern border is intrazonal. The new southernmost localities are described from Kherson Oblast (the villages of Pravi Solontsi and Krynky). The habitats belong to forest type habitats (G). The mean abundance of frogs is 5–10 individuals per 1 km of route and can reach 50 individuals per 10 m2 during the spawning season (Black Forest Reserve, Kirovohrad Oblast). The breeding season is in late March to early April at air temperatures of +3–4 to 8–12°C and water temperatures of +7–9°C. The mating process is short. The Dnipro isolates of *R. arvalis* may be of relict nature, form a series of refugia and be of important historical and indicator value. Given the overall reduction in the range of *R. arvalis* within its core area, active populations in the south can be valuable reserves for the conservation of the species and the sustainability of steppe biodiversity. Two other species, *R. temporaria* and *R. dalmatina*, were not found and their habitat within the steppe zone has not yet been confirmed. As typical forest species, they are common closer to the forest-steppe zone. Given the current state of brown frog populations in the steppe zone of Ukraine, their low numbers and isolation, they need regional protection along with their habitats. The issue of determining the origin of the identified populations in order to form an idea of the historical and genetic value of the southernmost populations of brown frogs in Ukraine remains promising.

© 2023 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Licence (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Земноводні роду *Rana* степової зони України: стан популяцій, поширення та особливості екології

Наталія Сурядна, Галина Микитинець

Резюме. Жаби роду *Rana* Linnaeus, 1758 представлені у степовій зоні України своїми найпівденнішими популяціями. Поширення бурих жаб у степовій зоні України тісно пов'язане з заплавними лісами крупних річок (Дніпро, Дністер, Дунай, Південний Буг, Оріль, Самара, Сіверський Донець та ін.). В роботі вперше наводяться дані про поширення, еколого-популяційні особливості, оселища, специфіка розмноження та розвитку бурих жаб. Виявлені нові місця мешкання *R. arvalis* в заплавних біотопах пониззя Дніпра Херсонської області та підтверджені популяції в Дніпропетровській та Кіровоградській областях. Південна межа виду має інтрозональний характер. Нові найпівденніші локальні місця описані з Херсонщини (с. Праві Солонці та с. Кринки, Олешшя). Оселища відносяться до біотопів лісового типу (G). Чисельність в середньому складає 5–10 особин на 1 км маршруту і може досягати 50 ос. на 10 м^2 у період нересту (урочище «Чорний Ліс», Кіровоградщина). Період розмноження — кінець березня або початок квітня при температурі повітря +3–4 до 8–12° С, води +7–9°С. Парування короткотривале. Середня кількість ікринок в кладці — 1236 штук. Придніпровські ізоляти, можуть мати реліктову природу, формувати серію рефугіумів та мати важливе історичне та індикаторне значення. Враховуючи загальне скорочення ареалу *R. arvalis* в межах основного ареалу, дієві популяцій півдня можуть бути цінними резерватами збереження виду та сталості біорізноманіття степової зони. Два інших види — *R. temporaria* та *R. dalmatina* не знайдені і їх мешкання в межах степової зони нами поки не підтверджене. Як типові лісові види поширені ближче до лісостепової зони. Враховуючи сучасний стан популяцій бурих жаб степової зони України, їх малочисельність і ізольованість, вони потребують регіональної охорони разом з оселищами. Нові знахідки, узагальнені та підтверджені існуючі місця мешкання, дозволили розширити наші уявлення про ареал та просторову специфіку бурих жаб степової зони. Перспективним залишається питання визначення походження південних популяцій методами фітогеографії задля формування уявлення про історико-генетичну цінність південних популяцій бурих жаб України.

Ключові слова: *Rana,* межі поширення, рефугіуми, біотопи, розмноження, популяційні особливості.

Адреса для зв'язку: Наталія Сурядна; Мелітопольський інститут екології та соціальних технологій Університету «Україна», вул. Хорива 1г, Київ 04071 Україна; Email: suriadna@gmail.com; orcid: 0000-0002-0681-4465

Introduction

The dynamics of habitats in time and space, relict populations, ancestral species, probable refugia or simply isolates—all these gain new significance as relevant findings are expanded. Range boundaries and the presence of typically forest-dwelling species in the steppe always arouse interest in their evolutionary biogeography and prospects for further existence [Zagorodniuk 2019; 2020]. Such habitats can be important population niches or reserves for endangered species with a pronounced tendency to shrink their ranges, as well as an important core of species and genetic diversity.

The trend of amphibian range reduction and extinction is threatening worldwide. Forty-one percent (35–50%) of amphibian species are threatened with extinction, and almost 50% of species show a decline in numbers [Sillero *et al.* 2014]. The alleged causes of this decline are related to anthropogenic impacts, habitat degradation, climate change, and infectious diseases of amphibians [Stuart *et al.* 2004; Araújo *et al.* 2006; Grant *et al.* 2016].

One of them is the genus *Rana* Linnaeus, 1758, which in Ukraine is represented by three species: *Rana temporaria* Linnaeus, 1758, *Rana arvalis* Nilsson, 1842 and *Rana dalmatina* (Fitzinger in Bonaparte, 1839). The southern limit of distribution of these species is in the steppe zone with local populations that may have unique origins or currently unknown routes of dispersal.

The first mention of brown frogs in the steppe zone is given in the works of O. Brauner [Brauner 1903, 1906]. However, the latest information on amphibians of Ukraine [Pysanets 2014] indicates that grass and quick frogs are practically absent in the steppe zone, and the sharp-toothed frog was recorded locally in the lower reaches of the Dnipro River, without identifying specific locations and with the assumption that they are extinct.

The earliest occurrences of brown frogs, in particular *R. arvalis* in Eastern Europe, are also reported from steppe faunas, while later occurrences belong to both typical forest and steppe faunas. This may indicate the historical value of steppe populations. There is evidence of a high level of genetic variation in *R. arvalis*, which is typical for areas that correspond to refugia [Babik *et al.* 2004; Roček & Šandera 2008].

Brown frog populations, their ecological characteristics, development, habitat features and distribution are studied by our colleagues from other parts of the range within Ukraine [Tkachenko 2007; Smirnov & Skilsky 2011; Smirnov & Buchko 2018].

The aim of the present study is to describe, confirm and summarise the distribution pattern, ecological features of brown frog populations, and to find out the habitat specificity of the studied species in the steppe zone of Ukraine.

Study area

The northern boundary of the steppe zone, according to the physical and geographical zoning [Marynych & Shyshchenko 2006], runs along the line of the following settlements: north of Velyka Mykhailivka, Shyriaieve (Odesa Oblast) through Pervomaisk (Mykolaiv Oblast), north of Novoukrainka, Kropyvnytskyi through Znamianka (Kirovohrad Oblast), Onufriivka along the Vorskla River to Kobeliaky and Novi Sanzhary (Poltava Oblast), north of Krasnohrad through Balakliia (Kharkiv Oblast) along the Oskil River to the state border. The boundary of the steppe zone was refined on the basis of geobotanical zoning [Didukh & Sheliag-Sosonko 2003].

The present research covers almost the entire steppe zone, which includes several administrative regions of Ukraine, namely most of Odesa, Mykolaiv, Kherson, Zaporizhzhia, Dnipropetrovsk, Donetsk, Luhansk, southern part of Kirovohrad, Poltava, and Kharkiv oblasts. The main focus was on areas of the steppe zone where the remnants of natural forests along the valleys of the Dnipro, Oril, Samara, Dnister, Danube, Southern Bug, and Donets rivers and the remaining forests on the border with the forest-steppe were preserved.

Materials and Methods

The period of research was quite long, starting in the late 1990s. Standard field research methods were used in the work [Pysanets & Suriadna 2007]. The main emphasis was on *R. arvalis* populations, as they were found and studied in this work. The characteristics of *R. temporaria* and *R. dalmatina* are summarised from the literature.

The material of the work comprised 220 individuals, including 88 (27 ♂, 45 ♀, 16 juv.) of *R. arvalis* recorded by us in Kherson, Dnipropetrovsk, and Kirovohrad oblasts, as well as 132 individuals of all three species from the collections of the Department of Zoology at the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (NMNH-z) [Mykytynets 2010; Suriadna & Pysanets 2010]. We also recorded 14 clutches and a total of more than 22 thousand eggs. Materials from open databases (https://ukrbin.com (UkrBIN), https://www.inaturalist.org (iNaturalist)), oral reports of colleagues and literature data were used. The detailed cadastral description of the finds is provided in accordance with the current administrative division of Ukraine (Figs 1–2). Mapping was performed using QGIS.

Several approaches were used to count clutches, depending on the conditions and circumstances. Most often, pairs were captured, then the eggs laid in the morning were counted, the animals were released and the clutches returned to the water bodies. This is how we analysed 10 clutches from the Black Forest tract (Kirovohrad Oblast). When clutches were found in small clusters, they were carefully removed from the water and the number of eggs was counted (near the village of Mykolaivka, Dnipropetrovsk Oblast). We also used the volumetric weight method, in particular, weighed the entire mass of eggs laid, counted the number of eggs per 100 g of clutch and recalculated the approximate number of eggs for the entire weight of the clutch (near the village of Pravi Solontsi, Kherson Oblast). All frogs and clutches were carefully returned to the place of discovery. Egg development,

metamorphosis, hatching percentage, mortality, and other parameters were studied in the laboratory. The development of *R. arvalis* was monitored for three months from 23 March to early June 2017 (n = 471 eggs). The frogs that underwent metamorphosis were returned to the natural environment.

The habitat characterisation was based on the classification of habitats of the steppe zone of Ukraine with a brief description and corresponding codes [Didukh *et al.* 2020]. Information on phenology and water parameters (air, water, soil temperature, pH, and salinity) were determined using standard alcohol thermometers and an AZ-86021 oximeter/pH meter.

Cadastral characteristics of the study material and survey data

Rana arvalis Nilsson, 1842 (see: Fig. 1)

Original data: *Dnipropetrovsk Oblast,* Dnipro Raion: (*1*) near Pidhorodne, date of registration—11.04.2007, time of registration—15.00–16.00, 3 specimens (3♂), coordinates—48.566833, 35.013056 (hereafter accordingly); (*2*) near Obukhivka, 11–12.04.2007, 10.00–11.00, 2 (1♀, 1♂), 48.535833, 34.810350; (*3*) Dnipro–Oril Nature Reserve, near Obukhivka, 07.04.2012, 14.00–15.00, 2 (2♂), 48.521500, 34.817000; (*4*) near Mykolaivka, 09.04.2012, 10.00–11.00, 1 (1♂), one clutch of 2865 eggs, 48.520189, 34.734725. *Kirovohrad Oblast,* Kropyvnytskyi Raion: (*5–7*) Black Forest protected tract, near Vodiane: (*5*) 19–20.05.2012, 4 (1♀, 2♂, 1 juv), 48.774991, 32.545702; (*6*) 06–07.04.2013, 20.00–21.00, 29 (10♀, 19♂), 10 clutches (consisting of 887, 914, 918, 1153, 1197, 1213, 1280, 1447, 1579, and 1774 eggs, respectively), 48.774444, 32.545556; (*7*) 07.04.2013, 10.00–11.00, 48.776694, 32.543000. *Kherson Oblast,* Kherson Raion, near Pravi Solontsi: (*8*) 03–04.11.2013, 16 (6♀, 2♂, 8 juv), 46.576139, 32.655778; (*9*) 03–04.10.2016, 13.00–14.00, 9 (1♀, 3♂, 5 juv), 46.568611, 32.661917; (*10*) 23.03.2017, 20.00–22.00; 05.11.2021, 14.00–15.00, 6 (2♀, 5♂), several clutches with a total volume of up to 6.5–7.5 thousand eggs, 46.567333, 32.657417; (*11*) 06–07.05.2017, 9 (3♀, 4♂, 2 juv), 46.567984, 32.660623; (*12*) near Krynky, 04.10.2016, 6 (3♀, 3♂), 46.744500, 33.098917.

Literature, collections, and other data: *Dnipropetrovsk Oblast,* Novomoskovsk Raion: (*13*) near Vasylivka (Samara Forest), 6–7.04.2013, 48.704219, 35.540652 (Facebook message); (*34*) near Kozachy Gai [NMNH-z], 48.411468, 35.634329. Dnipro Raion: (*32*) near Obukhivka, Dnipro–Oril Nature Reserve [NMNH-z], 48.517178, 34.817089; (*33*) Dnipro City, 48.467939, 35.10205 [Bulakhov 2005]; *Luhansk Oblast*, Siverodonetsk Raion: (*14*) Holykove, 06.06.2010, 49.145048, 38.170731 (iNaturalist); (*15*) Lake Kleshnia, near Syrotyne, June 2007, 48.901719, 38.512866 (personal message from Igor Zagorodniuk). *Donetsk Oblast*, Kramatorsk Raion, Holy Mountains National Nature Park [UkrBIN]: (*16*) near Pyskunivka, 48.884937, 37.861476; (*17*) near Pryshyb, 49.020573, 37.666530; (*18*) near Sosnove, 49.063282, 37.499010; (*19*) near Staryi Karavan, 48.921884, 37.763798; (*20*) near Sviatohirsk, 49.026977, 37.546771. *Kharkiv Oblast,* Izium Raion: (*21*) near Synycheno, 49.101428, 37.409904 [UkrBIN]. *Mykolaiv Oblast*, Pervomaisk Raion: (*22*) Pervomaisk, 48.046996, 30.847182 [Goncharenko 2002; Pysanets 2014]; (*23*) near Kryve Ozero, 47.945834, 30.342572 [NMNH-z]; (*24*) near Krymka, 47.934234, 30.760798 [Goncharenko 2002, NMNH-z]. *Odesa Oblast,* Izmail Raion: (*25*) Danube Delta, 45.427761, 29.492952 [Kotenko 1999; Pysanets 2007, 2014]. *Kherson Oblast,* Kherson Raion: (*26*) near Antonivka, 46.673975, 32.775929 [NMNH-z]; (*27*) near Bilozerka, 46.639897, 32.449660 [NMNH-z]; (*28*) near Hola Prystan, asphalt plant, 16.04.2004, 46.505962, 32.483901 [NMNH-z, Suriadna & Pysanets 2010; Pysanets 2014]. *Poltava Oblast*, Kremenchuk Raion: (*29*) Gunky, 49.247500, 33.565556 [Manilo & Radchenko 2008]; Poltava Raion: (*30*) basin of the Vorskla River near Bilyky, 49.251111, 34.282222 [NMNH-z]; *Kirovohrad Oblast,* Kropyvnytskyi Raion: (*31*) near Znamianka, Black Forest protected tract, 48.735859, 32.586865 [NMNH-z].

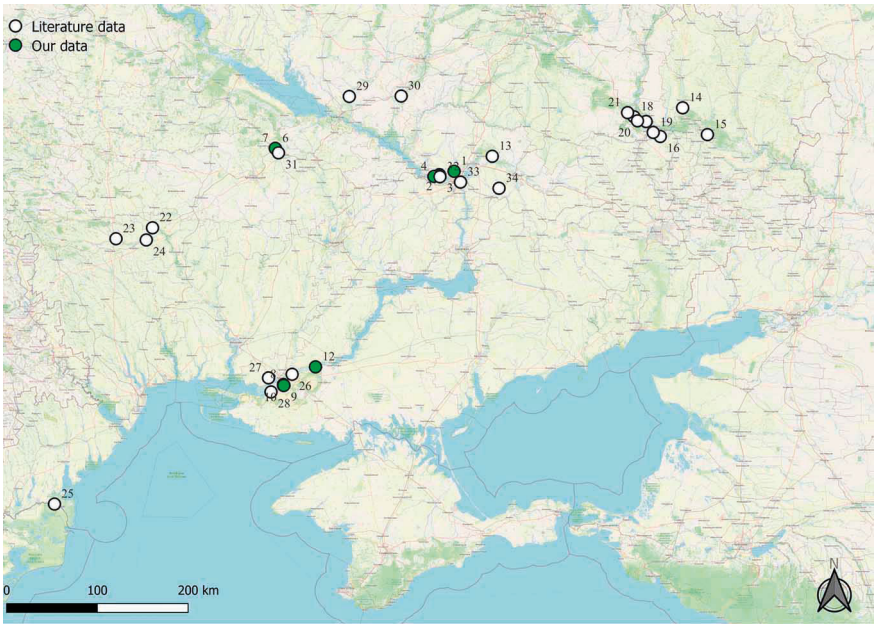


Fig. 1. Record localities of *Rana arvalis* in the steppe zone of Ukraine (notation in the text).

Рис. 1. Місця знахідок *Rana arvalis* в межах степової зони України (позначення в тексті).

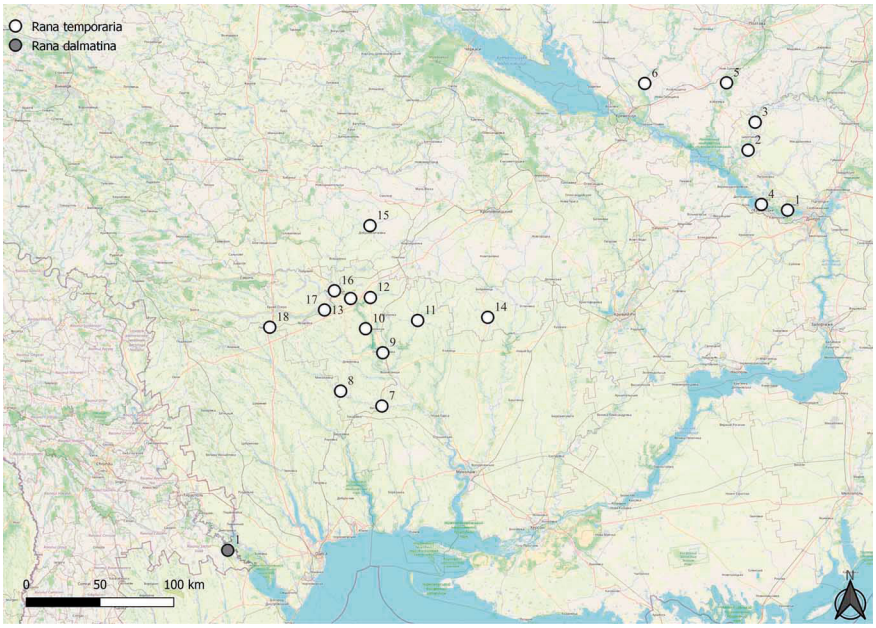


Fig. 2. Record localities of *R. temporaria* and *R. dalmatina* in the steppe zone of Ukraine (notation in the text).

Рис. 2. Місця знахідок *R. temporaria* та *R. dalmatina* в межах степової зони України (позначення в тексті).

Rana temporaria (Linnaeus, 1758) (Fig. 2)

Original data: we do not have our own data from the steppe zone.

Literature, collections, and other data: *Dnipropetrovsk Oblast,* Dnipro Raion: (*1*) Dnipro–Oril Nature Reserve, 48.517178, 34.817089 [Bulakhov *et al.* 2007]; (*2*) near Mohyliv, 48.864237, 34.471122 [Bulakhov *et al.* 2007]; (*3*) valley of the Oril River near Babaikivky, 49.025167, 34.533063 [Bulakhov *et al.* 2007]; (*4*) the upper reaches of the Zaporizhzhia (Dnipro) Reservoir, 48.550373, 34.587888 [Bulakhov *et al.* 2007]; *Poltava Oblast,* Poltava Raion: (*5*) basin of the Vorskla River Bilyky, 49.251111, 34.282222 [NMNH-z]; Kremenchuk Raion: (*6*) Hunky, 49.247500, 33.565556 [Pysanets 2014]; *Mykolaiv Oblast*, Voznesensk Raion: (*7*) valley of the Chichiklia River near Mykolaivka, 47.387778, 30.975556 [Goncharenko 2002; Pysanets 2014]; (*8*) Chichiklia River, 47.455698, 30.901650 [Goncharenko 2002]; (*9*) Oleksandrivka, 47.682337, 31.271123 [Goncharenko 2002]; (*10*) Bohdanivka, 47.824183, 31.120038 [Goncharenko 2002]; (*11*) Bratske, 47.872529, 31.576594 [Goncharenko 2002]; Arbuzyn Raion: (*12*) Blagodatne, 48.007299, 31.162140 [Goncharenko 2002]; (*13*) basin of the Southern Bug River, 48.001607, 30.989536 [Goncharenko 2002]. *Kirovohrad Oblast:* (*14*) Hromokliia River, 47.891054, 32.190148 [Goncharenko 2002]; (*15*) Novoukrainsk Raion, 10 km north of Dobrovelychkivka, 48.427056, 31.158837 [NMNH-z]; Pervomaisk Raion: (*16*) Pervomaisk, 48.046996, 30.847182 [Goncharenko 2002; Pysanets 2014]; (*17*) near Krymka, 47.934234, 30.760798 [Goncharenko 2002]. *Odesa Oblast*, Podilsk Raion: (*18*) Liubashivka [Goncharenko 2002].

Rana dalmatina (Fitzinger in Bonaparte, 1839) (see: Fig. 2)

Original data: no data available from the steppe zone.

Literature, collections, and other data: (*1*) Moldova, Ştefan Vodă District, near Olănești, 46.504135, 29.912574 [Reminnyi 2007; Pysanets & Reminnyi 2008; Pysanets 2014].

Results

New finds of brown frogs in the steppe zone in southern Ukraine, which may play an important role in the evolutionary history of the genus, are identified and described. The existence of other habitats of brown frog populations in the steppe zone was reliably confirmed. The ecological features are described, the distribution pattern is determined, and the southern limits of the species' range are analysed. The paper presents important data from primary surveys.

Description of findings of brown frogs in the steppe zone of Ukraine

Long-term expedition surveys allowed us to discover *R. arvalis* in floodplain forests of the lower Dnipro River. This article describes these southernmost locations for the first time. In autumn 2013, we found *R. arvalis* in the vicinity of Pravi Solontsi in Kherson Oblast. This was confirmed in October 2016, spring 2017, and November 2021 (Fig. 1, *8–11*). They are found mainly in floodplain forest

habitats, in litter or in dense herbaceous vegetation (Fig. 3, top row). Several spawning grounds with clutches were also found here, measuring approximately 50 x 20 m and up to 0.5 m deep. Depending on the season, different water levels were observed. We found *R. arvalis* on each expedition, including during spawning, indicating the relative resilience of this southern population.

The second, no less important southern find of *R. arvalis* is an island between the Krynka and Konka rivers near the village of Krynky. In October 2016, six individuals were found here on the forest floor (Fig. 1, *12*; Fig. 3, second row). Over the next four years (2017–2020), we were unable to find them here. According to Y. Roman (pers. com.), he first found *R. arvalis* in Krynky in 1999.

Important *R. arvalis* sites to the north were also confirmed. In 2007–2012, single individuals of *R. arvalis* were found in four localities in Dnipropetrovsk Oblast (Fig. 3, third row). As it was early April, all of them were in water bodies with abundant vegetation. Mostly males were counted (7 out of 8 individuals). Frogs were observed during the day. The size of the lakes was 50 × 40 m, 300 × 50 m, 0.3–0.7 m deep with thickets of duckweed, cattail, reeds, and bush amorpha. Woody vegetation around the waterbodies includes pine, willow, poplar, birch, and oak. A spawning pond with clutches and completely burnt reeds was found near the Dnipro–Oril Nature Reserve.

We confirmed the findings of *R. arvalis* in late May 2012 in the Black Forest tract northwest of the town of Znamianka, Kirovohrad Oblast. In particular, several individuals were found on the forest floor, on land in a dense oak forest. A year later, in early April 2013, mass emergence from wintering and reproduction of *R. arvalis* (spawning, mating pairs, and clutches) was observed here. This is a large spawning pond of more than 500 m^2 in an oak forest, 0.5–1 m deep, with riparian thickets of elderberry, willow, and maple (see: Fig. 3, bottom row). In total, more than 50 individuals were recorded.

According to the classification of habitats of the steppe zone of Ukraine, the identified habitats of *R. arvalis* belong to forest type (G). Mostly it is G1—deciduous forests [Didukh 2020]. Biotopes near Pravi Solontsi, Kherson Oblast: G:1.132—Alder eutrophic swampy forests (Alnetea glutinosae); G:1.133—Ash and alder forests (Alnion incanae) on eluvial sediments. In Krynky: G:1.112—Short-floodplain willow forests with white willow (*Salix alba*). In Dnipropetrovsk Oblast: G:1.112—Short-floodplain willow forests with white willow (*Salix alba*); G:1.113—Floodplain forests with white poplar (*Populus alba*) and sedge (*Populus nigra*); G:1.217—Floodplain oak forests. In Kirovohrad Oblast: G:1.225—Immoral hornbeam-oak forests (Lamio maculatae–Carpinetum betuli). It should be clarified that on land, frogs can be found in dry and flooded meadows, among ferns and sedges near waterbodies on high bumps, on the forest floor, in grass, in blackberries, in fallen leaves on trails and even on unpaved forest roads that are little used. Some spawning habitats are located near dirt and even asphalt roads. These are almost universally large ponds with stagnant or slowly flowing water with a lot of vegetation, fallen old trees, shrubs and a small amount of reeds.

We have not yet found *Rana temporaria* and *R. dalmatina* in the steppe zone of Ukraine, but their findings have been described by other researchers, which requires some generalisation.

Rana temporaria occurs close to the forest-steppe zone (Fig. 2). The southernmost record locality of this species in the steppe zone is the village of Mykolaivka, valley of the Chychyklia River [Goncharenko 2002].

The distribution of *R. dalmatina* was long considered to be limited to Transcarpathia (most finds in the plain part). But later the species was found in the basin of the Dnister River [Pysanets 2014]. According to Yevhen Pysanets, the closest record locality to the steppe zone of Ukraine is in the south of Moldova on the border with Odesa Oblast, near the village of Olănești (see: Fig. 2).

Ecological features of brown frogs in the steppe zone

We describe the population and ecological features of brown frogs in the steppe zone using the southernmost populations of *R. arvalis* as an example, which is important both for clarifying the range boundaries and for understanding the possible ways of the species' origin.



Fig. 3. *Rana arvalis* and its habitats in the steppe zone of Ukraine: upper row—floodplain forest near Pravi Solontsi, Kherson Oblast; second row—Krynky, Kherson Oblast; third row—near Pidhorodne, Dnipropetrovsk Oblast; bottom row—Black Forest protected tract, Kirovohrad Oblast.

Рис. 3. *Rana arvalis* та біотопи у степовій зоні Україні: верхній ряд — заплавний ліс с. Праві Солонці Херсонська обл., другий ряд — с. Кринки Херсонська обл.; третій ряд — окол. м. Підгородне Дніпропетровська обл.; нижній ряд — урочище «Чорний ліс», Кіровоградська обл.

An important record locality is the vicinity of the village of Pravi Solontsi in Kherson Oblast, where *R. arvalis* was found. Here we observed a rather early start of the breeding season. We observed spawning on 23 March at a daytime air temperature of 11.5°C and water temperature of 9°C. The group clutch contained up to 7.5 thousand eggs. The average air temperature during all observations was 19°C in autumn, 17°C in spring, and 14°C of water. The mean water salinity was 2.36‰, and the mean pH was 7.4. The most common co-occurring species in the studied waterbodies were *Bombina bombina, Pelobates fuscus, Lissotriton vulgaris, Triturus dobrogicus, Hyla orientalis*, and *Pelophylax* (*Pelophylax ridibundus, Pelophylax esculentus,* and *Pelophylax lessonae*). Among reptiles, the most commonly found were the grass snake (*Natrix natrix*) and the dice snake (*N. tessellata*), and the European pond turtle (*Emys orbicularis*).

