

p-ISSN 2617-6157 • e-ISSN 2617-6165

# GEO&BIO



ТОМ  
vol. 21  
2021

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

## GEO&BIO

Вісник Національного науково-природничого музею

науковий рецензований журнал видається з 2001 року Національним науково-природничим музеєм НАН України

### Редакційна колегія

#### Редакція

Комар Марина, *головний редактор, Київ, Україна*  
Червоненко Оксана, *заступник головного редактора, Київ, Україна*  
Гриценко Володимир, *науковий редактор (геологія), Київ, Україна*  
Загороднюк Ігор, *науковий редактор (біологія), Київ, Україна*  
Король Елеонора, *відповідальний секретар, Київ, Україна*  
Баркасі Золтан, *редактор, Київ, Україна*  
Коробченко Марина, *редактор, Київ, Україна*

#### Члени редколегії

Азмі Карем, *Сент-Джонс, Канада*  
Аністратенко Віталій, *Київ, Україна*  
Афанасьєв Сергій, *Київ, Україна*  
Балінт Жолт, *Будапешт, Угорщина*  
Баріна Золтан, *Будапешт, Угорщина*  
Ємельянов Ігор, *Київ, Україна*  
Зіненко Олександр, *Харків, Україна*  
Ковальчук Олександр, *Київ, Україна*  
Корнеєв Валерій, *Київ, Україна*  
Крахмальна Тетяна, *Київ, Україна*  
Мартинів Олександр, *Київ, Україна*  
Мельник Віктор, *Київ, Україна*  
Мосякін Сергій, *Київ, Україна*  
Пазоні Пірошка, *Будапешт, Угорщина*  
Радченко Володимир, *Київ, Україна*  
Рековець Леонід, *Вроцлав, Польща*  
Саламатін Руслан, *Варшава, Польща*  
Солецкі Анджей, *Вроцлав, Польща*  
Синиця Максим, *Рим, Італія*  
Шебе Кристина, *Печ, Угорщина*  
Шевера Мирослав, *Київ, Україна*  
Шиян Наталія, *Київ, Україна*

Коректор: Котляренко Г. Г.  
Верстка та підготовка до друку: Раєвський В.

Адреса редакції: вул. Б. Хмельницького, 15, Київ-30, 01601 Україна, ННПМ НАН України  
Тел.: 044 235-9559; e-mail: geo.et.bio@gmail.com  
<http://www.museumkiev.org/public/visnyk.htm>

Рекомендовано до друку Вченою радою Національного науково-природничого музею 25.11.2021.

Свідоцтво про державну реєстрацію: Серія КВ № 23104-12944ПР від 11.12.2017 р.

Журнал включено до Переліку наукових фахових видань України (категорія В) за спеціальностями «геологія» та «біологія» (наказ Міністерства освіти і науки України № 1604 від 22.12.2016).

p-ISSN 2617-6157 e-ISSN 2617-6165

## GEO&BIO

Proceedings of the National Museum of Natural History

academic peer-reviewed journal published since 2001 by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine

### Editorial Board

#### Editorial Office

Komar Maryna, *editor-in-chief, Kyiv, Ukraine*  
Chervonenko Oksana, *associate editor, Kyiv, Ukraine*  
Grytsenko Volodymyr, *scientific editor (Geology), Kyiv, Ukraine*  
Zagorodniuk Igor, *scientific editor (Biology), Kyiv, Ukraine*  
Korol Eleonora, *editorial secretary, Kyiv, Ukraine*  
Barkaszi Zoltán, *editor, Kyiv, Ukraine*  
Korobchenko Marina, *editor, Kyiv, Ukraine*

#### Assistant Editors

Afanasyev Sergiy, *Kyiv, Ukraine*  
Anistratenko Vitaliy, *Kyiv, Ukraine*  
Azmy Kareem, *St. John's, Canada*  
Bálint Zsolt, *Budapest, Hungary*  
Barina Zoltán, *Budapest, Hungary*  
Emelyanov Igor, *Kyiv, Ukraine*  
Korneyev Valery, *Kyiv, Ukraine*  
Kovalchuk Oleksandr, *Kyiv, Ukraine*  
Krakhmalnaya Tatiana, *Kyiv, Ukraine*  
Martynov Alexander, *Kyiv, Ukraine*  
Melnyk, Viktor, *Kyiv, Ukraine*  
Mosyakin Sergiy, *Kyiv, Ukraine*  
Pazonyi Piroška, *Budapest, Hungary*  
Radchenko Vladimir, *Kyiv, Ukraine*  
Rekovets Leonid, *Wrocław, Poland*  
Sałamatin Ruslan, *Warsaw, Poland*  
Sebe Krisztina, *Pécs, Hungary*  
Shevera Myroslav, *Kyiv, Ukraine*  
Shyian Natalia, *Kyiv, Ukraine*  
Sinitza Maxim, *Rome, Italy*  
Solecki Andrzej, *Wrocław, Poland*  
Zinenko Oleksandr, *Kharkiv, Ukraine*

Corrector: Kotlyarenko G. G.  
Design, layout and prepress: Rayevsky V.

Editorial office: NMNH of NAS of Ukraine, Bohdan Khmelnytsky St. 15, Kyiv, 01601 Ukraine  
Phone: 044 235-9559; e-mail: geo.et.bio@gmail.com  
[http://www.museumkiev.org/public/visnyk\\_eng.htm](http://www.museumkiev.org/public/visnyk_eng.htm)

© Національний науково-природничий музей НАН України  
© National Museum of Natural History of NAS of Ukraine

## 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., Е. Король, К. Очеретна.*  
Природнича музеологія в Україні: 10 років діяльності мережі та наукових конференцій

*Баркасі, З., О. Ковальчук, А. Малиук.*  
Інтерпретація еволюції в рамках популяризації науки у природничих музеях

*Маніло, Л.* Типові екземпляри в іхтіологічній колекції Національного науково-природничого музею НАН України [англ]

*Придатко-Долін, В.* Леонід Портенко (1896–1972) — знаний природник, учасник експедицій в Арктику та на Далекий Схід

#### геологія та палеонтологія

*Вшелякі, С.* Молюски та брахіоподи Верхнього Келовею та Оксфорду з вибраних місць Краківсько-Ченстоховської височини та Свентокшиських гір Польщі [англ]

*Деревська, К. І., К. В. Руденко, М. О. Поповська.* Геологічні пам'ятки Середнього Подніпров'я та оцінка їх екологічного стану

*Дернов, В.* *Pseudogzheloceras* — новий рід наутілід (Cephalopoda) з карбону Європи та Північної Африки [англ]

*Киселевич, Л., О. Ковальчук.* Біостратиграфія та умови формування відкладів альбу і сеноману на південно-західному схилі Українського щита (регіон Середнього Дністра) [англ]

### Contents

#### museology

**3** *Zagorodniuk, I., E. Korol, K. Ocheretna.* Natural history museology in Ukraine: 10 years of activity as a network and scientific conferences

**13** *Barkaszi, Z., O. Kovalchuk, A. Maliuk.* Interpretation of evolution as part of science popularization in natural history museums

**25** *Manilo, L.* Type specimens in the fish collection of the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine

**35** *Prydatko-Dolin, V.* Leonid Portenko (1896–1972) — world-famous naturalist, participant of expeditions to the Arctic and Far East

#### geology & paleontology

**58** *Wszelaki, S.* Upper Callovian and Oxfordian molluscs and brachiopods from selected localities of the Kraków-Częstochowa Upland and the Świętokrzyskie Mountains, Poland

**75** *Derevska, K. I., K. V. Rudenko, M. O. Popovska.* Geological monuments of the Middle Dnipro Region and assessment of their ecological condition

**87** *Dernov, V.* *Pseudogzheloceras*—a new genus of Carboniferous nautilids (Cephalopoda) from Europe and North Africa

**95** *Kyselevych, L., O. Kovalchuk.* Biostratigraphy and conditions of formation of Albian and Cenomanian deposits on the south-western slope of the Ukrainian Shield (Middle Dnister Region)

Науменко, У., В. Мацуї, О. Александров, О. Науменко. Гіпергенні зміни сукциніту та його вразливість в різних природних умовах [англ]

### біологія та екологія

Артем'єва, Є. Гібридизація як результат просторових і репродуктивних взаємин видів у групі «жовтих» трясогузок (Aves, Motacillidae) в областях симпатрії [англ]

Загороднюк, І. Транзитивні таксономічні системи (TTS) та видоутворення в процесі динаміки ареалів

Канарський, Ю. Жуки-туруни (Coleoptera, Carabidae) Національного природного парку «Північне Поділля». Частина I: Cicindelinae, Omophroninae, Nebriinae, Elaphrinae, Carabinae

Коваль, Н., С. Глотов, В. Чумак. Угруповання жуків-стафілінід (Staphylinidae) верхньої межі лісу Карпат: структура та біотопний розподіл (на прикладі Полонинського хребта) [англ]

Мерзлікін, І., О. Савицький. Водяний горіх (*Trapa natans* L.) в Україні: нові райони експансії на півночі країни та протиріччя в концепціях його охорони і регуляції чисельності [англ]

Тимошенкова, В. Нові дані щодо видів рослин для території Харківської області та національного природного парку «Гомільшанські ліси»

### хроніки

Маніло, Л., В. Песков. Видатний український іхтіолог та музеолог Юрій Мовчан (1936–2021)

115 Naumenko, U., V. Matsui, O. Aleksandrov, O. Naumenko. Hypergene alterations of succinite and its vulnerability under various environmental conditions

### biology & ecology

125 Artemieva, E. Hybridization as a result of spatial and reproductive interactions between species within the group of 'yellow' wagtails (Aves, Motacillidae) in areas of sympatry

153 Zagorodniuk, I. Transitive taxonomic systems (TTS) and speciation during range dynamics

185 Kanarsky, Yu. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Pivnichne Podillia National Nature Park (Ukraine). Part I: Cicindelinae, Omophroninae, Nebriinae, Elaphrinae, and Carabinae

196 Koval, N., S. Glotov, V. Chumak. Rove beetle (Coleoptera: Staphylinidae) communities of the upper forest line of the Ukrainian Carpathians: structure and biotopic distribution (on the example of the Polonynian ridge)

211 Merzlikin, I., O. Savitsky. The water caltrop (*Trapa natans* L.) in Ukraine: new areas of expansion in the north of the country and contradictions in concepts of its protection and population management

220 Timoshenkova, V. New data on plant species for the territory of Kharkiv Oblast and Homilshanski Lisy National Nature Park

### chronicles

227 Manilo, L., V. Peskov. The prominent Ukrainian ichthyologist and museologist Yuriy Movchan (1936–2021)

## GEO&BIO 2021, том 21

Підписано до друку 25.11.2021 р. Формат 60×84/8. Папір офсетний. Гарнітура Minion Pro. Ум.-друк. арк. 31. Обл.-видав. арк. 15,8. 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

# Natural history museology in Ukraine: 10 years of activity as a network and scientific conferences

Igor Zagorodniuk<sup>1</sup>, Eleonora Korol<sup>1</sup>, Kateryna Ocheretna<sup>2</sup>

<sup>1</sup> National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

<sup>2</sup> Kyiv-Pechersk Lyceum No. 171 'Lider' (Kyiv, Ukraine)

## article info

### key words

natural history collections, history of museums, databases, knowledge dissemination, natural history museum

### correspondence to

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

### article history

Submitted: 27.06.2021. Revised: 19.11.2021. Accepted: 20.11.2021

### cite as

Zagorodniuk, I., E. Korol, K. Ocheretna. 2021. Natural history museology in Ukraine: 10 years of activity as a network and scientific conferences. *GEO&BIO*, 21: 3–12. [In Ukrainian, with English summary]

## abstract

The series of conferences 'Natural History Museology in Ukraine', launched in the autumn of 2009, celebrated its tenth anniversary in 2019. Ten years after its beginning, the fifth meeting of the conference cycle was held. The series of conferences was initiated by the Natural History Section of the Ukrainian branch of ICOM, and the main organizers of the first and all subsequent meetings were scientists from two academic museums — the State Museum of Natural History NAS of Ukraine (Lviv) and the National Museum of Natural History NAS of Ukraine (Kyiv). During these 10 years, five full-scale conferences were held: three in Kyiv, one in Kaniv, and one in Kamianets-Podilskyi. Traditionally, the conference is organized in autumn with an average interval of two years on topics related to scientific and educational activities and to the past of natural history museums. An overview of these conferences, their topics, dates, venues, and proceedings is presented. A detailed description of the events of the fifth conference held in Kyiv at the National Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine is given. Thirty-nine participants took part in this conference during the two full days of its work (the 7th and 8th of October), of which 20 made oral presentations, and a total of 80 articles were published. The most important events of the conference included a solemn session on the occasion of the 100th anniversary of the Zoological Museum of the All-Ukrainian Academy of Sciences (1919/1921–1934), which became one of the predecessor museums of the modern NMNH, a scientific session themed 'Study and preservation of collections', a session on 'exhibition activities', and a round table on the topic 'Databases as tool for working with natural history collections'. The proceedings of the fifth conference were published as part of a series of publications titled 'Natural History Museology', which was initiated on the occasion of the fifth meeting and in order to link all previous editions with different (albeit similar) titles into one cycle. The edition is registered in the NAS of Ukraine as both printed and electronic publication with respective ISBNs for the entire series and the current fifth issue.

# Природнича музеологія в Україні: 10 років діяльності у форматі мережі та наукових конференцій

Ігор Загороднюк, Елеонора Король, Катерина Очеретна

**Резюме.** Серія конференцій «Природнича музеологія в Україні», що була започаткована восени 2009 року, 2019 року відзначала свій десятирічний ювілей. Рівно через 10 років від цього початку і було проведено п'яту зустріч цього конференційного циклу. Цикл конференцій започатковано Природничою секцією Українського відділення ІКОМ, а головними організаторами першої і всіх наступних зустрічей виступили науковці двох академічних музеїв — Державного природознавчого музею НАН України (Львів) та Національного науково-природничого музею НАН України (Київ). За ці 10 років проведено п'ять повноформатних конференцій: три в Києві, по одній у Каневі та Кам'янці-Подільському. Традиційно конференція проводиться восени з середнім інтервалом у два роки за тематикою, що пов'язана з науковою і просвітницькою діяльністю та історією природничих музеїв. Подано огляд цих конференцій, їхньої тематики, дат та місць проведення, збірників їхніх праць. Представлено детальний опис подій 5 конференції, що проходила в Києві в Національному науково-природничому музеї НАН України. У цій конференції за два повні дні її роботи (7 та 8 жовтня) взяли участь 39 учасників, з них 20 учасників — з усними доповідями; у збірнику праць конференції опубліковано 80 статей. Найважливішими подіями конференції стали три — урочиста сесія з нагоди 100-річчя від часу створення Зоологічного музею ВУАН (1919/1921–1934), що став одним із музеїв-попередників сучасного ННПМ, наукова сесія «Дослідження та збереження колекцій», сесія «експозиційна діяльність» та круглий стіл «Бази даних як інструмент для роботи з природничими колекціями». Збірник праць п'ятої зустрічі видано в серії видань «Природнича музеологія», яку зареєстровано з нагоди п'ятої зустрічі і задля зв'язування цього всіх попередніх видань, що мали різні (хоч і подібні) назви, в один цикл. Видання зареєстроване в НАН України у подвійному статусі — як друковане та електронне, з відповідними ISBN, як для всієї серії, так і поточного п'ятого випуску.

Ключові слова: природничі колекції, історія музеїв, бази даних, поширення знань, природничий музей.

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

## Вступ

Цикл конференцій «Природнича музеологія» започатковано восени 2009 р. науково-практичною конференцією «Природнича музеологія: теорія та практика» у Кам'янці-Подільському (17–18 вересня). Ініціатором виступила Природнича секція ІКОМ-Україна (Український національний комітет Міжнародної ради музеїв — Ukrainian National Committee of the International Council of Museums), а практично реалізацією проекту цієї зустрічі займалися 4 установи — Державний природознавчий музей НАН України (ДПМ), Кам'янець-Подільський національний університет, Міська рада Кам'янця-Подільського та Національний природний парк «Подільські Товтри» (Natural... 2009). Головою оргкомітету конференції став Юрій Чернобай, тогочасний директор ДПМ.

Огляд попередніх конференцій представлено в матеріалах 4 та 5 зустрічей (Zagorodniuk 2015, 2019). Підсумки 4 конференції представлено на сторінках «Вісника ННПМ» (Chervonenko 2015), враження від 5 конференції опубліковано її учасниками (Merzlikin 2019). Тут наведено огляд всіх подій 5 конференції, що відбулася 7 та 8 жовтня 2019 року в Національному науково-природничому музеї НАН України (ННПМ) під назвою «Природничі музеї в Україні: становлення та перспективи розвитку». Всі конференційні події 2019 року відбувалися в центрі м. Києва, в будівлі ННПМ, переважно в його конференц-залі (5 поверх будівлі) та в залах зоологічного відділу Музею (4 поверх будівлі).

## Про цикл конференцій та серію видань

Конференції з питань природничої музеології первинно сформувалися як ініціатива Юрія Чернобая, директора Державного природознавчого музею та голови Природничої секції ІСОМ-Україна (див. передмову і попередні публікації: Zagorodniuk 2015, 2019). Перша конференція пройшла в Кам'янці-Подільському в місцевому педагогічному університеті та НПП «Подільські Товтри», а в її ідею покладено «проведення регулярних методичних семінарів природничих музеїв» з метою поширення природничих знань і «формування локальних і регіональних екомереж», що відзначено у передмові до збірника праць першої зустрічі (Chernobay 2009).

Власне, тому перша та наступна (II) зустрічі були в заповідних об'єктах (НПП «Подільські Товтри» та Канівський природний заповідник), а їхніми співорганізаторами були вищі, власне Кам'янець-Подільський педагогічний університет та Київський національний університет імені Тараса Шевченка. Датою старту цієї роботи можна вважати перший день роботи першої конференції — 17 вересня 2009 р.

Восени 2019 р. нова вже 5 конференція сталася акурат на 10-річчя першої зустрічі. Формально це означало, що ці конференції проходили раз на два роки і, як планувалося, мали відбуватися на заповідних об'єктах, проте життя внесло корективи: паузи суттєво змінювалися (від 1 до 4 років), а місця проведення обмежувалися конференц-залами музейних установ. Зникла й вихідна ідея зміни локацій — всю активність на себе взяв ННПМ, власне його відділ музеології.

За спогадами Ю. Чернобая (особ. повід.), вихідною ідеєю було саме проведення виїзних конференцій — поза великими містами, в заповідних об'єктах, де всі учасники є рівними учасниками, гостями, де є попит на природничі знання і де науковці активно діляться своїми знаннями з практиками і реалізують на практиці свої ідеї.

Серед таких ідей були участь у проєктах розвитку екомережі, включно з мережею просвітницьких центрів. Однією з них за підсумками першої конференції стало створення музейного осередку в Кам'янці. Після Кам'янця в планах організаторів конференцій були зустрічі в Херсоні, Одесі, Луцьку, де розташовані відомі регіональні музеї і визначні об'єкти ПЗФ. Ідея коеволуції музеїв та соціуму неодноразово піднята у працях засновника цього циклу конференцій Ю. Чернобая (Chernobay 2019 та ін.).

Оскільки кожна конференція з природничої музеології мала власну назву і по суті нумерація конференцій була умовною, непослідовною і не відбита в назвах частини з них, а конференції і збірники стали регулярними, виникла потреба в упорядкуванні їхніх назв. Звісно, нумерувати конференції з різними назвами було неможливо<sup>1</sup>.

Приклади назв конференцій та збірників їхніх праць наведено в табл. 1. По суті, конференції були розрізненими і не мали спільної назви, що було запропоновано лише 2015 р. і зреалізовано 2019 р.

У звіті про Четверту конференцію (2015 р.), що мала назву «Природничі музеї та їхня роль в освіті та науці», автором звіту про ту конференцію було висловлено ідею об'єднати всі подібні конференції та збірники їхніх праць їх під спільною назвою, подібною до назви першої з них (табл. 1) — Конференції циклу «Природничі музеологія» (Zagorodniuk 2015). І у доповнення до такої спільної назви прибрати з неї уточнення про «науково-практичну» конференцію як загалом неоднозначне поняття, проте позначити в статусі «міжнародна» та «наукова».

---

<sup>1</sup> Наприклад, при організації IV конференції, що мала назву «Природничі музеї та їхня роль в освіті та науці», стало перешкодою те, що попередніх конференцій з такою назвою не було (див. табл. 1). Тому нумерувати конференції й видання їхніх праць було проблемою.

Таблиця 1. Дати, місця проведення та тематика конференцій циклу «Природнича музеологія»  
 Table 1. Dates, venues, and topics of conferences of the series 'Natural History Museology'

№	Рік (дата)	Повна назва	Місце проведення*
I	2009 (17–18.09)	[I] Науково-практична конференція ІСОМ-Україна «Природнича музеологія: теорія та практика»	м. Кам'янець-Подільський (ПТ)
II	2012 (11–14.09)	II Міжнародна науково-практична конференція ІСОМ України «Сучасні аспекти природничої музеології»**	Київ, Канів (ННПМ та КПЗ)
III	2013 (24–25.10)	III науково-практична конференція музейників-природничників «Практичні питання природничої музеології»***	Київ (ННПМ)
IV	2015 (27–30.10)	IV Міжнародна наукова конференція «Природничі музеї та їхня роль в освіті та науці»****	Київ (ННПМ та КНУ)
V	2019 (7–8.10)	V Міжнародна наукова конференція «Природничі музеї в Україні: становлення та перспективи розвитку»	Київ (ННПМ)

\* Скорочення назв установ: ННПМ — науково-природничий музей НАН України, КНУ — Київський національний університет імені Тараса Шевченка (геологічний факультет), КПЗ — Канівський природний заповідник, ПТ — Національний природний парк Подільські Товтри (за активної участі ДПМ та інших установ, див. «вступ»).

\*\* На відміну від першої зустрічі (2009 р.), що не мала в назві номеру, друга зустріч (2012 р.) у збірнику праць названа так: «Сучасні аспекти природничої музеології. Матеріали II міжнародної науково-практичної конференції 11–13 вересня 2012 р. Київ-Канів».

\*\*\* Інформація «III науково-практична конференція» слідує з бібліографії на звороті титульної сторінки, а дописка «... музейників-природничників» — з резюме збірника; в заголовку збірника праць зазначено «До 95 річчя Національної академії наук України. Практичні питання природничої музеології (Київ, 24–25 жовтня 2013 р.). Матеріали конференції».

\*\*\*\* У геологічній частині («частина 1») трудів конференції номер її не зазначено («Природничі музеї та їх роль в освіті і науці. Матеріали Міжнародної наукової конференції 27–30 жовтня 2015. Частина I»), проте в біологічній (частина 2) він був внесений, а дати в заголовку опущено і сам заголовок подано більш стисло, без «та їх ...» («Природничі музеї: роль в освіті та науці. Матеріали IV Міжнародної наукової конференції. Частина II»).

На круглому столі щодо підсумків конференції 2015 р. було вирішено також, що конференції цього циклу доречно проводити раз на два роки, по можливості міняючи щоразу місце проведення за циклом відповідно до місць (по суті міст) розташування провідних установ — ННПМ (Київ), ДПМ (Львів), МПХУ (Харків), ЗМОНУ (Одеса). Відповідно, наступну (5) конференцію планували провести у Львові, наступну в Харкові, потім в Одесі. Проте через економічні негаразди зустріч в ДПМ (запланована на 2017 р.) була відкладена на невизначений час, наступна зустріч в МПХУ (запланована на 2019 р.) так само «зависла». Тому ініціативу організації нової зустрічі взяла на себе установа, яка проводила останню конференцію, — ННПМ, а саме відділ музеології ННПМ.

Формальним приводом для проведення 5 конференції з питань природничої музеології стало 100-річчя з часу заснування Зоологічного музею УАН — одного з кількох попередників ННПМ, установи, яка існувала у 1921–1934 роках<sup>2</sup> і частина фондів якої з часом стала фундами сучасного ННПМ. Цю ювілейну подію було винесено у підзаголовок конференції та відзначено в резюме тому з її працями.

<sup>2</sup> Існує точка зору про 1919 рік, але наявні документи засвідчують тільки наміри організації музею, порушені подальшою денікінською окупацією Києва. Фактичні дані свідчать про те, що Зоологічний музей ВУАН як установа зі штатними співробітниками почав діяти лише 1921 р. (як і Ботанічний кабінет ВУАН). Власне тому навесні 1941 року — з нагоди його 20-річчя — і було проведено наукову конференцію, що відзначено в архівах стосовно життя й діяльності тогочасного керівника Зоологічного музею С. Парамонова (Sharoval 2016). На той час (тобто у 1941 р.) музей існував вже як складова Інституту біології та зоології ВУАН (1934–1936) та АН УРСР (1936–1939), надалі Інституту зоології АН УРСР (1939–1941) тощо.



Попри численні суперечки, пов'язані з відсутністю базової установи конференцій або відповідної спілки, а також через надмірну паузу, що тривала вже 4-й рік (з 2015), було вирішено провести наступну конференцію на базі ННПМ у 2019 році і назвати її П'ятою конференцією циклу «Природнича музеологія». Цю ідею врешті зrealізовано і при впорядкуванні збірника наукових праць, які тепер мають таку саму назву — «Природнича музеологія». За ініціативою ННПМ відповідну реєстрацію серії видань проведено восени 2019 р. і матеріали 5-ї конференції видано як 5-й випуск серії «Природнича музеологія» з відповідними ISBN: серії та випуску (окремо як електронних та друкованих видань).

## Тематика 5-ї конференції

За задумом організаторів, конференція за два дні своєї роботи мала на меті розглянути 5 напрямків розвитку природничих музеїв. За інформаційним листом, такими напрямками є (International... 2019):

- 1) сторінки історії: визначні природничі колекції, їхні фундатори та створення перших музеїв;
- 2) збереження, облік та музеєфікація природничих об'єктів; нові інструменти обробки, пошуку та організації музейних колекцій;
- 3) менеджмент та маркетинг сучасного природничого музею;
- 4) розробка та впровадження нових технологій для формування сучасної експозиції у природничих музеях;
- 5) музейна педагогіка як системна складова у вихованні екоцентричної свідомості суспільства.

Практичне наповнення програми темами доповідей учасників виявилось іншим плюс урочиста частина та звітна сесія відділу зоології ННПМ тривали фактично весь перший день. Тому програму міняли на ходу. На практиці вийшло дещо інакше — 2/3 матеріалів у збірнику праць і доповідей на сесіях було присвячено історії і сучасному стану зоологічної частини ННПМ. Це було пов'язано з двома факторами: присвятою конференції 100-річчю заснування Зоологічного музею УАН та високою активністю саме зоологів ННПМ та частини суміжних установ, співробітники яких проявили інтерес до цієї конференції.

На відміну від попередньої (IV) конференції, де домінувала геологічна складова, на п'ятій конференції (2019 р.) явно переважала зоологічна компонента, з інших галузей природознавства було три геологічні доповіді, дві ботанічні та одна палеонтологічна.

## Організатори, учасники та гості

«Великий оргкомітет» включав 15 осіб. Основну частину турбот взяла на себе робоча група (РГ), сформована на базі відділу музеології та науково-технічної інформації ННПМ за участі дирекції та співробітники відділу зоології ННПМ. Основні турботи з організації взяли на себе: І. Ємельянов, О. Червоненко, Е. Король, Ю. Комар, І. Загороднюк, З. Баркасі, А. Малюк. Програму готувала Е. Король, збірник праць — І. Загороднюк. Реєстрацією учасників завідували М. Коробченко та Г. Клочко.

На урочисту сесію прийшли численні гості, які представляли Президію НАН України (акад. В. Кошечко, В. Палій, Є. Рут'ян), Бюро Відділення загальної біології НАН України (акад. В. Радченко, акад. О. Романенко, чл.-кор. М. Кучук, С. Приваліхін) та суміжні установи біологічного профілю<sup>3</sup>. Академіки В. Кошечко та В. Радченко прийшли з цілим стосом подяк, грамот та нагород, що були вручені співробітникам ННПМ.

<sup>3</sup> Серед останніх — директори та провідні науковці таких установ НАН України, як: Інститут еволюційної екології (акад. В. Радченко та ін.), Інститут зоології ім. І. Шмальгаузена (чл.-кор. І. Акімов та чл.-кор. В. Корнеєв, В. Корнюшин, В. Харченко, С. Межжерін, Т. Кузьміна, В. Іванова, Г. Городиська та ін.), Інституту гідробіології (чл.-кор. С. Афанасьєв), Інституту ботаніки ім. М. Холодного (чл.-кор. С. Мосякін та чл.-кор. П. Царенко, О. Виноградова, Н. Шиян, М. Шевера та ін.), Державний природознавчий музей (Т. Яницький, В. Різун), а також Зоологічний музей КНУ (М. Біляшівський) та Музей природи ХНУ (Л. Резніченко).



**Рис. 1.** Учасники конференції 2019 року: вгорі — колективне фото в холі біля конференційної зали, внизу ліворуч — група учасників конференції після екскурсії музеєм, внизу праворуч — на круглій столі з питань ведення баз даних про колекції (у першому ряду М. Біляшівський, Т. Яницький, О. Мартинов, в глибині — Л. Резніченко та О. Червоненко). Фото І. Загороднюка.

**Fig. 1.** Participants of the 2019 conference: top — a collective photo in the lobby near the conference hall, bottom left — a group of conference participants after a tour in the museum, bottom right — at a round table on collection database management (in the first row left to right M. Bilyashivsky, T. Yanitsky, and O. Martynov, in behind — L. Reznichenko and O. Chervonenko). Photo by I. Zagorodniuk.

## Урочиста частина та сесія з історії Зоологічного музею УАН

Вітальна частина (7.10.2019) тривала першу половину першого дня конференції й включала три події: 1) реєстрацію і представлення учасників, 2) вітальні промови з роздачею грамот, 3) лекційну сесію з нарисами з історії Зоологічного музею УАН (ЗМ УАН) та його похідних. Модераторами вітальної сесії виступив Ігор Ємельянов та В. Кошечко.

Серед доповідей першої сесії, представленої історії створення Зоологічного музею УАН, вирізнялися такі: «Зоологічний музей у структурі Національного науково-природничого музею НАН України та його роль у пропаганді природничих знань» (І. Ємельянов), «До історії будівництва сучасної експозиції Зоологічного музею» (Л. Маніло) та «35 років розбудови Зоологічного музею під керівництвом члена-кореспондента НАН України, професора М. М. Щербака (1963–1998)» (В. Песков).

Наступну робочу сесію першого дня (7.10.2019) було присвячено деталізації історії зоологічних досліджень в ЗМ УАН та в ННПМ, її модерували по черзі зоологи ННПМ Л. Маніло, О. Мартинов, В. Песков та О. Червоненко. Серед доповідей першої частини — інформація про колекції та експозицію сучасного відділу зоології ННПМ: «Зоологічний музей на початку ХХІ ст.» (І. Доценко), «До історії формування наукових фондів зоологічного відділу ННПМ» (О. Мартинов), «Відділ зоології ННПМ: сьогодні і перспективи розвитку» (В. Песков).

Історична частина сесії включала такі доповіді: «Віктор Петрович Шарпило (1933–2005): життя та діяльність» (В. Корнюшин, Е. Король, О. Лісіцина), «Науково-експозиційна діяльність Житомирського обласного краєзнавчого музею: досвід з палеонтологічною експозицією в Словечному» (М. Весельський), «Сторінки створення та етапи розвитку Ботанічного музею Національного науково-природничого музею НАН України (1921–2019)» (В. Новосад, О. Щербакова, К. Новосад), «Зоологічний музей Академії наук України за 100 років: статуси, підпорядкування, керівники» (І. Загороднюк, К. Очеретна), «Національний зоологічний музей Української Держави: джерела створення» (М. Біляшівський).

### Сесії другого дня

Фактично цей день став головним робочим днем конференції, вже без урочистостей, проте з великим різноманіттям доповідей. Модераторами сесій другого дня виступили З. Баркасі, І. Загороднюк (ННПМ), Л. Резніченко (МПХУ) та Т. Яницький (ДПМ); круглий стіл щодо баз даних та загальне обговорення підсумків конференції модерував І. Загороднюк.

Перша сесія мала назву «Дослідження та збереження колекцій» і включала 6 доповідей, зокрема «Музейні колекції як джерела даних у дослідженнях рідкісних видів тварин» (З. Баркасі), «Натураліст Йоганн Гохгут та його колекція жуків родини Cryptophagidae (Coleoptera: Cucujoidea)» (К. Очеретна), «Збереження палеонтологічного фонду Відділу геології Національного науково-природничого музею НАН України» (Г. Анфімова, Є. Науменко), «Червононогі молюски (Gastropoda) у фондах Національного науково-природничого музею НАН України» (О. Байдашніков), «Колекції Євдокії Решетник у теріологічних зібраннях Національного науково-природничого музею НАН України» (М. Коробченко), «Внесок Валентини Бібікової в розвиток відділу палеонтології Національного науково-природничого музею НАН України» (А. Вайбер).

Друга сесія була «гостьовою», на ній були представлені доповіді гостей ННПМ (12.00–13.00). Серед доповідей: «Мінералогічні колекції від фірми Krantz у Музеї природи Харківського національного університету» (Н. Боровська, Л. Резніченко), «Колекція ссавців Українських Карпат в експозиції зоомузею Ужгородського національного університету» (В. Рошко, А. Крон, О. Луговой), «Колекція жуків-златок (Buprestidae) Державного природознавчого музею НАН України» (Т. Яницький), «Вплив зоологічних досліджень на функціонування природничих музеїв в Кам'янці-Подільському» (М. Матвеев), «Способи використання наукових гербарних матеріалів у виставковій діяльності в Україні» (Н. Шиян).

Третя сесія «Поточні дослідження» включала 4 доповіді: «Колекція риб з басейну річки Південний Буг в Національному науково-природничому музеї НАН України» (А. Паньков), «Концепції виду в біології: музеологічний аспект та його розвиток в Україні» (І. Загороднюк), «Репрезентативність остеологічної колекції китоподібних та сирен Зоологічного музею Львівського університету» (К. Лесів, І. Шидловський), «Геологічні музеї просто неба та ідея створення такого музею в кар'єрі біля с. Бернашівка (Поділля)» (В. Гриценко, М. Решетник).

Четверта сесія «Експозиційна діяльність» включала 5 доповідей: «Музейний парк — осередок екологічного виховання» (В. Чопко), «Музейні експозиції та фонди як наочна база інноваційних методів викладання медико-біологічних дисциплін» (К. Новосад, О. Щербакова, В. Новосад, О. Старостенко), «Колекція Лайоша Вагнера у Гербарії Ужгородського національного університету та фондах Закарпатського обласного краєзнавчого музею» (Є. Андрик,

В. Сабадош, Р. Джахман, М. Шевера), «Музейна педагогіка як комплексна наукова дисципліна: досвід на базі Зоологічного музею ННПМ НАН України» (Г. Клочко), «Інтерпретація природи та культурної спадщини як методологічна основа інтерактивних навчальних програм Національного науково-природничого музею НАН України» (О. Коваленко, О. Червоненко, Ю. Комар).

Остання п'ята сесія — це круглий стіл «Бази даних як інструмент для роботи з природничими колекціями». Її модератором був І. Загороднюк, а дві постановчі доповіді зробили колеги з ДПМ та ННПМ: «Центр даних «Біорізноманіття України» — інструмент для роботи з природничими музейними колекціями» (В. Різун, Т. Щербаченко), «База даних відділу зоології Національного науково-природничого музею НАН України (на прикладі рептилій)» (А. Малюк).

Ця сесія викликала високу активацію учасників конференції, оскільки для багатьох практика ведення баз даних — це щоденна робота, яка займає значну кількість часу, а її організація залежить від низки вихідних установок, які в процесі роботи фактично не можна міняти. Тому важливими темами стали і організація баз даних, і можливості використання певних статистичних і картографічних надбудов, і доступ до баз даних різних дослідників, зокрема й тих, хто передає свої дані, а також проблема верифікації даних та облік (індексація) таких даних.

## **Обговорення та неофіційні частини**

Обговорення підсумків конференції тривало як продовження круглого стосу з питань ведення баз даних. Фактично основним мотивом всіх виступів цієї заключної частини стали такі три: 1) потреба вивчення історії музеїв та природничих колекцій та аналізу найдавніших зразків, 2) важливість розвитку й уніфікації методик обліку природничих колекцій та їх введення в бази даних з метою інтегрального аналізу масивів даних, 3) важливість розвитку інтерактивних форм роботи з відвідувачами як форми заохочення до отримання та поширення природничих знань.

## **Неофіційні частини**

Конференція мала в програмі низку акцій і демонстрацій, які не були аудиторними презентаціями. З них, окрім традиційних для подібних зібрань фотосесії та бенкету, варто відмітити три визначні події: 1) відкриття на «зоологічному» поверсі ННПМ нової експозиції «Великі плазуни», яка умістила колекцію опудал великих черепах, крокодилів, пітонів, 2) відкриття експозиційного куточка «Кабінет натураліста», в якому зібрано давню кабінетну атрибутику зоологів минулого, включно з оптикою, опудалами, мапами тощо, 3) відкриття поновленої «Галереї визначних науковців», представлену «іконостасом» із 9 очільників Зоологічного музею УАН різних часів та альбомом з понад 40 науковців, які зробили суттєвий внесок у розвиток зоологічних фондів та експозиції ННПМ.

Ця третя подія стала однією з найскладніших у процесі підготовки конференції через суттєві розходження у розумінні внесків різних дослідників в формування та розвиток музею (первинна версія скоріше була присвячена загалом зоологам російської імперії, СРСР та УРСР) і виразним сучасним зміщенням уваги до тих, хто розбудовував музей та поповнював його фонди. Значну увагу до цього поновлення, окрім адміністрації ННПМ і головного промотора оргкомітету О. Червоненко, приділили М. Біляшівський, І. Загороднюк та В. Раєвський, які обґрунтовували список «кандидатів» і формували проекти планшетів. Самі планшети оформила Ю. Комар.

## **Праці конференції та роздатковий матеріал**

До початку роботи конференції відділом музеології було впорядковано збірник наукових праць, що включає 80 повідомлень 103 науковців з понад 50 установ. Задля підвищення статусу видання матеріали приймали не у формі «тез доповідей», а в форматі коротких повідомлень та

статей з відповідною атрибутикою (включаючи назву, афіліацію, резюме англійською мовою, ілюстрації, таблиці та бібліографію) та технікою підготовки, включно з відбором праць редколегією та повним циклом редакційної підготовки (жодних публікацій у авторській редакції, як і прийнято в ННПМ). Упорядники збірника — Елеонора Король та Ігор Загороднюк, науковий редактор — І. Загороднюк, мовний редактор — Золтан Баркасі, коректор — Катерина Очеретна.

Загальний обсяг збірника склав 324 сторінки, він включає 8 частин, у т. ч. передмову редактора, 6 основних розділів та інформаційний розділ. В рамках роботи над цим виданням вирішено питання оформлення цього та всіх попередніх збірників з матеріалами конференцій як серії з назвою «Природнича музеологія». Затверджено редколегію серії та поточного випуску; у видавничому відділі Президії НАНУ зареєстровано ISBN серії у форматі електронного (978-966-02-9025-9) та друкованого видань (978-966-02-8997-0), а також відповідні ISBN поточного випуску. Цим не тільки пов'язано попередні видання в один цикл, але й започатковано традицію видавати у тому ж ключі інші конференційні видання, а, можливо, й інші типи публікацій, включно з каталогами колекцій, контрольними списками біоти та кадастрами їхніх місцезнаходжень.

У продовженні цієї задачі з впорядкування інформації про видання з природничої музеології на вебсайті ННПМ поновлено сторінку збірників наукових праць і створено відповідну сторінку «Природнича музеологія» (автор І. Загороднюк). На цій сторінці представлено анотації, обкладинки і повнотекстові версії всіх п'яти видань серії, у т. ч. й збірник праць поточної П'ятої конференції (Proceedings... 2019).

Розвиваючи ідею інформаційного простору, оргкомітет конференції підготував для кожного учасника в доповнення до стандартних роздаткових матеріалів (блокнот, олівець, ідентифікатор, календар, програма) також «електронну папку учасника». Такою «папкою» стала флеш-карта (на 4 гб) з логотипом музею і написом «Національний науково-природничий музей», на якій представлено електронну версію тому «Природничої музеології» з матеріалами конференції та іншими корисними матеріалами. Наповнення флеш-карти (його і супровідний текст підготовлено І. Загороднюком та Ю. Комар) включає кілька добірок файлів, зокрема:

- 1) Добірку праць конференцій з природничої музеології (6 файлів),
- 2) Матеріали з музейної педагогіки (три збірники праць),
- 3) Монографії з музеології (три видання в електронних версіях, включно з навчальним посібником «Природнича музеологія» (Klymyshyn & Shydlovskyy 2017),
- 4) повнотексти журналу «Вісник Національного науково-природничого музею» (із 2018 р. як *Geo&Bio*) за 2010–2018 роки.

## Післямова

Конференція 2019 р. показала, що в природничій музеології намітилися суттєві зрушення в бік розширення кола інтересів науковців, що нині не обмежується поповненням колекцій чи розвитком експозицій, але й присвячене науковому опрацюванню матеріалів, вивченню історії колекцій, розвитком інтерактивних форм взаємодії з відвідувачами, переведенням даних в електронні формати.

Насамкінець маємо згадати тих колег, які своєю турботою і копіткою працею сприяли успіху ювілейної конференції і по суті всього циклу конференцій, нашим колегам з відділу музеології та науково-технічної інформації ННПМ НАН України Оксані Червоненко, завідувачці відділу, головному промотору і активному учаснику II–V конференцій, Марині Комісаровій, Марині Коробченко, Юлії Комар, Золтану Баркасі, Тетяні Макаровій, Ларисі Міщенко та Володимиру Раєвському, зусиллями і найактивнішою участю яких готувалися програми, роздаткові і виставкові матеріали та збірники праць конференцій. Важливою і вагомою була й

участь наших колег з інших музеїв, зокрема й їхніх керівників та представників адміністрацій — Людмили Резниченко (Харків), Ігоря Шидловського, Юрія Чернобая, Володимира Різуна та Тараса Яницького (Львів), Миколи Біляшівського (Київ), Володимира Лобкова (Одеса). Маємо надію на нові зустрічі.

## References

- Chervonenko, O. V. 2015. The current state and perspectives of natural history museums as research and educational centers. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **13**: 139–141. [In Ukrainian]
- Chernobay, Yu. 2009. Preface. *Natural Museology: Theory and Practice: Materials of the All-Ukrainian Conf. of the ICOM-Ukraine (Kamyanets-Podilsky, September 17–18, 2009)*. Lviv, Kamyanets-Podilsky, 3–4. [In Ukrainian]
- Chernobay, Y. M. 2019. The phenomenon of fragmentation and the paradigm of coevolution in a museum connection. *Natural History Museology. Volume 5*. Kyiv, 115–118. [In Ukrainian]
- International ... 2019. V International Scientific Conference 'Natural History Museums in Ukraine: Formation and Prospects for Development' (Kyiv 7–8.10.2019). Website: *Prostir.Museum*. <https://bit.ly/2JiJZps> [In Ukrainian]
- Klymyshyn, O. S., I. V. Shydlovskyy. 2017. *Natural History Museology: a textbook*. Ivan Franko Lviv National University, Lviv, 1–208. [In Ukrainian]
- Merzlikin, I. R. 2019. V International Conference 'Natural Museums in Ukraine: Formation and Prospects for Development'. *Prirodniči nauki (Sumy)*, **16**: 122–124. [In Ukrainian]
- Natural... 2009. Natural History Section. *Ukrainian National Committee of the International Council of Museums (website)* <http://icom.in.ua/sekciyi-isom-ukrayini/prirodnicha-sekcija/> [In Ukrainian]
- Proceedings ... 2019. Proceedings of conferences from the series "Natural History Museology". National Museum of Natural History, NAS of Ukraine. Website, URL: <https://bit.ly/3lFM96r> [In Ukrainian]
- Shapoval, A. I. 2016. *Documents of S. Ya. Paramonov in the collection of the V. I. Vernadsky National Library of Ukraine: source study*. Vernadsky Natl. Library of Ukraine, of NAS of Ukraine, Kyiv, 1–352. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2015. Conferences and Proceedings of the Series 'Natural History Museology'. *Natural History Museums: The Role in Education and Science. Pt 2*. (Proceedings of the IV International Scientific Conference). NMNH NAS of Ukraine; Ed. by I. Zagorodniuk. Kyiv, 182. ISBN 978-966-02-7728-1. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2019. Conferences and proceedings of the series 'Natural History Museology'. *Natural History Museology. Volume 5*. NAS of Ukraine; National Museum of Natural History. Kyiv, 319–320. [In Ukrainian]

# Interpretation of evolution as part of science popularization in natural history museums

Zoltán Barkaszi, Oleksandr Kovalchuk, Anastasiia Maliuk

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

## article info

### key words

natural history museum, science popularization, evolution, palaeontology, exhibition

### correspondence to

Zoltán Barkaszi; National Museum of Natural History NAS of Ukraine, 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01054 Ukraine;  
e-mail: zlbarkasi@ukr.net;  
orcid: 0000-0003-3155-6362

### article history

Submitted: 06.05.2021. Revised: 19.11.2021. Accepted: 20.11.2021

### cite as

Barkaszi, Z., O. Kovalchuk, A. Maliuk. 2021. Interpretation of evolution as part of science popularization in natural history museums. *GEO&BIO*, 21: 13–24. [In Ukrainian, with English summary]

## abstract

The paper presents a brief review of the scientific and educational role of natural history museums, particularly in the field of interpretation of organic evolution. The scientific and social value of collections that are stored at natural history museums are highlighted. The history of interpretation and popularization of basic ideas of the theory of evolution are considered, as well as the perception of evolution by the society and various categories of museum visitors. Analysed are the main tools of interpretation available in natural history museums as well as basic principles of display of palaeontological specimens, particularly in dioramas as peculiar museum tools for interpretation. The main approaches to the interpretation of evolution are considered in the context of selection of interpretation methods and tools and in regard to the specifics of various groups of museum visitors. Minimum professional skills of interpreters who take part in exhibiting and educational activities of natural history museums are discussed. The possibilities of interpretation of evolution are shown on the example of the palaeontological exhibition of the National Museum of Natural History at the National Academy of Sciences of Ukraine (Kyiv, Ukraine). A brief description of the palaeontological display is given, particularly on the general principles of its structure and on examples of exhibited specimens that demonstrate the evolution of various groups of vertebrates (e.g. fishes and mammals). Dioramas of the palaeontological exhibition are presented, which are especially valuable visual tools of interpretation of evolution in the museum. The main issues of further existence and development of natural history museums are discussed in the context of their role as powerful research and educational centres, maintaining a high level of attendance by visitors, and involvement of the public in the activities of these museums in times of high competition of leisure offers by various entertaining facilities. The need for the modernization of earlier exhibitions using modern interactive tools and visualization techniques is underlined in order to increase public interest and expand the pool of visitors.

© 2021 Z. Barkaszi, O. Kovalchuk, A. Maliuk; 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.

# Інтерпретація еволюції в рамках популяризації науки у природничих музеях

Золтан Баркасі, Олександр Ковальчук, Анастасія Малюк

**Резюме.** У статті коротко розглянуто наукову та просвітницьку роль природничих музеїв, зокрема щодо інтерпретації еволюції живого світу. Підкреслено наукову та суспільну цінність наукових колекцій, що зберігаються у природничих музеях. Розглянуто історію інтерпретації та популяризації основних положень еволюційної теорії, її сприйняття у суспільстві та різними категоріями відвідувачів природничих музеїв. Проаналізовано засоби інтерпретації, доступні у природничих музеях та основні принципи експонування палеонтологічних зразків, зокрема за допомогою діорам як специфічних музейних засобів інтерпретації. Розглянуто основні підходи до інтерпретації еволюції у контексті вибору методів і засобів інтерпретації та особливостей різних категорій відвідувачів. Обговорено мінімальні професійні вимоги до інтерпретаторів, які беруть участь у виставковій та просвітницькій діяльності природничих музеїв. Показано можливості інтерпретації еволюції на прикладі палеонтологічної експозиції Національного науково-природничого музею НАН України (м. Київ). Подано коротку характеристику палеонтологічної експозиції, зокрема загальний принцип побудови та приклади експонатів, що демонструють еволюцію різних груп хребетних (напр., риб та ссавців). Представлено діорами палеонтологічної експозиції музею, що є особливо цінними візуальними засобами інтерпретації еволюції. Обговорено головні проблеми подальшого функціонування та розвитку природничих музеїв у контексті їхньої ролі як потужних наукових та освітніх центрів, підтримування високого рівня відвідуваності і залучення громадськості у діяльність природничих музеїв у часи високої конкуренції пропозицій для дозвілля. Підкреслено необхідність модернізації створених раніше експозицій з використанням сучасних інтерактивних засобів та технологій візуалізації задля підвищення інтересу та розширення кола відвідувачів.

Ключові слова: природничий музей, популяризація науки, еволюція, палеонтологія, експозиція.

Адреса для зв'язку: Золтан Баркасі; Національний науково-природничий музей НАН України, вул. Богдана Хмельницького 15, Київ, 01054 Україна; e-mail: zlbarkasi@ukr.net; orcid: 0000-0003-3155-6362

## Вступ

Популяризація науки — це прагнення відтворити наукові ідеї у такий спосіб, щоб кожен (а надто людина, яка не є науковцем) міг зрозуміти основні наукові ідеї і мати уявлення про те, що є наукою (Cornelis 1998). Популяризація науки є важливою і водночас «небезпечною» діяльністю, оскільки може приховувати в собі псевдонауку або інформацію, спотворену суб'єктивними поглядами популяризатора (Lerner 1992). Популяризацію як особливу форму діяльності також можна розглядати як частину сукупності процесів, практик і учасників, які постійно змінюються, а також як феномен, що генерує і трансформує знання громадськості у часі, просторі і в межах відповідного культурного середовища (Daum 2009).

Класичний погляд на популяризацію науки базується на двоетапній моделі: спочатку науковці продукують «справжнє» знання, а потім популяризатори розповсюджують спрощені версії цього знання серед публіки (Hilgartner 1990). При цьому є багато критиків такої моделі, коли популяризацію розглядають як низькопробну просвітницьку задачу «доцільного спрощування», або навіть як «забруднення», тобто цілеспрямоване викривлення науки аутсайде-рами (Hilgartner 1990; Myers 2003). Саме науковці визначають що є власне наукою, широка громадськість є «чистим аркушем незнання» щодо наукових проблем, тому знання рухається лише в одному напрямку — від науковців до суспільства, й у процесі трансферу знань з наукового у популярний дискурс інформація спрощується, спотворюється і представляється у розважальній формі (Myers 2003). Така модель популяризації науки більш характерна для західних країн, де науковець і популяризатор найчастіше є різними суб'єктами, і популяризація науки є задачею спеціальних установ, ЗМІ, ентузіастів тощо.



З іншого боку, у країнах, де відсутня фахова наукова журналістика, науковці намагаються самостійно популяризувати наукові ідеї, найчастіше через призму особистих досягнень у тих чи інших галузях, або у вільний від роботи час чи інколи навіть на шкоду своїй науковій діяльності.

В обох випадках постає закономірне питання: де проходить межа між науковим дискурсом і популяризацією — хто є учасниками цих процесів, які форми і засоби комунікації застосовуються, інформація якого обсягу і змісту передається (Myers 2003). Спрощення інформації, необхідне для досягнення доступності, може призвести до того, що аудиторія надмірно покладатиметься на свої власні епістемні можливості у процесі оцінки наукових тверджень (Scharrer *et al.* 2016). Поділ когнітивної праці тягне за собою парадоксальну проблему: люди-неспціалісти часто повинні судити про валідність наукових тверджень, важливих для їхнього власного життя, не маючи епістемних можливостей адекватно зробити такі судження (Bromme *et al.* 2010). Крім того, ефект «простоти» від спрощеної інформації може ввести в оману аудиторію неспеціалістів, що наукова проблема, яка лежить в основі цієї інформації, є так само нескладною. Відповідно, вони можуть переоцінити обсяг отриманих ними знань (Scharrer *et al.* 2016).

Традиційна модель популяризації науки за останні роки поступово замінюється прямим контактом між науковцями і громадськістю. Безпосередня участь науковців у публічних заходах формує основу не тільки для діалогу, але й для довіри, і дає можливість обговорити те, що власне показується і популяризується (Riise 2008).

Комерціалізація науки теж відчутно вплинула на форми і засоби популяризації знань. Фінансові витрати на наукові дослідження передбачають отримання певного прибутку за рахунок одержаних результатів, тому популяризація науки часто має форму маркетингу знань. Як зазначає Бауер (Baueer 2008), у маркетингу продуктів і відносинах із громадськістю гіперболізація і сенсаційність є звичними методами роботи. Індикаторами збільшення кількості критиків науки серед громадян у високотехнологічних суспільствах є довготривалі хвилі висвітлення у ЗМІ, цикли хайпу і розчарувань, збільшена наукова грамотність і заміщення наукової ідеології скептицизмом. У такому контексті парадигмою популяризації науки замість отримання визнання громадськістю є посилення громадського контролю над приватними науковими розробками.

Одними з ключових учасників популяризації науки були і залишаються наукові журналісти. Як зазначає Пастухова (Pastukhova 2017), у світовій практиці популяризації науки до середини ХХ ст. склалися два основні підходи: фундаменталізм, або саєнтизм, і актуалізм. Перший виник у Франції і полягає у якомога повнішому висвітлюванні наукової інформації без сенсаційності, розважального характеру та вульгаризації науки. Другий підхід сформувався в Америці і наполягає на простоті викладу, допускаючи відмову від частини важливої наукової інформації на користь розважальності і доступності викладу. Прибічники цього підходу добиваються уваги шляхом широкого застосування ілюстративного матеріалу, сенсаційних заголовків і розважальної подачі тексту.

За останні декілька років, в умовах відсутності фахової наукової журналістики і традиції популяризації науки як такої, популяризація наукових знань в Україні загалом і досягнень вітчизняних науковців зокрема почала динамічно розвиватися. Цьому процесу сприяли насамперед науковці, які працюють у системі Національної академії наук та дослідницьких університетів України. Явною стає тенденція збільшення кількості науково-популярних сайтів, форумів і блогів як форм обміну думками між користувачами з приводу тієї чи іншої наукової тематики. Останнім часом також збільшується кількість науково-популярних видань авторства українських дослідників.

Ключову роль у популяризації наукових знань в Україні відіграють природничі музеї НАН України — Державний природознавчий музей у Львові та Національний науково-природничий

музей у Києві. У цьому огляді ми проаналізуємо просвітницьку роль природничих музеїв та можливості інтерпретації еволюції на прикладі палеонтологічної експозиції Національного науково-природничого музею НАН України.

## Наукова і просвітницька роль природничих музеїв

Основна роль природничих музеїв — дати відвідувачам можливість поглиблювати свої знання про природний світ (Bruni *et al.* 2018). Місія і діяльність природничих музеїв, а також практика експонування об'єктів природного світу (натуралій) у них трансформувалися з часу їх створення відповідно до розвитку природничих наук, а також у відповідь на соціальні виклики (Delicado 2010). Розквіт і занепад теоретичних парадигм і зміни методів досліджень визначали значимість музейних колекцій, проте незмінними були і залишаються функції природничих музеїв і три основні аудиторії, які вони обслуговують — науковці, студенти і громадськість (Delicado 2010).

Природничі музеї функціонують, зокрема, як центри дослідження еволюційної історії та біотичного різноманіття нашої планети, як репозитарії зразків видів, що є об'єктами таких досліджень, а також як джерела наукових консультантів і якісної наукової експертизи (Frost 1998; Winker 2004).

Поповнення колекцій і робота з ними є невід'ємною умовою існування природничих установ, оскільки такі колекції були і залишаються цінним ресурсом у багатьох сферах (Drew 2011). Зокрема, як зазначає Аллмон (Allmon 1994), природничі колекції мають наукову і суспільну цінність. Наукова цінність полягає у документуванні змін складу і географічного поширення біоти та у зберіганні типових і ваучерних зразків різних видів. З іншого боку, суспільна цінність природничих зібрань включає можливість ідентифікації зразків живих істот, вони виступають місцем для практичної освіти, центрами депонування фізичних доказів історії і різноманіття життя на Землі.

Природничі колекції є ефективними інструментами для зацікавлення учнів біологією та суміжними дисциплінами. Вони допомагають студентам виявити зв'язки між різними природничими науками і їх зв'язок з іншими сферами людської діяльності. Природничі колекції також можуть викликати інтерес учнів до вирішення важливих соціальних проблем, таких як сталий розвиток, поява і поширення інвазійних видів і нових патогенів, зменшення біорізноманіття, продовольча безпека, зміни клімату тощо (Powers *et al.* 2014).

Наукова роль природничих музеїв є очевидною. Просвітницька функція таких музеїв полягає у формуванні знань, екологічному, природоохоронному й естетичному вихованні населення у процесі ознайомлення з натураліями, а також у використанні широкого спектру внутрішньо- і позамузейних форм освітньо-виховної роботи (Klymyshyn 2010). Крім того, природничі музеї пропонують учням досвід, який школи не в змозі забезпечити (Mujtaba *et al.* 2018). Співпраця учителів і музейників задля кращого розуміння учнями та/або студентами попередньо здобутих знань може бути корисною у довгостроковій перспективі, зокрема завдяки тематичним завданням у рамках структурованої вікоспецифічної навчальної програми. У той час як цифрові технології дозволяють показувати і мати доступ до музейних матеріалів дистанційно, відвідування музеїв, що зберігають локальні і національні колекції, забезпечують унікальну можливість ознайомлення з експонатами, що відображають різні аспекти шкільної програми (Mujtaba *et al.* 2018).

Просвітницька діяльність природничих музеїв зазвичай сприймається як засіб впливу лише на дітей та юнацтво, а громадськість, журналісти та навіть дослідники часто сприймають природничі музеї як установи, орієнтовані на дітей, і в такому аспекті їхній публічний імідж радикально відрізняється від іміджу художніх музеїв (Strager & Astrup 2014; Chervonenko 2015). Важливою задачею природничих музеїв є змінити цей імідж дитячого розважального закладу, оскільки в такому разі вони ризикують втратити свій авторитет потужних наукових

центрів, провідну роль в інтерпретації науки для дорослих і у їхньому залученні до обговорення широкого кола наукових питань.

У сучасних умовах існує потреба змінити форми взаємодії відвідувачів музеїв із експонатами та діалогу між ними. На думку Валдекасаса та ін. (Valdecasas *et al.* 2006), експонати повинні спровокувати мислення, викликати запитання, але тільки частково давати відповіді. Таким чином, правильно сформована, змістовно наповнена і структурована експозиція має бути незавершеним інтелектуальним діалогом, допомагати спостерігачу змінити його бачення світу і сформулювати власні запитання. За правильної організації експозиція і спеціальні просвітницькі заходи можуть допомогти природничим музеям ефективно взаємодіяти з аудиторією, розширити свою видимість і популярність та навіть внести зміни в культуру відвідування музеїв (Komarac *et al.* 2019).

## **Інтерпретація еволюції засобами природничих експозицій**

### **1. Історія інтерпретації еволюції**

Природознавство як наука була популяризована протягом XIX століття натуралістами від Ж. Кюв'є до Л. Агассіза у зв'язку з дослідженням маловідомих регіонів світу, виокремленням геології, палеонтології, зоології та ботаніки в окремі наукові дисципліни і створенням науково-дослідних інститутів, музеїв та зоопарків (Betts 1959).

Теорія еволюції була широко популяризована з 1860 до 1900 року у США та Великій Британії, зокрема у різноманітних виданнях. Аналіз цих видань показав (Lightman 2010), що насправді еволюційну ідею популяризували таким чином, що вона рідко відображала найвагоміший внесок Ч. Дарвіна в біологію, тобто його теорію природного добору. Це призвело до того, що читачі часто стикалися з альтернативними поглядами: існували щонайменше чотири різні «версії» еволюції, які циркулювали у засобах масової інформації, з яких лише одна відповідала поглядам Ч. Дарвіна.

Аналіз публікацій біологічної тематики у науково-популярних журналах (Bowler 2016), виданих у Великій Британії у міжвоєнний період, показав, що більша частина статей стосуються природознавства у «вікторіанській традиції», натомість відомості, що стосувалися прикладних напрямків (генетика, фізіологія та ін.), висвітлювалися вкрай рідко. Виявлені рештки інколи згадувалися у природничих статтях, а більшість посилань на еволюцію з'являлися як побічні продукти таких описів. Дуже мало було дискусій щодо синтезу дарвінізму і генетики, що розпочався саме в цей період. Найбільше уваги привертало відкриття викопних решток давніх людей і людиноподібних істот.

Еволюційна теорія залишалася суперечливою до 1930-х років, коли наукові дебати завершилися сучасним синтезом, який об'єднав генетику і теорію еволюції шляхом природного добору у єдину теоретичну структуру. Як зазначає Лайтман (Lightman 2010), книжки, видані до 1900 року не-дарвіністами, пропонували читачам альтернативні інтерпретації еволюції до того, як сформувався науковий консенсус щодо механізмів еволюційного процесу. Ті, хто не могли сприйняти Дарвінову версію еволюції, зверталися до Фіске, Воллеса, Кідда або Друммонда у спробах знайти у їхніх працях еволюційне бачення, яке тим чи іншим способом було пов'язане з певною формою теїзму. У світі вікторіанського видавництва і для більшої частини читачів Дарвін був лише одним із багатьох авторів, що змагалися за увагу і підтримку читачів (Lightman 2010).

Тому не дивно, що публічні дебати щодо еволюційного вчення продовжувались, переважно завдяки старанням релігійно вмотивованих антиеволюціоністських активістів, які поширювали і популяризували креаціоністські погляди. При цьому можна розрізнити три форми креаціонізму: імпортований, локальний та інтуїтивний (Strager & Kjærgaard 2013). Згідно з таким поділом, імпортований креаціонізм був занесений в Європу переважно американськими і турецькими креаціоністами, тоді як локальний креаціонізм виникає з місцевого релігійного

контексту практично одночасно в усіх країнах Європи. Інтуїтивний креаціонізм включає набір креаціоністських вірувань, які не пов'язані з питанням культурної, релігійної або національної ідентичності, і проявляється у формі інтуїтивного розуміння життя на Землі, але ідея створення людини богом механізмами природної еволюції у рамках цієї течії відкидається як неправдоподібна.

Загалом, головним бар'єром для прийняття теорії еволюції є питання походження людини (Gallup 1999; Szerszynski 2010): багато хто приймає еволюцію для всіх живих організмів за винятком людини. Якраз ця група людей може виступати цільовою для підвищення рівня розуміння еволюції громадськістю. Дарвінізм дотепер часто є об'єктом критики і намагання дискредитувати еволюційне вчення. Тому важливо донести до відвідувача природничого музею, що, незважаючи на неоднозначні погляди щодо інтелектуальної й культурної спадщини Ч. Дарвіна, існують переконливі наукові докази того, що багато з його тверджень є правильними; науковці розглядають еволюцію як центральну концепцію в усіх галузях біології; еволюційна наука продовжує бурхливо розвиватися на якісно новому рівні порівняно з її станом у XIX ст. (Goldstein 2015).

Дослідження показали, що більшість відвідувачів природничих музеїв готові прийняти еволюційні ідеї, але вони недостатньо ознайомлені з основними принципами еволюції, щоб зрозуміти механізми дарвінівських еволюційних змін (Evans *et al.* 2010). Наприклад, вони порівняно добре усвідомлюють що таке скам'янілості та геологічний час, проте слабо розуміють ідею природного добору (MacFadden 2008). Дослідження, проведене серед американських старшокласників і дорослих, які відвідували природничий музей, показало, що 95 % учасників опитування розуміють значення відносного геологічного віку, але тільки 30 % пояснюють біологічні зміни (мікроеволюцію) як результат природного добору, а 11 % відкрито відкидають еволюцію (MacFadden *et al.* 2007). У результаті загальною моделлю аргументації є синтетична суміш — поєднання еволюційних концепцій та інтуїтивних міркувань (Evans *et al.* 2010). Природничі музеї є місцем, де відвідувачі, незважаючи на вік та ідеологічні переконання, можуть дізнатися багато нового про суть еволюційного процесу навіть після одного відвідування тематичної виставки (Spiegel *et al.* 2012).

## 2. Засоби інтерпретації

Природничі колекції містять численні докази теорії еволюції — скам'янілості з різних епох, різні види тварин і рослин, або зразки ДНК різних організмів, які є важливими для наукового розуміння життя на Землі (Strager & Kjærgaard 2013). Для природничого музею є очевидним і важливим рішенням займатися інтерпретацією теорії еволюції, яка була невід'ємною частиною музейної педагогіки з кінця XIX ст. (Falk & Dierking 2000; MacGregor 2009). Серед усіх публічних інституцій саме природничі музеї мають найширші інтелектуальні і практичні ресурси для ознайомлення громадськості з ідеєю еволюції, і це є їхньою суспільною відповідальністю та однією з основних задач діяльності (Diamond & Evans 2007; MacFadden *et al.* 2007; Diamond & Kocielek 2012).