High numbers of *R. arvalis* were observed during spawning. Dozens of individuals were counted per 10 m^2 of water surface (Black Forest protected tract, Kirovohrad Oblast) (Fig. 4). In late May, the abundance was 5 individuals per 1 km. In autumn, on land in habitats of Kherson Oblast, from 6 (Krynky) to 10 individuals (Pravi Solontsi) per 500 m were found. As for the sex structure, males outnumbered females in spawning waters. During ground surveys (especially in autumn), more females and juveniles were observed.

Spawning ponds may be under anthropogenic pressure. Such a clutch (2865 eggs) was observed in the vicinity of Mykolaivka, Dnipropetrovsk Oblast, with a male *R. arvalis* nearby. The average air temperature during the survey period was 13.5°C and water temperature was 12.8°C, slightly lower than in Kherson Oblast. Water salinity was 1.78‰, pH 7.8. Co-occurrence was noted with *Bombina bombina, Hyla orientalis* with clutches, *Lisotriton vulgaris, Pelobates fuscus* with clutches*, Pelophylax esculentus,* and *Pelophylax ridibundus*.

In the Black Forest tract, given the spawning season, active animals were observed during the day, evening and night, both on land, in oak forests, and in spawning ponds. The number of eggs was counted in ten pairs of *R. arvalis* that were planted. A total of 12 362 eggs were counted, with an average of 1236 eggs per clutch (min 887, max 1774). The average air temperature in April was 3–4°C and water temperature was 6–7°C; in May 21°C and 18–20°C, respectively. The average water salinity was 2.03‰, pH 7.3. *R. arvalis* was found here together with *Bufo bufo, Pelobates fuscus*, *Hyla orientalis, Pelophylax lessonae,* and *Pelophylax esculentus.*

In summary, the breeding season of *R. arvalis* begins in late March (Kherson Oblast)–early April (Dnipropetrovsk and Kirovohrad oblasts) at air temperatures of 3–4 to 8–12°C and water temperatures of 7–9°C. Spawning ponds are usually shallow (0.3–0.5 m, up to a maximum of 0.7–0.9 m). Active frogs and their clutches are found in spring in water bodies at air temperatures of 11–16°C and water temperatures of 12–15°C. On land, frogs were observed at air temperatures of 21–24°C in spring and 14–23°C in autumn. The salinity and pH of the spawning water bodies showed a relatively wide range of values from 1.08 to 6.7‰ and 6.6 to 8.8, respectively.

Mating is extensive, short, and eggs are numerous, presented in large portions from different pairs (see: Fig. 4). Males make loud gurgling sounds during mating, which makes it possible to detect them by ear. After laying eggs, the frogs quickly leave the waterbodies. Active spawning of *R. arvalis* can last only a few days. For example, on 5 April 2013, the spawning of *R. arvalis* in the Dnipro–Oril Nature Reserve had already ended, but on 6–7 April, 200 km north (Black Forest tract), it was still ongoing. Sometimes individual males remain near the clutches for some time.

The development of *R. arvalis* (from Pravi Solontsi) was monitored for three months, from 23 March to June 2017 in the laboratory. A total of 471 eggs were collected from natural clutches. Eggs began to develop rapidly on 26 March (Fig. 5, photo 1). A few days later, 464 tadpoles emerged from the eggs, which was 98.5%. From 3 April, the tadpoles were already active and well fed (fed with boiled dandelion leaves) (Fig. 5, photo 2). The growth of larvae was rather slow, and they doubled in size in 20 days before 10 May. After 8 days (18 May), the hind limbs began to appear, and after 10–15 days (27–30 May) most tadpoles had limbs. This is approximately 60–65 days of development (Fig. 5,



Fig. 4. Clutches and breeding process of *Rana arvalis* in the steppe zone of Ukraine.
Рис. 4. Кладки та розмноження *Rana arvalis* у степовій зоні України.

photo 3). On 1–2 June, the first 20 tadpoles completed their metamorphosis, and within a week all of them had finished. The development after hatching lasted 68–78 days, and the hatching rate was 98.5% (464 tadpoles out of 471 eggs). Metamorphosis begins simultaneously and is completed within 2–3 weeks. Mortality during the metamorphosis was significant (up to 20%). The body length of fry immediately after metamorphosis was about 15 mm. Frogs that had undergone metamorphosis were returned to their natural habitat.

Ecological features, reproduction, growth and development, and other population characteristics of *R. temporaria* and *R. dalmatina* within their range are described in detail in the literature [Goncharenko 2002; Tkachenko 2007; Smirnov & Skilsky 2011; Pysanets 2014; Smirnov & Buchko 2018].

Analysis of the southern limit of brown frogs distribution in Ukraine

The analysis of the findings allowed us to outline the distribution of brown frogs in the steppe zone of Ukraine and to establish some regularities. The spatial assessment revealed a certain intrazonal pattern for *R. arvalis*, which is manifested in the penetration of the species deep into the steppe along the remnants of the wide river valleys of the Dnipro, Southern Bug, and Donets, with the presence of isolated populations in the lower reaches of the Dnipro and Danube (see Fig. 1). We can assume that this azonality is closely related to the floodplain-forest complexes that are biotopically characteristic of this species. The southernmost populations in Kherson Oblast are located near the city of Hola Prystan, the village of Pravi Solontsi, and the village of Krynky. An unconfirmed finding is known from Odesa Oblast. To the north, the spec ies is observed in forest habitats of Mykolaiv, Kirovohrad, and Dnipropetrovsk oblasts and further to the north-east in Kharkiv, Luhansk, and Donetsk oblasts.



Fig. 5. Larval stages of *Rana arvalis*: (*1*) early development; (*2*) tadpoles on day 5 to 7; (*3*) young frogs on day 60 to 65).
Рис. 5. Стадії личинкового розвитку *Rana arvalis*: (*1*) початок розвитку; (*2*) пуголовки на 5–7 добу; (*3*) молоді жаби на 60–65 добу.

The southern limit of *R. temporaria* distribution (see Fig. 2) in the steppe zone is concentrated in the middle part of the Southern Bug and Dnipro basins. This may be due to the fact that these areas have been studied in more detail. That is why we have so many record localities here, which, in our opinion, is not enough to outline the distribution boundary. At the same time, we can talk about several key southern localities where we can draw a conditional 'line'. In Mykolaiv Oblast, it is the Chychyklia River and the Gromokleya River, and further in Dnipropetrovsk Oblast, the upper reaches of the Zaporizhzhia (Dnipro) Reservoir and the Dnipro–Oril Nature Reserve.

Regarding the distribution of *R. dalmatina* in the steppe zone, according to the literature, there is only one reliable southernmost locality outside Ukraine (see Fig. 2). The distribution of *R. dalmatina* is quite specific in Ukraine and occupies its western part (Carpathian region). The steppe zone can only partially be included in the southern limit of the range in Odesa Oblast. If new finds are made, the steppe zone may include a significant part of the eastern edge of the species, particularly along the border with Moldova.

Discussion

Description of findings of brown frogs in the steppe zone of Ukraine

The distribution of brown frogs in the steppe zone of Ukraine is closely related to the floodplain forests of major rivers (Dnipro, Dnister, Danube, Donets, Southern Bug, Oril, Samara, etc.) and forests (Black Forest tract, Samara Forest).

The sharp-toothed frog lives in the forest zone (inhabiting deciduous, mixed, and pine forests), as well as in the forest-steppe and steppe zones, floodplains along river banks and even in semi-deserts, thus demonstrating wide ecological plasticity and genetic variability [Babik *et al.* 2004; Roček & Šandera 2008]. There is evidence that genetic variation is characteristic of areas corresponding to refugia [Babik *et al.* 2004], which is important given the presence of our Lower Dnipro isolated populations.

The locality of *R. arvalis* in the Dnipro floodplains near Kherson was reported by O. O. Brauner [Brauner 1906]. Finds near Antonivka, a village near Kherson, were reported by other authors [Tarashchuk 1984; Peskov *et al.* 2004; Manilo & Radchenko 2008]. The western edge of the range, which partially passes through the Netherlands, is also characterised by the presence of isolated populations [Van Delft & Creemers 2008].

The collection NMNH-z includes collections of S. Tarashchuk from the vicinity of Antonivka, where two males of *R. arvalis* were found on 2 April 1979. In the same year, on 30 August, 101 individuals of *R. arvalis* (51 males, 38 females, and 12 young) were recorded in the same area. This is a fairly large population. For two more years in a row, *R. arvalis* was found in the same floodplain forest. In April 1980, 6 adult males were found, and on 10 April 1981, 10 adults (7 females and 3 juveniles) were found. Later, *R. arvalis* was not found in Antonivka. Decrease in numbers and reduction of *R. arvalis* range is observed within the core area of its habitat [Smirnov & Skilsky 2011].

In the lower reaches of the Dnipro, in particular in the floodplains below Kherson, on the left bank islands between the Old Dnipro, Hola Prystan Spit and Chaika, and on Velykyi Potiomkinskyi Island, *R. arvalis* has been recorded annually since 1960 [Semenov 1980]. The cited author suggests that the species probably reaches the Dnipro Estuary, where floodplain habitats end and there is no salty water. We were unable to detect *R. arvalis* in these areas. It can be assumed that *R. arvalis* was indeed abundant and widespread here at that time. Since the late 1970s, the steppe zone has been subjected to significant anthropogenic impact, which has negatively affected the abundance and spatial structure of this species. Deliberate drainage and climate change, habitat fragmentation have been and remain a serious threat to the species' populations. Only hard-to-reach, constantly flooded areas have allowed some populations to survive at the southern edge of the range. Intensive searches along the entire Dnipro riverbed should be continued to verify whether these are indeed local populations or whether they are likely to inhabit all floodplain habitats of the Dnipro in the steppe zone of Ukraine, which is necessary to further substantiate the intrazonality of the southern distribution boundary.

Populations of *R. arvalis* have been repeatedly recorded in Dnipropetrovsk Oblast. We were able to confirm the presence of *R. arvalis* in the Dnipro–Oril Nature Reserve and found new localities near Dnipro City. In Mykolaiv, Donetsk, Poltava, Kharkiv, and Luhansk oblasts, we failed to find the moor frog, but according to the literature and collection materials we can talk about the current distribution of the species in the steppe zone. The most interesting locality is in Odesa Oblast. It was identified by T. I. Kotenko [1999] at the mouth of the Danube, and these findings are also referred to by Y. M. Pysanets [2014] (see Fig. 1). However, this record locality has not yet been confirmed, and it may be of important historical and biogeographical value.

The issue of determining the origin of southern populations of *R. arvalis* using modern molecular genetic methods and phylogeography remains certainly promising. For example, the reconstruction of the same phylogeography of *R. temporaria* and *R. dalmatina* showed spatial specificity. This is an early expansion of the range of *R. temporaria*, based on genetic diversity, while the same process in *R. dalmatina* is likely to be a more recent event, as evidenced by its genetic uniformity, which was manifested in extremely low heterozygosity values throughout the range, including potential refugial areas [Vences *et al.* 2013]. In contrast, *R. arvalis*, as we noted above, is characterised by genetic diversity in likely refugia [Roček & Šandera 2008]. Therefore, such contradictory data require confirmation and further research. Perhaps this is where the ancestral population with unique genetic diversity or uniformity lives, or perhaps this is where one of the mysterious refugia of the ancestral population of *R. arvalis* from the postglacial era is located.

Ecological features of brown frogs in the steppe zone

The ecological characteristics of southern brown frogs are important for understanding the general patterns of population status and development throughout the entire range. The ecological and population characteristics of *R. arvalis* in the lower reaches of the Dnipro River are described in detail by Semenov [1980]. The author notes rather high numbers of *R. arvalis* in the 1970s and 1980s. Thus, in October 1970 and 1977, 15–20 individuals of *R. arvalis* were recorded on a 100-meter strip, mainly in this year in a ratio of 1 : 6–7. Compared to our data, these are rather high numbers for the lower reaches of the Dnipro River in this particular year. The cited author notes the presence of rather distinct dark temporal spots, and does not mention an important diagnostic feature of brown frogs—the Λ–shaped spot. It should be noted that adults of this year's *Pelophylax esculentus* also have temporal spots, as we previously reported [Mykytynets & Suriadna 2007]. Such *P. esculentus* may be more abundant in these areas and difficult to identify. Unfortunately, it is not possible to compare this now, but when talking about the distribution of certain species, it is necessary to rely on several basic diagnostic features.

The population of *R. arvalis* from Antonivka, Kherson Oblast, was numerous and has been mentioned several times. The collection NMNH-z contains more than 100 specimens of this species from this location. This population was studied by a well-known herpetologist S. Tarashchuk [Tarashchuk 1984]. The cited author notes that 10 to 25 individuals were found on a 3-metre strip of a 100-metre route. According to our data, along a longer route (500 m), we found 6 (Krynky) to 10 individuals (Pravi Solontsi). More numerous *R. arvalis* spawned further north (Black Forest tract, Kirovohrad Oblast). However, in May the number of individuals decreased markedly (5 individuals per 1 km). In Dnipropetrovsk Oblast, single individuals were recorded (see cadastre to Fig. 1). *R. arvalis* is scarce in the Pobuzhzhia region [Goncharenko 2002]. It is most often found in floodplain tree and shrub communities (24–29 specimens/ha). We can assume that *R. arvalis* was indeed quite abundant, but today we observe a sharp decrease in abundance, both in the south and within the main range [Smirnov & Skilsky 2011]. However, the specifics of reproduction and development of southern populations described by us indicate their relative stability against the background of a decline in numbers since the 1960s.

As for the sex structure, S. Tarashchuk [1984] noted a ratio of males to females of about 1 : 1. In contrast, we noted that males are more common in spawning waters, and females are more common during land-based surveys. Therefore, when comparing the sex structure, we should focus on the seasonal activity of *R. arvalis*.

Many of the aquatic habitats of *R. arvalis* in the Netherlands, especially bogs, are characterised by low pH. This problem was particularly acute in the 1980s and 1990s. As a result, the water bodies are too acidic for breeding—when the pH is below 4.5, breeding is rare. For this reason, *R. arvalis* has disappeared from many habitats [Van Delft & Creemers 2008]. Therefore, controlling the pH in spawning ponds is important, and according to our studies, the lowest pH is 6.6, which indicates favourable conditions for spawning and requires special conservation measures.

Comparing the data on the development of *R. arvalis*, we can say the following. The breeding period in our observations is somewhat longer, beginning in late March, while according to the literature, mating begins in the first half of April [Tarashchuk 1984]. We also have larger clutches and a longer period of metamorphosis in laboratory conditions [Tkachenko 2007]. These results may indicate a certain plasticity of the species, which preserves and increases its resistance properties under conditions of different quality impacts. But at the same time, it can be extremely vulnerable, which is manifested in a sharp decrease in numbers and makes it impossible to even detect it in natural conditions for a long period of time.

Analysis of the southern limit of brown frogs distribution in Ukraine

The steppe zone of Ukraine is the southern edge of the wide geographic range of the genus *Rana*. The nature of the boundary is ambiguous and can be zonal, intrazonal, isolated populations, or isolated finds of individual species far from the main range. The distribution of *R. arvalis* extends from north-eastern France and northern Belgium in the west to the Southern Urals, northern Kazakhstan and Altai in the east (124°E and 60°N in Yakutia), and reaches northern China. Its distribution from south to north is equally wide, stretching from the Pannonian lowlands and corresponding latitudes in Europe and northern Kazakhstan in Asia to the northern parts of both continents (up to 69° in Finland), avoiding the Alps and higher elevations of the Carpathians and Scandinavia [Babik *et al.* 2004; Roček & Šandera 2008].

Regarding the southern limit of *R. arvalis* in Ukraine, there is no single reasonable opinion. According to Y. Pysanets, it enters the steppe zone to the mouth of the Dnipro (Hola Prystan), then to the right bank—to the village of Antonivka, then to the Southern Bug without specifying a certain locality, and the lower Danube is separately noted as an isolated population [Pysanets 2014: Fig. 19.1]. According to G. E. Goncharenko, the species reaches the Black Sea coast, but does not reach the Crimea, then spreads north to the lower reaches of the Dnipro and east through the lower reaches of the Don [Goncharenko 2002]. Opinions are somewhat contradictory regarding the 'descent' or 'ascent' of the sharp-toothed frog. Semenov [1980] notes that the southern limit of the range of *R. arvalis* runs along the Dnipro at least 20 km below Kherson (probably inhabiting the islands) and on the left bank, probably to the south-western outskirts of Hola Prystan.

Our additional findings and analysis of the literature suggest that *R. arvalis*, penetrating the steppe along river valleys, forms the azonal character of the southern limit of its distribution. Some isolates, especially those from the Dnipro River, may be relict in nature, form a series of refugia, in particular, play a key role in the formation of the fauna of southern Ukraine and are of important historical and indicator value.

The range of *R. temporaria* extends from the Pyrenees to the Urals. In the north it reaches the coast of the Barents and White seas. In the east, it reaches the Komi Republic. The distribution map of *R. temporaria* [Pysanets 2014: Fig. 20.1] is identical to that of *R. arvalis*. In this monograph, Y. Pysanets notes that the southern limit of *R. temporaria* distribution in Ukraine passes through the north of Odesa Oblast, with the map showing a southern isolated population and the species

distributed to the lower reaches of the Dnipro River in Kherson Oblast. Further north, it is found in Mykolaiv, Zaporizhzhia, central parts of Dnipropetrovsk (Dnipro–Oril Nature Reserve), and Kharkiv oblasts. The southern limit of the species in Ukraine is also mentioned in the work of G. E. Goncharenko, where it is noted that the border runs along the middle reaches of the Dnister and Dnipro [Goncharenko 2002]. She notes that *R. temporaria* is found everywhere in the Pobuzhzhia region.

In Dnipropetrovsk Oblast, *R. temporaria* is recorded for the Dnipro–Oril Nature Reserve. It is also recorded in the upper reaches of the Zaporizhzhia Reservoir (left bank, opposite Kamianske and in the valley of the Oril River from Babanivka to Mohyliv in Tsarychanka Raion), but the authors point out that there have been no new records in the last 25 years and that the species is probably extinct [Bulakhov *et al.* 2007]. The occurrence of *R. temporaria* in Zaporizhzhia Oblast requires reliable confirmation. The map of the geographic range of *R. temporaria* [Pysanets 2014: Fig. 20.1] should be treated with caution.

We cannot discuss confidently the nature of the southern limit of distribution. The findings analysed here are likely to be the most thoroughly studied areas. Here we can preliminarily talk about natural zonation for *R. temporaria* and broader habitat preferences, unlike *R. arvalis*, which is more inclined to floodplain and forest habitats. The southern limit of distribution of *R. temporaria* on the left-bank part needs to be clarified. To understand whether the species can continue to live in the steppe zone or whether it is spread northwards immediately after the middle part of the Dnipro basin.

There are currently no records of *R. dalmatina* in the steppe zone of Ukraine. Given the species' range, which occupies western Ukraine [Pysanets 2014: Fig. 18.2], the southern limit can be only partially represented here. The eastern limit will be more widely represented here if this species is found in Odesa Oblast along the border with Moldova.

According to the literature, *R. dalmatina* is gradually expanding its range in Ukraine and is found far beyond the Transcarpathian Lowland, which is the currently recognised distribution range of the species in Ukraine [Smirnov & Buchko 2018].

Given the above, we can talk about a decrease in the numbers and range of *R. arvalis*. There is a relatively stable situation with the numbers and range of *R. temporaria*, although it is necessary to monitor the status of populations and clarify the southern limit of distribution, especially in the eastern part of the steppe zone. It is important to expand the range of *R. dalmatina*, and thus increase its numbers within Ukraine, which may contribute to its wider distribution in the steppe zone.

Conclusions

The study revealed certain trends in the distribution of frogs of the genus *Rana* in the steppe zone of Ukraine, which is important for understanding the current state of populations of forest-dwelling species on the edge of their range.

The detected local breeding populations of *R. arvalis* in Kherson Oblast (Pravi Solontsi and Krynky) and the confirmed populations in Dnipropetrovsk and Kirovohrad oblasts allow us to suggest the stability of populations and their value for the biodiversity of southern Ukraine, especially on the background of the overall decline in the *R. arvalis* range.

The numbers of *R. arvalis* are low but stable. Activity and reproduction in the studied populations begin in March. They are active until the end of November. High productivity and favourable conditions for development are observed.

The distribution of *R. arvalis* is closely associated with floodplain forests of large rivers and remnants of forests. The southern limit of *R. arvalis* is probably intrazonal. The species penetrates deep into the steppe along the remnants of the wide river valleys of the Dnipro, Southern Bug, and Donets, with isolated populations in the lower reaches of the Dnipro and Danube, which may be relict in nature and form a series of refugia.

The other two species, *R. temporaria* and *R. dalmatina*, have not been confirmed, but the generalised data on the distribution of these species both in the steppe zone and on the border with the forest-steppe allowed us to assess the importance of further searches and additional research.

Given the current status of southern populations of brown frogs, their low numbers and isolation, they require regional protection along with their habitats.

The need to determine the origin of southern populations using molecular genetic methods is intended to consider the historical value of brown frog populations in the steppe zone of Ukraine.

Acknowledgements

The authors express their sincere gratitude for the support and expeditionary research to their colleagues Viktor Demchenko, Oleksandr Antonovskyi, Valerii Mykytynets, and Volodymyr Suriadnyi. We sincerely thank Yevhen Roman for his help in the search for brown frogs in Kherson Oblast, his participation was crucial. We thank Kseniia Prodzynska for her support and assistance in the preparation of this paper. We further thank Nazar Smirnov for his valuable advice and key recommendations. Special thanks to Oleksandr Zinenko and Victor Gasso. Our colleague Igor Zagorodniuk provided valuable help and support, motivation and professional advice, for which we are extremely grateful. We sincerely thank the reviewers for their valuable comments and advice that have improved the manuscript, Z. Barkaszi for editing the text, and I. Zagorodniuk for comprehensive support in the process of preparation of this article. The authors received no financial support for the research, authorship, and/or publication of this article.

References

Araújo, M. B., W. Thuiller, R. G. Pearson. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, **33** (10): 1712–1728. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01482.x

Babik, W., W. Branicki, M. Sandera, S. Litvinchuk, L. J. Borkin, [et al.]. 2004. Mitochondrial phylogeography of the moor frog, Rana arvalis. *Molecular Ecology*, **13**: 1469–1480. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02157.x

Brauner, A. A. 1903. Preliminary report on reptiles and amphibians of Bessarabia, Kherson Governorate, Crimea and the North-Western Caucasus between Novorossiysk and Adler. *Notes of the Novorossiysk Society of Naturalists*, **25** (1): 43–59. [In Russian]

Brauner, A. A. 1906. Third preliminary report on the reptiles and amphibians in Suwalki, Minsk, Chernigov, Bessarabia, Kherson, Ekaterinoslav and Dniprovsky County of Tavricheska Province. *Notes of the Novorossiysk Society of Naturalists*, **28**: 202–217. [In Russian]

Bulakhov, V. L. 2005. The state of populations of amphibians and reptiles and measures for their protection in the industrial regions of the central steppe Dnipro region. *In: Materials of the First Conference of the Ukrainian Herpetological society*. NMNH NAS Ukraine, Kyiv, 67–71. [In Russian]

Bulakhov, V. L., V. Y. Gasso, A. Y. Pakhomov. 2007. *Biological Diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Amphibians and Reptiles (Amphibia et Reptilia).* Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, 1–420. [In Ukrainian] https://doi.org/10.15421/5106001

Bulakhov, V. L., N. F. Konstantinova. 1975. Regularities in the distribution of amphibians and reptiles in the forests of the Oril river area. *Questions of Steppe Forestry and Nature Protection*, Kyiv, 211–216. [In Russian]

Didukh, Y. P., Y. R. Sheliag-Sosonko. 2003. Geobotanical zonation of Ukraine and adjacent territories. *Ukrainian Botanical Journal*, **60** (1): 6–17. [In Ukrainian]

Didukh, Y. P. (ed.). 2020. *Biotopes of Steppe zone of Ukraine*. DrukArt, Chernivtsi, Kyiv, 1–392. [In Ukrainian]

Grant, E. H. C., Miller, D. A. W., Schmidt, B. R., Adams, M. J., Amburgey, [et al.]. 2016. Quantitative evidence for the effects of multiple drivers on continental-scale amphibian declines. *Scientific Reports*, **6** (1): 25625. https://doi.org/10.1038/srep25625

Goncharenko, G. Ye. 2002. *Amphibians of the Southern Buh River Area*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–219. [In Ukrainian]

Jeroen V. D., R. Creemers. 2008. Distribution, status and conservation of the moor frog (Rana arvalis) in the Netherlands . *Zeitschrift Für Feldherpetologie*, **13**: 255–268.

Kotenko, T. I. 1999. Amphibians and reptiles. *In: Biodiversity of the Danube Biosphere Reserve, Conservation and Management.* Naukova Dumka, Kyiv, 139–146. [In Ukrainian]

Manilo, V. V., V. I. Radchenko. 2008. Cariological study of the anurans of Ukraine. *In: Proceeding of the Ukranian Herpetological Society*, **1**: 29–34. [In Ukrainian]

Marynych, O. M., P. G. Shyshchenko. 2006. *Physical Geography of Ukraine: Textbook*. Znannya, Kyiv, 1–511. [In Ukrainian]

Mykytynets, G. I., N. M. Suriadna. 2007. Distribution and morphological features of green frogs in the lower reaches of the Dnipro River. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology*, **21**: 85–91.