Серед науковців немає консенсусу щодо того як природничі музеї повинні експонувати феномен еволюції. Наприклад, Даймонд і Скотчмор (Diamond & Scotchmoor 2006) виділяють п'ять основних типів тематичних експозицій еволюції (не враховуючи еволюцію людини): 1) «геологічний час» — показує історію життя від певної точки його розвитку до сьогодення; такі виставки зазвичай побудовані за екологічним, таксономічним або географічним планом; 2) «фосильні групи» — така експозиція показує біоту конкретного регіону протягом певного періоду; виставка часто відтворює середовище існування певної групи організмів; 3) «систематика» — зосереджується на класифікації організмів та інтерпретації еволюційних взаємозв'язків між ними; 4) «механізми еволюції» — включає експонати на тему природного добору, генетики, коеволуції, статевого добору і сучасних еволюційних досліджень; 5) «історія еволюційного

вчення» — включає експонати, покликані висвітлити важливість наукового доробку Ч. Дарвіна, Г. Менделя та інших дослідників або експонати на тему важливих подій в історії становлення еволюційного вчення.

Найчастіше природничі музеї ознайомлюють своїх відвідувачів із явищем еволюції, використовуючи реальні зразки скам'янілостей, гірських порід, художні зображення ландшафтів минулого, кімнати відкриттів, інтерактивні та віртуальні експонати тощо (Diamond & Scotchmoor 2006).

Специфічними засобами інтерпретації природи є діорами. Діорами з'явилися у природничих музеях у другій половині XIX ст., спочатку у Швеції і США, а згодом у більшості природничих музеїв світу (Bitgood 1996). Як правило, музейні діорами показують групи опудал тварин разом із певними елементами їхнього природнього середовища існування (каміння, дерева, трава тощо), розташованих перед увігнутим намальованим фоновим сценарієм (Bitgood 1996; Köstering 2015). Задачею діорам є дати відвідувачам можливість споглядати за специфічною поведінкою тварин у природному середовищі в один вибраний момент (Van Praët 1989). Враховуючи той факт, що серед усіх еволюційних концепцій еволюція людини найлегше піддається культурним стереотипам і релігійно вмотивованим суперечкам, багато музейних експозицій на тему еволюції людини часто оформлені саме у вигляді діорами з моделями гомінід та їхніх предків, представлених у середовищі їхнього існування (Diamond & Kociolek 2012).

Усі перелічені вище засоби інтерпретації активно використовуються під час тематичних екскурсій та спеціальних заходів (Дні науки, Дні музеїв, тимчасові тематичні виставки тощо). Крім того, важливими засобами популяризації еволюції серед широкого загалу є науково-популярні видання, що стосуються різних аспектів біологічної еволюції (напр., Zimmer 2006; Shubin 2009; Gorobets 2021; серія книг Р. Докінза та ін.).

### **3. Підходи до інтерпретації**

Вибір методів і засобів інтерпретації еволюції залежить від багатьох факторів, більшість із яких пов'язана з віковими та освітніми особливостями цільової аудиторії. У природничих музеях на перший план виходить «біологічний бекграунд» відвідувачів, тобто те, наскільки вони обізнані у загальнобіологічних поняттях, явищах і процесах. Від цього залежить підхід інтерпретатора (екскурсовода чи науковця) до проведення екскурсії або іншого просвітницького заходу — чи є потреба мінімізувати вживання наукових термінів, чи можна представити відвідувачам складніші біологічні теорії або краще зосереджуватися на простіших біологічних явищах, чи будуть зрозумілими візуальні засоби інтерпретації. На другому місці — мета візиту в музей або участі у просвітницьких заходах.

Очевидно, що для багатьох дорослих відвідувачів похід до музею є скоріше формою розваги або відпочинку, на відміну від школярів та студентів, або навіть дошкільнят, для яких природничий музей є цікавим місцем навчання, просвіти та виховання. Відповідно, кожна категорія відвідувачів потребує особливого, ексклюзивного підходу.

Дослідники природничої музеології виділяють різні категорії відвідувачів (Arkhipova & Danyliuk 2018; Chervonenko 2019; та ін.), переважно за віковими та соціокультурними критеріями. Представники кожної категорії відвідувачів приходять до музею на просвітницький захід із конкретною метою (відпочинок, розвага, освіта, просвіта, саморозвиток тощо). Відповідно, будь-яка музейна програма інтерпретації природи, у тому числі еволюційного розвитку, повинна бути розроблена ексклюзивно з огляду на особливості і потреби різних категорій відвідувачів. На сьогодні для багатьох відвідувачів — як дітей, так і дорослих — важлива наявність аудіо- і відеотехнологій та новітніх інтерактивних форм представлення інформації (ігри, квести, контакт з експонатами тощо).

Іноземних відвідувачів часто виокремлюють в окрему категорію. Такий підхід видається необхідним, оскільки він, очевидно, базується не на вікових, освітніх та соціокультурних

критеріях, а скоріше на мовному бар'єрі між відвідувачем-іноземцем та інтерпретатором. Однак це питання професійних якостей інтерпретатора, а не потреби застосування особливих чи відмінних підходів до інтерпретації. Іноземні відвідувачі не повинні бути дискриміновані у вигляді представлення їм надто спрощеної інформації через незнання інтерпретатором спеціальної природничої термінології іноземною (як правило, англійською) мовою.

Загалом, професійні якості інтерпретатора є не менш важливим критерієм успішної і якісної інтерпретації природи, особливо у контексті згаданої вище проблематики «наука–ненаука–псевдонаука». Як правило, інтерпретатори у природничих музеях — це науковці та педагоги, зі спеціальною (біологічною, геологічною, географічною) або неспеціальною (гуманітарною, технічною) освітою, зі знанням або незнанням іноземних мов. Тому кадрова політика щодо набору, навчання, підвищення кваліфікації і самоосвіти екскурсоводів є надзвичайно важливою для об'єктивного і успішного впровадження соціокультурних функцій природничих музеїв.

#### 4. Можливості інтерпретації еволюції на основі палеонтологічної експозиції ННПМ НАН України

Національний науково-природничий музей НАН України (ННПМ НАН України) є одним із найбільших природничих музеїв Східної Європи. Музей має п'ять великих експозицій: зоологічну (засновану 1919 р. як зоологічний музей), ботанічну (засновану 1921 р. як ботанічний музей), геологічну (засновану 1927 р. як геологічний музей), палеонтологічну та археологічну (засновані 1935 р., відповідно, як палеонтологічний та археологічний музеї). Як єдиний музейний комплекс, ННПМ НАН України був створений у 1966 р. і з того часу проводить науково-освітню, популяризаторську та культурно-просвітницьку роботу (Chervonenko 2010). На сьогодні у фондах ННПМ НАН України зберігається понад 2 млн одиниць зберігання (Tretiak & Chervonenko 2016).

Палеонтологічна експозиція ННПМ НАН України побудована як тематична еволюційна виставка, де палеонтологічний матеріал демонструється за геохронологічним принципом у систематичному порядку в поєднанні з комплексно-тематичним підходом (Krakhamalna & Kerin 2010). У вітринах представлено основні етапи розвитку живих організмів у різні геологічні періоди (рис. 1). У якості науково-допоміжного матеріалу використані копії, макети, діорами, малюнки, картини.

Розвиток хребетних, а особливо ссавців, у неогеновому періоді та у плейстоцені–ранньому голоцені експонується у двох окремих залах. Основна увага присвячена представникам мегафауни. Серед експонатів (рис. 2) є кістяк печерного ведмеда зі стоянки Іллінка, скелетна реконструкція мамута (походить з-під с. Гатне Київської обл., 1949 р.), копія мамутиятка з Магаданської обл., бивні мамутів із району вічної мерзлоти та кістки мамута (13,2 тис. років тому) з с. Копачів Обухівського району Київської обл., збірний кістяк плейстоценового зубра (*Bison priscus*) тощо (Krakhamalna & Kerin 2010).



Рис. 1. Вітрини, що демонструють розвиток риб у девонському (а) та юрському (б) періодах.

Fig. 1. Showcases demonstrating the evolution of fishes during the Devonian (a) and Jurassic (b) periods.



**Рис. 2.** Скелети великих неогенових і плейстоценових ссавців у палеонтологічній експозиції ННПМ: *a* — різні представники мегафауни; *b* — велетенський олень; *c* — волохатий носоріг; *d* — мамут і маму-тенятко.

**Fig. 2.** Skeletons of large Neogene and Pleistocene mammals in the palaeontological exhibition of the NMNH: *a* — various representatives of megafauna; *b* — Irish elk; *c* — woolly rhinoceros; *d* — woolly mammoths.

Еволюція людини представлена у трьох експозиційних вітринах у «Неогеновому залі» (рис. 3). Виставка включає інформаційні стенди про походження і розвиток людини, онтогенетичний ряд розвитку скелету людини, порівняльну серію черепів та скелету людиноподібних мавп і людини.



**Рис. 3.** Вітрина, що демонструє еволюцію людини.

**Fig. 3.** A showcase demonstrating human evolution.



**Рис. 4.** Великі діорами палеонтологічної експозиції ННПМ: *a* — ландшафт Північного Причорномор'я наприкінці міоцену; *b* — стоянка первісної людини в печері Киїк-Коба (Крим).

**Fig. 4.** Large-scale dioramas in the palaeontological exhibition of the NMNH: *a* — landscape of the Northern Black Sea region at the end of the Miocene; *b* — site of early humans in Cave Kiik-Koba (Crimea).

Особливо цінними і візуально ефектними засобами інтерпретації еволюції є діорами. У палеонтологічній експозиції ННПМ представлені п'ять діорам: 1) підводний світ ордовицько-силурійського моря; 2) ландшафт Північного Причорномор'я наприкінці міоцену; 3) природні умови Грицівського місцезнаходження (пізній міоцен); 4) місцезнаходження «Одеські катакомби» (ранній пліоцен); 5) стоянка первісної людини в печері Киїк-Коба у Криму. У більшості діорам використано значну кількість оригінальних матеріалів, а дві з них є найбільшими за розмірами і найбільш вражаючими за стилем виконання (рис. 4). З іншого боку, діорама ордовицько-силурійського моря побудована з використанням більш сучасних технологій і матеріалів, оснащена інтерактивним інформаційним пультом.

Окрім традиційних для музеїв вітрин і діорам, у палеонтологічній експозиції ННПМ представлено велику кількість художніх творів, на яких зображені реконструйовані пейзажі та живі організми різних геологічних епох. Ці картини дозволяють продемонструвати відвідувачам, що еволюціонували не лише живі організми, але і середовище їхнього існування також зазнало суттєвих змін із плином часу.

## **Майбутнє природничих музеїв України у контексті популяризації досягнень природничих наук**

За останні роки природничі музеї стикаються з багатьма викликами, від хронічного недофінансування програм щодо розвитку інфраструктури і наукових досліджень до відсутності послідовних і високопродуктивних технологій збору, обліку і стандартизації колекційних даних (Agnarsson & Kunter 2007; Pyke & Ehrlich 2010; Chervonenko 2010). Природничі музеї не повинні покладатися лише на колекції, зібрані 50–100 років тому: без послідовного збору матеріалів вони можуть втрачати статус дослідницьких центрів у таких галузях як збереження біорізноманіття, біогеографія та систематика (Drew 2011; Kovalchuk & Chervonenko 2019).

Диверсифікація наукових досліджень і проектів, що виконуються в стінах природничих музеїв, повинна стати однією з основних задач розвитку цих установ. Окрім проведення наукових досліджень, важливими аспектами діяльності природничих музеїв є створення власних або підтримка уже існуючих учнівських наукових гуртків (у т.ч. в системі Малої академії наук), сприяння дослідницькій роботі студентів природничих спеціальностей, розвиток вітчизняної науково-популярної літератури та наукової журналістики у співпраці з університетами, які готують майбутніх журналістів і філологів.

Серйозним викликом є забезпечення постійного зросту відвідуваності і залучення громадськості у діяльність природничих музеїв у часи високої конкуренції різних пропозицій для дозвілля. Перевагою природничих музеїв над ненауковими закладами є те, що вони здатні залучати громадськість у науковий дискурс шляхом застосування колекцій для експонування різноманіття життя таким чином, який не можна імітувати технологічними засобами (Drew



2011). Модернізація експозицій, що створювалися протягом ХХ ст., наразі є вкрай необхідною умовою підвищення інтересу громадськості до діяльності природничих музеїв. Однак така модернізація вимагає значної фінансової підтримки з боку держави та меценатів, яка б дозволила не лише оновити окремі експонати та застосувати сучасні інтерактивні технології у виставковій діяльності, але й, за потреби, змінити концепцію експонування у відповідь на потреби сучасного відвідувача.

## Подяки

Робота виконана у рамках наукової теми ННПІМ НАН України «Методологічні та практичні аспекти інтерпретації природи та наукової спадщини в музейній діяльності» (№ ДР 0120U000167). Автори вдячні рецензентам рукопису за важливі коментарі.

## References

- Agnarsson, I., M. Kuntner. 2007. Taxonomy in a changing world: seeking solutions for a science in crisis. *Systematic Biology*, **56** (3): 531–539.
- Allmon, W. D. 1994. The value of natural history collections. *Curator: The Museum Journal*, **37** (2): 83–89.
- Arkhypova, Kh., K. M. Danylyuk. Basics of the external communication of State Natural History Museum NAS of Ukraine. *Proceedings of the State Natural History Museum*, **34**: 3–8. [In Ukrainian]
- Bauer, M. W. 2008. Paradigm change for science communication: commercial science needs a critical public. In: D. Cheng, M. Claessens, T. Gascoigne, J. Metcalfe, B. Schiele, Sh. Shi (eds). *Communicating Science in Social Contexts*. Springer, Dordrecht, 7–25.
- Betts, J. R. 1959. PT Barnum and the popularization of natural history. *Journal of the History of Ideas*, **20** (3): 353–368.
- Bitgood, S. 1996. Les méthodes d'évaluation de l'efficacité des dioramas: compte rendu critique. *Culture & Musées*, **9** (1): 37–53.
- Bowler, P. J. 2016. Discovering science from an armchair: popular science in British magazines of the interwar years. *Annals of Science*, **73** (1): 89–107.
- Bromme, R., D. Kienhues, T. Porsch. 2010. Who knows what and who can we believe? Epistemological beliefs are beliefs about knowledge (mostly) attained from others. In: L. D. Bendixen, F. C. Feucht (eds). *Personal Epistemology in the Classroom: Theory, Research, and Implications for Practice*. Cambridge University Press, 163–193.
- Bruni, C. M., M. T. Ballew, P. L. Winter, A. M. Omoto. 2018. Natural history museums may enhance youth's implicit connectedness with nature. *Ecopsychology*, **10** (4): 280–288.
- Chervonenko, O. V. 2010. The National Museum of Natural History NAS of Ukraine 2008–2010: three years on the path of creating a modern museum. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **8**: 143–148. [In Ukrainian]
- Chervonenko, O. V. 2015. Current state and prospects of natural history museums as scientific and educational institutions in Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **13**: 139–141. [In Ukrainian]
- Chervonenko, O. V. 2019. Educational activity as part of museum communication. In: *Museum Pedagogy in Scientific Education*. Kyiv, 108–112. [In Ukrainian]
- Cornelis, G. C. 1998. Is popularization of science possible? In: *The Paideia Archive: Twentieth World Congress of Philosophy*, **37**: 30–33.
- Daum, A. W. 2009. Varieties of popular science and the transformations of public knowledge: some historical reflections. *Isis*, **100** (2): 319–332.
- Delicado, A. 2010. For scientists, for students or for the public?: the shifting roles of natural history museums. *Host: Journal of History of Science and Technology*, **4**: 1–22.
- Diamond, J., E. M. Evans. 2007. Museums teach evolution. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, **61** (6): 1500–1506.
- Diamond, J., P. Kociolek. 2012. Pattern and Process: Natural history museum exhibits on evolution. In: K. S. Rosengren, S. K. Brem, E. M. Evans, G. M. Sinatra (eds). *Evolution Challenges: Integrating research and practice in teaching and learning about evolution*. Oxford University Press, 375–388.
- Diamond, J., J. Scotchmoor. 2006. Exhibiting evolution. *Museums & Social Issues*, **1** (1): 21–48.
- Drew, J. 2011. The role of natural history institutions and bioinformatics in conservation biology. *Conservation Biology*, **25** (6): 1250–1252.
- Evans, E. M., A. N. Spiegel, W. Gram, B. N. Frazier, M. Tare, S. Thompson, J. Diamond. 2010. A conceptual guide to natural history museum visitors' understanding of evolution. *Journal of Research in Science Teaching*, **47** (3): 326–353.
- Falk, J. H., L. D. Dierking. 2000. *Learning from museums: Visitor experiences and the making of meaning*. AltaMira Press, Walnut Creek, CA, 1–272.
- Frost, D. 1998. Graduate education and natural history museums. *Herpetologica*, **54**: S17–S21.

- Gallup, A., G. Gallup. 1999. *The Gallup Poll cumulative index: Public opinion 1935–1997*. Rowman & Littlefield Publishers, 1–596.
- Goldstein, A. M. 2015. Darwinism. In: G. M. Montgomery, M. A. Largent. *A Companion to the History of American Science*. Wiley-Blackwell, 306–319.
- Gorobets, L. *Follow the Broken Skull: A history of evolution of the skeleton*. Vikhola, Kyiv, 1–336. [In Ukrainian]
- Hilgartner, S. 1990. The dominant view of popularization: Conceptual problems, political uses. *Social Studies of Science*, **20** (3): 519–539.
- Klymyshyn, O. S. 2010. Current problems of natural history museology. *Proceedings of the State Natural History Museum*, **26**: 3–14. [In Ukrainian]
- Komarac, T., Đ. O. Došen, V. J. Bulatović. 2019. The role of special event in attracting museum visitors and popularizing museums. *Tourism in South East Europe*, **5**: 375–387.
- Köstering, S. 2015. Heimatgeföhle in 3-D. In: A. Hermannstädter, I. Heumann, K. Pannhorst (eds) *Wissensdinge. Geschichten aus dem Naturkundemuseum*. Nicolai, Berlin, 160–163.
- Kovalchuk, O., O. Chervonenko. 2019. Cooperation with local historians in the context of the formation of paleontological collections of NMNH NAS of Ukraine. *Natural History Museology*, **5**: 56–59. [In Ukrainian]
- Krakhmalna, T. V., D. V. Kepin. 2010. Exhibition of palaeontological heritage of the Quaternary. *Pratsi Tsentru pamyatkoznavstva*, **17**: 135–150. [In Ukrainian]
- Lerner, D. 1992. *The Big Bang Never Happened: A Startling Refutation of the Dominant Theory of the Origin of the Universe*. Vintage, 1–496.
- Lightman, B. 2010. Darwin and the popularization of evolution. *Notes and Records of the Royal Society*, **64** (1): 5–24.
- MacFadden, B. J. 2008. Evolution, museums and society. *Trends in Ecology & Evolution*, **23** (11): 589–591.
- MacFadden, B. J., B. A. Dunckel, S. Ellis, L. D. Dierking, L. Abraham-Silver, J. Kisiel, J. Koke. 2007. Natural history museum visitors' understanding of evolution. *AIBS Bulletin*, **57** (10): 875–882.
- MacGregor, A. 2009. Exhibiting evolutionism: Darwinism and pseudo-darwinism in museum practice after 1859. *Journal of the History of Collections*, **21** (1): 77–94.
- Mujtaba, T., M. Lawrence, M. Oliver, M. J. Reiss. 2018. Learning and engagement through natural history museums. *Studies in Science Education*, **54** (1): 41–67.
- Myers, G. 2003. Discourse studies of scientific popularization: Questioning the boundaries. *Discourse Studies*, **5** (2): 265–279.
- Pastukhova, B. P. 2017. Science popularization: competence of scientific journalists. *Vestnik of Voronezh State University. Series: Philology. Journalism*, **2**: 110–112. [In Russian]
- Powers, K. E., L. A. Prather, J. A. Cook, J. Woolley, H. L. Bart Jr, A. K. Monfils, P. Sierwald. 2014. Revolutionizing the use of natural history collections in education. *Science Education Review*, **13** (2): 24–33.
- Pyke, G. H., P. R. Ehrlich. 2010. Biological collections and ecological/environmental research: a review, some observations and a look to the future. *Biological Reviews*, **85** (2): 247–266.
- Riise, J. 2008. Bringing Science to the Public. In: D. Cheng, M. Claessens, T. Gascoigne, J. Metcalfe, B. Schiele, S. Shi (eds). *Communicating Science in Social Contexts*. Springer, Dordrecht, 301–309.
- Scharrer, L., Y. Rupieper, M. Stadler, R. Bromme. 2017. When science becomes too easy: Science popularization inclines laypeople to underrate their dependence on experts. *Public Understanding of Science*, **26** (8): 1003–1018.
- Shubin, N. 2009. *Your Inner Fish*. Penguin, 1–256.
- Spiegel, A. N., E. M. Evans, B. Frazier, A. Hazel, M. Tare, W. Gram, J. Diamond. 2012. Changing museum visitors' conceptions of evolution. *Evolution: Education and Outreach*, **5** (1): 43–61.
- Strager, H., P. C. Kjærgaard. 2013. Is Darwin dangerous? Museums, media, and public understanding of evolution. *Nordisk Museologi*, **2**: 98–115.
- Strager, H., J. Astrup. 2014. A place for kids? The public image of natural history museums. *Curator: The Museum Journal*, **57** (3): 313–327.
- Szerszynski, B. 2010. Understanding creationism and evolution in America and Europe. In: T. Dixon, G. Cantor, S. Pumfrey (eds). *Science and Religion: New Historical Perspectives*. Cambridge University Press, 153–174.
- Tretiak, I. P., O. V. Chervonenko. 2016. An overview of scientific collections of the National Museum of Natural History NAS of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **14**: 115–122. [In Ukrainian]
- Valdecasas, A. G., V. Correia, A. M. Correas. 2006. Museums at the crossroad: Contributing to dialogue, curiosity and wonder in natural history museums. *Museum Management and Curatorship*, **21** (1): 32–43.
- Van-Praët, M. 1989. Diversité des centres de culture scientifique et spécificité des musées. *Aster*, **9**(3): 3–15.
- Winker, K. 2004. Natural history museums in a postbiodiversity era. *BioScience*, **54** (5): 455–459.
- Zimmer, C. 2006. *Evolution: the triumph of an idea*. Harper Perennial, 1–528.

# Type specimens in the fish collection of the National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine

Leonid Manilo

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

## article info

### key words

type specimens, fish collection, museum, Kyiv, Ukraine

### correspondence to

Leonid Manilo; National Museum of Natural History, NAS of Ukraine; 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01030 Ukraine; Email: [leonid.manilo@gmail.com](mailto:leonid.manilo@gmail.com); orcid: 0000-0002-7143-9470

### article history

Submitted: 13.07.2021. Revised: 19.11.2021. Accepted: 20.11.2021

### cite as

Manilo, L. 2021. Type specimens in the fish collection of the National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine. *GEO&BIO*, 21: 25–34. [In English, with Ukrainian summary]

## abstract

The creation of a collection of type specimens of fishes of the National Museum of Natural History NAS of Ukraine has started in 1974. In the following years, the collection of fish type specimens of the Zoological Museum was enriched by both national and foreign specialists such as E. E. Meisner, L. G. Manilo, G. A. Shandikov, D. A. Didier and M. Stehmann, M. R. De Carvalho and others. Some of these specimens (holotypes and paratypes of eight cartilaginous and bony fishes described at that time) were included into the first catalogue of type specimens of all groups of invertebrates and vertebrates of the Zoological Museum (Catalogue... 2001). This catalogue includes information on 73 type specimens of fishes (10 holotypes and 63 paratypes) belonging to 12 species of 6 families: *Acroteriobatus stehmanni* Weigmann, Ebert, Séret, 2021; *Raja taaf* Meisner, 1987; *Torpedo adenensis* Carvalho, Stehmann, Manilo, 2002; *Neoharriotta pumila* Didier, Stehmann, 1996; *Channichthys aelitae* Shandikov, 1995; *Channichthys bospori* Shandikov, 1995; *Channichthys irinae* Shandikov, 1995; *Channichthys mithridatis* Shandikov, 2008; *Channichthys panticapaei* Shandikov, 1995; *Channichthys richardsoni* Shandikov, 2011; *Channichthys velifer* Meisner, 1974; *Parapercis ventromaculata* Manilo, 1990, stored in the fish collection of the National Museum of Natural History NAS of Ukraine. Two taxa were not found in the collection: the holotype of *Arius dayi* Dmitrenko, 1974 (lost), as well as the holotype and paratypes of *Romanogobio albipinnatus tanaiticus* Naseka, 2001 (not received from the author of the description). The number of paratypes of each species (subspecies) is given according to their presence in the collection as of the time of compilation of this catalogue. In the text, after the Latin name of species (subspecies), the following information is given: collection record number, number of paratype specimens, length (standard or absolute) in millimetres, full label information including water body, coordinates, name of the vessel and cruise number, depth, trawl (station) number, date of collection, and name of collectors.

© 2021. L. Manilo; 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.

# Типові екземпляри в іхтіологічній колекції Національного науково-природничого музею Національної академії наук України

Леонід Маніло

**Резюме.** Створення колекції типових екземплярів риб Національного науково-природничого музею НАН України розпочинається в 1974 р. В послідовні роки колекція типів риб Зоологічного музею поповнювалась як вітчизняними, так і зарубіжними фахівцями: Е. Е. Мейснером, Л. Г. Манілом, Г. О. Шандиковим, Д. А. Дідье (D. A. Didier) і М. Штеманном (M. Stehmann), М. Р. Де Карвалью (M. R. De Carvalho) та ін. Частина цих надходжень (голотипи та паратипи 8 описаних на той час хрящових та кісткових риб) увійшла в перший каталог типових екземплярів всіх груп безхребетних і хребетних тварин Зоологічного музею (Каталог... 2001). Даний каталог включає дані про 73 типових екземпляри риб (10 голотипів та 63 паратипи), що належать до 12 видів з 6 родин: *Acroteriobatus stehmanni* Weigmann, Ebert, Séret, 2021; *Raja taaf* Meisner, 1987; *Torpedo adenensis* Carvalho, Stehmann, Manilo, 2002; *Neoharriotta pumila* Didier, Stehmann, 1996; *Channichthys aelitae* Shandikov, 1995; *Channichthys bospori* Shandikov, 1995; *Channichthys irinae* Shandikov, 1995; *Channichthys mithridatis* Shandikov, 2008; *Channichthys panticapaei* Shandikov, 1995; *Channichthys richardsoni* Shandikov, 2011; *Channichthys velifer* Meisner, 1974; *Parapercis ventromaculata* Manilo, 1990, які зберігаються в іхтіологічній колекції Національного науково-природничого музею НАН України. Не знайдені в колекції два таксона: голотип *Arius dayi* Dmitrenko, 1974 (загублений), а також голотип і паратипи *Romanogobio albipinnatus tanaiticus* Naseka, 2001 (не отримані від автора опису). Кількість паратипів кожного виду (підвиду) надається у відповідності до їх наявності в колекції на момент складання даного каталогу. В тексті, після латинської назви виду (підвиду), наведений його інвентарний номер в фондосховищі, кількість екземплярів паратипів, довжина (стандартна або загальна) в міліметрах, повна етикетка: водойма, координати, назва судна та номер його рейсу, глибина, номер тралу (станції), дата збору та прізвище колекторів.

Ключові слова: типові екземпляри, колекція риб, музей, Київ, Україна.

Адреса для зв'язку: Леонід Маніло; Національний науково-природничий музей НАН України; вул. Богдана Хмельницького 15, Київ, 01054 Україна; e-mail: leonid.manilo@gmail.com; orcid: 0000-0002-7143-9470

## Introduction

The purposeful formation of the fish collection of the National Museum of Natural History NAS of Ukraine has begun in the early 1960s. The creation of a collection of type specimens of fishes has started in 1974, when E. E. Meisner described a new species—the sail icefish—from the area of Kerguelen Island and passed its holotype to the Zoological Museum (then the Department of Vertebrate Systematics and Zoological Museum of I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, Academy of Sciences of the UkrSSR). Paratypes of this species were preserved in the museum collections of the Azov-Black Sea Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (Kerch) and are most likely lost.

In the following years, the collection of fish type specimens of the Zoological Museum was enriched by both national and foreign specialists such as E. E. Meisner, L. G. Manilo, G. A. Shandikov, D. A. Didier and M. Stehmann; M. R. De Carvalho, M. Stehmann and others. Some of these specimens (holotypes and paratypes of eight cartilaginous and bony fishes described at that time) were included into the first catalogue of type specimens of all groups of invertebrates and vertebrates of the Zoological Museum (Catalogue... 2001).

Due to further research into both domestic and world fish fauna, the Museum's fish collection has grown steadily and today it is the largest and most complete regional fish collection in Ukraine comprising more than 152 000 specimens that belong to 1400 species of the world fauna. Nevertheless, the vast majority of specimens was collected in water bodies of Ukraine and they represent the species composition of its ichthyofauna.

At the same time, the collection of fish type specimens was also enriched and some specimens were included into the catalogues of oceanic fishes stored in the Zoological Museum of the NMNH (Manilo 1997), which included 987 species at the time of publication representing 541 genera, as well as into the catalogue of myxines, lampreys, and fishes of the Palaearctic (Movchan *et al.* 2003), which at that time included 380 species and subspecies belonging to 200 genera, 71 families, 24 orders, and 4 classes. A separate catalogue of type specimens of fishes has not yet been compiled, which made the work with this collection difficult and became a prerequisite for its separate publication.

## Material and Methods

This catalogue includes scientific data on 73 type specimens, including 10 holotypes and 63 paratypes belonging to 12 species. The number of paratypes of each species corresponds to their presence in the collection at the time of compiling of the catalogue.

All type specimens are stored in glass containers in 70–75% ethanol solution in a separate section.

When preparing this catalogue of type specimens, the system of higher taxa (classes, orders, and families) was adopted to the main modern concepts (Nelson 2006). The authorship of families is given after Van der Laan *et al.* (2014). Suborders, subfamilies, and subgenera are not mentioned in the catalogue; genera in families and species in genera are arranged alphabetically. The names of all type specimens used in the catalogue correspond to names given to the respective taxon in its original description and this name is presented in the genus to which this taxon belongs according to the accepted nomenclature. If the name of the taxon is a junior synonym (or presumably considered as a synonym), this is indicated in the “synonymy” section with reference to the literature source.

In the text, after the Latin name of species (subspecies), the following information is given: collection record number, number of paratype specimens, length (standard and general) in millimetres, full label information including water body, coordinates, name of the vessel and cruise number, depth, trawl (station) number, date of collection, and name of collector. In some cases, the sex and condition of gonads of the fishes are indicated too and are quoted from the original descriptions.

Abbreviations: *TL* — absolute body length, *SL* — standard body length, S — southern latitude, N — northern latitude, E — eastern longitude, coll. — collector(s).

## Systematic part

### Class Elasmobranchii

#### Order Rajiformes

#### Family Rhinobatidae Bonaparte, 1835

##### Genus *Acroteriobatus* Giltay, 1928

#### *Acroteriobatus stehmanni* Weigmann, Ebert, Séret, 2021

(*Acroteriobatus stehmanni* Weigmann, Ebert, Séret 2021: 51–81, Figs. 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, Table 2).

Paratypes. 2 specimens: No. 103836, adult male, *TL* 568 mm, Indian Ocean, near Socotra Island, 12° 39' N, 53° 27' E, depth 41–43 m, Vityaz-2, cruise 17, station 2567, trawl 7, 28.10.1988, coll. L. G. Manilo. No. 103838, female *TL* 523 mm, Indian Ocean, near Socotra Island, 12° 39' N, 53° 27' E, depth 41–43 m, Vityaz-2, cruise 17, station 2567, trawl 7, 28.10.1988, coll. L. G. Manilo (fig. 1).

#### Family Rajidae de Blainville, 1816

##### Genus *Amblyraja* Malm, 1877

#### *Raja taaf* Meisner, 1987

(*Raja taaf* Meisner 1987: 1840–1849, Figs. 1–2).

Holotype. No. 91514, adult male *TL* 842 mm, Lena Bank, 53° 01' S, 44° 25' E, depth 375–390 m, Novoukrainka, cruise 8, station 107, 11.01.1984, coll. V. N. Schtyrkin (Fig. 2).

Paratypes. 2 specimens: No. 91515, adult female *TL* 770 mm, Lena Bank, 52° 55' S, 44° 26' E, depth 310 m, Novoukrainka, cruise 8, station 55, 30.12.1983, coll. V. N. Schtyrkin. No. 91516, adult male *TL* 765 mm, Lena Bank, 53° 00' S, 44° 16' E, depth 310–320 m, Novoukrainka, cruise 8, station 50, 29.12.1983, coll. V. N. Schtyrkin.

## Order Torpediniformes

### Family Torpedinidae Henle, 1834

#### Genus *Torpedo* Houttuyn, 1764

#### *Torpedo adenensis* Carvalho, Stehmann, Manilo, 2002

(*Torpedo adenensis* Carvalho, Stehmann, Manilo 2002: 1–34, Figs. 1–7).

Holotype. No. 5121, adult male *TL* 407 mm, Indian Ocean, Gulf of Aden, 15° 15' 03" N, 52° 00' 04" E, depth 125–140 m, Dmitriy Stefanov, cruise 5, bottom trawl 125, 29.12.1989, coll. S. I. Usachev, Yu. G. Domaschenko (Fig. 3).

Paratypes. 2 specimens: No. 5121, adult male *TL* 407 mm, Indian Ocean, Gulf of Aden, 15° 15' 03" N, 52° 00' 04" E, depth 125–140 m, Dmitriy Stefanov, cruise 5, bottom trawl 125, 29.12.1989, coll. S. I. Usachev, Yu. G. Domaschenko. No. 5418, adult female *TL* 390 mm, Indian Ocean, Gulf of Aden, 15° 07' 09" N, 51° 58' 02" E, depth 230 m, Dmitriy Stefanov, cruise 5, bottom trawl 126, 29.12.1989, coll. S. I. Usachev, Yu. G. Domaschenko.

## Class Holocephali

### Order Chimaeriformes

#### Family Rhinochimaeridae Garman, 1901

#### Genus *Neoharriotta* Bigelow et Schroeder, 1950

#### *Neoharriotta pumila* Didier, Stehmann, 1996

(*Neoharriotta pumila* Didier, Stehmann 1996: 955–965, Figs. 2, 3).

Paratypes. 7 specimens: No. 4010 a, 4010 b, 4 females *TL* 500–650 mm, 3 males *TL* 495–630 mm, Indian Ocean, off Socotra, 12° 22' N, 53° 02' E, depth 1000–1120 m, Vityaz-2, cruise 17, station 2565, trawl 5, 28.10.1988, coll. L. G. Manilo (Fig. 4).

## Class Actinopterygii

### Order Siluriformes

#### Family Ariidae Bleeker, 1858

#### Genus *Arius* Valenciennes, 1816

#### *Arius dayi* Dmitrenko, 1974

(*Arius dayi* Dmitrenko 1974: 37–41, Figs. 1, 2).

Holotype. No. Pi 2/1–2. Indian Ocean, Arabian Sea, Gulf of Masirah (Oman). 19° 47' 8" N, 58° 28' 3" E, Nauka?, cruise ?.

Synonymy: synonym of *Netuma bilineata* (Valenciennes, 1840) (Froese, Pauly 2021).

Remarks: the holotype is lost.

## Class Actinopterygii

### Order Cypriniformes

#### Family Cyprinidae Rafinesque, 1815

#### Genus *Gobio* Cuvier, 1816

#### *Romanogobio albipinnatus tanaiticus* Naseka, 2001

(*Romanogobio albipinnatus tanaiticus* Naseka 2001: 99–119, Fig. 1).

Holotype. No. 3661, *SL* 99.4 mm; Donetz River, 7–8 km upstream from Iziium, 20.09.1987, coll. Yu. Movtchan, Yu. Rabtzevitch.

Paratypes. 12 specimens: No. 3458, *SL* 72.0–95.5 mm, Donetz River, at the mouth of Evsiug River. 4 specimens: No. 3634, *SL* 69.2–81.6 mm, Donetz River at Iziium. 10 specimens: No. 3640, *SL* 64.0–100.5 mm, Donetz River

at Stanichno-Lugansk. 6 specimens: No. 3641, SL 63.5–86.0 mm, Donetz River. 6 specimens: No. 3661, SL 82.5–107.0 mm, Donetz River, 7–8 km upstream from Iziium. 15 specimens: No. 4810, SL 67.0–76.1 mm, Donetz River.

Remarks: not all specimens (holotype and paratypes) have been received from the author.



**Fig. 1.** Paratype of *Acroteriobatus stehmanni* Weigmann, Ebert, Seret, 2021.

**Рис. 1.** Паратип *Acroteriobatus stehmanni* Weigmann, Ebert, Seret, 2021.



**Fig. 2.** Holotype of *Amblyraja taaf* (Meisner, 1987).

**Рис. 2.** Голотип *Amblyraja taaf* (Meisner, 1987).



**Fig. 3.** Holotype of *Torpedo adenensis* Carvalho, Stehmann, Manilo, 2002.

**Рис. 3.** Голотип *Torpedo adenensis* Carvalho, Stehmann, Manilo, 2002.

## Order Perciformes

### Family Channichthyidae Gill, 1861

#### Genus *Channichthys* Richardson, 1844

#### *Channichthys aelitae* Shandikov, 1995

(*Channichthys aelitae* Shandikov 1995: 3–18, Fig. 7).

Holotype. No. 4575 a, mature male (gonads in pre-spawning state), *SL* 334 mm, Kerguelen Island, 49° 54' S, 70° 16' E, depth 161 m, Aelita, cruise 2, bottom trawl 119, 25.02.1969, coll. N. V. Kononov (Fig. 5).

Paratypes. 2 specimens: No. 4575 b, mature male (gonads in pre-spawning state) *SL* 316 mm, Kerguelen Island, 49° 54' S, 70° 16' E, depth 161 m, Aelita, cruise 2, bottom trawl 119, 25.02.1969, coll. N. V. Kononov; mature female (gonads at III stage of maturity) *SL* 316 mm, Kerguelen Island, 49° 54' S, 70° 16' E, depth 161 m, Aelita, cruise 2, bottom trawl 119, 25.02.1969, coll. N. V. Kononov.

#### *Channichthys bospori* Shandikov, 1995

(*Channichthys bospori* Shandikov 1995: 3–18, Fig. 6).

Holotype. No. 5106, mature male (gonads at IV stage of maturity) *SL* 350 mm, Kerguelen Island, 48° 22' 5" S, 70° 44' E, depth 126 m, Professor Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 6, 19.07.1990, coll. G. A. Shandikov.

Paratypes. 2 specimens: No. 5107, mature male with mature gonads *SL* 347 mm, Kerguelen Island, 48° 22' 5" S, 70° 44' E, depth 126 m, Prof. Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 6, 19.07.1990, coll. G. A. Shandikov; mature female (gonads at VI–III stage of maturity) *SL* 361 mm, Kerguelen Island, 48° 22' 5" S, 70° 44' E, depth 126 m, Professor Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 6, 19.07.1990, coll. G. A. Shandikov. 2 specimens: No. 5108, 2 mature male (gonads at III–IV stage of maturity) *SL* 308 and *SL* 308 mm, Kerguelen Island, 47° 04' 5" S, 70° 18' E, depth 200–228 m, Professor Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 81, 6.08.1990, coll. G. A. Shandikov (Fig. 6).

#### *Channichthys irinae* Shandikov, 1995

(*Channichthys irinae* Shandikov 1995: 3–18, Fig. 5).

Holotype. No. 5103, mature male (gonads at III–IV stage of maturity) *SL* 209 mm, Kerguelen Island, 47° 44' 4" S, 71° 31' 6" E, depth 270–310 m, Professor Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 91, 10.08.1990, coll. G. A. Shandikov (Fig. 7).

Paratypes. 2 specimens: No. 5104, mature males *SL* 222–259 mm, Kerguelen Island, 47° 44' 4" S, 71° 31' 6" E, depth 270–310 m, Professor Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 91, 10.08.1990, coll. G. A. Shandikov. 9 specimens: No. 5105, (8 mature males and 1 female) *SL* 180–224 mm, Kerguelen Island, 47° 49' 5" S, 70° 06' 2" E, depth 165–171 m, Professor Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 83, 8.08.1990, coll. G. A. Shandikov.

#### *Channichthys mithridatis* Shandikov, 2008

(*Channichthys mithridatis* Shandikov 2008: 123–131, Figs. 2–4).

Holotype. No. 5111, mature male (gonads at VI–II stage of maturity) *SL* 332 mm, Kerguelen Island, 47° 44' 4" S, 71° 31' 6" E, depth 270–310 m, Professor Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 91, 10.08.1990, coll. G. A. Shandikov.

Paratypes. No. 5112, 6 specimens: post-spawning or first maturing males *SL* 280–327 mm, Kerguelen Island, 47° 44' 4" S, 71° 31' 6" E, depth 270–310 m, Professor Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 91, 10.08.1990, coll. G. A. Shandikov; 5 specimens: females *SL* 275–387 mm, Kerguelen Island, 47° 44' 4" S, 71° 31' 6" E, depth 270–310 m, Professor Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 91, 10.08.1990, coll. G. A. Shandikov (Fig. 8).

#### *Channichthys panticapaei* Shandikov, 1995

(*Channichthys panticapaei* Shandikov 1995: 3–10, Fig. 1).

Holotype. No. 5109, adult male (gonads at II stage of maturity) *SL* 348 mm, Kerguelen Island, 48° 35' 9" S, 70° 48' 9" E, depth 120 m, Skif, cruise 21, bottom trawl 8, 18.02.1987, coll. A. N. Todiev.

Paratypes. 7 specimens: No. 5110, adult males (gonads at VI–II and IV stage of maturity) *SL* 290–354 mm, Kerguelen Island, 48° 22' 5" S, 70° 44' E, depth 126 m, Professor Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 6, 19.07.1990, coll. G. A. Shandikov; 8 specimens: adult females (gonads at VI–III and IV stage of maturity, *SL* 296–361 mm, Kerguelen Island, 48° 22' 5" S, 70° 44' E, depth 126 m, Professor Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 6, 19.07.1990, coll. G. A. Shandikov (Fig. 9).





**Fig. 4.** Paratype of *Neoharriotta pumila* Didier, Stehmann, 1996.  
**Рис. 4.** Паратип *Neoharriotta pumila* Didier, Stehmann, 1996.



**Fig. 5.** Holotype of *Channichthys aelitae* Shandikov, 1995.  
**Рис. 5.** Голотип *Channichthys aelitae* Shandikov, 1995.



**Fig. 6.** Paratype of *Channichthys bospori* Shandikov, 1995.  
**Рис. 6.** Паратип *Channichthys bospori* Shandikov, 1995.



**Fig. 7.** Holotype of *Channichthys irinae* Shandikov, 1995.  
**Рис. 7.** Голотип *Channichthys irinae* Shandikov, 1995.



**Fig. 8.** Paratype of *Channichthys mithridatis* Shandikov, 2008.  
**Рис. 8.** Паратип *Channichthys mithridatis* Shandikov, 2008.



**Fig. 9.** Paratype of *Channichthys panticarpei* Shandikov, 1995.

**Рис. 9.** Паратип *Channichthys panticarpei* Shandikov, 1995.



**Fig. 10.** Holotype of *Channichthys richardsoni* Shandikov, 2011.

**Рис. 10.** Голотип *Channichthys richardsoni* Shandikov, 2011.



**Fig. 11.** Holotype of *Channichthys velifer* Meisner, 1974.

**Рис. 11.** Голотип *Channichthys velifer* Meisner, 1974.



**Fig. 12.** Holotype of *Parapercis ventromaculata* Manilo, 1990.

**Рис. 12.** Голотип *Parapercis ventromaculata* Manilo, 1990.

### ***Channichthys richardsoni* Shandikov, 2011**

(*Channichthys richardsoni* Shandikov 2011: 125–134, Fig. 2).

Holotype. No. 5116, adult female (gonads at VI-III stage of maturity) SL 316 mm, TL 355 mm, Kerguelen Island, 48° 22' 5" S, 70° 44' E, depth 126 m, Professor Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 6, 19.07.1990, coll. G. A. Shandikov (Fig. 10).

Paratypes. 6 specimens (adult, post-spawning or firstly maturing specimens): No. 5116a, 3 males SL 253–290 mm, TL 282–325 mm, Kerguelen Island, 48° 22' 5" S, 70° 44' E, depth 126 m, Professor Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 6, 19.07.1990, coll. G. A. Shandikov. No. 5116b, 3 females SL 267–314 mm, TL 302–353 mm, Kerguelen Island, 48° 22' 5" S, 70° 44' E, depth 126 m, Professor Mesiatsev, cruise 23, bottom trawl 6, 19.07.1990, coll. G. A. Shandikov.

### ***Channichthys velifer* Meisner, 1974**

(*Channichthys velifer* Meisner 1974: 50–55, Fig. 1).

Holotype. No. 2730, female SL 407 mm, Kerguelen Island, 48° 07' S, 70° 19' 1" E, depth 140–142 m, Kara-Dag, cruise 2, station 693 (bottom trawl), 21.02.1972, coll. E. E. Meisner (Fig. 11).

### **Family Pinguipedidae Günther, 1860**

#### **Genus *Parapercis* Bleeker, 1863**

### ***Parapercis ventromaculata* Manilo, 1990**

(*Parapercis ventromaculata* Manilo 1990: 1016–1019, Fig. 1).

Holotype. No. 4224, SL 96 mm, Indian Ocean, Maldives Islands, Male Island, Akademik Vernadsky, cruise 24, dredge, 1.11.1981, coll. Yu. V. Movchan (Fig. 12).

Paratype. No. 4224 a, SL 93 mm, Indian Ocean, Maldives Islands, Male Island, Akademik Vernadsky, cruise 24, dredge, 1.11.1981, coll. Yu. V. Movchan.

Synonymy: probably junior synonym of *Parapercis signatus* Randall, 1984 (Randall & McCosker 2002).

### **Acknowledgements**

The author is deeply grateful to I. V. Zagorodniuk and Z. L. Barkaszi for their help provided in the process of preparation of the article, A. V. Pankov for taking the photographs, as well as to the reviewers for their valuable comments.

### **References**

- Catalogue ... 2001. *Catalogue of the type specimens in the Zoological Museum, National Museum Natural History, Ukrainian Academy of Sciences. Issue 1*. Ed. E. M. Pysanets. Zoological Museum NMNH NAS of Ukraine, Kyiv, 1–140. [In Russian]
- De Carvalho, M. R., M. F. W. Stehmann, L. G. Manilo. 2002. *Torpedo adenensis*, a new species of electric ray from the Gulf of Aden, with comments on nominal species of *Torpedo* from the Western Indian Ocean, Arabian Sea, and adjacent areas (Chondrichthyes: Torpediniformes: Torpedinidae). *American Museum Novitates*, No. 3369: 1–34.
- Didier, D. A., M. Stehmann. 1996. *Neoharriotta pumila*, a new species of longnose chimaera from the North-western Indian Ocean (Pisces, Holocephali, Rhinochimaeridae). *Copeia*, 4: 955–965.
- Dmitrenko, E. M. 1974. *Arius dayi* sp. n. (Cypriniformes, Ariidae) from the Arabian Sea. *Vestnik zoologii*, No. 3: 37–41. [In Russian]
- Froese, R, D. Pauly. 2021. *FishBase. World Wide Web electronic publication*. <http://www.fishbase.org>
- Manilo, L. G. 1990. New species of genus *Parapercis* (Mugiloididae) off Maldives. *Voprosy ichtyologii*, 30 (6): 1016–1019. [In Russian]
- Manilo, L. G. 1997. *Catalogue of the Zoological Museum, National Natural History Museum, Ukrainian Academy of Sciences. Fishes of oceans*. Zoological Museum NMNH NAS of Ukraine, Kyiv, 1–138. [In Russian]
- Meisner, E. E. 1974. New species *Chaenichthys* from the Southern Ocean. *Vestnik zoologii*, No. 6: 50–55. [In Russian]
- Meisner, E. E. 1987. A new species of ray (Rajidae, Batoidei) from the Indian Ocean sector of the Antarctica. *Zool. zhurnal*, 61 (12): 1840–1849. [In Russian]
- Movchan, Yu. V., L. G. Manilo, A. I. Smirnov, A. Ya. Shcherbukha. 2003. *Lampreys and Fishes*. Zoological Museum NMNH, NAS of Ukraine. Kyiv, 1–241. (Catalogue of collections of Zoological Museum of the NMNH, NAS of Ukraine). [In Ukrainian]
- Naseka, A. M. 2001. Contributions to the knowledge of infraspecific structure of Whitefin gudgeon, *Romanogobio albiginnatus* (Lukasch, 1933) (Cyprinidae: Gobioninae), with a description of a new subspecies, *R. albiginnatus tanaiticus*, from the Don drainage. *Proc. Zoological Institute. St. Petersburg*, 287: 99–119.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the World. Fourth Edition*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken (New Jersey), 1–601.
- Randall, J. E., J. E. McCosker. 2002. *Parapercis lata*, a new species of sandperch (Perciformes: Pinguipedidae) from the central Pacific. *Proc. California Academy of Sciences*, 53 (8): 87–93.
- Shandikov, G. A. 1995. To the question about the composition of icefish species of the genus *Channichthys* in the Kerguelen Islands area with description of three new species. *Proc. South. Res. Inst. Mar. Fish. & Oceanogr. (YugNiro)*, Spec. Is. 2: 1–18. [In Russian]
- Shandikov, G. A. 1995a. A new species of icefish *Channichthys panticapaei* sp. n. (Channichthyidae, Notothenioidei) from the Kerguelen Island (Antarctica). *Proc. South. Res. Inst. Mar. Fish. & Oceanogr. Spec. Is. 1*: 1–10. [In Russian]

- Shandikov, G. A. 2008. *Channichthys mithridatis*, a new species of icefishes (Perciformes: Notothenioidei: Channichthyidae) from the Kerguelen Island (East Antarctica), with comments on the taxonomic status of *Channichthys normani*. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series biology*, **7** (814): 123–131.
- Shandikov, G. A. 2011. *Channichthys richardsoni* sp. n., a new Antarctic icefish (Perciformes: Notothenioidei: Channichthyidae) from the Kerguelen Island area, Indian sector of the Southern Ocean. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series biology*, **14** (971): 125–134.
- Van der Laan, R., W. N. Eschmeyer, R. Fricke. 2014. Family group names of recent fishes. *Zootaxa. Monograph*, **3882** (1): 1–230.
- Weigmann, S., D. A. Ebert, B. Séret. 2021. Resolution of the *Acroteriobatus leucospilus* species complex, with a redescription of *A. leucospilus* (Norman, 1926) and descriptions of two new western Indian Ocean species of *Acroteriobatus* (Rhinopristiformes, Rhinobatidae). *Marine Biodiversity*, **51** (58): 1–30.

# Leonid Portenko (1896–1972) — world-famous naturalist, participant of expeditions to the Arctic and Far East

Vasyl Prydatko-Dolin

National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

## article info

### key words

Portenko Leonid, Ukraine, Kyiv, Leningrad, Moscow, Arctic, Far East, mammals, birds, Stalinist repressions

### correspondence to

Vasyl Prydatko-Dolin;  
National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, 13 Heroes of Defense Street, Kyiv, 03041 Ukraine;  
Email: [vasylprydatko@yahoo.com](mailto:vasylprydatko@yahoo.com);  
orcid: 0000-0002-0128-4928

### article history

Submitted: 22.10.2021. Revised: 28.11.2021. Accepted: 01.12.2021

### cite as

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, with English summary]

## abstract

A native of Cherkasy Oblast from the family of a Ukrainian surveyor. A world-class naturalist from Ukraine (who is mentioned manipulatively only as a Soviet→Russian zoologist). He began his career in Kyiv in institutions established by the Ukrainian People's Republic. In 1918, L. Portenko wrote his first articles in Ukrainian and acted as a secretary for several Ukrainian societies. L. Portenko was one of the founders of the Ukrainian Zoological Society and the Ukrainian Zoological Journal. He had participated in expeditions to the Black Sea coast, Carpathians, Siberia, Arctic, and Far East. He was a talented ornithologist, mammalogist, zoogeographer, systematist, expert in museology and conservation, and a self-taught photographer and animal-artist. L. Portenko wintered at Dezhnev Cape and Wrangel Island (Arctic). He considered Dr. P. Sushkin (Kharkiv-Leningrad) and Dr. M. Menzbir (Leningrad) as his teachers. L. Portenko had spent near two-thirds of his life in the former Russian SFSR, and worked mainly in the Zoological Institute (Leningrad). He was a doctor and a professor and authored over 170 scientific works, including several monographs. His students were from Ukraine, Russia, and Bulgaria. Among them was the talented ornithologist of the North — Dr. O. Kyshchynsky, who was the son of a Ukrainian who died in the Gulag. This essay examines also the Stalinist repressions in around L. Portenko. The Chukchi's shrew and the Wrangel's lemming were named to honour the scientist. Near forty species and subspecies of birds were described and named by Portenko, including some to honour the memory of famous scientists (B. Stegman, M. Menzbir, R. Hecker, etc.), and Chukchi Tayan. He became a classic scientist during his life. Dr. Portenko made a significant contribution to the study of zoogeographical zonation of Podillia (Ukraine) and he proved the unity of vertebrate fauna of the Circumarctic tundra. He justified the need to allocate the Holarctic zoogeographical region. L. Portenko donated dozens of books to the scientific library of the Institute of Zoology (Kyiv). Academician I. Pidoplichko was named by him as a countryman. The memory of Dr. Portenko is honoured in many scientific publications in Ukraine and abroad.

© 2021 V. Prydatko-Dolin; 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.

# Леонід Портенко (1896–1972) — знаний природник, учасник експедицій в Арктику та на Далекий Схід

## Василь Придатко-Долін

**Резюме.** Уродженець Черкащини із родини українця, геодезиста Портенка. Природник світового рівня з України (згадуваний, маніпулятивно, тільки як радянський → російський зоолог). Починав наукову кар'єру в Києві, в інституціях, створених урядом молоді Української народної республіки. Перші наукові твори писав українською. Секретарював в українських природничих установах та спілках. Один із засновників українського зоологічного товариства та українського зоологічного журналу. Учасник наукових експедицій, у т.ч. в Причорномор'я, Карпати, Сибір, Арктику і на Далекий Схід. Талановитий орнітолог, теріолог, зоогеограф, систематик, спеціаліст з питань музейної і заповідної справи, самоук (фотограф, художник-аніمالіст). Зимував на м. Дежньова та о. Врангеля. Вважав своїми учителями П. Сушкіна (Харків-Ленінград) та М. Мензбіра (Ленінград). Дві третини життя пропрацював в колишньому РРФСР, найдовше — в Зоологічному інституті (Ленінград). Д. б. н., професор. Залишив до 170 наукових праць, декілька монографій. Мав учнів з України, Росії, Болгарії. Серед них — талановитий орнітолог Півночі, д.б.н. О. Кишинський, син українця, який загинув у ГУЛАГу. У нарисі досліджено сталінські репресії щодо науковців з оточення Портенка. На честь професора названо чукотську мідію і врангельського лемінга. Портенко описав та надав імена сорока видам-та-підвидам птахів, де вшанував у т.ч. пам'ять зоологів Б. Штегмана, М. Мензбіра, Р. Геккера, П.-С. Палласа, Є. Козлової, чукчі Таяна та інших. Став класиком при житті. Зробив значний внесок у вивчення зоогеографічного районування Поділля (Україна), довів єдність фауни хребетних циркуарктичних тундр й обґрунтував необхідність виділення Галактичної зоогеографічної області. Передав науковій бібліотеці Інституту зоології (Київ) десятки праць і книг. Академік І. Підоплічка був для Л.П. земляком. Пам'ять про Портенка вшановано у багатьох наукових публікаціях в Україні та за її межами.

Ключові слова: Портенко Леонід, Україна, Київ, Ленінград, Москва, Арктика, Далекий Схід, ссавці, птахи, сталінські репресії.

Адреса для зв'язку: В. Придатко-Долін; Національний університет біоресурсів і природокористування України, вул. Героїв Оборони, 13, н/к 4, Кафедра екології агросфери та екологічного контролю. Київ, 03041 Україна; e-mail: vasylyprydatko@yahoo.com; orcid: 0000-0002-0128-4928

## Вступ

Автор готував цей матеріал як лаконічний нарис, написаний в енциклопедичному стилі для збірника праць Українського теріологічного товариства НАНУ, присвяченого видатним українським зоологам, дотичним до теріології. Проте обсяг відомостей про Портенка, які вдалося виявити у Києві, перевищив всі очікування, і змінював уявлення як про наукову спадщину ученого, так і його зв'язки з Україною, обставини за яких він виїхав в РРФСР, тамтешнє оточення, в якому черкащанин раптом опинився, заставши у т.ч. часи сталінських репресій, правда уже не київських, але московських, а потім ленінградських. Багато чого само собою почало складатися у дивну мозаїку. Наприклад, попри ретельні пошуки автор не знайшов в інститутських архівах відомий йому звіт кінця 1930-х про експедицію в Арктику, засекречений у далекі 1950-ті, і ймовірно, переданий якось у Київ, завдяки протекції Портенка, але скоріше за все, знищений кимось із ретивих службистів, коли розпадався СРСР. (Та рукописи ж не горять!)

Повним сюрпризом були й невідомі україномовні праці молодого ученого, які вдалося відшукати у старих газетах, а також у Національній бібліотеці України ім. Ярослава Мудрого. До мозаїки (епохи репресій) додалися й декілька анонімних публікацій ученого, які вдалося ідентифікувати. В бібліотеці ІЗ НАНУ (Київ)<sup>1</sup> ми знайшли десятки книжок з автографами Портенка, у т.ч. із дарчими дописами від М. Шарлеманя, І. Підоплічка (який був для Портенка земляком) і т.д..

<sup>1</sup> Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (Київ).

Усе це спонукало автора взятися за підготовку повноцінної статті, аби звернути увагу колег і на те, що наукова кар'єра ученого розпочалася в Україні, а не в РРФСР — в 1916...1920 рр., в установах й товариствах, створених Українською Народною Республікою (УНР), яку після 1920-х більшовики примусово трансформували у т. з. «Радянську Україну». Виявилося також, що у 1920-х Портенко секретарював не в одній, а декількох природничих спілках, де діловодство здійснювалося, звичайно, українською.

Так чи інакше, радянські руйнівні процеси, а також війна та бажання навчатись десь там, у далечині, де усе виглядало начебто (див. далі про репресії) стабільнішим ніж у Києві, а саме у Москві, спонукали Портенка виїхати з України. Тамтешні потужні академічні заклади, дійсно, дозволили талановитому зоологу взяти участь у багатьох гучних експедиціях рівня Академії наук СРСР, побувати у різних зоогеографічних зонах, у т.ч. в Арктиці, отримати унікальний порівняльний матеріал. Не дивно, що радянська історіографія успішно перетворила виходця з України Портенка на відомого «советского учёного», як би знаючи наперед, що сьогодні наївна закордонна вікіпедійна громада зробить із нього *Russian zoologist*. Метою автора стало розставити зовсім неочікувані крапки над «і», а також додати до розвідки власні спогади про о. Врангеля (Східна Арктика), де Портенко-полярник зимував у 1938-х, і після чого написав у т. ч. знамениту монографію «Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля».

## 1. Огляд загальновідомих звісток, із додаванням нового

Леонід Олександрович Портенко — українець<sup>2, 3</sup> із династії Портенків (по батькові) з Черкащини (Україна); всесвітньовідомий природознавець<sup>4</sup>, частіше згадуваний у нас, а тому і за кордоном, як советській зоолог. Учасник багатьох наукових експедицій, у т.ч. в Причорномор'я, Карпати, Сибір, Арктику і Далекий Схід. Дві третини своїх років Л.П. пропрацював у наукових установах колишнього РСФСР (рос.), зрідка (в експедиційних, музейних або приватних справах), повертаючись в УНР→УРСР.

Народився він 17 вересня (с.с.<sup>5</sup>) 1896 року у м. Сміла. (У 1896-х роках — місто у складі Черкаського повіту<sup>6</sup> Київської губернії тогочасної Російської імперії (сучасна Україна). Згідно із переписом 1897 року українцями були 85 % мешканців повіту. Батько — Олександр Іустинович Портенко, геодезист; мати — Віра Григорівна Портенко (Якубовська), ймовірно, учителька; дружина — Л.К. Портенко, вчена<sup>7</sup>. Пішов заsvіти — 26 травня 1972 року у м. Ленінград. (У 1970-х — місто у складі тогочасної РСФСР (рос.)).

Прихильники імперії воліють згадувати про Л. О. Портенка як про абстрактного радянського ученого із «вічною» пропискою у колишньому, нікому не цікавому, СРСР, а поміж речень, — у країні-послідовниці. Уже інерційно Л. Портенка називають *ленінградський орнітолог* (рос.) — як от К. Воробьев (Vorobiev 1978: 205). А чому, наприклад, не волинський, київський, уральський чи чукотський? І чому тільки орнітолог?

У перекладі на сучасну бюрократичну мову, в 1921...1972 роках Л.П. перебував на навчанні, а потім науковій службі у різних закладах поза межами своєї батьківщини, України. Мав за кордоном довготривалий контракт, який його влаштував. Зрештою, звик і вирішив

<sup>2</sup> Портенко Леонід Олександрович. Вікіпедія. <https://bit.ly/3vJCFYU>. Перевірено 05 травня 2021.

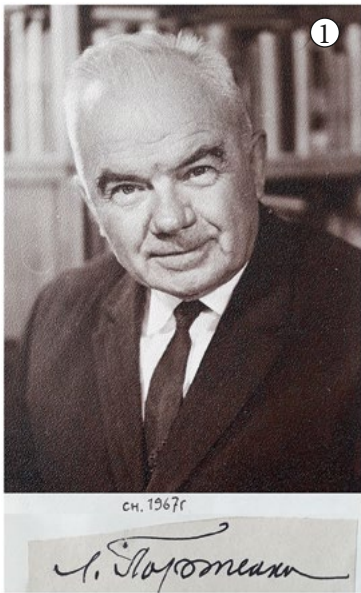
<sup>3</sup> Відповідне вікіпедійне утвердження підкріплене лише вказуванням на місце народження Л.П. — це Сміла. Інші маловідомі свідчення зібрано тепер та упорядковано автором у даній статті.

<sup>4</sup> У часи В. Вернадського, А. Кримського, М. Шарлеманя, коли Л. Портенко тільки-но починав кар'єру ученого, уживали слово *природник*.

<sup>5</sup> Старий стиль; уточнення додано з огляду на нововідкриті архівні дані, а саме: «Дата рождения (новый стиль): 29.09.1896» (Архив Российской Академии Наук. Санкт-Петербургский Филиал).

<sup>6</sup> В оригіналі — *уезд, губернія* (с.рос.). На територіях, зокрема, Великого князівства Київського, Великого князівства Литовського, Гетьманщини, Речі Посполитої, куди раніше входили ці території, «уездов» і «губерний» не було.

<sup>7</sup> Зрідка Л. Портенко згадував батьків та дружину у своїх публікаціях (див. нижче).



**Рис. 1.** Леонід Портенко (автор невідомий). Це зображення, разом із датою та автографом, учений вклеїв у книгу «Птицы Чукотского...» (Portenko 1972), подаровану бібліотеці ІЗ НАНУ (Київ). Артефакт віднайдений Л. М. Ластіковою. Немасштабована копія.

**Fig. 1.** Leonid Portenko (by unknown author). This image with the date and autograph the scientist pasted into the book 'Birds of Chukotka...' (Portenko 1972) donated to the library of of the Institute of Zoology NAS of Ukraine (Kyiv). The artifact was found by L. M. Lastikova. Unscaled copy.

**Рис. 2.** Леонід Портенко (в центрі), разом із колегами, а саме: Л. Б. Беме, О. А. Харузиним, А. Н. Формозовим та В. Г. Гептнером, в Зоомузеї МГУ 06.10.1923. Немасштабована фотокопія із всемережжя<sup>8, 9</sup>.

**Fig. 2.** Leonid Portenko (in the centre) with colleagues L. B. Boehme, O. A. Haruzin, A. N. Formozov, and V. G. Heptner in the Zoological Museum of Moscow State University 06.10.1923. Unscaled photocopy from the Internet.

залишитись в РРФСР<sup>10</sup>. Тому, навіть для більшості вітчизняних природознавців, вихідців із радянської системи освіти, тут у Києві, чи то Житомирі, Херсоні, Мелітополі, Одесі і навіть Смілі, Л. Портенко залишається совітським зоологом, у першу чергу, орнітологом, хоча насправді перелік набутих ним професій, навичок та умінь, на мою думку, є значнішим: зоолог (орнітолог, теріолог, зоогеограф, систематик), спеціаліст з питань музейної та заповідної справи, фотограф-натураліст-художник-анімаліст самоук, етнограф<sup>11</sup>, полярник, двічі зимівник в Арктиці.

Працюючи над біографією, автор був здивований тим, наскільки мало знають про ученого як у самому Києві, так за його межами, у т.ч. у вікіпедійному просторі. Парадоксальним є

<sup>8</sup> На вебресурсі «Полярная почта» є нотатка: «Из архива Воробьевых». Фотоархів є частиною вебзбірки «Жизнь и путешествия Константина Воробьева, зоогеографа. Часть 1». Однак доступним є лише підпис до фото, так як оригінал зберігається у вебховищі, заблокованому у нас відповідно до Указу Президента України №184/2020 Про рішення ... «Про застосування персональних спеціальних економічних та інших обмежувальних заходів (санкцій)». Тому, ми скористалися вебсайтом «Полярная почта», додавши уточнення.

<sup>9</sup> Воробьёв Константин Александрович (рос.) — російський орнітолог, фауніст, зоогеограф. У 1955 році — один із підписантів т.з. «листа трьохсот» до ЦК КПРС проти лисенківщини. У числі підписантів — А. Н. Формозов та В. Г. Гептнер, яких бачимо на фото. Довідково: К. Воробйов закінчив МДУ в один рік із Л. Портенком — у 1925.

<sup>10</sup> Российская Социалистическая Федеративная Советская Респуб́лика (до 1936), рос. → Российская Советская Федеративная Социалистическая Респуб́лика (после 1936–1937), рос.

<sup>11</sup> У творі ученого про подорож Дніпром і Придніпров'ям (Portenko 1928) залишилися цікаві етнографічні нотатки.



те, що увесь період життя ученого в Україні, за часів законного становлення держави УНР, а потім насильницьки утвореної більшовиками УРСР, повністю загубився на тлі розп'яченої Країни Рад. Щобільше, із роками сам учений теж не був проти цього «загублення», і, простіше кажучи, змирився, при звичайся. Імперія та відомі «органи» всіляко заохочували до мімікрії.

Відвідувачі Національного науково-природничого музею НАН України (Київ), можливо, помічають фотопортрет Л. Портенка, коли піднімаються сходами на другий поверх музею, йдучи уздовж стіни, де розміщено світлини видатних учених, та навряд чи пригадують хоч якусь історію про Л. Портенка. Фотопортрет датують 1950 роком, натомість у всемережжі можна знайти зображення, наближені до київського, московського та ленінградського періодів життя науковця — фото 2.

Сьогодні нариси про Портенка надрукували різними мовами в шести вікіпедійних текстах, у т.ч. українською. Втім вони дублюють російськомовний текст часів АН СРСР, на який давно потрібно подивитися тверезо та виправити. Згадування про ученого є у багатьох книжках та журналах в Україні, на вебсторінках московського і ленінградського зоомузеїв, академічних інститутів Російської Федерації. У Болгарії короткий спомин опублікував його учень Д. Нанкін (Nankinov 1973), в Естонії — колега Е. Кумарі (Kumari 1974). В Україні — В. Цицюра, О. Василюк, І. Загороднюк (Tsytsiura 1996; Vasilyuk 2017 *a–b*; Zagorodniuk 2019). Однак розгорнутих біограм до цього часу не було, а відомості про життя ученого у часи існування УНР→УРСР дослідники не беруть до уваги.

Відверто компілятивний матеріал встигли розповсюдити чисельні вебресурси, які дублюють, у першу чергу, вікіпедію — це, зокрема, WikiDesk, WikiQube та інші, до яких верткий інтернет автоматично підшиває вихід на facebook, twitter, pinterest та месенджери, із готовністю миттєво перекласти усе мовами країн світу, але із суто із технічних причин забуваючи, поки-що, про такий важливий застосунок як GoogleScholar. Іноді складається враження: іще хвилина і у завтра з'явиться вебсторінка самого Л. Портенка. Та не «автоматику» хотіла б видіти наукова спільнота, але новітнє аргументоване зведення.

## 2. Огляд маловідомих звісток

В німецькомовній вікіпедії несподівано знаходимо, що Л. Портенко народився в «*als Sohn eines Geodäten in der ukrainischen Stadt Smela*»<sup>12</sup>, тобто у родині геодезиста. Посилання на першодрук вікіпедія не дає, але мені вдалося з'ясувати, що відповідне речення колективний автор узяв у статті естонського орнітолога Е. Кумарі, який особисто знав Л. Портенка, бував у нього вдома, у Ленінграді, й опублікував спомин у *Journal für Ornithologie* (див.: Kumari 1974: 365).

Про батька-геодезиста у нас ніхто й ніколи не згадував (та і сам Портенко, начебто, про це не писав), але мало хто помітив, що відому на увесь світ книжку про птахів Чукотського півострова та о. Врангеля учений присвятив як раз пам'яті свого батька — *Олександра Іустиновича* (Portenko 1972: 3; 1973). Ба більше, у рідкісній публікації кінця 1920-х, вихід якої у світ завізував іще (цит.) «Невідмінний Секретар Академії акад. Аг. Кримський», і що дійшла до нас завдяки бібліотеці Каліфорнійського університету, залишився, неочікуваний для багатьох моїх колег оригінальний спогад Л. Портенка — як про батька, так і про роботу на уряд молодій Українській народній республіці (УНР), виконаний своєрідною українською мовою, втім як і деякі інші, рідкісні післяреволюційні публікації юнака (див. нижче).

От що написав Леонід<sup>13</sup> у 1926 році (вибірково, цит.): <...> *Орнітофавну України взагалі, а Волини зокрема остільки ще не досліджено, що підбити хоча-б підсумки роботі та систематизувати відомості — річ конче потрібна. <...> Крім своєї участі в обробці літературних матеріалів, я наводжу ще й власні спостереження. Я їх робив спорадично, коли ще не мав птахів за головний об'єкт своїх досліджень, що правда, в мене залишилися окремі записи, ба*

<sup>12</sup> Leonid Alexandrowitsch Portenko. WikipediA. Перевірено 21 червня 2021.

<sup>13</sup> В оригінальному тексті учений підписався як *Леонид*. (Виокремлено мною — В.П.-Д.)

навіть музейний матеріал. На жаль, пишучи цю статтю, я здебільшого ні того, ні другого не мав під руками, почасти через те, що всі мої орнітологічні збірки знаходяться в Зоологічному Музеї Московського Університету, а обставини часу не давали мені до нього доступу, почасти екземпляри колекції було загублено або виміняно. <...> у кінці місяця липня та на початку серпня р. 1908 я відбув ціломісячну подорож до с. Щітина, Ковельського пов. <...> Навесні того самого року батько мій, О. Портенко, зібрав мені чимало пташиних яєць. <...> Від 1908 по 1914 р. я, в м. Житомирі живши, збирав випадкові відомості; це робилося й тут виключно протягом літнього вакаційного часу; <...> Від 26 по 30 квітня 1918 р. я був з дорученням тодішнього Міністерства Земельних Справ у <...> звіринці Потоцького — Пилявині <...> в Звягельському <...> повіті та в його ближчих околицях. <...> Леонід Портенко. У Києві<sup>14</sup>, 10. VI. 1919 <...> (Sharleman & Portenko 1926: 35–36).

Звідси дізнаємося, що принаймні з 12 роцків Л.П. здійснював самостійні пошукові роботи й колекціонування в «Житомирі живши», і що допомагав йому батько.

Дійсно, десь у 1908-х роках родина Портенків переїхала з Черкащини на Житомирщину. Ймовірно у Житомирі Л.П. поступив на навчання до класичної гімназії. Нагадаю, що словосполучення «класична гімназія» згадується у вікіпедійному нарисі, але не має посилання на літературу. Автор з'ясував, що відповідну нотатку «Nach Absolvierung des klassischen Gymnasiums» оприлюднив у 1974 р. знову ж таки д. б. н. Е. Кумарі. Якщо усе було саме так, то йшлося про *Першу житомирську гімназію* або інакше *Волинську губернську гімназію*, що розташовувалася на вулиці Малій Бердичівській у Житомирі, де викладання здійснювалося російською й польською мовами<sup>15</sup>. (Довідково: ту же гімназію закінчував Зигмунд Сераковський, відомий діяч польського й російського визвольних рухів.)

Одночасно, починаючи приблизно із 1916-х молодий учений шукав і таки знайшов можливість не тільки працевлаштуватись у Києві, але увійти у тамтешні наукові кола, підготуватись до публікації вагоміших наукових творів. Взагалі, в особистих спогадах Л.П. писав мов свою діяльність (у якості натураліста) він починав, не маючи птахів за головний об'єкт. Отже, хлопця цікавив увесь рослинний і тваринний світ, і що трапляється із багатьма майбутніми знаними природниками.

Із 22 років, у 1918-му, хлопець уже виконував доручення НМЗС УНР<sup>16</sup>. В антології «Асканія-Нова...», нещодавно виданій завзятою Українською природоохоронною групою, згадується чи не найперший друкований твір Леоніда про охорону пам'яток природи (див.: Portenko 1918 a). У цій малопомітній газетовій замітці хлопець згадав про державну агенцію з [питань] охорони пам'яток природи — *Staatliche Stelle Fur Naturdenkmalpflege*, отже, намагався читати німецькою. Завершуючи, юнак потішився із того, що міністерству вдалося припинити вирубування Голосіївського лісу у Києві. Щаслива людина: він вірив, що вирубування закінчилися!

Мені вдалося вияснити, що у жовтні 1918 дослідник публікує іще один твір українською — у poradнику діячам позашкільної освіти й дошкільного виховання (див. Portenko 1918 b).

Детальніше про міністерство можна прочитати у зведенні історика О. Петрука, занотувавши й дещо інше, важливе: понад сім сотень відповідних документів із фонду «1062» були розсекречені державою лише у 1991 р., а упродовж 1918...1920-х місце розташування міністерства змінювалося сім разів, і зрештою заклад переїхав до Польщі (Petruk 2009: 172, 174).

Так чи інакше, вже у гімназії орнітологія майже вийшла у п. Леоніда на перший план, а у 20-річному віці він уже був серед колекторів, які передавали шкірки птахів до зоомузею у Києві. У журналі обліку матеріальних цінностей Зоомузею УАН (Київ) за 1916 рік є рідкісний

<sup>14</sup> Схожим чином, «у Києві», підписували тоді різні наукові видання, зокрема, організований М. Шарлеманем «Зоологічний журнал України».

<sup>15</sup> Перша житомирська гімназія. Вікіпедія. 2021. Перевірено 23 листопада 2021.

<sup>16</sup> Народне міністерство земельних справ УНР. Міністром тоді був М. Ю. Шаповал (із уряду В. Чехівського), а розташовувалося міністерство у Києві (Petruk 2009: 171, 174).

запис про надходження колекційних зразків від Л. Портенка — це поряд зі згадкою про колекційні внески С. Снігіревського, П. Єзерського, М. Шарлеманя (Taikova & Klochko 2019: 101). Вивірок, добутих на Київщині–Харківщині, Леонід вручив А Мигулину (Migulin 1924: 125): «В настоящее время я имею серию в 13 белок из Харьковской и Киевской губ. (сборы Л. А. Портенко), которые без сомнения принадлежат <...> *Sciurus vulgaris fuscoater Allum.*». В той самий час, серед поповнювачів теріологічних колекцій зоомузею у 1919...1941 роках прізвища Портенка не знаходили (Zagorodniuk 2015).

Нехай орнітологічне колекціонування і було у Леоніда справою, що переважала, однак, вести теріологічні спостереження і робити відповідні записи юнак не забував. Дещо, зі згадкою про знахідки Л. Портенка, залишали потім у своїх працях дослідники теріофауни Асканії-Нової, Київщини та Харківщини.

Автобіографічні рядки про Волинь (і батька), які нам так допомогли зорієнтуватися, відносяться до 1919 р., але відповідна наукова праця, була опублікована у 1926. Хоча іще 23 січня 1921 р., на засіданні Зоологічної секції Відділу природничих наук Українського наукового товариства, доповідали про готовність цієї статті до друку (Onopriienko & Shcherban, 2008: 281–282, за: Zagorodniuk & Parkhomenko 2018). Очікування виходу статті упродовж п'яти років не було випадковістю, адже це відбувалося у роки утисків Українського наукового товариства (УНТ) і його видань.

Не виключено, що спершу стаття Шарлеманя-та-Портенка стояла у черзі на публікацію, наприклад, у 3-му числі українського зоологічного журналу<sup>17, 18</sup>, або навіть далі, але із-за пригнічень потрапила у вісник (труди) фізико-математичного відділу. Разом із тим, відомо, що у розвиток розпоряджень гетьманату, *Фізично-Математичний відділ УАН*, опікувався й природничими науками. Отже, дякуючи такій паралельності світів, твір Шарлеманя-та-Портенка, хоч і через п'ять років, але був надрукований нехай не *зоольогами*, зате *фізиками-математиками*.

Як розшукав автор, у переліку викладачів природничої секції Київського народного університету України (КНУУ), який відкрили 5 жовтня 1917, був «Портенко». Такі як він просвітники прочитали низку лекцій з природознавства не тільки у Києві, але й в інших містах України (Verstyuk *et al.* 2011: 256). І хоча укладачі збірки не вказують ініціали «Портенка» та декількох інших викладачів, можемо припустити, що йшлося саме про молодого Л. О. Портенка, а не, наприклад, про людей, одного із них прізвища<sup>19</sup>, адже у 1918 році Леонід уже «був з дорученням тодішнього Міністерства Земельних Справ», та навіть розробляв завдання для інструкторів позашкільної освіти, спеціалістів з охорони природи.

Знаходяться й інші свідчення про високу активність молодого ученого. На початку серпня 1918 року Л.П. був одним із шести доповідачів на з'їзді-наradі природознавців України<sup>20</sup> (Onopriienko 2019), і виступив із доповіддю про діяльність міністерства земельних справ (Boreiko 1996: 168). Зберігся рукопис виступу Л. Портенка, оприлюднений О. Василюком (Vasilyuk 2017 b: 105), із посиланням на документи Інституту рукопису НБУ ім. В. І. Вернадського. (Раджу російськомовним біографам Л. Портенка почитати цей виступ.)

3 квітня 1918 року при тому ж міністерстві створюють відділ охорони пам'яток природи, секретарем якого обирають Л. Портенка, і про що він сам згадував (Portenko 1918)<sup>21</sup>. Таким

<sup>17</sup> Вийшло друком лише 1-ше (1921) та 2-ге (1923) число журналу. У 2-му — опублікували замітку Л. Портенка «Орнітологічні знахідки на Звинігородщині (Київськ. губ.)». Назва цієї статті, яку друкує, наприклад, Google Scholars, є неповною.

<sup>18</sup> На обкладинці часу 1-го за 1921 рік надруковано (цит.): *Українське наукове товариство у Києві. Зоологічна секція. Зоологічний журнал України. Під редактуванням М. Шарлеманя.*

<sup>19</sup> У газетах того часу часто писали про поета Андрія Портенка. (Навряд чи він мав відношення до природничої секції.)

<sup>20</sup> У серпні 1918 року відбувся з'їзд-нарада природознавців України (Onopriienko 2019).

<sup>21</sup> Про цей же епізод згадували В. Бореїко (Boreiko 1996: 435) та О. Василюк (Vasilyuk 2017 b).

чином, перший науково-секретарський досвід, а також досвід промовця Л.П. отримав у Києві у 1918 р. Потім, як побачимо нижче, секретарських посад у п. Леоніда було декілька. І головне, про що є сенс нагадати російськомовним біографам: усі згадані інституції та/чи спілки Києва, де секретарював у 1918...1920 роках Л.П., чи доповідав там, були україномовними, втім як і видавництва, де він публікувався — газета «Нова Рада», збірка «Порадник...», «Вісті природничої...». Безумовно, із часом знайдуться й інші, відповідні, київські рукописи.

У противагу цьому, оприлюднене нещодавно листування Л. Портенка із колегами в РРФСР у 1950-х, зокрема, із О. Котсом, І. Соколовим та ін. (ЕА GDM 2021), звичайно, здійснювалося російською. Так само, російськомовними, були автографи Л. Портенка, залишені ним на відбитках наукових статей та/чи примірниках журналів, книжках, які ми разом із п. Л. Ластіковою<sup>22</sup> відшукали у бібліотеці ІЗ НАНУ. Було як було. (Складається враження, що після переїзду до РРФСР учений з України взагалі перестав використовувати у публікаціях українську мову. Про ймовірні причини я написав нижче.)

Знаючи усе це, спробуємо роздивитись, наскільки неповними й неточними є інші «загальновідомі», у т.ч. вікіпедійні повідомлення про Л.П. По-перше, мов у 1919–1920 рр. Л.П. влаштувався на роботу в одну із секцій Академії наук у Києві, але про яку ми тепер точно знаємо як про *Біологічну секцію Постійної комісії для вивчення природних багатств України фізико-математичного відділу Академії наук України*. Чомусь вважається, що з листопада 1918 новостворена академія мала назву *Українська академія наук (УАН)*, а потім у 1921 більшовики змінили її на *Всеукраїнська академія наук (ВУАН)*<sup>23</sup>. Але ж навкір, назва *Академія наук України* була присутня на обкладинці саме тої збірки 1926 року видання, яку редагував А. Кримський, і в якій опублікували вже згадану вище статтю М. Шарлеманя та Л. Портенка. Отже, УНТ чинило тихий спротив розпорядженням більшовицької влади. По-друге, мов у 1919...1926 роках Л. П. працював у Києві. Як же Л. П. міг працювати у Києві у 1919...1926 роках, якщо у 1921...1925 він перебував на навчанні у Москві та робив перші кроки в аспірантурі? Просто іноді він виїжджав в Україну, в експедиції (див. нижче), продовжував публікуватись в українських журналах (зокрема, щодо Асканії-Нової чи надморських заповідників у Причорноморській низовині, чи щодо бобрів у «б. Радомысльском уезде Киевской губернии» (Portenko 1924 a b, 1925 a b, 1926, 1927), або допомагав колегам дистанційно, листувався із ними. Дисонансне «1919...1926» (і навіть «1919...1929») могло з'являтися у російськомовних біограмах саме із-за відповідних публікацій Л. Портенка, які мали стосунок до України.

Відомо, що Л.П. завершив навчання у московському університеті у 1925 р. (Tikhonova 2018). Втім у списку публікацій Л.П. за ті ж роки навчання в «МГУ», знаходимо праці, які стосуються України, а саме: щодо морського пісочника (зуйка) у заповіднику «Чаплі» (ibid)<sup>24</sup>, щодо охорони природи у Причорноморській низовині (ibid), щодо бобрів на Київщині (ibid). Пізніше — щодо Карпат (Portenko 1950). Як він встигав робити так багато? При цьому, саме із першого асканійського твору відомо, що він екскурсував у степах півдня України влітку 1923 року (ibid)<sup>25</sup>. Є прикметним, що виїзд Л. Портенка у Причорноморську низовину (уже зі сторони московії) відбувся до того, як там розпочала роботу Причорноморська експедиція 1928-х, очолювана М. Шарлеманем.

Взагалі, у документах 1920...1921 років, наприклад, про склад *Зоологічної підкомісії Термінологічної комісії УНТ* згадується «А. Портенко», у складі *Агрономічної секції УНТ* —

<sup>22</sup> Завідувачка Наукової бібліотеки Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАНУ (Київ).

<sup>23</sup> Всеукраїнська академія наук. Вікіпедія. 2021. Переверено 23 листопада 2021.

<sup>24</sup> Ця робота залишилася б невідомою, як би не посилання на неї у статті «Шарлемань, М. Матеріали до орнітофауни Державного Степового заповідника Чаплі та його району. *Вісті державного степового заповідника «Чаплі» ім. Х. Раковського (к. Асканія-Нова)*. Т. III (рік 1924). Харків, 1926. С. 47–94.».

<sup>25</sup> На сторінці «Зміст» цю статтю включили у розділ «Охотничье Хозяйство», але із назвою «Вопрос». (Ймовірно, у редактора були якісь запитання до статті.) В кінці свого тексту Л. Портенко вказав місце написання — *Москва*.

«Л. С. Портенко», у списку членів Зоологічної секції — «Л. С. Портенко (Звенигородщина)», у списку членів Природничої секції УНТ — «Портенко Леонід Олександрович... «С.-г. Вчений Комітет України»» (Oporjienko & Shcherban 2008: 250, 269, 272, 279). Є підстави вважати, що усюди, де у поживклих паперах було написано «Портенко», «Л. С. Портенко», «А. Портенко», йшлося про одну і ту саму людину — Л. О. Портенка. Звернімо увагу: адреса с.-г. вченого комітету — це, одночасно, адреса нашого Портенка у Києві. Взагалі, в усіх зоологічних списках, поряд із прізвищем Портенка, завжди знаходимо прізвище Шарлеманя, і навпаки. (До речі, у тому ж списку *Природничої секції* були: Акад. В. Вернадський (Portenko 1970)<sup>26</sup>, Акад. В. Кістківський, хімік, та інші відомі люди.)

Зі звіту *Зоологічної секції Відділу природничих наук УНТ* за 23 серпня 1921 р. (Opорjienko & Shcherban 2008: 280) достеменно відомо, що до кінця 1920 р. Л. Портенко був тут не тільки секретарем, але одним із засновників секції. Збереглася наступна значуща нотатка: «зародок Секції, приватне об'єднання українських зоологів, покладено було групою з 3-х осіб: М. В. Шарлеманя, М. Л. Щербини та Л. О. Портенка». У тому ж звіті чорним по білому написано, що на першій же засіданні зоологів вони забажали мати свій публікаційний орган. Увага: йшлося про майбутній «Зоологічний журнал України» (ЗЖУ), див. вище примітку, але який сьогодні часто згадують як «Український зоологічний журнал» (УЗЖ). Таким чином, юний Л. Портенко був і серед засновників цього історичного, значущого українського журналу.

Сучасна вікіпедійна нотатка мов Л. П. «працював в Зоологічному кабінеті та в Зоологічному музеї ВУАН у Києві» не є точною і, скоріше за все, стосується самоосвіти ученого, а не роботи. Звичайно, молодий дослідник бував у зоокабінеті чи то зоомузеї, так само як у різних бібліотеках.

Щодо КНУУ, то на превеликий жаль, університетові не вдалося розвинути свої досягнення. Зокрема, — це із-за кризи гетьманщини (восени 1918), антигетьманського повстання, дестабілізації державного життя в УНР, українсько-радянської війни<sup>27</sup>, та з причин тиску на університет з боку більшовицького і денікінського режимів (Verstyuk et al. 2011: 257). У статті І. Загороднюка (Zagorodniuk 2021) про київські роки життя Ф. Добржанського, саме 1918–1921 роки — «період катаклізмів».

Молодий Л. П. теж писав у газетах дещо про більшовицький режим, причому українською. Ось, наприклад (цит.): «Діяльності відділу [охорони пам'яток природи] на перших кроках багато перешкоджали большевицькі і слідуєчі за ними події, але зараз можна мати надію на широкую і плідотворну роботу.» (Portenko 1918 a). Втім не так сталося як гадалося. «Большевицькі події» не пролинули.

Вир негараздів, породжених більшовицьким переворотом, у якому раптом опинився Л. П., напевне підштовхнув ученого до виїзду з України. Майбутній студент майбутнього МГУ<sup>28</sup> став невідомим очевидцем наслідків першої світової війни, зміни урядів<sup>29</sup>, евакуації Київського університету<sup>30</sup> до Саратова і повернення його, із логістичними втратами, до Києва, гноблення Українського наукового товариства (УНТ) та його видань, зокрема, зоологічного журналу (ЗЖУ), аж до знищення примірників і недопущення посилок (саме такого висновку дійшли І. Загороднюк та В. Пархоменко: Zagorodniuk & Parkhomenko 2018: 131)<sup>31</sup>, гноблення

<sup>26</sup> Пізніше, вже у Москві, Л. Портенко не втратив зв'язок із В. Вернадським. У 1968 році він згадував, що В. Вернадський розповідав йому про П. Сушкіна (Portenko 1970).

<sup>27</sup> Колективний україномовний вікіпедійний автор називає це *Радянсько-українська війна*, а російськомовний — *Революция и Гражданская война на Украине*.

<sup>28</sup> Назва вишу змінювалась: 1918 — «1-й Московский университет», 1930 — «Московский государственный университет».

<sup>29</sup> Більшовицько-українська війна — збройний конфлікт між Радянською Росією та Українською Народною Республікою (УНР) в 1917—1921 роках.

<sup>30</sup> Імператорський університет св. Володимира.

<sup>31</sup> Припущення І. Загороднюка та В. Пархоменка базується на вивченні статистики Google Scholars. По факту, замітка авторства Л. Портенка теж потрапила у список репресованих.

Київського народного університету (КНУУ), занепаду Дніпровської<sup>32</sup> біологічної станції та багато чого іншого.

Інша справа, що це не врятувало ученого від виру негараздів, і навпаки, закинуло в інший соціальний репресивний водокрут, але про це буде далі.

Щодо спогадів Леоніда про Волинь, Житомирщину та про батька, наведених вище, нагадаю: узяті вони були зі спільної праці Л. Портенка і М. Шарлеманя. При цьому, М. Шарлемань — видатний вітчизняний біолог, якому вікіпедійники-маніпулятори теж приписали статус «совєтській», із якоюсь довічною уже адресою «Российская империя». Таким от радянським чином, двоє «без національності» знайшли один одного та заколегували. Нагадаю, що у 1918–1926 рр. у київській зоологічній школі починав свій шлях майбутній видатний теріолог А. Аргіропуло, між іншим, теж «совєтській человек», із такою ж як у Портенка та Шарлеманя стандартною вікіпедійною пропискою — «Российская империя». Безумовно, Л. Портенко та А. Аргіропуло знали один одного, втім як усі київські зоологи.

До слова, були в Україні й інші потужні зоологічні школи, зокрема, харківська. У ній творив М. Сомов, материли якого із вдячністю використав М. Мензбір — це при написанні «Птицы России». Там же, у Харкові, упродовж десятка років, працював і викладав П. Сушкін. (Пригадуєте, читачу, «усталене», ствердне, вікіпедійне: вчителями Л. Портенка були М. Мензбір та П. Сушкін.)

Натомість мова про інше, до сьогодні не помічене: молодий учений Л.П. пізнавав зоологію, спілкуючись, у першу чергу, із М. Шарлеманем та усіма талановитими особистостями київської зоологічної секції. (На превеликий жаль, через якийсь час, між двома науковцями виник конфлікт, зокрема, із-за негативного висловлювання Л. Портенка (Portenko 1928) про начебто незадовільну природоохоронну діяльність в Україні. На цю подію потім звернув увагу О. Василюк (Vasilyuk 2017 a: 75). «Незадовільність» народилася в уяві Леоніда після подорожі із товаришами річкою Дніпро. Втім цей статистичний ряд був довшим: чотирма роками раніше, уже мешкаючи у московії, Л.П. виступив із гострою критикою діяльності «Асканія-Нова» (див. In the Acclimatization ... 1924). У публікації про бобрів (Portenko 1927: 13) добре посперечався із М. Шарлеманем, який, вірогідно, угледівши у Портенку зміни, іронічно назвав юнака «московським зоологом», і що Портенкові зовсім не сподобалося.

Так чи інакше, іще до від'їзду у Москву, у місто, насичене героями книжок киянина-москвича М. Булгакова та їхніми висловами («Москвошвея», «Эх, кабы не гуси!», «разруха не в клозетах, а в головах» і т.і.), іще у Києві, вільно чи невільно, але Л. П. учився у М. Шарлеманя<sup>33</sup> та усієї київської зоологічної секції, а вже потім у московських професорів М. Мензбіра<sup>34</sup> та П. Сушкіна<sup>35</sup>, як би це не звикли писати у пострадянських джерелах, додаючи іноді до списку ім'я теріолога С. Огнева<sup>36</sup>. Докази? Відкрийте, читачу, хоча б звіт М. Шарлеманя (Sharleman 1925) про діяльність УНТ, і знайдіть такі цитати як «секція об'єднала більше 30 зоологів, здебільшого українців», «30 засідань... 65 докладів» та ін. Порівняйте кількість назв<sup>37</sup> доповідей

<sup>32</sup> У деяких джерелах — Дніпрянської (див. УЗЖ, 1923, «Од редакції».)

<sup>33</sup> У газетовій замітці Л. Портенка (Portenko 1918 a) про міністерство земельних справ написано «Е. В. Шарлеман». Едуард — це католицьке ім'я Шарлеманя, пізніше змінене ним на Николай (рос.), як більш безпечне в умовах репресій з боку НКВС.

<sup>34</sup> У записках про П. Сушкіна, вже у похилому віці, Л. Портенко згадував: «мы ученики Михаила Александровича [Мензбира]» (Portenko 1968). У праці «Фауна Анадырского края» учений залишив присвяту: «Памяти моего учителя академика Михаила Александровича Мензбира» (Portenko 1939, 1).

<sup>35</sup> П. Сушкін трудився в Україні упродовж 1909–1921 рр. — в університетах Харкова та Сімферополя, Харківському товаристві любителів природи, Сімферопольському природознавчому музеї). Починаючи з березня 2014 р. Сімферополь — місто тимчасово окуповане Росією (див. Указ Президента України №117/2021).

<sup>36</sup> С. Огнев очоче публікував свої праці у журналах, які виходили в Україні.

<sup>37</sup> М. Шарлемань: «Праця палеоарктичних орнітологів систематиків за 8 років», «Застосована (прикладна) зоологія в Півн. Амер. Сполуч. Штатах» та інше. Л. Портенко: «Дещо про плавні Дністра», «Дещо з життя Асканії Нової», «Новий птах для фауни Київщини — очеретянка садова *Acrocephalus dumetorum* Blyth».

М. Шарлеманя — 26, і Л. Портенка — 3. Двадцять шість проти трьох! Між іншим, учені із РРФСР (Бутурлін, Огнев, Беме, Сушкін<sup>38</sup> та інші) охоче публікувалися в українських мисливських і природничих журналах. (Іноді твори цих поважних людей, як і твори Шарлеманя та Портенка, ілюстрував харківянин Вс. Аверін.)

З усім тим, призвичаївшись не згадувати про насичене житомирсько-київське минуле Л. Портенка, пострадянські історики створюють «переконливі» текстові схеми, і навіть вимальовують графи, як от, наприклад у зведенні Г. Любарського (Lyubarsky 2009: 689). Нам залишається боротися із мряковиною, оприлюднювати факти і переконувати, зважаючи й на те, якою насправді була історія розвитку хоча б орнітології в Україні, починаючи із К. Кесслера, і скільки там було гучних імен, і що історик М. Рогожа (Rogozha 2013) так гарно узагальнив нещодавно, розбираючи гучне штегманівське «советская орнитология за двадцать лет», і влучно помітивши: «К сожалению, [в статье] нет упоминания о влиянии харьковской орнитологической школы на дальнейшее развитие научного мировоззрения орнитолога П. П. Сушкина.»

І дійсно: невже упродовж дванадцяти (!) харківсько-сімферопольських років наукової діяльності, учений П. Сушкін набував досвіду лише у московсько-ленінградській зоологічній школі? Безсумнівно, що ні.

Є очевидним, що уроки київської (та суміжних) зоологічних шкіл УНР → УРСР були для Л. Портенка першими, а московсько-ленінградських, РРФСР, другими! Задовго до отримання вищої освіти у Москві, Л. П. публікував свої перші наукові роботи у Києві — як самостійно, так і поряд з іменами Ю. Артоболевського, Т. Добржанського, О. Кістяківського, а також М. Шарлеманя та С. Паночіні (із якими робив спільну доповідь, зокрема, щодо *фавнистично-фенольогічних* спостережень, писав із ними спільні статті). Починаючи з 1920 року<sup>39</sup> Портенко уже працював в Початинцях Звенигородського повіту на Київщині, де Секцією<sup>40</sup> було засновано один із двох постійних пунктів зоологічних спостережень (Onoprienko & Shcherban 2008: 282). Про постійне спілкування Л. П. із найвідомішими ученими (під час свого секретарювання у різних природничих секціях) немає чого і сперечатися. (Наприклад, у міністерській земельній комісії він працював разом із М. Ф. Біляшівським, одним із засновників УАН!)

В УНР→УРСР Л. Портенко встиг долучитися й до питань управління охороною природи, до заповідної справи, запропонувавши створити пташиний заповідники на острові Джарилгач та Сиваші (Portenko 1925 a, b<sup>41</sup>). Нагадаю: з 1920-х Л. П. був у списку членів Природничої секції УНТ, і допоки вона існувала, звіди, начебто, не виписувався.

Подальша кар'єра і значні досягнення Л.П. були пов'язані, зокрема, з орнітологією, мамологією, фауністикою, зоогеографією, систематикою. Уже в 1921... 1929 він учився і працював у Москві, зрідка виїжджаючи в Україну, а потім у 1929 перевівся на роботу в Ленінград, де залишився до кінця днів. В московському університеті перебував до 1925 р.<sup>42</sup> Починаючи з 1926 — був практикантом (аспірантом) зоомузею московського університету<sup>43</sup>, а також співпрацював у фауністичній комісії Г. Кожевнікова. У нарисі з історії ленінградського зоологічного інституту той період життя Л. П. назвали «московською аспірантурою» (The Ornithology... 1917). На вебсторінці Зоомузею МГУ читаємо: «Аспирант Зоологического музея АН СССР (1926–1929 гг.)» — Москва (Zoological Museum... 2021). У статті О. Тихонової (Tikhonova 2018): «сотрудник Арктического научно-исследовательского института (1929–1940) и Зоологического института АН СССР (1940–1972), сотрудник Арктического НИИ (1929–1940 гг.), ЗИН (1940–1972 гг.), с. н. с. лаб. позвоночных ЗИН (с 1958 г.)» — Ленінград.

<sup>38</sup> П. Сушкін публікувався там як до переїзду до московії так і після.

<sup>39</sup> З цієї причини М. Щербина замінив його на посаді секретаря.

<sup>40</sup> Зоологічна секція Відділу природничих наук Українського наукового товариства.

<sup>41</sup> 22 березня 1924 р. Л. Портенко зробив доповідь на цю тему в *Русском Обществе Акклиматизации*.

<sup>42</sup> У вікіпедійному нарисі про Л.П. є допис: «выпуск 1925 года».

<sup>43</sup> Практикант Зоологического музея АН СССР (с 1926) — *Архив Российской Академии Наук. С.-П. Филлал*. Перевірено 23 листопада 2021.

Зрозуміло, що робота в таких поважних інституціях дозволила виходцю з України взяти участь у багатьох далеких й рідкісних експедиціях. Перелік їх був чималий. Але звертаю увагу читачів на наступне: то були території-експедиції не тільки із брандом всепоглинаючої Академії наук СРСР, але й Академії наук УНР → УРСР. Не дивно, що навіть колективний вікіпедійний автор, утворив сьогодні неприйнятну суміш із назв-і-років, із-за чого Л. П. опинявся іноді у декількох експедиціях одночасно — на Волині і Уралі, або в Анадірі і острові Врангеля.

Наукова кар'єра Л. Портенка була блискавичною: 1937 — кандидат наук, 1937 — професор, 1940 — доктор наук (Tikhonova 2018). У 1928 році, тобто на другому-третьому році аспірантури, юнаку довірили виступити «на торжественном заседании Академии наук [СССР] <...> после речей маститых ученых А. П. Карпинского, С. Ф. Ольденбурга, М. А. Мензбира, А. А. Борисяка от имени молодой смены — практикантов Академии наук» (Portenko 1970).

### 3. Невигадані історії

**Історія 1.** В Арктику Л. Портенко вперше потрапив у 1930 році за завданням від Севкрайгосторга (п-ів Адміралтейства, губа Машигіна, Нова-Земля, Вайгач, Югорський Шар) (The productive forces... 1931). При цьому, у 1931–1933 роках він встиг попрацювати штатним зоологом та ще й керівником зоологічного загону чукотської експедиції<sup>44</sup> Арктичного інституту АН СРСР (Chukotka expedition... 1931; Anadyr-Chukotka... 1933), і тому, мав прекрасний досвід роботи у тундрі. Мало того, упродовж 1933/1934 років він зимував в Уелені, а точніше на полярній станції м. Дежньова (Portenko 1934; 1973: 3), і що мало своє продовження, коли у 1938/1939 учений залишився зимувати у бухті Роджерса, о. Врангеля (Portenko 1972: 3).

На о. Врангеля юнак приїхав у 1938/1939 роках, у якості зоолога експедиції, очолюваної д.б.н., палеонтологом Р. Геккером, та завдяки тому, що до Академії наук СРСР надійшла сенсаційна інформація мов на острові знайшли рештки мамута, але що виявилось помилкою (Portenko 1972: 39). Відповідні документи й маловідомі факти були упорядковані та оприлюднені лише декілька років назад (див. Urmina 2018).

Пригадую, що у далеких 1980-х ця мамутова подія була добре відома усім, хто жив на о. Врангеля — рис. 3, 4. Її навіть використовували — як у вигляді розіграшу (дітям розповідали, начебто мамут був справжнім, живим, і що у якийсь момент його вирішили гнати своїм ходом з Чукотки до столиці СРСР, Москви, скидаючи тварині із літаків сіно), так і у вигляді захопливих переказів про те, як із-за щасливої неточності, а насправді, із-за вигадки начальника полярної станції, зятого партійця, який хотів вислужитися перед Кремлем, Академія наук СРСР організувала окрему експедицію на острів вартістю майже півмільйона рублів. Статус експедиції був дуже високим. Плани утверджувала Президія АН СРСР, а листування здійснювалося через президента АН СРСР — Академіка В. Комарова. Саме на такому рівні вирішувалося, хто увійде у склад майбутньої знаменитої експедиції, а хто ні. Можна собі увити, яким наполегливим був Л.П., якщо його зарахували до складу експедиції у якості орнітолога, при наявності там зоолога А. Дружиніна. (Через теє накладання не обійшлося без курйозів. Відповідний епізод був оприлюднений Л. Портенком через тридцять років<sup>45</sup>).

У доповідній д.б.н. Р. Геккера, на ім'я Академіка В. Комарова, від 27 березня 1938 р., згадки про орнітолога взагалі не було: акуратний німець Р. Геккер писав тільки про зоолога (див.: Notice on the Expedition... 1938). У зведенні А. Сулейманова (Suleimanov 2014: 10)<sup>46</sup> А. Дружиніна

<sup>44</sup> Учасницею зоологічного загону була також Л.К. Портенко, яка відповідала за метеорологічні спостереження і колекціонування (Anadyr-Chukotka... 1931: (1-2): 5). Про неї залишилась мініатюрна безіменна згадка у британському полярному журналі — «his wife» (див.: *The Polar Record*, January, 1934, 7:7).

<sup>45</sup> У книзі ученого є нотатка мов такого-то числа-і-року у морі поблизу о. Врангеля вполювали рідкісного птаха — велику конюгу, але зважаючи на дату, дивується Л. Портенко, вполювати її міг тільки А. Дружинін, із яким вони разом пливли (у той же день і той же час) на катері, десь між бухтою Роджерса і косою Бруча. І продовжує: «Конюг мы, однако, не видели» (Portenko 1973, 2: 111).

<sup>46</sup> Із посиланням на документ із архіву АРАН, а саме: «фонд «567», Оп. 1. — Д. 1., л. 29, 51».





**Рис. 3.** Полярна станція у бухті Роджерса, о. Врангеля, к. 1970-х. (Фото В. Придатко-Доліна).

**Fig. 3.** The Rodgers Bay polar station on Wrangel Island in the late 1970s (Photo by V. Prydatko-Dolin).



**Рис. 4.** Вид на о. Геральда з вершини мису Уерінг, о. Врангеля. 1980-ті. Акварель В. Придатко-Доліна.

**Fig. 4.** A view to Herald Island from the top of Waring Cape, Wrangel Island, the 1980s. Watercolor by V. Prydatko-Dolin.

названо *анатом*, у статті І. Урміної (Urmina 2018: 77) — зоолог *сравнительный анатом*; Л. Портенка — *орнитолог*. Так чи інакше, у кошторисі ЗИН АН СССР затвердили витрати на зимівку Л. Портенка (із помічником) на о. Врангеля, у сумі 60042 рублів<sup>47</sup>. Є підстави вважати, що Р. Геккер сприяв включенню Л. Портенка у списки учасників, адже пізніше юнак віддячив метрової, назвавши його іменем підвид кайри (див. нижче).

Чутки про експедицію поширювалися не тільки Москвою, Ленінградом, але й Києвом і... Бородаєвкою. Якась киянка долучилася до активного народного обговорення і підказувала, у який спосіб краще було б вивезти рештки мамута із Арктики до Москви, написавши спеціального листа у газету «Правда» (Urmina 2018: 75). Мало хто знає: кінооператором в експедиції на о. Врангеля був дехто К. Писанко із Бородаєвки, сьогодні — Дніпропетровщина, який служив у т.ч. в ВОХР, ВНУС, ВЧК, ГПУ.

Ми, острів'яни, у 1980-х, звичайно, про усі деталі давньої пригоди не знали та лише припускали, що йшлося про кита (чи китів), чиї рештки полярники 1930-х могли знайти, наприклад, на острівці, у гирлі річки Кларк, що у тридцяти кілометрах на схід від полярної станції «Роджерс». (Підставою для такого народного припущення було те, що на найпершій американській мапі острова, так званій «мапі Беррі», виконаній у 1881 р., згаданий острівець був позначений американськими геодезистами як *Skeleton I.*, тобто острів скелетів.)

Якось у 1980-х авторові довелося побувати на острівці *Skeleton*, але окрім плавнику я там нічого не знайшов. Насправді ж «мамутова» подія відбувалася в зовсім іншій стороні, поблизу бухти Сумнівів (Urmina 2008), що у семи десятках кілометрів на захід від полярної станції «Роджерс». У 1978... 1981 роках мені довелося зимувати у тій бухті Сумнівів, а влітку — часто бувати на узбережжі. Решток «мамутів» ми там не знаходили. Щодо Л. Портенка, то ніяких деталей про локацію скандального «мамонта», учений не додавав. «Мамут» був як би поза темою.

Кістки китів зрідка знаходили також в інших частинах острова. Один із моїх знайомих примудрився привезти у Київ з о. Врангеля чималий хребець кита, узятий десь у тундрі, і залюбки показував його друзям на Троєщині (Київ). Щодо автора нарису, то він неодноразово знаходив на острові зуби мамутів далеко від бухти Сумнівів. Навіть створив десь на західному узбережжі, на піднятті, щось на кшталт ландшафтної інсталяції, розмістивши бівень мамута

<sup>47</sup> Полярные чтения на ледоколе «Красин» — 2016. 2017. В кн.: *Культурное наследие в Арктике... Мат. научн. конф.* (С. П., 28–29. 04.2016). «Паулсен». М., 1–296.

на привабливому фоні західного узбережжя острова, відобразивши потім схожий сюжет в акварелі (Prydatko-Dolin 2009 a, 2011).

Та найцікавішим є те, що починаючи з 2017-х років учені встановили, що у післяльодовикову епоху на о. Врангеля мешкали не просто мамути, а карликові мамути, представники роду *Mammuthus*, які вимерли приблизно 4 тис. років тому, постраждавши від купи причин мутаційної природи, у т.ч. із-за втрати здатності відчувати запахи квітів (Fry *et al.* 2020). Щодо епохи — це був енеоліт, часи Трипільської культури! От би Л. Портенко здивувався, прочитавши про таку зоологію із генетикою.

Авторові вдалося розвідати, що вперше із кістками мамута Л. Портенко познайомився... в Україні, цит: «Член Зоологічної Секції Л. Портенко, що робить тепер орнітологічні спостереження на Звенигородщині, знайшов на Звенигородщині кілька мамутових кісток.» (Chronicle... 1921: 29). Цікаво: чи передали цю знахідку у зоомузей? Так чи інакше, але через десять років після експедиції на о. Врангеля, у 1949-му, Л. Портенку пощастило зустрітись із повноцінними викопними рештками мамута, коли він очолив експедицію *ЗИН АН СССР и Главсевморпути при Совете Министров СССР* (рос.) — із вивчення і транспортування із Сибіру в Ленінград решток Таймирського мамута<sup>48</sup>.

**Історія 2.** Автор з'ясував, що Л.П. (або члени його родини?) передали в бібліотеку ІЗ НАНУ чимало відбитків статей, а також книжок, журналів — усе з автографами ученого й присвятали. Іноді Л. П. підписував ці твори так, що літери Л і П якби суміщалися, зливалися, нагадуючи М. Можливо через це, відповідний внесок не розпізнали як твори *із бібліотеки Портенка*. Однак у вікіпедійному нарисі про бібліотеку є нотатка про існування надходжень від «орнітолога Л. Портенка» .

Автор вважає, що ймовірно за протекції Портенка в бібліотеці інституту з'явилося й дуже рідкісне двокнижкове видання результатів експедиції АН СРСР в Арктику, у т.ч. на о. Врангеля, раніше засекречене, а саме *Far North-East of the USSR...* (1952: 1, 2), із яким автор цієї статті встиг попрацювати у 1980-х. У 1950-х обидва томи друкували обмеженим тиражем, а на обкладинці кожного примірника витискали чіткі індивідуальні номери (як у ГУЛАГу), відповідно до радянської практики засекречування. На інститутських примірниках були номери із перших десятків. У сусідній державі, десь у Магадані, можна зустріти номери до 470-х. (Сьогодні на вебсторінці бібліотеки є посилання лише на другий том цього дуже рідкісного видання<sup>49</sup>. Перший том кудись зник у часи СРСР.)

Нині на інтернет-аукціонах на РФ, зрідка, виставляють на продаж 2<sup>й</sup> том «Крайний Северо-Восток...», соромливо зафарбовуючи, на всякий імперський випадок, застарілий радянський гриф, або пишучи те, чого не було: «для службового користування».

Коли у 1980-х, готуючись до захисту дисертації, автор натрапив у картотеці інституту на запис про ці мало запитувані книжки, і почав їх розшукувати, то з'ясував, що 1<sup>го</sup> тому в читальній залі немає, і зберігають його чомусь у сейфі режимного відділу.

Відповідний високий чин, почувши що я давно працюю на о. Врангеля, і знаю вдсятеро більше, ніж написано у тих книжках, неохоче, але дозволив погортати раритет «на коліні», перед дверцятами відкритого металевого ящика. Прийшлося усе «сфотографувати» у пам'яті. Сам же начальник сейфу стояв поряд і пильнував, аби страшенні таємниці кінця 1930-х, та ще й про Арктику, не потрапили у повітря, а потім у голови волелюбних київських науковців. Нічого таємного, як на мене, у тій книжці, звичайно, не було. До того ж обидва томи мали однаковий гриф про «таємність», і чому тільки 1<sup>й</sup> із них, про о. Врангеля, ретивий київський

<sup>48</sup> Таймырский мамонт. Википедия. 2021. Перевірено 23 листопада 2021.

<sup>49</sup> Бібліотека Інституту зоології НАН України, Е-каталог: «Крайний Северо-Восток Союза ССР / Акад. наук СССР, Зоол. ин-т; ред. Р. Ф. Геккер]. Изд-во АН СССР. Москва. Том 2 : Фауна и флора Чукотского моря / [ред. П. В. Ушаков]. 1952. 1 359. [...]». В.П.-Д. (у списку джерел до цього нарису): *Far North-East of the USSR...*

режимник вирішив позбавити волі та замкнути у сейфі, залишилося загадкою. Майже. Ймовірно, він намагався оточити себе таїнами, аби відвідувачі кабінету, у тому числі керівництво інституту, знали із якою важливою людиною мають справу. (Те що об'ємні твори Л. Портенка саме врангельського періоду не потрапили у перший звіт експедиції, можна вважати щасливим збігом обставин. Поза жодними сумнівами, їх би утаємничили, заховали. На щастя, відповідні рукописи Л.П. надрукував уже на початку 1970-х.)

Далеко не ідеальною, для заполітизованого суспільства, була історія цієї експедиції (і її звіту). До чи після експедиції потерпіли від підозр і репресій деякі учасники та члени їхніх сімей. Нагадаю, що авторами 1<sup>го</sup> тому були палеонтолог Р. Геккер<sup>50</sup>, геолог-геоморфолог К. Марков<sup>51</sup>, мерзлотознавець С. Качурін<sup>52</sup>, геоботанік Б. Городков, мікробіолог А. Крисс<sup>53</sup>. У числі авторів 2<sup>го</sup> тому — орнітолог та гідробіолог Г. Горбунов<sup>54</sup>. У 1928 році була репресована Н. Маркова, сестра<sup>55</sup> К. Маркова. У 1930-х? — заарештовували брата<sup>56</sup> дружини К. Маркова. Сам же К. Марков був із родини дворян<sup>57</sup>. Мерзлотознавець С. Качурин — син осавула у відставці. Начальник експедиції Р. Геккер — німець. Г. Горбунов — брат репресованих Миколая та Олександра. Було й інше (див. нижче). У постанові президії АН СРСР від 11.11.38 лунало, що експедиція не виконала свого основного завдання. Почали шукати «вредітелей». Палеонтолога Ю. Орлова (головного знавця мамутів) двічі викликали в прокуратуру<sup>58</sup>. Через 14 років після експедиції звіт експедиції почали приховувати. Навіть у 1954 році Р. Геккер не давав посилання на власні статті (що увійшли в *Far North-East...* (ibid)), до оприлюдненої пізніше авторської настанови з палеонтології<sup>59</sup>. Посилання на 1<sup>й</sup> том у томі 2<sup>му</sup> дозволив собі лише непокірний А. Крисс<sup>60</sup> (цензура цього не помітила). Троє із дванадцяти авторів другого тому *Far North-East...* (ibid) не дожили до виходу книжки у світ.

Вже у нашу, добу знайомлячись з описом документів врангельської експедиції, доступних в онлайн архівах РАН (Москва), фонд «564», автор помітив, що навпроти двох документів (із 27) є позначка олівцем «Выбыли 7/VI.50» — це 135-сторінковий звіт мерзлотознавця С. Качуріна і 110-сторінковий звіт геоморфолога К. Маркова. (Якраз у 1950-ті розпочали вверстувати уже загаданий вище геккерівський *Far North-East...* (ibid).)

Час показав, що те засекречування було справою марною. (Тільки-но обмеження до об'єму цього нарису утримують автора від бажання навести увесь зміст 1<sup>го</sup> тому — як відповідь старорежимнику і таким як він.) Другий том збірки вільно продається сьогодні на інтернет-аукціонах. У мережі можна знайти навіть DJVU-версію. Починаючи десь із 2008-х у статтях, книжках, дисертаціях з'являлися посилання на перший том. (У 1980-х мені іще не дозволяли це зробити.) Отже, двокнижка *Far North-East...* (ibid) не зникла. Ну а щодо першого тому, то деякі науковці пригадали оттаке: приблизно 1985-х у дворі інституту, у Києві, високий чин спалював уміст свого сейфу у «буржуйці». Чи був там перший том *Far North-East...* (ibid), ніхто не знає. Мабуть, що був. (Адже каталожну карточку ми в архіві інституту так і не знайшли.)

<sup>50</sup> Robert Roman Gustav Wilhelm von Hecker, син Theodor Eduard Woldemar von Hecker та Margarethe Adele Sophie von Hecker (Erik-Amburger-Datenbank, Ausländer im vorrevolutionären Russland). Перевірено 2 вересня 2021.

<sup>51</sup> Батько — К. С. Марков, мати — М. І. Маркова (уроджена Досс, рос.).

<sup>52</sup> Качурин Сергей Петрович (1898–1969). Інститут мерзлотоведения им. акад. П. И. Мельникова СО РАН. Перевірено 23 листопада 2021.

<sup>53</sup> Крисс Анатолій Євсійович (1908–1984). Народився в Одесі (Україна), де мешкав до 1920 р. Вікіпедія. ЕСУ.

<sup>54</sup> Автор монографії «Птицы Земли Франца-Иосифа» (1932). В експедиції на о. Врангеля участі не брав.

<sup>55</sup> Марков, Константин Константинович. Вікіпедія. 2021.

<sup>56</sup> Мухина, В. В., Г. Х. Казарина, А. К. Маркова. 2005. Школа А. П. Жузе. *Природа*, 7: 76.

<sup>57</sup> Про цю деталь написано у нарисі про географічний факультет МДУ.

<sup>58</sup> Orlov, Yu. A. 2003. *The Story...*

<sup>59</sup> Геккер, Р. Ф. 1954. *Наставление для исследований по палеоэкологии*. ПИН. Изд. АН СССР. М., 6: 1–39.

<sup>60</sup> Уродженець м. Одеса (Україна), колишній безпритульний; пізніше — відомий учений, дослідник Арктики і Антарктики, д.б.н., професор. (Див. примітку «53»).

Немає карточки — немає книжки. Вогонь — це їхнє, рідне. У 1950-х у Львові ретивий помічник режимників спалив твори Івана Труша, Михайла Бойчука та інших<sup>61</sup>. У 1980-х відповідні чини продовжували гратися у секретність і боротьбу із *впливом запада*. Коли автор привіз на о. Врангеля із Києва карту «Чикаго. США», яку вільно придбав у книжковому магазині десь на Хрещатику, і повісив її на стіну у науковому відділі заповідника, у бухті Роджерса, то радянські прикордонники попросили її зняти.

Ще одна гарна книжка у бібліотеці інституту, безумовно пов'язана із бібліотечною спадщиною Портенка, — це твір американського натураліста Е. Нельсона «Nelson, Edward W. 1918. Wild Animals of North America».

**Історія 3.** Мені д.б.н., проф. Л. Портенко запам'ятався тим, що залишив у бібліотеці ІЗ НАНУ у Києві низку книжок про Арктику та Далекий Схід. Для молодого зоолога це було — як знайти записку у старовинній пляшці на березі океану. Екзотичні назви морських птахів, винайдені Л.П. після повернення з о. Врангеля, пробуджували уяву, кликали у незнайому далечинь. Серед таких назв: *U. l. eleonoraе* Portenko (1937) — тонкодзьоба кайра Елеонори, *U. l. heckeri* Portenko (1944) — тонкодзьоба кайра Геккера, *S. g. tajani* Portenko (1944) — чистун арктичний Таяна і так далі. Потрапивши потім на о. Врангеля та інші далекі острови Арктики, автор отримав можливість не тільки побачити портенківську екзотику, але й побувати у тих місцях, де збирав зразки із морфометрії п. Леонід, і навіть... трохи покритикувати метра, адже у моєму розпорядженні було значно більше порівняльного матеріалу, аніж у нього. Разом із тим, автор брав до уваги те, що п. Леонід був першим. Він був першим зоологом родом з України, який починав науковий шлях, у т.ч. в Арктику, ще за часів УНР, а потім, «емігрувавши» в РРФСР, примудрився влаштуватися в неочікувану полярну експедицію рівня Президії АН СРСР, в результаті чого залишився (за власним бажанням) зимувати на о. Врангеля, у бухті Роджерса. Це відбулося у 1938/1939. Мені випало жити-й-зимувати на о. Врангеля удесятеро довше, упродовж 1978/1988, тому я прекрасно уявляю, де це і як. Якщо Л. Портенко тільки мріяв потрапити, наприклад, на сусідній о. Геральда (рис. 4) і зміг лише пролетіти над ним разом із легендарним льотчиком М. Камінським, на АН-2, на висоті 2300 метрів (Portenko 1971: 41), то мені пощастило провести на о. Геральда сорок один день. (А також — листуватися із М. Камінським.) Як результат — вдалося відкрити декілька нових видів у фауні острова (разом із моїм товаришем М.С.), а також підтвердити одне зі спірних спостережень Е. Нельсона (Prydatko-Dolin 2009 b), про яке автор вперше вчитав як раз у книзі, залишеній у бібліотеці київського інституту саме п. Леонідом. Якби у ті, геральдівські роки, автор знав, наскільки сміливо Л. П. давав імена «видам» й «підвидам», то, можливо, спокусився б та назвав би яку-небудь тварину красиво та із підтекстом — *ukrainikus* або *kyivensis*, та хіба уженешся за Л.П.? Нехай уже тільки він і залишається таким от винятковим. Нехай на метрові тренуються тепер молекулярні генетики, виокремлюючи ДНК таємничих таксонів, із красивими іменами, винайденими Леонідом Олександровичем. Втім у автора вистачило сміливості назвати одне із піднять на острові Геральда на честь Генрі Келлета, а інше — Едварда Нельсона і зобразити це на карті, у звіті експедиції. Все ж таки англієць і американець, дійсно, були серед перших, хто ступав на далеку землю — у 1849 і 1881, відповідно. (Дивно, що науковці не зробили це раніше.) Хоча ні, не дивно: епоха була радянською і замість імен першовідкривачів на радянські карти бездумно наносили імена партійних діячів, як от на о. Геральда, де не сіло не впало, виник мис Мікояна, хоча той високопартійний дядько не мав ніякого відношення до острова. Або як вам — острови Известий ЦИК (рос.) в Арктиці?) Зрештою, завдяки поштовху, отриманому у т.ч. від Л. Портенка, автор написав дисертацію про птахів островів Врангеля і Геральда, і багато чого іншого. Не було можливості зустрітися із Л. П., наприклад, у Києві, в Україні,

<sup>61</sup> Пеленська, О. 2021. Мистецтво у полоні. Твори українського мистецтва за межами України. *Радіо Свобода*. <https://bit.ly/3oSlj74>. Перевірено 23 листопада 2021.

зате потім пощастило натрапити на сліди ученого уже на далеких островах та узбережжі Арктики. Так і поспілкувалися — у просторі й часі.

#### 4. Чесноти, відзнаки, пам'ять, інше

Колективний автор україномовної «Вікіпедія» вважає, що ученим опубліковано 163 наукові праці. Схожу цифру називає Г. Любарський (Lyubarsky 2009: 608). Набравши в Google Scholar пошукове «портенко леонид», «portenko leonid» чи «portenko leonid aleksandrovich» і т.і., читач швидко знайде десятки російськомовних праць Л. Портенка (про україномовні інтернет іще «не знає»), а також праці, перекладені англійською й німецькою, на які активно посилаються у світі.

Автор вияснив, що учений написав значно більше розвідок, ніж «163», адже відрізнявся неймовірною працелюбністю. Згадаймо хоча б, у якій кількості спілок секретарював Л.П., перебуваючи у Києві, у 1920-х, до переїзду на навчання у Москву, або уявімо об'єми самостійно написаних ним і представлених в 1954 та 1959 роках до друку 3<sup>й</sup> та 4<sup>й</sup> томи «Птицы СССР»<sup>62</sup>, об'ємом 257 та 417 сторінок — 128 та 179 видів, відповідно.

Скоріше за все, Л.П. був автором декількох безіменних повідомлень у *Бюллетень Арктического института* (рос.), прохід чукотської експедиції АН СРСР, які потім додалися до списку літератури у другій книзі «Птицы Чукотского...» (Portenko 1973: 307) як «Анонім» — це «Chukotka-Anadyr ...» (1931, 12) та «Anadyr-Chukotka...» (1933, 1-2). До назви другого твору учений дописав: «Зоологический отряд Л. А. Портенко». У первинній публікації подібного словосполучення не було. Крім того, Л.П. вказав відповідні, тільки свої сторінки «4–6» поміж «2–8». Взагалі, у бюлетенях Арктичного інституту повідомлення про чукотську експедицію публікували неодноразово. На мою думку, Л.П. був автором й інших безіменних коротких повідомлень, а саме: *The productive forces...* (1931, 1-2: 11–12), *Biological Research...* (1933, 11: 353). Можливо, Л.П. долучився й до написання *Chukotka expedition...* (1931, 6: 102). Сьогодні читач може знайти ці публікації самостійно, скориставшись цифровим архівом видавництва<sup>63</sup>. Взагалі, ці приклади із анонімністю не виглядають як випадкові. (Пригадаймо також збірку *Far North-East... [Крайний Северо-Восток...] ibid.*) Очевидно, після переїзду в РРФСР, Л.П. не дуже афішував своє походження із України і роботу в структурах уряду УНР, адже радянська імперія, із допомогою ВЧК–ОДПУ–НКВС, прискіпливо спостерігала у т.ч. за вихідцями з України, підштовхувала до приховування національності. Анонімні публікації можуть свідчити якщо не про пряме переслідування, то принаймні про готовність зачaitися, перечекати, про намір не потрапляти зайвий раз на очі. Такі приклади в історії совітської зоології уже були<sup>64</sup>.

Учений зробив значний внесок у вивчення зоогеографічного районування території Поділля (Pridetkevich 2013); довів єдність фауни хребетних циркумарктичних тундр і необхідність виділення Галактики як окремої зоогеографічної області (*Zoological Museum ...* 2021). Описав повітряні шийні мішечки у деяких птахів на прикладі: конюги та люрика, добутих на Чукотці (1934), а також горіхівки, добутої в Закарпатті (1947).

Персональна теріологічна історія ученого увінчалася й тим, що він написав книжку про ссавців Анадирського краю (Portenko 1941). На його честь у 1956 та 1967 роках назвали вид землерийок — мідцию Портенка або мідцию чукотську (*Sorex portenkoi*), маловивчену тварину, внесену у червоний список МСОП, а також врангельського лемінга *Lemmus portenkoi* — лемінга Портенка (Gerrie & Kennerley 2016; Beolens et al. 2009: 326).

<sup>62</sup> У передмові до двох томів вказано, що усі рисунки виконала художниця В. С. Рождественская (рос.).

<sup>63</sup> Бюллетень Арктического института СССР. 1931–1936. Президентская библиотека. <https://bit.ly/3nNBft0>.

<sup>64</sup> Від переслідувань потерпів талановитий український зоолог Б. Волянський, який був вимушений публікувати деякі свої статті анонімно (перс. повід. І. Загороднюка).

Високу радянську державну нагороду — *Орден Трудового Красного Знамени* (рос.)<sup>65</sup>, Л.П. отримав 17 травня 1944 року, відповідно до указу, підписаному М. Калініним (цит.): «за самоотверженную работу по сохранению в условиях блокады г. Ленинграда научных и культурных ценностей в институтах, музеях и библиотеках Академии наук ССР, являющихся национальным богатством страны» (Decree of the Presidium... 1944). Мав дві медалі: *За оборону Ленинграда* (1943) та *За доблестный труд во время Великой Отечественной войны 1941–1945 гг.* (1946) (див. Tikhonova 2018: 6175).

Після десятиріч наполегливого знищення української мови та викривлення знань з історії України, у згаданому зведенні 2009-х про ссавців, виконаному західними колегами, доктор *Leoinid Aleksandrowitsch Portenko*, «звичайно», був названий *Russian zoologist*. Можна увити, як би здивувався учений, побачивши, у який нечуваний гібрид перетворилося поєднання цієї маніпуляції з іншою, біографічно-вікіпедійною, іномовною, а саме: *Russian zoologist... Russisches Reich*. Навіть шановний п. Е. Кумарі якось не помітив, а скоріше не надав значення, тому що наш учений має прізвище із закінченням, притаманним українським. Звідси, навіть у спомині вивів дещо змішане: <...> *in der ukrainischen Stadt Smela geboren*. <...> *russischen Ornithologen* <...> (Kumari 1974: 365). Вийшло — «ukrainischen» «russischen».

Тепер, вивчивши десятки джерел інформації, невраховані радянськими істориками, ми знаємо, що Л. Портенко — українець за походженням, який із-за негараздів на батьківщині (викликаних, безсумнівно, більшовицьким переворотом 1917-х), виїхав з УНР в РРФСР. Драмою є те, що знайти спокій і сховатись від наслідків перевороту за межами батьківщини ученому не вдалося. Перебуваючи у самісінькому серці більшовицького перевороту, в Ленінграді, Л.П. був серед свідків «<...> *первого погрома Академии наук СССР (1929–1937), когда были арестованы и заключены в тюрьмы и лагеря многие выдающиеся деятели науки* <...> *когда скончался при странных обстоятельствах на курорте Минеральные Воды П. П. Сушкин (1928), а <...> сотрудники Отделения орнитологии, видя вокруг доносы и аресты, не могли оставаться спокойными за свою судьбу*», і боячись провокаторів, були вимушені навіть втопити у річці Нева музейну зброю (часів Пржевальського), про що своєму аспіранту Потапову «*очень скупо и в общих «нейтральных» чертах рассказал Л. А. Портенко*» (Potarov 2015: 91). У тих же спогадах можна прочитати, як репресували (пресували) ще одного учня П. Сушкіна, а саме німця Б. Штегмана, який пережив «Кресты», заслання в очерети на Балхаші<sup>66</sup>, повернення у північну столицю, нові поневіряння, поки за нього не сказав слово І. Папанін<sup>67</sup>. Поміж одкровенень Р. Потапова розпізнаємо й те, що Л.П. був серед невільних свідків багатьох драматичних подій і міг порівнювати, наприклад, майже однакові долі німця Штегмана (у Ленінграді) і француза-німця Шарлеманя (у Києві). Або, фотографуючись разом із Формозовим та Гептнером у 1923 р. — фото 1, він, вірогідно, продовжував контактувати із ними, але точно не міг знати тоді, що у 1955-му ці двоє будуть фігурантами справи про «лист трьохсот». Немає числа тим подіям. Ймовірно, у Ленінграді, Л.П. чув і про масштабні репресії щодо геофізиків та полярників (див. Prydatko-Dolin 2020). Може навіть відав про репресованого у 1937 українця, геоморфолога М. Іваничука, який 14 місяців чесно відпрацював на Землі Франца-Йосифа. Не міг не знати про орнітолога і гідробіолога Г. Горбунова (ЗИН, АНИИ<sup>68</sup>), брата якого були репресовані. Міг чути про «Справу славистів» у 1933-му, у котрій постраждав у т.ч. В. Вернадський, якого Л.П. знав особисто, іще з часів роботи в Україні. Про долі авторів збірки *Far North-East...* (1952), ми вже згадували. Можна навіть не сумніватися, що Л.П. контактував із

<sup>65</sup> Йдеться про третій різновид нагороди, а саме «Подвесной. Большой овал. 1943 — нач. 1950-х».

<sup>66</sup> О. Тихонова (Tikhonova 2018: 6175) уточнила, що це було в «Джельтуранге в дельте реки Или на Балхаше».