Mykytynets, G. I. 2010. Preliminary data on the reduction of the range of the moor frog (Rana arvalis Nilsson, 1842) in the lower reaches of the Dnipro. *Izvestia of the A. A. Brauner Museum Fund*, **7** (3–4): 27–29. [In Russian]

Peskov, V. N., I. M. Kotserzhinska, V. V. Manilo, Y. M. Pysanets. 2004. Morphological differentiation and diagnosis of brown frogs R. arvalis, R. temporaria, R. dalmatina (Amphibia, Ranidae) from Ukraine. *Vestnik zoologii*, **38** (6): 29–40 [In Russian]
Peskov, V. N. V. Y. Reminnyi. 2005. The finding of Rana dalmatina (Ranidae, Amphibia) in Moldova. *Vestnik zoologii*, **39** (5): 66. [In Russian]
Pysanets, Y. M., N. M. Suriadna. 2007. Herpetological studies (Amphibians and Reptiles). *In*: Siokhin, V. D. (ed.). *Methods of Inventory and Assessment of the Present State of Biodiversity of Natural Complexes and Landscapes...* Branta, Melitopol, 41–60. [In Ukrainian]
Pysanets, Y. M., V. Y. Reminnyi. 2008. New data on the distribution of the agile frog (Rana dalmatina) (Amphibia, Anura) in Ukraine, and the eastern border of its range. *Proceeding of the Ukranian Herpetological Society*, **1**: 77–86. [In Russian]
Pysanets, Y. M. 2014. Part II. Order Ecaudata. *In: Amphibians of the Eastern Europe*. NMNH NAS Ukraine, Kyiv, 106–150. [In Ukrainian]
Reminnyi, V. Yu. 2007. New information about the eastern border of the agile frog's Rana dalmatina (Ranidae, Amphibia) range**.** *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **21**: 113–116. [In Ukrainian]
Semenov, S. M. 1980. The moor frog (Rana arvalis Nillson) in the Lower Dnipro. *Vestnik zoologii*, No. 1: 75–76. [In Russian]
Sillero, N., J. Campos, A. Bonardi, C. Corti, R. Creemers, [et al.]. 2014. Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe. *Amphibia Reptilia*, **35** (1): 1–31. https://doi.org/10.1163/15685381-00002935
Smirnov, N. A., I. V. Skilsky. 2011. Herpetofauna of Khotyn region. *In:* Korzhyk, V. P. (ed.). *Protected Khotyn Region. Proceedings of the International Conference.* DrukArt, Chernivtsi, 145–157. [In Ukrainian]
Smirnov, N. A., V. V. Buchko 2018. The agile frog Rana dalmatina (Amphibia, Anura, Ranidae) in Ivano-Frankivsk Region, Ukraine. *Zb. Prac' Zool. Muz. Kiïv,* **49**: 38–47. [In Ukrainian]
Stuart, S. N., J. S. Chanson, N. A. Cox, B. E. Young, A. S. L. Rodrigues, [et al.]. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, **306** (5702): 1783–1786. https://doi.org/10.1126/science.1103538
Suriadna, N. M., Y. M. Pysanets. 2010. *Amphibians (Amphibia: Caudata, Anura). Catalogue of collections. Issue 1*. LLC Publishing house MMD, Melitopol, 1–92. [In Ukrainian]
Suriadna, N., G. Mikitinets. 2018. Distribution and new findings of newts (Triturus and Lissotriton) in the Lower Dnipro river area, Ukraine. *GEO&BIO*, **16**: 83–88. https://doi.org/10.15407/gb.2018.16.083
Tarashchuk, S. V. 1984. On the variability of the moor frog (Rana arvalis) from Ukraine. *Vestnik zoologii*, No. 5: 80–86. [In Russian]
Tkachenko, O. V. 2007. Peculiarities of development of larvae common (grass) Rana (Rana) temporaria Linne., 1758, moor Rana (Rana) arvalis Nilsson, 1842, and agile Rana (Rana) dalmatina Fitz., 1838, frogs (Amphibia, Anura) on the territory of Ukraine. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology,* **21**: 143–148. [In Ukrainian]
Vences, M, J. S. Hauswaldt, S. Steinfartz, O. Rupp, A. Goesmann, [et al.]. 2013. Radically different phylogeographies and patterns of genetic variation in two European brown frogs, genus Rana. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **68**: 657–670. http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2013.04.014
Veith, M., J. Kosuch, M. Vences. 2003. Climatic oscillations triggered post-Messinian speciation of Western Palearctic brown frogs (Amphibia, Ranidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **26**: 310–327. https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00324-X
Zagorodniuk, I. 2019. Range dynamics in sibling species: facts and reconstructions for the mammal fauna of Eastern Europe. *Theriologia Ukrainica*, **18**: 20–39. https://doi.org/10.15407/pts2019.18.020
Zagorodniuk, I. 2020. Close species of rodent superfamily Muroidei in the fauna of Ukraine: taxonomy, biogeography, diagnostics, and ecomorphology. *Theriologia Ukrainica*, **19**: 3–26. https://doi.org/10.15407/TU1903
Zbyněk, R. M. Šandera. 2008. Distribution of Rana arvalis in Europe: a historical perspective. *Zeitschrift Für Feldherpetologie*, **13**: 135–150.

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 202–226
https://doi.org/10.53452/gb2516

Zoologist Sergiy Paramonov and his 'Chemogenesis—A New Theory of Evolution' (to the 130th anniversary of his birth)

Dmytro Mikhalenok

Ukrainian Theriological Society, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

article info

key words

evolution, natural selection, chemogenesis, points of scientific growth, station, irrational element, seeking the truth.

correspondence to

Dmytro Mikhalenok; Ukrainian Theriological Society, NAS of Ukraine, 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv 01054 Ukraine;
Email: dmikh@ukr.net;
orcid: 0009-0006-4994-360X

article history

Submitted: 05.12.2023. Revised: 24.12.2023. Accepted: 30.12.2023

cite as

Mikhalenok, D. 2023. Zoologist Sergiy Paramonov and his 'Chemogenesis—A New Theory of Evolution' (to the 130th anniversary of his birth). *GEO&BIO*, **25**: 202–226. [In Ukrainian, with English summary]

abstract

The paper present little-known aspects of the scientific activity of the famous expatriate scientist, world-renowned Ukrainian and Australian zoologist, theoretical biologist, and dipteriologist Sergiy Paramonov (1894–1967). The main purpose of this work is to give a detailed presentation to the scientific community on the important but little-known work of the scientist titled 'Chemogenesis—A New Theory of Evolution' (theory of chemogenesis). The role of the Kara Dag scientific station (Crimea, Ukraine) in the formation of the so-called points of scientific growth is shown. The scientist had visited the station several times to carry out dipteriologial research; in 1925, he met the famous Russian scientist S. L. Ivanov whose reconsidered research was used in creating the theory of chemogenesis. Paramonov's theoretical works written in Ukraine in 1934–1943 and devoted to issues of systematics and its novel chemical methods and of species and speciation are briefly considered. Selected postulates of the theory of chemogenesis are described and analysed in short. The scientist drew special attention to the criticism of Darwin's theory of natural selection and considered it a brilliant achievement of human thought of the 19th century. Noteworthy is that the theory of chemogenesis does not rely on the recognised scientific significance of related areas of knowledge such as geochemistry and biochemistry, but pulls away from them to prove its own correctness. Paramonov had been seeking the truth but did not claim it; he merely tried to show another way to understand the driving forces of evolution, to show that biologists are 'barking up the wrong tree.' A logical mistake keeps existing in biology, when the result (morphogenesis) is considered as the cause, and the cause (chemogenesis) as the results. Eliminating natural selection the scientist understood that he had opened a way to recognise various 'mysterious' forces. Although Paramonov did not present a respective philosophical basis for his theory, it is still worth mentioning that the solution for the existing antinomy between the mechanistic theory of natural selection and the theory of chemogenesis with certain elements of teleology lies in the combination of mechanistic and teleological explanation of nature. It is important to take the first steps into the unknown, to understand the incomprehensible, or even to admit ignorance than to engage in the simplification of the problem.

© 2023 The author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Зоолог Сергій Парамонов: Хемогенез — нова теорія еволюції (до 130–річчя від дня народження)

Дмитро Михаленок

Резюме. Стаття висвітлює маловідомі аспекти наукової діяльності видатного представника вітчизняного наукового зарубіжжя, всесвітньовідомого українського та австралійського зоолога, теоретика біології , диптеролога Сергія Парамонова (1894–1967). Основна мета роботи полягає в тому, щоб детальніше ознайомити наукову спільноту з визначною, але маловідомою працею вченого «Хемогенез — нова теорія еволюції» (теорія хемогенезу). Показане значення Карадазької наукової станції (Крим) у формуванні так званих точок наукового росту. Вчений неодноразово бував на станції, де проводив диптерологічні дослідження; у 1925 р. познайомився з відомим російським вченим С. Л. Івановим, переосмислені дослідження якого були використані у теорії хемогенезу. Коротко розглянуті теоретичні праці вченого, присвячені проблемам систематики, її новим хімічним методам, питанням виду та видоутворення, які були написані в Україні у 1934–1943 рр. Вибірково висвітлені та коротко проаналізовані окремі положення теорії хемогенезу. Особливу увагу вчений звертає на критику теорії природного добору Дарвіна, разом з тим вважає її блискучим досягненням людської думки XIX ст. Важливо відмітити, що теорія хемогенезу не опирається на визнану наукову значимість суміжних областей знання — геохімію та біохімію, а відштовхується від них для доведення власної впевненості у своїй правоті. Вчений шукав істину, але не претендував на неї, лише намагався показати інший шлях до розуміння рушійних сил еволюції, показати, що біологи стукають не у ті двері. В біології продовжує існувати логічна помилка, коли наслідок (морфогенез) вважають за причину, а причину (хемогенез) за наслідок. Усуваючи природний добір, вчений розумів, що відкриває шлях до визнання різних «таємничих» сил. Хоча вчений і не підводив відповідну філософську базу до своєї теорії, все ж зазначимо, що вирішення існуючої антиномії між механістичною теорією природного добору та теорією хемогенезу, з певними елементами телеології, знаходиться у площині поєднання механістичного та телеологічного пояснення природи. Важливо зробити перші кроки у невідоме, збагнути зрозуміти незрозуміле, можливо зізнатися у незнанні, ніж займатися спрощенням проблеми.

Ключові слова: еволюція, природний добір, хемогенез, точки наукового росту, станція, ірраціональний елемент, пошук істини.

Адреса для зв'язку: Дмитро Михаленок; Українське теріологічне товариство НАН України, вул. Б. Хмельницького 15, Київ 01054 Україна; Email: dmikh@ukr.net; orcid: 0009-0006-4994-360X

Вступ

У 2024 р., 3 листопада виповнюється 130 років від дня народження українського та австралійського всесвітньовідомого зоолога, ентомолога Сергія Яковича Парамонова (1864–1967) — одного з видатних представників українського наукового зарубіжжя.

Еміграція була викликана подіями Другої світової війни. Восени 1943 р. вчений супроводжував численні колекції Зоологічного музею Всеукраїнської академії наук (далі — ВУАН) до Німеччини. У радянську Україну вчений не повернувся через те, що не міг почувати себе там вільною людиною. Однак рідна Україна — батьківщина назавжди залишилась з ним. З 1947 р. і до кінця життя працював ентомологом у Австралії, був науковим співробітником CSIRO (Рада з науки та техніки). Докладно життєвий шлях С. Я. Парамонова викладено у роботі В. О. Корнєєва [Korneev 2014].

Колега по роботі, ентомолог Е. Рік згадував, що вчений «…знав, що ніколи не побачить своєї любої України і його останньою волею було, щоб за нього це зробив я» [цит. за: Golubovsky 1993: 44]. Загалом, за своїм світоглядом почував себе людиною світу — йому зручно і комфортно було працювати в Австралії, він був гідним громадянином цієї чудової країни, яку щиро любив.

Наукова діяльність не обмежується, за визнанням вченого, першим коханням — вивченням мух-бринівок (жалібниць) та інших двокрильців (Diptera) родини Bombyliidae. Завдяки цьому в науковій спільноті відомий в першу чергу як видатний спеціаліст з бренівкових усього світу і майже зовсім не відомий як автор теорії хемогенезу. Останню можна розглядати як друге кохання, що тісно пов'язане з першим.

Певні сумніви щодо творчої ролі природного добору в еволюції виникли в Україні, пізніше стало зрозумілим, що в основі еволюції лежить хемогенез, а не природний добір. Свого завершення теорія хемогенезу набула в Австралії в 1965 р. у вигляді машинописного рукопису, який вперше було опубліковано в Україні у 2016 р. [Paramonov 2016].

У теорії хемогенезу реалізовані наукові пошуки істини без претензій на неї і це надає широкі можливості науковцям випробувати власні ідеї у площині вивчення хімії живої речовини у ході часу.

Вчений був натуралістом з широкими інтересами. «Він часто жалкував, що час таких натуралістів пройшов і ганьбив сучасну тенденцію ранньої надспеціалізації та вузьких дослідницьких горизонтів», — згадував у 1968 р. Е. Рік. [цит. за: Golubovsky 1993: 93].

Наукові погляди вченого, окрім роботи в зоологічному музеї ВУАН, численних експедиційних досліджень (Вірменія, Закаспійський край), поїздок в наукові центри (Берлін, Ленінград, Москва), формувались в експедиціях і на Карадазький науковій станції в Криму (Далі — станція). На останній він проводив диптерологічні дослідження в 1923 р., 1925р., 1929 р. та 1930 р. Станція завжди приваблювала науковців різних спеціальностей завдяки особливій творчій атмосфері, сформованій як чудовими пейзажами древнього вулкану Карадаг, так і сприятливими умовами праці на самій станції.

Наукова спадщина вченого поступово повертається на його любиму Україну. Наша стаття, слід вважати, прискорить цей процес.

Методика досліджень

Інтерес до особистості С. Я. Парамонова виник у автора у 2015 р. у великій мірі завдяки знайомству з вітчизняним зоологом В. О. Корнєєвим, дослідником життя вченого. В матеріалах досліджень [Korneev 2014: 13–14] згадувалось, що вчений бував на станції. Оскільки автор в свій час працював науковцем у Карадазькому природному заповіднику НАН України і за власної ініціативи вивчав історію станції, то вирішив розкрити нові сторінки у її історії.

Зробити це вдалося завдяки додатковим дослідженням у присутніх у автора, але лише частково опрацьованим матеріалам Архіву Московського товариства дослідників природи (далі — МТДП). Були використані матеріали з таких справ — Справа 1056, 1075, 1142, 1162, 1177, 1178, 1194, 1204 та 1214. В результаті виявлено важливі матеріали щодо перебування С. Я. Парамонова на станції.

Крім того, суттєвим поштовхом для написанні статті були опубліковані у 2016 р. істориком А. І. Шаповалом текст теорії хемогенезу та інші документи С. Я. Парамонова, що зберігаються у фондах Національної бібліотеки України імені В. І. Вернадського (Далі — НБУВ) [Shapoval 2016].

Подальші дослідження відповідної літератури у науковій бібліотеці Інституту зоології НАН України та НБУВ дозволили узагальнити матеріал. Застосована методика джерелознавчого аналізу з залученням загальнонаукових та історичних методів дослідження: аналітичного, синтетичного, ретроспективного, історико-порівняльного [Vinogradov & Nagorova 1960; Medushevskaya 1976]. Тексти архівних матеріалів подаються у сучасній орфографії із збереженням пунктуації. При цитуванні С. Я. Парамонова збережені використані ним підкреслення окремих слів, тут замінені на *курсив*.

Написання прізвища вченого та ініціалів передаємо так, як він його представляв у своїх публікаціях на німецькій мові і переніс у публікації на кирилиці — Paramonow S. J., у всіх інших випадках застосовано англійську транслітерацію — Paramonov S. Y.

1. Творчий контур Карадазької наукової станції

Широко відомі літературні, художні, культурні досягнення які виникли завдяки творчому спілкуванню людини з привабливою, чарівною природою Карадагу. В цьому є безперечна заслуга відомого поета, уродженця Києва Максиміліана Волошина. На початку XX ст. у

Коктебелі, у його відкритий для багатьох дім, кожного літа, приїжджали сотні різних творчих людей. Спілкування, знайомства, чудовий відпочинок на березі моря, відкриття загадкового Карадагу і, звичайно, на цьому фоні творча праця — ось ті своєрідні точки росту, які в тій чи іншій мірі відбивалися на творчості поетів, прозаїків, художників, акторів, митців, небагатьох вчених, що зупинялися у поета. Цьому питанню присвячена величезна література, на якій ми зупинятися не будемо.

Разом з тим, з протилежної сторони Карадагу, на захід від Коктебелю, десь за сім кілометрів вздовж берегової лінії, розміщена станція, створена у 1914 р. на власний кошт доктором медицини Т. І. Вяземським. Аналогічні процеси відбувались і на станції, яка була відкрита для всіх шукачів наукового знання. Проте, були там і письменники, художники, актори, інші, небайдужі до природи, люди.

На відміну від творчої картини Коктебелю, до створення творчої картини станції ще майже не приступали. Однак, маємо надію, що в майбутньому силами зацікавлених дослідників це буде зроблено. Творчу привабливість станції ми лише ескізно намітили у статті про всесвітньовідомого мірмеколога, завідувача зоологічного музею ВУАН В. О. Караваєва, який неодноразово приїздив туди для наукової роботи. Саме завдяки йому, С. Я. Парамонов вперше відвідав станцію у 1923 р. [Mikhalenok 2023].

Станція була своєрідним творчим осередком, де вчені з різних наукових центрів СРСР проводили важливі дослідження в різних галузях науки: геології, географії, геоморфології, астрономії, ботаніки, біохімії, зоології, медицини, тощо. Завдяки творчій атмосфері науковці розширювали коло своїх наукових знань та уявлень. Опосередковано карадазьке відлуння у майбутній теорії хемогенезу здійснилося не тільки завдяки вищезгаданим загальним обставинам, а має більш конкретні контури у контексті того, що на станції у різні роки працював відомий російський вчений С. Л. Іванов. Він був автором основного біохімічного закону, який, зокрема, передбачав спадкоємність хімізму організмів від одних видів до інших, дозволяв передбачити хімічний склад та фізіологічні процеси у невивчених видів. До розробки теорії хемогенезу були долучені деякі переосмислені ідеї досліджень С. Л. Іванова.



У матеріалах Архіву МТДП нами виявлені нові дані про те, що В. О. Караваєв проводив дослідження на станції також і у 1928 р. В цьому ж році на станції перебував і С. Л. Іванов. Тому нижче окремо виділено 1928 р., незважаючи на те, що С. Я. Парамонов на станції не був, але В. О. Караваєв міг переказати йому наукові новини.

Нижче буде показано далеко не повне коло науковців, з якими вчений зустрічався та в тій чи іншій мірі спілкувався безпосередньо на станції. Простір такого спілкування не обмежувався межами зоології,

Рис. 1. Сергій Парамонов — студент природничого відділення фізико-математичного факультету Київського університету, орієнтовно 1917 рік (місце зберігання: Держаний архів міста Києва. Ф. 16, Оп. 469, фотосправа 6245).

Fig. 1. Sergiy Paramonov as a student of the Natural Sciences Department of the Faculty of Physics and Mathematics of Kyiv University, ca. 1917 (State Archives of Kyiv. Fund 16, Inventory 469, Photographic Unit 6245).

а був, переважно, міждисциплінарним, коли на стику наук і утворюються точки росту для кожного його учасника.

Додамо, що вчений перший започаткував диптерологічні дослідження в Україні ще у 1917 р., коли був студентом Київського університету. На рис. 1 вміщено фото майбутнього науковця у студентські роки.

У 1922 р. вчений двічі побував у зоологічному музеї Всеросійської академії наук в Ленінграді, де вивчав колекції, знайомився з відповідною літературою. Проте, головним досягненням було знайомство з відомими фахівцями — Ф. Д. Плеске та О. О. Штакельбергом, яке продовжувалося роками. Вчені пересилали в Київ порівняльний матеріал, літературні виписки тощо. Пізньої осені, під час перебування у Ленінграді, познайомився з відомим мандрівником П. К. Козловим і захопився перспективою у 1923 р. поїхати під його керівництвом на кілька років в експедицію до Монголії. На заваді опинився грип — «іспанка», яким важко перехворів С. Я. Парамонов, як наслідок мав проблеми з легенями і тому не наважився їхати в експедицію не тільки через хворобу, а також і через те, що було проблематично підвести подорож до Монголії під інтереси української Академії наук, залишати яку вчений не хотів [Lesnoy 1993]. Життя могло би продовжуватися зовсім по-іншому (експедиція тривала протягом 1923–1926 рр.) і не було би поїздки на південь в Крим, не було би ні станції, ні знайомства з С. Л. Івановим, а, можливо, і теорії хемогенезу…

1.1. 1923 рік

Таким чином, у 1923 р., коли вчений вперше побував на станції, він мав плани значно розширити свої диптерологічні дослідження, а поїздка в Крим була початком розширення наукових горизонтів. Він приїхав на станцію як перспективний, але ще маловідомий дослідник двокрильців України та Палеарктики, а у 1930 р., коли в останнє приїхав на станцію, це вже був вчений, який вивчав двокрильців всього світу.

«Весною 1923 р. я зробив екскурсію пішки по південному берегу Криму з Феодосії до Севастополя і зібрав чимало дуже цінного та й зовсім невідомого матеріалу. Восени того ж року в Ялті я збирав також Diptera і моя збірка значно збагатилася на літні та осінні види», — згадував вчений у праці про родину Bombyliidae [Paramonow 1931: 208]. Хоча нічого не пише про станцію, але ми знаємо, що він там працював в червні, а потім восени — у матеріалах Архіву МТДП зберігся короткий звіт завідувача станції О. Ф. Слудського: «…С. Я. Парамонов займався на Карадазі фауністичним збором Diptera, переважно серії Bombyliidae, мало поки вивченої, особливо у біологічному відношенні». (В цьому ж році на станції проводив мірмекологічні дослідження В. О. Караваєв). Вчений «виходжував» уздовж цілющих кримських берегів свої слабі після хвороби легені і станція слугувала йому базою, з якої він робив наукові подорожі. Знайомиться з директором станції геологом О. Ф. Слудським, його дружиною, метеорологинею-спостерігачкою О. М. Слудською, замісником директора, зоологом В. М. Вучетичем, ботанікинею станції В. М. Сарандінакі. Людей було мало, бо станція тільки почала оговтуватись після жахливих політичних подій 1917–1922 рр.: докладніше у нашій праці [Mikhalenok 2023]. Свою роботу станція відновила у другій половині 1922 р. у складі МТДП, а з весни 1923 р. була в змозі приймати приїжджих вчених.

Із спеціалістів на станції працювали: геолог В. О. Жуков, геоморфолог О. С. Барков, професор, геофізик А. В. Вознесенський, ботаніки Р. О. Єленевський та Є. В. Єленевська і десь зо п'ять студентів. Панувала атмосфера тиші, спокою. Приїжджі були розселені по окремим приміщенням. Відомо, що В. О. Караваєв полюбляв зупинятися в затишній дачі бувшого землевласника Роде (неправомірно знесена на початку 1980-х рр.). Кожний науковець отримував необхідну допомогу та всебічне сприяння у проведенні своїх досліджень з боку керівництва та науковців станції.

В літній період природничий музей станції та гори Карадага відвідало біля 200 людей (в наступні роки кількість екскурсантів зросте на порядок).

1.2. 1925 рік

«Весною 1925 р. я відвідав Карадазьку наукову станцію в Криму (коло Феодосії), де знову зібрав різний зоологічний матеріал і нові для моєї збірки , а навіть і взагалі невідомі доти в науці, види Diptera» [Paramonow 1931: 208]. Вчений приїхав на станцію разом із постійним нештатним співробітником зоологічного музею О. Б. Кістяківським. У матеріалах Архіву МТДП зберігся короткий звіт дослідників, в якому було зазначено: «Робота наша на Карадазі виконувалась за завданнями зоологічного музею ВУАН та зайняла 15 днів (з 20.06 до 5.07). Головною ціллю нашої поїздки був збір різного зоологічного матеріалу (головним чином наземного), причому головну увагу було звернено на комах, як на клас, найменше вивчений у даній місцевості…». Проте, В. О. Караваєв зазначив, що С. Я. Парамонов мав місячну екскурсію до Криму в червні [Karavaev 1926: 25]. Ми звертаємо увагу на дати з огляду на можливі знайомства з вченими, які перебували в цей час на станції.

Започаткував свої багаторічні дослідження відомий російський зоолог В. Ф. Болдирєв. Продовжував (з 1924 р.) працювати зоолог А. М. Дяконов. Зоологом станції став К. К. Флєров (замість В. М. Вучетича, який залишив станцію у 1924 р.). Петрографічні дослідження, початі у 1924 р., продовжував видатний російський вчений, академік Ф. Ю. Левінсон-Лессінг, допомагала у дослідженнях геологиня Є. Н. Дяконова-Савельєва. Геологію Карадагу вивчав Д. В. Соколов. На станції перебував відомий фізик, дійсний член МТДП О. І. Бачинський.

Важливо підкреслити, що у 1925 р. на станції науково працював ботанік, біохімік, професор Другого московського університету С. Л. Іванов, про якого ми вже згадували вище. Допускаємо (прямих свідчень поки що немає), що в цей рік відбулося безпосереднє знайомство С. Я. Парамонова з С. Л. Івановим. Проте, це не принципово, бо про дослідження С. Л. Іванова могли розповісти вченому і інші науковці, а особливо ботанікиня станції В. М. Сарандінакі. У звіті по станції (за матеріалами Архіву МТДП) за 1925 р. О. Ф. Слудський відмітив: «… С. Л. Іванов проводив роботу на станції у зв'язку з проведенням ним біохімічних досліджень. Зібраний матеріал — насіння біля 50 видів рослин — знаходиться в нинішній час в обробці. Дослідження обробленого матеріалу можуть надати, між іншим, вказівки до фітохімічної характеристики Карадагу». Додамо, що вчений вивчав спільні фізіолого-хімічні ознаки не тільки окремих видів, але й родів, родин та навіть груп рослин. Він зазначив: «Ефірна олія *Raphanus sativus* утворюється не тільки у багатьох видів та родів Cruciferae, але й у Resedaceae (*Reseda lutea* за спостереженнями на Карадазі 1925 р.)» [Ivanov 1926: 97]. Разом з іншими дослідженнями, карадазькі спостереження були використані у якості фактичного матеріалу в біохімічних узагальненнях, використаних при формулюванні основного біохімічного закону, до якого ми ще повернемося.

Директор станції О. Ф. Слудський опікувався про примноження наукових знань і вперше літом 1925 р. запровадив зібрання наукових діячів, що перебували на станції. На одному з них, 31 липня було заслухано доповідь С. Л. Іванова: «Еволюція організмів та їх хімічні процеси (застосування еволюційної теорії до біохімії)». В коротких тезах до доповіді вчений відмітив: «… Визначення біохімічного поняття вид. Дослідження родів. Тотожність складу. Визначення біохімічного поняття рід. Генетично близькі види мають подібний склад. Завбачення складу. Дослідження родин…» (за матеріалами Архіву МТДП). Минуло майже сто років, але з такою доповіддю можна пристойно виступити перед науковою спільнотою і в наш час — погляди вченого не втратили своєї актуальності. Звичайно, такого рівня дослідження привертали увагу науковців і на станції відбувались жваві дискусії між вченими різних спеціальностей. Дискусія була провідником ідей в науці для всіх її учасників, незалежно від віку та досвіду роботи. Наголосимо, що біохімічне поняття виду не могло залишитися поза увагою диптеролога С. Я. Парамонова.

У серпні на станції проводив дослідження В. О. Караваєв [Mikhalenok 2023: 263].

1.3. 1928 рік

В 1928 р. С. Я. Парамонов на станції не був, бо вдруге, після 1926 р., відвідав Закаспійський край. Для нас важливо коротко розглянути цей рік, як вже було зазначено вище, з огляду на те, що на Карадазі працювали С. Л. Іванов та В. О. Караваєв.

В матеріалах Архіву МТДП виявлено, що у 1928 р. на станції з 15 серпня по 15 вересня працював завідувач зоологічного музею ВУАН В. О. Караваєв. Вчений продовжував вивчати мірмекофауну околиць станції, збирав зоологічні колекції для музею, також зібрав для С. Я. Парамонова цікаві екземпляри двокрильців. Він зустрівся із своїми давніми знайомими по станції — ентомологами В. Ф. Болдирєвим та А. М. Дяконовим, іншими науковцями.

Зустрівся вчений також і з С. Л. Івановим, який 16 серпня підготував доповідну записку щодо ботанічних досліджень, в якій підкреслив важливе значення станції як творчого осередку. Так, вчений зазначив: «… Карадаг ніколи не втратить наукового значення як для окремих приїжджаючих у Крим вчених, які шукають підтвердження своїм теоретичним висновкам та результатам, так і для майбутніх дослідників — студентів вишів, які вперше знайомляться з методами наукової роботи. Карадаг невичерпне джерело для робіт систематиків, біолога, фізіолога та біохіміка». Не помилимось в тому, що В. О. Караваєв, С. Я. Парамонов, інші вчені мислили аналогічно.

1.4. 1929 рік

«Влітку 1929 р. я знову збирав на Карадазькій науковій станції в Криму і знайшов знову цікавий матеріал, що ствердив знахідки керівничого нашого музею В. О. Караваєва, що ласкаво збирав тут спеціально для мене» [Paramonow 1931: 209]. (Збори відносяться до 1928 р.). На той час С. Я. Парамонов вже був відомим вченим далеко за межами СРСР. Це не пройшло поза увагою керівника станції гідробіолога В. Л. Паулі, який у доповідній записці до Кримського народного комісаріату освіти (з 1 вересня 1929 р. станція була передана у його відання та переведена на місцевий бюджет, але наукове керівництво залишалося за МТДП) відмітив значущі дослідження чотирьох вчених:

«Карадазька станція служить базою для дослідницької роботи наукових робітників, командированих іншими закладами. З них у поточному році можна відмітити такі: 1. Парамонов від Української А[кадемії] наук — вивчав двокрилих комах. 2. Левінсон-Лессінг від Академії наук СРСР — вивчав вулканічні породи Карадагу (закінчена карта). 3. Соколов від Геолкома закінчував геологічну карту прилеглого району Криму. 4. Болдирєв від Тимірязівської сільськогосподарської академії вивчав біологію єгипетської сарани… . Та багато інших робітників» (за матеріалами Архіву МТДП).