<sup>67</sup> У Wikipedia та Вікіпедія є згадування про участь І. Папаніна у «Червоному терорі».

<sup>68</sup> До 1958 року — «Арктический научно-исследовательский институт (АНИИ)», після 1958 (і до сьогодні) — «Арктический и антарктический научно-исследовательский институт (ААНИИ)».

деякими героями-челюскінцями, потім репресованими. Наприклад — із відомим зоологом Л. Білопольським<sup>69</sup>. (У різні роки обидва полярники працювали в АНИИ (рос.), бували на Новій Землі, а також на Куршській косі.)

Коли стаття уже була зверстана, п. Людмила написала мені, що натрапила у бібліотеці ІЗ НАНУ на декілька екземплярів часопису «Труды Арктического института». (Ще одна віднайдена нами частина зібрання, переданого у Київ родиною Портенків.) Серед примірників — два екземпляри т. IV за 1932 р., в якому ленінградці опублікували працю Г. Горбунова «Птицы Земли Франца-Иосифа». Один з екземплярів «Птицы...» пройшов через палітурну майстерню й виглядав як окрема книжка, а також мав на титулці дарчу: «Многоуважаемому Леониду Александровичу Портенко от автора. 25.IX.32». В середині — сліди роботи із твором, червонооливцеві позначки. На додаток, у т. IX праць Арктичного інституту за 1934 рік ми знайшли статтю Л. Білопольського «К орнитофауне Анадырского края» із передмовою Л. Портенка, де він зазначив, що за згодою Білопольського зробив деякі корисні виправлення.

В україномовному вікінарісі про Л. Портенка написано мов учений «організував Біологічну станцію ЗІН АН СРСР на Куршській косі». М'яко кажучи, це є перебільшенням. Радянська орнітологічна станція з'явилася на Куршській косі як спадщина від німецької завдяки потужній передісторії: Johannes Thienemann<sup>70</sup> → Vogelwarte Rossitten (1901) → Ulmenhorst («Ульменхорст») → «Рыбачий» (1956) → «Фрингилла» (1962). Свідком подій був, зокрема, В. Паєвський (Paevsky 2011). Він залишив набагато більше підходящих спогадів про Л. Білопольського, аніж про Л. Портенка<sup>71</sup>. У своїх записках орнітолог Е. Кумарі називав Л. Портенка лише першим куратором станції: «der erste Kurator dieser Station» (Kumari 1976: 367).

В україномовній вікіпедії є й таке (цит.): «Чимало зусиль [Л.П.] доклад до організації зоологічної групи інституту біологічних проблем півночі Далекосхідного наукового центру Академії наук». Тобто — ИБПС ДВО РАН (Магадан). Але ж ИБПС ДВО РАН був створений у 1972 р. Інша справа, що підвалини ИБПС ДВО РАН були закладені у 1968-му, коли у складі «Северо-Восточного комплексного НИИ (СВКНИИ) СО АН СССР» створили «Отдел биологических проблем Севера». Однак в історичному зведенні на цю тему (Kashin 2002) прізвище Л. Портенка магаданці вносять не у список створювачів «зоологічної групи» ИБПС, а у список відомих дослідників, чий внесок у вивчення Півночі, безсумнівно, був вагомим.

Учнями обдарованого природника були як відомі москвичі, так і далекосхідники із РРФСР, зокрема (рос.): А. А. Кишинский, Ф. Чернявский, А. Кречмар, Р. Потапов та ін. (Andreev 2018: 360). Літери «А. А.» автор додав до прізвища Кишинського<sup>72</sup> не випадково: талановитий учений був сином українця з Кіровоградщини — А. С. Кишинського, інженера, «ворога народу», розстріляного у 1938 р. у ГУЛАГу, і потім реабілітованого у 1956 р.<sup>73</sup>. Про це «на тій стороні» не люблять згадувати.

<sup>69</sup> Автор теж зустрічався і розмовляв із Л. Білопольським — у Києві, 1978-х, у кабінеті проф. М. Воїн-стєвського (ІЗ НАНУ).

<sup>70</sup> Teil, I., Von Prof. Dr. J. Thienemann. 1912. XI. Jahresbericht (1911) der Vogelwarte Rossitten der Deutschen Ornithologischen Gesellschaft. *Journal of Ornithology*, 07 Vol. 60; Iss. 3.

<sup>71</sup> В. Паєвський (Paevsky 2011) згадував, що у 1956 р. комісія АН СРСР, до складу якої входили й орнітологи зооінституту, відвідали косу, аби вивчити питання про заснування там радянської орнітологічної станції замість німецької, але «выразила большое сомнение в возможности налаживания полноценной научной активности, исходя из бытовых условий самого поселка», натомість «и только Белопольский <...> заявил, что берет все владеть». На вебсторінці національного парку «Куршская коса» (РФ), вказано, що Л. Білопольський був засновником і першим директором станції. Як пише В. Паєвський (Paevsky 2011), у жовтні 1958 року на станцію вперше прибули «масгитые» московські орнітологи у супроводженні «известного зиновского орнитолога профессора Леонида Портенко» та інших.

<sup>72</sup> У зведенні Г. Любарського (Lyubarsky 2006: 546) є спогад про А. А. Кишинського: «После бесед с Портенко начал разрабатывать каузальную орнитogeографию (по примеру Портенко), но в экологическом аспекте.»

<sup>73</sup> Кишинский Александр Семенович. «Бессмертный барак». <https://bit.ly/3l0XQk0>. Перевірено 5 вересня 2021.

Не дивно, що знаючи, якими методами діє НКВС, і що насправді являє собою людожерська система, Л.П. фактично не залишив ніяких «українських» слідів у споминах тих, хто працював поряд із ним — у Москві, Ленінграді, Анадирі тощо. Леонід Олександрович занурював себе із головою в науку й залишав інші сліди, зокрема, у систематиці. У зведенні В. Паєвського (Paevsky 2018) щодо етимології птахів Палеарктики можна нарахувати до сорока видів-та-підвидів птахів описування яких був причетний Л. Портенко. Серед них — «підвиди», названі на честь Б. Штегмана, М. Мензбіра, Р. Геккера, П.-С. Палласа, Є. Козлової<sup>74</sup>, чукчі Таяна, невідомої (Инны, рос) та ін., а також своєї дочки (Еліонори), яка народилася на кораблі у Беринговому морі<sup>75</sup>, своєї дружини (Лідії), а також самого себе. У іншому масштабному зведенні (Koblik & Archipov 2014) знаходимо, що у такому штучному, але грандіозному об'єкті-просторі як «фауна птахів стран Северной Евразии в границах бывшего СССР», Л. Портенко виглядав й описав (= легалізував) два види — *вівчарик сахалінський* і *вівсянка монгольська*<sup>76</sup>. Назви прижилися. При цьому, у бінарному імені останнього виду бачимо згадку про подружжя Портенків — «lydiae» та «Portenko». Щодо ссавців, то як ми вже згадували, ученими Далекого Сходу, а фактично його учнями, на честь Л.П. назвали мідіцію і лемінга.

Отделение орнитологии ЗИН РАН<sup>77</sup> і сьогодні згадує про те, що Л.Портенко і Е. Штрезман були засновниками потужного багатокнижжя «Атлас распространения палеарктических птиц» 1960–1992 років. (Починаючи з 1989 року київський зоолог В.М.Лоскот<sup>78</sup> був одним зі співавторів видання.) Однак, оригінальна назва твору — це *Atlas der Verbreitung palaearktischer Vögel*. Упродовж 1960–2003 рр. у Берліні було надруковано 20 збірок німецькою. (Звідси, посилаючись на начебто російськомовний «Атлас распространения палеарктических птиц» є недоречним.) До 1987 р. включно видавці засвідчували на титульній сторінці авторство Е. Штрезмана та Л. А. Портенка. Потім авторський колектив змінився, але видавці зберегли на титулі пам'ятку про засновників: «Begründet von E. STRESEMANN, Berlin, und L. A. PORTENKO, Leningrad». Сьогодні цей унікальний атлас є доступним онлайн<sup>79</sup>.

За спогадом ленінградця В. Паєвського (Paevsky 2001)<sup>80</sup>, Л. Портенко був у числі «зведних учеников» Біанкі-Сушкіна-Тугарінова. Магаданець О. Андреев пригадував, що такі як Л. Портенко «уже при жизни стали классиками» (Андреев 2018: 361).

У бібліотеці ІЗ НАНУ ми знайшли чимало книжок, підписаних для Л.П. відомими ученими: М. Шарлеманем («Дорогому Леоніду Олександровичу...»)<sup>81</sup>, О. Кістяківським, Г. Дементьевим, М. Гладковим, Є. Спангенбергом, Ю. Ісаковим, А. Суділовською та іншими. У присвяті Акад. Г. Підоплічку учений зазначив: «Дорогому земляку...». Укладачами україномовної вікіпедії Л. Портенко вписаний у перелік науковців Національного науково-природничого музею НАН України<sup>82</sup>. Фотопортрет Л. Портенка (часів ЗИН АН СССР<sup>83</sup> та АНИИ АН СССР — рос.)

<sup>74</sup> У дівочтві — Е. Пушкарёва (рос.) — див. «Юсупова, Т.И. 2010. В свободном полете. Е. В. Козлова — ученый, путешественница, жена. *Наука молодая*, 30 марта, 31 (1): 1–15».

<sup>75</sup> В. Паевский (див.: Paevsky 2018: 142).

<sup>76</sup> Сахалинская пеночка — *Phylloscopus borealoides [tenellipes]* Portenko, 1950; Монгольская овсянка — *Schoeniclus lydiae [pallasi]* (Portenko, 1929).

<sup>77</sup> Об Отделении (с середины XX до начала XXI века). 2022. <https://bit.ly/3rpU73f>. Перевірено 5 вересня 2021.

<sup>78</sup> Лоскот, В.М. 2019. Автобіографічний нарис. У кн.: *Збірник праць зоологічного ...* ННПМ НАНУ, Київ, 50: 78–80.

<sup>79</sup> Atlas der Verbreitung palaearktischer Vögel. Детальніше: <https://bit.ly/3Hppu3v>. Перевірено 5 вересня 2021.

<sup>80</sup> Паевский, В. А. 2001. Птицеловы от науки. Воспоминания куршского орнитолога. С.-П., 1–148. [Paevsky... 2001].

<sup>81</sup> Підпис віднайшов І. Загороднюк. Датовано 20.X.1921.

<sup>82</sup> Науковці Національного науково-природничого музею НАН України. Вікіпедія. 2021. Перевірено 3 лютого 2022.

<sup>83</sup> Після 1931 року заклад отримав назву «Зоологический институт АН СССР», рос. Сьогодні — Зоологический институт Российской академии наук (ЗИН РАН), рос.



розміщено на панно у холі київського науково-природничого музею, серед зображень видатних науковців України. Пам'ять про Л. Портенка вшановано у багатьох наукових публікаціях в Україні та за її межами.

## Подяки

Українська природоохоронна група (УПГ), її керівник, О. Василюк та небайдужі громадяни, знайшли час і сили й створили фантастичну збірку «Асканія-Нова. Антологія... (1845–1945)», у семи томах, у якій автор знайшов чимало забутих фактів із життя Л. О. Портенка, і без чого у розвідці не прозвучала б доба УНР. Луганчанин-киянин, просвітник, науковець І. Загороднюк ініціював створення цієї розвідки про Портенка, поділився посиланнями на влучні публікації, зокрема, про УЗТ, УЗЖ. Головне — познайомив зі знавчиною бібліотечної справи, зберігачкою забутих секретів бібліотеки ІЗ НАНУ (Київ) п. Л. Ластіковою, чий внесок у розвідку був відчутним. Разом із п. Людмилою ми відшукали у Києві «Порадник» (1918), артефакт із печаткою бібліотеки УНР, де був надрукований один із найперших україномовних текстів Л. Портенка. Красно дякую колегам за участь і допомогу.

## References

- Anadyr-Chukotka complex expedition of the Arctic Institute. (Zoological team of L. A. Portenko.) 1933. *Bulletin of the Arctic Institute of the USSR*, Leningrad, **1-2**: 2–8. [In Russian]
- Andreev, A. V. 2018. Roald Leonidovich Potapov (on the occasion of his 85th birthday). *Russian Ornithological Journal*, Express Edition **27** (1559): 357–366. [In Russian]
- Beolens, B., M. Watkins, M. Grayson 2009. *The Eponym Dictionary of Mammals*, JHU Press, <https://bit.ly/3quHlAa>. Retrieved November 24, 2021.
- Boreiko, V. E. 1996. *Blank spots in the history of nature conservation. USSR, Russia, Ukraine. (History of nature conservation)*. Kyiv Ecological Cult. Center, Center for Wildlife Conservation SoES, Kyiv, **1** (6): 1–224. [In Russian]
- Biological Research of the Arctic Institute in the Chukchi Peninsula (1933, **11**: 353). [In Russian]
- Chronicle. 1921. *Ukrainian Zoological Journal*, **1**: 29. [In Ukrainian]
- Chukotka-Anadyr expedition of the Arctic Institute. 1931. *Bulletin of the USSR Arctic Institute*, L., **12**: 235–236. [In Russian]
- Chukotka expedition of the Arctic Institute. 1931. *Bulletin of the USSR Arctic Institute*, L., **6**: 102. [In Russian]
- Decree of the Presidium of the Supreme Soviet of the USSR: On awarding orders and medals of the USSR to workers of the Leningrad institutions of the Academy of Sciences of the USSR No. 217/140 of May 17, 1944. Presidium of the USSR Armed Forces. Archive GARF, Fund P7523, Inv. 4, Storage unit 226, record #1560651330. [In Russian]
- EA GDM. 2021. *Portenko Leonid Alexandrovich, correspondence*. e-Archive of A. F. Kots. The State Darwin Museum. <https://bit.ly/3jTb5Dn>. Retrieved September 20, 2021. [In Russian]
- Far North-East of the USSR [Krajnij Severo-Vostok Sojuza SSR]. Volume I. Wrangel Island*. 1952. (Edited by Prof. R. F. Gekker [Hecker], Prof. B. N. Gorodkov.) [level] [copy #]. The USSR Academy of Sciences. Zoological Institute. The USSR Academy of Sciences Publishing House. (Moscow), 1–212. [In Russian]
- Far North-East of the USSR. Volume II. Flora and fauna of the Chukchi Sea*. 1952. (Ed. by Prof. P. V. Ushakov.) [level] [copy #]. The USSR Academy of Sciences. Zoological Institute. The USSR Academy of Sciences Publishing House. (Moscow), 1–359. [In Russian]
- Fry, E., S. K. Kim, S. Chigurapti, et al. 2020. Functional Architecture of Deleterious Genetic Variants in the Genome of a Wrangel Island Mammoth. *Genome Biology and Evolution*, **12** (3), 48–58.
- Gerrie, R., R. Kennerley. 2016. *Sorex portenkoi* (errata version published in 2017). *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*: e.T41412A115185080.
- In the Acclimatization Society. 1924. *Nature and Hunting in Ukraine*. Moscow, **1-2**: 205–207. [In Russian]
- Kashin, V. A. 2002. The Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS is 30 years old. *Priroda*, **10** (1046): 29–33. [In Russian]
- Koblik, E. A., V. Yu. Arkhipov. 2014. Bird fauna of the countries of Northern Eurasia within the borders of the former USSR: lists of species. *Zoological research*, Moscow, ZMMU, **14**, 1–171. [In Russian]
- Kumari, E. 1974. Leonid Alexandrovich Portenko 1896–1972. *Journal für Ornithologie*, **115** (3): 365–367.
- Lyubarsky, G. Yu. 2009. *History of the Zoological Museum of the Moscow State University: ideas, people, structures*. Fellowship of Scientific Publications KMK, Moscow, 1–744. [In Russian]
- Migulin, A. A. 1924. Mammals of the Kharkov Province. *Nature and Hunting in Ukraine*. **1-2**: 117–141. [In Russian]
- Nankinov, D. 1973. Prof. L. A. Portenko. *Nature*, **6**: 91–92. [In Bulgarian]

- Notice on the Expedition of the Academy of Sciences to Wrangel Island [to collect] the mammoth. AS Archive, #227, ##28. Komarov Vladimir Leontievich. Memo of the head of the USSR Academy of Sciences expedition to Wrangel Island about organization of the [Gekker's] expedition. 1938. RAS. <https://bit.ly/3xiAr2B>. Retrieved November 24, 2021. [In Russian]
- Onoprienko, V. L., T. O. Shcherban. 2008. *Historical sources for history of the Ukrainian Science Association in Kyiv*. DP Information and Analytical Agency, Kyiv, 1–355. [In Ukrainian]
- Onoprienko, V. I. 2019. *Ukrainian Science Partnership in Kyiv (UNT)*. *Encyclopedia of History of Ukraine: Ukraine—Ukrainians*. Institute of History of Ukraine. Naukova Dumka, Kyiv, 2: 1–842. <https://bit.ly/3vkimzT/>. Retrieved 28 June 2021. [In Ukrainian]
- Orlov, Yu. A. 2003. The Story of the Mammoth. *Bulletin of the Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences*, 2: 14–16. [In Russian]
- Paevsky, V. A. 2001. *Birders from Science. Memoirs of the Curonian Spit ornithologist*. [n/a], SPb, 1–148. [In Russian]
- Paevsky, V. A. 2018. *Etymology of the Palaearctic birds' name*. Partnership of Scientific Publications KMK, Moscow, SPb, 1–289. [In Russian]
- Petruk, O. P. 2009. The People's Ministry of Land Regulations of the UPR (in documents of the Central State Archive of the Top Government Bodies and Administration of Ukraine). *The Archives of Ukraine*, 6: 171–189. [In Ukrainian]
- Portenko, L. 1918 a. About protection of the nature monuments. *Nova Rada*, 17.04.1918, 60: 2. [In Ukrainian]
- Portenko, L. 1918 b. Tasks for the instructor on the nature protection. In: *Poradnyk [explainer] for activists on children-of-early-education and preschool-education*. Ed.: Iv. Krizhakovsky. V. I. Department for Post-mortem Education. (After Nova Rada [newspaper], 02.10.1918, 177: 3.) [In Ukrainian]
- Portenko, L. A. 1924 a. Bird-watching excursions in the vicinity of Askania-Nova. *Ukrainian Ornithological Bulletin*. All Ukrainian Hunting and Fishing Society, 4–6: 57–58. [In Russian]
- Portenko, L. A. 1924 b. An albino of the Sea plover. *Nature and Hunting in Ukraine*, Kharkov, 1–2: 179. [In Russian]
- Portenko, L. A. 1925 a. Development of a protected area for birds on Dzharylgach Island. *Ukrainian Hunter and Fisherman* [Journal], 9: 24–27. [In Russian]
- Portenko, L. A. 1925 b. Materials on the organization of protected areas for birds in Sivash Area of the Black Sea. Excursion to Churyuk [Island]. *Ukrainian Hunter and Fisherman* [Journal], 2: 20–23. [In Russian]
- Portenko, L. A. 1926. Beavers on the Teterev River in Kyiv Province. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists*. 35 (1–2): 1–39. [In Russian]
- Portenko L. 1927. On the protection of beavers. *Ukrainski myslyvets ta rybalka [Ukraine Hunter and Fisherman]*, 1: 8–13. [In Russian]
- Portenko, L. A. 1928. *Dnieper and Dnieper Region. The notes of excursionist of a hunter in the middle reaches of the Dnieper*. S. E. Moscow, Leningrad, 1–182. [In Russian]
- Portenko, L. 1934. Zoogeographic research in the Anadyr Region and the Chukotka peninsula. *Bulletin of the Arctic Institute of the USSR*, Leningrad, 11–12: 402–404. [In Russian]
- Portenko, L. 1941. *Fauna of the Anadyr region. Part 3. Mammals*. Glavsevmorput', L., M., 1–108. [In Russian]
- Portenko, L. A. 1950. Essay on birds' fauna of the Western Zakarpattia. In *memory of academician Pyotr Petrovich Sushkin. Digest of articles*. Academy of Sciences of the USSR, M., L., 301–360. [In Russian]
- Portenko L. A. 1970. P. P. Sushkin as a Faunist and Zoogeographer. *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences*, 47: 19–31. [In Russian]
- Portenko, L. A. 1972. *Birds of the Chukchi Peninsula and Wrangel Island. Part I*. Nauka, L., 1–424. [In Russian]
- Portenko, L. A. 1973. *Birds of the Chukchi Peninsula and Wrangel Island. Part II*. Nauka, L., 1–324. [In Russian]
- Potapov, R. L. 2015. My memoirs (about the ornithologist E.V. Kozlova and others). *Historical and biological research*, 7 (3): 79–94. [In Russian]
- Pridetkevich, S. 2013. Zoocenoses area of anthropogenic landscapes in Podilla. In: *Geographic Science and Practice: Challenges of the Epoch. Materials of the Int. Sc. Conf. is dedicated to 130th of geography at the Lviv University ...* May 16–18, 2013. The center of LNU by Ivana Franka, Lviv, 2: 84–86. [In Ukrainian]
- Prydatko-Dolin, V. 2009 a. Mammoth Tusk and Sea Birds. *ArtsInUa*. <https://bit.ly/3nNrvik>. Retrieved March 30, 2021. [In Russian]
- Prydatko-Dolin, V. 2009 b. *The Herald's Year. Travel Notes of the Naturalist. (Author's Manuscript)*. ArcticInUa, 1–118. <https://bit.ly/3BAg95p>. Retrieved March 30, 2021. [In Russian]
- Prydatko-Dolin, V. 2011. Land-art in Wrangel Island. *ArcticInUa*. <https://bit.ly/3FIx2wS>. Retrieved March 30, 2021. [In Russian]
- Prydatko-Dolin, V. 2020. The extraordinary history of geophysicist Pavel Senko. *NANC 'Expedition XXI'*, Kyiv, 1–25. <http://bit.ly/30CxYR2>. Retrieved September 2, 2021. [In Ukrainian]
- Rogozha, M. N. 2013. The history of development of ornithology in Ukraine (1850–1941). *Humanities: topical subjects of the humanities and education*, 2 (22): 111–116. [In Russian]
- Sharleman, M., L. Portenko. 1926. Notes about Volyn birds. In: *Materials for the Ukraine Avifauna. Proceedings of the Physics and Mathematics Department of the Ukrainian Academy of Sciences*. Printing House of the Ukraine Academy of Sciences, Kyiv, 2 (2): 33–65. [In Ukrainian]

- Suleimanov, A. A. 2014. Activities of the Academy of Sciences in the North-East of the USSR in the 1930s — 1941. *Bulletin of the Volgograd State University. Series 4*, **6** (30): 7–19. [In Russian]
- Taikova, S. Yu., G. V. Klochko. 2019. The ornithological collection addition of the Zoology Department of the National Science and Natural History Museum of the National Academy of Sciences of Ukraine in 1919–1933. *Natural History Museums in Ukraine: Capacity Building and Prospects of Development* (Pratsi Science Conference June, 7–8, 2019, Kyiv). NASU, NNPM, Logos, Kyiv, **5**: 99–102. [In Ukrainian]
- The productive forces of the avifauna of Novaya Zemlya. 1931. *Bulletin of the Arctic Institute of the USSR. Leningrad*, **1–2**: 11–12. [In Russian]
- The Ornithology Department. History (until the middle of the XX c.)*. 2017. Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. <https://bit.ly/3rbescH>. Retrieved November 24, 2021. [In Russian]
- Tikhonova, E. P. 2018. To the biography of ornithologist Dina Safonovna Lyuleeva (Bekzhanova) (1931–2019). *Russian Ornithological Journal* 2020, **29** (Express Edition 2018): 6167–6186. [In Russian]
- Tsytsiura, V. K. 1996. Professor Leonid Alexandrovich Portenko (1896–1972). *Malynschina u Prostor i Chasi* (Proceedings of the All-Ukrainian Scientific and Local Lore Conference, September 25–27). Malin, 149–150. [In Ukrainian]
- Urmina, I. 2018. Expedition for the mammoth to Wrangel Island: truth and fiction. *Nature*, **1**: 72–79. [In Russian]
- Vasilyuk, O. V. 2017 a. *Sharleman, Mykola: the spring of nature conservation*. PVTP «LAT & K», Kyiv, 1–420. [In Ukrainian]
- Vasilyuk, O. V. 2017 b. American and German ‘roots’ of the system of natural protection territories of Ukraine. *Bulletin of the National Museum of Natural History*, **15**: 105–115. [In Ukrainian]
- Verstyuk, V. F. (Ed. Ch.) 2011. *Studios for the Ukrainian Revolution History of 1917–1921: to memory of Ruslan Yakovich Pyrygh*. The Scientific Articles of the Ukraine Institute of History NASU, Kyiv, 1–406. [In Ukrainian]
- Vorobiev, K. A. 1978. *Notes of the ornithologist (with Afterwords of Prof. V. G. Heptner)*. The AS USSR Popular Science Series, 2nd Edition. Nauka, Moscow, 1–256. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. 2015. Collectors of Mammalogical Collections of the National Science and Natural History Museum of the NAS of Ukraine During 1930th. *In: The contribution of amateur naturalists in the study of biological diversity*. Proceedings of the International Scientific Conference Dedicated to the 200th Anniversary of the Birth of Ludwig Wagner (May 14–16, 2015, Beregovo, Ukraine). Uzhhorod, 299–306. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., V. Parkhomenko. 2018. The Ukrainian Zoological Journal and its successors in the light of the past of zoology in Ukraine. *GEO&BIO*, **16**: 123–146. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk I. 2019. Species concepts in biology: development of ideas in Ukraine. *Sci. Bull. Uzhhorod Univ. Series Biology*, **46–47**: 7–36. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2021. The phenomenon of Theodosius Dobrzhansky: to the 100th anniversary of the beginning of his scientific research in Kyiv (1921–1924). *Visn. Nac. Acad. Nauk Ukr.*, **2**: 49–68. [In Ukrainian]
- Zoological... 2021. Zoological Museum of Moscow University in persons (a team of authors). Portenko Leonid Alexandrovich. *Website: Research Zoological Museum of Moscow State University*. <https://bit.ly/2XhF2nY>. Retrieved 4 August, 2021. [In Russian]

# Upper Callovian and Oxfordian molluscs and brachiopods from selected localities of the Kraków-Częstochowa Upland and the Świętokrzyskie Mountains, Poland

Sebastian Wszelaki

Wrocław University of Environmental and Life Sciences (Wrocław, Poland)

## article info

### key words

Brachiopoda, Callovian, Kraków-Częstochowa Upland, Mollusca, Oxfordian, Świętokrzyskie Mountains

### correspondence to

Sebastian Wszelaki; Institute of Environmental Biology, Wrocław University of Environmental and Life Sciences; 5B Kozuchowska Street, Wrocław, 51-631 Poland; Email: [spinozaur5@gmail.com](mailto:spinozaur5@gmail.com); orcid: 0000-0003-0781-6507

### article history

Submitted: 30.06.2021. Revised: 07.11.2021. Accepted: 25.11.2021

### cite as

Wszelaki, S. 2021. Upper Callovian and Oxfordian molluscs and brachiopods from selected localities of the Kraków-Częstochowa Upland and the Świętokrzyskie Mountains, Poland. *GEO&BIO*, 21: 58–74. [In English]

## abstract

The aim of the study was the taxonomic, morphological, ecological and stratigraphic characterization of marine invertebrate groups from the localities of Wiek and Wysoka (Kraków-Częstochowa Upland) and Gnieździska (Świętokrzyskie Mountains). All of these three localities were unused quarries where limestone was once mined. The material consisted of a total of 756 fossils collected by the author from the studied sites or constituting part of the collections of the Department of Vertebrate Ecology and Palaeontology at the University of Environmental and Life Sciences in Wrocław. When describing and marking the fossils, attention was paid to the state of preservation, morphology, size, shape and the presence of structures characteristic of a given taxon. Among the studied material were fossils of gastropods, bivalves, ammonites, belemnites, and brachiopods. These organisms were found in upper Callovian (Middle Jurassic) and Oxfordian (Upper Jurassic) sediments and are approximately 157.3–166.1 million years old. Different groups of invertebrates dominated in the material collections from individual sites. Among the fossils from the Wiek quarry, the most numerous were brachiopods, the material from the Wysoka locality was dominated by ammonites, and the most numerous group in the collection from the Gnieździska quarry were belemnites. In total, 18 genera belonging to 13 families were recorded. The most numerous group among the studied fossils were Ammonitida, mostly represented by the genus *Perisphinctes*. In the collection from the Wysoka quarry, a single ammonite shell belonging to the genus *Horioceras* was recorded, which has not been recorded at this site so far. Among the collected ammonites, the genera *Cardioceras*, *Lissoceratoides*, and *Trimarginites* were also distinguished. The most diverse group among the collected fossils were brachiopods, of which eight genera were recorded: *Lacunosella*, *Septaliphoria*, *Epithyris*, *Juralina*, *Loboidothyris*, *Sellithyris*, *Zeillerina*, and *Terebratulina*. The studied material also revealed the presence of one genus of gastropods — *Nerinea*, two genera of bivalves — *Lima* and *Posidonia*, and two genera of belemnites — *Belemnopsis* and *Hibolites*. These organisms inhabited the shallow and warm shelf sea that covered a large area of present territory of Poland during the Jurassic period.

© 2021 S. Wszelaki; 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.

# Молюски та брахіоподи Верхнього Келовею та Оксфорду з вибраних місць Краківсько-Ченстоховської височини та Свентокшиських гір Польщі

Себастьян Вшелякі

**Резюме.** В роботі подані результати таксономічної, морфологічної, екологічної та стратиграфічної характеристики морських безхребетних з місцезнаходжень Век та Висока (Юра Краківсько-Ченстоховська) та Гнездзіска (Свентокшиські гори) в Польщі. Зараз всі досліджені місцезнаходження є виробленими карерами де колись добували вапняк. Рештки організмів були знайдені у відкладах Верхнього Келовею (Середня Юра) та Оксфорду (Верхня Юра) та мають вік в межах від 157,3 до 166,1 млн років. Матеріал налічував 756 скам'янілостей, зібраних автором з вивчених місцезнаходжень та з колекцій Відділу екології хребетних та палеонтології Природничого університету у Вроцлаві. Рештки організмів були відпрепаровані та по можливості визначені до рівня родів. При описі та маркуванні скам'янілостей звертали увагу на стан збереженості, розміри та морфологічну будову, а також наявність ознак, характерних для даного таксону. Подано кількісні та якісні характеристики представників таких таксонів як молюски (равлики, амоніти, белемніти) та брахіоподи. Всього було визначено 18 родів, які належали до 13 родин. Серед скам'янілостей з місцезнаходження Век брахіоподи були найчисленнішими, у матеріалі з Висока переважали амоніти, а белемніти були домінуючими в місцезнаходженні Гнездзіска. За кількістю решток переважали амоніти, серед яких рід *Perisphinctes* був домінуючим. У колекції з кар'єру Висока вперше для цього місця було зафіксовано черепашку амоніта роду *Horioceras*. Також були знайдені види родів *Cardioceras*, *Lissoceratoides* і *Trimarginites*. Найрізноманітнішою групою серед зібраних скам'янілостей були брахіоподи, яких визначено 8 родів: *Lacunosella*, *Septaliphoria*, *Epithyris*, *Juralina*, *Loboidothyris*, *Sellithyris*, *Zeillerina* і *Terebratulina*. У дослідженому матеріалі також були виявлені: один рід червоногих молюсків — *Nerinea*, два роди двостулкових молюсків *Lima* і *Posidonia* і два роди белемнітів *Belemnopsis* і *Hibolites*. Охарактеризоване біоценотичне угруповання організмів існувало в мілководному і теплому морському шельфі, охоплюючи значну територію сучасної Польщі в юрський період.

**Ключові слова:** Брахіоподи, Келовея, Юра Краківсько-Ченстоховська, молюски, Оксфорд, гори Свентокшиські

Адреса для зв'язку: Себастьян Вшелякі; Інститут біології довкілля, Природничий університет у Вроцлаві; Кожуховська 5Б, Вроцлав, 51-631 Польща; e-mail: spinozaur5@gmail.com; orcid: <https://orcid.org/0000-0003-0781-6507>

## Introduction

Study of extinct taxa, including on the basis of their remains, enables the reconstruction of possible biocenotic relations in biocoenoses, of which these taxa were an inseparable part. They also play a key role in stratigraphy, that is, in determining the geological age of the rocks and sediments from which they originate. Numerous studies have been conducted in Poland, thanks to which the stratigraphy of most of the sites from which the fossil material was obtained was determined. However, there are fewer works that would focus specifically on the taxonomic analysis of specimens from discovered palaeontological sites. Some of these sites have been well described in terms of their fossil fauna, but some are yet to be developed.

This work focuses on the description of the fossil material from three sites: the Wiek cement plant quarry in Ogrodzieniec (Śląskie Voivodeship), the quarry in the village of Wysoka (Śląskie Voivodeship) and the quarry in the village of Gnieździska (Świętokrzyskie Voivodeship). The first two sites represent the area of the Kraków-Częstochowa Upland, and the third site belongs to the Świętokrzyskie Mountains. Both the Kraków-Częstochowa Upland and the Świętokrzyskie Mountains are pieces of Jurassic sediments, representing the so-called non-Carpathian area (Mizerski & Orłowski 2017). During the Jurassic period, this area was largely covered by the Danish-Polish basin, which was part of the epicontinental basin, in which the conditions (shallow depth, sufficiently high

temperature) allowed the development of a biocenosis with fauna of ammonites, belemnites, brachiopods, bivalves, gastropods, and sponges (Mizerski & Orłowski 2017). All localities examined in the work represent the period of the turn of the Middle and Late Jurassic (upper Callovian and Oxfordian), which is 166.1–157.3 million years (ICS 2020).

Ammonites, brachiopods, and belemnites dominate among the collected invertebrate remains. They lived in a warm sea, which was part of the epicontinental basin, covering most of Poland during the Jurassic period (Mizerski & Orłowski 2017).

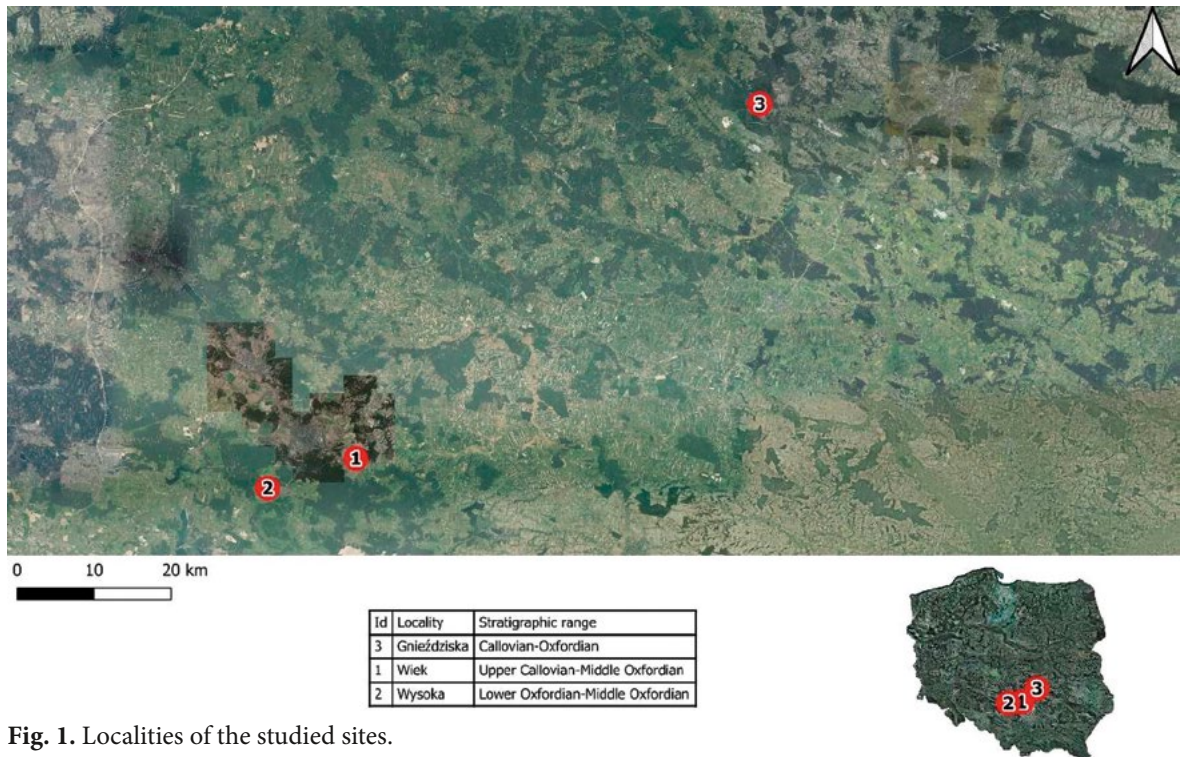
The Wysoka quarry has previously been investigated, on the basis of other material, in terms of the taxonomic and morphological characteristics of the specimens there (Kieryluk 2013). Wiek and Wysoka quarries have been thoroughly described in terms of their geomorphology and practical use in tourism and recreation (Majgier *et al.* 2010; Skreczko & Wolny 2014). The geological profile of the Wiek quarry was also created on the basis of the found ammonite remains (Matyja & Głowniak 2003). The exact structure of the Gnieździska quarry is also known (Konon & Mastella 2001). The stratigraphy of the sites and sediments on which the sites are located has already been defined, mainly as Oxfordian, which is the Late Jurassic (Malinowska 1968).

The aim of the study is a taxonomic, morpho-ecological, and stratigraphic characterization of groups of marine invertebrates from the Jurassic localities of Wiek and Wysoka (Kraków-Częstochowa Upland) and Gnieździska (Świętokrzyskie Mountains).

## Geomorphology and Geology of the Research Area

### *The Wiek quarry in Ogrodzieniec*

The Wiek quarry is located in Ogrodzieniec (Silesia Province, Zawiercie County) (Fig. 1). It belonged to the Wiek cement plant, which fell out of use in the 1990s (Skała & Hetnał 2007). Ogrodzieniec is part of the Kraków-Częstochowa Upland (Kraków-Wieluń Upland), belonging to the Silesian-



**Fig. 1.** Localities of the studied sites.

**Рис. 1.** Розташування досліджених місцезнаходжень.

Kraków monocline (Mizerski 2014). At the beginning of the Late Jurassic, the epicontinental basin reached its maximum extent, covering areas of the Kraków-Wieluń Upland (Mizerski & Orłowski 2017). At the end of the Jurassic, there were upward movements that contributed greatly to the retreat of the sea from these areas (Michalik 1974). The remains of dead marine organisms, whose shells were rich in calcium carbonate, formed numerous carbonate deposits in the late Jurassic period in the form of limestones and marls, in which the remains of these animals have been preserved (Mizerski & Orłowski 2017).

The Wiek quarry is located at an altitude of about 420–440 m above sea level (Fig. 2). It is a single-level and extensive single-section excavation with a wall height up to 20 m (Majgier *et al.* 2010). The quarry is located on glauconite sandy limestones, dated to the upper Callovian and lower and middle Oxfordian (Matyja & Głowniak 2003; Skreczko & Wolny 2014). Clay marls and thin-bedded marly limestones with a thickness of 3.30 m are the oldest sediments in the Wiek quarry and represent the lower Oxfordian (Matyja & Głowniak 2003). The middle Oxfordian consists of thick-bedded Zawozia limestones and limestones from the Jasna Góra layer, whose common thickness is about 25 m (Matyja & Głowniak 2003). Ammonites, brachiopods, and silica sponges are common in these rocks. The quarry in Ogrodzieniec is the largest outcrop within the Lower Silesian Industrial District (Skreczko & Wolny 2014).

### **Wysoka quarry**

The Wysoka quarry is located in the village of Wysoka (Silesia Province, Zawiercie County) (Fig. 2). Similarly to the Wiek quarry, it belongs to the area of Kraków-Częstochowa Upland. In the quarry profile, there are marly limestones, medium and thick-bed limestones, as well as massive limestones in which the remains of ammonites, brachiopods, bivalves, and sponges are preserved (Poulsen 1995; Skreczko & Wolny 2014). The sediments from Wysoka represent the lower and middle Oxfordian (Kieryluk 2013). Among the lower Oxfordian sediments, there are sponge limestones belonging to the Jasna Góra layers (Kieryluk 2013). The middle Oxfordian includes plate limestones with marly inserts, as well as bioherms and sponge biostromes (Kieryluk 2013). Contrary to the Wiek quarry in Ogrodzieniec, in the Wysoka quarry there are currently no sediments from the highest Callovian, although they were previously present in the quarry in the form of limestones with ferruginous ooids (Kieryluk 2013).

### **Gnieździska quarry**

The Gnieździska quarry is located in the village of Gnieździska (Świętokrzyskie Province, Kielce County) (Fig. 2). Gnieździska belongs to the Mesozoic margin of the Świętokrzyskie Mountains, which belongs to the Szydłowiec segment (Mizerski 2014). During the Jurassic period, the area of the Świętokrzyskie Mountains, like the area of the Kraków-Częstochowa Upland, was covered with an epicontinental basin (Mizerski & Orłowski 2017). The Mesozoic edge of the Świętokrzyskie Mountains is divided into north-east and south-west, to which the Gnieździska quarry belongs. The sediments of the south-west wing of the Świętokrzyskie Mountains, from the Late Jurassic period, include, among others limestones, marls, claystones and sandstones (Mizerski 2014).

The Gnieździska quarry is currently out of use as a limestone extraction facility (Fig. 3). The quarry profile is formed by yellowish limestone, representing the Callovian, as well as thin-bedded white marly limestones, which then turn into plate gray limestones, representing Oxfordian (Konon & Mastella 2001). In some places, quarry sediments create fracture zones that occur in the end parts of brachysynclines (Stupnicka 1971). Sponges are very numerous in the sediments of the Gnieździska quarry. Belemnites are also common, while ammonites and brachiopods account for a smaller proportion of fossils in this area.



**Fig. 2.** Wiek Quarry in Ogrodzieniec (photo by Nikodem Mazur).  
**Рис. 2.** Кар'єр «Век» в Огородзінцю (фото Нікодема Мазура).



**Fig. 3.** Gnieździska Quarry (photo by Nikodem Mazur).  
**Рис. 3.** Кар'єр Гнездзиська (фото Нікодема Мазура).

## **Material and Methods**

The material in the study consisted of invertebrate remains obtained from the three previously described sites. The entire material consisted of complete fossils, their fragments and prints. Information on the material from the Wiek site was obtained from an earlier study (Wszelaki 2018) and re-used in this study. The fossil material from the Wysoka was obtained from the collections of the Department of Vertebrate Ecology and Palaeontology at the University of Environmental and Life Sciences in Wrocław. The material from the Gnieździska site was collected from the quarry by the author and accompanying persons on 26 October 2019.



The material from the Wiek site consists of 251 fossils. The material from the Wysoka comprises 395 fossils. A total of 104 fossils were obtained from the Gnieździska site. The remains obtained from all sites belong to one of two types: molluscs or brachiopods.

Invertebrate remains were isolated from sedimentary rocks (mainly limestones) using a hammer, chisel, and preparation needle. Some fossils could not be completely separated from the bedrock with the tools at hand without risking damage or destruction. In these cases, they were cleaned to the extent that they could be identified and classified. Some fragments did not have the characteristics to classify them, so they were left at family or order rank.

During the collection of the material, sponge fossils were also found, but they were not classified to a lower taxonomic rank and were not included in the study material.

Molluscs are represented in the material by four systematic groups: ammonites (Ammonitida), belemnites (Belemnitida), gastropods (Gastropoda), and bivalves (Bivalvia). Their designation to the genus was based on the type, shape, and ornamentation of the shells (e.g. the formation of ribs or the shape of the rostrum). Brachiopods are represented by two orders: Rhynchonellida and Terebratulida. Their designation to genus was mostly based on the shape of the shell and their ornamentation. Only taxa occurring in the Callovian and/or Oxfordian were taken into account in the taxonomic determination. Descriptions, figures, and photos from relevant studies were used for marking (Arkell *et al.* 1957; Bieda 1966; Lehmann & Hillmer 1987; Williams 2000; Czubla *et al.* 2014). The work uses the stratigraphic table of the International Commission of Stratigraphy from January 2020.

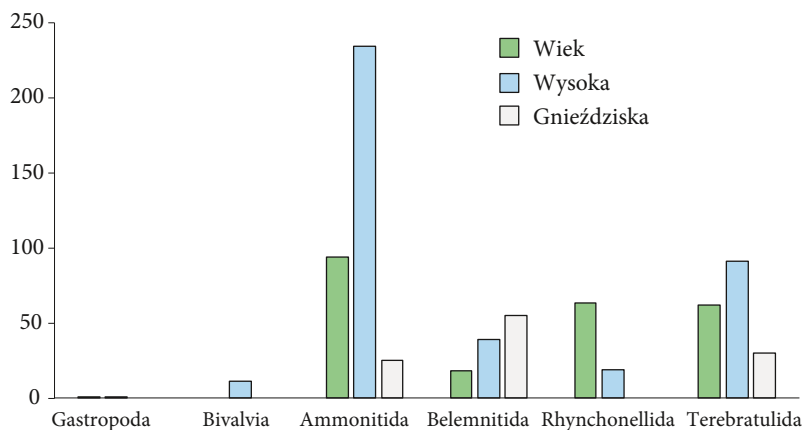
## Results

A summary of the fossils from individual taxa that were collected from the three examined sites, along with their number, is presented in Table 1. Depending on the site, it was dominated by a different group of invertebrates (Fig. 4). Molluscs dominate in the studied fossil material, and they account for 63.2% of the collected fossils. Among the molluscs, Ammonitida were the dominant group which constitute about 82% of all molluscs collected. Later in the chapter, descriptions of individual taxa will be presented, along with a description of the fossils studied. The most abundant genus among all the studied material was *Perisphinctes*, which accounted for 43.5% of all fossils assigned to the type and 30.4% of all collected fossils (Fig. 5).

Table 1. Taxonomic composition and number of fossils from the sites of Wiek, Wysoka, and Gnieździska

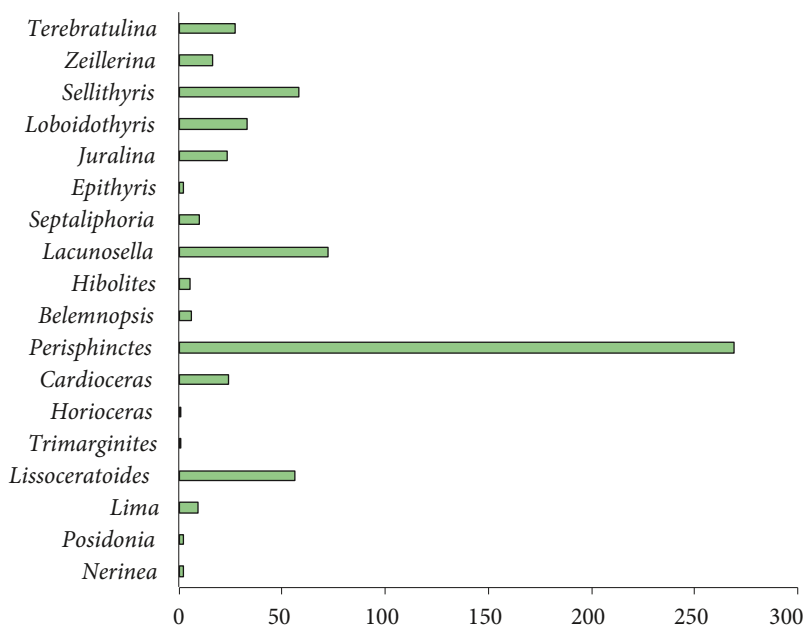
Таблиця 1. Таксономічний склад та кількість скам'янілостей з місцезнаходжень Век, Висока та Гнез-дзіска

Genus	Site		
	Wiek	Wysoka	Gnieździska
<i>Nerinea</i>	1	1	0
<i>Posidonia</i>	0	2	0
<i>Lima</i>	0	9	0
<i>Lissoceratoides</i>	16	37	3
<i>Trimarginites</i>	0	1	0
<i>Horioceras</i>	0	1	0
<i>Cardioceras</i>	0	11	13
<i>Perisphinctes</i>	78	184	9
<i>Belemnopsis</i>	0	3	3
<i>Hibolites</i>	0	2	3
<i>Lacunosella</i>	63	9	0
<i>Septaliphoria</i>	0	10	0
<i>Epithyris</i>	0	0	2
<i>Juralina</i>	23	0	0
<i>Loboidothyris</i>	0	26	7
<i>Sellithyris</i>	39	17	2
<i>Zeillerina</i>	0	8	8
<i>Terebratulina</i>	0	27	0
Total genera	6	16	9
Total fossils	238	395	110



**Fig. 4.** Comparison of the number of fossils of individual taxa on the sites studied.

**Рис. 4.** Порівняння кількості скам'янілостей з окремих таксонів на досліджуваних ділянках.



**Fig. 5.** The share of individual taxa in the studied material.

**Рис. 5.** Частка окремих таксонів у досліджуваному матеріалі.

## Phylum Mollusca

### Class Gastropoda Cuvier, 1779

#### Subclass Heterobranchia J.E. Gray, 1840

#### Superfamily Nerineoidea Zittel, 1873

#### Family Nerineidae Zittel, 1873

#### Genus *Nerinea* Deshayes, 1827

Stratigraphic range: Bajocian (Middle Jurassic)–Maastrichtian (Upper Cretaceous).

The shell is shaped like a slender turret with numerous whorls. Surface smooth or covered with two spiral rows of warts. A post with one fold present or completely smooth. Two folds present elsewhere in the inner wall of the coils. The shell can reach very large sizes.

Two *Nerinea* shells are present among the collected fossils (Fig. 6 A). One of them is from the Wiek site and the other from the Wysoka site. The shells from both sites differ in size to a large extent. The width of the shells from the Wiek site is 1 cm, and the width of the shells from the Wysoka is 2.5 cm. The whorls characteristic of this type are visible on both shells.

## **Phylum Bivalvia Linnaeus, 1758**

### **Order Ostreida Férussac, 1822**

#### **Family Posidoniidae Frech, 1909**

##### **Genus *Posidonia* Bronn, 1828**

Stratigraphic range: Silurian–Jurassic.

A thin shell with an oblique oval shape. Both shells are the same, with concentric incremental bands. Hinge edge straight and short, without teeth. External ligament.

This genus, in the form of two impressions of shells, has been found only in the material from the Wysoka (Fig. 6 B). In the imprints of the shells, incremental bands are clearly visible.

### **Order Limida Moore, 1952**

#### **Family Limidae Rafinesque, 1815**

##### **Genus *Lima* Bruguière, 1789**

Stratigraphic range: Carboniferous–present.

An almost equilateral shell, elongated anteriorly. Hinge lip almost without teeth. Small ears on the front and back of the shell. Shell slightly opened at the front. Imprint of the contracting muscle shifted towards the back of the shell. Variable ornamentation from smooth to strongly ribbed forms. Triangular internal ligament.

Nine fossils of the genus *Lima* have been found in the material from the Wysoka site (Fig. 6 C). They are fragments of shells of these clams preserved in the rock or their prints. All shells are finely ribbed. The diameter of the shells does not exceed 4 cm.

## **Class Cephalopoda Cuvier, 1797**

### **Subclass Ammonoidea Zittel, 1884**

#### **Order Ammonitida Hyatt, 1889**

##### **Family Lissoceratidae Douville, 1885**

##### **Genus *Lissoceratoides* Spath, 1923**

Stratigraphic range: upper Callovian (Middle Jurassic)–upper Oxfordian (Upper Jurassic).

Involute, smooth shell, possibly with marked lines of growth or delicate ventral-lateral ribs. Closely related to the genus *Lissoceras*.

Fossils of this type have been recorded at all three sites studied (Fig. 6 G). The shells are available in various sizes, and their diameter ranges from 1 to 4.7 cm. The shells are smooth and have no ribs.

#### **Family Oppeliidae Bonarelli, 1894**

##### **Genus *Trimarginites* Rollier, 1909**

Stratigraphic range: Oxfordian (Upper Jurassic).

A very involute and discoidal shell. Strongly triple ribbed. The internal whorls are smooth.

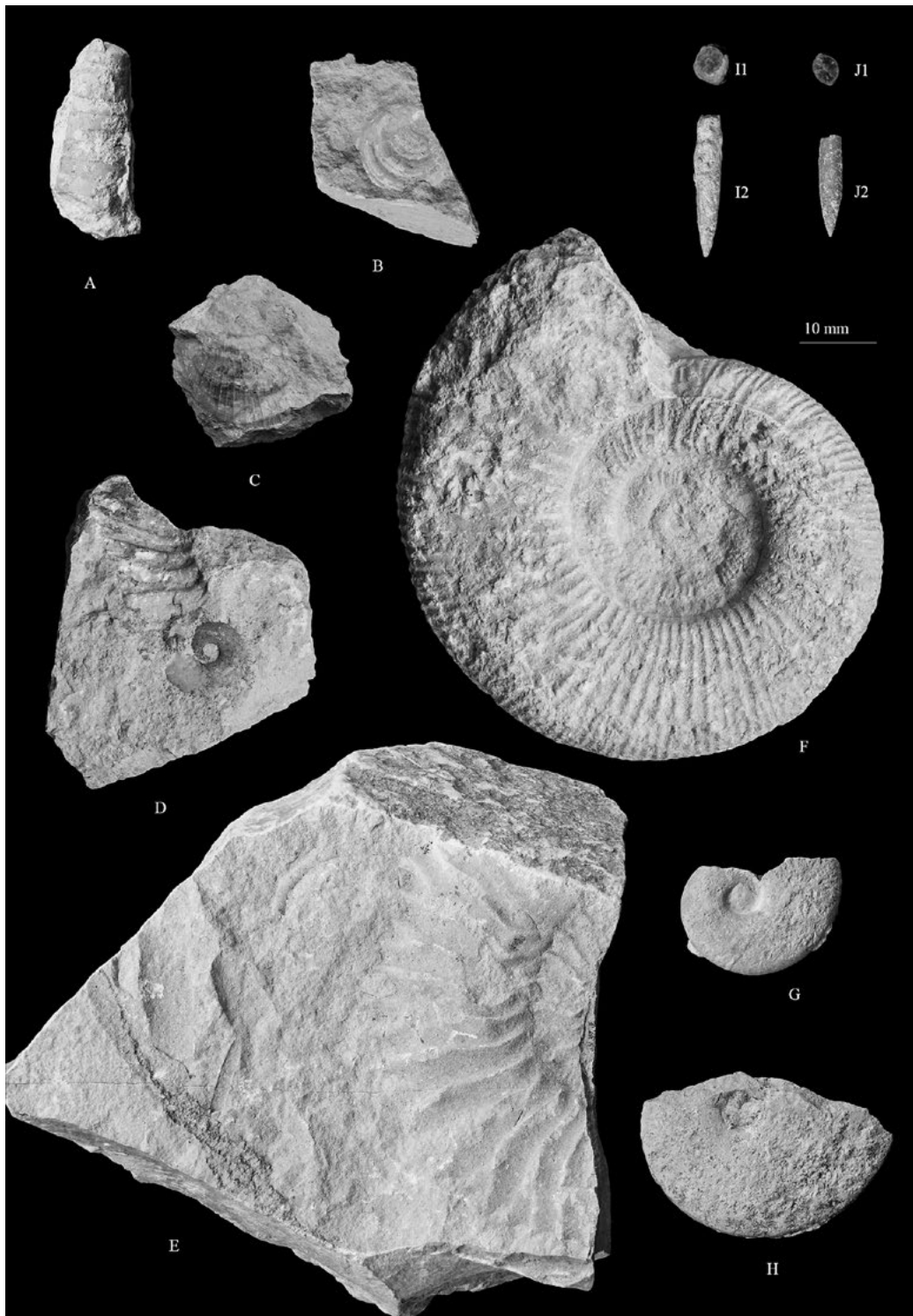
Among the studied material, there is only one shell of this type, coming from the Wysoka site (Fig. 6 H). Its height is 4.8 cm. There are faint traces of ribs on the edge of the shell.

##### **Genus *Horioceras* Munier-Chalmas, 1892**

Stratigraphic range: upper Callovian (Middle Jurassic)–lower Oxfordian (Upper Jurassic).

Shell without ribs and slats. Navel with a channel between large, pointed spines.

This genus is represented in the material by a single shell from the Wysoka site (Fig. 6 D). The diameter of the shell is 1.3 cm. Pointed spikes are visible on the shore.



**Fig. 6.** Fossils of molluscs from the studied sites: A—*Nerinea*, B—*Posidonia*, C—*Lima*, D—*Horioceras*, E—*Cardioceras*, F—*Perisphinctes*, G—*Lissoceratoides*, H—*Trimarginites*, I—*Belemnopsis* (1—alveolar view, 2—rostral view), J—*Hibolites* (1—alveolar view, 2—rostral view).

**Рис. 6.** Скам'янілі рештки молюсків з досліджених місцезнаходжень: A — *Nerinea*, B — *Posidonia*, C — *Lima*, D — *Horioceras*, E — *Cardioceras*, F — *Perisphinctes*, G — *Lissoceratoides*, H — *Trimarginites*, I — *Belemnopsis* (1 — вигляд спереду, 2 — вигляд з ростральної частини), J — *Hibolites* (1 — вигляд спереду, 2 — вигляд з ростральної частини).

## **Family Cardioceratidae Siemiradzki, 1891**

### **Genus *Cardioceras* Neumayr & Uhlig, 1881**

Stratigraphic range: Oxfordian (Upper Jurassic).

Forms involute folded. Shell ornamentation in the form of bent, forking ribs. On the ventral side, the ribs reach the keel (sharp edge).

Among the studied material, the genus *Cardioceras* appeared at the sites of Wysoka and Gnieździska (Fig. 6 E). It is the most numerous type of Ammonitid among the material collected from the Gnieździska site. At the Wysoka site, the genus *Cardioceras* appears in the form of large but incomplete prints. At the site of Gnieździska, it occurs in the form of imprints and shell fragments, the most complete of which is 6.5 cm in diameter.

## **Family Perisphinctidae Steinmann, 1890**

### **Genus *Perisphinctes* Waagen, 1869**

Stratigraphic range: Oxfordian (Upper Jurassic).

Large or very large, evolute, discoidal shell. The ribs are numerous and split in the middle of the whorls or near the ventral edge. No nodules, but constrictions are common.

This genus is the most abundant ammonite in the studied material (Fig. 6 F). In total, it accounts for about 33% of all marked fossils. Fossils of this kind occur in the form of imprints, fragments as well as complete shells. The shells occur in different sizes. Clear and dense ribs are visible on all shells, splitting at the edge of the shell.

## **Subclass Coleoidea Bather, 1888**

### **Order Belemnitida Zittel, 1895**

#### **Family Belemnopseidae Naef, 1922**

##### **Genus *Belemnopsis* Bayle, 1878**

Stratigraphic range: Bathonian–Callovian (Middle Jurassic).

Cylindrical rostrum. The abdominal furrow runs from the alveoli to the end.

The genus *Belemnopsis* was recorded at the sites of Wysoka and Gnieździska (Fig. 6 I1–I2). Among the fossils from the Wiek site there are also belemnitid rostra, but their condition does not allow for an unambiguous determination of the genus. All rostra have a characteristic cylindrical shape.

##### **Genus *Hibolites* Mayer-Eymar, 1883**

Stratigraphic range: Middle Jurassic–Lower Cretaceous.

Club-shaped rostrum. Present abdominal furrow and well-developed side lines.

The genus *Hibolites* was recorded at the sites of Wysoka and Gnieździska (Fig. 6 J1–J2). As in the case of the genus *Belemnopsis*, its presence cannot be clearly confirmed at the site of Wiek due to the extensive damage to the rostra. The specimens from the Wysoka differ significantly in size and the specimens from the Gnieździska site are of similar size. In the found specimens, a characteristic widening at the top of the shell is visible, giving a club-like shape.

## **Phylum Brachiopoda Dumèril, 1806**

### **Class Rhynchonellata Williams et al., 1996**

#### **Order Rhynchonelida Kuhn, 1949**

##### **Family Basiliolidae Cooper, 1959**

###### **Genus *Lacunosella* Wiśniewska, 1932**

Stratigraphic range: Jurassic–Cretaceous.

Biconvex, sometimes asymmetric, triangular or pentagonal shells. Thick ribs. The commissure of the shells is zig-zag. Very small foramen. Often referred to generally as ‘*Rhynchonella*.’

The genus *Lacunosella* has been recorded at the Wiek and Wysoka sites (Fig. 7 A1–A5). In the Wiek site, it is the most numerous type among the brachiopods found. Both complete shells and their fragments were found. The shells show 3 ribs on the dorsal side, which go between 2 ribs on the ventral side. The size of the shells from both sites is similar and ranges from 1.2 to 2.2 cm.

#### **Family Cyclothyrididae Makridin, 1964**

##### **Genus *Septaliphoria* Leidhold, 1920**

Stratigraphic range: Middle Jurassic–Lower Cretaceous.

Biconvex shells with prominent ribs. A zig-zag commissure is present on the shells. The ventral shell is larger, with a well-developed umbo, and a deep furrow in the middle. A circular opening is present within the palintrop.

The genus *Septaliphoria* was recorded only at the Wysoka site (Fig. 7, B1–B5). Clear ribs are visible on all shells. The length of the shells does not exceed 2.8 cm.

#### **Order Terebratulida Waagen, 1883**

##### **Family Terebratulidae Gray, 1840**

##### **Genus *Epithyris* Phillips, 1841**

Stratigraphic range: Middle Jurassic–Upper Jurassic.

The shell is large, biconvex, smooth, and pentagonal. Triangular outer hinge plates. A wide transverse strip, strongly arched. Present collar. Small hinge process.

The genus *Epithyris* was recorded only at the site of Gnieździska (Fig. 7 C1–C5). There are only two shells of this kind in the material. Their length is 1.4 cm.

##### **Genus *Juralina* Kyanssep, 1961**

Stratigraphic range: Upper Jurassic.

The shell is large, oval, smooth, and flat or biconvex. Large, exposed opening. Triangular loops present. Clearly marked hinges. Present collar.

The genus *Juralina* has only been recorded in the collection of fossils from the Wiek site (Fig. 7 D1–D5). The shells are ovoid in shape and flattened. Lines of growth are visible on the shells. Their length is in the range of 1.1–2.1 cm.

##### **Genus *Loboidothyris* Buckman, 1918**

Stratigraphic range: Middle Jurassic–Upper Jurassic.

Smooth, medium to very large shells. Round to oval. Outer hinge plates short, triangular. Present central furrow. Short collar. Low hinge process.

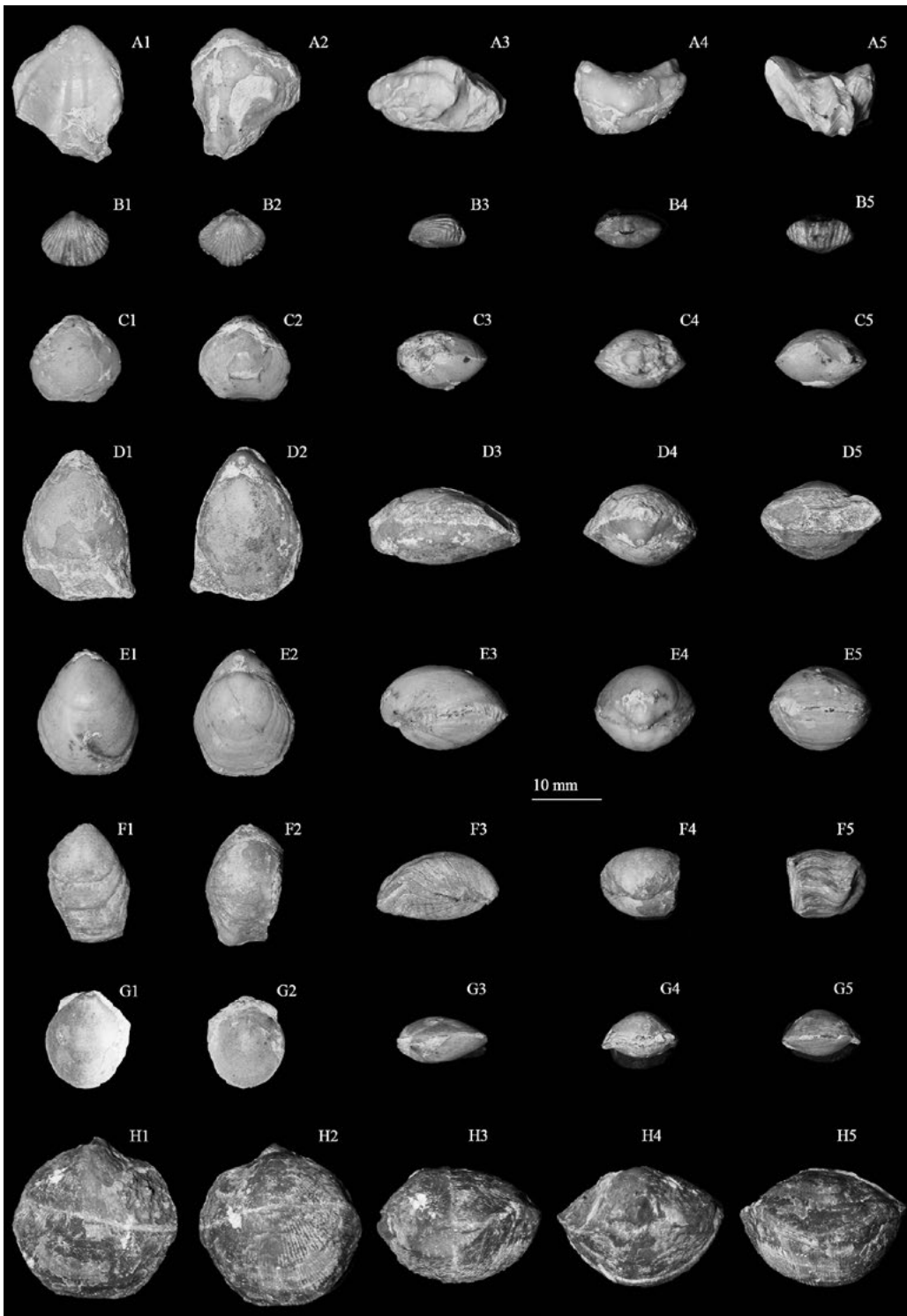
The genus *Loboidothyris* was recorded at the sites of Wysoka and Gnieździska (Fig. 7 E1–E5). All shells are oval in shape, with lines of growth visible on the shells. Their sizes are similar and are in the range of 1.3–2.2 cm.