Вчений проводив дослідження з 20 червня по 1 серпня. Враховуючи його зацікавленість іншими, далеким від зоології дисциплінами, він залюбки міг бути присутнім на загальних зборах науковців (списки присутніх відшукати не вдалося), де заслуховували наукові доповіді. Так, 24 червня академік Ф. Ю. Левінсон-Лессінг розповів про виверженні породи та магнітну аномалію на Карадазі, науковець московського астрономо-геодезичного інституту М. Є. Набоков читав доповідь по темі: «Про значення південних астрономічних станцій», зоолог В. Ф. Болдирєв розповів про методи боротьби з пустельною сараною, геолог, професор Д. В. Соколов читав доповідь: «Нові дані по геології Східного Криму». Безумовно, всі доповіді викликали інтерес з боку слухачів, їх жваво обговорювали.

У період свого перебування на станції С. Я. Парамонов зустрічався з професором та істориком медицини Д. М. Російським, професором, директором бібліотеки Малого театру у Москві О. О. Фоміним, актором державного театру імені Вс. Мейєрхольда О. О. Темеріним та іншими людьми.

Геолог Д. В. Соколов приїхав разом із студентами геологами М. В. Муратовим та В. В. Поповим — майбутніми відомими дослідниками геології Криму. З ними також зустрічався вчений. Згодом, при дослідженні проблеми походження фауни Криму, він буде критично розглядати

теоретичні погляди М. В. Муратова щодо геологічної історії півострова, пропонуючи власні підходи.

Ще кілька слів про надзвичайну подію у житті вченого. Восени, після станції, він втретє поїхав у Закаспійський край (Туркестан), у Чаткальські гори, як керівник експедиції. Вчений зазначив: «Диптерологічною стороною ця подорож дала порівнюючи дуже мало, бо з одного боку було вже пізно для комах, з другого, експедиція, якою я керував, потрапила в полон до басмачів і була передчасно припинена» [ibid.].

1.5. 1930 рік

«Восени 1930 р. знову пощастило здобути новий та взагалі цікавий матеріал в районі Карадага» [Paramonow 1931]. Вчений працював на станції в період з 15 серпня по 15 вересня. У звіті за 1930 рік завідувач станції В. Л. Паулі зазначив: «С. Я. Парамонов … збирав двокрилих (Diptera) для зоологічного музею ВУАН. Збирав матеріали для монографії роду *Anthrax* (всього зібрано наколотого матеріалу біля 1000, не наколотого не підраховано» (за матеріалами Архіву МТДП). Вчений знайомиться з науковцями, з якими раніше на станції не зустрічався. Зокрема, це відомі геологи С. І. Пономарьов з Томська та К. І. Вісконт з Москви. Обидва зібрали великі колекції мальовничих карадазьких халцедонів: сердоліків, сардерів, агатів, оніксів, також і інших мінералів. За кольоровою насиченістю та естетичною красою халцедони Карадагу вважаються одними з найкращих у світі. Знайомиться з зоологом Л. Г. Платоновим з Харкова, що продовжував роботу, почату у 1929 р. по вивченню гідроїдів.

Карадазькі зустрічі, знайомства, чарівна природа довкілля, творчі здобутки — все це у своїх життєвих мандруваннях з вдячністю до долі, яка завела на станцію, вчений назавжди виніс з собою.

Не зайвим буде навести хоча б один стовпчик із вірша під назвою «Карадаг». Незважаючи на явне аматорство, про що вчений усвідомлював щодо всіх своїх поетичних творів, у вірші закладені почуття великої любові до одного з улюблених місць у його житті:

«Оттуда, с высоты орлиного полета,
Быть может, я пойму и глубже, и ясней,
Оставив за собой докучные заботы,
Всю радость бытия и мелочность страстей» [Lesnoy 1948: 59].

Переосмислення теорії природного добору являє собою результат всієї багаторічної наукової праці С. Я. Парамонова. До початку такого переосмислення ми відносимо вплив розглянутого творчого контуру станції. Також слід відмітити мистецький характер самого Карадагу, який вже на протязі кількох століть приваблює та не залишає байдужими його спостерігачів та дослідників і творчо впливає на них. На рис. 2 можна бачити, як шанувальник Карадагу, художник А. В. Куршин зобразив його фантастичні скелі.



Рис. 2. На скелях Карадагу. Автор — А. В. Куршин. 2001 р. Папір, туш (Художня збірка автора).

Fig. 2. On the rocks of Kara Dag by A. V. Kurshin. 2001. Paper, ink (the author's art collection).

Не помилимось в тому, що у своїх наукових пошуках, завдяки різним точкам росту, у різні часи свого життя, в тому числі і карадазькій точці, вчений розглядів безмежні можливості науки, що мало певний вплив на створення теорії хемогенезу.

1.6. Кілька слів про станцію

Подальше вивчення історії станції може надати свідчення того, що в певній мірі станцію для науковців ВУАН, особливо для зоологів, «відкрили» В. О. Караваєв та С. Я. Парамонов — вони були першими українськими вченими, які проводили на станції багаторічні наукові дослідження високого рівня і, звичайно, розповідали про станцію своїм колегам.

Наведемо приклад. В 1931 р. до Зообіологічного інституту ВУАН, яким керував академік І. І. Шмальгаузен, було приєднано зоологічний музей ВУАН. В травні місяці керівник інституту просить директора станції В. Л. Паулі влаштувати практикум для восьми аспірантів. Останній формально повідомив керівництво МТДП про те, що «з нашого боку ніяких перепон … не зустрічається». Звичайно, не було перешкоди і з боку МТДП (за матеріалами Архіву МТДП). На нашу думку, про сприятливі умови для проведення аспірантських практикумів на станції, могли розповісти як В. О. Караваєв, так і С. Я. Парамонов. Вже на початку літа керівник одного із секторів інституту професор Д. Є. Белінг поїхав з аспірантами на станцію, де і провів відповідний практикум [Onyshchenko 2018: 464]

До творчої привабливості Карадагу додамо, що у 1932 р. на станції побував відомий російський вчений Б. М. Житков, на дослідження якого С. Я. Парамонов буде посилатися у своїй теорії хемогенезу, про ці дослідження розповімо нижче, у відповідному місці.

2. На початках хемогенезу

Головним поштовхом у пошуку нових ідей було залучення до систематики нових методів досліджень з інших дисциплін — біохімії та геохімії. Підкреслимо, що вчений вже мав багаторічний досвід класифікації видів та родів двокрильців. Разом з тим, його явно не задовольняла ситуація, що складалася у систематиці. В теоретичних працях нас цікавлять деякі підходи та факти, що були використані при вирішенні загальних теоретичних проблем біології та в тій чи іншій мірі знайшли своє відображення у теорії хемогенезу.

2.1. Теоретичні праці

На тлі кризи систематики, яка не являла собою чогось цільного, не була забезпечена методикою та методологією, у 1934 р. вийшла перша теоретична праця вченого: «Сучасна систематика, її методи та завдання» [Paramonow 1934]. Вчений вирішив привести систематику у належний стан, надати їй наукову основу, він з надією дивився у майбутнє: «Еволюційне вчення буде значно збагачено змістом при відповідному розвитку систематики і не треба забувати, що книга, яка зумовила перемогу еволюційної теорії була присвячена не чому іншому, а походженню видів — тобто основній одиниці систематики» [ibid.: 16]. Поки що вчений підтримує у всіх своїх працях позиції дарвінізму, часом сумнівається, із сумнівів виникають нові думки, нові підходи до вирішення проблем еволюції. Попереду будуть ще десятиріччя роздумів щодо переосмислення теорії еволюції.

В роботі на численних прикладах було показано, що систематика не являє собою науку з огляду на те, що теорія систематики майже не опрацьована: «Систематика не має здорової методологічної основи, всі працівники заняті опрацюванням матеріалу, вони підвозять цеглу, дерево і камінь для збудування величезного будинку систематики і ніхто не дбає про те, щоб будівля мала певний план, щоб будинок мав певний стиль, певне завдання» [ibid.: 5]. В сучасній вітчизняній науці стан систематики потребує відкритої дискусії, бо багато питань, які в свій час розглядав С. Я. Парамонов, до сих пір не вирішені.

Вчений небезпідставно мав надію на нові методи досліджень (хімічні): «Момент, що переживає тепер систематика, характеризується застосуванням багатьох нових методів, які хоч і не завоювали ще собі достатнього місця, проте своєю сумою примушують систематику не тільки вважати на них, а навіть переглянути свої основні завдання та реорганізуватися» [ibid.: 7]. Хімічні методи досліджень будуть розглянуті нижче.

У роботі «Проблема видоутворення і ареал» [Paramonow 1935*c*], як і в більшості своїх інших наукових праць , автор опосередковано запрошує до дискусії читача, ділиться з ним своїми думками, висуває кілька концепцій та гіпотез і при цьому підкреслює, що аж ніяк не претендує на істину. Докладно розглядає дослідження академіка М. І. Вавилова та його школи про центри формоутворення, аналізує свої погляди і приходить до висновку, що вони доповнюють дослідження вищезгаданої школи: «… новіші висновки школи Вавилова не дають матеріалу для змінювання нашої робітної гіпотези про те, що в розвитку виду існують фази, навпаки, вводиться нова деталь, що робить змальовану нами картину ще більш можливою, а саме, констатується фаза в розвитку виду , яку умовно ми можемо прийняти за первісну, коли все багатство й різноманітність генотипу сховане під досить одноманітною оболонкою фенотипу» [ibid.: 17]. Досягнення школи М. І. Вавилова (частково і свої концепції) будуть використані вченим при розробці теорії хемогенезу: «Гомологічні ряди Вавилова, знайдені ним у рослин, слугують і у тварин основним принципом структури живої речовини, всієї маси її. Організми утворюють ланцюги або ряди форм, причому генетично близькі ланцюги утворюють паралельні ряди», більш детально про це викладено у праці С. Я. Парамонова 2016 року [Paramonov 2016: 191–193].

Торкається взаємовідношень виду та середовища. Поки що вчений визнає колосальне значення середовища у формуванні виду: «Саморух, саморозвиток…лежить в основі видоутворення… Організм (і вид) специфічний, суть його полягає в безперервній боротьбі з середовищем, яке він перемагає, але якому він і підкорюється» [Paramonow 1935*c*: 20]. В подальшому вчений схилятиметься до того, що вид цілком незалежний від середовища. Автогенез знайде належне місце у теорії хемогенезу: «Невірний основний постулат: еволюція — це не селектогенез, тобто основана не на селекції, а автогенез, тобто основана на внутрішніх силах, закладених у живому організмі» [Paramonov 2016: 187].

В 1935 р. виходить цікава, змістовна стаття «Чи ефіопського походження фауна південної підобласті Палеарктики» [Paramonow 1935*b*]. По суті робота являє собою відгук, полеміку, критичний розгляд ентомологічних досліджень російського зоолога, систематика О. М. Бартенєва. Дискусія велась у дружньому, доброзичливому стилі. С. Я. Парамонов на підставі власного аналізу поширення родини Bombyliidae (Diptera) прийшов до висновку, що Азія та Північна Америка, а не Ефіопіка, грали визначальну роль у створенні фауни Палеарктики. Залучує дані геології, зоогеографії, інші дані та факти, належне місце приділяє логіці і на основі цього вже робить власні висновки. Загалом такий підхід, коли факти та логіка формують теорію, характерний для багатьох робіт вченого.

У 1939 р. на російській мові вийшла стаття «Сучасна зоологічна систематика, її теоретичні та практичні завдання» [Paramonow 1939*a*]. В ній знаходимо деякі позиції із статті, що вийшла на українській мові у 1934 р. [Paramonow 1934].

Нижче коротко розглянемо дві роботи, в яких вчений вів дискусію, де захищав позиції філогенетичної систематики. Перша робота вийшла у 1937 р. під назвою «Чи повинна систематика бути філогенетичною?» [Paramonow 1937] та була продовженням подальшого розвитку думок роботи, розглянутої нами вище [Paramonow 1934]. В основному вчений критично розглядав погляди російського біолога О. О. Любищева, який пропонував будувати систематику на подібності, а не на кровній спорідненості організмів. Вів гостру полеміку з ним і підкреслював, що погляди його опонента ухиляються від загальноприйнятих поглядів, але і в них «…є цінні думки, які ніколи не слід недооцінювати» [Paramonow 1937: 197]. Дискусія інколи велася в неакадемічному стилі: «… погляди О. О. Любищева на систему … висловлені… в дуже змістовній, але, на жаль, надзвичайно стисло, місцями туманно і навіть по варварському викладеній статті» [ibid.: 197]. С. Я. Парамонов в кінці статті відмітив, що погляди іншого російського вченого Є. С. Смирнова «… доповнюють Любищева, до них ми ще сподіваємось вернутися в майбутньому» [ibid.: 208].

Вчений повернувся до них через два роки. У журналі Академії наук СРСР «Успіхи сучасної біології», у рубриці «Трибуна» була надрукована стаття: «Чи повинна систематика бути філогенетичною?» [Paramonow 1939*b*]. Підкреслимо, що публікація надто заідеологізована. Вона націлена на те, щоб запевнити наукову спільноту СРСР, що її автор відстоює, як і переважна більшість науковців в той час, позиції дарвінізму. В умовах тоталітарної радянської системи у суспільстві панувала атмосфера суцільного страху, яка спонукала багатьох вчених так чи інакше відображати у наукових статтях свою лояльність до влади. Однак розраховувати на щирість «патріотично» викладених поглядів не доводиться. С. Я. Парамонов аргументовано критикує біометричний підхід Є. С. Смирнова до рішення завдань біосистематики, позитивно ставиться до суті його «цікавої та трудомісткої праці», що допомагає глибше зрозуміти кризу, в якій опинилась систематика. Разом з тим зустрічаємо такі вислови: «…антидарвіністичні установки не поділяються більшістю радянських біологів» [ibid.: 504], або: «Неможна не відмітити водночас трохи дивну симпатію наших біологів схильних до ідеалізму, до вищої математики. Чи не виявляється тут цифра тим щитом догматики, за яким можна зручно укритися, рятуючи свої ідеологічні позиції?» [ibid.: 512]. Разом з тим, як і в кожній теоретичній роботі вченого, знаходимо ті окремі факти, від яких він буде відштовхуватися при розробці теорії хемогенезу. Так, дискутуючи про вплив на організм середовища, вчений зазначив, що спадковість впливу на організм зовнішніх умов не доведена [ibid.: 513].

Ми навели цей приклад у зв'язку з тим, щоб нагадати про соціальні умови, при яких відбувався науковий пошук вченого. Щодо російського ентомолога Є. С. Смирнова, то ця стаття ніяким чином не нанесла йому шкоди — він успішно продовжував наукову діяльність, лишаючись на позиціях ламаркізму.

Праці вченого «Чи можлива побудова єдиної біологічної системи нижчих таксономічних одиниць» [Paramonow 1940] та «Що таке вид у біології» [Paramonov 1943] були опубліковані у журналі Академії наук СРСР «Радянська ботаніка» і пов'язані між собою подібними підходами до розуміння поняття вид.

Відповідно у першій роботі вчений виходив з того, що в ідеалі біосистематика має увібрати в себе дані усіх біологічних наук і теоретичні передумови для цього, на його думку, були. Змістовна, вдумлива дискусія у цьому питанні велася з російським ентомологом та фізіологом М. Я. Кузнецовим, який досить логічно та переконливо ще у 1921 р. стверджував про відсутність таксономічного поняття вид через те, що систематика не торкається суті біологічних реальностей (видів та підвидів). С. Я. Парамонов погоджувався з таким поглядом, але у застосуванні до старої систематики, що основну увагу при визначенні виду приділяла гіатусам. Нова, філогенетична систематика, позиції якої затято відстоював вчений, якраз і направлена на те, щоб дістатися до суті поняття виду та підвиду і поєднати досвід зоологів та ботаніків. Даним побажанням вчений обмежується і не надає критеріїв, які могли би скласти основу створення єдиної біологічної систематики нижчих таксономічних одиниць. Вид розглядався, переважно, з класифікаційної точки зору. Подальших публікацій по цій тематиці не було, можливо теоретичні розробки збереглись у рукописах.

У другій роботі [Paramonov 1943] вид було розглянуто більш широко: як біологічне явище та ізольовану суть, як процес тощо. Вчений робить докладну історичну розвідку у вивченні виду. Наводить приклади визначення виду різними вченими і при цьому переконливо підкреслює помилки у його аргументації. Бере на себе відповідальність, щоб надати власне змістовне, різностороннє визначення виду [ibid.: 16–17]. Цю працю російський дослідник наукової спадщини вченого М. Д. Голубовський розглядав як програмну по теорії виду [Golubovsky 1993: 92]. Він не помилився, хоча і не знав кінцевої цілі у її реалізації.

Цікава деталь — у визначенні виду не йдеться про природний добір, а у поясненні до нього підкреслено, що вид направляється природним добором. Виділимо важливу обставину щодо форми та суті виду, як її розумів на той час вчений: «… як не важлива морфологія, але вона не

виявляється істинною «суттю» виду, фізіологія та біохімія у цьому відношенні мають перевагу над морфологією, остання не є суть, а її відбиття» [Paramonov 1943: 18]. По суті, така ж думка фігурує і у теорії хемогенезу: «… морфологічна різниця (структура, анатомія, форма) виявляються тільки відбиттям різниці внутрішньої» [Paramonov 2016: 220]. Наведені приклади підкреслюють, що частково деякі положення теорії хемогенезу були закладені у всіх розглянутих нами працях вченого.

2.2. Методи зоосистематики

Окремо розглянемо хімічні методи досліджень у застосуванні до систематики. У 1935 р. вийшла праця «Методи сучасної систематики (зоографії)» [Paramonow 1935*a*]. Детально були розглянуті дослідження хімічного складу тварин та рослин, які проводили відомі російські вчені О. П. Виноградов, С. Л. Іванов та А. В. Благовіщенський. У застосуванні до зоології та ботаніки вони відкривали шлях до систематики різних таксономічних одиниць з огляду на їх хімічний склад, а у динаміці хімічних змін вели до розуміння рушійних сил еволюції. Однак, всі дослідники, в тому числі і С. Я. Парамонов перебували на позиціях теорії природного добору. Знадобився час у 30 років, щоб переосмислити цю теорію і вже тоді залучити переосмислений фактичний матеріал дослідників (і свій власний) для розробки власної теорії хемогенезу [Paramonov 2016]. З огляду на те, що дана праця є визначальною з точки зору узагальнень у теорії хемогенезу, коротко зупинимось на окремих її аспектах.

Поштовхом до детального розгляду застосування у зоології хімічних методів стали праці О. П. Виноградова [Vinogradov 1931, 1933]. В одній з них було зазначено: «Нинішня наша стаття (геохімія та систематика, зв'язок хімічного елементарного складу з формоутворенням) виявляється також по суті розвитком порушеного В. І. Вернадським питання» [Vinogradov 1931: 231]. Уточнимо, що мова йдеться про новий геохімічний підхід до пояснення явищ життя, який, за В. І. Вернадським, мав охопити і біологічні науки.

Звісно, С. Я. Парамонов не міг не звернути увагу на викладені у статті геохімічні результати аналізів і, особливо, на явно завищені претензії геохімічного підходу до пояснень суті біологічних проблем життя. Тут не має місця, щоб докладно розглянути протиріччя у поглядах, тим більше і сам вчений не прагнув до цього, але нижче буде викладена його позиція по даному питанню. Вчений зазначив: «… роботи цієї школи далеко не можуть нас задовольнити: дослідники є і не хіміки, що працюють над конкретними питаннями біології, і не біологи, а представники геохімії, науки, що має свої особливі завдання. Характерною особливістю геохімічних досліджень є, коли так можна висловитись, надто загальний підхід до аналізу, об'єкт дослідження розглядається *á vol d'oiseau* [«з висоти пташиного польоту» — фр.]; для геохіміка цікавий не сам об'єкт як такий, а об'єкт як частина біосфери, яку він вивчає. Геохімік орудує з масами біогенного походження, з законами розподілу їх тощо. В його уявленні біологія цілком розпливається в геохімії і, звичайно, не його завдання встановлювати закономірності й окремі моменти, характерні для біології як такої. Його може цікавити, наприклад, знаходження Fe, Cu, Mn в крові тварин з погляду концентрування цих елементів у біосфері і перерозподілу їх, але ґенеза форм з різними елементами в крові — порівнюючи далека від його інтересів, а коли він і займається цим, то «остільки…» [Paramonow 1935*a*: 4]. Ми навели даний приклад з огляду на те, що вчений не розподіляв поглядів В. І. Вернадського на геохімічні підходи у дослідженнях біологічних об'єктів, тому у теорії хемогенезу і не має про це ніякої згадки.

Важливо відмітити, що при розгляді робіт О. П. Виноградова вчений не був націлений на те, щоб надати іншу оцінку викладених в них фактів та переглянути теоретичні настанови та висновки, не було «для цього ні часу, ні місця» і обмежився констатацією принципової важливості геохімічних досліджень: «… дослідження елементарного складу організмів для цілей зоографії вже не тільки цілком довело свою придатність для розв'язання окремих питань, а й для питань трудніших, питань зооекономічного характеру» [ibid.: 20]. Розгляд трудніших питань було відкладено.

Основну увагу приділяє дослідженням двох біохіміків С. Л. Іванова (Москва) та О. В. Благовіщенського (Ташкент), які незалежно один від одного, зробили крок вперед у пізнанні причин еволюції організмів.

Ще у 1914 р. С. Л. Іванов встановив поняття фізіолого-хімічних ознак рослин, що повинні зайняти місце у науці разом з морфологічними ознаками. Систематичні дослідження утворення олій показали, що цей процес відбувається у строго визначеній послідовності та подібному порядку у споріднених видів, що призводить до вироблення подібних продуктів. Саме тоді він вперше довів, що не тільки кінцеві продукти подібні у споріднених рослин, а також і фізіологічні процеси, що дають ці продукти [Ivanov 1926: 91–92].

Проте, статика у констатації факту утворення подібних речовин у споріднених рослин не влаштовувала вченого, він намагався відповісти на питання, які були поставлені при встановленні морфологічної еволюції: чи існує ботанічний вид в біохімічному розумінні цього слова, як широко розповсюджуються у системі певні речовини, яка мінливість речовин при переході від виду до роду, до родини і так далі, чи строго постійні для виду біохімічні процеси та речовини. На власних дослідженнях та з залученням досліджень інших авторів він довів, що види у біохімічному розумінні існують, бо їх хімічні процеси специфічні та постійні [ibid.: 96]. Разом з С. Л. Івановим, С. Я. Парамонов визнав: «…факти примушують нас відповісти на це питання позитивно» [Paramonov 1935*a*: 23]. Поки що факти примушували рахуватися з існуванням біохімічного виду , але вчений не був готовий щодо інтерпретації фактів у застосуванні до теорії хемогенезу. Праця С. Л. Іванова справила величезне, можливо визначальне для теоретичних узагальнень значення: «Додамо від себе, що така робота, безперечно повинна привести нас до таких висновків, збагатити нас такими фактами, про які ми тепер навіть не маємо уявлення. Хімічному методові в біології (з усіма його підрозділами і варіантами), безперечно, належить велике майбутнє» [ibid.: 29]

Велику увагу вчений приділяє також дослідженням А. В. Благовіщенського, працю якого (разом з працями О. П. Виноградова та С. Л. Іванова) буде розглянуто нижче, у контексті теорії хемогенезу.

Вчений прагнув змінити критичну ситуацію у систематиці шляхом застосування хімічних методів досліджень і теоретично йому це вдалося. Інша справа, що на практиці ці методи не знайшли широкого застосування.

На нашу думку, розглянуту працю С. Я. Парамонова [Paramonow 1935*a*] слід вважати як перший крок до створення теорії хемогенезу.

3. Хемогенез — нова теорія еволюції

Текст праці С. Я. Парамонова «Хемогенез — нова теорія еволюції» [Paramonov 2016] умовно складається з двох частин. Перша, під назвою «Еволюція у біології та її суть (факти і висновки)» була опублікована у 1964 р. у російському емігрантському журналі «Возрождение» (Париж) [Paramonov 1964: 121–125]. Текст першої частини, з невеликими авторськими змінами, розміщено на початку праці у розділах 1–2 [Paramonov 2016: 161–169]. У другу частину, зокрема, входить переосмислений текст праці 1935 р. [Paramonow 1935*a*], розміщений у розділах 9–12 [Paramonov 2016: 198–217]. Всього налічується 14 розділів, передмова, конспект викладеного та висновки, останні представлені також на англійській мові [ibid.: 222–227]. Розглянуто причини еволюції, що знаходяться у живій речовині, яка підпорядкована фізико-хімічним закономірностям, властивим для організмів. Підкреслено, що еволюція — це хемогенез. Багато представлено фактів, спрямованих на обґрунтування теорії хемогенезу. Критика теорії природного добору проходить червоною стрічкою через усю працю. Вибірково розглянемо окремі її положення.

3.1. Критика теорії природного добору

Вчений виходив з того, що причиною еволюції є не природний добір, а жива речовина, внутрішні, рушійні сили якої ще не відомі. Теорія природного добору [Darwin 1951] була блискучим досягненням людської наукової думки XIX ст., але з часом вона почала відображати механістичний підхід при розв'язанні та інтерпретації нових дослідницьких фактів. Проте і хемогенез, на думку вченого, також не вирішував заплутаних та темних сторін еволюції. Після 50 років наукової роботи у галузі диптерології , а також теоретичних узагальнень у проблемах систематики та виникнення виду, вчений прийшов до висновку, що теорія природного добору його зовсім не задовольняє.

З різних боків показує, що тенденція еволюції полягає у тому, щоб звільнити живе від впливу середовища. Домінування над середовищем є своєрідною ціллю еволюції, однак не всі форми життя можуть її здійснити. По суті природний добір являв собою малоймовірну фікцію, з допомогою якої легше було пояснити хід еволюції. При цьому від природи було усунено головне — її здатність до творчості, тобто, первинним є життя а відбір вже вторинне. Саме тут сталася колосальна логічна помилка, коли наслідок віднесли до причини, а причину прийняли за щось таке, що розуміється саме по собі. Однак, «Живе та творить життєвий потік, а природний добір тільки впливає, він направляє потік по безлічі русел, однак у середини цих русел, вплив його рівняється майже нулю» [Paramonov 2016: 166].

Найголовнішою властивістю еволюції є її незворотність, розвиток іде тільки уперед. При цьому основні напрямки розвитку обумовлені не природним добором, а живою речовиною. «Процес еволюції визначається не тим, що не зміг знищити природний добір, а тим новим, що постійно виробляється і висувається на арену життя живою речовиною» [ibid.: 170]. Суті цього нового утворення ми, звісно, поки що не знаємо. (На нашу думку тут потрібні нові, ще ніким не сформульовані ідеї). Вчений лише зазначив, що «це уявлення відсуває рішення проблеми еволюції можливо на сотні років, але така вже здатність людського розуму: воліти мати помилкове рішення зараз, ніж відкласти його надалі — терпцю бракує» [ibid.: 171].

Розглянуто деякі помилки у застосуванні понять селекція та елімінація у дарвіновській теорії природного добору: «При створенні своєї теорії та при обґрунтуванні її Дарвін спирався у значній мірі на факти *штучного відбору*. Це відобразилось (можливо підсвідомо) і у підході до вирішення усієї проблеми. Дарвін побачив у еволюції тільки *селекцію*, тобто відбір найбільш пристосованих, а на справі ми маємо *елімінацію*, тобто знищення і найбільш, і найменш пристосованих» [ibid.: 178]. З цього випливає, що органічний світ, біотику якраз і формує елімінація, вона відіграє роль стабілізуючого фактора, зберігаючи певний стандарт видів та не дозволяє їм виходити нижче норми. (Яскравий приклад маємо на прикладі хворих, скалічених дельфінів, яких Чорне море постійно викидає на берег). Однак, центр ваги не в елімінації, а у самій живій речовині, бо головне не в тому що знищується, а в тому, що дає для цього матеріал. Середовище не створює життя, воно тільки накладається на потік життя. Вчений співвідніс елімінацію та природний добір та підкреслив: «… елімінація зовсім не являє собою зворотній бік природного добору, але саме вона реально існує,… тисне еволюцію, *упихає її у вузьке русло земних умов*, а природний добір, — це голе теоретизування, хибне у своїх передумовах та суперечить фактам » [ibid.: 180].

Всемогутність природного добору можуть підтримувати лише ті люди, перед сліпою вірою яких розсипаються усі логічні докази, бо коли відкинути природний добір, то, на їх думку, відкривається шлях до релігії. Вчений наступним чином відносився до питань наукового пізнання: «Наука, яка ставить наперед рішення, які треба отримати, вже не наука» [ibid.: 182]. Дійсно, весь історичний досвід розвитку науки, показав, що межа її компетентності далеко не постійна, наукова думка наполегливо переміщує цю межу у бік пізнання істини, незважаючи на соціальні догми.

Вчений наголосив, що еволюція являє собою систему, за часів Дарвіна це було невідомо. Навів приклади гомологічних рядів М. І. Вавилова [Vavilov 1920], що слугують основним принципом структури живої речовини. Організми створюють систему, що складається із сіток горизонтальних та вертикальних рядів —– дещо подібну до періодичної системи хімічних елементів Д. І. Менделєєва. У пустих місцях, як відомо, були знайдені хімічні елементи з заздалегідь визначеними характеристиками. У своїй практичній роботі по вивченню родини Bombyliidae, вчений вибудував відповідну сітку до морфологічних ознак видів. Він знав, що у незаповнених місцях мають бути нові види і знаходив їх: «Це були зовсім невідомі науці види з різних частин земної кулі» [Paramonov 2016: 192].

У біотиці не може бути видів з незакономірною фізико-хімічною структурою. Таким чином еволюцію вчений характеризував ще як і номогенез, тобто «…розвиток згідно фізико-хімічним законам, а не тахігенез, де розвиток пояснюється випадком, невмотивованістю» [ibid.]. Безумовно, існують певні загальні (номогенетичні) подібності у поглядах автора номогенезу Л. С. Берга та хемогенезом С. Я. Парамонова. Розгляд їх не входить у наше завдання. Сам вчений у своїх узагальненнях спирається на теорію номогенеза Л. С. Берга. Відмітимо, що Л. С. Берг також дуже критично підходив до теорії природного добору і назвав її гіпотезою випадковостей (тахігенезом) [Berg 1922: 96].

3.2. Ірраціональний елемент

Вчений коротко розглянув питання ірраціонального елементу у невеличкому, восьмому розділі «Ірраціональний елемент у еволюції» [Paramonov 2016: 195–197]. Зазначив, що наші знання у цій області близькі до 0, але це не надає нам права рахувати, що незрозуміле не існує.

Під ірраціональністю вчений розумів те, що «не укладається у звичайні фізико-хімічні та логічні поняття. Думка, наприклад, відноситься до цієї ж ірраціональної області: вона пов'язана з фізико-хімічною основою, від останньої невіддільна, як звук від коливного тіла, але вона не фізика і не хімія, якими ми їх знаємо, вона якийсь особливий їх аспект» [ibid.: 195].

Думку, стверджує вчений, не можна рахувати прерогативою людини і взагалі це явище властиве не тільки хребетним, бо винахід павуком його пастки, або бджолою стільників, відноситься саме до цієї області. Мисляча діяльність людини у значній мірі індивідуалізована, у тварин вона поєднана з тим, що можна назвати родовим розумом, або інстинктом. Мислячу діяльність органіки поєднує із фізико-хімічними закономірностями і наполягає, що без її вивчення і розуміння у повній мірі збагнути еволюцію неможливо: «Біда тільки в тому, що у нас немає ще Аріадниної нитки для розмотування клубка, який називається потоком життя» [ibid.: 196]. Підкреслює, що краще не обдурювати себе, а зізнатися у незнанні, ніж займатися спрощенням проблеми.

Наводить цікавий приклад, що довгий час замовчувався у біології. Мається на увазі павук, який плете свою сітку. Пастка з павутинням була чудовим винаходом. Причому принцип пастки був створений зразу як ціле, для того, щоб ловити комах. Винайшов пастку родовий розум, інстинкт: «про цей розум ми дуже мало знаємо, але його існування визначає життя всіх тварин» [ibid.].

«Інстинкт у комах, павуків тощо являє собою спрощену форму того, що ми зустрічаємо у вищих тварин. Різниця в тому, що ми усвідомлюємо свої дії, а нижчі тварини не усвідомлюють, керуючись родовим розумом» [ibid.: 197]. Вчений вказує, що у праці не місце розглядати подробиці у різниці між інстинктом та розумом, лише нагадує, що «…у свідомій діяльності людини багато засновано на підсвідомому, тобто, тієї самої області, яку можна назвати родовим розумом» [ibid].

Знову вчений повертається до критики природного добору та підкреслює, що «замовчування психічної діяльності тварин не уплітає лаврів у вінок теорії природного добору» [ibid.].

Вчений наполягав, що рішення загадки еволюції може бути досягнуто при всебічному розгляді усіх її аспектів.

3.3. Хемогенез — основний фактор еволюції

Потік життя являє собою в першу чергу фізико-хімічне явище і тому всі зусилля треба націлити на вивчення «*хімії живої речовини у перебігу часу*», для цього не потрібно створювати нову науку, а потрібно лише «…підсумувати, класифікувати, та осмислити дані, які знайдені вже давно, однак залишились поза увагою від основних течій теоретичної біологічної думки» [ibid.: 198].

Вчений зазначив, що виникнення ідеї хемогенезу приводить нас до книги австрійського хіміка Фрідріха Рохледера «Фітохімія» [Rochleder 1854]: «…подібність у родин рослин обумовлене одночасною присутністю багатьох рядів речовин. Гомеомормізм рослин, як і ізоморфізм мінералів, обумовлені хімічним складом» [цит. за: Paramonov 2016: 199]. Тобто, подібність у рослин пояснювалась подібністю їх хімічного складу. Ф. Рохледеру також належить пріоритет думки, що «між систематичним положенням рослини та його хімічними речовинами існує певний зв'язок» [цит. за: ibid]. Він довів, що види характеризуються певними хімічними речовинами, які можна відшукати у споріднених видів. Те саме відноситься до родів та родин. Таким чином, підсумував вчений, «… ще у 1854 р. наукова думка ступала на вірний шлях: *морфологічну близькість вона ставила у зв'язок з близькістю хімічного складу*» [ibid].

Наводить кілька прикладів (користується працею С. Л. Іванова [Ivanov 1926: 90–91]) досліджень хімічного складу рослин. Згадує російського вченого М. А. Монтеверде, який у 1893 р. на солідній експериментальній базі (797 видів рослин) вивчав присутність у рослин маніту та дульциту. Згадує дослідження Ю. Візнера (1912). Підсумовує, що ці та наступні роботи, при їхній безумовній цінності «…залишались у стороні від головних положень теорії еволюції, — у них шукали та бачили тільки підтвердження теорії природного добору. Це був тільки зайвий аргумент на її користь і ніхто не звернув увагу на те, що форма та хімічний склад повинні поміняться місцями у відношенні значення для теорії» [Paramonov 2016: 199–200]. Відмітимо, що С. Я. Парамонову належить пріоритет у тому, що зумів обґрунтовано поміняти їх місцями.

Більш повний виклад вивчення біохімічних особливостей рослин знаходимо у праці С. Л. Іванова [Ivanov 1926]. Додамо, що саме він виділив еволюційний напрямок у біохімії і підкреслив, що серед попередників цієї ідеї можна назвати небагато імен, праці яких наближалися до неї: Ф. Рохледер, М. А. Монтеверде, Тіне Таммес, Ю. Візнер, Галлир та Мец [ibid.: 90]. Однак, як і його попередники, еволюційний напрямок у біохімії він пов'язував «з великою еволюційною ідеєю XIX ст.» [ibid.: 119]. Нижче, услід за С. Я. Парамоновим, розглянемо дослідження трьох російських вчених — С. Л. Іванова [Ivanov 1926], О. П. Виноградова [Vinogradov 1931, 1933] та А. В. Благовіщенського [Blagoveschenski 1925], вперше висвітлені у роботі 1935 р. [Paramonow 1935*a*] і які через 30 років вже у переосмисленому вигляді, були застосовані до теоретичних узагальнень теорії хемогенезу [Paramonov 2016].

Можливо, дослідження С. Л. Іванова були тією основою, якою в більшій мірі керувався вчений у своїх теоретичних узагальненнях. Розглянемо вибірково, у контексті того, як ці праці розглядав та сприймав С. Я. Парамонов (у 1965р.), при потребі будемо звертатися безпосередньо до їх авторів, які не сумнівались у вірності теорії природного добору, але факти власних досліджень суперечили їй.

3.3.1. Біохімічні дослідження С. Л. Іванова

В першу чергу вченого цікавили теоретичні узагальнення досліджень, які С. Л. Іванов назвав основним біохімічним законом [Ivanov 1926]. Сергій Парамонов робить принципові уточнення і вперше називає цей закон законом Іванова. Підкреслює, що він торкається як рослинного, так і тваринного світу. Однак на закон ніхто не звернув уваги і у біологічній літературі, в тому числі і зарубіжній про нього немає згадки. Причина полягала в тому, що у ньому побачили, хоча і в іншому аспекті, тільки підтвердження загальноприйнятої теорії еволюції, зрештою так вважав і автор закону. З цього приводу вчений зауважує, що була зроблена величезна помилка, бо формулювання С. Л. Іванова було дійсно формулюванням основного

біохімічного закону. Він вказує, що «*Не форма змінювала фізико-хімічні ознаки, а зміни форми були обумовлені зміною фізико-хімічних ознак*. Відбулася підміна понять: *причину почали рахувати наслідком, а наслідок причиною*. Суть явища була не вірно зрозумілою.

Та й сам закон внаслідок цього було *сформульовано неточно*: кожний вид має властивість виробляти властиві йому речовини, а також інші похідні не тільки при зміні умов існування, але і при їх незмінності, різниця тільки у темпі» [Paramonov 2016: 200]. Вчений значно поглибив та розширив закон Іванова, додав до перших чотирьох пунктів автора закону ще вісім власних.

На нашу думку, такий оновлений закон доцільно назвати іменами вчених безпосередньо до нього причетних: законом Іванова–Парамонова. Закон у повному обсязі, з незначними уточненнями у перших чотирьох пунктах та надією, що на нього звернуть увагу, викладаємо нижче.

Закон Іванова–Парамонова

1. Кожний вид як при незмінних, так і при змінних місцевих умовах існування зберігає постійну властивість виробляти властиві йому речовини, які слугують його фізіологічними ознаками — різниця тільки у темпі.
2. Кожний вид поділяє свої ознаки з видами, пов'язаними з ним генетично. Чим ближча спорідненість видів, тим багатші вони спільними фізіолого-хімічними ознаками, чим далі спорідненість, тим менше ознак.
3. Фізіолого-хімічні ознаки рослин [тварин] змінюються як при змінних, так і незмінних зовнішніх умовах існування, на протязі довгих періодів віків. Ці зміни відбуваються вельми повільно та характеризуються простими хімічними відносинами (окислення, метилування, ацетилування, бензолування та тому подібне). Фізіолого-хімічні ознаки рослин [тварин] еволюціонують, але обмежені внутрішніми фізико-хімічними закономірностями. При віддаленні спорідненості народжуються нові речовини, які знаходяться у простих хімічних відношеннях до речовин попередніх видів, від яких вони утворились.
4. Ряди хімічних речовин у споріднених груп (родів, родин) являють собою шляхи еволюції фізіолого-хімічних ознак рослинного [тваринного] світу.
5. Кожний вид обмежений у розвитку своїх фізіолого-хімічних ознак внутрішніми фізико-хімічними закономірностями, а тому має неодмінний край, межу свого розвитку, досягнувши якої він зупиняється у своєму розвитку, хоча і може існувати незмінно при незмінних умовах необмежену кількість років. При зміні умов в гірший бік він вимирає.
6. Вид, який не досягнув стадії завершеності, тобто межі свого розвитку, тобто індефінітивний вид, розвивається байдуже до того змінюється, чи не змінюється оточуюче середовище. Зміна середовища впливає головним чином на темп його розвитку.
7. Еволюція незворотна: вид ніколи не зможе повернутися до стадії, яку він пройшов, хоча оточуючі умови знову стали такими, якими були раніше.
8. Еволюція не омніпотенціальна, а тільки плюрипотенціальна: вона має неописово величезну кількість можливостей розвитку, але всі її можливості обмежені: 1) внутрішніми закономірностями фізіолого-хімічної основи, 2) елімінацією, що знищує форми, які не відповідають даним земним умовам.
9. Еволюція відбувається у двох напрямках: 1) в пристосуванні до умов середовища (адаптація) та 2) в пристосуванні середовища до потреб організму (адаптування). Загальна тенденція еволюції спрямована на адаптування.
10. У процесі адаптування (будівництво, знаряддя у тварин тощо) значну роль відіграє невідомий ірраціональний елемент, «родовий розум» або інстинкт, сутність ще цілком темна, але з яким ми стикаємося на кожному кроці. Цей елемент кардинально важливий, його замовчування чи затушовування не зможе привести до справжнього розуміння еволюції.

11. Зміна хімізму тварин та рослин , а також і їх форми, відбувається украй повільно через сотні тисяч років, на протязі яких умови середовища змінюються. Ці зміни особливо важливого впливу не мають, організми йдуть своїм шляхом.
12. Зміна середовища відбувається головним чином на характері елімінації, вона виявляється то жорсткішою, то м'якшою.

Розширений та поглиблений закон вчений розглядав як «…першу спробу визначити еволюцію як процес, обумовлений головним чином внутрішніми силами, притаманними живій речовині» [ibid.: 201]

Більш детально пропонуємо ознайомитися з особливостями закону як по праці С. Л. Іванова (закон Іванова) [Ivanov 1926: 110–119], так і по праці С. Я. Парамонова (закон Іванова–Парамонова) [Paramonov 2016: 200–206].

Біохімічні узагальнення щодо хімічного складу рослин можуть бути перенесені і на тваринний світ.

3.3.2. Геохімічні дослідження живої речовини О. П. Виноградовим

У працях О. П. Виноградова [Vinogradov 1931, 1933] було підкреслено характерну особливість окремих морських організмів, як концентраторів хімічних елементів з оточуючого середовища. Виходячи з цього, організми були розподілені на кальцієві, залізисті, сіркові, йодні, ванадієві тощо. Крім того, було встановлено, що різноманіття хімічного елементарного складу не залежить від ґрунту та інших екологічних умов. Випливав висновок, що з однакового середовища (морської води) організми добувають цілком різні, їм потрібні елементи. В процесі геологічної історії змінювалась роль окремих елементів.

Наприклад, в минулі геологічні епохи важливу роль відігравали алюміній та кремній, тоді як в сучасну епоху їх роль у концентраційній функції організмів відійшла на задній план. В минулому алюміній концентрувався у величезних кількостях у Lycopodiales, Lepidodendron, Sigillaria, які займали у флорі палеозою одне з перших місць та відігравали важливу роль у їжі травоїдних тварин. Безумовно, роль алюмінію була величезною також і у тваринному світі. З плином часу вона змінилася, набагато зменшилась і тепер у певній мірі його кількість слугує показником висоти організації рослин. В аналогічному положенні знаходиться і кремній — в минулому він домінував, а зараз зберігся тільки у Equisetales [хвощів] та самих нижчих груп рослин. Таким чином, вони являють собою вже архаїчні елементи.

На основі вищезазначеного, С. Я. Парамонов говорить про те, що зміна ролі окремих хімічних елементів у ході еволюції є абсолютно встановленим фактом, який зовсім виключено із обговорення основ теорії еволюції. Виходить так, що еволюція форми вивчається окремо, а еволюція хімічного складу також окремо, ніби організм не являє собою єдиного цілого. Вчений цілком слушно зауважив: «Важко собі уявити більш безглузду ситуацію та говорити про досконалість науки» [Paramonov 2016: 209]. Тим більше, що згадані факти і багато інших фактів, яких він не торкався у зв'язку з тим, щоб не перевантажувати викладення деталями, здобуті, так би мовити, попутно. Вчених цікавила статика, а не динаміка хімічних елементів.

У своїх дослідженнях О. П. Виноградов вважав, що за браком достатньої кількості даних, ніхто ще не може запропонувати геохімічної класифікації організмів, або пояснити хімічним елементарним складом закони формоутворення. Він також зазначив: «…ніхто не наважиться заперечувати, що геохімічне вивчення організмів, хімічний елементарний склад надає у руки надійний прийом до філогенетичних побудов» [Vinogradov 1931: 253]. У 1965 р. (рік формування рукопису теорії хемогенезу) вчений наступним чином оцінив таку позицію: «Нехай так, але питання вже було поставлене Виноградовим; з тої пори пройшло вже більше 30 років і, з рештою, головна затримка не у нестачі фактів, а в тому, що їх не шукають у тій площині, в якій потрібно, бо виходять з основної невірної теоретичної установки» [Paramonov 2016: 210].

Разом з тим, О. П. Виноградов звернув увагу на «зв'язок у вивченні питань видоутворення та еволюції між науками морфологічними та науками, що вивчають порівняльний хімічний елементарний (та молекулярний) склад організмів» [Vinogradov 1931: 254]. Проте, він не побачив, «що необхідна не добудова, а перебудова теорії еволюції…» [Paramonov 2016: 210].

До перебудови його підштовхували факти, які він узагальнив і які полягали в тому, що на протязі геологічної історії землі жива речовина завжди стикалася з одним і тим самим субстратом. Він запитував себе: «Що ж викликало зміну морських організмів, їх еволюцію на фоні збереження в геологічному часі одноманітності в хімічному складі всієї живої речовини?» [Vinogradov 1931: 254]. Достовірної відповіді не було, але спираючись на те, що фізіологічна роль мікроелементів незаперечна і що кількісно і якісно вміст мікроелементів змінюється у широких межах у різних групах сучасних організмів, він допустив, що подібно до цього і вміст мікроелементів у морській воді на протязі геологічної історії світового океану зазнавав значних коливань [ibid].

На штучність такого допущення звернув увагу С. Я. Парамонов і виходячи з того, що оскільки хімічні елементи у море поступають з суші, то не могло бути так , щоб в одну геологічну епоху кількість макроелементів лишалась постійною, а кількість мікроелементів значно збільшувалась. Крім того, звернув увагу й на те, що організми хімічно незалежні від середовища, вони беруть з нього тільки те, що їм потрібно.

Відмічає, що О. П. Виноградов «…дарма дав себе загіпнотизувати теорії природного добору, але хімічні факти, на які він опирається, цілком вірні» [Paramonov 2016: 211]. Дійсно, О. П. Виноградов міг першим висунути певні нові ідеї еволюції, але цього не сталося і ми можемо лише безпідставно фантазувати з цього приводу. Важливо відмітити, що і сам С. Я. Парамонов у 1935 р. [Paramonow 1935*a*: 5–20] бачив ті самі факти, надзвичайно детально розглядав їх і теж міг тоді висловити нові ідеї, але також дав себе загіпнотизувати тією ж теорією.

3.3.2. Еволюційні погляди А. В. Благовіщенського

Вчений відмітив, що у своїй праці А. В. Благовіщенський [Blagoveschenski 1925], характеризуючи живі організми, виходить з того ж положення, що і С. Л. Іванов (при характеристиці рослин): «Можна показати, що одні групи характеризуються присутністю одних речовин, інші інакших з неменшою справедливістю, ніж присутністю будь яких морфологічних ознак: таким є знаходження проламінів у Gramineae, гірчичної олії у Cruciferae тощо. … ми можемо визнати, що матеріальна база протоплазми у кожного виду рослин та тварин різна і, в залежності від цього, суворо специфічні всі внутрішньоклітинні процеси» [ibid.: 18].

Підемо услід за А. В. Благовіщенським, який розглянув вплив специфічних умов на перетворення речовин та на мінливість форми, яка є слідством таких перетворень на прикладі складного комплексу реакцій, супроводжуючих процес синтезу амінокислот у рослинах. Виділімо кілька моментів. Вчений виходив з того, що алкалоїди, які являють собою складні циклічні сполуки, дуже стійкі і не здатні приймати участь у обміні речовин. Коли вони накопичуються у клітинах рослин, то це є ознакою їх хімічної дряхлості. Також з появою у протоплазмі великих кількостей стійких кільчастих з'єднань тягне за собою зменшення її реакційної здатності, обмежує кількість можливих шляхів розвитку, а іноді може і зовсім зачинити шлях такого розвитку.

Посилається, що подібний погляд у 1915 р. був висловлений Пікте, який уважав, що смерть протоплазми пов'язана із стабілізацією білкової молекули, а остання в свою чергу пов'язана з утворенням кільчастих з'єднань, оскільки: «тільки розміщення атомів у формі відкритих ланцюгів дозволяє проявлятися життю» [ibid.: 24].

Коли це положення вірне для окремої клітини, то тоді немає перешкод, щоб перенести його і на увесь рослинний світ в цілому та рахувати, що підвищена продукція кільчастих з'єднань вказує на затухання даної філогенетичної лінії. Тут С. Я. Парамонов добавив, що при цьому

«ні зміни клімату, ні природний добір зовсім не причетні» [Paramonov 2016: 212]. Також вказав, що А. В. Благовіщенський таким чином знайшов новий метод по визначенню древності груп організмів, коли хімічно старі групи характеризуються властивістю створювати велику кількість кільчастих з'єднань. Останні являють собою речовини, які вже не здатні приймати участь у реакціях обміну у організмі [ibid]. Тобто, існують старі та молоді у хімічному відношенні рослинні групи.

У відношенні до протоплазми зустрічаємо посилання на російського біолога Б. М. Житкова (у 1932 р. науково працював у Криму, на станції). Звернемося безпосередньо до статті останнього, де він наголосив на тому, що в історії еволюції може мати місце «…принцип поступового, на протязі геологічних періодів, зменшення властивості до варіації живої протоплазми» [Zhitkov 1922: 57]. Тобто, у найвіддаленіші геологічні епохи здатність протоплазми до змін була значно вища, ніж сьогодні. Керуючись цією ідеєю, С. Я. Парамонов зробив цікавий висновок відносно можливих наслідків винищення надпотужною водневою бомбою всіх вищих організмів на землі. Ті нижчі рослини та тварини, що вціліли «… не в змозі були би створити і через мільярди років ні квіткових, ні ссавців. Для створення їх треба було би починати знову *із первинної протоплазми*» [Paramonov 2016: 188].

На користь теорії хемогенезу свідчив і той факт, що А. В. Благовіщенський не тільки надав «схему направленого хімічного процесу у еволюції, але і паралельні форми шляхів її, відображені у законі гомологічних рядів Вавилова» [Paramonov 2016: 215].

На деяких прикладах вже переосмислених досліджень С. Л. Іванова, О. П. Виноградова та А. В. Благовіщенського [ibid.], ми показали фрагменти еволюції думки самого вченого на шляху від визнання теорії природного добору та неготовності критично розглянути факти досліджень [Paramonov 1935*a*], до її заперечення і побудови власної теорії хемогенезу.

Ще наведемо два показових, теоретично вивірених прикладів узагальнення досліджень згаданих вчених у дев'ятому та десятому висновках (всього висновків 22) теорії хемогенезу:

9. У основі хемогенезу лежить перехід від простого до складного, тому у найбільш примітивних організмів ми не зустрічаємо високомолекулярних хімічних з'єднань.
   Тільки перші 20 хімічних елементів періодичної системи хімічних елементів Менделєєва беруть участь у побудові живої речовини (теза Виноградова [Vinogradov 1933]). Алюміній та кремній у минулому відігравали видатну роль у структурі живої речовини, тепер вони збереглися тільки у деяких невисоко організованих форм. Еволюція ролі хімічних елементів у живій речовині беззаперечна.
   Еволюція хімічних з'єднань характеризується простими хімічними відношеннями (окислення, метилування, бензолування тощо) (теза С. Л. Іванова), і ми маємо підстави стверджувати, що саме ці процеси дають основу для видоутворення. Зміна вмісту викликає зміну і у формі. Вміст і форма невід'ємні один від одного.
10. Загальна тенденція у розвитку органічного світу полягає в тому, що вільні ланцюги хімічних з'єднань поступово замінюються циклічними (теза А. В. Благовіщенського). Кількість циклічних з'єднань показує відносну «дряхлість» видів, тобто близькість їх до межі розвитку» [Paramonov 2016: 220].

4. Додаткові факти до теорії хемогенезу

У 1926 р., у тому ж журналі, що і праця С. Л. Іванова [Ivanov 1926], була опублікована праця відомого російського біохіміка М. М. Іванова (Ленінград) «Мінливість у хімічному складі насіння олійних рослин в залежності від географічних умов» [Ivanov 1926]. На наш погляд ця робота також важлива у розумінні взаємовідносин хімічного складу організмів та оточуючого середовища, на що неодноразово звертав увагу С. Я. Парамонов. Наприклад: «… організми (види) являють собою строго замкнені у собі фізико-хімічні процеси, які не піддаються ніяким зовнішнім впливам. Організм *відкидає* вплив зовнішнього середовища або … гине» [Paramonov 2016: 203].

У праці М. М. Іванова вражають масштаби досліджень, їх доказова база на всій території СРСР — від західних кордонів до Владивостока на сході, від Мурмана та Північнодвінська на півночі до Ташкенту, Мерва (район Байрам-Алі) на півдні. В різних природних умовах були зроблені географічні посіви чистих ліній різних сортів культурних олійних рослин. До роботи були долучені всі регіональні агрономічні дослідницькі організації. Завдання досліджень полягало в тому, щоб на основі єдиної методики встановити картину вмісту та якісного складу олії в певних культурах. Його поклали на біохімічну лабораторію Інституту дослідницької агрономії та прикладної ботаніки (керував інститутом М. І. Вавилов), де проводились всі аналітичні роботи по визначенню йодного, кисневого, ефірного чисел, азоту (з перерахуванням на білок).

Результати виявилися показовими: вміст олії у насінні льону мало залежав від зовнішніх умов і вчений підкреслив, що «ми маємо тут приклад хімічної задубілості, що проходить по всьому рослинному та тваринному світі» [Ivanov 1926: 17]. Разом з тим, було відмічено різку різницю у морфологічній зовнішності, коли розміри самої рослини збільшувались більш ніж у 2 рази, а хімічний склад лишався майже постійним, константним, тільки у складі олії були знайдені деякі зміни.

Олія льону, отримана з різних пунктів особливо сильно відрізнялася по йодному числу (від 163,34 у південних місцевостей до 191,11 у північних) [ibid.: 25]. Також досліди з льоном та іншими олійними культурами показали, що вплив зовнішніх факторів у вигляді вологості, інсоляції та азотистого харчування слабо відображається на кількості запасних білків у цих рослин [ibid.: 34]. Важливо, що у аналізах з олійними культурами червоною стрічкою проходило прагнення рослин до збереження свого хімічного складу [ibid.: 58]. Підсумовуючи результати роботи, вчений відзначив, що не дивлячись на все різноманіття кліматичних умов, насіння льону у всіх пунктах досліджень було з майже однаковим вмістом олії та білку. Змінювались лише йодні числа, оскільки «… в даному випадку змінюється тільки співвідношення у жирних кислотах цієї олії у розумінні розвитку більшого проценту ненасичених кислот у суворому північному кліматі» [ibid.]