##### **Genus *Sellithyris* Middlemiss, 1959**

Stratigraphic range: Jurassic.

Smooth, biconvex shells with a round opening. One saddle and two deep furrows are present in the middle part of the shell. A deep furrow and two saddles on both sides are visible on the dorsal shell.

The genus *Sellithyris* was recorded in all the sites studied, the most of its fossils from the Wiek site (Fig. 7 F1–F5). All found shells have a spherical shape and marked growth lines. Their sizes vary and range from 0.7 cm to 3 cm.



**Fig. 7.** Brachiopod fossils from the studied sites presented from ventral (1), dorsal (2), lateral (3), posterior (4) and anterior (5) views: A—*Lacunosella*, B—*Septaliphoria*, C—*Epithyris*, D—*Juralina*, E—*Loboidothyris*, F—*Sellithyris*, G—*Zeillerina*, H—*Terebratulina*.

**Рис. 7.** Скам'янілі рештки плечоногих з досліджених місцезнаходжень. Зображення з боків: вентрального (1), дорсального (2), латерального (3), заднього (4) переднього (5): A — *Lacunosella*, B — *Septaliphoria*, C — *Epithyris*, D — *Juralina*, E — *Loboidothyris*, F — *Sellithyris*, G — *Zeillerina*, H — *Terebratulina*.

## Family Zeilleridae Allan, 1940

### Genus *Zeillerina* Kyansep, 1959

Stratigraphic range: Upper Jurassic.

Smooth, biconvex, oblong-oval, pentagonal shell. Strongly developed hinge edge, straight to slightly curved. Present collar. Small hinge process, usually poorly developed.

The genus *Zeillerina* was recorded at the sites of Wysoka and Gnieździska (Fig. 7 G1–G5). All shells are round and flattened. The shells from the Gnieździska site are smaller than those from the Wysoka.

## Family Cancellothyrididae Thomson, 1926

### Genus *Terebratulina* D'Orbigny 1847

Stratigraphic range: Upper Jurassic–Holocene.

Small to large, oval to pentagonal, smooth or slightly ribbed, and biconvex shell.

The genus *Terebratulina* was recorded only at the site of Wysoka, where it was the most numerous type of brachiopods (Fig. 7 H1–H5). All shells are spherical in shape. The shells show delicate but dense ribbing. Their length is in the range of 0.7–2.6 cm.

## Discussion

In this work, which includes a description of marine invertebrates from three selected sites from the Middle and Late Jurassic, a total of 756 fossils have been collected, which to a greater or lesser extent may contribute to a better understanding of the world of Jurassic organisms in the territory of modern Poland.

No gastropod remains were found at the site of Gnieździska, however, research conducted in the Mesozoic border of the Świętokrzyskie Mountains (from the middle Oxfordian to Kimmeridgian) showed the presence of *Nerinea* along with other representatives of the Nerineidae family at many sites (Wieczorek 1979). These studies, however, did not take into account the site of Gnieździska, and due to the lack of evidence in the form of fossils of these snails collected from this location, the presence of this group cannot be clearly confirmed at the site of Gnieździska, although it is very likely.

Bivalve fossils have been found only in the sediments of the Wysoka quarry. In studies on Jurassic bivalves in the Kraków-Częstochowa Upland and Łęczycza, focusing on the Middle Jurassic period (from Bajos to upper Callovian), the occurrence of *Lima* and, to a lesser extent, *Posidonia*, has been proved, as well as several other genera, including *Placunopsis*, *Melarginella*, and *Pleuromya* (Pugaczewska 1986). However, none of the localities discussed in this paper were taken into account in these studies. One of the sites—Mount Żar—was located near Ogrodzieniec, where the Wiek site is located, which may suggest that there are also bivalves of one of the described types. The current results confirm the presence of at least two genus and two families of bivalves in the Wysoka. No Jurassic bivalves have been found at the site of Gnieździska.

The most numerous of the types of ammonites found was *Perisphinctes*, which was found at all three sites studied, of which at the Wysoka site it was the dominant type among the excavated remains of Jurassic invertebrates. Perisphinctidae ammonites are very important in stratigraphy because they were found only in the Middle and Upper Jurassic, and the genus *Perisphinctes* is characteristic only for the Oxfordian (Głowniak 2002). Its numerous occurrences in the Wysoka quarry and the slightly less numerous, but also high attendance in the Wiek quarry indicate the origin of most of the sediments of these two quarries from the Oxfordian period. The presence of the genus *Perisphinctes* in the profiles of the Wiek and Wysoka quarry has also been confirmed in other studies (Głowniak 2002; Barski *et al.* 2004; Wasilewska 2008; Kieryluk 2013). Perisphinctid ammonites are found on almost all the outcrops from the Oxfordian, including in Zalas, Młynka, Podłęże, Rudniki, and Morawica (Głowniak 2002; Wasilewska 2008; Jurkowska & Kołodziej 2013). One of the largest outcrops of Perisphinctid remains in Europe is located in Zawodzie near Częstochowa (Malinowska 1972). The small



share of the genus *Perisphinctes* in the material from the Gnieździska quarry indicates that some of the sediments come from the Oxfordian, but probably the sediments from the upper Callovian predominate there. Research conducted on ammonites from the Perisphinctidae family showed that these animals developed best in the shelf zone, 150–200 m deep, with sufficient reservoir ventilation and normal salinity (Malinowska 1972). A similar number of individuals from the family Perisphinctidae found in the Wysoka and the Wiek sites may suggest that in the middle and late Jurassic period similar conditions prevailed in these areas.

*Cardioceras* is also a very numerous and commonly found genus of ammonite from Jurassic. In the studied material, it was found in the Wysoka and Gnieździska quarries, but the data from the literature confirm its presence also at the Wiek site (Głowniak 2002). The Cardioceratidae along with the Perisphinctidae, Aspidoceratidae, and Haplocerata are the main families of ammonites found in Callovian and Oxfordian sediments of the Polish Jurassic (Matyja & Giżejewska 1979). *Lissoceratoides* is also a genus of ammonites that occurred in all three examined sites. It was also found in large numbers in the Zalas quarry near Kraków (Garlicka & Tarkowski 1980; Matyja & Tarkowski 1981). Additionally, at the Wysoka site, one fossil belonging to the genus *Trimarginites* and one fossil belonging to genus *Horioceras* were found. While the genera *Trimarginites* were previously found at the site Wysoka (Kieryluk 2013), there is no information on finding the genus *Horioceras* at this site. This would be the finding of a new genus of ammonite in the Wysoka. The results of other studies additionally show the presence of such genera as *Kosmoceras*, *Peltoceras*, *Quenstedtoceras*, *Taramelliceras*, *Trimarginites*, *Phylloceras*, and *Creniceras* in the Wiek quarry profile (Matyja & Głowniak 2003; Barski *et al.* 2004). In the section of the Wysoka quarry, the presence of such genera as *Glochiceras*, *Popanites*, *Creniceras*, *Euaspidoceras*, *Taramelliceras*, *Ataxioceras*, and *Idoceras* was additionally found (Wasilewska 2008; Kieryluk 2013).

Belemnites were found in all three studied sites, the most numerous of which was found in the sediments of the Gnieździska quarry. Among the Belemnite remains collected, there were very few undamaged rostra that allowed individuals to be identified by genus. On the basis of these few rostra, two types were distinguished in the material from the Wysoka and Gnieździska quarries: *Belemnopsis* and *Hibolites*. These are the types commonly found in Poland, especially from the Callovian (Pugaczewska 1961). Other studies conducted on belemnites from the Wiek quarry confirm the presence of these two types also in the open-pit mines from this site (Pugaczewska 1961). The genus *Belemnopsis* and *Hibolites* were also found in the Mesozoic border of the Świętokrzyskie Mountains, to which the Gnieździska site belongs. Damaged rostra probably also belongs to one of the two types. Apart from these two genera, the following genera were also distinguished in the Callovian and Oxfordian in Poland: *Hastites*, *Gastrobelus*, *Dactyloteuthis*, *Dicoelites*, *Duvalia*, *Rhopaloteuthis*, and *Pseudobelus* (Pugaczewska 1961).

In studies on brachiopods of Rhynchonellida, which were carried out in Oxfordian sediments in the Kraków-Częstochowa Jura, the occurrence of three genera was noted: *Lacunosella*, *Septaliphoria*, and *Monticlarella*, of which the genus *Lacunosella* accounted for over 90% of all found brachiopods from this superfamily (Wierzbowski 1970). The results of these studies are in line with those obtained from the Wiek and Wysoka quarries, which belong to the Kraków-Częstochowa Upland. Although no representatives of the order Rhynchonellida were found at the site of Gnieździska, the genera *Lacunosella* and *Septaliphoria* were found in the Oxfordian sediments of the Świętokrzyskie Mountains (Wierzbowski 1970). The genus *Sellithyris*, recorded on all three surveyed sites, is often found in the Upper Jurassic sites of the Kraków-Częstochowa Upland and, apart from the studied quarries, was also abundant at the site of Julianka near Częstochowa (Heliasz & Racki 1980). Extensive research was carried out on Upper Jurassic brachiopods from the order Terebratulida (Barczyk 1969) at the sites included in the Mesozoic margin of the Świętokrzyskie Mountains. Among the brachiopods from the Oxfordian found on the sites, studied were the genera *Nucleata*, *Epithyris*, *Goniothyris*, *Juralina*, *Loboidothyris*, *Lobothyris*, *Wattonithyris*, *Sellithyris*, *Terebratina*, *Zeillerina*, *Cheirothyris*,

*Dictyothyropsis*, and *Ismenia* (Barczyk 1969). These studies were carried out on numerous sites within the Świętokrzyskie Mountains, but the Gnieździska quarry was not included. The current research on the Gnieździska quarry may constitute a supplement to that study. In addition, the results of the research presented in Barczyk's work prove that all types of brachiopods found within the Kraków-Częstochowa Upland at the places of Wiek and Wysoka are also found at the sites of the Świętokrzyskie Mountains in Oxfordian.

The difficulty in the correct classification of brachiopods is their morphological similarity and the fact that one genus can develop many different morphotypes. For this reason, the taxonomic affiliation of the found brachiopods may be questionable. At the site in Wierzbica near Radom, which belongs to the Świętokrzyskie Mountains and represents the area of the lower Kimmeridgian (Upper Jurassic), the found brachiopods, which originally belonged to the five previously described genera of the order Terebratulida, were recognized as differently developed morphotypes of one kind — *Epithyris* (Dzik 1979). Recently, several new species of brachiopods of the genera *Craniscus* and *Rioulina*, originating from the Oxfordian sediments of the well-known Zalas site near Krakow, have also been described (Radwańska 2017). This confirms the legitimacy of conducting research not only on new paleontological sites, but also on well-researched and described sites. Despite the low importance of brachiopods in the stratigraphy, where ammonites play an important role, some species may be useful in estimating the age of Polish sediments due to their narrow range of occurrence (Wierzbowski 1970).

On the basis of the collected material, it can be concluded that the greatest generic diversity was present at Wysoka. It should be noted, however, that this site also contained the largest number of fossils collected. Nevertheless, the samples collected from each quarry are a good reflection of the invertebrate fauna that existed in the area at the turn of the Middle and Upper Jurassic. Interestingly, at each of the studied sites, a different group of invertebrates dominated in the collected paleontological material, which reflects the state of the biocenosis. In the Wiek quarry, these were brachiopods, in Wysoka—ammonites, and in the Gnieździska quarry—belemnites. This may indicate a slightly different nature of the environmental conditions represented by the sediments occurring in each of these sites. According to the conventional division, snails, clams and brachiopods dominate in the sponge limestone fraction; ammonites from the Perisphinctidae dominate in the fraction of lamellar limestones, and ammonites from the Cardioceratidae dominate in the silt-clay-marly fraction (Malinowska 1972). This statement is confirmed by the obtained results, because limestones are mainly present in the profile of the Wiek, Wysoka, and Gnieździska quarries, of which, apart from numerous limestones, a large accumulation of sponge limestones has been noticed in the Age and Gnieździska quarries. On the basis of the collected fossils, it is also possible to confirm the stratigraphy of the studied areas. The Wiek and Wysoka quarries mainly represent Oxfordian sediments, as indicated by numerous fossils of the genus *Perisphinctes*, while the Gnieździska quarry is dominated by sediments from the upper Callovian, which is indicated by a small share of the genus *Perisphinctes* and a large share of *Belemnopsis* and *Hibolites*, which are most frequently found in sediments dated Callovian.

## Conclusions

1. Among the studied material, 18 genera were distinguished belonging to 13 families within two phyla: molluscs and brachiopods.
2. The most abundant group of fossils in the entire material are ammonites, and the most abundant is the genus *Perisphinctes*.
3. On the basis of the studied invertebrate fauna, an attempt was made to reconstruct the environmental conditions and determine the state of the sea basin during the second half of the Jurassic. It was found that the fauna reflects the state of palaeobiocoenoses in the shelf zone with a shallow depth and warm water, which was inhabited by pelagic (ammonites, belemnites) and benthic (sponges, gastropods, bivalves, brachiopods) forms. The taxonomic diversity and quantitative characteristics

indicate that the palaeobiocoenoses, although slightly different from each other, existed under conditions of optimal functioning, maintaining normal food chains.

4. All recorded genera, with the exception of a single individual of the genus *Horioceras* found at the Wysoka site, were previously recorded from the Jurassic of Poland.
5. The collected material combined with data from the literature and new collections from palaeontological sites in Poland, provides information necessary for a more detailed understanding of the palaeobiology and palaeoecology of extinct organisms of the Jurassic period.

### Acknowledgements

I would like to thank Leonid Rekovets and Krzysztofa Usnarska-Talerzak for the support and substantive assistance they provided during the research and for making available professional literature. I would also like to thank Nikodem Mazur, Joanna Mielko, Bartłomiej Siemież, and Joanna Miodońska for help in collecting fossils for research.

This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors.

### References

- Arkell, W. J., W. M. Furnish, B. Kummel, A. K. Miller, R. C. Moore, O. H. Schindewolf, C. W. Wright. 1957. *Treatise on invertebrate paleontology. Part L. Mollusca 4. Cephalopoda, Ammonoidea*. Geological Society of America, 1–490.
- Barczyk, W. 1969. Upper Jurassic terebratulids from the Mesozoic border of the Holy Cross Mountains in Poland. *Prace Muzeum Ziemi*, **14**: 3–82.
- Barski, M., K. Dembicz, & T. Praszkiel. 2004. Biostratigraphy and the Mid-Jurassic environment from the Ogrodzieniec quarry. *Volumina Jurassica*, **2**: 61–68.
- Bieda, F. 1966. *Paleozoologia. Tom 1. Część ogólna. Zwierzęta bezkręgowce*. Wydawnictwa Geologiczne, Warszawa, 1–666.
- Czubla, P., W. Mizerski, E. Świerczewska-Gładysz. 2014. *Przewodnik do ćwiczeń z geologii*. Wydawnictwo Naukowe PWN SA, Warszawa, 1–292.
- Dzik, J. 1979. Some terebratulid populations from the Lower Kimmeridgian of Poland and their relations to the biotic environment. *Acta Palaeontologica Polonica*, **24**: 473–491.
- Garlicka, I., R. Tarkowski. 1980. Biostratigraphy and microfacies development of the Lower and Middle Oxfordian at Zalas near Cracow. *Bulletin de l'Academie Polonaise des Sciences. Série des Sciences de la Terre*, **28**: 59–68.
- Główniak, E. 2002. The ammonites of the family Perisphinctidae from the Picatilis Zone (lower Middle Oxfordian) of the Polish Jura Chain (Central Poland); their taxonomy, phylogeny and biostratigraphy. *Acta Geologica Polonica*, **52**: 307–364.
- Heliasz, Z., G. Racki. 1980. Ecology of the Upper Jurassic brachiopod bed from Julianka, Polish Jura Chain. *Acta Geologica Polonica*, **30**: 175–198.
- Jurkowska, A., B. Kołodziej. 2013. Taphonomic differentiation of Oxfordian ammonites from the Cracow Upland, Poland. *Paläontologische Zeitschrift*, **87**: 67–82.
- Kieryluk, O. 2013. *Bezkęgowce kopalne stanowiska Wysoka*. Master Thesis, Institute of Environmental Biology, Department of Vertebrate Ecology and Paleontology, Wrocław University of Environmental and Life Sciences, 1–55.
- Konon, A., L. Mastella. 2001. Structural evolution of the Gnieździska syncline — regional implications for the SW Mesozoic margin of the Holy Cross Mountains (central Poland). *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, **71**: 189–199.
- Lehmann, U., G. Hillmer. 1987. *Bezkęgowce kopalne*. Wydawnictwa Geologiczne, Warszawa, 1–408.
- Majgier, L., J. Badera, O. Rahmonov. 2010. Quarries in the Silesia Voivodship as touristic-recreational objects on industrial areas. *Problemy Ekologii Krajobrazu*, **27**: 267–275.
- Matyja, B. A., M. Giżejewska. 1979. Distribution of the Callovian and Lower Oxfordian ammonite faunas in Poland. *Acta Geologica Polonica*, **29**: 177–186.
- Matyja, B. A., E. Główniak. 2003. Następstwo amonitów dolnego i środkowego oksfordu w profilu kamieniołomu w Ogrodzieńcu i ich znaczenie biogeograficzne. *Tomy Jurajskie*, **1**: 53–58.
- Matyja, B. A., R. Tarkowski. 1981. Lower and Middle Oxfordian ammonite biostratigraphy at Zalas in the Cracow Upland. *Acta Geologica Polonica*, **31**: 1–14.
- Malinowska, L. 1968. Stratigraphy of the middle Oxfordian deposits in Poland (except for the Carpathian area). *Geological Quarterly*, **12**: 117–127.
- Malinowska, L. 1972. The Middle Oxfordian Perisphinctidae of Zawodzie near Częstochowa (Poland). *Acta Palaeontologica Polonica*, **17**: 167–272.

- Mizerski, W. 2014. *Geologia Polski*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 1–288.
- Mizerski, W., S. Orłowski. 2017. *Geologia historyczna*. Wydawnictwo Naukowe PWN SA, Warszawa, 1–274.
- Poulsen, N. 1995. *EFP-95 Project: The Polish middle to late Jurassic epicratonic basin, stratigraphy facies and basin history*. Ministry of Environment, Geological Survey of Denmark. DGU Data documentation no, **14**: 1–26.
- Pugaczewska, H. 1961. Belemnoids from the Jurassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, **6**: 105–290.
- Pugaczewska, H. 1965. Additional observations on the Jurassic belemnoids of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, **10**: 111–128.
- Pugaczewska, H. 1986. Bivalvia of the Polish Middle Jurassic and remarks on their paleoecology. *Acta Palaeontologica Polonica*, **31**: 27–83.
- Radwańska, U. 2007. *Podstawy paleontologii*. Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa, 1–198.
- Radwańska, U. 2017. Selected Oxfordian brachiopods from Zalas (Cracow Upland, Poland). *Acta Geologica Polonica*, **67**: 433–440.
- Skała, C., M. Hetnał. 2007. *Jura. Praktyczny Przewodnik*. Wydawnictwo Pascal, Bielsko Biała, 392.
- Skreczko, S., M. Wolny. 2014. Use of abandoned quarries on selected examples from Cracow-Czestochowa area. *Prace Komisji Krajobrazu Kulturowego*, **26**: 67–78.
- Stupnicka, E. 1976. Tectonics of Mesozoic rocks in the Southern border of the Holy Cross Mts. *Rocznik Polskiego Towarzystwa Geologicznego*, **40**: 393–410.
- Wasilewska, A. 2008. *Wymiarowanie organizmów — problem paleontologiczny i ewolucyjny*. Master Thesis, Institute of Environmental Biology, Department of Vertebrate Ecology and Paleontology, University of Environmental and Life Sciences, 1–60.
- Wieczorek, J. 1979. Upper Jurassic Nerineacean gastropods from the Holy Cross Mts (Poland). *Acta Palaeontologica Polonica*, **24**: 298–362.
- Wierzbowski, A. 1970. Stratigraphic significance of the superfamily Rhynchonellacea (Brachiopoda) in the upper Jurassic of Poland. *Acta Geologica Polonica*, **20**: 91–100.
- Williams, A. 2000. *Treatise on invertebrate paleontology: Part H. Brachiopoda. Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part) (Vol. 3)*. Geological Society of America, 1–919.
- Wszelaki, S. 2018. *Bezkregowce okresu jury stanowiska Wiek*. Master Thesis, Institute of Environmental Biology, Department of Vertebrate Ecology and Paleontology, University of Environmental and Life Sciences, 1–39.

# Geological monuments of the Middle Dnipro Region and assessment of their ecological condition

Kateryna I. Derevska<sup>1,2</sup>, Kseniia V. Rudenko<sup>1</sup>, Mariia O. Popovska<sup>2</sup>

<sup>1</sup> National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

<sup>2</sup> National University of Kyiv-Mohyla Academy (Kyiv, Ukraine)

## article info

### key words

geological natural monuments, ecological conditions, Middle Dnipro, monitoring

### correspondence to

Kateryna I. Derevska; National Museum of Natural History, NAS of Ukraine; 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01054 Ukraine;  
Email: zimkakatya@gmail.com;  
orcid: 0000-0003-4796-4715

### article history

Submitted: 29.01.2021. Revised: 20.11.2021. Accepted: 20.12.2021

### cite as

Derevska, K. I., K. V. Rudenko, M. O. Popovska. 2021. Geological monuments of the Middle Dnipro Region and assessment of their ecological condition. *GEO&BIO*, 21: 75–86. [In Ukrainian, with English summary]

## abstract

The territory of the Middle Dnipro, one of the most developed regions of Ukraine, is characterized by a high geological diversity. There is a significant number of nature reserves of different subordination in this area. The paper describes geological natural monuments, which are identified within Middle Dnipro Region. The construction of the Kaniv and Kremenchug reservoirs led to the intensification of gravitational, erosion, abrasion processes along their banks, which has worsened the state of geological natural monuments. An inventory of geological objects of the Middle Dnipro and an analysis of their ecological status are necessary for further selection and study of special areas, and scientific monitoring will provide new knowledge about geological formations, their structure and history of origin. The paper presents geological and geomorphological features of the Middle Dnipro coastal strip. The complicated geological structure and dismemberment of the territory protects natural landscapes from human intervention. It is noted that, in recent years, exogenous processes associated with regional climate change have intensified. A total of nine natural objects of different rank have been identified, which are located in the coastal zone of the Dnipro and reservoirs. The natural and anthropogenic factors that affect the state of these geological natural monuments have been identified. The monitoring revealed vulnerable locations and suggested possible means of preservation for geological monuments within the Middle Dnipro. Natural hazards that cause gravitational movements and can destroy natural objects have been revealed to be the most dangerous processes. It is emphasized that it is impossible to avoid such threats, except for preventive measures of engineering and technical nature. Among the anthropogenic hazards are the extraction of construction minerals, construction and business activities within the objects of the nature reserve fund. Conservation measures for natural geological monuments include strengthening the protection of natural objects; the arrangement of monuments with state signs and demarcation of the boundaries of protected areas; display of information boards.

© 2021 K. I. Derevska, K. V. Rudenko, M. O. Popovska; 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.

# Геологічні пам'ятки Середнього Подніпров'я та оцінка їх екологічного стану

Катерина І. Деревська, Ксенія В. Руденко, Марія О. Поповська

**Резюме.** У статті показано, що територія Середнього Подніпров'я характеризується широким геологічним різноманіттям і є одним з найбільш освоєних регіонів України. Досліджуваний регіон характеризується значною кількістю природно-заповідних територій різного підпорядкування. В роботі описано геологічні пам'ятки природи, які виділені в межах областей, що відносяться до території Середнього Подніпров'я. Будівництва каскаду Канівського і Кременчуцького водосховищ призвело до активізації гравітаційних, ерозійних, абразійних процесів вздовж берегів водойм, що погіршило стан геологічних пам'яток природи. Ревізія геологічних об'єктів Середнього Подніпров'я і аналіз їх екологічного стану є необхідними для подальшого виділення і дослідження особливих територій, а науковий моніторинг дозволить отримувати нові знання щодо геологічних утворень, їх будови і історії виникнення. У роботі презентовано геологічні і геоморфологічні особливості прибережної смуги Середнього Подніпров'я. Непроста геологічна будова і розчленованість території зберігає природні ландшафти від втручання людини. Наголошено, що в останні роки активізувалися екзогенні процеси, які пов'язані з регіональними змінами клімату. Всього виділено 9 природних об'єктів різного рангу, які знаходяться у прибережній зоні Дніпра і водосховищ, встановлено природні і антропогенні чинники, які впливають на стан геологічних пам'яток природи. Проведений моніторинг дозволив виявити уразливі локації та запропонувати можливі засоби збереження геологічних пам'яток в межах Середнього Подніпров'я. Показано що найзагрозливішими процесами є природні небезпеки, що викликають гравітаційні рухи і можуть знищувати природні об'єкти. Підкреслено, що неможливо уберегтися від таких загроз, окрім превентивних заходів інженерно-технічного характеру. Вказано, що серед антропогенних небезпек загрозливими є видобуток будівельних корисних копалин, будівництво і підприємницька діяльність в межах об'єктів природно-заповідного фонду. Підкреслено, що до заходів охорони геологічних пам'яток природи можна віднести посилення охорони природних об'єктів; облаштування пам'яток державними знаками і винесення меж охоронних територій в натурі; виставлення інформаційних щитів.

Ключові слова: геологічні пам'ятки, екологічний стан, Середнє Подніпров'я, моніторинг.

Адреса для зв'язку: К. І. Деревська; Національний науково-природничий музей НАН України; вул. Богдана Хмельницького 15 Київ, 01054 Україна; e-mail: zimkakatya@gmail.com; orcid: 0000-0003-4796-4715

## Вступ

Підґрунтям багатства країни є її природні ресурси. В останні 10-річчя в світі різко постало питання раціонального використання природних ресурсів. До них відносяться землі, еталонні геологічні розрізи, ландшафти, ліси, корисні копалини тощо. Сукупність таких ресурсів визначають як природні ресурси, порядок користування якими регулюється законом. Серед широкого списку природних ресурсів визначаються такі, що потребують консервування і охорони. Нормативна база таких дій регулюється чинними нормативними документами: Законами України «Про природно-заповідний фонд» та «Про охорону навколишнього природного середовища», Кодексом України про Надра, Постановою Кабінету Міністрів України про затвердження Порядку надання спеціальних дозволів на користування надрами.

Територія Подніпров'я характеризується широким геологічним і водночас ландшафтним розмаїттям, що сприяє економічному розвитку регіону. Центральна Україна є однією з регіонів країни, який відіграв і продовжує відігравати вагомий роль в історії, починаючи з найдавніших часів.

Одним з найбільш освоєних регіонів України вважається територія Середнього Подніпров'я. Її сучасні ландшафти формуються у результаті антропогенної і сільськогосподарської діяльності, а також житлового та промислового будівництва. Тут видобуваються корисні копалини, проводяться гідромеліоративні роботи тощо. У регіоні знаходиться велика кількість природно-заповідних територій різного підпорядкування і рангу.

Природні ландшафти Подніпров'я зазнали найбільших змін після будівництва каскаду Канівського і Кременчуцького водосховищ. Це призвело до затоплення долини Дніпра, активізації гравітаційних, ерозійних, абразійних процесів уздовж берегів.

Ревізія і аналіз екологічного стану геологічних об'єктів Середнього Подніпров'я є необхідними для подальшого виділення і дослідження особливих територій і локацій, створення геологічних парків і їх збереження. У подальшому такі дії дозволять: отримувати нові знання щодо геологічних утворень, їх будови і історії виникнення, а також проведення наукової, освітньо-просвітницької та еколого-туристичної діяльності.

**Мета роботи:** описати і проаналізувати екологічний стан геологічних пам'яток природи, які виділені в межах областей, що відносяться до території Середнього Подніпров'я.

Як відомо, поняття «пам'ятник природи» увів в науку німецький природознавець А. Гумбольдт на початку XIX ст. Це поняття він відносив до особливо цікавих природних утворень, які необхідно було зберегти. Пізніше поняття «пам'ятник природи» перенесли на цілі місцевості, а також на окремі види рослин і тварин і термін набув широкого змісту.

Автори статті дотримуються наступного визначення терміну «геологічні пам'ятки природи» (ГПП) — це унікальні об'єкти природного походження, що характеризують перебіг геологічних процесів. Вони доступні для спостереження та дослідження, а їх результати мають наукову цінність. На сьогоднішній день в Україні зафіксовано близько 640 ГПП (Kalinin & Gurskiy 2006, 2007, 2009, 2011).

Геологічною та геоморфологічною будовою Подніпров'я займаються детально починаючи з початку XX ст (Veklich 1958; Ivannikov 1966; Palienko & Kudelya 1970; Palienko 1990; Denysyk & Paliyenko 1998). Стратиграфія, тектоніка, геологічні і геоморфологічні особливості описані у багатьох наукових працях (Yevtushenko 2003; Tustanovska 2011; Derevska *et al.* 2018; Derevska & Pylypchuk 2018; Popova *et al.* 2018).

Питання геоморфологічних, геологічних та ландшафтних границь Середнього Подніпров'я на сьогодні залишається дискусійним. Територію Середнього Подніпров'я в межах частин Київської, Черкаської, Полтавської та Кіровоградської областей, прилеглих до акваторій Канівського, Кременчуцького та верхів'їв Кам'янського (колишнього Дніпродзержинського водосховищ) до гирла р. Ворскли обґрунтував В.В. Нікіфоров<sup>1</sup>. Більшість дослідників кінця XX початку XXI ст. вважають, що Середнє Подніпров'я охоплює прибережні смуги Кременчуцького і Канівського водосховищ. Вони розміщені в середній течії р. Дніпра на лівобережжі від м. Переяслава до м. Кременчука. На правобережжі — від м. Ржищева до м. Чигирин. Тому у роботі розглядаються особливі (виняткові чи унікальні) геологічні утворення, які виходять на поверхню чи відслонюються у прибережній смузі середньої течії Дніпра та його водосховищ. Кожна область є винятковою, і в кожній з них є свої геологічні об'єкти, які потребують особливого ставлення, моніторингу і наукового супроводу.

### **Геоморфологічні особливості прибережної смуги Середнього Подніпров'я**

Головною водною артерією регіону є р. Дніпро, яка поблизу Канівських гір змінює свій напрямок з субмеридіонального на південно-східний. Долина р. Дніпро має асиметричну будову — лівий берег тягнеться хвилястою рівниною на відстань близько 25 км і є низовинним, а правий схил піднімається над руслом і має високи береги. У межах Середнього Подніпров'я виділяються два водосховища, які сильно впливають на ландшафт і його зміни.

Кременчуцьке водосховище було сформовано у 1961 р. Довжина берегової лінії складає близько 800 км, береги урвисті, високі (відносні висоти 30–40 м, іноді до 100 м), розчленовані численними ярами і балками.

<sup>1</sup> Никифоров, В.В. 2010. Структурна організація біогеоценозів і біогідроценозів Середнього Придніпров'я (відновлення, охорона та раціональне використання) на основі комплексного аналізу даних фізико-географічного, геоботанічного, ґрунтового і зоогеографічного районування. Автореферат дисертації доктора біологічних наук. Дніпропетровськ, ДНУ ім. О. Гончара, 1–43.

Канівське водосховище було сформовано у 1976 р. Довжина берегової лінії складає понад 400 км. Лівий берег пологий, а правий — стрімкий, урвистий, розчленований численними ярами (відносні висоти часто перевищують 100 м).

Завдяки складній геологічній будові і розчленованості активними сучасними екзогенними процесами територія Середнього Подніпров'я не зазнала значної антропогенної трансформації, що, у свою чергу, сприяло збереженню природних ландшафтів. Останніми роками активізувалися екзогенні процеси, які пов'язані з регіональними змінами кліматичних умов, що проявляється у раптових зливах, буревіях і різкій зміні добової температури протягом року (наприклад, від -2 до +20 навесні). У зв'язку з цим поступово змінюється кількість відслонень у корінних схилах, відкривають нові елементи геологічної будови в межах Середнього Подніпров'я. Змінюється зображення осадових відкладів, які виступають у відслоненнях берегів водосховищ чи у прилеглих ярах та балках. Завдяки таким процесам геологи отримують нові дані, що у свою чергу дозволяє будувати сучасні моделі геологічного розвитку Центральної частини України.

У геологічному сенсі територія Київської області знаходиться в межах Бузько-Росинського мегаблоку (МБ) Українського щита (УЩ) і його північно-східного схилу та Дніпровсько-Донецької западини. Територія має двоярусну будову, де нижній ярус складений докембрійськими утвореннями кристалічного фундаменту, верхній — осадовими мезозойськими та кайнозойськими відкладами. Найпоширенішими на території області є ультраметаморфічні гранітоїдні комплекси — неоархейський тетіївський, звенигородський та уманський палеопротерозойські.

Особливістю геологічної будови території, з наукової точки зору, є наявність гляціодислокацій.

Найбільш поширеними на території області є четвертинні відклади. Вони представлені алювіальними пісками, суглинками та лесовидними сугинками, які повністю перекривають дочетвертинні утворення і відсутні лише в долинах річок, схилах крупних балок та в місцях інтенсивної ерозії.

### **Характеристика геологічних пам'яток Середнього Подніпров'я в межах Київської області**

Природно-заповідний фонд (ПЗФ) Київської області незначний за площею. Близько половини площі області знаходиться у Лісостеповій зоні, а інша частина в межах Полісся. Від загальної площі Київської області території ПЗФ становлять 4 %; це значення одне з найнижчих, якщо порівнювати з іншими областями нашої країни. Найвідомішим об'єктом даної області в межах Середнього Подніпров'я є Канівський природний заповідник, до якого входить ландшафтний заказник «Тарасів обрій».

Взагалі, у Київській області нараховується 193 об'єкти ПЗФ: 170 територій місцевого значення, 96 заказників, 61 пам'ятка природи, 23 території загальнодержавного значення, 17 заповідних урочищ, 14 парків-пам'яток, 2 регіональні парки та 2 національні парки, 1 біосферний заповідник (Kalinin & Gurskiy 2007; Kalinin & Gurskiy 2011; Vasylyuk *et al.* 2012). Загальна площа всіх об'єктів складає 112895,67 га. Серед існуючих геологічних пам'яток, які представлені нижче у таблиці (табл. 1), жоден не розміщений у прибережній смузі середньої течії Дніпра і тому не потрапляє до нашого списку моніторингу та аналізу екологічного стану. Оскільки Регіональний ландшафтний парк (РЛП) «Трахтемирів» тільки частково знаходиться на території Київської області, а друга, більша його частина, розміщена на території Черкаської області, розглядати цю територію будемо, як ПЗФ Черкаської обл.



Таблиця 1. Геологічні пам'ятки Середнього Подніпров'я в межах Київської області (за матеріалами (Kalinin & Gurskiy 2011; Krochak & Menasova 2011, Vasylyuk et al. 2012))

Table 1. Geological monuments of the Middle Dnipro Region within Kyiv Oblast (based on materials after Kalinin & Gurskiy 2011; Krochak & Menasova 2011, Vasylyuk et al. 2012)

Назва	Розташування	Значення
Білогородський горб	Бучанський район, с. Білогородка	Пам'ятка місцевого значення
Відслонення Богуславських гранітів	Обухівський район, м. Богуслав	Пам'ятка місцевого значення
Змієві вали	Бучанський район, м. Макарів	Пам'ятка місцевого значення
Криниця святого Георгія	Бориспільський район, с. Горбані	Пам'ятка місцевого значення
Ново-Петрівський геологічний розріз	Вишгородський район, с. Нові-Петрівці	Пам'ятка місцевого значення
Щербакі	Білоцерківський район	Пам'ятка місцевого значення

### Характеристика геологічних пам'яток Середнього Подніпров'я в межах Черкаської області

Вважається, що основними факторами рельєфоутворення в межах Канівського Подніпров'я були незначні вертикальні рухи земної поверхні, діяльність льодовика, флювіогляціальних процесів та робота поверхневих вод. Основними елементами рельєфу є горбиста височина, ерозійно-аккумулятивний рельєф долини Дніпра, заплава, надзаплавні тераси р. Дніпро (зокрема, четверта дислокована надзаплавна тераса), яри та балки.

Головним місцевим підняттям є Канівські гори, серед яких виділяється Мар'їна гора, Скіфське городище, Тарасова гора. Канівські гори поділяються на Трахтемирів-Бучацьке та Канівське підняття.

Площа ПЗФ Черкаської області менша, ніж Київської; вона становить 63117,55 га. Показник заповідності Черкащини низький — 2,9 %. За показниками ПЗФ регіон посідає 22 місце серед усіх областей України (Kalinin & Gurskiy 2007; Kalinin & Gurskiy 2011; Konovalenko & Karastan 2006). Велика площа заповідних об'єктів зумовлена наявністю Канівського заповідника, а також національного парку «Білозерський» та регіонального «Трахтемирів» (табл. 2).

Таблиця 2. ГПП Середнього Подніпров'я в межах Черкаської обл. (з використанням матеріалів (Konovalenko & Karastan 2006; Kalinin & Gurskiy 2007; Zosimovich 2011; Krochak & Menasova 2011; Derevska et al. 2018; Derevska & Pylypchuk 2018))

Table 2. Geological monuments of the Middle Dnipro Region within Cherkasy Oblast (after Konovalenko & Karastan 2006; Kalinin & Gurskiy 2007; Zosimovich 2011; Krochak & Menasova 2011; Derevska et al. 2018; Derevska & Pylypchuk 2018)

Назва	Розташування	Юридичний статус
Березняківський кар'єр	Смілянський район, с. Березняки	Пам'ятка місцевого значення
Великий курган	Корсунь-Шевченківський район, с. Моринці	Пам'ятка місцевого значення
Веселий шпиль	Канівський район, с. Трахтемирів	Пам'ятка місцевого значення
Гора Могура	Корсунь-Шевченківський район, с. Хильки	Пам'ятка місцевого значення
Городище	Золотоніський район, с. Кропивна	Пам'ятка місцевого значення
Городищенське відслонення іризуючих анортозитів	Городищенський район	Пам'ятка місцевого значення
Заводищанські куполи	Канівський район, с. Пекарі	Пам'ятка місцевого значення
Звенигородські конгломерати	м. Звенигородка	Пам'ятка місцевого значення
Канівські діапіри	Канівський район, с. Хмільна	Пам'ятка місцевого значення
Канівські куести	Канівський район, м. Канів	Пам'ятка місцевого значення
Канівські луски	Канівський район	Пам'ятка місцевого значення
Козацькі могили	Корсунь-Шевченківський район, с. Виграїв	Пам'ятка місцевого значення
Відслонення пісковиків сеноманського ярусу в Маріїнському яру	Стратиграфічна пам'ятка, м. Канів	Пропонується, не оформлений
Відслонення трахтемирівських пісковиків	Стратиграфічна пам'ятка, біля с. Бучак, Канівський район	Пропонується, не оформлений
Канівські гори	м.Канів	Заповідне урочище місцевого значення
РЛП «Трахтемирів»	Геоморфологічна, стратиграфічна, тектонічна пам'ятка, на межі Київської і Черкаської областей.	Регіональний ландшафтний парк
Мошногірський кряж	В межах Черкаського і Городищенського районів	Заказник загальнодержавного значення

В межах РЛП «Трахтемирів» існує значна кількість геологічних пам'яток, серед яких виділено і заповідні урочища: «Урочище Монастирок», «Великі валки», «Чернече», «гора Лисуха», «Григорівські горби», «Свизір», «Веселий шпиль», «Костівщина», «Рожина криниця» (Krochak & Menasova 2011; Derevska *et al.* 2018; Derevska & Pylypchuk 2018).

На сьогоднішній день на території Черкаської області знаходиться 531 природно-заповідний об'єкт: 223 заказника, 193 пам'ятки природи, 58 парків-пам'яток, 52 заповідні урочища. За рахунок розорювання земель на території ПЗФ розподіл об'єктів є нерівномірним. Геологічні пам'ятки природи, їх категорію і юридичний статус наведено у таблиці 2.

*Канівські дислокації.* Важливе наукове значення має геологічна будова Канівських гір, які визначаються як гляціодислокації (рис. 1). Генезис даної структури остаточно не з'ясований. Стратотипічні розрізи віком від нижнього еоцену до міоцену, які знаходяться в межах Канівських гір, використовуються у стратиграфічних схемах України. В межах Канівських дислокацій відслонюються осадові відклади, які дозволяють відновити етапи розвитку Землі від палеогену до неогену.

Стрімкі пасма розділені сідловинами, завітчані реліктовим різнотрав'ям терас, куполоподібні шпилі, круті схили, вкриті пралісами і чагарниками, глибокі яри. У відкладах цих гір помічена велика кількість скам'янілостей. Завдяки Канівському природному заповіднику збережений та вивчається тваринний і рослинний світ лісостепової зони.

*Регіональний ландшафтний парк «Трахтемирів»* на сьогоднішній день займає територію сучасного Трахтемирівського півострова, розташований на межі Київської та Черкаської області. Площа становить біля 100 км<sup>2</sup>.



**Рис. 1.** Канівські дислокації. Відслонення порід у стінках ярів .

**Fig. 1.** The Kaniv dislocations. Outcrops of rocks in walls of ravines.



**Рис. 2.** Регіональний ландшафтний парк «Трахтемирів». Відслонення дислокованих відкладів осадового чохла.

**Fig. 2.** Trakhtemir Regional Landscape Park. Outcrops of dislocated deposits of the sedimentary cover.



**Рис. 3.** Відслонення порід палеогену у межах ландшафтного заказника «Гора Пивиха»

**Fig. 3.** Outcrops of Paleogene rocks in the landscape sanctuary 'Mount Pyvykha'.

Геологічна будова виняткова, особливою є дислокованість відкладів осадового чохла, які зім'яті у складки і зібрані у структури (рис. 2). У будові геологічного розрізу території приймає участь потужна осадова товща. У складі цієї товщі наявні юрські, крейдові, тріасові, палеогенові, неогенові та четвертинні відклади.

Маючи таку дивовижну геологічну будову, територія РЛП містить безліч геологічних пам'яток. Зустрічаються глиби пісковиків, які мають химерні форми.

### ***Характеристика геологічних пам'яток Середнього Подніпров'я в межах Полтавської області***

Полтавська область розташована у центральній частині Лівобережної України, в межах лісостепової зони. За характером рельєфу територія області є невисокою хвилястою рівниною з абсолютними відмітками від 170–190 м на північному сході і до 60–100 м на південному заході, яка широкими терасами полого знижується до долини р. Дніпро. В геологічній будові області беруть участь докембрійські, палеозойські, мезозойські, і кайнозойські утворення.

ПЗФ Полтавської області набагато більший у порівнянні з раніше згаданими Київською та Черкаською областями. Показник заповідності Полтавщини становить 4,95 %, а загальна площа об'єктів ПЗФ сягає близько 143 тис. га.

Для області налічується 391 об'єкт ПЗФ, з них 361 об'єкт місцевого значення, а 30 — загальнодержавного. Серед цих об'єктів виділяють: 178 заказників, 137 пам'яток природи, 48 заповідних урочищ, 17 парків садово-паркового мистецтва, 5 регіонально-ландшафтних парків та 3 дендрологічних парки (Kalinin & Gurskiy 2011). Геологічні пам'ятки природи наведено у таблиці (табл. 3).

На лівобережжі регіону в межах Сулинської затоки розташований Національний природний парк (НПП) «Нижньосульський», а також визначаються різні за розміром острови; пагорби з відслоненнями давніх ґрунтів і викопними рештками (наприклад, гора Пивиха); солончаки тощо.

Таблиця 3. ГПП Середнього Подніпров'я в межах Полтавської області (з використанням матеріалів з: Kalinin & Gurskiy 2011)

Table 3. Geological monuments of the Middle Dnipro Region within Poltava Oblast (after Kalinin & Gurskiy 2011)

Геологічна пам'ятка	Категорія об'єкту	Охоронний статус
Кам'яні потоки, Кременчуцький район, с. Кам'яні потоки	Петрографічна пам'ятка	Пам'ятка природи місцевого значення.
Келебердинське відслонення гранітів, Кременчуцький район, с. Келеберда	Петрографічна пам'ятка	Пам'ятка природи місцевого значення.
Чекалівський кар'єр, відслонення в кар'єрі, Кременчуцький район, с. Чекалівка	Петрографічна пам'ятка	не оформлений
Гора Пивиха, смт. Градизьк, Глобинського району, с. Максимівка Кременчуцького району	Гляціологічна, геоморфологічна, тектонічна пам'ятка	Ландшафтний заказник місцевого значення, геологічна пам'ятка.
Скеля «Гранітний Репер», м. Кременчук	Петрографічна і геокультурологічна пам'ятка	Ландшафтний заказник місцевого значення, геологічна пам'ятка.

Серед названих ГПП області найбільш видатним можна вважати Ландшафтний заказник «Гора Пивиха», який знаходиться на березі Кременчуцького водосховища (рис. 3). Площа гори складає приблизно 140 га. Статус надано у 1994 році.

Гора представлена двома горбами, ці горби близькі за формою та простяганням, вони складені породами палеогену, перекритими четвертинними породами різного генезису. Висота пагорбів становить 168 і 160 м. Якщо подивитися на будову, то можна виділити дві крупні ділянки. Одна з них складена моренними відкладами, а друга складена водно-льодовиковими піщано-глинистими відкладами. У розрізі гори присутні глина, мергель, пісок, гіпс. Гора, особлива і тим, що у її відкладах було знайдено рештки викопних рослин і великих зниклих тварин, які зберігаються у багатьох музеях і приватних колекціях.

Проведений аналіз опублікованої літератури і геологічних карт території Середнього Подніпров'я дозволяє виділити унікальну локацію, яка зберігає найбільшу кількість природоохоронних територій геологічного спрямування і приурочена до схилів Дніпра в межах Канівського Подніпров'я.

### Оцінка екологічного стану ГПП Середнього Подніпров'я

Екологічний стан ГПП — це набір відомостей щодо екологічної ситуації в межах природного об'єкту і навколо нього (Gadetska & Kuzmich 2015). Щоб оцінити екологічний стан ГПП, необхідно виявити чинники, що змінюють, забруднюють чи знищують заповідні території.

Для аналізу екологічного стану ГПП Середнього Подніпров'я нами було, по-перше, в межах регіону виділено природні об'єкти з геологічною складовою, які мають природоохоронний статус або претендують на такий. Всього разом для трьох областей виділено 9 природних об'єктів різного рангу (РЛП, заповідник, пам'ятка природи), які знаходяться у прибережній зоні Дніпра або на узбережжі Канівського і Кременчуцького водосховищ. А також встановлено чинники (природні і антропогенні), що у різній мірі впливають на екологічну ситуацію в межах ГПП. На кінець, проведено оцінювання небезпек за рівнем впливу на стан природних об'єктів (табл. 4, 5).

Для визначення екологічного стану вибраних ГПП було проаналізовано вплив на геологічні об'єкти виділених природних і антропогенних чинників (Zosimovich 2011; Krochak & Menasova 2011). Аналіз дозволив виявити уразливі локації та запропонувати можливі засоби збереження ПЗФ в межах Середнього Подніпров'я.

У підсумку маємо відповідний бал, оцінку і висновок щодо екологічного стану ГПП: 32–24 бали — добрий; 23–18 балів — задовільний; 16–8 балів — незадовільний.

**Таблиця 4. Оцінювання небезпек за рівнем впливу на стан ГПП природних чинників**  
**Table 4. Danger assessment by the impact of natural factors on the state of geological natural monuments**

Природні чинники		Показники оцінки	Бали
Процеси	Загрози		
Регіональні зміни клімату	Посуха, обводнення, зливи тощо	Не впливають	4
		Частково впливають	3
		Впливають	2
		Знищують	1
Дія поверхневих і підземних вод	Гравітаційні процеси (зсуви, обвали тощо)	Відсутні, незначні прояви	4
		Зсуви, обвали	3
		Знищення часткове	2
		Знищені повністю	1
Завали деревами, чагарникові зарості. Дикі тварини	Непрохідні яри, хащі, чагарники тощо. Знищення дерену, трави	Рослинність відсутня	4
		Частково заростають, помірне закриття об'єкту рослинністю	3
		Заростають інтенсивно, частково знищується тваринами	2
		ГПП повністю зникли у чагарниках і деревах	1
Уразливість порід відслонень	Залежність від петрографічного складу порід	Не уразливі, стійкі до зовнішніх процесів (кристалічні породи)	4
		Частково уразливі, слабо руйнуються, вивітрюються, піддаються гравітаційним процесам (пісковики, аргіліти)	3
		Уразливі, частково руйнуються і розмиваються поверхневими і підземними водами (мергель, глина)	2
		Сильно уразливі, розмиваються і руйнуються поверхневими і підземними водами (пісок, лес, суглинки)	1

**Таблиця 5. Оцінювання небезпек за рівнем впливу на стан ГПП антропогенних чинників**  
**Table 5. Danger assessment by the impact of anthropogenic factors on the state of geological natural monuments**

Антропогенні чинники		Показники оцінки	Ранг
Процеси	Загрози		
Будівництво в межах чи поблизу ПЗО, підприємницька діяльність тощо	Сміття, захаращення відвалами, паркани	Чисті, доглянуті	4
		Частково засмічені	3
		Смітники, недоглянуті	2
		Непрохідні, закинуті	1
Видобуток будівельних корисних копалин	Знищення цілісності геологічного об'єкту, викопних решток (особливо для палеонтологічних пам'яток)	Не видобуваються	4
		Частковий видобуток місцевими	3
		Незаконний видобуток	2
		Знищуються повністю	1
Вирубка лісу, знищення рослин, відсутність планування засаджень	Руйнування схилів, гравітаційні процеси (зсуви, обвали тощо)	Відсутні	4
		Не впливає	3
		Частково впливає	2
		Руйнуються відслонення	1
Доступність, наявність доріг, розвинута інфраструктура	Можливість проведення наукової охоронної чи іншої діяльності	Легкодоступні, розвинуті дороги	4
		Незначні завали, дороги є тільки частково	3
		Непрохідні ділянки. Доступно в окремі пори року, інфраструктура слабо розвинута	2
		Непрохідні, завалені зсувами та обвалами, жодної інфраструктури	1

### **Аналіз екологічного стану ГПП в межах Канівських гір**

ГПП в межах Канівського заповідника використовуються переважно як науково-дослідницькій і освітньо-пізнавальній об'єкти. Для природних пам'яток визначаються наступні загрози від дії природних і антропогенних процесів. В межах заповідної території проводяться відповідні природоохоронні заходи і контролюється рекреаційна діяльність, тому вплив антропогенних чинників на дану територію і об'єкти ПЗФ незначний. Однак проблему

становлять будівництва котеджів і парканів поблизу охоронної території, що погіршує доступ до ГПП, створює стихійні смітники, захаращення під'їзду.

Стратиграфічні пам'ятки природи в межах Канівських гір представлені у вигляді вертикальних розрізів на схилах ярів. Найбільш загрозливими серед природних процесів для них виступають гравітаційні, що викликані роботою підземних вод. Більшість стратотипів (повний стратиграфічний розріз одного віку чи границя двох різновікових товщ) зазнають зсувів, заростають рослинами і повністю задерновані, а, отже, втрачають свою цінність і унеможливають проведення наукових досліджень і кореляцію відкладів. Така природна ситуація змушує науковців шукати так звані парастратотипи (подібні розрізи). Так для канівського регіону було визначено парастратотип поблизу с. Трахтемирів.

Канівський заповідник має розвинуту інфраструктуру і відносну доступність до об'єктів спостереження.

Названі факти (відповідно до представлених таблиць 4, 5) дозволяють оцінити екологічний стан Канівського заповіднику і ГПП в його межах, як задовільний (23 бали).

### ***Аналіз екологічного стану ГПП в межах РЛП «Трахтемирів»***

Для РЛП «Трахтемирів», який, у цілому, є винятковим геологічним об'єктом, де кожне нове відслонення може претендувати на природоохоронний статус, і використовується комплексно, визначаються наступні загрози від дії природних і антропогенних процесів.

Серед наслідків, які впливають на екологічний стан ГПП в межах РЛП «Трахтемирів», виділяються: 1) висока лісистість ярів і балок (не проводяться відповідні заходи, вибіркові санітарні вирубки, очищення об'єктів від мертвої деревини тощо); 2) присутність великих диких тварин (олень, кабан, косуля, бобер) і, як наслідок, знищення дернини і деревостану (не проводяться відповідні заходи, висадка рослин, особливо уздовж берегової лінії); 3) вітрова і водна ерозія ґрунтів і схилів, руйнування ГПП вздовж берегової лінії Канівського водосховища (за відсутності хвилеломів чи інших захисних споруд) і, як наслідок 4) розмив схилів, замулення і змив у водосховище особливо важливих, з наукової точки зору, викопних решток юри, крейди, палеогену і неогену (відсутність захисних споруд і, як наслідок, формування нової яружної системи; руйнування ландшафту) («Санітарні правила в лісах України» (затверджено Кабміном України 27 липня 1995 р. № 555); «Правила поліпшення якісного складу лісів» (затверджено Кабміном України 12 травня 2007 р. № 724); «Порядок спеціального використання лісових ресурсів», (затверджено Кабміном України 23 травня 2007 р. № 761)).

Необґрунтовано високі рекреаційні навантаження на територію РЛП «Трахтемирів», сприяють зростанню негативного впливу на навколишнє середовище. Головними наслідками нерегульованої діяльності є витоптування, вирубування і пошкодження деревостану, випалювання трави, забруднення окремих ділянок сміттям і мастилом, зростання транспортного навантаження.

Проведення наукової, охоронної чи іншої діяльності практично неможливе. Непрохідні ділянки, шляхи завалені зсувами та обвалами, відсутній берег і окремі ГПП доступні навесні і частково восени, інфраструктура не розвинута. В межах РЛП «Трахтемирів» не було знайдено жодних слідів і позначок об'єктів ПЗФ, які за документами належать до державного кадастру, отже складно визначити місцезнаходження зареєстрованих об'єктів.

Названі факти дозволяють оцінити екологічний стан РЛП «Трахтемирів» і ГПП в його межах, як незадовільний (18 балів).

### ***Аналіз екологічного стану ГПП в межах ландшафтного парку «Гора Пивиха»***

Ландшафтний парк «Гора Пивиха» вважається унікальним геоморфологічним, тектонічним і палеонтологічним природним пам'ятником і, відповідно, переважно науковим і освітнім об'єктом досліджень. Вивчення палеонтологічних решток, літологічних і мінералогічних особливостей осадових порід неогену і четвертинного періоду надає багато інформації науковцям для палеогеографічних, тектонічних та історико-геологічних реконструкцій.

Після утворення Кременчуцького водосховища, гора Пивиха кожен рік зазнає значного руйнування. Серед природних процесів загрозу становлять гравітаційні, внаслідок чого формуються великі тіла зсувів, які частково заростають чи повністю задерновані. Викопні рештки вимиваються з розрізів і замулюються у зрізу води чи переносяться на глибину водосховища. Добратися до відслонень вздовж берегової лінії можливо тільки навесні, а майже вертикальні схили висотою до 100 м слабо доступні для пересування і досліджень.

Природоохоронна територія зазнає рекреаційного навантаження, хоча і частково урегульованого. Протягом весняно-осіннього сезонів тут відбуваються різні фестивалі, форуми, наукові конференції з екскурсіями, а також всеукраїнські спортивно-туристичні заходи. Така діяльність сприяє зростанню негативного впливу на об'єкти ПЗФ. Головними наслідками такої антропогенної діяльності є витоптування рослин, руйнування цілісності дерну, пошкодження деревостану, випалювання трави, засмічення, зростання транспортного навантаження.

Інфраструктура в межах даного природоохоронного об'єкту розвинута, присутні державні знаки, вказівники, винесені границі у природі.

Названі факти дозволяють оцінити екологічний стан ГПП як задовільний (23 бали).

### **Аналіз екологічного стану ГПП поблизу м. Кременчук**

Нижче представляємо характеристику екологічного стану ГПП, які знаходяться поблизу м. Кременчук і виходять на берег Кременчуцького водосховища — це ландшафтний заказник місцевого значення, геологічна пам'ятка природи Скеля «Гранітний Репер», Келебердинське відслонення гранітів, Кам'яні потоки. Названі природні утворення вважається винятковими петрографічними пам'ятниками і є переважно науковими об'єктами досліджень.

Названі ГПП є майже не уразливими до кліматичних змін і стійкими до зовнішніх геологічних процесів, оскільки складені щільними кристалічними породами (гранітоїди, гнейси, мігматити). Виключення може становити робота хвиль водосховища.

Рекреаційна діяльність в межах пам'яток регульована і не впливає на стан об'єктів. Інфраструктура в межах даного природоохоронного об'єкту розвинута, присутні державні знаки.

Названі факти дозволяють оцінити екологічний стан ГПП поблизу м. Кременчук, як добрий (26 балів).

### **Висновки**

Аналіз екологічного стану ГПП Середнього Подніпров'я свідчить про наступне:

- 1) ГПП мають різний екологічний стан: «не задовільний» (РЛП «Трахтемирів»), «задовільний» (ЛП «Пивиха», Канівський заповідник) і «добрий» (група ГПП, які знаходяться поблизу м. Кременчук і виходять на берег Кременчуцького водосховища);
- 2) найбільш загрозливими процесами, які впливають на стан природних пам'яток, є природні небезпеки, особливо наслідки дії поверхневих і підземних вод. Вони викликають гравітаційні рухи (зсуви, обвали, селі тощо), які можуть повністю знищити природні об'єкти. Головна проблема у тому, що неможливо уберегтися від таких загроз, окрім превентивних заходів інженерно-технічного характеру: берегоукріплювальні роботи, будівництво хвилеломів, дренажних систем, опірних стін тощо;
- 3) серед антропогенних небезпек загрозливими можна вважати видобуток будівельних корисних копалин (пісок, глина, суглинок, пісковик тощо), а також будівництва в межах чи поблизу об'єктів ПЗФ, підприємницька діяльність тощо;
- 4) до заходів охорони ГПП від таких загроз можна віднести: посилення охорони природних об'єктів; облаштування пам'яток державними знаками і винесення меж охоронних територій в природі; виставлення інформаційних щитів, що також сприятиме популяризації і виховуванню серед населення екологічної свідомості.

## References

- Denysyk, G. I., E. T. Paliyenko. 1998. Kaniv mountains. *Ukrainian Geographical Journal*, 4: 54–57. [In Ukrainian]
- Derevska, K. I., O. M. Pylypchuk. Ecological state and prospects of the development of the regional landscape park “Trakhtemyriv”. *Zbirnyk Naukovykh Prats Ukrainian DHRI*, 1–2: 46–57. [In Ukrainian]
- Derevska, K. I., O. M. Pylypchuk, R. O. Spytysya, Yu. O. Shevela. 2018. Trakhtemyrivskiy peninsula: history of research, geological structure, modern problems of territory preservation. *Zbirnyk Naukovykh Prats Ukrainian DHRI*, 3–4: 54–71. [In Ukrainian]
- Gadetska, Z. M., N. V. Kuzmych. 2015. Assessment of the ecological risk at the territory of Ukraine. *Efektivna ekonomika*, 12: 1–6. [In Ukrainian]
- Ivannikov, O. V. 1966. *Geology of the Kaniv dislocations area*. Naukova dumka, Kyiv, 78–91. [In Ukrainian]
- Kalinin, V. I., D. S. Gurskiy (eds). 2006. *Geological landmarks of Ukraine*. Volume 1. State Geological Survey of Ukraine. Kyiv, 1–320. [In Ukrainian]
- Kalinin, V. I., D. S. Gurskiy (eds). 2007. *Geological landmarks of Ukraine*. Volume 2. State Geological Survey of Ukraine. Kyiv, 1–320. [In Ukrainian]
- Kalinin, V. I., D. S. Gurskiy (eds). 2009. *Geological landmarks of Ukraine*. Volume 3. State Geological Survey of Ukraine. Kyiv, 1–200. [In Ukrainian]
- Kalinin, V. I., D. S. Gurskiy (eds). 2011. *Geological landmarks of Ukraine*. Volume 4. State Geological Survey of Ukraine. ZUKC, Lviv, 1–280. [In Ukrainian]
- Konovalenko, O. S., I. M. Karastan. 2006. *Nature Reserve Fund of Cherkasy Region*. Vertical, Cherkasy, 1–196. [In Ukrainian]
- Krochak, M. D., A. Sh. Menasova. 2011. Geological landmarks of the area Kanivsky dislocations (Cherkasy region) and their current status. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 9: 37–42. [In Ukrainian]
- Palienko, E. T. 1990. Kaniv Mountains. *Geographical Encyclopaedia of Ukraine*. Volume 2. Ukrainian Encyclopaedia, Kyiv, 102–103. [In Ukrainian]
- Palienko, E.T., Yu. A. Kudelya. 1970. Regularities and geomorphological preconditions of development of erosion processes of Kaniv dislocated district. *Physical geography and geomorphology: interdepartmental scientific collection. Volume 1: Modern physical and geographical processes*. Kyiv State Univ. T. G. Shevchenko, Ministry of Education and Science of the USSR. Kyiv, 52–58. [In Ukrainian]
- Popova, L., V. Prysiazhniuk, O. Kovalchuk, L. Tustanovska. 2018. Diapir formation in the zone of Kaniv dislocations: geological age, factors and paleogeographic conditions. *Visnyk Shevchenko National university of Kyiv. Geology*, 1 (80): 16–22. [In Ukrainian].
- Tustanovska, L. V. 2011. Evolution of the relief of the Kaniv Dnipro on the basis of the analysis of base and vertex surfaces. *Visnyk Shevchenko National University of Kyiv. Geology*, 54: 11–15. [In Ukrainian]
- Vasylyuk, O., V. Kostyushyn, K. Norenko, A. Plyga, Ye. Prekrasna, G. Kolomycev, M. Fatikova. 2012. *Nature Reserve Fund of Kyiv Region*. NECzU, Kyiv, 1–338. [In Ukrainian]
- Veklich, M. F. 1958. *Quaternary deposits of the right bank of the middle Dnipro*. Published by the Academy of Sciences of the USSR, 1–200. [In Ukrainian]
- Yevtushenko, T. S. 2003 Research of Kholmynsky ravine, Geological structure and relief of Kaniv district. *Pedagogical Bulletin*, 4: 44–46. [In Ukrainian]
- Zosimovich, V. Yu. 2011. Geological monuments of Kyiv-Kaniv Dnipro bank. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 9: 31–36. [In Ukrainian]



# *Pseudogzheloceras*—a new genus of Carboniferous nautilids (Cephalopoda) from Europe and North Africa

Vitaly Dernov

Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

## article info

### key words

Carboniferous, Cephalopoda, Nautilida, Europe, North Africa

### correspondence to

Vitaly Dernov; Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine; 55b Oles Honchar Street, Kyiv, 01054 Ukraine; Email: [vitalydernov@gmail.com](mailto:vitalydernov@gmail.com); [orcid.org/0000-0002-5873-394X](https://orcid.org/0000-0002-5873-394X)

### article history

Submitted: 09.03.2021. Revised: 26.11.2021. Accepted: 10.12.2021

### cite as

Dernov, V. 2021. *Pseudogzheloceras* — a new genus of Carboniferous nautilids (Cephalopoda) from Europe and North Africa. *GEO&BIO*, 21: 87–94. [In English]

## abstract

Analysis of morphology, stratigraphic and geographic distribution of the group of nautilid species, mainly from the Westphalian of Western Europe, and the Bashkirian and Moscovian of the Donets Basin (Eastern Ukraine) made it possible to establish a new genus *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. This genus includes tainoceratids with an evolute discoidal conch. The umbilical perforation is present. Cross section of the adult whorls is sub-square or almost rectangular. Surface ornamentation is represented by large transverse ribs on the flanks. Siphuncle is sub-central or is situated between the venter and the centre of the whorl (the position of the siphuncle is not known for the most species). Suture line has ventral, lateral and dorsal lobes; sometimes a lobe or saddle is present on the umbilical area. The new genus differs from the genus *Gzheloceras* by the sub-square or almost rectangular whorls cross section and coarser surface ornamentation. *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. is distinguished from the genus *Parametacoceras* Miller et Owen, 1934 (Pennsylvanian of North America, Westphalian of Western Europe, Moscovian of the Donets Basin and Moscow Syncline) by the presence of transverse ribs on the flanks of the body chamber. The new genus includes the following species: *Pseudogzheloceras costatum* (Hind, 1905) comb. nov., *Ps. falcatum* (Sowerby in Prestwich, 1840) comb. nov., *Ps. rotifer* (Salter, 1864) comb. nov., *Ps. postcostatum* (Bisat, 1930) comb. nov., *Ps. donetzense* (Kruglov in Librovitch, 1939) comb. nov., *Ps. orthocostatum* (Kruglov in Librovitch, 1939) comb. nov., *Ps. tacitum* (Shimansky, 1957) comb. nov., and, possibly, *Ps. maklai* (Shimansky, 1967) comb. nov. These species had previously belonged to the genera *Pleuro-nautilus*, *Metacoceras*, *Huanghoceras*, and *Gzheloceras*. The new genus is known from the Westphalian of Western Europe and North Africa, Pennsylvanian of the Donets Basin and Moscow Syncline, and possibly the Upper Pennsylvanian of the Fergana Depression. The research results have a great importance for studying the relationships between nautilid faunas of Carboniferous palaeobasins, as well as clarifying the taxonomy and phylogeny of non-ammonoid Carboniferous cephalopods.