Була підмічена цікава особливість у тому, що значні виходи олії були фіксовані у великому насінні, а дрібне насіння давало меншу кількість олії. Вчений зауважив, що у цьому напрямку потрібні додаткові дослідження на підтвердження того, що таке процентне співвідношення олії між великим та дрібним насінням здійснюється за рахунок збільшення клітковини у оболонці дрібного насіння: «Тоді і сортові відміни можуть знайти своє пояснення в більшому або меншому розмірі насіння льону, тобто у зміні чисто морфологічній» [ibid.: 59].

Масштабні досліди мали бути продовжені і М. М. Іванов мав надію «… встановити певні закономірності у розумінні впливу зовнішніх кліматичних та ґрунтових факторів на зміну хімічного складу насіння [ibid.: 58]. М. М. Іванов, як і С. Л. Іванов, намагався основну увагу приділити змінам середовища, незважаючи на те, що факти власних досліджень такі зміни відкидали і тільки підтверджували домінуюче значення внутрішніх фізико-хімічних процесів організмів, на які середовище не впливає.

До нашого завдання не входив пошук наступних досліджень, достатньо і наведеного прикладу, який дає додаткові факти до зміцнення позицій теорії хемогенезу.

Післямова

Ми лише поверхнево торкнулися проблематики виду у працях вченого. Не слід забувати, що його власне тлумачення поняття «вид» [Paramonov 1943] стало якісно новим у біологічній науці. Також підкреслимо, що С. Я. Парамонов був не тільки видатним вітчизняним ейдологом, але й єдиним, хто в Україні писав про вид не попутно, а в окремих статтях на цю тему [Zagorodniuk 2019].

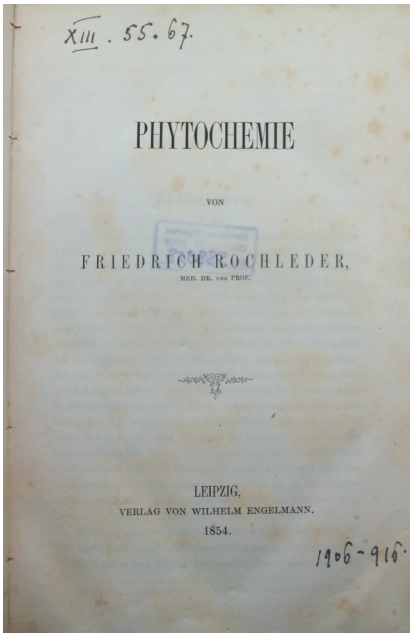
Характерною особливістю більшості розглянутих праць С. Я. Парамонова, в тому числі і теорії хемогенезу, є відсутність списку використаних літературних джерел, разом з тим автори досліджень вказані у текстах праць. Віднайти потрібні літературні джерела, як правило, не складно, тим більше списки літератури іноді зустрічаються і у працях вченого.

Однак, щодо відсутності згадки про В. І. Вернадського у теорії хемогенезу, виникає питання: чи був вчений знайомий з його працями? Виявляється, що був і навіть навів їх список (з дрібними невідповідностями) у роботі за 1935 р. [Paramonow 1935*a*: 20]. Вони такі: «Хімічний склад живої речовини у зв'язку з хімією земної кори» [Vernadsky 1922], «Жива речовина в хімії моря» [Vernadsky 1923] та класична праця В. І. Вернадського «Нариси геохімії» [Vernadsky 1927]. Також, окрім двох робіт О. П. Виноградова [Vinogradov 1931, 1933], які вже були розглянуті вище, зазначено ще дві роботи: «Геохімія живої речовини» [Vinogradov 1932] та «Хімічний елементарний склад організмів моря» [Vinogradov 1935].

Вище ми вже з'ясували, що у теорії хемогенезу [Paramonov 2016] на геохімічні ідеї В. І. Вернадського нема посилань через те, геохімія дуже загально розглядає біологічні об'єкти. Тому теоретичні ідеї наукової школи В. І. Вернадського не були використані при побудові теорії хемогенезу, а були долучені тільки дані геохімічних аналізів організмів.

Праці А. В. Благовіщенського [Blagoveschenski 1925] та С. Л. Іванова [Ivanov 1926] знаходимо у списку літератури у вже згадуваній роботі С. Я. Парамонова [Paramonow 1939*a*: 26]. У теорії хемогенезу є посилання на роботи С. Л. Іванова інших років, але, як ми вже знаємо, список літератури відсутній. Крім того, попередні дослідження в значній мірі фокусуються в розглянутій роботі за 1926 р. [Ivanov 1926]. Не наше завдання наводити лад з літературними джерелами. Таку роботу доцільно зробити при новій публікації теорії хемогенезу разом із працею 1935 р. [Paramonow 1935*a*] з відповідними коментарями та списком літератури.

Дослідження відомого австрійського хіміка Фрідріха Рохледера (1819–1874) в певній мірі відображали ідею еволюційного напрямку у хімії рослин. Саме така еволюційна ідея і привабила С. Я. Парамонова у розробці теорії хемогенезу, де він, звісно, посилається на Ф. Рохледера та на його послідовників: росіян — М. А. Монтеверде, С. Л. Іванова, О. П. Виноградова, А. В. Благовіщенського, а також: Германа Фехтінга та Ганса Галліра (Німеччина), Еміля Абдергальдена та Карла Негєлі (Швейцарія), Юліуса Візнера (Австрія), Джакомо Чамічана (Італія), Джантіну Таммес (Нідерланди), Ван Тигема (Франція), (названо не всіх вчених).


XIII. 55. 67.

PHYTOCHEMIE

VON

FRIEDRICH ROCHLEDER,

MED. DR. UND PROF.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1854.

1906-916.

Загалом, переосмислення європейської наукової ідеї і дозволило С. Я. Парамонову розробити видатну теорію хемогенезу, покликану, на наш погляд, стати частиною загальної картини світу.

У 2024 р. виповнюється 170 років з того часу, як у 1854 р. вийшла друком у Лейпцигу праця Ф. Рохледера «Фітохімія» [Rochleder 1854] (на п'ять років раніше, ніж класична праця Дарвіна) та 205 років від дня народження автора цієї праці — науковий світ відзначає цю дату 25 травня. На рис. 3 зображено титульний лист «Фітохімії».

Рис. 3. Титульний лист «Фітохімії» Фрідріха Рохледера. Книга зберігається у НБУВ.

Fig. 3. Title page of Friedrich Rochleder's *Phytochemistry*. The book is kept in Vernadsky National Library of Ukraine.

Висновки

1. Теорія хемогенезу своїм виникненням у певній мірі зобов'язана Карадазькій біостанції, в науковому просторі якої у 1925 р. відбулося знайомство С. Я. Парамонова та С. Л. Іванова. На станції С. Л. Іванов проводив дослідження хімічного складу рослин, які були залучені до обґрунтування основного біохімічного закону (закон Іванова). Пізніше цей закон С. Я. Парамоновим було поглиблено та розширено, і його можна вважати першою спробою розглянути еволюцію, обумовлену внутрішніми фізико-хімічними силами, притаманними всій живій речовині. Цей закон автор пропонує назвати основним біохімічним законом Іванова–Парамонова. Станція являла собою осередок, де формувались точки наукового росту — результат спілкування, обміну думками між вченими різних спеціальностей. Власне станція і була створена заради виникнення нових ідей.
2. Теоретичні праці вченого, присвячені систематиці та її методам, проблемам виду та видоутворення, відіграли важливу роль у формуванні нових підходів до розуміння рушійних сил еволюції. Першим невиразним наближенням до створення теорії хемогенезу слід вважати працю 1935 р. [Paramonow 1935*a*], присвячену хімічним методам у біології. Через 30 років переосмислені ідеї, розглянуті в даній праці, частково і в інших теоретичних працях, сформували відповідну теоретичну базу для обґрунтування теорії хемогенезу.
3. Незважаючи на те, що майже кожний факт, який розглядається у теорії хемогенезу, використовується для аргументованої критики теорії природного добору, вчений з великою повагою відносився до Дарвіна і вважав дарвінізм «визначним досягненням людської думки», більш того — важливим етапом у досягненні істини, «першим наближенням до неї». Вчений шукав істину, але не претендував на неї. Він розумів, що хемогенез також цілком не вирішує проблеми, тому зробив спробу поставити рішення питання з голови на ноги: показав, що причини еволюції знаходяться у фізико-хімічних процесах, притаманних живій речовині, а результат таких процесів — морфогенез, який являє собою наслідок хемогенезу.
4. В ядро теорії хемогенезу входить основний біохімічний закон Іванова–Парамонова, ідеї власних багаторічних диптерологічних досліджень та теоретичних праць, переосмислені факти по дослідженням хімічного складу рослин та тварин іншими науковцями, впевненість в тому, що еволюція визначена наперед. Крім того, факти, якими оперує вчений, пов'язані з теорією номогенеза Л. С. Берга. Теорія хемогенезу не опирається на визнану наукову значимість суміжних областей знання, зокрема на геохімію та біохімію, а відштовхується від них, що свідчить про впевненість вченого у своїх теоретичних узагальненнях.
5. В цілому теорія хемогенезу являє собою взаємопов'язану тріаду: морфогенез, хемогенез та психогенез. Поки всі три складові сторони еволюції не будуть вирішені, важко говорити, що її керівний принцип знайдено. Вчений підкреслив особливості у степені накопичення результатів досліджень: очевидно, що найбільше важливих даних міститься у розробках морфогенезу, хемогенез знаходиться ще на початках і його керівне значення більшістю вчених не усвідомлено, психогенез знаходиться на початковій стадії вивчення, «представлений тільки аморфною масою фактів без керівних ідей (теза С. Я. Парамонова)». Можливо, у результаті всебічного вивчення тріади буде знайдено ще один, четвертий аспект еволюції, який знаходиться у площині тих особливостей фізики та хімії, які нам поки що невідомі. Майбутнє покаже.
6. Хемогенез як фундаментальна розробка має бути розглянута надалі в координатах інших еволюційних концепцій, включно з дарвінізмом і телеологією. Вирішення антиномії між механістичною теорією природного добору та теорією хемогенезу, з певними елементами телеології, знаходиться у площині поєднання механістичного та телеологічного пояснення природи, про можливість якого зазначив Кант. Можливо, такий спосіб пізнавання надасть нам ключ для розкриття загадки еволюції, але для цього потрібний немалий час.

7. Наведений приклад у залученні додаткових фактів для підсилення позицій теорії хемогенезу показує, що такі факти не важко відшукати у дослідженнях інших вчених та критично їх оцінити, втім доцільно наважитися зробити це у власних дослідженнях, спробувати спрямувати їх у потрібному напрямку.

Подяки

Автор вдячний І. В. Загороднюку за всебічне сприяння при підготовці рукопису, рецензентам за критичні зауваження, які з вдячністю були враховані, завідувачці наукової бібліотеки Інституту зоології НАН України Л. М. Ластіковій та бібліографкам В. О. Константіновій і Г. В. Журавель за сприяння у роботі з відповідними літературними джерелами. Також висловлюю подяку І. В. Загороднюку та М. М. Біляшівському за надання фотографії вченого. Окремо дякую працівникам бібліотеки МТДП за допомогу у пошуку архівних матеріалів та рецензентам рукопису за важливі зауваження. Дослідження виконано за власної ініціативи і за власні кошти.

References

Berg, L. S. 1922. *Nomogenesis, or Evolution Based on Patterns.* Gosudarstvennoe izdaniye, Peterburg, VIII, 1–306. [In Russian]

Blagoveschenski, A. V. 1925. On the orthogenetic tendencies in the process of evolution. *Bulletin de l'Universitè de l'Asie Central (Tachkent)*, **10**: 17–33. [In Russian]

Darwin, Ch. 1951. *The Origin of Species by Means of Natural Selection* (Russian edition). Nauka, Moscow, Leningrad, 1–589. (Series: Darwin, Ch. Sobranie sochineniy; Vol. 3). [In Russian]

Golubovsky, M. D. 1993. Russian Biologists of Australia. Part II. S. Y. Paramonov. *Priroda*, **4**: 92–98. [In Russian]

Ivanov, N. N. 1926. Variation in the chemical composition of the seeds of oleiferous plants in dependence on geographical factors. *Bulletin of applied botany and plant-breeding*, **16**: (3): 3–88. [In Russian]

Ivanov, S. L. 1926. The principal biochemical law. *Bulletin of applied botany and plant-breeding*, **16** (3): 89–121. [In Russian]

Karavaev, V. O. 1926. A brief outline of the development and current state of the UAS Zoological Museum. *Collection of works of the Zoological Museum*, **1** (1): 21–29. [In Ukrainian]

Korneev, V. O. 2014. Real life of Sergey Lesnoy (materials for the biography of the Sergei Yakovlevich Paramonov. *Ukrainian Entomofaunistics*, **5**: 6–36. https://sites.google.com/site/ukren_fau/ [In Ukrainian]

Lesnoy, S. [Paramonov, S. Y.]. 1948. *The Songs of Nature*. Paris, 1–63. [In Russian]

Lesnoy, S. [Paramonov, S. Y.]. 1993. 'Academician-traveller' P. K. Kozlov. *Priroda,* **3**: 122–128. [In Russian]

Medyschevskaya, O. M. 1976. *Theoretical Problems of Source Studies. Textbook*. A. T. Nikolaeva (responsible editor). Moscow, 1–86. [In Russian]

Mikhalenok, D. K. 2023. Zoologist Volodymyr Karavaiev and the Karadag scientific station in Crimea (to the 160th anniversary of his birth). *GEO&BIO*, **24**: 237–269. [In Ukrainian]

Onyshchenko, O. S. (ed.). 2018. *National Academy of Sciences of Ukraine — 100: Main Trends and Achievements: Documents and Materials. Book 1: 1918–1945.* National V. Vernadsky Library of Ukraine, Kyiv, 1–952. (Series: Sources on the History of Science in Ukraine). [In Ukrainian]

Paramonow, S. J. 1931. Beiträge zur Monographie der Bombyliiden–Gattungen Amictus, Lyophlaeva etc. (Diptera). *Travaux du musée zoologique*, **11**: 1–218. [In Ukrainian]

Paramonow, S. J. 1934. Gegenwärtige Systematik, ihre Metoden und Aufgaben. *Travaux du musée zoologique*, **13**: 3–32. [In Ukrainian]

Paramonow, S. J. 1935*a*. Die Methoden der modernen Zoosystematik (Zoographie). *Travaux du musée zoologique*, **14**: 3–39. [In Ukrainian]

Paramonov, S. J. 1935*b*. Ist das südliche Untergebiet der Paläarktik (nach Bartenew) äthiopischer Herkuft. *Travaux du musée zoologique*, **14**: 43–57. [In Ukrainian]

Paramonow, S. J. 1935*c*. Das Problem der Artenbildung und das Areal. *Travaux du musée zoologique*, **15**: 5–25. [In Ukrainian]

Paramonow, S. J. 1937. Ob das System der Tiere phylogenetisch sein soll? *Travaux du musée zoologique*, **19**: 197–212. [In Ukrainian]

Paramonow, S. J. 1939*a*. Modern zoological taxonomy, its theoretical and practical problems. *Zoologicheskii journal*, **18** (1): 7–26. [In Russian]

Paramonow, S. J. 1939*b*. The biosystematics needs a phylogenetical approach (A criticism of E.S. Smirnov's views. *Advances in modern biology*, **10** (3): 504–514. [In Russian]

Paramonow, S. J. 1940. Es il possible construire un système biologique unique pour les unitès taxonomiques interieures? *Sovetskaia botanika*, **5–6**: 252–261. [In Russian]

Paramonov, S. J. 1943. Ce quiest l'espece dans la biologie, *Sovetskaia botanika*, **2**: 3–18. [In Russian]

Paramonov, S. Y. 1964. Evolution in biology and its essence (facts and conclusions). *Renaissance (Paris),* **154**: 121–125. [In Russian]
Paramonov, S. Y. 2016. Chemogenesis—a new theory of evolution. *In:* Shapoval, A. I. 2016. *S. Y. Paramonov's papers in the collections of National Vernadsky Library of Ukraine: Source research: scientific catalogue*. L. M. Yaremenko (ed.). Kyiv, 161–227. http://irbis-nbuv gov.ua/E_LIB/EIF0000071 [In Russian]
Rochleder, F. 1854. *Phytochemie*. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig, VII, 1–370.
Shapoval, A. I. 2016. S. Y. Paramonov's papers in the collections of National Vernadsky Library of Ukraine. *Librarian Visnyk,* **3**: 33–39. [In Ukrainian] http://www.irbis-nbuv.gov.ua/everlib/item/er-0000000220
Vavilov, N. I. 1920. The Law of Homologous Series in Variation. *Proceedings of the Third All-Russian Congress on Selection and Seed Production in Saratov*, 4–13 June 1920. Saratov, 41–56. [In Russian]
Vernadsky, V. I. 1922. *The Chemical Composition of Matter in Relation to the Chemistry of Earth's Crust*. Vremya, Petrograd, 1–48. [In Russian]
Vernadsky, V. I. 1923. *The Living Matter in the Chemistry of the Sea*. Nauchnoye khimiko-tekhnicheskoe izdatelstvo, Petrograd, 1–36. [In Russian]
Vernadsky, V. I. 1927. *Essays on Geochemistry*. Gosizdat, Moscow, 1–368. [In Russian]
Vinogradov, A. P. 1931. Chemical elemental composition of marine organisms in relation to the issues of their systematics and morphology. *Priroda,* **3**: 230–254. [In Russian]
Vinogradov, A. P. 1932. *Geochemistry of the Living Matter*. Akademia Nauk, Leningrad, 1–67. [In Russian]
Vinogradov, A. P. 1933. Chemical elemental composition of organisms and the periodic table of D. I. Mendeleev. *Priroda*, No. 8–9: 28–36. [In Russian]
Vinogradov, A. P. 1935. Chemical elemental composition of marine organisms. *Trudy Biogeokhimicheskoy laboratorii*, **3** (1): 63–278. [In Russian]
Vinogradov, Y. A., Z. N. Nagorova. 1960. *Metodological Guide to the Scientific and Thechnical Processing of Scientists' Funds at the Archive of the Academy of Sciences of the USSR*. Moscow, Leningrad, 1–217. [In Russian]
Zagorodniuk, I. V. 2019. Species concepts in biology: development of ideas in Ukraine. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **46–47**: 7–36. [In Ukrainian]
Zhitkov, B. M. 1922. *Age Variability and Evolution*. Moscow, 1–70. [In Russian]

GEO&BIO

2023 • vol. 25, pp 227–242
https://doi.org/10.53452/gb2517

Yuri Dubrova (1955–2023)—a biologist from Ukraine heard by the world: notes on his biography

Vasyl Prydatko-Dolin

National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

article info

key words

Yuri Dubrova, genetics, Kyiv National University, University of Leicester.

correspondence to

Vasyl Prydatko-Dolin;
National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, 13 Heroiv Oborony Street, Kyiv, 03041 Ukraine;
Email: vasylprydatko@yahoo.com;
orcid: 0000-0002-0128-4928

article history

Submitted: 25.03.2023. Revised: 28.06.2023. Accepted: 30.06.2023

cite as

Prydatko-Dolin, V. 2023. Yuri Dubrova (1955–2023)—a biologist from Ukraine heard by the world: notes on his biography. *GEO&BIO*, **25**: 227–242. [In Ukrainian, with English summary]

abstract

The future famous geneticist Prof. Yuri Dubrova (1955–2023) was born in Kyiv (Ukraine), where he received excellent secondary and higher education and was awarded with a gold medal upon graduating from school. Eventually, he became one of the best graduates of the Department of Vertebrate Zoology at the Faculty of Biology of Taras Shevchenko National University of Kyiv. His interests included theoretical biology, evolutionary theory, genetics, biometrics, and bionics (for some time he studied the lateral lineage of cyprinid fishes). In his last years at the university, he focused on the study of spontaneous mutations. At the Vavilov Institute of General Genetics in Moscow, Y. Dubrova continued his postgraduate studies and successfully defended his PhD thesis. After the collapse of the USSR, he moved to the UK in search of better scientific and technical opportunities, where he became a professor at the University of Leicester. The scientist lived and worked in Leicester until the end of his life. He devoted himself fully to science, especially to radiation, medical and population genetics, and to teaching, and tried to participate in the study of highly complex medical and genetic issues related, in particular, to the consequences of man-made disasters—Chornobyl (Ukraine, Belarus), Semipalatinsk (Kazakhstan)—and other cases of large-scale radiation effects on life. Dr. Dubrova is the author and co-author of more than 150 scientific articles published in leading journals, including the American Journal of Human Genetics, International Journal of Radiation Biology, Radiation Research, Molecular Biology and Evolution, International Journal of Cancer, British Journal of Cancer, Science, and Nature. He cooperated with many of the world's leading geneticists and gave lectures in Ukraine, Russia, the USA, Canada, Japan, etc. The article uses fragments of the author's long correspondence with Y. Dubrova, which may be of interest to biographers of F. Dobrzhansky, M. Tymofeiev-Resovsky, O. Sozinov, O. Yablokov, O. Kistiakowsky, as well as to students, teachers, and historians of Kyiv National University, Kaniv Nature Reserve, and the University of Leicester.

© 2023 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Юрій Дуброва (1955–2023) — біолог з України, якого чув світ: нотатки до біографії

Василь Придатко-Долін

Резюме. Майбутній знаний генетик, проф. Ю. Дуброва (1955-2023), народився в Києві (Україна), де отримав потужну середню та вищу освіту. Закінчив школу із золою медаллю. Іще до навчання у виші, виступав із доповідями на біологічних конференціях у Києві. Зрештою, став одним із кращих випускників Кафедри зоології хребетних біологічного факультету Київського національного університету ім. Т. Г. Шевченка. Захоплювався теоретичною біологією, теорією еволюції, генетикою, біометрією, біонікою (якийсь час вивчав бічну лінію риб (Cyprinidae)). На останньому курсі КНУ зосередився на дослідженні спонтанних мутацій. Продовжив навчання в аспірантурі Інституту загальної генетики ім. М. Вавілова (Москва), де захистив докторську дисертацію. Після розпаду СРСР виїхав до Англії у пошуках кращих, науково-технічних можливостей, де отримав громадянство та став професором державного дослідницького Лестерського університету. До останніх днів жив і працював у Лестері. Повністю віддавав себе науці, зокрема, радіаційний, медичній та популяційній генетиці, викладацькій діяльності. Намагався бути причетним до вивчення надскладних медико-генетичних питань, пов'язаних, зокрема, із наслідками техногенних катастроф — Чорнобильської (Україна, Білорусь), Семипалатинської (Казахстан), інших випадків масштабного впливу радіації на живе. Був автором і співавтором більше ніж 150 наукових праць. Публікувався в провідних виданнях, включаючи American Journal of Human Genetic, International Journal of Radiation Biology, Radiation Research, Molecular Biology and Evolution, International Journal of Cancer, British Journal of Cancer, Science та Nature. Був у контакті із багатьма провідними генетиками світу. Виступав із лекціями в Україні, РФ, США, Канаді, Японії та ін. У статті використано фрагменти багаторічного листування автора із Ю. Дубровою, які можуть бути цікавими для біографів Ф. Добржанського, М. Тимофєєва-Ресовського, О. Созінова, О. Яблокова, О. Кістяківського, а також для студентів, викладачів та істориків Київського національного університету, Канівського природного заповідника, Лестерського університету.

Ключові слова: Юрій Дуброва, генетика, Київський національний університет, Лестерський університет.

Вступ

Основою для спомину став невеличкий нарис, підготовлений автором у жовтні 2023 року для *Novitates Theriologicae*, видання Українського теріологічного товариства НАН України, адже майбутній знаний біолог, генетик, доктор біологічних наук, проф. Юрій Дуброва був випускником кафедри зоології хребетних (КЗХ) біологічного факультету Київського національного університету ім. Т. Г. Шевченка (КНУ), про що мало хто із вітчизняних, а тим більше закордонних зоологів (і генетиків), знає.

Зважаючи на неординарність біографії ученого, який спромігся пройти шлях від випускника КЗХ КНУ, до науковця Інституту загальної генетики (ІЗГ, Москва), і далі, професора Лестерського університету, а також беручи до уваги значущість внеску Ю. Дуброви в науку, редакція запропонувала авторові розширити спомин, повернути у текст нехай об'ємні, але маловідомі широкому загалу деталі, які тепер, у часи жахливої війни, розв'язаної Російською Федерацією проти України, набули зовсім іншої ваги. Щобільше, цей спомин автор писав, рятуючи, час від часу, як власні наукові архіви, так і рукопис, від випадкового знищення під час бомбардувань Києва — брав цифрові носії інформації з собою в бомбосховища. Якщо комусь ця примітка здаватиметься дивною, то запрошую ознайомиться із деталізованими хроніками обстрілів Києва, адресами та фотодоказами влучань, доступними в Інтернеті. Серед цілей обстрілів є й університет, в якому вчився Ю. Дуброва, і вулиці, на яких мешкали він та його рідні.

До того ж, на відміну від Англії, і починаючи з 26 січня 2023 р., відколи Ю. Дуброва пішов засвіти, в Україні не з'являлися розгорнуті біографічні спогади про цю талановиту, щиру, контактну людину, якою може пишатися не тільки Лестерський, але й Київський університет, звідки він розпочав свій шлях у науку.





Рис. 1. Юрій Дуброва в останні роки життя (Lester, UK) — за вебсторінкою «Tribute to Yuri Dubrova, 1955–2023»). Вид на Лестерський університет (вгорі) і Київський університет (внизу); фото із всемережжя.

Fig. 1. The late Yuri Dubrova (Leicester, UK), from the website 'Tribute to Yuri Dubrova, 1955–2023.' A view of the University of Leicester (top) and Kyiv University (bottom); photos from open sources.

Скоріше за все, невдовзі, московські історики все частіше почнуть згадувати про роки роботи Ю. Дуброви в ІЗГ, а також про навчання дослідника при лабораторії знаного ученого, акад. Ю. Алтухова. Втім, на думку автора, нехай обов'язково враховують й інший, важливіший маловідомий факт: колись, уже ставши підлеглим її Величности Королеви, і маючи світове ім'я, проф. Ю. Дуброва відхилив приватну пропозицію обійняти одну із керівних посад в ІЗГ.

Наш краянин був прекрасним аналітиком, розумником, і зміг правильно відчути, передбачити хід подій, зрозумів як саме змінюватиметься життя біологів у РФ. Втім, запевняю, що у листах (до автора), учений ніколи не торкався зазначених тем, оминав їх. (Лише в одному із листів пройшовся по московській кон'юнктурі.) Та немає жодного сумніву у тому, що Ю.Д. був обурений дикими діями путіністів в Україні, адже у Києві, на який ворог кидав дроникамікадзе та балістичні й крилаті ракети, у Ю. Дуброви залишилася старенька, малорухома мати. В Одесі, яка теж страждає від бомбардувань — можливо, родичі. (У некролозі від московських колег про це ні слова [n/a 2023 *a*].)

Згідно із даними мережевого об'єднання «Диссернет», чим вищим був рівень наукових досягнень і цитованости науковця в авторитетних журналах, тим більшою була ймовірність того, що учений виступатиме проти війни[2]. Можна не сумніватися: проф. Ю. Дуброва був саме таким — ерудованим, прогресивним.

У *e*-листах він підписувався як «Professor Yuri E. Dubrova, Department of Genetics & Genome Biology, University of Leicester, UK». Листування автора з ним було сухим, науково-пізнавальним. Втім тепер воно допомагає відтворити біографію майбутнього знаного генетика, із яким автор познайомився в 1972 році, в коридорі старого, червоного корпусу університету, де ми задавали вступний екзамен з загальної біології.

У статтю увійшли маловідомі широкому загалу спогади друзів і співкурсників Ю. Дуброви, а також фрагменти мого листування, які можуть зацікавить біографів Ф. Добржанського, М. Тимофєєва-Ресовського, О. Созінова, О. Яблокова, О. Кістяківського, М. Воїнственського, В. Межжеріна та ін. Стати новиною для студентів та істориків КНУ та Лестерського університету. Автор використав у статті й аматорський фотоархів Ю. Дуброви, який дослідник бережно збирав, зберігав і покращував, використовуючи відбитки фотографій та слайдів, і викладаючи це потім у всемережжі, в тимчасових *e*-сховищах, даруючи друзям адреси доступу.

[1] В новорічну ніч, 31 грудня 2022 на 1 січня 2023, ця будівля нового корпусу біофаку зазнала значних ушкоджень внаслідок ракетних ударів, завданих загарбниками із РФ.

[2] Заякин, А. 2023. Как теперь власть и лженаука призывают к ненависти; расследования Диссернета. You Tube [19:28]. https://bit.ly/3sDwHuD



Рис. 2. Юрій Дуброва (перший зліва) на зустрічі випускників біологічного факультету КНУ 27 квітня 2007 року (Київ). Автор невідомий.[1]

Fig. 2. Yuri Dubrova (first from the left) at the alumni meeting of the Faculty of Biology, Kyiv National University on 27 April 2007 (Kyiv). The author is unknown.

Біографічні нотатки

Юрій Євгенійович Дуброва народився 13 квітня 1955 р. у Києві (Україна), але жартував зрідка, що також є одеситом. Його дідусь і бабуся зустрілися в Одесі, там же народилася його мати (див. листування). У Києві довгий час проживав разом із матір'ю, на Бессарабці. Пізніше вони переїхали на Солом'янку.

У 1972 р. закінчив із золотою медаллю київську середню школу №58, що знаходиться у провулку Алли Горської. Сьогодні цей будинок, є пам'яткою архітектури. (Ймовірно, вчителькою біології була п. М. Ющенко, яка присвятила школі 31 рік.)

За спогадом колеги Ф. Марченкова, оприлюдненому у фейсбуці, навчаючись в школі, Юрій відвідував гурток експериментальної біології при Будинку Піонерів, що на Печерську, займався плаванням, брав участь у змаганнях. (В.П.-Д.: був рухомим, спортивним, мав широкі плечі. Пізніше, в університетські роки, випробуючи себе на трасі бобслея, отримав серйозну травму лобової кістки. Довго видужував. Ми відвідували його у лікарні усією кафедрою. Шрам залишився на все життя.) За спогадами колеги Ю. Яніша (там само), брав участь в міських біологічних конференціях старшокласників, а одна із тодішніх доповідей Юрія Дуброви мала стосунок до біоніки: об'єктом дослідження була бічна лінія коропових риб (Cyprinidae).

До українського столичного вишу Юрій поступав у складі групи медалістів, складаючи один вступний екзамен — із загальної біології. Група була досить сильною: хлопці та дівчата володіли знаннями рівня 1-го курсу університету, а може й більше. Приймали іспит двоє викладачів, у т. ч. зоолог проф. М. Воїнственський та фізіолог доц. В. О. Цибенко. Подія відбувалася в червоному корпусі університету, на третьому поверсі, де в аудиторіях іще стояли старовинні, масивні дерев'яні парти, ледь не часів архітектора Вінченцо Беретті. Відповідати на екзаменаційні запитання Ю. Дуброва пішов одним із перших, не чекаючи, поки сплине відведений час. (Там же ми й познайомилися.)

Надалі навчання біологів відбувалося в червоному корпусі, Ботанічному саду імені академіка О. Фоміна, а також у Канівському природному заповіднику. Навчання тривало протягом 1972–1977 років. Спеціалізувався на кафедрі зоології хребетних. Це була потужна кафедра. Серед перших завідувачів — О. Міддендорф, К. Кесслер та інші. На кафедрі викладали й такі відомі науковці як академіки О. Сєверцов і О. Ковалевський. Випускниками кафедри були, зокрема, І. Шмальгаузен, Ф. Добржанський, М. Гіляров.

Вчився Ю. Дуброва добре, був у списках відмінників. Відрізнявся кмітливістю, жагою до знань. Був частим гостем та слухачем кафедри загальної і молекулярної генетики, де обрав



Рис. 3. Юрій Дуброва в роки навчання на біофаку КНУ (зліва направо і вниз): (*a*) на святкуванні Дня біолога у дворі університету (1977), зліва, автор невідомий; (*b*) там же (в центрі), справа — К. Карпенчук, зліва — Ф. Марченков), автор невідомий; (*c*) в Канівському заповіднику на практиці (фото С. Лопарьова); (*d*) взимку в мисливському господарстві «Розважево» на Київщині (1976) — фото Ю. Яніша; (*e*) табір біологів на березі Телецького озера, Алтай (1976) — фото Ю. Дуброви; (*f*) Телецьке озеро — фото Ю. Дуброви.

Fig. 3. Yu. Dubrova during his years of studying at the Biological Faculty of Kyiv National University (clockwise): (*a*) at the celebration of the Biologist's Day in the university's courtyard (1977), left, author unknown; (*b*) at the same place (centre), right — K. Karpenchuk, left — F. Marchenkov, author unknown; (*c*) in the Kaniv Reserve during practice (photo by S. Lopariov); (*d*) in winter at the hunting farm 'Rozvazhevo' in Kyiv Oblast (1976) — photo by Y. Yanish; (*e*) biologists' camp on the bank of Lake Teletskoye, Altai (1976) — photo by Yu. Dubrova; (*f*) Lake Teletskoye — photo by Yu. Dubrova.

тему дипломної роботи, яку виконав під керівництвом проф. Г. Бердишева. Ймовірно тоді ж отримав рекомендації для зв'язків із вченими Інституту загальної генетики АН СРСР. Довідково: в 1981–1988 рр. директором ІЗГ був віце-президент ВАСГНІЛ академік АН УРСР О. Созінов, киянин, із яким Ю. Дуброва ніколи не переривав зв'язків. Втім, Ю. Дуброва контактував з багатьма відомими еволюціоністами й генетиками України, у т.ч. акад. С. Гершензоном.

Дуже цінував, що в 1970-х на КЗХ викладався новаторський курс з теоретичної біології, а також популяційної екології, ініційований і успішно впроваджений доцентом В. Межжеріним[3], знавцем динаміки популяцій землерийок. Колеги розповідали авторові, що до останніх днів життя В. Межжерін згадував Ю. Дуброву, пишався тим, що юнак був серед його студентів. Серед викладачів кафедри був також проф. О. Кістяківський, автор дисертації і монографії про статевий добір у птахів [Kistiakowsky 1958], і з ним Ю. Дуброва теж часто спілкувався. (Проф. О. Кістяківський був одним із засновників лабораторії біоніки, що розміщувалася в Ботанічному саду ім. акад. О. Фоміна).

Він жадав займатися популяційною, екологічною, еволюційною, біохімічною і медичною генетикою. Був частим відвідувачем магазинів медичної, академічної і букіністичної книги, слідкував за новинками, зокрема, в галузі генетики.

Захоплювався біометрією. Залюбки обговорював відповідні теми із друзями. Сідав поряд, виймав улюблене вічне перо, заряджене чорнилами (див. рис. 5), і починав виводити на чистій сторінці зошита із конспектами з зоології та анатомії красиві статистичні формули розрахунку чи то коефіцієнтів кореляції, чи то *t*-критерія Стьюдента, *xi*-квадрату та ін. Щось пояснював, радив. Тримав усе в голові. Зазначу, що в 1970-х статистику біологам КНУ не викладали. Ентузіасти вивчали її самотужки. Добре знав математику. Як бачимо із публікацій Ю. Дуброви, ці дисципліни стали йому в нагоді. Пригадую, що Ю. Дуброва дарував іншим книги зі статистики, а потім купував собі нові. Декілька книжок вислав мені навіть в Арктику. Пізніше, переписав на диски й подарував потужний і дуже популярний раніше пакет *Statistica (StatSoft)*. Забігаючи вперед, додам, що у списку досягнень, про які згадали у некролозі його московські колеги, зазначено: «у 1996... здійснює сенсаційний прорив у галузі радіаційної генетики. <...> у журналі «Nature» виходить його стаття <...> про статистично значуще збільшення частоти мінісателітних (сміттєвих) мутацій ДНК у дітей батьків, які отримали високу дозу радіації внаслідок аварії на Чорнобильській АЕС.» [n/a 2023 *a*].

Літню студентську практику майбутній учений проходив не як генетик, а як зоолог, точніше, біонік — в Каневі та Києві, а також на Телецькому озері, в Артибаші, на Алтаї (рис. 3 *e, f*). Зі спогадів Ю. Яніша про канівську практику студентів біофаку:

<…> за польовий сезон через заповідник проходило до шестисот практикантів. Були тут і київські біологи, і геологи, і географи. Мало того, польову практику проходили й біологи та геологи Московського державного університету (МГУ, рос.) <…>. <…> під час практики Ю. Дуброва активно збирав матеріал для досліджень бічної лінії різних риб, і в заростях розрив-трави дрібноквіткової (Impatiens parviflora), на «задах» нашого двоповерхового гуртожитку, були розставлені пластикові відра цього невгамовного дослідника… Відра із щільно пригнаними кришками, в яких нудилися (без діла) залиті формаліном окуні, судаки, лящі. У колеги Л. чудом збереглася фотографія, на якій є усе необхідне — і Юрко, і відра (рис. 3 c), і виглядає він просто прекрасно, як завжди: оголений торс, впевнений погляд. [Яніш, Ю. 2021. Північна корона. Авторський рукопис. Київ, 1–140].

Як всі студенти-біологи, Ю. Дуброва пройшов військову підготовку радянського штабу в одній із військових частин під Батурином, на Чернігівщині. Жив у наметах, в лісі, стріляв із АК, кидав гранати, ховався від танків, ночував в окопі, вчився водити БТР. Майбутньому генетику це, звичайно, нічого не дало, і зрештою не згодилося у житті. Через роки очевидно, що це було бездумним розтринькуванням ресурсів і марнуванням часу. Близькість Батурина, місця козацької слави, аж ніяк не враховувалася організаторами воєнних зборів. Навчання було імперсько-радянським, малопрофесійним. Втім майбутній генетик Ю. Дуброва долав і це. Вимушено вчився горланити «військові» пісні імперського штибу. Фактично людей

[3] Віталій Олексійович Межжерін — автор близько 250 публікацій, у т.ч. кількох монографій і статей в Nature. Член географічного товариства США (AGS) [Myakushko & Semenyuk 2022].

заздалегідь готували до війни, де б та не відбувалася. (Наприкінці 1970-х, автора статті таки призвали на війну — В'єтнаму й Китаю, прямо з Арктики, до Благовещенська.) І от нині війна знову постукала у двері. Упевнений, що Ю. Дуброва, як усі ми, повірити у таке жахіття не міг.

Одним із перших у своєму випуску (1977) Ю. Дуброва почав займатися науковими дослідженнями, поєднуючи їх із роботою в одній із наукових лабораторій у Києві. Пригадую, що під час захисту його дипломної роботи (здобуття ступеня бакалавра), на якому головував проф. О. Кістяківський, звучали імена генетиків Києва і Москви. Захист відбувався у червоному корпусі університету, на другому поверсі. Через три роки після закінчення вишу, до переїзду до Москви, юнак став співавтором монографії з питань генетики [див. Berdyshev *et al.* 1980]. Третім співавтором був К. Карпенчук — талановитий, щедрий юнак, який рано пішов засвіти (рис. 3 *a, b*).

Наприкінці 1980-х років Ю.Д. жив переїздами — між Києвом і Москвою. В 1981 році захистив кандидатську дисертацію про роль стабілізаційного добору в підтриманні біохімічного поліморфізму популяцій. Матеріял збирав й упорядкував, переважно у Києві. Тут була відповідна наукова атмосфера. (Нагадаю, що теорію стабілізаційного добору розробив уродженець Києва академік І. Шмальгаузен (див. [Shmalgausen 1946]).

У Москві Ю. Дуброва одружився, а також став аспірантом ІЗГ. Жив разом із дружиною Галею і доньками в районі Черемушків. Якось давно, під час мого проїзду через Москву (із Далекої Півночі), я побував у подружжя в гостях. Тоді ж Ю. Дуброва запросив мене послухати доповідь його авторства в ІЗГ, в якій йшлося про мутації і відповідні методи досліджень. Головував на засіданні біофізик, чл.-кор. М. Волькенштейн. Велика зала інституту була повна.

Упродовж декількох років він намагався отримати місце в лабораторії генетики Лестерського університету. В 1991 р. здобув скромний 6-місячний грант від Royal Society, що дозволило там попрацювати і, головне, отримати зовсім нові навички. В 1992 повернувся до Москви, і через 5 місяців (!) захистив докторську (при МГНЦ РАМН), у формі наукової доповіді про адаптивне значення поліморфізму білків у популяціях людини.

У 1994 р. назавжди виїхав в Англію для роботи в Лестерському університеті (University of Leicester, United Kingdom), в лабораторії Алека Джеффріса (Alec Jeffreys — PhD, CH FRS MAE), де працював до останніх своїх днів. Згодом отримав громадянство Сполученого королівства (United Kingdom). Мешкав разом із дружиною і двома доньками неподалік від університету, у двоповерховому будиночку із невеличким подвір'ям (рис. 4 *c*). Згодом дочки вийшли заміж і мешкають тепер в інших містах Англії — Бристолі та Ньюкаслі.

Любив домашніх тварин і взагалі природу. Мав великого кота, який волів гуляти сам по собі, і мабуть, знав про дослідження саме британських учених, згідно із якими (багатенько) відсотків їжі домашні коти жадають добувати в природі.

Часто їздив із лекціями й виступами по світу (США, Японія, Канада, Угорщина, Словаччина та ін.), звідки привозив яскравий фотозвіт, який викладав в інтернеті, у тимчасовому сховищі, і потім розсилав друзям лінк доступу. Міг вразити кого завгодно ретельністю, із якою супроводжував фотозвіт. З такою ж ретельністю колекціонував дані про розповсюдження COVID-19, про який тоді мало що було відомо. Присилав друзям побудовані ним графіки, ділився корисними посиланнями, коментував поточні дослідження, стан справ. Деякі тексти розміщено в розділі *Епістолографія: фрагменти*.

Коли була можливість, приїздив до Києва, де у нього залишалася мати, а також у наукових і приватних справах. В березні 2022 р., під час жахливих бомбардувань Києва, старенька вже не виходила із квартири, розташованої на Солом'янці, на проспекті Валерія Лобановського. Була малорухомою через перелом шийки стегна. Пізніше, у некролозі, присвяченому Ю. Дуброві, опублікованому його московськими колегами в часописі «Радиационная биология…» [n/a 2023 *a*], ані про війну, ані про мати ученого, яка залишилася у Києві, не було жодного слова. Ю. Дуброва був згаданий як «выдающийся российский и британский генетик», який «никогда

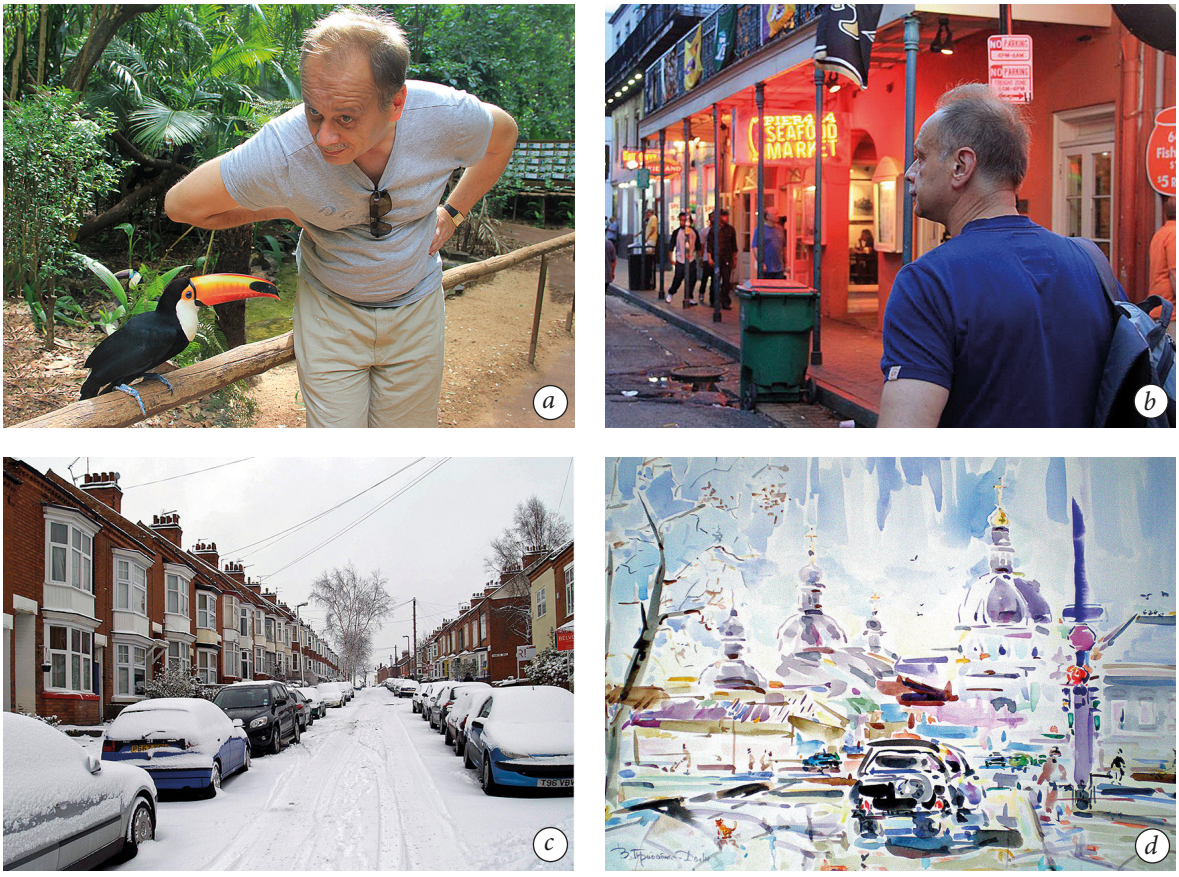


Рис. 4. Зображення різних років із домашнього архіву Ю. Дуброви, зліва направо і вниз: (*a*) десь в Бразилії; (*b*) десь в Орлеані, Франція; (*c*) вуличка у Лестері, де мешкає родина; (*d*) акварель із видом на старе містечко поблизу Києво-Могилянської Академії (подарунок автора цієї статті).

Fig. 4. Images of various years from Yu. Dubrova's home archive, clockwise: (*a*) somewhere in Brazil; (*b*) somewhere in Orleans, France; (*c*) the street in Leicester, where the family lives; (*d*) watercolour with a view of the old castle near Kyiv-Mohyla Academy (a gift from the author of this article).

не терял связей с отечественными учеными». Очевидно, під «отечеством» автори некрологу мали на увазі РФ, але не Україну, хоча Ю.Д. народився, учився й формувався як учений саме в Україні, а вже потім у РФ, і далі, Англії.

Епістолографія: фрагменти

У побуті Ю. Дуброва був російськомовним (й англомовним), про що свідчать його наукові твори і листи. Втім, розумів українську, адже народився в Україні, і довгий час жив та вчився в Києві. Зважаючи на мову цієї статті, автор розмістив нижче переклад українською (з російської та англійської) уривки нашого листування, вибравши тексти із майже сотні електронних, і які збереглися.

Пригадую, що в наприкінці 1990-х ми листувалися навіть на «латиниці», через те, що в Лестері у Ю.Є. не було кириличної клавіатури. Ю. Дуброва полюбляв листуватися — рідкісна риса. В моєму архіві збереглися двох- і навіть трьох сторінкові листи співкурсника, написані акуратним, незмінним почерком. Тільки тепер, у 2000-х, на відміну від київських, університетських часів, Ю. Дуброва писав не тільки улюбленою чорнильною, але й звичайною, кульковою ручкою. Бувало, вкладав листи у маленькі конверти (рис. 5), додаючи якесь цікаве зображення. З часом його послання, уже електронні, стали значно коротшими, до пів сторінки (втім, як у всіх нас).

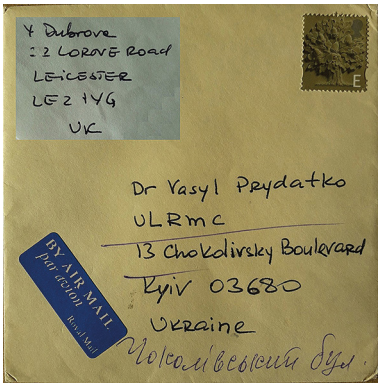


Рис. 5. Конверт, підписаний Ю. Дубровою.
Fig. 5. Envelope signed by Yu. Dubrova.

Вибрані тексти-спогади відсортовані від новіших до старіших. Останнього листа із Лестера я отримав наприкінці червня 2022 року.

Із листів: *17 січня 2021: <…> Щойно повернулися з прогулянки каналами, де годували лебедів, канадських гусей та качок. Вчора пройшлися вулицями Лестера і знайшли кущ квітучої білої троянди. А сьогодні бачили величезний бутон на кульбабі. Чекаю кінця січня, коли зацвітуть проліски. 3 січня 2021 року: <…> Додаю фотографію нашої ялинки поруч із кактусом-монстром. Він живе у нас вже 20 років. Вимахав на долоню вище за мене! 30 жовтня 2018: <…> А в нашому саду кілька разів гніздилися і навіть виводили малечу птахи. Спочатку чорний дрізд, а потім… лісові голуби припутні. 11 грудня 2016: <…> Подивіться… — це абсолютний шедевр фільмування у природі… змії переслідують ігуану (лінк). [В.П.-Д.: йдеться про стрічку Д. Аттенборо].*

5 січня 2021. *Ю.Д. (про книжки): Мені було дуже цікаво читати описи японського живопису [Муракамі], якого я люблю. Багато років тому, в Кіото, у палаці військового губернатора, я натрапив на чорно-білі картини зими. Довго не міг відірватися. На жаль, фотографувати не дозволили. Як прочитаєш, напиши, обговоримо.*

3 січня 2021. *Ю.Д.: [В.П.-Д.: тут мав би бути фрагмент листа Ю.Є.Д про Ф. Добржанського, але у цей військовий час я не зміг знайти відповідний текст у своєму архіві — заважали у т.ч. загрози обстрілів та сигнали тривог, які часто припадали й на нічні години. Тому, передаю зміст своїми словами: Ю.Є. розповів, що багато років тому, під час поїздки у США, із ним познайомився американський історик і науковець (ймовірно, Бернард Девіс — Bernard Davis (?)), і поділився спогадами про Ф. Добржанського — киянина, поляка-українця, генетика й талановитого еволюціоніста. Згадував цікаву історію про отримання Добржанським американської еміграційної візи. Юрій був приємно здивований зустріччю. Із задоволенням підтримав бесіду, адже добре знав про дослідження Ф. Добржанського. Можливо, колись, ми дізнаємося більше про цю незвичайну стрічу.] — В.П.-Д.: На днях уривок твоєї історії (про Добржанського) я розповів авторові об'ємної статті (про розвиток концепції виду в біології, де згадувався також Добржанський), а саме І. В. Загороднюку (ННПМ, Київ). Стаття І.В. містить багато маловідомих деталей, додаю [Zagorodniuk 2019]. Він повідомив також, що читав про ту пригоду із візою у спогадах акад. М. Голубовського (посилання)[4]. Тобі буде цікаво. Вкладаю рукопис нової статті І.З. — про Добржанського та його перебування у Києві [Zagorodniuk 2019]. Читай. Я раптом замислився: мабуть, той американський історик, із яким ти розмовляв про Добржанського, якось, про себе, пов'язував ваші долі! До того ж, ви обоє фактично були випускниками однієї кафедри — «Зоології». Асоціації — справа тонка.*

3 січня 2021. *Ю.Д.: <…> [про доньок] Молодша в аспірантурі в Ньюкаслі. Планувала поїздку в Україну для опитування місцевого населення, але у зв'язку з епідемією плани [суттєво змінилися] <…> нервує. Тематику дисертаційної роботи, в галузі політичної географії, їй поміняли на суто теоретичну. Пише один із розділів... Старша, Оля, просиділа без роботи й зарплати кілька місяців. Її фотоательє в Брістолі закрили через карантин. Зараз відкрили. [В.П.-Д.: в один із приїздів до Києва Ольга спромоглася організувати виставку своїх робіт у приміщенні Національної бібліотеки України імені В. І. Вернадського.]*

[4] У свою чергу, акад. М. Голубовський посилається на Л. Стеббинса (ймовірно: [Stebbins 1995]).

29 листопада 2020. *Ю.Д.: Щойно отримав дивне послання про лікарів в Антарктиді [В.П.-Д. — від Hektoen International]. Подивися, може зацікавить. Мені це, як би тобі сказати, не дуже потрібно.*[5] *(1 грудня 2015: Нещодавно подивився цікавий норвезький фільм про Руаля Амундсена. Колись, в Осло, я бачив його знаменитий корабель «Фрам», який стоїть у музейному будинку на березі затоки [лінк].)*

20 червня 2020. *Ю.Д.: висилаю книжку про біологічну зброю, написану казахом [В.П.-Д.: Кеннет «Кен» Алібе́к — докт. біол. наук Канатжан Байзакович Алібеков, автор «Biohazard», відому також як «Обережно! Біологічна зборя!». Ресурс Goodreads помилково вказує, що Кен Алібек є уродженцем «РФ», а не Каз РСР], і який працював над її створенням в колишньому СРСР. В 1992 році емігрував до США, де у співавторстві з американським колегою видав книжку англійською. Потім її переклали російською. Як прочитаєш, напиши.*

3 квітня 2020. *Ю.Д.: <…> сиджу біля комп'ютера в марних спробах написати статтю. Справа іде ну дууууже тяжко <...> Чесно кажучи, я вже одурів від сидіння вдома [на карантині]. Дуже хочу на роботу. Досі немає ані найменших повідомлень від нашої адміністрації, коли ж нарешті відкриють Університет <...>.*

2 квітня 2020. *Ю.Д.: Як справляється з коронавірусною заразою? Наше графство відносно… не дуже (поки що!) постраждало від інфекції <…> згідно з офіційною статистикою маємо не більш як 200 випадків зараженості, 3 людини померли в Лестері. А ось по країні вже понад 20000 випадків заражених і близько 2500 загиблих. Мій Університет закритий <…> тижні три тому... скасували всі лекції, семінари та практикуми; студентам порекомендували вирушити додому. А минулої п'ятниці (28-го) Університет повністю закрили на продовжені великодні канікули <…> Сидимо вдома. Я намагаюся (якось) працювати із даними на домашньому комп'ютері <…> Абсолютно незрозуміло, коли Університет відкриється <…> Вулиці вимерли. Ідеш вулицею і люди, побачивши тебе, переходять на інший бік. Закрито всі бари, ресторани, книжкові, перукарні та магазини, що продають одяг та інші предмети «розкоші». (Втім) аптеки та продовольчі працюють. На вході в продовольчі супермаркети стоять співробітники й пропускають нарід дрібними партіями. Люди стоять біля входу в черзі, дотримуючись дистанції між собою десь із два метри.*

2-4 січня 2020. *В.П.-Д.: <…> захотілося саме сьогодні піднятися на дзвіницю [київської] Лаври. Так і зробимо. — Ю.Д.: Багато років тому (10?) я підіймався на Дзвіницю разом із донькою Машею. Це було влітку.*

31 грудня 2019. *В.П.-Д.: <…> гуляв біля нашої Alma mater і сфотографував для тебе усі пам'ятні дошки, що з'явилися на фасаді за останні роки, вкладаю. Упевнений: про деякі ти нічого не чув. Червоний корпус стає все більшим є раритетом. <...> На додаток, шлю дрібку нашої зими-осені (фото) <...> Сьогодні тепло (+5), то ж збираємося в Гідропарк, пройдемося Венеційським містком, щоби правильно зустріти Новий рік і… може побачимо звідти, у затоці, пару-трійку моржів (не Odobenus rosmarus). Якщо раптом випірнуть, сфотографую і надішлю <...> Вітаємо із передноворіччям... Ну і Слава Україні! — Ю.Е.Д.: Величезне тобі спасибі! Щойно дзвонив, але не застав. <...> З прийдешнім Новим роком <...>.*

16 липня 2018. *В.П.-Д.: <…> признаюсь, мене вразило, як одного разу, випадково, я побачив в YouTube фрагмент інтерв'ю, наданого рос-ТВ, добре знайомою нам з тобою людиною Х. [дехто з-поміж колишніх «однокурсників»], у якому цей персонаж натхненно щебетав про те, що нарешті у їхньої (чи то установи, чи то фірми, не знаю), бачите, з'явилися, нові, гарні ідеї, стосовно впровадження грандіозних проєктів в Криму. Це як? На загарбаній власності!? — Ю.Д.: Щодо Х., то я «маю честь» перебувати із цією людиною в «друзях» на Фейсбуці. Людина*

[5] Довідково: серед викладачів Лестерського університету є учасники антарктичних експедицій, зокрема Т. Браун (Tim Brown, BSc. Zoology).