© 2021 V. Dernov. 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.

# *Pseudogzheloceras* — новий рід наутілід (Cephalopoda) з карбону Європи та Північної Африки

Віталій Дернов

**Резюме.** Аналіз морфології, стратиграфічного та географічного поширення групи видів наутілід переважно з вестфалу Західної Європи, а також башкирського та московського ярусів Донецького басейну (Східна Україна) дозволив встановити новий рід *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. Цей рід включає тайноцератид з еволютною дисковидною черепашкою. Умбілікальний отвір присутній. Поперечний перетин дорослого завитку прямокутний або майже квадратний. Скульптура представлена масивними поперечними ребрами на латеральних сторонах. Сифон субцентрального або розташованого між вентральною стороною та центром завитку (положення сифону не відоме для більшості видів). Лопатева лінія з вентральною, латеральною та дорсальною лопатами; інколи присутня лопать або сідло на умбілікальній стінці. Рід *Pseudogzheloceras* відрізняється від роду *Gzheloceras* прямокутною або майже квадратною формою поперечного перерізу завитку та більш грубою скульптурою. Новий рід відрізняється від роду *Parametacoceras* Miller et Owen, 1934 (пенсильваній Північної Америки, вестфал Західної Європи, московський ярус Донецького басейну та Московської синеклізи) наявністю поперечних ребер на латеральних сторонах житлової камери. Новий рід включає наступні види: *Pseudogzheloceras costatum* (Hind, 1905) comb. nov., *Ps. falcatum* (Sowerby in Prestwich, 1840) comb. nov., *Ps. rotifer* (Salter, 1864) comb. nov., *Ps. postcostatum* (Bisat, 1930) comb. nov., *Ps. donetzense* (Kruglov in Librovtich, 1939) comb. nov., *Ps. orthocostatum* (Kruglov in Librovtich, 1939) comb. nov., *Ps. tacitum* (Shimansky, 1957) comb. nov., та, можливо, *Ps. maklai* (Shimansky, 1967) comb. nov. Раніше дані види включалися до складу родів *Pleuromutilus*, *Metacoceras*, *Huanghoceras* та *Gzheloceras*. Новий рід відомий з вестфалу Західної Європи та Північної Африки, пенсильванію Донбасу та Московської синеклізи та, можливо, верхнього пенсильванію Ферганської западини. Результати дослідження мають важливе значення для вивчення зв'язків між фаунами наутілід карбонівих палеобасейнів, а також для уточнення систематики та філогенії неамоноїдних цефалопод карбону.

Ключові слова: карбон, головоногі молюски, наутіліди, Європа, Північна Африка.

Адреса для зв'язку: В. С. Дернов; Інститут геологічних наук НАН України; вул. Олеся Гончара, 55-6, Київ, 01054, Україна; e-mail: vitalydernov@gmail.com; orcid.org/0000-0002-5873-394X

## Introduction

The collection of cephalopod remains from the lower and middle Pennsylvanian of the Donets Basin (Eastern Ukraine) have been studied in the past few years. An analysis of the morphology of a number of nautilid species, described mainly from the Westphalian of Western Europe, made it possible to erect a new genus—*Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. This genus is described below.

## History of Research

A number of nautilids are known from the Westphalian of Western Europe, which during the original description and later were assigned to the genera *Pleuromutilus* and *Metacoceras* ('*Pleuromutilus falcatus* Sowerby or '*Metacoceras falcatus* (Sowerby), '*M. costatum* (Hind), and '*M. postcostatum* Bisat) (Hind 1905; Librovtich 1939; etc). The surface ornamentation, the conch shape, and other signs suggest that they do not belong to these genera. Leonid S. Librovtich (1939) attributed species close to '*Pleuromutilus falcatus* Sowerby (for example, '*Metacoceras postcostatum* Bisat) to the genus *Huanghoceras* Yin, 1933.

Viktor N. Shimansky in the handbook 'Fundamentals of Palaeontology' (Shimansky 1962) considered the genus *Huanghoceras* as independent. Later, he included *Huanghoceras tacitum* Shimansky, which was figured in the 'Fundamentals of Palaeontology' (Shimansky 1962: pl. XXXV, fig. 2), to the genus *Gzheloceras*. He attributed to this genus also some species mentioned earlier by Leonid S. Librovtich (*Huanghoceras nikitini*, *H. orthocostatum*, *H. falcatum*, and *H. falcatum* var. *donetzense*) (Librovtich 1939). Viktor N. Shimansky considered that the genus *Huanghoceras* is the younger synonym of the genus *Pleuromutilus* Mojsisovics, 1882 (Shimansky 1979). In his monograph (Shimansky

1967), he determined the content of the genus *Gzheloceras* and cautiously suggested that the species 'Huanghoceras' *falcatum* Sowerby refers to the genus *Gzheloceras*. I do not support this view (see justification below).

I am prone to attribute some of the aforementioned species to a new genus *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov., which is described below.

## Material and Methods

This study is based on the analysis of the morphology of nautilid conchs from the Westphalian of Europe and North Africa, attributed by different authors to the genera *Pleuromutilus*, *Metacoceras*, *Huanghoceras*, *Gzheloceras*, and some others. Results of the study of the collection of Pennsylvanian nautilids from the Donets Basin (collection IGSU-4) were also used. These materials are stored in the Department of Stratigraphy and Palaeontology of Palaeozoic Sediments at the Institute of Geological Sciences of the National Academy of Science of Ukraine, Kyiv. The study of this collection made it possible to elucidate some unclear features of the conch morphology of a new genus.

Original plates of the atlas manuscript (Librovitch 1939), which figured the nautilids 'Huanghoceras' *falcatum* (Sowerby) var. *donetzensis* (Kruglov) and 'Huanghoceras' *orthocostatum* (Kruglov), were obtained with the help of Vladyslav I. Poletaev (Kyiv). I studied these taxa in more detail based on original pictures due to the poor quality of the photos in the work (Librovitch 1939), which does not allow finding out the details of the conch morphology of these nautilids. Type series of these species, apparently, were lost during World War II. Therefore, the only way to form an idea on these species is studying the photos.

## Systematic Palaeontology

### Class Cephalopoda Cuvier, 1797

### Subclass Nautiloidea Agassiz, 1847

### Order Nautilida Agassiz, 1847

### Superfamily Tainoceratoidea Hyatt, 1883

### Family Tainoceratidae Hyatt, 1883

### Genus *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov.

Fig. 1 a–j; Fig. 2 b–e

zoobank.org:act:AAF3431D-F073-44EC-B6B0-6D2BD722B71D

*Nautilus*: Prestwich, 1840, p. 492; Morris, 1854, p. 308 (p.p.; cited by Foord, 1891).

*Discites*: Salter, 1864, p. 65.

*Pleuromutilus*: Foord, 1891, p. 134 (p.p.); Hind, 1905, p. 540; Hind, 1920, p. 405 (p.p.).

*Metacoceras*: Bisat, 1930, p. 84 (p.p.); Miller, Dunbar, Condra, 1933, p. 168 (p.p.); Currie, Duncan, 1937, p. 435; Delépine, 1937, p. 43.

*Huanghoceras*: Librovitch, 1939, p. 132; Shimansky, 1962, p. 121 (p.p.).

*Gzheloceras*: Shimansky, 1967, p. 73–74 (p.p.).

**Etymology.** Genus name comes from Greek 'pseudo' = lie and generic name *Gzheloceras*.

**Type species.** *Pleuromutilus costatum* Hind, 1905: Westphalian of Britain and the Netherlands, Moscovian of the Donets Basin (Ukraine) and North Africa. *Pleuromutilus costatum* was chosen as the type species for several reasons. Firstly, this species was fully described and figured (Hind 1905). Secondly, the type series of this species is not lost and is available for study (GB3D Type Fossils). Thirdly, it is the oldest fully described species of the new genus (the species *Nautilus falcatum* Sowerby is only figured, but not described; its holotype was not specified). Fourthly, the validity of this species is generally recognized and it is relatively often cited in the literature.

**Diagnosis.** Conch is evolute and discoidal. The umbilical perforation is present. The cross section of adult whorls is sub-square or almost rectangular. The surface ornamentation is presented by large transverse ribs on the flanks. The siphuncle is subcentral or situated between the venter and the centre of the whorl (the position of the siphuncle is not known for the most species). The suture line has ventral, lateral and dorsal lobes; sometimes a lobe or saddle is located on the umbilical area.

**Remarks.** The new genus differs from the genus *Gzheloceras* by the sub-square or almost rectangular form of the whorls cross section and coarser surface ornamentation. The new genus differs from the genus *Parametacoceras* Miller et Owen, 1934 (Pennsylvanian of North America, Westphalian of Western Europe, Moscovian of the Donets Basin and Moscow Syncline) by the presence of transverse ribs on the flanks of the body chamber. *Pseudogzheloceras* differs from *Mosquoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954 by the presence of transverse ribs on the flanks and by the absence of nodes on the ventrolateral shoulders.

The genus *Pseudogzheloceras* is very similar to the genus *Pleuromutilus* Mojsisovics, 1882 from the Late Carboniferous to Triassic (Shimansky 1967) by the surface ornamentation and the form of the conch. Nevertheless, the new genus lacks the annular lobe, which is typical for the genus *Pleuromutilus* (Shimansky 1967).

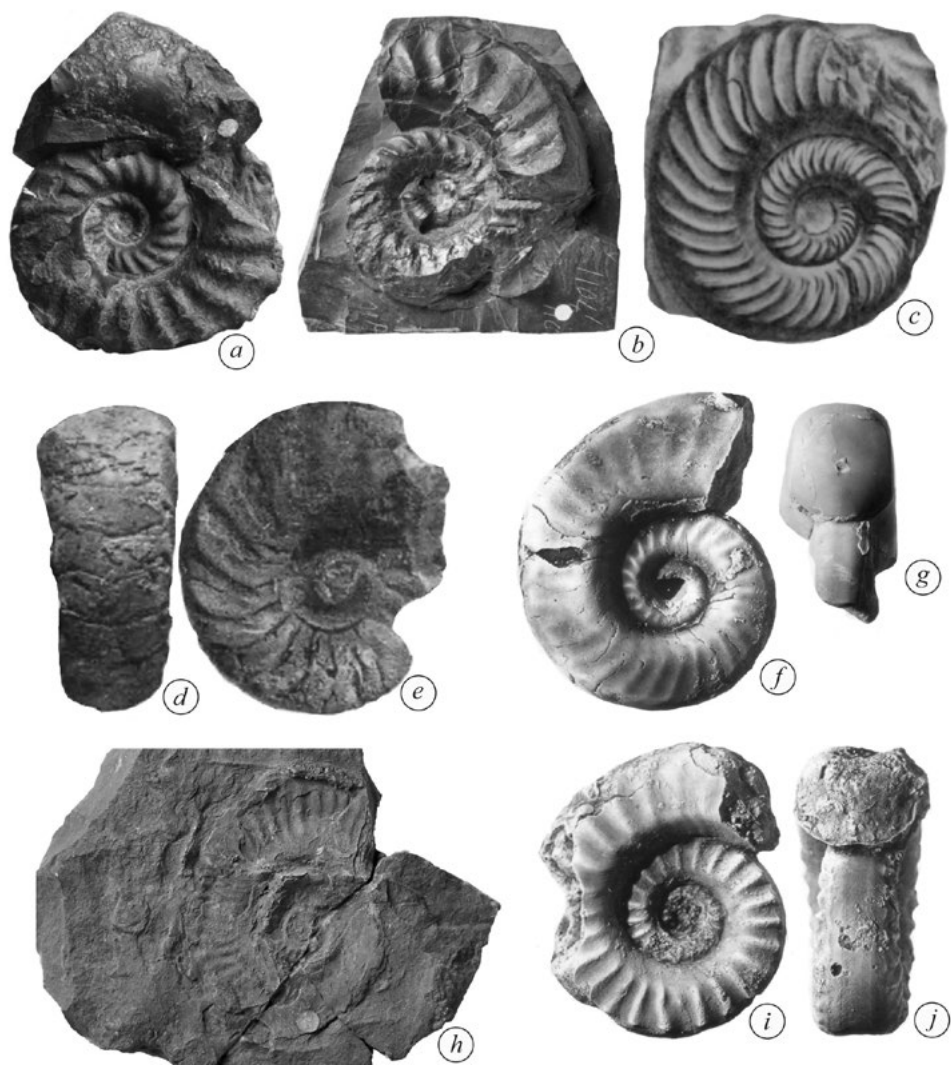
The taxonomy of the genera *Gzheloceras*, *Foordiceras*, *Pleuromutilus* and some others is rather confusing (Dzik 1984). Viktor N. Shimansky (1979) considered the genera *Huanghoceras* Yin, 1933 and *Pseudofoordiceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954 to be junior synonyms of *Pleuromutilus*, a view which I support. Jerzy Dzik (1984) considered the genus *Pleuromutilus* to be a polyphyletic group uniting several lineages independently originated from *Gzheloceras*. Bernhard Kummel (1953) made a cautious assumption that the ancestor of the genus *Pleuromutilus* may be the genus *Parametacoceras* Miller et Owen, 1934. Nataliya P. Schastlivtseva (1988) considers the genus *Metacoceras* to be the ancestor of *Pleuromutilus*; Jerzy Dzik (1984) attributed some North American representatives of the genus *Foordiceras* to *Pleuromutilus*.

The significant morphological similarity between the genera *Foordiceras*, *Pleuromutilus*, and *Pseudogzheloceras* by the conch's form and surface ornamentation should be noted. The suture line of *Pleuromutilus* and *Pseudogzheloceras* is different. In addition, as noted earlier, *Pleuromutilus* has an annular lobe of the suture line (Shimansky 1967). It is not yet clear what caused such a significant morphological similarity — convergence, direct relationship, mistakes of taxonomists, or all the reasons together. The rank of the *Pseudogzheloceras* might be overestimated in this study and might be only a subgenus of the genus *Pleuromutilus*.

*Pleuromutilus* sp. is mentioned from the Upper Carboniferous of the Fergana Depression (Shimansky 1967). If the Late Carboniferous nautilids described in (Shimansky 1967; Zhang *et al.* 1994) are indeed representatives of the genus *Pleuromutilus*, then, possibly, the Asian origin of this genus should be recognized.

The systematic position of the nautilids *Huanghoceras obliquicostatum* Young, *H. bryani* Young, and *H. collinum* Young described from the Pennsylvanian of New Mexico (Young 1942; 1945) is rather confusing too. These species were assigned to the genus *Metacoceras* Hyatt, 1883 (Sturgeon *et al.* 1982). A new species *Metacoceras clinocostatum* Sturgeon *et al.*, 1982, which is very similar to the above species, was described in the same article. Massive transverse ribs on the flanks of the conchs of these nautilids are not typical for the genus *Metacoceras*. It is possible that these species, as many other Permian representatives of the genus 'Metacoceras' bearing transverse ribs on the flanks of the conch, should be attributed to the genus *Foordiceras* (Miller & Younquist 1949). According to the photo of the conchs of *Metacoceras clinocostatum* Sturgeon *et al.*, 1982 (not a type series) posted on the site of the Fossils of Parks Township (<https://fossil.15656.com/2021/05/17/metacoceras-clinocostatum/>), this and the above species may also belong to the genus *Gzheloceras* and/or *Pseudogzheloceras*.

**Included species** (Table 1 and Fig. 1). A number of species from the Westphalian of Britain, such as *Pseudogzheloceras costatum* (Hind, 1905) comb. nov., *Ps. falcatum* (Sowerby in Prestwich, 1840) comb. nov., *Ps. rotifer* (Salter, 1864) comb. nov., and *Ps. postcostatum* (Bisat, 1930) comb. nov., which are described in rather old works (Hind, 1905; Prestwich, 1840; Salter, 1864; Bisat, 1930), are morphologically very close to each other. Apparently, some of them are synonyms. It is impossible to resolve this issue without studying the original material. The status of these species is not addressed in this article.



**Fig. 1.** Some species of the genus *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. *a*—*Pseudogzheloceras costatum* (Hind, 1905) comb. nov., lateral view, specimen BGS GSM71006 (syntype) (GB3D Type Fossils); *b*—*Pseudogzheloceras postcostatum* (Bisat, 1930) comb. nov., lateral view, specimen BGS GSM49261 (holotype) (GB3D Type Fossils). *c*—*Pseudogzheloceras falcatum* (Sowerby in: Prestwich 1840) comb. nov., lateral view, after (Prestwich 1840); *d, e*—*Pseudogzheloceras tacitum* (Shimansky, 1957) comb. nov., holotype: *d*—ventral view, *e*—lateral view, after (Shimansky 1962); *f, g*—*Pseudogzheloceras donetzense* (Kruglov in: Librovitich 1939) comb. nov., holotype: *f*—lateral view, *g*—ventral view (original photo from the manuscript of the work Librovitich 1939); *h*—*Pseudogzheloceras rotifer* (Salter, 1864) comb. nov.: lateral view, specimen BGS GSM11371 (syntype) (GB3D Type Fossils); *i, j*—*Pseudogzheloceras orthocostatum* (Kruglov in: Librovitich 1939) comb. nov., holotype: *i*—lateral view, *j*—ventral view (original photo from the manuscript of the work Librovitich 1939). Abbreviations: BGS—Britain Geological Survey.

**Рис. 1.** Деякі види роду *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. *a* — *Pseudogzheloceras costatum* (Hind, 1905) comb. nov., вигляд збоку, екз. BGS GSM71006 (синтип) (GB3D Type Fossils); *b* — *Pseudogzheloceras postcostatum* (Bisat, 1930) comb. nov., вигляд збоку, екз. BGS GSM49261 (голотип) (GB3D Type Fossils). *c* — *Pseudogzheloceras falcatum* (Sowerby in: Prestwich 1840) comb. nov., вигляд збоку, взято з роботи (Prestwich 1840); *d, e* — *Pseudogzheloceras tacitum* (Shimansky, 1957) comb. nov., голотип: *d* — вигляд з боку вентральної сторони, *e* — вигляд збоку, взято з роботи (Shimansky 1962); *f, g* — *Pseudogzheloceras donetzense* (Kruglov in: Librovitich 1939) comb. nov., голотип: *f* — вигляд збоку, *g* — вигляд з боку вентральної сторони (оригінальне фото з рукопису роботи (Librovitch 1939)); *h* — *Pseudogzheloceras rotifer* (Salter, 1864) comb. nov.: вигляд збоку, екз. BGS GSM11371 (синтип) (GB3D Type Fossils); *i, j* — *Pseudogzheloceras orthocostatum* (Kruglov in Librovitich, 1939) comb. nov., голотип: *i* — вигляд збоку, *j* — вигляд з боку вентральної сторони (оригінальне фото з рукопису роботи (Librovitch 1939)). Скорочення: BGS — Геологічна Служба Британії.

**Table 1. Species of the genus *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov.**  
**Таблиця 1. Видовий склад роду *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov.**

Species	Distribution
<i>Pseudogzheloceras costatum</i> (Hind, 1905) comb. nov.	Westphalian of Britain, Netherlands and North Africa, Moscovian of the Donets Basin (Eastern Ukraine).
<i>Pseudogzheloceras falcatum</i> (Sowerby in Prestwich, 1840) comb. nov.	Westphalian of Britain; Upper Bashkirian of the Donets Basin.
<i>Pseudogzheloceras rotifer</i> (Salter, 1864) comb. nov.	Westphalian of Britain.
<i>Pseudogzheloceras postcostatum</i> (Bisat, 1930) comb. nov.	Westphalian of Britain and Spain, Moscovian of the Donets Basin.
<i>Pseudogzheloceras donetzense</i> (Kruglov in Librovtch, 1939) comb. nov.	Upper Bashkirian, Donets Basin.
<i>Pseudogzheloceras orthocostatum</i> (Kruglov in Librovtch, 1939) comb. nov.	Upper Bashkirian, Donets Basin.
? <i>Pseudogzheloceras maklai</i> (Shimansky, 1967) comb. nov.	Upper Gzhelian, Karachaty Mountains (Uzbekistan).
<i>Pseudogzheloceras tacitum</i> (Shimansky, 1957) comb. nov.	Lower Moscovian, European part of Russia.

*Nautilus armatus* Sowerby figured in the article by Josef Prestwich (Prestwich 1840: pl. XL, fig. 8) is similar in conch's form and surface ornamentation to *Pseudogzheloceras falcatum* (Sowerby in Prestwich, 1840) comb. nov. Wheelton Hind (1910) mistakenly attributed this species to the genus *Pleuonautilus*. I cannot discuss the status of this species since it has not been described and the available images of the conch (picture in Prestwich 1840) do not give an idea of the morphology of this species. Moreover, the species *Nautilus armatus* Sowerby is hardly cited in the literature in contrast to *Nautilus falcatum* Sowerby figured in the same work (Prestwich 1840).

The genus *Pseudogzheloceras* also includes the nautilid figured in the work (Wagner-Gentis 1977: pl. 2, fig. 6). It is defined as *Metacanites* sp. (ammonoid) [sic!]. The author of the definition means *Metacoceras*, so the error is obvious. The fossil is found in the upper Bashkirian of Spain. The nautilid from the Carboniferous of Poland defined as *Metacoceras* sp. (Korejwo & Teller 1972) possibly also belongs to the genus *Pseudogzheloceras*. *Pleuonautilus* cf. *falcatus* (Sowerby) defined by Karl Patteisky (1929; pl. 14, fig. 9) does not belong to the genus *Pseudogzheloceras*.

Alpheus Hyatt (1891) described the nautilid *Temnocheilus crassus* Hyatt, 1891 from the Pennsylvanian of Kansas. This species was attributed to the genera *Metacoceras* (Miller *et al.* 1933), *Parametacoceras* (Miller & Owen 1934), and *Gzheloceras* (Shimansky 1967). '*Temnocheilus*' *crassus* Hyatt does not belong to any of these genera. It is not known whether conchs of this nautilid species have an umbilical perforation. This species is close to the representatives of the genus *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. This similarity, however, is not enough to include '*Temnocheilus*' *crassus* Hyatt, 1891 into the genus *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov.

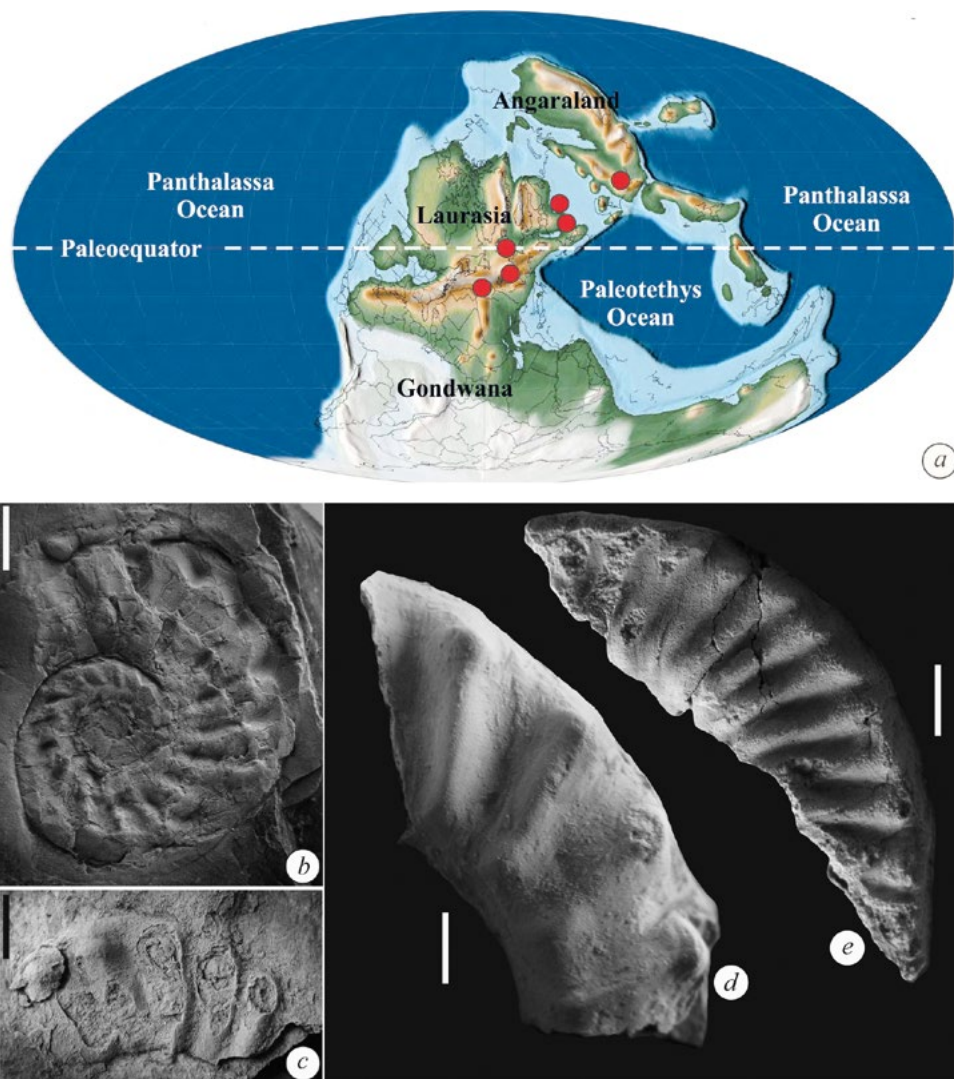
**Distribution** (fig 2, a). The genus is found in the Westphalian of Western Europe and North Africa (Bisat 1930; Delépine 1937; 1949; Prestwich 1840; Rakusz 1932), in the Pennsylvanian of the Donets Basin (Librovitch 1939 and unpublished data of the author) and the Moscow Syncline (Shimansky 1967), and possibly in the upper the Pennsylvanian of the Fergana Depression (Shimansky 1967).

Representatives of the genus *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. mainly inhabited epicontinental warm seas of the eastern coast of Laurasia. Most of the species are found in sediments formed at low palaeolatitudes (fig. 2, a).

## Conclusions

A new nautilid genus *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. is described from the Carboniferous of Europe and North Africa. The main distinctive features of the morphology of the new genus are: (1) evolute discoidal conch; (2) sub-square or rectangular form of the conch whorl cross section; (3) massive transverse ribs on the flanks; (4) suture line with ventral, lateral and dorsal lobes; (5) occasional presence of a lobe or saddle on the umbilical area.

The new taxon is widespread in Westphalian sediments of Western Europe and the Donets Basin. The research results have great importance for studying the relationships between nautilid faunas of Carboniferous palaeobasins, as well as clarifying the taxonomy and phylogeny of Carboniferous non-ammonoid cephalopods.



**Fig. 2.** Geographic distribution of the genus *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. (a) and some representatives of the genus *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. from the Carboniferous of the Donets Basin (b–e).

a—geographic distribution of the genus *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. (red circles); palaeogeographic map after Scotese 2014; b—*Pseudogzheloceras costatum* (Hind, 1905) comb. nov., lateral view (IGSU-4/670), Ukraine, Luhansk, coal mine ‘Mashchynska’ (Moscovian: Almazna Formation, roof shale of the  $I_6$  coal layer); c—*Pseudogzheloceras costatum* (Hind, 1905) comb. nov., lateral view (IGSU-4/427), Ukraine, Luhansk Region, Luhansk District, Makedonivka Village (Upper Bashkirian, upper part of the Mospyne Formation); d—*Pseudogzheloceras costatum* (Hind, 1905) comb. nov., lateral view (IGSU-4/441), the locality is the same as for previous nautilid; e—*Pseudogzheloceras falcatum* (Sowerby in Prestwich, 1840) comb. nov., lateral view (IGSU-4/685), Ukraine, Luhansk Oblast, Luhansk Raion, Makedonivka Village (upper Bashkirian, Mospyne Formation, sandstone 40 m below the  $G_1^2$  limestone). Scale bar: 10 mm.

**Рис. 2.** Географічне поширення роду *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. (фіг. a) та деякі представники роду з карбону Донбасу (фіг. b–e).

a — географічне поширення роду *Pseudogzheloceras* Dernov, gen. nov. (червоні кола); палеогеографічну карту взято з роботи (Scotese 2014); b — *Pseudogzheloceras costatum* (Hind, 1905) comb. nov., вигляд збоку (екз. IGSU-4/670), Україна, Луганськ, шахта «Машинська» (московський ярус: алмазна світа, сланці в покрівлі вугільного шару  $I_6$ ); c — *Pseudogzheloceras costatum* (Hind, 1905) comb. nov., вигляд збоку (екз. IGSU-4/427), Україна, Луганська область, село Македонівка, (верхній башкир, верхня частина моспінської світи); d — *Pseudogzheloceras costatum* (Hind, 1905) comb. nov., вигляд збоку (екз. IGSU-4/441), місцезнаходження те ж саме, що і для фіг. c; e — *Pseudogzheloceras falcatum* (Sowerby in Prestwich, 1840) comb. nov., вигляд збоку (екз. IGSU-4/685), Україна, Луганська обл., с. Македонівка (верхній башкир, моспінська світа, пісковик в 40 м нижче вапняку  $G_1^2$ ). Масштабні відрізки: 10 мм.

## Acknowledgments

I am grateful to Drs Hab. Vladyslav I. Poletaev, Viktor V. Ogar, and Dr. Valentyna I. Yefimenko (Kyiv) and Dr. Mykola I. Udovychenko (Starobilsk) for valuable comments regarding the results of the research. I thank the anonymous reviewers for their valuable comments to the manuscript.

## References

- Bisat, W. S. 1930. On the goniatite and nautiloid fauna of the Middle Coal Measures of England and Wales. *Summary of progress of the Geological Survey of Great Britain and the Museum of Practical Geology for the Year 1929*, 3: 75–90.
- Currie, E. D., F. G. S. Duncan. 1937. The fauna of Skipsey's marine band. *Transactions of Geological Society of Glasgow*, 19 (3): 413–451.
- Delépine, G. 1937. Goniatites et Nautiloides du Niveau du Petit-Buisson à Heerlen (Hollande). *Annales de la Société Géologique du Nord*, 62: 36–55.
- Delépine, G. 1949. Studies of the Devonian and Carboniferous of Western Europe and North Africa. *Proceedings of the Geologists Association*, 62 (2): 140–166.
- Dzik, J. 1984. Phylogeny of the Nautiloidea. *Palaeontologia Polonica*, 45: 1–324.
- Foord, A. H. 1891. *Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Part II*. London, 1–408.
- GB3D Type Fossils. URL: <http://www.3d-fossils.ac.uk/home.html> Date of the application: 27.02.2021
- Hind, W. 1905. Notes on the palaeontology on the marine bands in the North Staffordshire Coal Measures. *Quarterly Journal of Geological Society*, 61: 527–547.
- Hind, W. 1910. On four new Carboniferous nautiloids and a goniatite new to Great Britain. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 17 (2): 97–109.
- Hind, W. 1920. The distribution of British Carboniferous nautiloids. *Geological Magazine*, 57, 405–411.
- Korejwo, K., Teller, L. 1972. Carboniferous of the Kock Elevation. *Acta Geologica Polonica*, 22 (4): 655–676. (In Polish)
- Kummel, B. 1953. American Triassic coiled nautiloids. *United States Geological Survey Professional Paper*, 250: 1–104.
- Librovitch, L. S. 1939. Cephalopoda. *Atlas of guide forms of fossil faunas of the USSR. Vol. V. Middle and Upper Carboniferous*. Leningrad–Moscow, 130–141. [In Russian]
- Miller, A. K., C. O. Dunbar, G. E. Condra. 1933. The nautiloid cephalopods of the Pennsylvanian system in the Mid-Continent region. *Nebraska Geological Survey Bulletin*, 9: 1–240.
- Miller, A. K., W. Younquist. 1949. American Permian Nautiloids. *Geological Society of America*, 41: 1–268.
- Mojsisovics, E. 1882. The cephalopods of the Mediterranean Triassic Province. *Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, 10: 1–322. [In German]
- Patteisky, K. 1929. *Die Geologie und Fossilführung der mährisch-schlesischen Dachschiefer- und Grauwackenformation*. Opava, 1–354. [In German]
- Prestwich, J. 1840. On the geology of Coalbrook Dale. *Transactions of the Geological Society of London*, 2–5: 413–495.
- Rakusz, G. 1932. The Upper Carboniferous fossils from Dobsina (Dobšina) and Nagyvisnyó. *Geologica Hungarica. Seria Palaeontologie*, 8: 1–224. [In German]
- Ruzhentsev, V. Ye., Shimansky, V. N. 1954. *Lower Permian coiled and curved nautiloids of the Southern Urals*. Moscow, 1–150. [In Russian]
- Salter, J. V. 1864. Appendix on the fossils. In: Hull, E. *The geology of the country around Oldham, including Manchester and its suburbs. Memoirs of the Geological Survey of Great Britain and of the Museum of practical geology*. London, 59–67.
- Schastlivtseva, N. P. 1988. *Triassic Orthocerids and Nautilids of the USSR*. Moscow, 1–104. [In Russian]
- Scotese, C. R., 2014. Atlas of Permo-Carboniferous Paleogeographic Maps (Mollweide Projection), Maps 53–64, Volumes 4, The Late Paleozoic, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, PALEOMAP Project, Evanston, IL.
- Shimansky, V. N. 1962. Order Nautilida. In: *Fundamentals of Palaeontology*. Moscow, 111–154. (In Russian)
- Shimansky, V. N. 1967. *Carboniferous Nautilida*. Moscow, 1–258. [In Russian]
- Shimansky, V. N. 1979. *Nautilida (state of research, stratigraphic and geographic distribution, stages of development)*. Moscow, 1–68. [In Russian]
- Sturgeon, M. T., D. L. Windle, R. H. Mapes, R. D. Hoare. 1982. New and revised taxa of Pennsylvanian Cephalopods in Ohio and West Virginia. *Journal of Paleontology*, 56 (6):1453–1479.
- Wagner-Gentis, C. H. T. 1971. Some goniatites from Westphalian D (Upper Moscovian) strata in Northern Palencia, Spain. *Trabajos geologia*, 4: 665–675.
- Yin, T. H. 1933. Cephalopod of the Penchi and Taiyuan series of North China. *Paleontologica Sinica*, 11: 5–46.
- Young, J. A. 1942. Pennsylvanian Scaphopoda and Cephalopoda from New Mexico. *Journal of Paleontology*, 16 (1): 120–125.
- Young, J. A. 1945. *Huanghoceras bryani*, new name. *Journal of Paleontology*, 19 (3): 319.



# Biostratigraphy and conditions of formation of Albian and Cenomanian deposits on the south-western slope of the Ukrainian Shield (Middle Dnister region)

Leonid Kyselevych<sup>1</sup>, Oleksandr Kovalchuk<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

<sup>2</sup>University of Wrocław (Wrocław, Poland)

## article info

### key words

stratigraphy, biochronology, palaeoecology, sea, Cretaceous, Ukraine

### correspondence to

Leonid Kyselevych; Department of Geology, National Museum of Natural History, NAS of Ukraine; 15 Bogdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01054 Ukraine; Email: kls412@ukr.net; orcid: 0000-0002-8822-1427

### article history

Submitted: 04.11.2020. Revised: 22.11.2021. Accepted: 25.11.2021

### cite as

Kyselevych, L., O. Kovalchuk. 2021. Biostratigraphy and conditions of formation of Albian and Cenomanian deposits on the south-western slope of the Ukrainian Shield (Middle Dnister region). *GEO&BIO*, 21: 95–114. [In English]

## abstract

Data from a comprehensive study into the lithological composition and lateral distribution of Albian and Cenomanian deposits in the Middle Dnister region (Ukraine), in the watersheds of the Smotrych–Tarnava–Studenysia–Ushytsia–Kalyus–Zhvan–Lyadova–Nemiya–Murafa–Rusava–Markovka rivers, are presented in the paper. Cretaceous deposits of Volyn-Podillia are part of the terrigenous-carbonate subformation of the Jurassic-Cretaceous carbonate formation ( $J_3-K_1$ ) and the glauconite Cretaceous formation ( $K_1al_3-K_2$ ), which includes gaizeous ( $K_1al_3-K_2s_1$ ), siliceous-chalk ( $K_2s_2-K_2k$ ) and marl-gaizeous ( $K_2sn-K_2m$ ) subformations. Cretaceous deposits of the Middle Dnister region are represented by the lower (Albian stage) and upper parts (Cenomanian stage). The study is focused on the distribution of micro- and macrofauna (e.g. molluscs, calcareous nannoplankton) in the Albian and Cenomanian deposits and their facies affiliation, as well as on the quantitative analysis of organic remains and palaeoecological conditions. Differences in homogeneous conditions of sedimentation within the epicontinental sea basin of the modern Middle Dnister region at the Early-Late Cretaceous boundary were insignificant. Due to a study of Cretaceous macro- and microfauna, its facies distribution, quantitative analysis, and palaeoecological conditions, it is possible to trace slight differences between close homogeneous conditions of sedimentation within the relatively homogeneous sea basin of the Middle Dnister region on the verge of the Early and Late Cretaceous. This shallow epicontinental sea was characterized by normal salinity and well-aerated warm waters with temporary strong bottom currents within shallow water and with maximum depths up to 150–200 m in some areas and soft muddy bottom of deep-water areas. Phosphatisation of the early-middle Cenomanian fauna is evidence for the important role of the Carpathian upwelling at that time. Geochemically active phosphorus is concentrated on shelf due to changes in salinity, temperature, pH,  $CO_2$  content and other parameters of the aquatic environment, which were characteristic for this region of Volyn-Podillia.

# Біостратиграфія та умови формування відкладів альбу і сеноману на південно-західному схилі Українського щита (регіон Середнього Подністер'я)

Леонід Киселевич, Олександр Ковальчук

**Резюме.** У статті представлено результати комплексного дослідження літологічного складу та латерального розподілу альбських і сеноманських відкладів у Середньому Подністер'ї (Україна), на вододілах річок Смотрич-Тарнава-Студениця-Ушиця-Калюс-Жван-Лядова-Немія-Мурафа-Марківка. Крейдові відклади Волино-Поділля є частиною теригенно-карбонатної підформації юрсько-крейдової карбонатної формації ( $J_3-K_1$ ) та глауконітової крейдової формації ( $K_1al_3-K_2$ ), що включає опокову ( $K_1al_3-K_2s_1$ ), кременисто-крейдянну ( $K_2s_2-K_2k$ ) і мергельно-гезову ( $K_2sm-K_2m$ ) підформації. Крейдові відклади Середнього Подністер'я представлені нижньою (альб) та верхньою частинами (сеноман). Дослідження зосереджено на розподілі мікро- та макрофауни (моллюсків, нанопланктону) у відкладах альбу і сеноману та їх фаціальної приналежності, а також кількісного аналізу органічних решток та палеоекологічних умов. Відмінності в однорідних умовах седиментації в епіконтинентальному морському басейні сучасного регіону Середнього Подністер'я на межі ранньої та пізньої крейди були незначними. Завдяки вивченню крейдової макро- і мікрофауни, її фаціального розподілу, кількісного аналізу та палеоекологічних умов можна простежити незначні відмінності між близькими однорідними умовами осадконакопичення у межах морського басейну. Це мілководне епіконтинентальне море характеризувалося нормальною солоністю і добре аерованими теплими водами з тимчасовими сильними донними течіями на мілководді та максимальною глибиною до 150–200 м у деяких районах і м'яким мулистим дном на глибоководді. Фосфатизація фауністичних решток раннього та середнього сеноману є свідченням великої ролі карпатського апвелінгу. Геохімічно активний фосфор концентрується на шельфі внаслідок зміни солоності, температури, рН, вмісту  $CO_2$  та інших параметрів водного середовища, характерних для Волино-Поділля.

Ключові слова: стратиграфія, біохронологія, палеоекологія, море, крейда, Україна.

Адреса для зв'язку: Л. Киселевич; Національний науково-природничий музей НАН України; вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01054 Україна; e-mail: kls412@ukr.net; orcid: 0000-0002-8822-1427

## Introduction

In the Early Cretaceous, most of the territory of modern Ukraine was a landmass with a weakly dissected relief, local depressions comprising continental terrigenous formations, and coastal-lagoon deposits in its outskirts. Shallow temporary epicontinental isolated seas with sandy, sandy-clayey, clayey-carbonate or siliceous sediments existed on the periphery (in the Dnipro-Donets Depression, Crimea, Black Sea region, Moldavian Depression, and Volyn-Podillia). The Early Cretaceous was characterized by the appearance of mostly continental formations, except for Valangian and Albian, when the accumulation of marine sediments took place. Because of a rather complex palaeogeographic situation in Volyn-Podillia during the Cretaceous, in particular numerous transgressions and regressions associated with ocean eustatic processes, there is a mosaic lateral distribution of lithological facies of different stratigraphic units. Sediments of the Cretaceous system in Volyn-Podillia with a clear stratigraphic inconsistency transgressively lie on the blurred surface of geological formations of different age — Neoproterozoic, Cambrian, Ordovician, Silurian, Devonian, Carboniferous, and Jurassic.

The surface of pre-Cretaceous formations is inclined from east to west and gradually deepened, having a sharp bend on the border with the Pre-Carpathian Depression, which causes an increase in thickness of Cretaceous deposits in this direction: from several tens of centimetres within Volyn-Podillia to 1000–1400 m within the Lviv Depression and further to the west.

The study of the palaeogeographic situation during the Barremian–Early Albian shows that clay-carbonate sediments have formed in shallow bays of the palaeoshelf within Volyn-Podillia and in the adjacent part of the modern Pre-Carpathian Depression as a result of water runoff from land, which

supplied terrigenous material to the branched isolated basin on the northern mainland outskirts of the Tethys. The almost complete absence of Berriasian-Aptian deposits on the south-western slope of the East European platform, including Volyn-Podillia, is due to global regression associated with a significant amplitude of falling ocean levels.

### **Analysis of earlier biostratigraphic studies and previous publications**

Eichwald (1830) published the first paper containing specific data on the Cretaceous deposits of the Middle Dnister region, in particular the description of outcrops with Upper Cretaceous rocks. Kner (1848, 1852) studied fossils in this area, including Cretaceous molluscs from the Seret River basin. The age of fossils is not clearly defined, although *Ammonites varians* Sow. described by the author indicates the Cenomanian stage of fossil-bearing rocks.

Zaręczny (1874) analysed faunal remains from the Seret and Stryp rivers in more detail. In the geological part describing the scheme of the Cretaceous system, the author attributed sandy marls and sandstones to the Cenomanian and distinguished four horizons of different age. Dunikowski (1888) also studied the Cenomanian fauna, although he considered the horizons proposed by Zaręczny as facies of the same age. Radkevich (1891, 1897, 1898) allocated the northern and southern parts of this area. South of the Dnister–Southern Bug watershed, there are widespread Cenomanian deposits with faunal remains of all biozones, including *Actinocamax plenus*. Large species lists were presented by this researcher along with comparing the Cenomanian lithology and fauna of Podillia with those of Western Europe.

In the first half of the 20th century, Cretaceous deposits of the Middle Dnister region were studied by Vyrzhivsky (1927, 1931, 1932), and the results were presented in a number of publications. Kokoszyńska (1920, 1928, 1931, 1939) provided fauna lists and a description of numerous Cenomanian outcrops. Based on the study of rocks in this area, she identified five facies some of which are important stratigraphic horizons (sandstones, calcareous sandstones with sea urchins, green sands, marls, and white limestones), three lower of which the author refers to the Lower Cenomanian, and the two upper — to the Middle and Upper Cenomanian, respectively. The section of Cretaceous rocks near Soroky (Moldova) was studied by Vascautanu (1923), who collected fossils from each layer and described the Cenomanian part of the outcrop. O. V. Savchynska studied the fauna of the Middle Dnister region from 1939 and concluded that there is ‘... a fairly strong confirmation of the presence of Albian deposits.’

Despite the many studies, several issues of the stratigraphy of Cretaceous deposits of the Middle Dnister region remained unknown or required clarification. The most important of them were the following: identification of the full thickness of the Upper Cretaceous in general and of its individual stages, the study of the lithological nature of sedimentation, and facial changes within each stage. Complete lists of fauna have not yet been compiled making it difficult to compare and correlate with already studied areas. Earlier outcrops were studied only along the Dnister valley and its tributaries, but the wide application of drilling works allowed passing full section wells of Upper Cretaceous rocks, to study Cretaceous formations in continuous sections, to clarify the lateral distribution of sediments, and to study the microfauna.

In the late 1940s, research covered the Southern Bug basin. It was found that the Upper Cretaceous section begins with the lower Cenomanian formation; visible traces of the break between the Cenomanian and Turonian stages are not observed. Cenomanian deposits are absent in the raised areas of Palaeozoic rocks. In general, Cenomanian sediments are represented by various rocks: coarse-grained glauconite sandstones, marls, spongioliths, sandy limestones, and others. Pasternak (1957, 1959, 1962a, 1962b, 1966) studied Cretaceous formations of the Middle Dnister region, in particular the section from Volodymyr-Volynskyi to the Dnister River (Pasternak 1956a), the distribution of Albian and Cenomanian deposits and biostratigraphy of the Upper Cretaceous of the Volyn-Podillia Plate (Pasternak 1956b, 1957, 1966; Pasternak & Gavrylyshyn 1956, 1964). Pectenids are widespread

in Upper Cretaceous deposits of the Middle Dnister region. Their ecology and taxonomy was considered and studied by Sobetsky (1961).

The lithological specificity of the Upper Cretaceous rocks drew the attention of researchers to the issues of lithogenesis (Senkovsky 1962, 1963a, 1963b, 1977; Sergeev 1964).

Mineralogical and petrographic characteristics of the Albian and Cenomanian stages were provided along with the discussion of genesis of sillicites. The issues of biostratigraphy of Cenomanian deposits of the Middle Dnister region are considered in detail by Kyselevych *et al.* (1987, 1988), Yakushyn (2006), Leshchukh *et al.* (2012), Ivanik *et al.* (2013), and others. Based on a list of fauna collected (Pasternak *et al.* 1987; Maryash & Kurepa 2013; Maryash 2015; Kyselevych & Ogienko 2018; Maryash 2019), the conditions of formation of these deposits were clarified (Kyselevych 1991, 1992, 1999; Danyliv 2017, 2019). Zonal biostratigraphic dismemberment of three substages of Cenomanian deposits in the Middle Dnister region was carried out, and they were correlated with formations of the same age of Western Europe and Central Asia.

## Results and Discussion

Cretaceous deposits of Volyn-Podillia are part of the terrigenous-carbonate subformation of the Jurassic–Cretaceous carbonate formation ( $J_3$ - $K_1$ ) and the glauconite-Cretaceous formation ( $K_1al_3$ - $K_2$ ), which includes gazyous ( $K_1al_3$ - $K_2s_1$ ), siliceous-chalk ( $K_2s_2$ - $K_2k$ ) and marl-gazyous ( $K_2sn$ - $K_2m$ ) subformations (Chebanenko *et al.* 1990). Cretaceous deposits of the Middle Dnister region (Fig. 1) are represented by the lower (Albian) and upper (Cenomanian) parts.

### *Cretaceous system K*

#### *Lower section $K_1$*

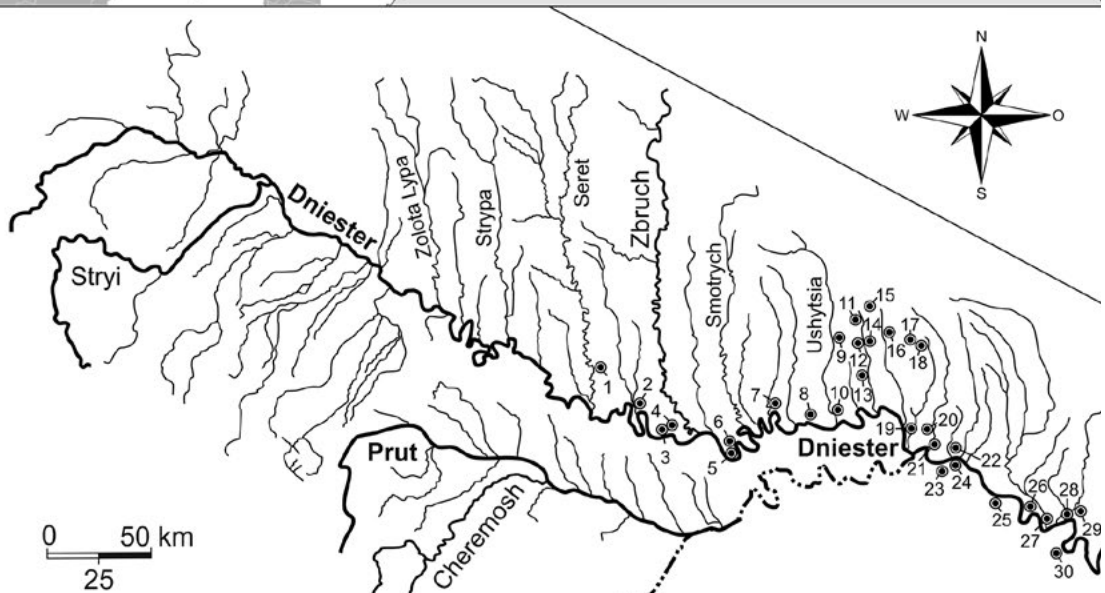
##### *Albian stage $K_1al$*

##### *Middle Albian substage $K_1al_2$*

Stratigraphy. The sandy facies of coastal zone of the middle Albian sea has been preserved in small areas of the south of Ternopil Oblast and is mainly distributed in depressions of the pre-Cretaceous relief. Lithologically, it is represented by clayey sands and sandstones with admixtures of glauconite, gravel, black flint and quartz, phosphorites, and pebbles of Silurian argillites in contact with Silurian rocks. Undoubted middle Albian fauna was found only near Melnytsia-Podilska in outcrops on the banks of the Dnister River (Pasternak *et al.* 1968).

On the blurred surface of Silurian rocks (near Khudykivtsi) it forms a thin layer of conglomerate (0.1–0.2 m), the saturation of which with washed and phosphatized faunal remains in some places reaches more than 50% of the cementing rock. The following taxa were identified in the conglomerate<sup>1</sup>: *Nucula pectinata* Sow., *Leda bergi* Arkh., *L. baueri* Noetl., *Arca dupiniana* (Orb.), *Barbatia marulensis* Park., *Cucullaea glabra* Park., *C. mailleana* (Orb.), *Grammatodon carinatus* (Sow.), *Glycymeris sublaevis* (Sow.), *Limopsis mulleri* Holzapf., *Pteria* sp., *Entolium orbiculare* (Sow.), *Chlamys* cf. *hispidata* (Goldf.), *Lima rhotomagensis* Orb., *L.* sp., *Plicatula gurgitis* Pict. et Roux, *Lopha carinata* (Lam.), *Amphidonte conicum* (Sow.), *A. lateralis* (Nilss.), *Linotrignonia* cf. *spinosa* (Park.), *Cardita tenuicostata* (Sow.), *Cyprina ligeriensis* Orb., *C. lineocostata* (Sow.), *Lucina downesi* Woods, *Thetironia laevigata* (Sow.), *Cyprimeria faba* (Sow.), *Cardium proboscideum* (Sow.), *Dosinopsis caperata* (Sow.), *Panope gurgitis* (Bron.), *Pleurotomaria ewaldi* Tissen, *Littorina lubrica* Woll., *Turrilites* sp., *Confusiscata* cf. *dupiniana* (Orb.), *Gyrodes gaultina* (Orb.), *Natica ervina* Orb., *N.* sp., *Ringinella inflata* (Sow.), *Avellana* cf. *incrassata* (Sow.), *Fustiaria strehlensis* (Gein.), *Nautilus* sp., *Puzosia mayoriana* (Orb.), *Hoplites dentatus* (Orb.), *H. latesulcatus* Spath, *H. bailey* Spath, and *Anahoplites planus* (Mant.). In addition, there are phosphated sponges, shark teeth, sea urchin needles and tree fragments. The given faunal assemblage, in particular hoplites (species-index *Hoplites dentatus*) evidenced the middle Albian

<sup>1</sup> Here and further—fossils were identified by L. Kyselevych.



**Fig. 1.** Study region with collection points of paleontological material. 1 — Bilche-Zolote; 2 — Mykhalkiv; 3 — Khudykivtsi; 4 — Melnytsia-Podilska; 5 — Hrynychuk; 6 — Malynivtsi; 7 — Demshyn; 8 — Bakota; 9 — Velyka Kuzheleva; 10 — Stara Ushytsia; 11 — Tsykove; 12 — Nova Ushytsia; 13 — Kucha; 14 — Struga; 15 — Sloboda Shcherbovetska; 16 — Balabanivka; 17 — Zhytnyky; 18 — Murovani Kurylivtsi; 19 — Khonkivtsi; 20 — Yaryshiv; 21 — Sloboda-Yaryshivska; 22 — Mohyliv-Podilskyi; 23 — Ataky; 24 — Otach; 25 — Oklanda; 26 — Mykhailivka; 27 — Oksanivka; 28 — Dzyhiv Brid; 29 — Porohy; 30 — Soroky.

**Рис. 1.** Регіон дослідження з точками збору матеріалу. 1 — Більче-Золоте; 2 — Михалків; 3 — Худиківці; 4 — Мельниця-Подільська; 5 — Гринчук; 6 — Малинівці; 7 — Демшин; 8 — Бакота; 9 — Велика Кужелева; 10 — Стара Ушиця; 11 — Цикове; 12 — Нова Ушиця; 13 — Куча; 14 — Струга; 15 — Слобода-Щербовецька; 16 — Балабанівка; 17 — Житники; 18 — Муровані Курилівці; 19 — Хоньківці; 20 — Яришів; 21 — Слобода-Яришівська; 22 — Могилів-Подільський; 23 — Атаки; 24 — Отач; 25 — Окланда; 26 — Михайлівка; 27 — Оксанівка; 28 — Дзихів Брід; 29 — Пороги; 30 — Сорочки.

age of the conglomerate layer. It should be noted that some researchers (Sobetsky 1978; Rozumeiko 1988; Leshchukh 1992; Leshchukh & Maryash 2009) doubt the presence of middle Albian deposits within the Middle Dnister region and suppose re-deposition of the faunal content in younger formations (Maryash 2007; Bakayeva 2010). According to I. Maryash (pers. comm.), remains of the middle Albian index species *H. dentatus* were most likely re-deposited. In the current stratigraphic scheme for the Lower Cretaceous of Volyn-Podillia, the phosphorite layer from Khudykivtsi is referred to the upper part of the upper Albian substage, upper part of the *Mortoniceras inflatum* zone — the *Stoliczkaia dispar* zone (Ivanik *et al.* 2013).

Palaeoecology. The coastal zone of the middle Albian sea received a sufficient amount of organic detritus, and the bottom waters were quite rich in oxygen and food, which were necessary for the existence of a number of benthic organisms. The systematic composition of faunal remains is represented by 40 species (Pasternak *et al.* 1968). Taxonomic composition and species richness indicates the highest distribution of bivalve molluscs (92.0% of the processed specimens), of which 56.0% are Taxodonta. The portions of other groups are as follows: gastropods — 5.5%, cephalopods — 1.1%, sponges — 0.8%, sea urchins and fishes — 0.6%. *Cucullaea glabra* Park. and *Glycymeris sublaevis* (Sow.) predominate by the number of individuals. Among the ecological groups, there are mobile benthos (92.3%, of which 13% are free-floating organisms (mainly ammonites and less often belemnites), and sedentary benthos (7.6%) represented by sponges, some species of *Ostrea*, *Lopha*, and *Amphidonte*. In addition, there were lithophagous organisms, the quantification of which is difficult, but common drilling traces in Silurian argillites indicate their widespread distribution and abundance. A number of bivalve shells have holes drilled by zoophagous gastropods (*Natica*).

The nature of the burial and the state of preservation of organic remains indicate that they were washed, re-deposited and represent an oritocoenosis. Almost all of the fossils are phosphatised, rolled and partially broken. Molluscs have remained in the form of nuclei. Significant clusters of fauna are often found, which are cemented with phosphate substance, and together with phosphorite pebble and phosphated wood remains form a phosphorite layer.

Based on ecological characteristics of certain groups of the fauna, in particular molluscs, as well as the lithological composition of rocks, it is possible to conclude on the physical and geographical conditions of this part of the Albian sea: the middle Albian fauna developed under favourable conditions — sufficient light, good bottom water aeration, favourable gas regime, normal salinity, high water temperature, etc. The normal water salinity is indicated by the large number of stenohaline species represented by numerous *Glycymeris*, *Limopsis*, etc., which do not tolerate any deviations from normal salinity. The large number of thermophilous forms (e.g. *Exogyra*, *Ostrea*, *Glycymeris*, and *Chlamys*) indicates that water temperature was not lower than +17...+20°C. High water temperatures are also confirmed by oxygen isotope analysis in calcite rosters of belemnites. The presence of molluscs capable to drill bottom rocks indicates a slow sediment accumulation at the initial stages of development of the Albian sea basin, or a significant hydrodynamic activity of waters and the presence of strong bottom currents that removed the newly formed sediments.

### **Upper Albian substage $K_1al_3$**

Stratigraphy. Upper Albian deposits are lithologically diverse, well characterized by fauna and widespread in the Middle Dnister region, where they are exposed (Pasternak *et al.* 1968). Separate layers with faunal remains are allocated in their structure (from bottom to top):

**quartzose-glaucopitic sands**, containing gravels, sometimes conglomerates, and in eastern Podillia — re-deposited phosphorite Neoproterozoic nodules in the lower part. The fauna is poor and represented mainly by *Amphidonte conicum* (Sow.), *A. lateralis* (Nills.), *Lopha cf. carinata* (Lam.), *Plicatula gurgitis* Pict. and Roux, etc. *Neohibolites cf. minimus* (Miller) was found near Mikhalkiv, and phosphatized nuclei of *Aucellina gryphaeoides* (Sow.), *A. krasnopolskii* Pavl., and *A. stuckenbergi* Pavl. in Mohyliv-Podilskyi. The basal sands of the upper Albian form separate lenses (up to 2 m thick) on

the surface of the Neoproterozoic or Lower Palaeozoic deposits. Presumably, this horizon includes glauconite-quartz sandstone of Yavoriv district;

**bryozoan-echinoderm, organogenic-detrital limestones** composed mainly of fragments of bryozoans, sea urchins, and molluscs with an admixture of quartz and glauconite grains. Molluscs suitable for identification are very rare. Among them are *Amphidonte conicum* (Sow.), *A. lateralis* (Nills.), *Lopha* sp., *Entolium orbiculare* (Sow.), and *Chlamys puzosiana* Woods. Colonial and solitary corals are relatively frequent. The rocks are quite varied, contain terrigenous material (sand grains) and often turn into calcareous sandstones, in places with oblique stratification (Bilche-Zolote village). In the eastern regions, they contain chalcedony pseudoconcretions and flint (Ustya and Kolodribka), as well as sand layers (Mykhalkiv). In Pylypche village, limestones are represented by coarse- and medium-grained, often re-crystallized deposits with fragments of bryozoans and impurities of glauconite and fragmentary quartz grains.

These limestones ('sea urchin limestones,' according to Zaręczny 1874) form a wide 8–10 m thick lens in Podillia. They are common near the mouth of the Seret River, but also known in Bilche-Zolote, Horodenka, and Horodnytsia. Their total thickness reaches 28 m in Pidluby;

**gaizes and opal spongioliths**, often containing chalcedony contractions, and in some places flints (Hrynychuk, Malynivtsi, and Bakota). The fauna is not phosphatised and is represented mainly by *Amphidonte conicum* (Sow.). Less common are *Entolium orbiculare* (Sow.), *E. cf. balticum* (Dam.), *Chlamys hispida* (Goldf.), *C. cf. puzosiana* (Math.), *Lima cf. gaulnina* Woods, *Dosinopsis cf. subrotundata* (Sow.), *D. cf. parva* (Sow.), and *Linotrigonia spinosa* (Park.). The latter is quite often observed in the lower opal silicites (Malynivtsi, Darabany, and Melnytsia-Podilska). In addition, single specimens of *Parahibolites tourtiaie* were found in the outcrops of Melnytsia-Podilska and Khudykivtsi (Weigner 1910). Gaizes and opal spongioliths (0–18 m) are distributed mainly in the Middle Dnister region. Senkovsky (1962) also reported these rocks from near Zaboloty. Late Albian silicites were found near Kamyanka-Buzka.

Based on previous observations, it can be stated that Albian deposits are distributed almost exclusively on the western and south-western edges of the Volyn-Podillia Plate and in adjacent depressions. In the part of Volyn-Podillia with the highest uplifts of the Palaeozoic surface, no marine Albian deposits were found and some signs indicate the presence of Lower Cretaceous continental formations that occur in the form of small lenses.

## **Upper section $K_2$**

### **Cenomanian stage $K_2s$**

Stratigraphy. The Late Cretaceous epoch was generally marked by the development of large-scale transgression and an increase in the depth of marine epicontinental basins. It is evidenced by the wide lateral distribution and facial features of Cenomanian formations in the composition of mainly shallow terrigenous sediments (early Cenomanian). At the early-middle Cenomanian boundary, regression took place, which manifested in breaks of sedimentation and in the appearance of phosphorite facies. The accumulation of carbonate sediments began in the second half of the Cenomanian age. The Carpathian Basin with a moderately deep-water zone and a deep shelf developed along the periphery of the south-western edge of the East European platform. Carbonate-clayey, silt, silty-siltstone deposits with sands formed there. The presence of inoceram remains indicates good water aeration and normal salinity.

At that time, there was no large landmass near the Volyn-Podillia Sea. In the east, the surface of the Ukrainian Shield, levelled by prolonged denudation, rose above the water in the form of large islands. In the southwest, the Volyn-Podillia Sea bordered the Carpathian Sea, separated from the Carpathian folded region by a shaft. In the north, there were several small islands. As a result, little terrigenous material entered the water basin and sedimentation occurred mainly due to erosion and processing of the weathering crust by the water mass.

Cenomanian deposits were formed under conditions of active hydrodynamic regime of the shallow epicontinental sea, which developed and caused significant vertical and horizontal lithological-facial variability of its sediments under the influence of rather intense bottom currents.

Two sedimentation areas are allocated in the Cenomanian sea basin (Sobetsky 1961): north-western shallow zone with terrigenous sediments (sublittoral) and south-eastern, relatively deep-water zone with carbonate-clayey and carbonate sediments. The boundary between these lithofacial zones is indistinct and the lithological change of sediments occurs as a result of sequential-pulsating (transgressive-regressive) 'wedging' and wedge-shaped layering of marls with sands (Vorobiev *et al.* 1971). This was reflected in the gradual increase in the clay content of marls towards the Ukrainian Shield until their transition into carbonate clay, and then, as a result of increasing sand and glauconite content, into dense quartz-glauconitic sands.

In the north-western part of the Middle Dnister region, west of the Kalyus-Zhvan watershed, Cenomanian sediments lie directly on the blurred surface of Silurian deposits and are represented by coarse-grained sandstones and clayey shales. Dark green glauconitic sand with basal conglomerates lies in the base of the Cenomanian section. There are wood fragments (Struga) and re-deposited phosphorite nodules (Rudkivtsi) in basal conglomerates. The sand is fine-grained and dense with remains of sponges and bryozoans. Small clumps of grey flints are evenly scattered throughout the section. The thickness of the basal formations is 0.3–3.0 m.

Upward in the section, there are sandy gaizes interbedded with opal-glauconite-quartz sands and opal-chalcedony spongioliths. Opals comprise rare *Entolium orbiculare* Sow., *E. balticum* (Dam.), *Chlamys hispida* (Goldf.), and *Parahibolites tourtiaie* (Weign.). In some places (Malynivtsi, Darabany, and Stara Ushytsia), there is a limestone layer (0.5–1.0 m), in which *Amphidonte conicum* (Sow.), *Trigonia pavlovi* Strem., and *Lima* sp. were found. The thickness of sandstone is about 10 m. *A. conicum* (Sow.), *Venericardia tenuicosta* Sow., *Cucullaea* aff. *mailleana* (Orb.), *Parallelodon carteroni* (Orb.), and *Chlamys* cf. *hispida* (Goldf.) were identified from deposits of the same age exposed near Demshyn. Further upward, there are sands (Kalius river basin: Nova Ushytsia, etc.) and marls (Verbivka river basin: Balabanivka).

There are uniform fine-grained, greenish-grey glauconitic-quartz sands (0.2–1.0 m) on the watershed between Kalius and Studenytsia. This sandy layer is enriched with numerous phosphatised remains of molluscs, detritus, and shark teeth. Sands are often interbedded with gaizes, formed due to secondary separation of carbonate rocks (Senkovsky 1973). Fossilization of remains is due to groundwater, which had reached this level (Vorobiev *et al.* 1971).

The lower border of glauconitic-quartz sands is clear. At the very contact with the underlying formations, there is a layer (0.1–0.15 m) of viscous olive-green clay with a small admixture of sand. The roof of sands is wavy and apparently reflects the relief of the seabed. The upper part of the sand section (0.5 m) is enriched with fragile iron contractions of semi-circular shape. In this part, along with faunal remains, a chain of shallow lenses of greyish-cream marls is observed. From above, in a layer of greenish-grey glauconitic-quartz sands, finger-like flints enter to a depth of 0.5 m. The thickness of glauconitic-quartz sands is 15–20 m.

The most complete set of the fossil fauna was collected in greenish-grey glauconitic-quartz sands near Nova Ushytsia: *Cyprimeria faba* (Sow.), *Cucullaea mailleana* (Orb.), *C. subglabra* (Orb.), *Venericardia tenuicosta* Sow., *Avellana cassis* Orb., *Trigonia aliformis* Park., *Plicatula inflata* Sow., *Pl. gurgitis* Pict. et Roux, *Myoconcha cretacea* Orb., *Natica lyrata* Sow., *Trigonarca orbigniana* (Math.), *Chlamys* cf. *hispida* (Goldf.), *Ch. (Merklina) aspera* (Lam.), *Ch. cf. fissicosta* (Eth.), *Amphidonte conicum* (Sow.), *Grammatodon carinatus* Sow., *Terebratula striatula* Reuss, *Cretirhynchia subhercynica* (Tsn.), *Rhynchonella grasiana* d'Orb., *Nairiella* cf. *tenuicosta* Plamad., *Nodosiella* cf. *nodosa* (Roem.), *Neitheia* sp., *Donax* sp., *Pleurotomaria* sp., numerous fragments of belemnites, bryozoans, corals, vertebrae and teeth of *Platypterygius?* sp. (Kyselevych & Ogienko 2018), and shark teeth. A scale of the ganoid fish *Scheenstia* (Actinopterygii, Holostei) was also found there (Kyselevych & Kovalchuk 2019). Phosphatization has led to good preservation of fossils and their structural details.



The best preserved in this section are cephalopods represented by *Cymatoceras deslongchampsianum* (Orb.), *Turrilites costatus* Lam., *Hypoturrilites* aff. *tuberculatus tuberculatus* (d'Orb.), *Puzosia mayoriana* Orb., *P. planulata* (Sow.) var. *odiensis* Kossm., *Arrhaphoceras variabile* Renz, *Acanthoceras* cf. *rhotomagense* (Defr.), *Sharpeiceras* aff. *schluteri* Hyatt., *Mantelliceras mantelli* (Sow.), *Schloenbachia varians* Sow., *S. varians subvariens* Spath, *S. varians subtuberculata* (Sharpe), *S. varians ventriosa* Stiel., *S. coupei quadrata* Spath, *Ammonites* sp., and *Turrilites acutus* Passy. In addition to these species, *Gryphaeostrea canaliculata* (Sow.), *Trajanella* aff. *muniari* Popov-Hatzeg, *Chlamys robinaldina* (Orb.), *Entolium noetlingi* Sob., *E. orbiculare* (Sow.), *Neithea quiquecostata* (Sow.), *Hypoturrilites mantelli* (Sharpe), *S.* aff. *coupei trituberculata* Spath, and *Spondylus* sp. were identified in Balabanivka. *Parallelodon carteroni* (Orb.) and *Lima podolica* Sob. were found in Sloboda Shcherbovetska, *Drilluta curta* Pčel. near Kucha, while *Neithea cometa* (Orb.) and *Lima rhotomagensis* Orb. were identified in materials from Velyka Kuzheleva.

The closest to the faunal assemblage of Nova Ushytsia is that from Lysyachy Yar (Tsykove), which, in addition to the previously listed species, includes *Opis bicornis* (Gein.), *Gryphaeostrea canaliculata* (Sow.), *Capillithyrus* ex gr. *capillata* (Arch.), *Mariella* aff. *essenensis* (Gein.), and *Turrilites* aff. *acutus* Passy. To the west of the Zhvan River, the section of Cenomanian sediments ends with white fine-grained trifles and marls with chalcedony flints.

In Balabanivka, flint lies in a sandy marl with a thickness of 5 m. The marl is very sandy in the lower part (1.5 m), up to the formation of dense carbonate sands. The number of flints increases upwards. In the lower part of the section, flint layer lies in greenish, viscous, carbonate, sandy clays. The thickness of flints increases westward and varies from 5 to 10 m.

To the southeast of the Zhvan River, the section of Cenomanian sediments changed — there is a sand-carbonate stratum on basal conglomerates, which corresponds in age to spongioliths and glauconitic-quartz sands (Kraeva & Lypnyk 1958; Senkovsky 1963b). Some changes occur in the thickness of basal formations — they are represented in Mohyliv-Podilskyi by glauconitic-sandy limestones with *Amphidonte conicum* (Sow.), *Entolium orbiculare* (Sow.), *Neithea sexcostata* Woodw., *Plicatula gurgitis* Pict. et Roux, and *Neohibolites* cf. *ultimus* (Orb.).

A 42 m thick layer of greyish-white dense sandy chalk-like marls with numerous black flints lies on basal formations (glauconitic sands with pebbles of Palaeozoic sandstones and mica clay shales) in Murovani Kurylivtsi. These marls yield the following fossils: *Entolium orbiculare* (Sow.), *E. noetlingi* Sob., *Chlamys fissicosta* (Eth.), *Ch.* cf. *elongata* Lam., *Ch.* (*Aequipecten*) *aspera* (Lam.), *Neithea quiquecostata* (Sow.), *Plicatula inflata* Sow., *Venericardia tenuicosta* (Sow.), *Trigonarca* aff. *orbignyana* (Math.), *Amphidonte conicum* (Sow.), *Cyprimeria faba* (Sow.), *Parallelodon carteroni* (Orb.), *Avellana cassis* Orb., *Pleurotomaria* cf. *panderi* Gofm., *Trochus duodecimcostatus* Gofm., *Neohibolites ultimus* (d'Orb.), *Rotularia damesii* Noetl., *Aucellina* sp., and bone fragments. Cephalopods with outer shell (*Nautilus laevigatus* d'Orb., *Puzosia* aff. *chivensis* Arkh.(?), *Schloenbachia varians varians* Sow., *S. varians subvariens* Spath, *S. varians subtuberculata* (Sharpe), *S. coupei costata* (Sharpe), and *S. coupei quadrata* Spath.) are also widely represented in this section.

The species list of Cenomanian cephalopods from a new section near Murovani Kurylivtsi was recently supplemented with *Schloenbachia sharpei* Semenov, *S. ventriosa* Stieler, *Phylloceras* sp., *Forbesiceras* sp., *Hyphoplites* cf. *costosus* Wright et Wright, *Mantelliceras mantelli* (Sow.), *M. tuberculatum* (Mantell), *M. cantianum* Spath, *Acompsoceras* cf. *inconstans* (Schlüter), *Puzosia mayoriana* d'Orb., *Puzosia* sp., *Austiniceras* cf. *austeni* (Sharpe), *Mariella* sp., *Turrilites scheuchzerianus* Bosc, *Stomohamites simplex* (d'Orb.), *Sciponoceras baculoides* Mantell, *Pseudocnoceras fittoni* (Sharpe), *Eutrephoceras sublaevigatum* (d'Orb.), *Praeactinocamax plenus* Blainville, and *Praeactinocamax* sp. (Maryash & Kozlovsky 2019). Among them, *Mantelliceras mantelli* is an index species of the lower part of the lower Cenomanian (Ivanik *et al.* 2013), while *Praeactinocamax plenus* represents the Upper Cenomanian zone within the entire subtier for Volyn-Podillia (Maryash & Kozlovsky 2019).

In Yaryshiv, 20–25 m thick greyish-white, dense, homogeneous marls with iron inclusions and a gradually increasing number of flints lie on basal conglomerates. The marls are significantly clayey in the lower part of the section, being sandier in the middle part. The entire layer contains rare fragments of sponges and small pectenid shells.

Numerous fossil faunal remains were found 1–2 cm of the marl roof. This part of the section contains rare grains and small black flint pebbles. The fauna is numerous and diverse: *Chlamys* (*Aequipecten*) *aspera* (Lam.), *Ch. robinaldina* Orb., *Ch. fissicosta* (Eth.), *Ch. aff. elongata* Lam., *Entolium orbiculare* (Sow.), *E. noetlingi* Sob., *Neithea quinquecostata* (Sow.), *Venericardia tenuicosta* (Sow.), *Cyprimeria faba* (Sow.), *Trigonarca orbignyana* (Math.), *Plicatula gurgitis* Pict. et Roux, *P. inflata* Sow., *Parallelodon carteroni* (Orb.), *Cucullaea cf. subglabra* (Orb.), *Myoconcha cretacea* Orb., *Amphidonte conicum* (Sow.), *Gryphaeostrea canaliculata* (Sow.), *Ostrea aff. vesicularis* Reuss, *Exogyra lateralis* Nills., *Trigonia pavlovi* Strem., *T. cf. aliformis* Park., *Terebratula striatula* Reuss, *Terebratulina podolica* Zar., *Avellana cassis* Orb., *Cyathophyllum articulatum* Wahl., *Scyphya fenestrata* Goldf., *Ventriculites coewicornis* d'Orb., *Rhynchonella grasiana* d'Orb., *Inoceramus crippsi* Mant., *Ceprina ligeriensis* d'Orb., *Spondylus striatus* (Sow.), *S. aff. dutempleanus* d'Orb., *Parsimonia ex gr. antiquate* (Sow.), *Serpula aff. ampullacea* Sow., *Pleurotomaria* sp., *Dentalium* sp., *Cymatoceras deslongchampsianum* (Orb.), *Mantelliceras mantelli* (Sow.), *Puzosia planulata* (Sow.), *Forbesiceras largilliertianum* (Orb.), *Turrilites costatus* Lam., *Schloenbachia varians subvariens* Spath, *S. varians subtuberculata* (Sharpe), *S. varians ventriosa* Stiel., *S. coupei quadrata* Spath, *S. coupei trituberculata* Spath, and *Sharpeiceras* sp. In addition, *Natica lyrata* Sow., *Arcuatothyris arcuata* (Roem.), and *Lima podolica* Sob. were found in Khonkivtsi.

*Chlamys* (*Aequipecten*) *aspera* (Lam.), *Trigonia pavlovi* Strem., *Cyprimeria faba* (Sow.), *Venericardia tenuicosta* (Sow.), *Schloenbachia varians subvariens* Spath, and *Ostrea* sp. were identified along with shark teeth from 17 m thick limestones of Mohyliv-Podilskyi.

Light gray marls with glauconite are exposed on the right bank of the Dnister River near Otach (Republic of Moldova). Pebbles of Palaeozoic rocks are found in the lower part of the section (0.25 m). Fossils found in this layer represent *Inoceramus crippsi* Mant., *Lima gaultina* Woods, *Entolium orbiculare* (Sow.), *E. noetlingi* Sob., *Isocardia ex gr. karabakhensis* Bobkova, *Chlamys elongata* Lam., *Chlamys* (*Merklinia*) *aspera* (Lam.), *Spondylus striatus* (Sow.), *Plicatula gurgitis* Pict. et Roux, *Ostrea* sp., and *Schloenbachia aff. coupei quadrata*.

Glauconite content is sharply decreased 5 m upwards. Marls of this part of the section comprise *Entolium orbiculare* (Sow.), *Plicatula inflata* (Sow.), *Inoceramus crippsi* Mant., *Neithea quinquecostata* (Sow.), *N. cometa* (Orb.), *N. sexcostata* (Woodw.), *Chlamys robinaldina* (Orb.), and *Lima gaultina* Woods. In 3 m above, the marl is enriched with numerous inoceram fragments indicating a significant mobility of waters within the sedimentation basin. *Inoceramus crippsi* Mant., *I. orbicularis* Noetl., *Neithea quinquecostata* (Sow.), *Plicatula inflata* Sow., *Entolium orbiculare* (Sow.), *Gryphaeostrea canaliculata* (Sow.), *Chlamys cf. fissicosta* (Eth.), *Terebratula cf. striatula* Reuss, and *Rhynchonella* sp. were collected there. The upper part of marls (15 m from the base) with numerous flint concretions contains *Entolium noetlingi* Sob., *E. orbiculare* (Sow.), *Plicatula inflata* Sow., *Lima podolica* Sob., *Neithea quinquecostata* (Sow.), *Chlamys* (*Aequipecten*) *aspera* (Lam.), and *Inoceramus crippsi* Mant. The Cenomanian section in Mohyliv-Podilskyi area ends with inoceram (5 m) and siliceous (6 m) limestones and trepels (5 m) with flint. Their age is confirmed by findings of the Cenomanian fauna. The presence of *Turrilites cf. scheuchzerianus* Bosc., *Schloenbachia varians* Sow., *S. subvariens* Spath, *S. cf. scharpei* (Sem.), *S. cf. ventriosa* Stiel., *Turrilites costatus* Lam., and *Schloenbachia* sp. in the assemblage allows to refer these deposits to the lower part of the Middle Cenomanian.

In the southern part of the Middle Dnister region, Cenomanian deposits are observed in the outcrops of Okland-Soroky, where they lie on the blurred surface of Riphean and Palaeozoic rocks, and are represented by pebbles and fragments of underlying rocks (0.4–0.5 m), dense quartz-glauconitic, clayey, fine-grained sands (1.5 m), and clayey marls (1.0 m). Greyish sandy marl (visible thickness 3.5 m) in Kobzhanka ravine near Soroky comprises *Inoceramus crippsi* Mant., *I. orbicularis* Noetl.,

*Entolium orbiculare* (Sow.), *E. noetlingi* Sob., *Gryphaeostrea canaliculata* (Sow.), *Chlamys puzosiana* (Math.), *Ch. robinaldina* Orb., *Ch. fissicosta* (Eth.), *Lima podolica* Sob., *Plicatula inflata* (Sow.), *Neithea quinquecostata* (Sow.), and *Cyclothyris* cf. *schloenbachi* (Dav.). This marl upwards gradually turns into a very dense, chalk-like marl with a thickness of 2 m with small-sized *Entolium noetlingi* Sob., *E. orbiculare* (Sow.), *Chlamys fissicosta* (Eth.), *Ch. robinaldina* Orb., *Ch. puzosiana* (Math.), *Neithea quinquecostata* (Sow.), *Plicatula gurgitis* Pict. et Roux, *Lima podolica* Sob., and *Inoceramus* sp. This marl is covered by 4 m thick dense, fine-grained, essentially clayey marl containing *Inoceramus crippei* Mant., *I. orbicularis* Munst., *Entolium noetlingi* Sob., *E. orbiculare*, *Chlamys fissicosta* (Eth.), *Ch. robinaldina* Orb., *Neithea quinquecostata* (Sow.), *Plicatula gurgitis* Pict. et Roux, *Lima podolica* Sob., *Gryphaeostrea canaliculata* (Sow.), *Ostrea* sp., and *Mantelliceras mantelli*.

There is a 5 m thick greyish, fine-grained, sandstone-like marl lying upward. The following fossils were collected there: *Entolium orbiculare* (Sow.), *E. noetlingi* Sob., *Gryphaeostrea canaliculata* (Sow.), *Lima gaultina* Woods, *L. podolica* Sob., *Neithea quinquecostata* (Sow.), *N. sexcostata* (Woodw.), *N. cometa* (Orb.), *Chlamys* aff. *fissicosta* (Eth.), and *Ch. robinaldina*.

This layer is covered by a 10 m thick dense oolitic marls with nest-like clusters of fossil fauna represented by *Entolium orbiculare* (Sow.), *E. noetlingi* Sob., *Gryphaeostrea* sp., *Neithea quinquecostata* (Sow.), and *Chlamys robinaldina* Orb. In the upper part of the section, there are *Gryphaeostrea canaliculata* (Sow.), *Amphidonte conicum* (Sow.), *Parsimonia antiquata* (Sow.), *Plicatula inflata* (Sow.), *Chlamys* aff. *robinaldina* Orb., *Entolium orbiculare* (Sow.), and *E. noetlingi* Sob. The sandy marl gradually turns into an olive-green clay-carbonate rock with traces of bioturbations and containing *Gryphaeostrea canaliculata* (Sow.), *Entolium orbiculare* (Sow.), *Neithea quinquecostata* (Sow.), and *Plicatula inflata* (Sow.). The Cenomanian section ends with 5 m thick dense, slightly silicified white marls with rare brown-grey flints the number of which increases upward. Two specimens of *Inoceramus* sp. were found in this layer.

Further north (between Soroky and Kobzhanka ravine, Moldova), there is a Cenomanian section, which is similar to the previous one. The following taxa were found in its lower part: *Entolium orbiculare* (Sow.), *E. noetlingi* Sob., *Lima gaultina* Woods, *Plicatula inflata* (Sow.), *Inoceramus* sp., *Ostrea* sp., and *Terebratulina* sp. Somewhat higher, there are *Plicatula inflata* (Sow.), *Inoceramus* sp., *Ostrea* sp., small fragments of belemnites and poorly preserved brachiopods. *Chlamys robinaldina* Orb., *Ch. (Aequipecten) aspera* (Lam.), *Entolium orbiculare* (Sow.), *E. noetlingi* Sob., *Amphidonte conicum* (Sow.), *Gryphaeostrea canaliculata* (Sow.), *Plicatula inflata* (Sow.), *Parsimonia* ex gr. *antiquata* (Sow.), *Neohibolites ultimus* (d'Orb.) were collected in the upper part of the section. Similar faunal remains were identified north of Soroky, in Dzyhiv Brid, Porohy, Oksanivka, and Mykhailivka. In addition to the above species, *Cucullaea mailleana* (Orb.), *Venericardia tenuicosta* (Sow.), *Trigonarca orbignyana* (Math.), *Avellana cassis* Orb., *Cyprimeria faba* (Sow.), *Schloenbachia varians subvariens* Spath, fragments of sponges, characteristic of the northern, shallower part of the Middle Dnister region, were found in Okland (Moldova). South of Soroky, Cenomanian sediments are represented by ash-grey fine-grained marls with a thickness of 20–25 cm (corresponding to fine-grained marls with marcasite in Kobzhanka ravine), containing *Neohibolites ultimus* (d'Orb.), *Plicatula gurgitis* Pict. et Roux, *P. inflata* (Sow.), and *Inoceramus crippei* Mant.

## Age and biostratigraphy of the Cenomanian of the Middle Dnister region

### Lower Cenomanian $K_2s_1$

Lower Cenomanian deposits are widespread almost everywhere in the Middle Dnister region, and numerous outcrops are known from the Ternava River in the west to the Markovka River in the east, which led to the most complex paleontological characteristics of this region.

Lithology. In the Middle Dnister region, there is a lithological change of facies: from shallow glauconitic-quartz sands of the littoral zone of open shallow shelf in the northwest to deep carbonate-clayey formations of the middle and upper sublittoral in the southeast.

Molluscs. Cephalopods with external shells are widespread in lower Cenomanian deposits of the Middle Dnister region, especially in its north-western part — on the Ushytsia-Liadova watershed. Mass gatherings of this fossil fauna were made in vicinities of Nova Ushytsia, Tsykove, Velyka Kuzheleva, Verbiivtsi, Struga, Kucha, Balabanivka, Zhytnyky, Murovani Kurylivtsi, Khonkivtsi, and Yaryshiv. In the south-eastern direction, there is a sharp reduction in species and quantity of cephalopods, and isolated findings are known in Mohyliv-Podilskyi and in the Republic of Moldova — in Ataky, Okland, and Soroky. The following taxa are the most common among the ammonoids (Kyselevych 1991): *Schloenbachia varians varians* (Sow.), *S. varians subvariens* Spath, *S. varians subplana* (Mant.), *S. varians subtuberculata* (Sharpe), *S. varians ventriosa* Stiel., *S. coupei quadrata* Spath (Nova Ushytsia), *S. aff. coupei trituberculata* Spath (Balabanivka), *S. varians varians* (Sow.), *S. varians subvariens* Spath, *S. varians subtuberculata* (Sharpe), *S. varians quadrata* Spath (Murovani Kurylivtsi), *S. varians subvariens* Spath, *S. varians subtuberculata* (Sharpe), *S. varians ventriosa* Stiel., *S. coupei quadrata* Spath, and *S. coupei trituberculata* Spath (Yarishiv). In the south-eastern part of the Middle Dnister region, there are isolated *Schloenbachia varians subvariens* Spath in Mohyliv-Podilskyi, *S. aff. coupei quadrata* Spath in Ataky, and *S. varians subvariens* Spath in Okland.

In the north-western part of the Middle Dnister region, *Schloenbachia* is confined to a thick layer of glauconitic-quartz sands with a large number of phosphated mollusc remains. Phosphatization of remains led to their good preservation in the fossil state with details of the external sculpture and internal structure. Near Nova Ushytsia, *Schloenbachia* was found together with *Mantelliceras mantelli* (Sow.) — an index species of the upper zone of the lower Cenomanian — and with *Turrilites costatus* Lam., which is characteristic for the middle Cenomanian. Balan (1973) suggested that representatives of *Schloenbachia*, due to the presence of transitional forms and the high rate of prochoresis, were probably ecological subspecies. Atabekyan (1985) believed that in the south of the former USSR they are characteristic only for the upper zone of the lower Cenomanian. However, Marcinowski (1983) provided data about lower Cenomanian sections, which shows that the nominative and other subspecies of *Schloenbachia varians* (Sow.) were common in the lower and middle Cenomanian, and the first representatives of *S. coupei* (Brongn.) appeared only during the Middle Cenomanian.

*Mantelliceras mantelli* (Sow.), an index species of Lower Cenomanian (Kyselevych *et al.* 1987; Kyselevych 1992; Ivanik *et al.* 2013), is widespread in the Middle Dnister region. Its findings are known in the sandstones of Nova Ushytsia and Yaryshiv (our data), in the marls of the Soroky district (Kobzhanka ravine, Republic of Moldova), as well as in Bernadivka, Butsniv (Maryash 2016) and Murovani Kurylivtsi (Maryash & Kozlovsky 2019). The allocation of *Mantelliceras mantelli* zone in the Lower Cenomanian deposits of the Middle Dnister region is also tentatively confirmed by findings of *Hypoturrilites aff. tuberculatus tuberculatus* (d'Orb.) in Nova Ushytsia, *H. mantelli* (Sharpe) in Balabanivka (both these species have the same stratigraphic distribution according to Monnet & Bucher 2002) and *Mariella aff. essenensis* (Gein.) (Tsykove). According to Atabekyan (1985), all three these species are characteristic for the Cenomanian of England and France, as well as for the middle and upper parts of *Mantelliceras mantelli* zone of the North Caucasus, Mangyshlak, Tuarkir, and Kopet-Dag. In addition, the lower Cenomanian of the Middle Dnister region is characterized by the presence of poorly preserved *Sharpeiceras aff. schluteri* Hyatt., *S. sp.*, and *Forbesiceras largilliertianum* (Orb.). *Arrhaphoceras variabile* Reuz, known from the upper Albian deposits of Turkmenistan, was found, apparently, in a re-deposited state near Nova Ushytsia (Kyselevych *et al.* 1987).

The oldest ammonites known in the Late Cretaceous seas of the eastern Central European province (Balan, 1973) represented the genus *Puzosia* Bayle, 1878. In the early Cenomanian sea of the Middle Dnister region, there were *P. planulata* (Sow.) (Yarishiv), *P. mayoriana* d'Orb. (also recorded from the middle Cenomanian of Volyn-Podillya; Maryash & Kurepa 2014), *P. planulata* (Sow.) var. *odiensis* Kossm. (Nova Ushytsia), *P. aff. chivensis* Arkh. (Murovani Kurylivtsi). In addition to their distribution in Turkmenistan, species of the genus are known in the sediments of the lower Cenomanian Anglo-Paris and Polish-German basins, North Africa, Madagascar and Japan. Next to them, *Nautilus*

*laevigatus* d'Orb. and *Cymatoceras deslongschampsianum* d'Orb. of the same age were found in the Middle Dnister region.

Most fossil molluscs are confined to the phosphatized faunal layer in the north-western part of the Middle Dnister region. In this area, many groups have varying degrees of importance, but, in general, it is possible to note certain patterns. The most common among bivalves are *Cyprimeria faba* (Sow.), *Cucullaea mailleana* (Orb.), *C. subglabra* (Orb.), *Venericardia tenuicosta* Sow., *Trigonia aliformis* Park., *Plicatula inflata* Sow., *P. gurgitis* Pict. et Roux, *Myoconcha cretacea* Orb., *Grammatodon carinatus* Sow., *Parallelodon carteroni* (Orb.), *Trigonia aliformis* Park., *Amphidonte conicum* (Sow.), *A. canaliculata* (Sow.), and *Lima* sp., while *Avellana cassis* Orb., *Natica lyrata* Sow., *Pleurotomaria* sp., and *Trochus* sp. predominate among gastropods. There are rare *Nodosiella* cf. *nodosa* (Roem.), *Nairiella* cf. *tenuicostata* Plamad., *Trajanella* aff. *muniari* Popov.-Hatzeg, known in western Europe, India, and Japan. Among brachiopods, the most common member of assemblages is *Terebratula striatula* Reuss.

Bivalves and gastropods are represented by phosphatised nuclei, often with preserved carbonate shells with their outer sculpture, less often with phosphatised nuclei. Forms that are partially or completely buried in the living state in the bottom substrate (*Cyprimeria* and others) are represented in the fossil state by whole nuclei with remains of shells. They did not acquire any lifelong orientation, except *Amphidonte conicum* (Sow.) which formed oyster banks near Stara Ushytsia. Much less common in the northwest are *Chlamys (Aequipecten) aspera* (Lam.), *Ch. cf. hispida* (Goldf.), *Entolium* cf. *noetlingi* Sob., and *Neithea* sp.

A decline in species composition of bivalves is observed in the south-eastern direction. In the Yaryshiv area, pectenids are quite common — *Chlamys (Aequipecten) aspera* (Lam.), *Ch. fissicosta* (Eth.), *Ch. robinaldina* Orb., *Ch. elongata* Lam., *Entolium orbiculare* (Sow.), *E. noetlingi* Sob., and *Neithea quiquecostata* (Sow.). Large Pectinacea shells indicate favourable living conditions. Of the pectenids, the most common are large *Syncyclonema noetlingi* Sob. and smaller *S. orbiculare*. Further to the southeast, there are only *Entolium orbiculare* (Sow.), *E. noetlingi* Sob., *Chlamys fissicosta* (Eth.), *Ch. robinaldina* Orb., *Chlamys elongata* Lam., *Ch. puzosiana* (Orb.), *Neithea quiquecostata* (Sow.), *N. sexcostata* (Woodw), *N. cometa* (Orb.), *Lima gaultina* Woods, *L. podolica* Sob., *Plicatula inflata* (Sow.), *P. gurgitis* Pict. et Roux, *Inoceramus crippsi* Mant., *I. pictus* Sow., *I. orbicularis* Munst., and *Ostrea* sp.

In general, this faunal assemblage is characteristic for the lower Cenomanian. The *Mantelliceras mantelli* zone is reliably distinguished by the findings of the index species and characterized by the presence of the nominal species *Schloenbachia varians* (Sow.) and its subspecies.

Calcareous nannoplankton. Lower Cenomanian deposits of the Middle Dnister region contain *Manivitella redimiculata* (Stov.), *Zygodiscus diplogrammus* (Defl.), *Lithastrinus floralis* (Str.), *Biscutum constans* (Gorka), *Eiffelithus turriseiffeli* (Defl.), *Watznaubereria barnesae* (Black), *Cribrosphaerella ehrenbergi* (Arkh.), *Parhabdolithus emdergeri* (Noel.), *Chiastozygus amphipons* (Braml. et Mart.) and others, which are characteristic for *Chiastozygus amphipons* zone. This calcareous nannoplankton assemblage, in general, is common for all sections of the lower Cenomanian of the Middle Dnister region. It correlates with those of the Dnipro-Donetsk Basin, Caucasus, France, USA, and the oceans.

Palaeoecology. The facies of the lower Cenomanian glauconitic-quartz sands and sandstones is characterized by gravel impurities and insignificant thickness. Sponges with a silicon skeleton (genus *Triaxonida*) played a significant role in sedimentogenesis. Moderate water mobility and good aeration contributed to the formation of a rich fauna (bivalves, cephalopods and brachiopods, sponges, oysters, sea urchins, and corals). Mobile benthos predominated among the fauna (76%; Atabekyan 1985). Detritophagous *Turbo* were numerous, and *Natica* was typical among zoophages. Brachiopods were non-abundant, mainly rhynchonellids and terebratulids, being represented by shell fragments. The species composition of foraminifera from these sediments is poor. Benthic foraminifera (78–84%) are represented by numerous genera (*Arenobulimons*, *Cidicides*, *Gavelinella*, and *Plectina*), and planktonic (16–22%) — by members of the genus *Hedbergella*. This palaeocoenosis was buried in sediments of

the coastal part of open sea at a depth of about 50 m. Shallow water is also evidenced by the lithological composition of sediments, as well as the findings of *Cucullaea*, *Cardita*, and *Cyprina*, occupying shallow habitats (10–80 m) of warm seas with good water aeration, mobility, and light.

There are mixed yellow-granular nodules of phosphorites in the early and middle Cenomanian sublittoral sediments of Volyn-Podillia, which were transferred from the Vendian deposits as a result of washing by later transgressing seas. Granular phosphorites were formed under calmer conditions of the sublittoral and relatively calm shallow shelf. The low seabed relief and structural-tectonic positions also contributed to the re-deposition processes.

### **Middle Cenomanian $K_2S_2$**

**Lithology.** Faunistically characterized middle Cenomanian deposits are widespread in the Middle Dnister region. In the second half of the Cenomanian, the basin became deeper and the character of sedimentation had also changed due to the formation of carbonate-detrital deposits. New faunal groups appeared in the sea, in particular inoceramids, whose shells later became a rock-forming material for detrital limestones. Within the north-western part of the Middle Dnister region, quartz-glaucopitic sands dated back to the middle Cenomanian, are replaced southward by detrital facies, with glauconite admixtures, limestones, which turn into marls and chalk near Soroky. The upper part of marls and limestones belongs to the middle Cenomanian.

The lower border of the middle Cenomanian deposits is determined by the results of the analysis of fossil fauna. In the northwest (Nova Ushytsia–Balabanivka) — the accumulation area of sublittoral Cenomanian deposits — it is confined to the upper part of glauconitic-quartz sands with phosphatized fauna. In the central part (near Yarishiv), this border is in the upper part of sand marls, whereas near Ataky–Mohyliv–Podilskyi — at the base of inoceram limestones; it is confined to the base of marls and chalk in the southeast (near Soroky).

**Molluscs.** Middle Cenomanian deposits of the Middle Dnister region are distinguished by the presence of *Turrilites costatus* Lam. (Nova Ushytsia, Yaryshiv, Tsykove), which was common in the Anglo-Paris and Polish-German basins, as well as in North Africa during the middle Cenomanian; *Acanthoceras rhotomagense* (Defr.) (Nova Ushytsia, Sloboda-Yaryshivska); *Turrilites acutus* Passy (Nova Ushytsia), which are characteristic for the upper middle Cenomanian in the south of Eastern Europe (*Cunningtoniceras inerme* zone for the lower middle Cenomanian), found in the Cenomanian of Western Europe, the Caucasus, and the Fore-Caspian area (*Acanthoceras rhotomagense* zone of the mid-middle Cenomanian).

In addition, the first representatives of *Schloenbachia coupei* (Brongn.) appeared in the middle Cenomanian (Kyselevych 1991), i.e. *S. coupei quadrata* Spath (Nova Ushytsia, Yaryshiv, and Otach), *S. coupei trituberculata* Spath (Balabanivka and Yaryshiv), *S. coupei costata* (Sharpe) (Murovani Kurylivtsi), as well as *S. cf. scharpei* (Sem.), and *S. cf. ventriosa* Stiel. These taxa were widespread in the Cenomanian of Western Europe, Ukraine and, especially, in the middle Cenomanian of Turkmenistan (Mangyshlak and Tuarkir).

**Calcareous nannoplankton.** The middle Cenomanian age of deposits in the north-western part of the Middle Dnister region could not be confirmed by the calcareous nannoplankton, as its remains were not found in glauconitic-quartz sands near Nova Ushytsia. Further to the south, the middle Cenomanian is distinguished by the appearance of *Chiastozygus anceps* (Gorka), *Ch. cuneatus* (Lulj.), *Prediscosphaera cretacea* (Arkh.), etc. Middle Cenomanian sediments near Yarishiv contain the richest assemblage of coccoliths: *Watznaueria barnesae* (Black), *Discorhabdulus ignotus* (Gorka), *Chiastozygus amphipons* (Braml. et Mart.), *Ch. cuneatus* (Lulj.), *Ch. litterarius* (Gorka), *Zygodiscus diplogrammus* (Defl.), *Z. bussoni* (Noel.), *Eiffelithus turriseiffeli* (Defl.), *Prediscosphaera cretacea* (Arkh.), *Lithastrinus floralis* (Str.), *Microrhabdulus attenuatus* (Defl.), *Manivitella pemmatoidea* (Defl. et Maniv.), *Cretarhabdus crenulatus* (Braml. et Mart.), *Parhabdolithus embergeri* (Noel.), and *Bidiscus ignotus* (Gorka) (Kyselevych *et al.* 1987), which are characteristic for the *Chiastozygus cuneatus* zone.

The middle Cenomanian calcareous nannoplankton assemblages of the Middle Dnister region are identical to those in the stratotype sections of the Anglo-Paris Basin.

Palaeoecology. The facies of the middle Cenomanian inoceram limestones of open shallow epicontinental sea basin is widespread almost throughout the Volyn-Podillia Plate and is represented by light grey marl limestones with a large number of destroyed inoceram shells. The limestones are well clayey in its lower part, with an admixture of glauconitic and quartz sand. Phosphorites are scattered throughout the section, but mostly concentrated in the lower part of the sediments. The amount of carbonates increases upward (from about 70% to 93.5%). In the western regions, inoceram limestones turn into Turonian deposits, and in the east of the Volyn-Podillia Plate (Mohyliv-Podilskyi Transnistria) they are covered with siliceous limestones. The saturation of facies deposits with faunal remains is uneven and, usually, they are less common in the upper part of the stratum, and most often occurred in its lower part.

The systematic composition of the fauna, its origin, and the degree of preservation in different areas has its own characteristics. The exception are widespread inoceram shells, prisms of which have formed entire limestone strata. The saturation of facies deposits near Sloboda-Yaryshivska is low. Together with the phosphorites, the fauna is concentrated within the layer, which is located approximately 1–1.5 m above the bottom. This fossil assemblage is an orictocoenosis, and the systematic composition of its fossil remains (407 specimens) is represented by 45 species. The most numerous are bivalve molluscs (49.4%), among which *Venus (Cyprimeria) faba* (Sow.), and *Chlamys (Aequihecten) aspera* (Lam.) predominate. The second largest group are cephalopods (39.3%) with a predominance of members of the genus *Schloenbachia*. Gastropods make up 6.9%, sponges — 2.7%, serpulids — 0.7%, brachiopods — 0.3%, fishes and others — 0.7%. According to the number of individuals, this faunal assemblage can be called as Cyprimerio-Schloenbachian complex. The state of preservation of faunal remains indicate that most organisms were buried at the site of their existence and phosphated, some were re-deposited and preserved both in the form of nuclei and shell fragments (even a mother-of-pearl layer preserved on nuclei of *Schlenbachia*). The specimens collected are weakly or almost not rolled, which indicates low hydrodynamic activity of the bottom waters of the sea basin.

Ecologically, mobile benthos is dominant (57%), in particular the percentage of remains belonging to free-floating organisms is 6.4%. This group is dominated by forms that were buried in the bottom substrate (representatives of *Cyprimeria*, *Tapes*, *Natica*, etc.). Sedentary benthos is 10%, and it is represented by sponges, oysters, serpulids, and rare brachiopods.

Near Rukomyshyn, Ternopil Oblast the saturation of rock with remains of organisms is uneven and almost all of them are located in the basal (0.5 m) layer, and are rare upward the section. They are represented by 67 species (460 specimens), of which 57.8% are bivalves (dominated by *Opis coquandiana* Orb. and *Cucullaea mailleana* (Orb.)), cephalopods reached 16.7%, gastropods — 13.8%, brachiopods — 3.9%, sponges — 3.6%, sea urchins — 1.5%, scaphopods — 1.5%, serpulids — 0.6%, solitary corals — 0.4%, and fishes — 0.2%.

The nature of the burial and the degree of preservation indicate that almost the entire fauna is phosphated, washed, partially re-deposited and preserved mainly in the form of nuclei. Some species of the family Ostreidae and partially Pectenidae remained unphosphated.

Among the ecological groups, mobile benthos reached the largest number (91.5%), with a predominance of *Tracia*, *Cardium*, *Corbula*, *Natica*, etc., which were buried in the bottom substrate. Free-floating organisms, mainly ammonites, are numerous there (16.8%). Sedentary benthos is 8.6% represented by sponges, solitary corals, serpulids, brachiopods, and oysters.

In Loshinivka, located 32 km northeast of Rukomyshyn, the number of systematic groups, in particular cephalopods, gastropods, brachiopods, etc., is greatly reduced compared to all outcrops in the southwest. At the same time, pectenids (e.g. *Entolium*, *Chlamys*) acquired a larger number. Their shells are found throughout the stratum of inoceram limestones.

The state of preservation indicates that the organisms were buried at the place, except for the basal layer complex, and to some extent represent the biocoenosis of the Middle Cenomanian sea. Pectenid shells are thin-walled, completely preserved, do not bear traces of movement and rolling, as evidenced by a thin sculpture of well-preserved shells. According to the number of individuals, this assemblage can be called a pectenid biocoenosis.

Some differences are observed when comparing the systematic and ecological groups of the fauna of the western and eastern parts of inoceram limestones. In the western part, the percentage of sedentary benthos is larger. In the Rukomyshyn Raion, it is represented by five systematic groups. In the eastern regions, the distribution of inoceram limestones is greatly reduced and, for example, in Sloboda-Yaryshivska only one *Terebratula* was found among more than 400 specimens. Solitary corals are also almost absent in the eastern areas. *Cucullaea mailleana* (Orb.) and *Opis coquandiana* Orb. reached a larger number in Ternopil Transnistria, while in Vinnytsia Transnistria the first species is represented only by several specimens, and the second one is absent. On the contrary, *Venus* (*Cyprimeria*) *fabia* (Sow.) is numerous in the east, while rare in the west, and *Trigonarca orbignyana* (Math.) is completely absent there.

These differences can be explained by the difficult connections of shallow waters, and possibly by the isolation (at certain stages of development) of these parts of the Middle Cenomanian sea dissected by islands or capes. This is also confirmed by the fact that currently in large areas between the mentioned areas (Khmelnyskyi Transnistria) there are no inoceram limestones. Their small thickness could be probably blurred by younger marine transgressions.

Based on the lithological composition of rocks and the remains of organisms, we suggest that the sediments of this facies were formed at the beginning of the middle Cenomanian in a shallow open sea basin, in which the terrigenous material was demolished from the adjacent land parts of the Ukrainian Shield, and, probably, from small islands within the basin.

The bottom clear waters were relatively well warmed, enriched with oxygen and organic detritus, which contributed to the good development of the fauna. Later (approximately in the mid-middle Cenomanian), the transgression intensified, the sea basin deepened, as evidenced by the gradual decrease of the amount of terrigenous material entering the sea basin. It led to changes in bottom waters, which adversely affected the further development of the existing biocoenosis. There was a gradual extinction of entire faunal groups.

Almost complete phosphatization of the early–middle Cenomanian fauna is an evidence for the great role of the Carpathian upwelling at that time — the inflow of cold waters with dissolved phosphorus, silicon, nitrogen and other nutrients from the depths of the ocean. Geochemically active phosphorus is concentrated on the sea (ocean) shelf due to changes in salinity, temperature, pH, CO<sub>2</sub> content and other physicochemical parameters of the aquatic environment, which were characteristic for this region of Volyn-Podillia. In addition, upwelling is also interpreted as a rise of deep waters, enriched with gases; redistribution of exogenous mineralised water masses by sea currents over long distances; the appearance of redoxcline zones (favourable environment for sorption and desorption of elements). It is possible that the identified patterns took place in this region during the mass phosphatization of the early–middle Cenomanian organic remains with the preservation of details of the structure of their solid exoskeletons.

### **Upper Cenomanian K<sub>2</sub>S<sub>3</sub>**

**Lithology.** The presence of upper Cenomanian deposits in the Middle Dnister region was established only in the Mohyliv-Podilskyi-Otach region (Republic of Moldova). This time was characterized by transgression increase with the formation of carbonate-clay sediments. Based on the lithological composition and organic remains (*Gavelinella cenomanica* (Brotz.), *Lingulogavelinella globosa* (Brotz.), *Gavelinella vesca* Vass., *Brotzenella berthelini* (Kell.), and *Amphidonta* sp.), the sea basin had normal salinity and optimal hydrodynamic regime.



Calcareous nannoplankton. A rather rich calcareous nannoplankton assemblage was identified by G. P. Kalinichenko from the deposits of this age (Kyselevych *et al.* 1987): *Watznaueria barnesae* (Black), *Eiffelithus turriseiffeli* (Defl.), *Cribrosphaerella ehrenbergi* (Arkh.), *Biscutum constans* (Gorka), *Lithastrinus floralis* (Str.), *Cretarhabdus coronodventis* (Reinh.), *Vagalapilla elliptica* (Reinh.), *Zygodiscus diplogrammus* (Defl.), *Z. variatus* (Carat.), *Chiastozygus litterarius* (Gorka), *Ch. anceps* (Gorka), *Manivitella pemmatoidea* (Defl. et Maniv.), *Parhabdolithus embergeri* (Noel.), *Microrhabdulus aff. decoratus* (Defl.), etc.

Palaeoecology. Macrofauna is very scarce in these sediments, being represented by *Praeactinocamax plenus* Blainville known from Murovani Kurylivtsi (Naidin 1952; Maryash & Kozlovsky 2019) and inoceram molluscs (Pasternak *et al.* 1968). The upper Cenomanian formations are well distinguished by calcareous nannoplankton (Kyselevych *et al.* 1987), the composition of which is closer to associations known from the same age in the Tethys and adjacent regions. The upper part of the Cenomanian section in the Middle Dnister region has a reduced carbonate and an increased silica content. It is possible that this is due to underwater and surface volcanism in the Steppe Crimea (Kyselevych 1999), the maximum of which was manifested in the middle and early late Albian. The increased content of silica of volcanic origin in the epicontinental sea basin promoted the development of organisms with siliceous skeleton. North-western sea currents promoted their migration and supplied increased portions of silica first to the Black Sea coast, where the upper Albian and lower Cenomanian spongioliths and gaizes were formed, and then to the Middle Dnister region with the accumulation of silicites. The waters of the Carpathian upwelling could also have a significant impact on this process.

Climate. Data on the Cenomanian climate and the entire Late Cretaceous cycle of geological development of Ukraine are insufficient, because palaeovegetation, which could provide relevant information, is almost not preserved and practically not studied in Ukraine.

According to Krassilov (1985) and Vakhrameev (1988), during the Late Cretaceous Ukraine was a part of the European subtropical region and experienced fluctuations in temperature and humidity, which could be caused by transgressive and regressive phases of palaeobasin development. In the late Albian–Cenomanian, at least during the first half of this phase, the climate in the territory of modern Ukraine was warm and humid, as evidenced by the spread of terrigenous-glaucconitic facies with phosphorites and by the presence of volcanic ash (Kyselevych 1999) indicating volcanic activity and possible greenhouse effect.

The water temperature in sea basins of that age in the Crimea was about 20°C (Yasamanov 1978). According to Krassilov (1985), there was a slight cooling during the late Albian and early Cenomanian compared to pre-Albian times and the middle Cenomanian, which is evidenced by the absence of thermophilous cycadophytes among the floristic remains.

The results of the study of the late Albian and Cenomanian marine fauna allow to suggest that the climate in the south and north of Ukraine was slightly different being typical subtropical in the Black Sea region and in the Crimea, while moderately warm and arid in the Dnipro-Donets Basin, northern slopes of Donbas and Volyn-Podillia, as evidenced by a mixture of cold- and warm water faunal elements, and the mineral composition of autogenic formations.

Due to a detailed comprehensive study of Cretaceous macro- and microfauna, its facies distribution, quantitative analysis, and paleoecological conditions, it is possible to trace slight differences between close homogeneous conditions of sedimentation within the relatively homogeneous sea basin of the Middle Dnister region on the verge of the Early and Late Cretaceous. It was found that this shallow epicontinental sea was characterized by normal salinity and well-aerated warm waters (+17 °C...+20 °C) with temporary strong bottom currents within shallow water and with maximum depths up to 150–200 m (average 10–80 m) in some areas and soft muddy bottom of deep-water areas.

## Acknowledgements

Two anonymous reviewers and the editor V. Grytsenko are acknowledged for their reasonable comments and valuable suggestions. We are thankful to Z. Barkaszi (National Museum of Natural History, NAS of Ukraine) for proofreading the manuscript.

## References

- Atabekian, A. A. 1985. Turrilitids of the Late Albian and Cenomanian of the southern part of USSR. *Transactions of the Academy of Sciences of the USSR*, **14**: 1–112. [In Russian]
- Bakayeva, S. 2010. Development of gastropods in the Cretaceous (Volyn-Podillya segment of Mesotethys). *Geology and Geochemistry of Combustible Minerals*, **3–4**: 45–56. [In Ukrainian]
- Balan, T. M. 1973. Cenomanian schloenbachiids of the Russian Platform. In: Volchegursky L. F., A. N. Lungu (Eds.). *Paleontologija i stratigrafija mezokajnozoja juzhnyh okrain Russkoj platformy*. Shtiintsja, Chisinau, 67–78. [In Russian]
- Chebanenko, I. I., I. B. Vishniakov, B. I. Vlasov (Eds). 1990. *Geotectonics of Volyn-Podolia*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–244. [In Russian]
- Danyliv, O. 2017. Foraminifera of Albian-Cenomanian of Volhyn-Podillia. *Paleontological review*, **49**: 58–62. [In Ukrainian]
- Danyliv, O. 2019. Foraminifers and lithological composition of breeds between the Early and Late Cretaceous age. *Paleontological review*, **51**: 67–71. [In Ukrainian]
- Dunikowski, E. O. 1888. *O gąbkach cenomanskich z warstwy fosforytowej Podola galicyjskiego*. Krakow, 1–95.
- Eichwald, E. 1830. *Naturhistorische Skizzen von Lithauen, Volhynsen und Podolien in geognostisch-mineralogischer, botanischer und zoologischer Hinsicht*. Wilno, 1–134.
- Ivanik, M. M., L. F. Plotnikova, R. I. Leshchukh et al. 2013. Cretaceous system. In: Gozhyk P. F. (Ed.). *Stratigraphy of the Upper Proterozoic and Phanerozoic of Ukraine. Vol. 1: Stratigraphy of the Upper Proterozoic, Palaeozoic and Mesozoic of Ukraine*. Logos, Kyiv, 498–619. [In Ukrainian]
- Kner, R. 1848. *Versteinerungen der Kreidemergels von Zemberg und seiner Umgebung*. Naturwissenschaftliche Abhandlungen, Wien, 1–93.
- Kner, R. 1852. Neue Beitrage zur Kenntniss der Kreideversteinerungen von Ost-Galazien. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften / Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, **3**: 1–213.
- Kokoszyńska, B. 1920. Sprawozdanie z badań nad cenomanem Podola. *Poziedzenia Naukowe Państwowego Instytutu Geologicznego*, **21**: 44–46.
- Kokoszyńska, B. 1928. Wyniki badań nad cenomanem Podola. *Sprawozdania Towarzystwa Naukowego Lwów*, **8**: 102–104.
- Kokoszyńska, B. 1931. O faunie, wykształceniu facjalnem i stratigrafii cenomanu na Podolu. *Sprawozdania Państwowego Instytutu Geologicznego*, **6** (3): 629–685.
- Kokoszyńska, B. 1939. Cenoman w Złotnikach na Podolu. *Biuletyn Państwowego Instytutu Geologicznego*, **17**: 1–2.
- Kraeva, E. Ya, O. S. Lypnyk. 1958. On the question of the age of the Cretaceous deposits of eastern Podillia. *Dopovidi Akademii nauk URSS*, **9**: 164–169. [In Ukrainian]
- Krassilov, V. A. 1985. *Cretaceous period. Evolution of the earth's crust and biosphere*. Nauka, Moscow, 1–239. [In Russian]
- Kyselevych, L. S., S. A. Moroz, G. P. Kalinichenko. 1987. New data on biostratigraphy of Cenomanian deposits of Middle Transnistria. In: Vialov O. S. (Ed.). *Biostratigrafija, paleontologija osadochnogo chekhla Ukrainy*. Naukova Dumka, Kyiv, 108–113. [In Russian]
- Kyselevych, L. S., I. P. Sokolov, S. A. Moroz. 1988. On the presence of the Middle Cenomanian deposits in Middle Transnistria. *Vestnik Kievskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Geologija*, **7**: 10–13. [In Russian]
- Kyselevych, L. S. 1991. Schloenbachiidae in Cenomanian deposits of Middle Transnistria. *Geologicheskij zhurnal*, **3**: 86–89. [In Russian]
- Kyselevych, L. S. 1992. Zonal subdivision of Cenomanian deposits of Crimea and Middle Transnistria. *Geologicheskij zhurnal*, **3**: 122–126. [In Russian]
- Kyselevych, L. S. 1999. Cretaceous volcanism in the Plain Crimea and its influence on the formation of siliceous strata. *Aktualni problem geologii Ukrainy*. Kyiv, 13. [In Ukrainian]
- Kyselevych, L. S., O. S. Ogienko. 2018. Ichthyosauria teeth of Cretaceous depositions in Ukraine. *Tectonics and stratigraphy*, **45**: 133–145. [In Ukrainian]
- Kyselevych, L. S., O. M. Kovalchuk. 2019. The first record of *Scheenstia* (Actinopterygii, Holostei) from the Late Cretaceous of Ukraine in the context of European occurrence of Mesozoic lepisosteiform fishes. *Geo&Bio*, **17**: 17–25.
- Leshchukh, R. I. 1992. *Lower Cretaceous of the west and south of Ukraine*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–208. [In Ukrainian]
- Leshchukh, R. I., I. M. Maryash. 2009. *Hoplites dentatus* Sowerby from the Cretaceous basal layers of Volhynia-Podillia. *Fossil fauna and flora of Ukraine: palaeoecological and stratigraphic aspects. Collection of scientific papers of the Institute of Geological Sciences NAS of Ukraine*: 134–138. [In Ukrainian]

- Leshchukh, R. I., I. M. Maryash, Y. S. Kurepa. 2012. New nautiloids finds from Cenomanian of northeastern part of Volyn–Podillya. *Paleontological review*, **44**: 20–25. [In Ukrainian]
- Marcinowski, R. 1983. Upper Albian and Cenomanian ammonites from some sections of the Mangyshlak and Tuarkyr regions, Transcaspia, Soviet Union. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **3**: 156–180.
- Maryash, I. M. 2007. Bivalves from the Upper Cretaceous deposits of Volyn–Podillya. *Paleontological review*, **39**: 26–30. [In Ukrainian]
- Maryash, I. M., Y. S. Kurepa. 2013. Huge ammonites finds of subfamily Puzoninae in Upper Cenomanian of northeastern part of Volyn–Podillya. *Paleontological review*, **45**: 11–16. [In Ukrainian]
- Maryash, I. M. 2015. Detail stratification limestone layers with inoceramids' prisms on the territory of Ternopil district of Ukrainian Shield western slopes for ammonites. *Paleontological review*, **47**: 47–53. [In Ukrainian]
- Maryash, I. M. 2019. New findings of Cenomanian ammonites from Ternopil outskirts and their biostratigraphic interpretation. *Paleontological review*, **51**: 39–43 [In Ukrainian]
- Maryash, I. M., R. V. Kozlovsky. 2019. A new locality of Cenomanian cephalopods in southeastern Volyn–Podillya (Murovani Kurylivtsi village, Vinnytsia region). *Materials of the International scientific conference and XXXIX session of the Palaeontological Society NAS of Ukraine*. Hradyzk, 45–46. [In Ukrainian]
- Maryash, I. M., Y. S. Kurepa. 2014. Heteromorph ammonites from Middle Cenomanian of northeastern part of Volyn–Podillya. *Paleontological review*, **46**: 109–118. [In Ukrainian]
- Monnet, C., H. Bucher. 2002. Cenomanian (early Late Cretaceous) ammonoid faunas of Western Europe. Part I: Biochronology (Unitary Associations) and diachronism of datums. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **95**: 57–73.
- Naidin, D. P. 1952. Upper Cretaceous belemnites of Western Ukraine. Materials on biostratigraphy of the western regions of Ukraine. *Proceedings of S. Ordzhonikidze Moscow Geological Prospecting Institute*, **27**: 4–169. [In Russian]
- Pasternak, S. I. 1956a. Facial section of Cretaceous deposits of the Volyn-Podillia Plate. *Geologichnyi zhurnal AN URSS*, **4**: 52–71. [In Ukrainian]
- Pasternak S. I. 1956b. Materials for the characterization of pectenids from Cretaceous of the Volyn-Podillia Plate. *Naukovi zapysky Pryrodnychogo muzeyu AN URSS*, **5**: 12–23. [In Ukrainian]
- Pasternak, S. I. 1957. Albian-Cenomanian of the Volyn-Podolia Plate. *Geologicheskij sbornik Lvovskogo obshchestva*, **4**: 38–52. [In Russian]
- Pasternak, S. I. 1959. *Biostratigraphy of Cretaceous deposits of the Volyn–Podillya plate*. Academy of Sciences of USSR, Kyiv, 1–99. [In Ukrainian]
- Pasternak, S. I. 1962a. *Chlamys (Aequipecten) wisniowskii* — a new species from Upper Cretaceous deposits. *Naukovi zapysky Pryrodnychogo muzeyu AN URSS*, **10**: 12–14. [In Ukrainian]
- Pasternak, S. I. 1962b. An attempt to use diagrams in determining the shape of Cretaceous pectenids. *Geologichnyi zhurnal AN URSS*, **2**: 53–56. [In Ukrainian]
- Pasternak, S. I. 1966. Albian and Cenomanian stratigraphy of the Volyn-Podolia Plate. *Paleontologicheskij sbornik*, **1** (3): 24–41. [In Russian]
- Pasternak, S. I., V. I. Gavrylyshyn. 1956. Middle Albian on the Volyn-Podillia Plate. *Naukovi zapysky Pryrodnychogo muzeyu AN URSS*, **6**: 8–14. [In Ukrainian]
- Pasternak, S. I., V. I. Gavrylyshyn. 1964. Middle Albian on the Volyn-Podillia Plate. *Dopovidi AN URSS*, **7**: 957–958. [In Ukrainian]
- Pasternak, S. I., V. I. Gavrylyshyn, V. A. Ginda, S. P. Kotsiubynsky, Yu. M. Senkovsky. 1968. *Stratigraphy and fauna of Cretaceous deposits of the west of Ukraine (without the Carpathians)*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–272. [In Ukrainian]
- Pasternak, S. I., Yu. M. Senkovsky, V. I. Gavrylyshyn. 1987. *Volyn–Podillya during the Cretaceous period*. Kyiv, 1–258. [In Ukrainian]
- Radkevich, G. A. 1891. On Cretaceous deposits of Podolia province. *Zapiski Kievskogo obshchestva estestvoispytatelej*, **2**: 212–225. [In Russian]
- Radkevich, G. A. 1897. New data on the fauna of Cretaceous deposits of Podolia province. *Zapiski Kievskogo obshchestva estestvoispytatelej*, **15**: 118–133. [In Russian]
- Radkevich, G. A. 1898. On the fauna of Cretaceous sands and sandstones of Podolia province. *Zapiski Kievskogo obshchestva estestvoispytatelej*, **16**: 69–88. [In Russian]
- Rozumeiko, S. V. 1988. Foraminifera of the Albian deposits of the Dnister region. *Geology and Geochemistry of Combustible Minerals*, **70**: 70–73. [In Russian]
- Sobetsky, V. A. 1961. *Upper Cretaceous Pectinacea of the Middle Transnistria, their systematic composition and ecological features*. Shtiintsa, Chisinau, 1–96. [In Russian]
- Senkovsky, Yu. M. 1962. To the lithology of Cenomanian deposits of Middle Transnistria. *Materialy z geologii ta geohimii korysnykh kopalyn Ukrainy*. Vydavnytstvo AN URSS, Kyiv, 63–90. [In Ukrainian]
- Senkovsky, Yu. M. 1963a. *On the origin of Cenomanian flints in Transnistria*. *Dopovidi AN URSS*, **4**: 117–149. [In Ukrainian]
- Senkovsky, Yu. M. 1963b. *To the lithology of Upper Cretaceous deposits of Middle Transnistria*. Vydavnytstvo AN URSS, Kyiv, 1–158. [In Ukrainian]
- Senkovsky, Yu. M. 1973. *Cretaceous sillicites of southwestern slope of the East European platform*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–155. [In Ukrainian]

- Senkovsky, Yu. N. 1977. *Lithogenesis of siliceous strata in the southwestern USSR*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–127. [In Russian]
- Sergeev, O. D. 1964. From the materials of facial observations. *Geologichnyi zbirnyk Kyivskogo derzhavnogo universytetu*, 5: 107–124. [In Ukrainian]
- Sobetsky, V. A. 1978. *Bottom communities and biogeography of the Late Cretaceous platform seas of the southwestern USSR*. Nauka, Moscow, 1–188. [In Russian]
- Vakhrameev, V. A. 1988. *Jurassic and Cretaceous flora and climates of the Earth*. Nauka, Moscow, 1–214 (Series: Transactions of the Geological Institute of the Academy of Sciences of the USSR; Is. 430).
- Vascautanu, T. 1923. Asupra cretaceului superior din nordul Besarabiei. *Academia romana memoriile sectiunii stiintifice*, Ser. 3, 1: 1–120.
- Vorobiev, I. B., O. P. Glukhov, A. D. Sergeev. 1971. Late Cretaceous formations of the Novoushytskyi district of Podolia. *Vestnik Kievskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Geologiya*, 13: 85–87. [In Russian]
- Vyrzhivsky, R. R. 1927. Brief geological overview of Mogilev Transnistria. *Visnyk Ukrainskogo Viddliu Geologichnogo Komitetu*, 14: 25–70. [In Russian]
- Vyrzhivsky, R. R. 1931. *Report on the detailed geological survey of the Podillia phosphorite district in 1928*. Kyiv, 1–140. [In Ukrainian]
- Vyrzhivsky, R. R. 1932. *Geological map of Ukraine. XXVI-6 and XXVII-6 (Transnistria: Mohyliv-Yampil)*. Kyiv, 1–226. [In Russian]
- Weigner, S. 1910. *Studia nad cenomanem podolskim, 1. Fauna piaskow nizniowskich*. *Rozprawy Wydziału matematyczno-przyrodniczego Akademii Umiejętności*, Ser. 3, 9B (1909): 111–131.
- Yakushyn, L. M. 2006. Local stratigraphic scale of the Upper Cretaceous deposits of Volyn–Podillya (by macrofauna). *Problems of palaeontology and biostratigraphy of the Proterozoic and Phanerozoic of Ukraine. Collection of scientific papers of the Institute of Geological Sciences NAS of Ukraine*: 128–138. [In Ukrainian]
- Yasamanov, N. A. 1978. *Landscape and climatic conditions of the Jurassic, Cretaceous and Paleogene of the South of the USSR*. Nedra, Moscow, 1–224. [In Russian]
- Zaręczyński, S. 1874. O srednim ogniwie cenomanskich w Galicyi wschodniej. *Sprawozdania Komisji Fizyograficznej Akademii Umiejętności*, 8: 42–67.

# Hypergene alterations of succinite and its vulnerability under various environmental conditions

Uliana Naumenko , Victor Matsui ,  
Oleksandr Aleksandrov , Oleksii Naumenko

Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

## article info

### key words

plant resins, fossil resins, succinite, fossilization, hypergene alterations, oxidation, hypergene resistance, aeration zone, archaeological succinite.

### correspondence to

Uliana Naumenko; Institute of Geological Sciences of NAS of Ukraine, 55b Oles Honchar Street, Kyiv, 01054 Ukraine;  
Email: [uznaum@gmail.com](mailto:uznaum@gmail.com);  
orcid: 0000-0001-9420-4044

### article history

Submitted: 12.04.2021. Revised: 19.11.2021. Accepted: 20.11.1921

### cite as

Naumenko, U., V. Matsui, O. Aleksandrov, O. Naumenko. 2021. Hypergene alterations of succinite and its vulnerability under various environmental conditions. *GEO&BIO*, 21: 115–124. [In English, with Ukrainian summary]

## abstract

The article describes the alteration of succinite under conditions of hypergenesis as a result of oxidation, including a change in colour, contraction of the outer surface and the appearance of microcracks, changes in the construction of the outer framework of macromolecules and chemical composition and conditions of complete destruction. The main factors influencing the resistance of succinite under hypergene conditions are described — the influence of acid potential, air, light, fluctuations in temperature and humidity, geological affiliation to certain sediments. The problem of changing the quality of succinite is determined. It is shown that its destruction is associated with disturbed bedding conditions, changes in groundwater regime, as well as sea surf activity in the littoral (coastal) zone. Succinite that was found in stratigraphic sections not uncovered by erosion in the primary bedding, mostly retains its composition, properties, and structure formed in the past stages of plant resin fossilization. Placers of succinite that were formed as a result of erosion and re-deposition of primary Eocene–Oligocene placers are different due to the dimensions of succinite grains, their degree of grain rounding and overall presence of more resistant to weathering ones. The process of amber destruction is quite lengthy. Succinite, like other minerals more resistant to weathering, undergoes various stages of change in nature. An illustrative example of succinite destruction is succinite found during archaeological excavations. It was found that succinite is practically not preserved in deposits of loess and red carbonate formations. Due to its organic origin, amber ranks last in the group of placer-forming minerals and is characterized by the lowest constant hypergene resistance, which is determined by its low density (1.07) and minimum hardness (2.3). The conclusions and recommendations given in the article on the transformation and preservation of succinite that are brought to the surface are based on the analysis of extensive scientific literature, as well as many years of research on this gem in the Polissia and Dnieper region. Recommendations are given for long-term preservation of succinite under surface conditions, as well as museum samples, amber products in everyday life and during transportation.

© 2021 U. Naumenko, V. Matsui, O. Aleksandrov, O. Naumenko; 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.

# Гіпергенні зміни сукциніту та його вразливість в різних природних умовах

Уляна Науменко, Віктор Мацуй,  
Олександр Александров, Олексій Науменко

**Резюме.** В статті охарактеризовано перетворення сукциніту в умовах гіпергенезу в результаті окислення, що включає зміну окрасу, контракцію зовнішньої поверхні і появу мікротріщин, зміну побудови зовнішнього каркасу макромолекул та хімічного складу, умови повного руйнування. Описані основні фактори впливу на стійкість сукциніту в гіпергенних умовах — вплив кислотного потенціалу, повітря, світла, коливань температури і вологості, геологічної приналежності до тих чи інших відкладів. Визначено проблему зміни якості сукциніту. Показано, що його руйнування пов'язане з порушеними умовами залягання, зміною режиму ґрунтових вод, а також морської хвилеприбійної діяльності в літоральній (прибережно-морській) зоні. В стратиграфічних розрізах, не розкритих ерозією, тобто в первинному заляганні пласта, сукциніт в цілому зберігає свій склад, властивості і структуру, набуті у минулі етапи фосилізації рослинних смол. Розсипи сукциніту, сформовані у результаті розмиву та перевідкладення первинних (корінних) еоцен-олігоценових розсипів значно відрізняються, перш за все розмірністю зернового сукциніту, ступенем окатаності і в цілому наявністю більш стійких до вивітрювання екземплярів. Процес руйнації бурштину досить тривалий. Сукциніт, як і інші, більш стійкі до вивітрювання мінерали, проходить різні стадії змін в природі. Наглядним прикладом руйнації сукциніту слугує сукциніт з археологічних розкопок. Встановлено, що у відкладах лесової і червоноколірної карбонатної формації сукциніт практично не зберігається. В силу свого органічного походження бурштин займає останнє місце в групі розсипоутворюючих мінералів і характеризується найнижчою константною гіпергенною стійкістю, що визначається його низькою густиною (1,07) і мінімальною твердістю (2,3). Наведені в статті висновки та рекомендації про перетворення і збереження сукциніту, виведеного на денну поверхню, базуються на аналізі обширної наукової літератури, а також багаторічних досліджень самоцвіту в бурштиновому Поліссі і Придніпров'ї. Надано рекомендації щодо довготривалого збереження сукциніту, виведеного на денну поверхню, а також музейних зразків, виробів з бурштину в побуті та при транспортуванні.

**Ключові слова:** рослинні смоли, викопні смоли, сукциніт, фосилізація, гіпергенне перетворення, окислення, гіпергенна стійкість, зона аерації, археологічний сукциніт.