ця постійно розміщує там якісь марення про особисте ділове життя. Що ти хочеш? За довгі роки персонаж щільно вріс у держструктури Росії, а там панує найжорстокіший дарвінівський відбір… відбір на лояльність генеральній лінії керівництва Росії. Ось людина і пнеться. Бог їй суддя...

13 січня 2017. *Ю.Д.: <…> пішов із життя один з останніх учнів Тимофєєва-Ресовського <…> [Яблоков [6]]. Не знаю, чи стикався ти з ним? <…> Я був знайомий [із Яблоковим] <…> ще з московських часів, і підтримував знайомство, контакт, після від'їзду до Англії <…>. — В.П.-Д.: Сумна новина <…> колись на мене справило враження фото, на якому Яблоков стоїть у центрі Москви, із саморобним плакатом, і засуджує війну в Україні <…> Деякі москвичі розповідали потім, у мережі, що в останні роки життя вчений важко хворів <…> Науково-популярна спадщина Яблокова є великою і розповсюдженою <…> Навіть під час моєї роботи в Арктиці у своїй похідній бібліотечці, я мав книжечку авторства Яблокова (про білатеральну асиметрію та фенетику) <…> Якщо життя Тимофєєва-Ресовського вкоротили репресії, то життя Яблокова, напевно, вкоротило… болото негативного прогресу <…> Жаль (і його, і епоху в яку, як тепер видиться, багато чого класичного тільки починалося) <…>. — Ю.Д.: Він був дивною людиною. В останні роки <…> повністю ударився в політику, і став рупором Грінпіс в Росії <…> дозволяв собі висловлювання (як з трибуни, так і в публікаціях), які, на мій погляд, є непробачними для вченого-біолога <…> він активно проштовхував антирадіаційні ідеї , засновані на аналізі наслідків Чорнобиля. Кілька років тому <…> опублікував в США [у співавторстві] книгу, присвячену цій проблемі <…> На мою думку [В.П.-Д.: далі слідує критика на адресу Яблокова]… Після виходу книги у світ, [Яблоков] надіслав мені мейл, у якому попросив написати й опублікувати рецензію <…> Я дипломатично відмовився <…> Однак, завершимо на цьому… Померла доволі велика людина. Нехай спочиває із миром <…>.*

22 лютого 2014. *В.П.-Д. [йдеться про часи Революції гідності]: Юра, із першою, перемогою! Але якою ціною? Загинули молоді та старі люди... З надією на нову сторінку історії (додаю лінк на фото розписки на грандіозну кількість доларів, яку майданівці знайшли у Межигір'ї). — Ю.Д.: І вас усіх із перемогою!*

23 грудня 2013. *В.П.-Д.: Шлю гарну щедрівку: Shchedrivka (popular Ukraine song) by O. Skrypka and Le Grand Orchestra [посилання]. Упевнений, що вам у Лестері дуже сподобається. — Ю.Д.: Піснею відповісти не можу (смайл), але саморобну листівку додаю. На ній ми з Галею… в музеї римської культури в Кантеберрі, де приміряємо римські обладунки. З Прийдешнім! Усього найкращого в Новому Році.*

4-8 грудня 2013. *В.П.-Д.: привіт із бунтівного Києва! Сподіваюся, ти стежиш за історичними подіями. Такої хвилі гніву ніхто не очікував. Ну і... пам'ятник Леніну сьогодні того… впав... — Ю.Д.: Я тобі вчора кілька разів дзвонив, але не застав. Ситуація ще та! Єдине, що втішає — провокації з боку деякої сволоти начебто зійшли нанівець.*

21 серпня 2013. *В.П.-Д.: Пишуть (і навіть показують), що… американські науковці відшукали в Чорнобилі сосни-мутанти. Мов із-за впливу радіації ці хвойні [Pinophyta, Coniferae] перетворилися на карликів, змінили колір, а їхні стовбури взагалі «затанцювали», — про це йдеться в сюжеті ТСН (посилання). — Ю.Д.: Автор цього дослідження [ім'я] відомий мені давно. Я з ним зустрічався у Чикаго. Це пройдисвіт вищого ґатунку! Для інформації, чорнобильські сосни у нашій лабораторії, у Москві, серйозно вивчав [ім'я]. Не знаю, що з цього вийшло (у сенсі публікацій), але частота виникнення мутацій серед опромінених сосен, так само як і частоти морфологічних аномалій, були суттєво збільшеними.*

---

[6] Олексій Яблоков (1933–2017) — видатний російський біолог та громадський діяч, чл.-кор. РАН. Автор понад 450 наукових праць з популяційної біології, екології й охорони природи. 01.03.2015 влаштував одиночний протест у центрі Москви з плакатом «Я не хочу быть убитым, как Немцов и тысячи в Украине». В 1968 був одним із редакторів другого перевидання твору І. Шмальгаузена «Факторы эволюции».

4 листопада 1998. *Ю.Д.: Одеса, між іншим, це практично моя батьківщина. Мої дідусь та бабуся зустрілися в Одесі, і моя мама народилася там. У нас було багато родичів в Одесі (зараз, правда, нікого не залишилося), і упродовж багатьох років мене вивозили на літній відпочинок туди. Твій лист про Одесу –бальзам на рани.*

30 жовтня 1998. *Ю.Д.: Їду в Алма-Ату, де вже бував неодноразово… наприкінці 80-х, це з питання про виконання спільної роботи разом із казахськими колегами. Ми пробили грант для вивчення генетичних наслідків вибухів у Семипалатинську, впливу на населення забруднених територій. Ось і їдемо тепер для остаточного обговорення деталей роботи: де збирати, від яких родин збирати, як збирати, як зберігати, як доправляти кров до Гельсінкі та Лестера, хто і що робитиме від Казахської сторони. Рутина, але дуже важлива для всього проєкту. Що нового в стольному граді [Києві]?*

23 вересня 1998. *Ю.Д.: <...> 1991 року я опинився в Англії, у тій самій лабораторії, де знаходжуся зараз. <...> упродовж кількох років... намагався пробитися сюди... але нічого не виходило. <...> і вже плюнув, як раптом трапилася стипендія Royal Society <...> [правда] тільки на 6 місяців, і гроші... смішні, але <...> Я приїхав до Лестера з нульовим рівнем знання молекулярної генетики (у сенсі лабораторної практики), але зі своєю ідеєю та матеріалом (опроміненими мишами) <...> й опинився у суто молекулярно-генетичній лабораторії, яка розробила новий метод аналізу ДНК. [Втім] я запропонував використовувати цей метод для вивчення мутацій, індукованих радіацією. [В.П.-Д.: пише, що в результаті, він вислухав купу скептичних зауважень.] А коли я отримав дані, то все докорінно змінилося <...> мені одразу запропонували продовжити роботи, і навіть знайшли [якісь можливості] для фінансування <...> в 1992 році... я повернувся до Москви, до своєї популяційної генетики <...> і за 5 місяців захистив докторську, що викликало... не дуже теплу реакцію з боку керівництва мого інституту. Питання для них було просте: що зі мною робити після цього? <...> втім, я плюнув... на чвари і зайнявся пробиванням крові [В.П.-Д.: збиранням зразків крові] для подальшої роботи в Англії, оскільки на цей час... отримав підтвердження з UK, про те, що гроші... мені виділили <...> але сьорбнув лиха... провів два роки, курсуючи між Москвою та Білоруссю, у нескінченних переговорах щодо збирання матеріалу <...> однак, так-сяк кров пробив, і в березні 1994 року виїхав до UK. Мої приєдналися [до мене]... через місяць. <...> і відтоді ми в UK. Спочатку було дуже важко. Обидві доньки і дружина не знали [англійської] мови. А це, ого яка проблема <...> [доньки] почали вивчати мову з нуля <...> і [лише] через рік усе більш-менш владналося <...> здається [мені], що в Арістофана (в комедії «Птахи»), йшлося про птахів, які літали у небі, між богами нагорі і простими смертними внизу. І ці птахи, відповідно, не належали ані до богів, ані до людей. Так і ми: з Росії виїхали, а в Англії, хоч і прижилися, але... Назад… дороги [уже] немає — нікому я зі своєю наукою не потрібний, як у Москві, так і Києві. Спеціальність змінювати пізно — вік вже не той <...> треба вкорінюватися... а це не просто. У вересні 1999 закінчиться мій нинішній контракт <...> пишу [запит на] новий грант, на п'ять років. А якщо грошей не дадуть, що тоді? <...>*

Наша січнева переписка із Ю. Дубровою про Ф. Дображанського мала дещо неочікуване продовження. У ті ж дні автор листувався із п. І. Парнікозою (Київ), який розпочав працювати над текстом про історію української Антарктики, й ім'ярек підказав колезі, що у списку нових топонімів міг би бути згаданий Ф. Добржанський. В результаті, ім'я Ф. Добржанського з'явилося у відповідному списку [Parnikoza 2021], а емоційним поштовхом до цього послугувало листування із Ю. Дубровою.

Magnum opus

Вебресурс *Best Genetics Scientists* зафіксував, що Ю. Дуброва залишив світові 89 наукових публікацій (*Research Gate* вказує 102, бо окрім *articles* враховує *chapters;* НРЕР РФ — 150, див. нижче), здобув 6358 цитувань; його світовий рейтинг склав 3677, а національний (британський?) 423. *D*-індекс сягав 41.

Найбільш популярними роботами ученого за 2013–2020 рр., в т.ч. у співавторстві, стали такі: а) про вплив іонізаційної радіації на індукцію мутацій у геномі зародкової лінії ссавців [Adewoye *et al.* 2015]; б) про підходи до ідентифікації мутагенів зародкових клітин [Yauk *et al.* 2015]; в) про довгостроковий вплив гострого впливу іонізаційної радіації на виживання та фертильність *Daphnia magna* [Sarapultseva *et al.* 2009]. Згідно з *Research Gate*, станом на 16.12.2023: на науковий доробок ученого звернули увагу 7611 читачів, надали рекомендації 23, кількість цитувань склала 5363, *h*-індекс 40.

Найбільш цитованою роботою, написаною у співавторстві із 63-ма ученими, був твір про те, що *Y*-хромосомне різноманіття людей в Європі є клинальним і залежить насамперед від географії, а не від мови [див. Rosser *et al.* 2001]. Схожу статистичну інформацію про цитованість праць надав вебресурс *The Web of Science*. Публікувався у провідних виданнях, включаючи *American Journal of Human Genetic, International Journal of Radiation Biology, Radiation Research, Molecular Biology and Evolution, International Journal of Cancer, British Journal of Cancer, Science* та *Nature*.

Найранішою вагомою роботою юнака була колективна монографія про структуру, функціонування та еволюцію генів [Berdyshev *et al.* 1980], створена у Києві. (Таким чином, проф. Г. Бердишев був першим, хто помітив талановитого студента іще в університеті та запросив його до співпраці у царині генетики. Другим став академік О. Созінов.) Згадану монографію до сьогодні першою знаходять у всемережжі найбільш уживанні пошуковики, зокрема, *MBing*. І коли *MBing* запропонує користувачеві додатково увімкнути «штучний інтелект», аби знайти іще більше публікацій, то панівною у звіті все одно стає ця післяуніверситетська робота Ю. Дуброви та колег. Втім, як свідчать дані *Best Genetics Scientists* та *Research Gate*, значно частіше у мережі згадують інші ранні роботи Ю. Дуброви, які стосувалися досліджень наслідків аварії на Чорнобильській АЕС та ядерних вибухів, які відбувалися на Семипалатинському полігоні в Казахстані [Dubrova *et al.* 1996; 2002]. Нещодавно п. Вудан Ян розповіла про історію участи Ю. Дуброви у семипалатинських дослідженнях, ініційованих НДІ радіаційної медицини та екології, і додала чимало добрих слів на адресу ученого [Wudan 2019].

У монографії проф. Ю. Алтухова [Altuhov *et al.* 1997], керівника Ю. Дуброви в ІЗГ, присвяченій популяційній генетиці лососевих риб і надрукованій видавництвом «Наука», згадано вісім статей Ю. Дуброви, у т.ч. написаних у співавторстві. Сім були оприлюднені в 1980–1994 рр., тобто коли юнак жив у переїздах між Києвом, Москвою, Мінськом, Лестером. У завершальній частині твору розміщені важливі, прогностичні висновки, які не втратили актуальности до сьогодні.

Працездатність ученого була неймовірною, і тому перелічене за 1980–1994 роки не є повним, адже в 1993 році Ю. Дуброва спромігся опублікувати й статтю разом із своїм майбутнім постійним керівником у Лестері — Алеком Джеффрісом, розробником «техніки» ДНК-дактилоскопії [Dubrova *et al.* 1993].

Вдосконалюючи власні дослідження, Ю.Д. завжди знаходив щось нове, чим потім користувалися інші, як от модифікованою фенольною методикою (для виділення ДНК із ядровмісних клітин крові), що застосовували при вивченні наслідків опромінення людей після аварії на ВО «Маяк» у Челябінській області РФ (р. Теча). Або, для тої ж території, коли аналізували довжини пробігу алелю, і використовували 1-kb маркер та програму CALIBRAT_exe (авторства Ю. Дуброви).

У наші дні, в бюлетені російського радіаційно-епідеміологічного реєстру «Радиация и риск», який укладають з 1992 року, Ю. Дуброва залічений як «спеціаліст в галузі вивчення радіаційно-індукованої нестабільності геному», автор понад 150 наукових робіт. Спеціалізація — «03.01. Физико-химическая биология (03.01.01. Радиобиология)». В рамках цієї спеціалізації упродовж 2013–2018 рр. ученим було опубліковано 15 праць. У ті ж роки учений був членом редколегії часопису «Радиация и риск». Статті, опубліковані там часто цитують

у виданнях Всесвітньої організації охорони здоров'я, Наукового комітету ООН з питань дії атомної радіації, Міжнародної комісії з питань радіологічного захисту, Міжнародної агенції з питань атомної енергетики.

У квітні 2019 р. заввідділу ІЗГ О. Рубанович написав на сторінці ученого у FB: «*Наш легендарный и замечательный Yuri Dubrova цитируется в свежей статье из Nature!*», і додав посилання. В листопаді 2022 р., там само, він додав скан першого слайду своєї доповіді, представленої на конференції пам'яті проф. Ю. Алтухова, де серед титульних сторінок провідних публікацій з питань генетики була згадана й стаття американських авторів [Goldstein & Stawkowski 2105], у якій учені порівнювали висновки Дж. Ніла (про генетичні наслідки впливу малих доз радіації на населення Японії після Другої світової війни), та Ю. Дуброви (про наслідки аварії на Чорнобильській атомній електростанції в 1986 році). Нагадаю, що результати, отримані Ю. Дубровою, помітно суперечили панівній на той час концепції Дж. Ніла. Більше того, в ході подальших досліджень Ю. Дуброва підтвердив свої висновки — на прикладі сімей, опромінених після аварії на ЧАЕС (Україна, Білорусь), вибухів в районі Семипалатинського ядерного полігону (Казахстан) та постраждалих від радіоактивних скидів у річку Теча (РФ).

У березні 2023 р. учена з Оттавського університету (Канада), професорка з питань молекулярної біології п. К. Йок, у часописі *Mutagenesis* опублікувала об'ємний спомин про Ю. Дуброву, де назвала ученого «піонером вивчення мутагенезу зародкових клітин» ('germ cell mutagenesis pioneer') [Yauk 2023], і розмістила відповідне посилання на FB-сторінці Ю. Дуброви.

Післямова

Професор Ю. Дуброва пішов засвіти 26 січня 2023 р. у *Loros Hospice* у Лестері (Англія). Про це повідомила у соцмережі FB молодша дочка ученого, Марія. Об'ємний вспомин розмістила у FB старша дочка, Ольга. Багато хто висловив слова підтримки дружині ученого, Галині, і дочкам. Члени родини створили вебсторінку *'Tribute to Yuri Dubrova...'*, де бажаючи можуть запалити свічку пам'яті. Дехто залишає пожертви.

Шанобливі слова написали у всемережжі представники Лестерського університету [n/a 2023 *b*]. Сьогодні на вебсторінці закладу пошуковик знаходить понад 160 посилань на новини, пов'язані зі словом 'Dubrova'. У січні 2023 р. в журналі «Радиационная биология…» московські колеги Ю. Дуброви опублікували некролог, де згадали про значні наукові досягнення ученого, додавши: «Не буде перебільшенням сказати, що його ім'я на початку XXI століття стало легендарним» [n/a 2023 *a*].

У ті ж січневі дні у стрічці новин ННЦ «Інститут біології та медицини» (Київ), де колись готував свою кандидатську Ю.Д., на жаль, не було нічого схожого, але з вагомих причин. У дописах за 5 січня та 2 лютого 2023 читаємо:

<…> Серце розривається від болю, коли йдеш сьогодні нашим Інститутом. Затягнуті плівкою та забиті щитами вікна нагадують бійниці… Подекуди коридорами продовжує гуляти вітер… Наш гостинний та затишний «Гогвортс», наша Академія біологічного чародійства більш схожа [тепер] на середньовічну фортецю під час осади <…> «Не дочекаються…!!!» — з цієї думки наш день починається, і нею він закінчується. Як і з думки про наше майбутнє! Це дає нам сили не лише встояти перед навалою зла, але й, попри всі складнощі, зберігати важливі для нас речі, відновлювати втрачене й будувати, хай потроху, крок за кроком, але невпинно, наше майбутнє! <…>.

Персональна сторінка Ю. Дуброви у фейсбуці була простою, майже домашньою. Однак, із неї видно, що час від часу професор слідкував за подіями в Україні. 1 грудня 2019 р. розмістив у FB листівку «Мне не нужна война», узяту з «пікабу». Втім, якийсь А.С. дописав під нею провокативні слова про «один братский народ» і т. і., на що отримав у відповідь майже три тисячі коментарів, зрозуміло яких. Старша дочка ученого, Ольга, декілька разів розміщувала у себе на фейсбуці дещо з популярної графіки, створеної в Україні (у т.ч. відому марку Укрпошти із

зображенням графіті авторства Бенксі, створеному на стіні зруйнованого окупантами будинку, що у Бородянці).

У квітні 2018 року Ю.Д. закликав підписати петицію проти депортації лікаря, який десять років учився медицині в Англії. (Потім ця петиція перемогла.)

Хтось із британських друзів ученого додав на FB-сторінку Ю.Д. посилання на аудіокнижку «Master and Margarita», додавши: <…> *Remembering talking to Yuri about it. He loved it* <…>. Мабуть, згадав про причетність Ю.Д. до країни, де створювався популярний твір М. Булгакова. Втім, Юрій розповідав, що в США до нього підходили із запитаннями про Ф. Дображанського — як про киянина, поляка-українця, генетика й талановитого еволюціоніста. Отже, люди сприймали Ю.Д. не тільки як лестерця, але і як колишнього киянина. Додам, що на своїй титульній сторінці в FB він написав: 'From Kyiv, Ukraine'. За місяць до смерти Ю.Д., там же, заявився сердечний допис-дарунок від українських колег — про «Щедрик»: *«Увесь світ знає наш «Щедрик» як «Carol of the Bells», пісню-символ Різдва <…> у 1922 році ця композиція стала найпотужнішим інструментом української культурної дипломатії»*.

Такими були реалії (у січні 2023), коли Ю. Дуброва пішов засвіти. Бажаю, аби про ці дописи, спогади й деталі дізналися зарубіжні колеги Ю. Дуброви, а також дехто зі співкурсників, які живуть і працюють у РФ, але через загрози утисків не можуть відкрито й потужно висловитись у т.ч. проти війни в Україні. Автор робить це за них. У дні, коли пишеться нарис, у Києві, та у всій країні, час від часу лунають сигнали тривог. Замість рятувати життя, вкладати гроші в генетику чи захист довкілля, росіяни ведуть війну.

Юрій Дуброва всякчас намагався бути у вирії подій: виступав із яскравими доповідями, викладав, мандрував, збирав у себе вдома друзів, ходив у гості, передивлявся кінострічки та вистави, а потім ділився враженнями, знаходив нові книжки для читання, розсилав друзям цікаві, на його думку, наукові публікації, у т.ч. із платних видань, до яких мав доступ як професор університету. Писав листи, створював жартівливі фотоколажі й розсилав друзям на свята.

Найкращою пам'яттю про ученого залишатимуться його потужні наукові праці, переважно англомовні. Повсякденне використання їх науковцями, викладачами, студентами можна гарантувати. Колись на своїй вебсторінці у фейсбуці Ю. Дуброва розмістив фото із великим, квітучим фруктовим деревом, надзвичайно красивим. Так воно й ростиме у всемережжі і ставатиме частиною пам'яті про відкриту, талановиту, розумну людину, яка народилася в Україні.

Подяки

Красно дякую родині Янішів (Юрію, Ользі, Жені) за рідкісні фотозображення, часів Канівської практики, вичитку статті та важливі коментарі й доповнення. Автор вдячний родині Лопарьових (Сергію та Надії), які знайшли час і терпіння, і відшукали в домашньому архіві фотографії кінця сімдесятих. Спогадами радо поділився також проф. М. Макарчук (КФА КНУ). Відчутною була й редакційна допомога колеги І. Загороднюка. Дослідження проведено поза науковими темами, за власною ініціативою автора.

References

Adewoye, A., S. Lindsay, Y. Dubrova, M. Hurles. 2015. The genome-wide effects of ionizing radiation on mutation induction in the mammalian germline. *Nature Communications*, **6**: 6684. https://doi.org/10.1038/ncomms7684

Altukhov Y. P., E. A. Salmenkova, V. T. Omelchenko. 1997. *Population Genetics of Salmonid Fishes.* Nauka, Moskva, 1–283. [In Russian]

Berdyshev, G. D., Y. E. Dubrova, K. G. Karpenchuk. 1980. *Structure, Functions and Evolution of Genes*. Naukova dumka, Kyiv, 1–216. [In Russian]

Dubrova Y., R. Bersimbaev, L. Djansugurova, [et al.]. 2002. Nuclear weapons tests and human germline mutation rate. *Science*, **295**: 1037. https://doi.org/10.1126/science.1068102

Dubrova, Y., A. Jeffreys, A. Malashenko. 1993. Mouse minisatellite mutations induced by ionizing radiation (Nature Genet., 5, 92–94). *Trends in Genetics,* **9** (11): 379. https://doi.org/10.1016/0168-9525(93)90136-6

Dubrova, Y., V. Nesterov, N. Krouchinsky, [et al.]. 1996. Human minisatellite mutation rate after the Chernobyl accident. *Nature*, **380**: 683–686. https://doi.org/10.1038/380683a0

Goldstein, D. M., M. E. Stawkowski. 2015. J. V. Neel, Y. E. Dubrova. Cold War Debates and the Genetic Effects of Low-Dose Radiation. *Journal of the History of Biology,* **48** (1): 67–98. https://doi.org/10.1007/s10739-014-9385-0

Kistiakowsky, A. B. 1958. *Sexual Selection and Species Identifying Characters of Birds*. Kyiv State University of T. G. Shevchenko, Kyiv, 1–200. [In Russian]

Myakushko, S., S. Semenyuk. 2022. Vitaliy Mezhzherin, a person with a holistic understanding of nature. *Novitates Theriologicae*, **14**: 214–217. [In Ukrainian]

n/a. 2023 *a*. Yury Evgenievich Dubrová (April 13, 1955–January 26, 2023). *Radiation Biology. Radioecology*, **63** (2): 223–224. [In Russian]

n/a. 2023 *b*. Professor Yuri Dubrova. *About the University of Leicester. Webpage*, 1–4. https://bit.ly/3tbA6Ro

Parnikosa, Iv. 2021. History of the Ukrainian Antarctic. Part 4. *Expedition XXI*, NASC, Kyiv, 1–30. [In Ukrainian] https://bit.ly/3tabZ5O

Rosser, Z., T. Zerjal, M. Hurles, [et al.]. 2001. Y-Chromosomal Diversity in Europe Is Clinal and Influenced Primarily by Geography, Rather than by Language. *American Journal of Human Genetics*, **67** (6): 1526–1543. https://doi.org/10.1086/316890

Sarapultseva, E., K. Ustenko, Y. Dubrova. 2019. The combined effects of acute irradiation and food supply on survival and fertility in Daphnia magna. *Journal of Environmental Radioactivity*, **199–200**: 75–83. https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2019.01.008

Shmalhausen, I. I. 1946. *Factors of Evolution (Theory of Stabilizing Selection)*. Poligraphkniga, Moskwa, Leningrad, 1–396. [In Russian]

Stebbins, G. L. 1995. Recollections of a coauthor and close friend. *In:* Levine, L. (ed.). *Genetics of Natural Populations. The Continuing Importance of Theodosius Dobzhansky.* Columbia University Press, New York, 7–13.

Yan, W. 2019. The nuclear sins of the Soviet Union live on in Kazakhstan. *Nature,* **568**: 22–24. https://doi.org/10.1038/d41586-019-01034-8

Yauk, C., M. Aardema, J. Benthem, [et al.]. 2015. Approaches for Identifying Germ Cell Mutagens: *Report of the 2013 IWGT Workshop on Germ Cell Assays. Mutation Research/Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis*. **783**: 36–54. https://doi.org/10.1016/j.mrgentox.2015.01.008

Yauk, C. 2023. Obituary for Yuri Dubrova (1955–2023) Germ cell mutagenesis pioneer. *Mutagenesis*, **38** (2): 81–83. https://doi.org/10.1093/mutage/gead008

Zagorodniuk, I. 2019. Species concepts in biology: development of ideas in Ukraine. *Sci. Bull. Uzhhorod Univ. (Ser. Biol.)*, **46–47**: 7–36. [In Ukrainian] https://doi.org/10.24144/1998-6475.2019.46-47.7-36

Zagorodniuk, I. 2021. The phenomenon of Theodosius Dobrzhansky: to the 100th anniversary of the beginning of his scientific research in Kyiv (1921–1924). *Visnyk Nacionalnoji Academii Nauk Ukrainy*, (2), 49–68. [In Ukrainian] https://doi.org/10.15407/visn2021.02.049