Адреса для зв'язку: У. Науменко; Інститут геологічних наук НАН України; вул. Олеся Гончара, 556, Київ, 01054 Україна; e-mail: uznaum@gmail.com; orcid: 0000-0001-9420-4044

## Introduction

The idea of publishing an article about the destruction of succinite was developed due to the predatory illegal extraction of succinite by heavy earthmoving equipment, hydraulic pumps, etc., which affects not only the Ukrainian Polissia, but also the gem itself, brought to the aeration zone, where it loses its hypergene resistance. The tendency of the gem to destruction is confirmed by archaeological finds of products made from it, which were extracted and processed several hundred years ago. At present, under conditions of anthropogenic air pollution, the destruction of succinite is rapidly accelerating. Its state is also adversely affected by ultraviolet radiation, which causes ionization in organic compounds.

To protect some conifers and other plants from various physical injuries and diseases in the process of evolution, a complex system of accumulation and secretion of resin has been developed. Products of post mortem changes of resin secretions (trunk, underbark, interbark) and other fillings of resin pockets, various accumulations in the soil are considered as fossil resins. The latter acquire the characteristic features of fossilized mineral species of fossil resins only in the process of long-term (millions of years) and gradual replacement of organic material by mineral ones in the process of physical and geochemical transformations.

Succinite (Fig. 1) is the mineralogical name of the predominant (more than 90 %) and the most valuable type of fossil resins (FR). It is distributed exclusively in the Baltic–Dnipro amber province, which stretches from the British Isles and southern Sweden to the shores of the Black and Azov seas.



**Fig. 1.** Ukrainian succinite. A specimen found in sediments on the right bank of the Dnipro River. Novi Petrivtsi. Photo by I. Naumenko.

**Рис. 1.** Український сукциніт. Зразок, знайдений в відкладах на правому березі річки Дніпро. Нові Петрівці. Фото І. Науменка.

At the stage of land-bog transformation of plant resins, the soft resin under the influence of various environmental conditions and the manifestation of physicochemical processes turned into a solid state. Depending on the conditions, the processes took place in two ways:

- 1) Fossilization, which took place in a marine environment with the formation of amber-like resin with a large amount of succinic acid;
- 2) Fossilization, which took place in an acidic environment in parallel with the processes of carbonization of plant residues that led to the formation of brown coals and lignites with the inclusion of various mineral types of fossil resins.

The age of succinite is determined by the time of segregation (separation) of soft resin from the parent vegetation and the accumulation of primary biogenic-sedimentary deposits of proto-amber in the understory of amber forests and at some distance from them in the lower part of the Middle Eocene (Buchak time, Lutetian) (Savkevich 1970, 1983). The formation of succinite as a unique mineral and its primary placers in the littoral zone and remote parts of the shelf took place at the end of the Middle–Late Eocene to the Early Oligocene (Trofimov 1974, 1978; Serebrodolskyi 1984; Bogdasarov 2010). The authors also share this point of view (Matsui 2011, 2016; Matsui & Naumenko 2019).

Succinite is the most ancient ornamental and precious gem that the local residents of Ukraine mined in the Middle Dnipro Region and Ukrainian Polissia in the late Palaeolithic (18–16 thousand years ago). The surviving remains of archaeological succinite from Ukrainian burials are the oldest in Europe.

From the preserved fragments of succinate specimens collected by the hands of ancient people for 15 thousand years, we can analyse the state of preservation of succinite under extreme hypergene conditions.

The processes of physicochemical transformations of succinite in the upper part of the Earth's crust due to exogenous factors (weathering, oxidation, mechanical destruction, etc.) play an important role in changing the material composition of its chemical compounds and properties. In the process of oxidation, it becomes more brittle and fractured, its optical properties change, detachments appear, products from it lose their lustre and beautiful appearance. Long-term storage of succinite specimens and products made from it—the latter often having historical value—is a serious problem.

The issue of preserving the integrity of succinite and its processed products is extremely important. Succinite has unique properties and is widely used in industry, agriculture and medicine.

Weathering of succinite is accompanied by the removal of carbon, sulfur and a relative increase in oxygen with the formation of an oxidation crust of increased hardness. Amber corrosion is not associated with electrochemical reactions, but with chemical or physicochemical processes. Succinite is easily scratched, damaged by micro-impacts, and quickly oxidized. Being porous, it is easily permeable to liquid and gaseous substances. Also, solvents such as alcohols, benzene, chloroform, solutions of ammonia, acids or alkalis cause amber to swell or dissolve, leading to irreparable damage.

Due to the intensive development of succinite deposits in Ukraine, Belarus, and the Baltic countries, a sharp increase in demand for amber and its processed products, the expansion of trade and the great popularity of the gem, there is a need to study the problems of its preservation. First, it is the clarification of the storage conditions for raw succinite, amber products and collection samples on museum shelves, in private collections, conservation and restoration of succinite during archaeological excavations, etc. (Berezanska & Shumova 2002; Matsui & Solianik 2004; Popova 2008; Shumova 2011). This scope of problems is also covered in earlier works (Frakey 1990; Kosmowska-Tseranovich 2007; Pastorelli 2009; Pastorelli *et al.* 2013).

The aim of the research was to clarify the influence of hypergene alterations on the properties of amber, to determine the conditions of succinite alterations in natural environments, museum storage, and archaeological excavations.

The research object is Ukrainian succinite of Eocene–Oligocene age, whereas the research subject is the conditions of preservation of the natural state of succinite, its physical and chemical characteristics.

## Analysis of recent studies

Departments of natural science, museum workers, and design artists have been studying this problem. In Ukraine, it is the Institute of Geological Sciences of NAS of Ukraine (Matsui & Solianik 2004, etc.), the State Gemmological Centre of Ukraine (Lysenko *et al.* 2016, etc.), the Institute of Archaeology of NAS of Ukraine (Berezanska & Shumova 2002; Shumova 2011, etc.), Taras Shevchenko National University of Kyiv (Nesterovskiy & Volkonskaya 2019, etc.); in Poland—the Polish Academy of Sciences Museum of Earth (Warsaw) (Maliszewski *et al.* 2013, etc.), in Belarus—Brest State A.S. Pushkin University (Bogdasarov 2010, etc.), in Russia—Kaliningrad Regional Amber Museum (Boikina & Manukian 2017; Problems... 2015, etc.).

Among the modern studies for assessing the structure and state of amber preservation, the methods of electromagnetic spectroscopy in the UV, visible, and infrared ranges, FTIR spectrometry are used (Kosmowska-Ceranowicz 2013).

Scientific conferences on amber mining, conservation and research are also held regularly. In 2015, an international conference 'Problems of restoration and conservation of amber' was held (Kaliningrad, Russian Federation), where basically all reports were devoted to the preservation and restoration of amber. But, unfortunately, publications on the preservation of raw amber and products from it often lack experimental data on the influence of hypergene processes on the alteration of succinite from the primary bedding.

## Results and Discussion

Succinite represents amorphous high molecular compounds of organic substances. It is a fossil resin, which has lost most of its volatile components during the fossilization process. The approximate chemical formula is  $C_{10}H_{16}O$  (Matsui & Naumenko 2019). Characteristic features are the high content of free succinic acid ( $C_4H_6O_4$ ) in the amount of 3.5–5% to 8%, viscosity (low brittleness), quite noticeable solubility, refractoriness, ease of processing and a high degree of decorativeness. The chemical composition is variable. The content of Carbon is up to 80%, Hydrogen is about 10.5%, Oxygen is 10.5–11%, and Sulphur is 0.4% and more (Frakey 1990). The hardness on the Mohs scale is 2.0–2.5 (Matsui 2011). The hardness index is unstable (even in one piece it fluctuates within  $\pm 5\%$ ). Hardness



increases with increasing impurities, in particular of iron sulphides. Wet samples of succinate just taken from the bedrock have a lower hardness than the pieces that have been exposed to open air. The colour is generally yellow with various shades—from almost colourless to yellow-brown, white, and even black. Moreover, varied colouration can be observed in a single specimen of succinite. This feature provides individual, unique colour images of the specimens. The degree of transparency is also quite variable—from perfectly transparent to opaque dark brown and black. Transparency depends on colour intensity and the presence of gas-liquid inclusions and voids in the gem. When heated, the opaque succinite becomes light golden in colour.

Succinite has a very low thermal and electrical conductivity (dielectric constant is 2.863). When heated to 140–200°C, it becomes elastic, at a temperature of 250–300°C it starts to boil, and at a temperature of 350–380°C it melts. According to the degree of transparency, it can be transparent, translucent, and opaque. The density is 0.9–1.10 g/cm<sup>3</sup>, which roughly corresponds to the density of sea water. That is, succinite floats in salty water and sinks in freshwater, but due to the large number of air bubbles and other 'light' inclusions, it does not settle on the bottom and is freely transported over long distances in both sea and bodies of freshwater. This explains the amazing buoyancy of succinite in the surf zone and its resistance to repeated washing, transfer and reburial over tens of millions of years.

Succinite contains a variety of inclusions of remnants of the Eocene fauna and flora, which were captured during the separation of the soft resin and are preserved to this day (Fig. 2), as well as inorganic rock fragments, gas-liquid inclusions, air and water bubbles. Succinite occurs in the form of rounded pieces and inflows weighting from fractions of a gram to ten or more kilograms. Under ultraviolet light, it glows dimly, has shades from bluish white to yellowish green. When polishing is examined, areas of increased fluorescence appear in it.

The peculiarities of the material composition of succinite noted by the authors, which increase the resistance to adverse natural phenomena, were formed during the long-term fossilization (petrification) of plant resins. The fossilization of resins was influenced by hypergene processes that took place on the Earth's surface, in areas of active groundwater penetration and within the surf coastal (littoral) zone.

Among placer-forming minerals characterized by high hypergene resistance, succinite (a mineral of organic origin) ranks last (Table 1) (Shilo 2000). A number of authors (Savkevich 1970; Trofimov 1978; Serebrodolskiy 1984; Bogdasarov 2010; Matsui 2016, etc.) established and described hypergene changes in plant resins at all stages of the soft resin transition, from its outflow to the day surface to the completion of formation of the main features of the known to science FR mineral species, including succinite, the final formation of which took place in the littoral zone of the sea basin.



**Fig. 2.** A specimen of amber with inclusions; from the collection of the 'Ukrainian Amber World' association.

**Рис. 2.** Зразок бурштину з включеннями; з колекції Асоціації «Український бурштиновий світ».

**Table 1. Physical properties and constants of hypergene resistance of minerals according to Shilo 2000**

Mineral	Density, $\rho$ , g/cm <sup>3</sup>	Hardness, H	Degree of hypergene resistance, pH	Constants of hypergene resistance, $C_{hr} \approx \lg(\text{pH})$
Platinum	21.5	4	86	1.93
Gold	16.9	2.7	45.63	1.65
Cassiterite	7	6.5	45.5	1.65
Zircon	4.7	7.5	35.25	1.54
Diamond	3.5	10	35	1.54
Topaz	3.6	8	28.8	1.44
Ilmenite	4.7	5.5	25.85	1.14
Quartz	2.6	7	18.20	1.26
Amber	1.07	2.3	2.46	0.39

In the primary bedding formed by succinite placers (fossil resins), the geochemical activity of minerals almost fades. The mineral is isolated from the external landscape environment. Thus, in stratigraphic sections not exposed by erosion, succinite as a whole retains its composition, properties and structure acquired in the previous stages of fossilization of plant resins.

However, being on the surface, amber is very vulnerable to aggressive factors, especially to oxygen and low humidity. Deterioration of the properties of amber is manifested in the destruction and loss of cohesion of the outer layers, as well as significant changes in texture and optical properties. Oxidation and atmospheric degradation are considered to be the main factors of negative alterations in amber. These processes affect compounds that have double bonds (C=C), which are oxidized to hydroxide, peroxide and carboxyl groups. As amber ages, the content of Carbon, Hydrogen and Sulphur decreases, and the amount of Oxygen increases. The mass of amber can increase, but also can decrease due to evaporation of low molecular weight oxidation products. The number of volatile terpenes may also decrease. The famous English gemmologist Helen R. Frakey (Frakey 1990) noted the disappearance of fluorescence in the collection specimens of simetite (Sicilian amber) of the 19th century without explaining the cause of this phenomenon.

Variable humidity and temperature conditions are also the factors that accelerate weathering of amber. In modern conditions, succinate—moved in some cases by natural processes or human economic activity on the day surface—is oxidized under the influence of oxygen, light (especially intense in ultraviolet rays), and elevated temperatures. Under the influence of oxidation, it changes colour and internal structure, an oxidative crust and sugar texture gradually appears, and then the amber is crushed into fine powder and dust. In the aeration zone, the polished surface of succinite specimens under the influence of oxidation changes noticeably only after 10–15 years (Savkevich 1970).

Thus, in the process of hypergene oxidation, in addition to the change in colour and the formation of an oxidation surface crust (protective shell against mechanical damage), the material composition changes significantly, Oxygen content increases, Carbon, Hydrogen and Sulphur contents decrease, succinite properties change. Succinite placers formed as a result of erosion and re-deposition of primary (bedrock) Eocene–Oligocene placers differ significantly, first of all, in the size of succinite grains, the degree of roundness and, in general, the presence of specimens more resistant to weathering. The features of hypergene destruction of succinite in deposits of loess and red-carbonate formations are described in our previous works (Matsui & Solianik 2004; Matsui 2011, 2016).

The amber from Neogene and Quaternary deposits of the Baltic, including glacial ones, has a stronger brown or red oxidation (weathering) crust and a slightly greater hardness, often represented by discoloured pieces (Trofimov 1974). The oxidizing crust was formed at the earliest stages of fossilization of resin secretions during resin leakage and in the soil of ‘amber’ forests, as well as in the form of thin secondary encrustations (0.2–0.3 mm), which covered the erased convexities of succinite pieces in the coastal-marine placers, indicating the existence of weak oxidation processes in the littoral zone.

The process of destruction of amber is rather long. A clear example of its destruction is succinite from archaeological excavations (Fig. 3).



**Fig. 3.** A specimen of destroyed amber from the Late Palaeolithic site of Mezhirich, Kaniv Raion, Cherkasy Oblast collected by V. Matsui. Photo by U. Naumenko.

**Рис. 3.** Зразок зруйнованого бурштину з Межирицької пізньопалеолітичної стоянки. С. Межирич Канівського р-ну Черкаської обл. Зразок В. Мацуя. Фото У. Науменко.



**Fig. 4.** Amber from the ancient site of Mezhirich; specimen and reconstruction from the National Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine.

**Рис. 4.** Бурштин зі стародавнього городища Межирич; зразок та реконструкція з Національного науково-природничого музею НАН України.

Late Palaeolithic human settlements of the Stone Age are located in the Dnipro Basin: Mezryn (Desna River), Dobranychivka (Supii River), Mezhyrich (Ros and Rosava rivers), Kyiv (Kyrylivska Street), Semenivka (Trubizh River), and Rivne (Horyn River), where the succinite was delivered by Stone Age hunters from local deposits of the Prypiat Amber-bearing Basin (Shovkopylas 1965; Pidoplichko 1978; Nuzhniy 1997; Matsui 2002). The settlements with traces of unique residential buildings made of mammoth bones are buried under the loess rocks of the Upper Pleistocene, which in age correspond to the final stage of the Valdai glaciation. Specimens of mostly untreated succinite from the village of Mezhyrich are unevenly and deeply cut by unsystematically oriented cracks into cellular, irregularly shaped detachments (Fig. 4).

The finds contain small carbonate nodules, tightly 'soldered' into pieces of succinite, occasionally there are separate rounded nodules of destroyed succinite on carbonate cement. Often there are 'nests' of destroyed succinite, the outer shell of which consists of dusty and fine-grained fractions of a crushed oxidation crust. The central part of the specimen has a transparent red colour. These facts indicate the destruction of archaeological succinite in the burial, which occurred in the direction from the upper peripheral surface of the specimen to its central part.

Similar remains of succinite destroyed in loess rocks were found in the late Palaeolithic settlement of Barmaky (Rivne), the absolute age of which, based on radiocarbon dating of remains of mammoth bones, is  $14\,300 \pm 220$  years, according to M. M. Kovaliukh of the Institute of Environmental Geochemistry NAS of Ukraine (Nuzhniy 1997).

The most numerous collections of archaeological succinite from all collections known in Europe collected in one place is established in the Hordiivka burial ground (14th–11th centuries BC) (Berezanska & Shumova 2002; Shumova 2011). A unique burial mound is located on the left bank of the Southern Bug River in the interfluvium of its tributaries Bytiuh and Trostianchyk, near the village of Hordiivka, Trostianets Raion, Vinnytsia Oblast. There are three groups according to the state of preservation of products made of succinite. The first group (about 50%) of the products were broken into deep and small chaotically located cracks and scattered into fully oxidized amorphous small particles (except for a small number of necklaces, which retained a more or less dense structure) (Berezanska & Shumova 2002). The second group (about 30%) of the products had a more oxidized state, they still retained their shape, but with a little pressure the necklace turned into powder. The third group (about 20%) of raw materials retained a relatively dense base covered with an oxidative film that is subjected to chemical and mechanical cleaning. Shumova (2011) notes that already during the excavations, archaeologists observed an increase in the oxidation of succinite in the air, which led to a loss of transparency and colour, and with rapid drying, the products were covered with patina. The destruction of the unique archaeological collection was delayed due to restoration and conservation measures using a vacuum fixing method and by washing and impregnating each item with a solution of amber varnish, followed by fixing the surface with organosilicon composition.

Succinite from the scientific collection of the National Museum of Natural History NAS of Ukraine collected after World War II by I. G. Pidoplichko in the riverine cliffs of the Dnipro and ravine-beam network near the villages of Novi Petrivtsi and Stari Petrivtsi is coloured mainly in red and reddish-brown, which indicates its high oxidation state in the open air. Laboratory studies of the material composition of samples of the succinite collection were carried out.

Workers of natural history museums are well aware of the problem of oxidation (destruction) of succinite and, if necessary, apply storage rules in everyday practice, which limits the negative effects of light, air, temperature and humidity fluctuations in places of storage and demonstration of collection material. Popova (2008: 63) notes: 'Unfortunately, over time, amber is very strongly oxidized, so the amber plates made in the 17th century cracked, dimmed and lost their ability to transmit light. The images on them are barely readable.' According to Kosmowska-Ceranowicz (2013: 59): 'The collection of Baltic amber varieties, as it turned out, requires constant conservation. It is practically impossible to preserve a specific sample of amber in the same condition in which it was described on the day of purchase after twenty years, not to mention a period of 50 years or more. Museum workers are well aware of this, as they have to grind stones every time before exhibiting them. This is also known by amber masters who create works of art in which the contrast of colour and transparency of amber is essential' (the authors' translation).

## Conclusions

The formation of succinite and its preservation in nature is entirely related to the specifics of the geochemical environment of host and overlying rocks. Hypergene alterations of succinite under surface and underground conditions occur from the end of the Early Oligocene, Neogene and Quaternary environments to geological modern times.

Amber succinite from native Eocene–Oligocene placers is often re-deposited in essentially carbonate rocks of the Neogene and Quaternary, which is associated with its destruction and even complete destruction.

Amber succinite placers, which are overlain by marine and continental sediments, generally continue to retain their basic properties acquired earlier. In cases of amber deposits exposure or their

significant subsidence and other changes caused by the manifestations of geological, geochemical processes, including due to human economic activity, succinite undergoes significant transformations. During the oxidation of amber-succinite, the internal structure and colour change, the content of Oxygen, Carbon, Hydrogen, Sulphur, microhardness, luminescence parameters, etc. increase.

Archaeological succinite was formed in the Late Pleistocene–Holocene at the stage of intensive erosion of red-carbonate and loess formations of the Pleistocene, and its burial is confined to essentially loess rocks. Archaeological finds of amber during their stay in the cultural layers undergo physical and chemical changes, so their condition is very different from modern amber products. In addition, when removing the amber find, it is oxidized, which leads to cracking of the object, and under the influence of ultraviolet rays the material gradually loses transparency. That is, after extraction, the object from the archaeological amber continues to slowly deteriorate, which requires immediate conservation.

Illegal amber mining causes irreparable damage to the preservation of raw amber in natural conditions due to the disturbance of the geological layers with the inclusion of amber and its leaching to the surface, which leads to the natural destruction of the mineral.

### **Acknowledgements**

This research was partly supported by the Programme of the National Academy of Science of Ukraine KPKVK 6541230 ‘Support for the development of priority areas of scientific research.’

### **References**

- Berezanska, S. S., V. O. Shumova. 2002. Amber jewelry from the Hordiivka cemetery. *NaUKMA Research Papers, Special Issue*, **20**: 151–154. [In Ukrainian]
- Bogdasarov, M. A. 2010. *Amber and other fossil resins of Northern Eurasia*. Publishing house of A. S. Pushkin Brest University, Brest, 1–263. [In Russian]
- Boykina, I. N., A. R. Manukyan. 2017. Experience of conservation of amber with inclusions of fossil organisms from the collection of the Museum of the World Ocean. *Collection in the space of culture: materials of the international scientific conference* (September 18–21). Kaliningrad, 339–346. [In Russian]
- Frakey, E. 1990. *Amber*. Mir, Moscow, 1–198. [In Russian]
- Katinas, V. I. 1971. *Amber and amber-bearing deposits in the South of the Baltic region*. Minitis, Vilnius, 1–150. [In Russian]
- Kosmovskaya-Ceranovich, B. 2007. Amber Research Center in the Museum of the Land of the Polish Academy of Sciences in Warsaw. *Baltic Amber: Science, Culture, Economics*: Scientific collection. Kaliningrad: Kaliningrad Regional Amber Museum, **1**: 54–62. [In Russian]
- Lisenko, O. Yu., O. P. Belichenko, Yu. I. Lajun. 2016. Study of long-term amber storage. *Precious and decorative stones*, **1**: 4–6. [In Ukrainian]
- Maliszewski, K., B. Marciniak-Maliszewska, J. Kupryjanowicz, A. Pielnińska. 2013. Gypsum crystals on surface of Baltic amber from beach findings. In: Kosmowska-Ceranowicz B., W. Gierłowski, E. Sontag (eds). *The International Amber Researcher Symposium. Amber. Deposits–Collections–The market*. Gdańsk, Poland, 22–23.03.2013, 8–9.
- Matsui, V. M. 2002. Amber in the most ancient human settlements on the territory of Ukraine. In: *The Evolution of the organic world as a basis for solving the problems of stratigraphy*. Kyiv, 101–104. [In Russian]
- Matsui, V. M. 2011. Transformation of plant resins into fossil resins. In: *Florology and Phytosozology, Vol. 2*. Phytion, Kyiv, 290–294. [In Russian]
- Matsui, V. M. 2016. *Evolution of resin producing vegetation and the formation of fossil resins deposits*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–155. [In Russian]
- Matsui, V. M., U. Z. Naumenko. 2019. Original source of amber-succinite placers. In: *Natural History Museology, Vol. 5*. Kyiv, 191–196. [In Ukrainian]
- Matsui, V. M., E. A. Solyanik. 2004. Conditions and causes of destruction of amber in nature. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, **4**: 116–120. [In Russian]
- Nesterovskiy, V. A., N. A. Volkonskaya. 2019. Persistence of amber and storage properties of amber crafts. In: *Proceedings of the International Science and Practical Conference “Problems of restoration and conservation of amber”*. Kaliningrad, 100–104. [In Russian]
- Nuzhnyi, D. Yu. 1997. The problem of seasonal adaptation of final-paleolithic hunters to mammoths of the Middle Dnipro Flow Area and new Epigravetic memos in the River Trubezh basin. *Archeology*, **2**: 3–23. [In Ukrainian]
- Pastorelli, G. 2009. *Archaeological Baltic Amber: Degradation mechanisms and Conservation measures*. University of Bologna, 1–72.

- Pastorelli, G., Y. Shashoua, J. Richter. 2013. Hydrolysis of Baltic amber during thermal ageing: An infrared spectroscopic approach *Spectrochimica Acta. Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*, **106**: 124–128.
- Pidoplichko, I. G. 1978. *Mezhirichi dwellings made of mammoth bones*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–239. [In Russian]
- Pielińska, A., B. Gronuś-Dutko. 2013. Amber in collections of Polish museums. In: Kosmowska-Ceranowicz B., Gierłowski W., Sontag E. (eds): *The International Amber Researcher Symposium. Amber. Deposits–Collections–The market. Gdańsk, Poland, 22–23.03.2013*, 88–90.
- Popova, V. M. 2008. Amber in the 17th-18th centuries. In: *Kaliningrad Amber Museum*. Kaliningrad, 56–72. [In Russian]
- Problems of restoration and conservation of amber. 2015. *Materials of the international scientific and practical conference, held in the framework of the Sixth International Biennial of Amber Works of Authorship "Alatyr 2015", Kaliningrad, June 25, 2015*, 1–105. [In Russian]
- Rudko, G. I., S. F. Litvinyuk. 2017. *Amber deposits of Ukraine and their economic geological assessment*. Bukrek, Kyiv, Chernivtsi, 1–239. [In Ukrainian]
- Savkevich, S. S. 1970. *Amber*. Nedra, Leningrad, 1–191. [In Russian]
- Savkevich, S. S. 1983. Processes of amber and some amber-like resins transformation depending on conditions of their formation and natural environment. *Proceedings of the USSR Academy of Sciences, Series Geology*, **12**: 96–106. [In Russian]
- Serebrodolsky, B. I. 1984. *Amber*. Nauka, Moscow, 1–110. [In Russian]
- Shilo, N. A. 2000. *The doctrine of placers*. Publishing house of the Academy of Mining Sciences, Moscow, 1–631. [In Russian]
- Shovkoplyas, I. G. 1965. *Mezinska site*. Kyiv, 1–327. [In Russian]
- Shumova, V. O. 2011. Amber of the Hordiivskiyi burial place. In: Klochko, V. I. (ed.). *Hordiivskiyi burial place*. Vinnytsia, 270–275. [In Ukrainian]
- Trofimov, V. S. 1974. *Amber*. Nedra, Moscow, 1–184. [In Russian]
- Trofimov, V. S. 1978. Main stages of amber transformation and principles of its classification. *Proceedings of the USSR Academy of Sciences, Series Geology*, **2**: 128–138. [In Russian]

# Hybridization as a result of spatial and reproductive interactions between species within the group of ‘yellow’ wagtails (Aves, Motacillidae) in areas of sympatry

Elena Artemieva

Italian Society of Natural Sciences (Milan, Italy)

## article info

### key words

sympatry, species, reproductive relationships, hybrid, evolution, population, wagtails

### correspondence to

Elena Artemieva; Italian Society of Natural Sciences, Corso Venezia 55, Milan, 20121 Italy;  
e-mail: hart5590@gmail.com;  
orcid: 0000-0001-5261-3421

### article history

Submitted: 07.12.2020. Revised:  
15.06.2021. Accepted: 22.11.2021

### cite as

Artemieva, E. 2021. Hybridization as a result of spatial and reproductive interactions between species within the group of ‘yellow’ wagtails (Aves, Motacillidae) in areas of sympatry. *GEO&BIO*, 21: 125–152. [In English]

## abstract

The area of overlapping ranges, contact and relationships of two closely related species — the western yellow wagtail *Motacilla flava* Linnaeus, 1758 and the yellow-headed wagtail *Motacilla lutea* (Gmelin, 1774) — in the Volga region are the subject of the present study. At present, under conditions of wide sympatry, there is spatial and reproductive interaction between these closely related species — the western yellow and yellow-headed wagtails. Crossbreeding of species of ‘yellow’ wagtails gives a light-headed form of hybrids, which is a marker of the hybrid zone in the Volga region. As a result of the study of the interaction between *M. flava* and *M. lutea* in their contact zone in overlapping areas of species ranges, the following was revealed. The concept of a system of traits of the light-headed hybrid form (*M. f. beema* × *M. lutea*), marking the hybridization zone of the model species *M. flava* and *M. lutea*, is postulated. The population characteristics of this system have been determined and the possibility of their use in population and evolutionary studies of a group of species of ‘yellow’ wagtails has been shown. As a result of the spatial and reproductive interaction of species in populations, the light-headed hybrid form (*M. f. beema* × *M. lutea*) is formed, which integrates the characters of the two original species and has its own, peculiar traits, which can mark the boundaries between the western (left-bank) and eastern (right-bank) groups of populations and the boundaries of their distribution. On the basis of this, differences are formed and divergence of these groups of populations occurs, which may reflect the processes of sympatric speciation. The revealed tendencies in the variability of groups of characters in the space of the ranges of model species have a clinal character and may indicate the directions of microevolution of species. The identified hybrid zones within the boundaries of species ranges have a central position. The results of spatio-temporal divergence are *M. flava*, *M. lutea*, and their hybrid light-headed form *M. f. beema* × *M. lutea*, which may later become an independent species. In the contact zone of *M. flava* and *M. lutea*, there is an unlimited hybridization of these species.

© 2021 E. Artemieva; 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.

# Гібридизація як результат просторових і репродуктивних взаємин видів у групі жовтих трясогузок (*Aves*, *Motacillidae*) в областях симпатрії

Елена Артем'єва

**Резюме.** Зона перекриття ареалів, контакт і взаємини близьких видів — жовтої *Motacilla flava* Linnaeus, 1758 і жовтолобої *Motacilla lutea* (S. G. Gmelin, 1774) плисок на території Поволжя є предметом вивчення в даній роботі. В даний час в умовах широкої симпатрії спостерігається просторова і репродуктивна взаємодія двох близьких видів — жовтої і жовтолобої плисок. Схрещування близьких видів жовтих плисок дає світлоголову форму гібридів, яка є маркером гібридної зони в Поволжі. В результаті проведеного дослідження взаємодії видів *M. flava* і *M. lutea* в зоні їх контакту в областях, де перекриваються їхні ареали, досягнуто наступне. Сформульовано поняття системи ознак світлоголової гібридної форми (*M. f. beema* × *M. lutea*), марковано зону гібридизації модельних видів *M. flava* та *M. lutea*. Визначено характеристики популяцій цієї системи та показана можливість їх використання в популяційних і еволюційних дослідженнях групи видів «жовтих» плисок. В результаті просторової та репродуктивної взаємодії видів в популяціях формується світлоголова гібридна форма (*M. f. beema* × *M. lutea*), яка інтегрує ознаки двох вихідних видів і володіє особливостями, властивими лише їй, які можуть маркувати межі між західною (лівобережною) та східною (правобережною) групами популяцій та межі їх поширення. На основі цього формуються відмінності та відбувається дивергенція даних груп популяцій, які можуть відображати процеси симпатричного видоутворення. Результатом просторово-часової дивергенції груп популяцій (західної і східної) є *M. flava*, *M. lutea* та їх гібридна світлоголова форма *M. f. beema* × *M. lutea*, яка в подальшому може стати самостійним видом. У зоні контакту *M. flava* і *M. lutea* відбувається необмежена гібридизація даних видів. В даний час відбувається активний процес генетичної гібридизації з утворенням проміжних гібридних форм на основі генетичного прошарку гібридів в популяціях. Дане явище може виступати в якості генетичного підживлення і механізму підтримки цілісності видів «жовтих» трясогузок за рахунок постійної міжвидової гібридизації в умовах широкої симпатрії.

Ключові слова: симпатрія, вид, репродуктивні взаємини, гібрид, еволюція, популяція, трясогузки.

Адреса для зв'язку: Є. Артем'єва; Італійське товариство природничих наук, Корсо Венеція 55, Мілан, 20121 Італія; e-mail: hart5590@gmail.com; orcid: 0000-0001-5261-3421

## Introduction

The area of overlapping ranges, contact and relationships of two closely related species — the western yellow wagtail and the yellow-headed wagtail — in the territory of the Volga region are the subject of study in this work. At present, under conditions of wide sympatry, there is a spatial and reproductive interaction between these two closely related species (Vaurie 1959; Zaykin & Pudovkin 1993; Hewitt 2001). The study of this type of relationship is a separate line of research on biodiversity at the species and population level (Alström & Mild 2003; Baker *et al.* 2009). 'Yellow' wagtails can be the object of special evolutionary studies due to the ability to crossbreed between closely related species (allospecies and sibling species) (Zagorodniuk & Fesenko 2004; Lamichancy *et al.* 2018).

Crossing of closely related species of 'yellow' wagtails produces a light-headed form of hybrids, which is a marker of the hybrid zone in the Volga region. Hybridization as a result of spatial and reproductive relationships of species in the group of 'yellow' wagtails (Passeriformes, Motacillidae) under conditions of their co-existence in overlapping areas of ranges remains poorly studied (Dement'ev 1937, 1941; Cramp 1988). This work is devoted to the study of spatial and reproductive interaction between the western yellow wagtail *Motacilla flava* L., 1758 and the yellow-headed wagtail *Motacilla lutea* (Gmelin, 1774) in the contact zone of their populations. One of the consequences of this process is the discovery of western yellow and yellow-headed wagtails in populations of their light-headed hybrids (Zarudny 1891; Fedorovich 1915; Artobolevsky 1924). There is a view that the western yellow wagtail gradually 'engulfs' the yellow-headed wagtail as a species and eventually it would disappear (Sotnikov 2006; Zav'alov *et al.* 2009).



Hybrid forms of western yellow and yellow-headed wagtails have a strongly bleached, whitish colouration of the plumage of the head and morphologically resemble the real white-headed wagtail *Motacilla flava leucocephala* (Przewalski, 1887), an endemic, breeding and migratory subspecies, the range of which is associated with Central Asia. One of the reasons for the sharp decline in the number of this subspecies over the past 20 years is its hybridization with another subspecies of the western yellow wagtail, *Motacilla flava beema* Sykes, 1832 (Baranov 2012). However, in a number of traits, light-headed hybrids differ well from the real subspecies *M. f. leucocephala* (Artemieva & Muraviev 2012; Sundev & Leahy 2019; Ferlini *et al.* 2021). For ‘yellow’ wagtails, hybrids of the western yellow wagtail *M. flava* with the black-headed wagtail *Motacilla feldegg* Michahelles, 1830 are also known (Artemyeva & Muraviev 2012; Ferlini 2015, 2016). Interspecific hybridization with a change in range boundaries and expansion of range boundaries of original forms is also relevant for mammals (Zagorodniuk 2011) as the invasion of genomes in many species of animals and plants (Mallet 2005, 2008), including birds of different taxa (Zink *et al.* 1995; Hermansen *et al.* 2001; Frank & Scott 2011).

The aim of this work is to reveal the features of the spatial and reproductive interaction between *M. flava* and *M. lutea* in the contact zone of their populations under sympatric conditions.

### **Taxonomic relations of species of the genus *Motacilla*, subgenus *Budytes***

The species complex of ‘yellow’ wagtails, genus *Motacilla* Linnaeus, 1758, has been one of the most problematic taxonomic groups. Until now, the taxonomic status and systematic relationships between the species (forms?) of this group have remained completely unclear.

‘Yellow’ wagtails (*Motacilla flava* L., *Motacilla feldegg* Michah., and *Motacilla lutea* Gm.), along with closely related citrine wagtail (*Motacilla citreola* Pall.) and mountain wagtail (*Motacilla cinerea* Tunst.), form an independent subgenus *Budytes* Guw, 1817 (Suschkin 1925; Grant & Mackworth-Praed 1952; Portenko 1960).

The yellow-headed wagtail and the mountain wagtail have always been considered separate species (Dement'ev 1937; Gladkov 1954). The yellow-headed wagtail and the mountain wagtail are species in the group of ‘yellow’ wagtails, which do not raise doubts about their species status (Portenko 1960; Cramp 1988; Koblik *et al.* 2006).

Harris *et al.* (2018), based on SNP nuclear markers, showed that there is one species, *Motacilla flava*, which includes several subspecies (*Motacilla flava*, *M. lutea*, *M. feldegg*, *M. taivana*, and *M. macronyx*).

The black-headed wagtail forms two subspecies: *Motacilla feldegg feldegg* Michahelles, 1830, which is distributed in the Black Sea coast, Crimea, and the Caucasus (western part of the range), and *Motacilla feldegg melanogrisea* (Homeyer 1878), which occurs in the Volga Delta, Caspian Sea coast, Orenburg Oblast (Zarudny 1891), Krasnoyarsk Krai (Arlott & Khrabry 2009), and Irkutsk Oblast (eastern part of the range) (Stepanyan 2003; Koblik *et al.* 2006).

E. Mayr (1968) paid great attention to the taxonomic relationship of *Motacilla flava* L. and *Motacilla lutea* Gm. In particular, he noted that ‘... the taxonomic position of *Motacilla flava* L., a highly variable population, is very difficult and important for understanding of the theory of speciation. It would be interesting to find out in detail the relationship of yellow-headed and green-headed forms (*flavissima*, *lutea*, *taivana*), is there a species difference between *M. flava* and *M. lutea*, and, finally, what are the historical and ecological features (reasons) of distribution of yellow wagtails? Although the majority of researchers recognize their systematic closeness, a systematic analysis of this issue and a detailed study of the distribution and reproduction of these birds in natural conditions is necessary’ (Mayr 1968: 117).

The second point of view on the isolation of *M. lutea* as an independent species was proposed back in the 1920s by P. P. Sushkin (1925, 1938) and J. Domaniewski (1925), who considered the western yellow, yellow-headed, black-headed, and green-headed wagtails independent species. The last three forms in some regions were sympathetic with the first, which even then did not agree with the existing

concept of allopatric and conspecific subspecies (Semyonov-Tyan-Shansky 1910). G. Johansen (1946) considered *M. lutea* as an independent and more ancient species than other 'yellow' wagtails. At the same time, a different point of view about the taxonomic status of this form is widely spread.

The yellow-headed wagtail has long been considered by ornithologists as an independent species of the genus: *Motacilla lutea* Gm. — *Parus luteus* S. G. Gmelin (1774), Reisedurch Russland; *Budytes campestris* Pallas (1776); *Budytes flavifrons* Sewertzow (1875), as well as in Russian — 'steppe' wagtail (Ruzsky 1893), 'field' wagtail — (Pallas 1811; Bogdanov 1871; Volchanetsky 1972), yellow-backed wagtail (Gladkov 1954; Ivanov 1976; Priezzhev 1978; etc.).

The taxonomy of subspecies of the western yellow wagtail *M. flava* was presented for the first time by E. Hartert (1910; Hartert & Steinbacher 1933). He listed 19 subspecies, among which the yellow-headed wagtail (*M. f. lutea*) is also mentioned. For each subspecies, the boundary of the distribution areas was indicated (Witherby 1938; Smith 1950; Meinertzhagen 1954). The systematic scheme of E. Hartert was adopted by G. P. Dement'ev (1937) and G. Niethammer (1937). In some cases, *M. lutea* is described as a mutation of *M. flava* (Grote 1937; Dementyev 1941). E. Stresemann (1926) believed that the wide range of individual variability in *M. flava* is the result of 'genetic instability'. Other authors considered the yellow-headed wagtail to be one of the morphs of *M. f. beema* Sykes (Smith 1950; Beregovoy 1970). Considering the co-occurrence of *M. f. beema* and *M. f. lutea* in the Middle Volga region, H. Grot (Grote 1937) expressed the opinion that the yellow-headed wagtail's colouration is the result of 'genetic instability', in some cases in *M. f. beema*, and in some areas of the range of this subspecies the colouration is characteristic of the British *M. f. flavissima* Blyth. A similar idea of the nature of colouration in *Motacilla lutea* was expressed by G. P. Dement'ev (1941) and S. Smith (1950), without distinguishing *Motacilla lutea* as an independent species.

Of greatest interest is the work of C. Vaurie (1957), where he gives a brief description of the types of colouration of the *M. flava* complex on subspecies forms, as well as their ranges. In one of his subsequent works, Ch. Vaurie (1959) continues to consider the yellow-headed wagtail as a subspecies of the western yellow wagtail (*M. flava lutea*). Nevertheless, the author points out that such a characteristic can be considered temporary and that the taxonomy of *M. flava* does not correspond to the structure of the 'yellow' wagtail complex. Even then, he assumed the presence of several independent species in this complex. N. A. Gladkov (1954) suggested that *M. lutea* and *M. taivana* do not fit into the scheme of subspecies *M. flava* at all, having a common range with it. He considered expedient to consider them separately as part of the *M. lutea* species, to which he also assigned the English subspecies *M. lutea flavissima* (Stepanyan 2003).

In a number of works, the authors continue to insist that *M. lutea* is a subspecies of *M. flava* (Bub 1981; Blozheim 1985; Cramp 1988). This point of view is also shared by a number of authors (Alström & Mild, 2003; Harris et al. 2018). At the same time, in the summary by S. Cramp et al. (1988) it is noted that within this species there are two complexes of forms 'flava' and 'lutea', and the latter includes *Motacilla flava lutea*, *M. flava flavissima*, and *M. flava taivana*. It is appropriate to emphasize here that the views on the taxonomy of the genus *Motacilla* L. are mainly based on morphological characters (morphometry and colouration) and on the specifics of their geographical distribution (Smith 1950; Beregovoy 1970; Blozheim 1985). Grichik (2005), based on the variability of colouration of the plumage of these birds, depending on many reasons (individual variability, age, and geographical distribution), also defends the point of view on the subspecies status of the forms *Motacilla flava lutea* and *M. flava taivana*. The author does not take into account that one of the discussed forms of *Motacilla lutea* Gm. exists in the centre of the range of *Motacilla flava* L. and is sympatric with various subspecies of the latter.

Jan Domanevski (1925) tried to revise the entire subgenus *Budytes*. He assumed the presence of four independent species of these wagtails: *B. flava* L., including 6 subspecies, *B. feldegg* Mich. — two subspecies, *B. lutea* Gm. — two subspecies and *B. taivana* Swinhoe (monotypic species). He justified the species status of *M. lutea* in connection with its partial sympathy with the grey-headed

forms of the 'flava' group. The point of view of L. S. Stepanyan (2003) coincides with the idea of Jan Domanevski, with the exception of only two amendments to the subspecies ranks in the western yellow and black-headed wagtails, in which the author additionally distinguishes one more subspecies. Currently, six species of wagtails *Motacilla flava*, *M. feldegg*, *M. lutea*, *M. citreola*, *M. taivana*, *M. cinerea* are distinguished in the group of 'yellow' wagtails (Babenko 1981; Bakhtadze & Kazakov 1985; Stepanyan 2003; Koblik *et al.* 2006).

Aleksandr Ivanov (1935) was the first to describe three types of age-related variation in the colouration of the head of male yellow-headed wagtails: 1) the first breeding dress of males with an entirely light green top of the head; 2) with a yellow forehead and green crown and occiput — males at the age of 2–3 years; 3) with an entirely yellow head (sometimes with a small number of green feathers on the back of the head) — birds of four years and older. The males of *M. lutea* are polymorphic in head colouration, as in *M. flava*, and this served as the basis to justify hybrid individuals (Portenko 1960; Gavrilov 1970; Bakhtadze & Kazakov 1985) and high individual variation within *M. flava* (Beregovoy 1970). A. I. Ivanov's point of view was adopted by a number of authors (Williamson 1955; Svensson 1963; Stepanyan 2003).

The differences in colouration that exist in adult males of *M. flava* living within the same territory allowed some ornithologists (Grant & Mackworth-Præd 1952) to distinguish 7 species (*flava*, *lutea*, *superciliaris*, *leucocephalus*, *personifuses*, *thunbergi*, and *feldegg*). This division of the group of 'yellow' wagtails did not receive proper recognition.

At the end of the 19th century, two works by N. A. Zarudny (1891) were published, where the author describes the hybrid forms of *M. flava* and *M. lutea*. Interspecific hybrids of *M. flava* and *M. taivana* were noted by V. G. Babenko (1981), although it was not possible to find mixed pairs themselves (Bianki 1910; Portenko 1960; Stepanyan 2003). A number of articles are devoted to the problems of hybridization of 'yellow' wagtails at intraspecific level (Smith 1950; Leisler 1968; Sammalisto 1968).

Hybridization between the species of the compared wagtails is usually not widespread; on the contrary, it is extremely rare (Beregovoy 1970; Kishchinsky & Lobkov 1979). Ch. Vori (1959) indicates the hybridization of *M. feldegg* and *M. lutea*, which is refuted by the studies of G. B. Bakhtadze & B. A. Kazakov (1985). He points out that no hybrids were recorded in the sympatry zone of *M. flava* and *M. lutea*. The appearance of 'green' feathers on the vertex ( $P < 0.05$ ) in the contact zone between *M. flava* and *M. lutea* and partial or complete 'yellow' eyebrows is more common outside the spatial contact. The author suggests that hybridization in *M. flava* is more characteristic at intraspecific than at interspecific level. N. N. Balatsky (1992) managed to find a nest of a hybrid pair of wagtails: male *M. citreola*, female *M. flava*. When it comes to the finds of hybrids, determined only on the basis of the description of the colouration of the plumage, the question always arises, how can this be verified? It is known that females of all 'yellow' wagtails are outwardly almost indistinguishable (with the exception of the eastern forms). In this case, the only and convincing evidence of hybridization is chromosome analysis or long-term observations of individually tagged birds (Muravyov 1997, 2010; Artemyeva & Muravyov 2012).

Thus, based on morphological characters (mainly, morphometric parameters and colouration of the plumage of males during breeding season), there are currently three points of view on the taxonomic structure of the polytypic complex of 'yellow' wagtails:

1. All 'yellow' wagtails, except for the yellow-headed and mountain wagtails, are subspecies of a polytypic species.
2. There are five polytypic species: *M. flava* (*flava*, *thunbergi*, *beema*, *leucocephala*, *zaissanensis*, *plexa*, *macronyx*, *alascensis*, *simillima*, *tshutschensis*, *cinereocapilla*, *iberiae*, *pygmaea*), *M. feldegg* (*feldearise*), *M. melan melan* (*lutea*, *flavissima*, *taivana*) and *M. citreola* (*citreola*, *werae*, *quassatrix*, *calcarata*, *weigoldi*), and *M. cinerea* (*cinerea*, *melanope*, *robusta*, *schmidzi*, *flaviventris*, *clara*).
3. There are five polytypic species and three monotypic species of 'yellow' wagtails: *M. flava* (twelve subspecies); *M. feldegg* (two subspecies); *M. lutea* (two subspecies); *M. citreola* (four subspecies) and *M. werae*; *M. taivana*; *M. macronyx* (monotypic species); *M. cinerea* (six subspecies).

Since the present work did not set a special task of carrying out a taxonomic revision of the subgenus *Budytes*, studies of spatial relationships of *M. flava*, *M. feldegg*, *M. lutea*, *M. citreola*, and *M. cinerea* (Stepanyan 1990) were carried out in the zone of their sympatry in the study area, therefore the author adheres to the second point of view.

## Materials and Methods

During the field seasons of 2013–2019, populations of ‘yellow’ wagtails were studied in areas of co-occurrence and nesting: western yellow wagtail *M. flava*, white-eared wagtail *Motacilla flava beema* (Sykes, 1832), and yellow-headed wagtail *M. lutea* in the Volga region (European part of Russia). The model sites are located in the territory of the SPNA ‘Sandy Lake’ in the Cherdaklinsky Raion (left bank) and in the territory of the new promising SPNA ‘Flooded solonchik meadows in the Tereshka River Floodplain’ in the Radishchevsky Raion (right bank) of Ulyanovsk Oblast (Volga Region), as well as in anthropogenically transformed areas (Artemyeva & Kalinina 2019; Artemyeva *et al.* 2019, 2020a–b; Ferlini & Artemyeva 2020). Range boundaries and the spatial position of the identified areas of sympatric speciation in the three species of ‘yellow’ wagtails — *M. flava*, *M. lutea*, and *Motacilla citreola* Pallas, 1776 — were mapped.

For molecular genetic analysis, eggs from clutches and rudimentary feathers of chicks of these species were examined.

**Material and geography of samples: left bank (eastern bank of the Volga River).** 20.05.2013, nearby to Cherdakly, Sandy Lake, 3 eggs of *M. lutea*; 25.05.2013, nearby to Cherdakly, Sandy Lake, 3 eggs of *M. lutea*; 23.05.2015, nearby to Cherdakly, Sandy Lake, 3 eggs of *M. lutea*; 7.06.2015, 4 eggs of *M. flava*; 7.06.2015, 4 eggs of *M. flava* × *M. lutea* hybrids; 21.05.2016, nearby to Cherdakly, Sandy Lake, 3 eggs from nest No. 1 of *M. flava*; 21.05.2016, nearby to Cherdakly, Sandy Lake, 3 eggs from nest No. 2 of *M. lutea*; 21.05.2016, nearby to Cherdakly, Sandy Lake, 3 eggs from nest No. 3 of light-headed hybrids of *M. flava* × *M. lutea*; 21.05.2016, nearby to Cherdakly, Sandy Lake, 2 eggs from nest No. 4 of *M. lutea*; 21.05.2016, nearby to Cherdakly, Sandy Lake, 4 eggs from nest No. 5 of the light-headed hybrid of *M. f. beema* × *M. lutea*; 5.06.2016, nearby to Cherdakly, Sandy Lake, 4 chicks (samples of feather rudiments) from nest No. 6 of *M. flava*; 19.06.2016 nearby to Cherdakly, Sandy Lake, 2 eggs from nest No. 7 (nest with feathers in the tray) of light-headed hybrids *M. f. beema* × *M. lutea*; 19.06.2016, nearby to Cherdakly, Sandy Lake, 3 eggs from nest No. 8 (nest with wool in a tray) of *M. lutea*; 11.05.2017, nearby to Cherdakly, Sandy Lake, 2 eggs of *M. lutea*; 27.05.2018, nearby to Cherdakly, Sandy Lake, 2 eggs of *M. flava*.

**Material and geography of samples: right bank (western bank of the Volga River).** 11.06.2018, nearby to Radishchevo, meadows in the floodplain of the river Tereshka, nest No. 1, embryonic feathers from 3 chicks of the western yellow wagtail *M. flava* (3 specimens); 11.06.2018, nearby to Radishchevo, meadows in the floodplain of the river Tereshka, nest No. 2, 2 eggs of *M. flava*; 11.06.2018, nearby to Radishchevo, meadows in the floodplain of the river Tereshka, nest No. 3, embryonic feathers from 2 chicks of *M. flava* (2 specimens); 11.06.2018, nearby to Radishchevo, meadows in the floodplain of the river Tereshka, nest No. 4, embryonic feathers from 2 chicks of *M. flava* (2 specimens); 11.06.2018, nearby to Radishchevo, meadows in the floodplain of the river Tereshka, nest No. 5, embryonic feathers from 2 chicks of *M. flava* (2 specimens); 9.06.2019, nearby to Radishchevo, meadows in the floodplain of the river Tereshka, 1st nest, rudimentary feather from chick of *M. flava*; 10.06.2019, nearby to Radishchevo, meadows in the floodplain of the river Tereshka, 2nd nest, rudimentary feather from chick of *M. flava*; 10.06.2019, nearby to Radishchevo, meadows in the floodplain of the river Tereshka, 3rd nest, rudimentary feather from chick of *M. flava*. A total of 55 samples (23 samples of *M. flava*; 19 samples of *M. lutea*; 13 samples of *M. f. beema* × *M. lutea* hybrids) were examined for molecular genetic analysis.

To compare the parameters of nests and clutches of *M. flava*, we used oological materials of this species (Catalogue of the Oological Collection of the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine: Peklo 2018). For bioecological studies, material on finds of nests of model species was used. A total of 18 nests were examined (9 nests of *M. flava*; 4 nests of *M. lutea*; 5 nests of *M. f. beema* × *M. lutea* hybrids). The dataset ‘Records and Characteristics of Nests of the Yellow Wagtail *Motacilla flava* in the Middle Volga Region’ is deposited on ResearchGate: <https://www.researchgate.net/publication/356473899>

**Isolation of DNA from biological samples (eggs, feathers, etc.).** The material was homogenized using Speed-Mill (Analytik Jena) in a lysis solution (containing sodium dodecyl sulfate, 1%) using metal balls for 10 minutes; after which protease K (100 µl, mM / ml) was added and incubation was carried out at 56°C for 6 hours. Then the homogenized product was centrifuged and DNA was isolated from the obtained supernatant using the GeneJET Genomic DNA Purification Kit (Thermo Scientific).

**Polymerase chain reaction.** The mitochondrial cytochrome oxidase I (COI) gene was chosen as a genetic marker. Amplification was carried out using the primers BirdF1: TTCTCCAACCACAAAGACATTGGCAC and BirdR1: ACGTGGGAGATAATTCCAAATCCTG (Kerr *et al.*, 2009). When performing PCR, the following composition of the reaction mixture (per 20  $\mu$ L) was used: buffer (1X), primers (0.5  $\mu$ M each), dNTPs (250  $\mu$ M), taq polymerase (5 units), DNA template (1  $\mu$ L), and deionized water (up to the final volume). Amplification was performed using a SpeedCycler 2 thermal cycler (Analytik Jena). Polymerase chain reaction (PCR) parameters were as follows: 5 minutes at 94°C, 30 seconds at 94°C, 30 seconds at 52°C and 40 seconds at 72°C (35 cycles total). The final elongation lasted 5 minutes at 72°C. Next, electrophoresis was carried out in 1% agarose gel in order to determine the quality of the PCR performed, after which a preparative gel was prepared, from which the fragment of interest was isolated and purified (using the GeneJET Gel Extraction Kit (Thermo Scientific)).

**Fragment sequencing and bioinformatics processing.** The resulting PCR products (about 600 bp in length) were purified and a sequencing reaction was performed with fluorescently labeled dideoxynucleotides triphosphate (ddNTPs), followed by purification of the set of terminated fragments. As a result of sequencing the obtained fragment of the cytochrome oxidase I gene, nucleotide sequences were obtained, which were subjected to bioinformatics processing. The fragment was analyzed and corrected using the Sequence Scanner 2 software (Life Technologies Corporation) [<http://www.lifetechnologies.com>]. The alignment and construction of phylogenetic trees was carried out using the MEGA 4 software package (Tamura *et al.* 2007). In the MEGA 4 program, trees were constructed using the Maximum parsimony method to test the stability of phylogenetic constructs, a bootstrap test was used. For comparison, the sequences of *M. alba* (KY754516.1), *M. grandis* (JF499146.1) and *M. tschutschensis* (DQ433818.1) were selected from GenBank (Kerr *et al.* 2007, 2009; Johnsen *et al.* 2010; Artemieva *et al.* 2016a–b).

## Results

As a result of studying the spatial and reproductive relationships of species of ‘yellow’ wagtails *M. flava* and *M. lutea*, the analysis of the characters of their light-headed hybrid form *M. f. beema*  $\times$  *M. lutea* and identified areas marked by it in the contact zone of populations of model species under sympatric conditions was carried out.

### *Light-headed hybrids — hybrid zone markers*

This section discusses the features of the light-headed hybrid form of *M. f. beema*  $\times$  *M. lutea*, described in this work as ‘light-headed hybrids,’ which is characterized by the manifestation of various groups of characters (morphological, geographical, ecological (nidological), and behavioural).

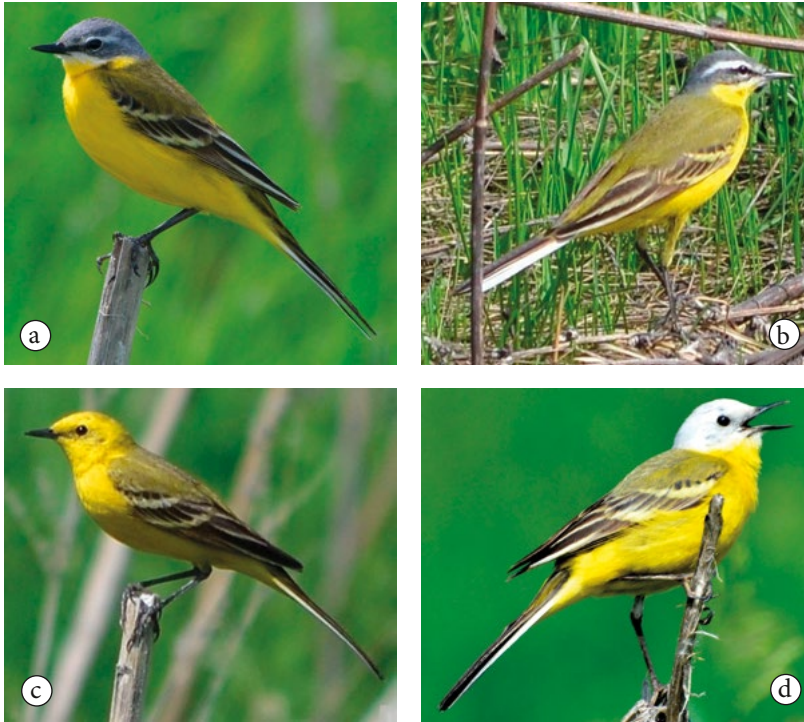
### *Morphological and geographical characteristics of hybrids*

In the study area, in the areas of overlapping ranges of *M. flava* and *M. lutea*, sightings of their hybrids were recorded, which have a characteristic morphological feature — a strongly bleached, whitish colouration of the plumage of the head that morphologically resembles that of a real white-headed wagtail. Geographically, these hybrids are associated with the Volga region. The characteristic distinctive features of the colouration of the plumage of the head of male *M. flava*, *M. lutea* and their light-headed hybrid are shown in Fig. 1. Regions where areas of sympatric speciation are noted are shown on a map of the ranges of ‘yellow’ wagtails that co-occur (Fig. 2) (Artemieva & Muravyov 2012).

### *Nidological (ecological) characteristics of hybrids*

Samples of nests and clutches of model species *M. flava*, *M. lutea* and their light-headed hybrid form *M. f. beema*  $\times$  *M. lutea* are presented in the Appendix to this article (see below).

To compare the parameters of nests and clutches of *M. f. flava*, oological material on this species from the western regions of its range was used, which illustrates the similarity of nesting biotopes and differences in the size of nests and eggs (Catalogue of the Oological Collection of the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine — collections of O. Kistiakivsky, V. Zubarovsky, V. Terebkov, Yu. Faidel, V. Shevchenko, and L. Kremnev) (Peklo 2018). In general, the nests and eggs of *M. flava* collected in the western areas of the range are larger than those from the Middle Volga region, which is due to the belonging of populations to different subspecies: in Ukraine, the subspecies *M. f. flava* is distributed (Panchenko 2007), while in the Middle Volga region populations are represented by the subspecies *M. f. beema* and hybrids *M. f. flava*  $\times$  *M. lutea* and *M. f. beema*  $\times$  *M. lutea*.

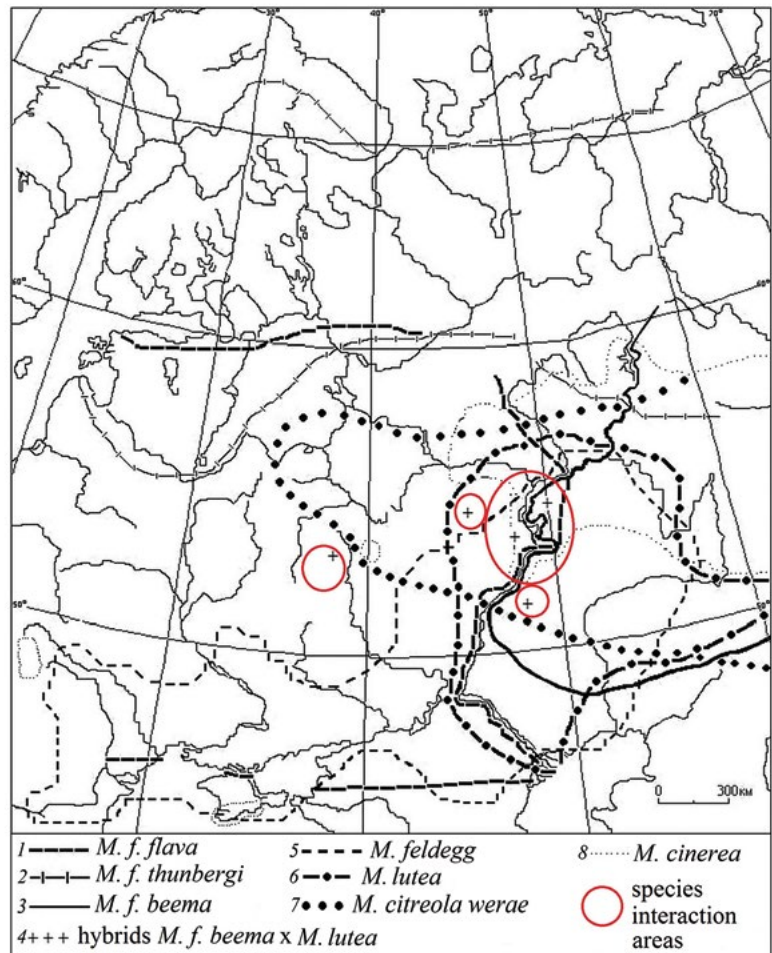


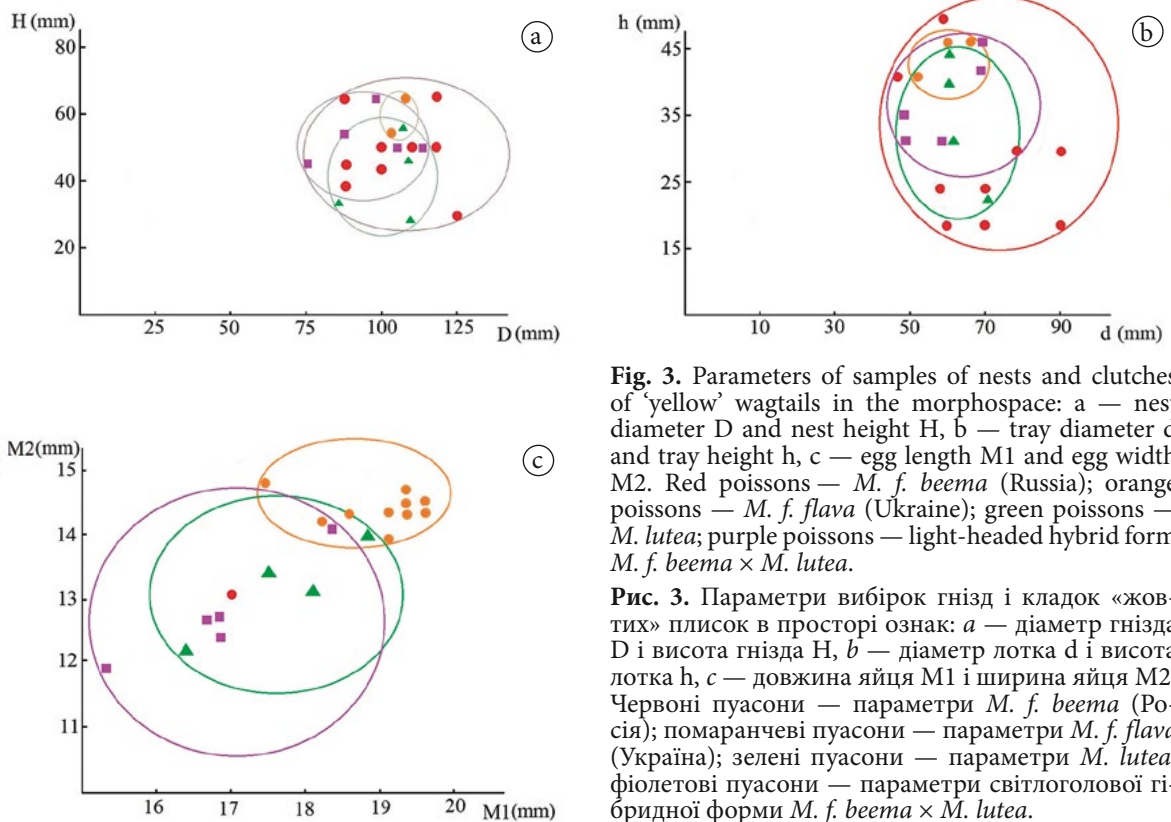
**Fig. 1.** Males of 'yellow' wagtails: *a* — western yellow wagtail *M. flava flava* (author's photo), *b* — yellow white-eared wagtail *M. flava beema* (author's photo), *c* — yellow-headed wagtail *M. lutea* (author's photo), *d* — light-headed hybrid form *M. f. beema* × *M. lutea* (photo by T. Kezhevatoва).

**Рис. 1.** Самці «жовтих» плисок: *a* — жовтої *M. f. flava* (фото автора), *b* — жовтої білоухої *M. f. beema* (фото автора), *c* — жовто-лобої *M. lutea* (фото автора), *d* — світлоголової гібридної форми *M. f. beema* × *M. lutea* (фото Т. Кежеватової).

**Fig. 2.** Geographic ranges and areas of spatial and reproductive interaction of species of 'yellow' wagtails in the territory of the Volga region and adjacent regions of Eastern Europe (orig.): 1 — *M. f. flava*, 2 — *M. f. thunbergi*, 3 — *M. f. beema*, 4 — light-headed hybrid form *M. f. beema* × *M. lutea*; 5 — *M. feldegg*; 6 — *M. lutea*; 7 — *M. citreola werae*; 8 — *M. cinerea*. The red circle indicates the areas of interaction of the species.

**Рис. 2.** Ареали і області просторового та репродуктивного взаємодії у видів «жовтих» плисок на території Поволжжя та в суміжних регіонах Східної Європи (ориг.): 1 — *M. f. flava*, 2 — *M. f. thunbergi*, 3 — *M. f. beema*, 4 — світлоголовий гібридної форми *M. f. beema* × *M. lutea*; 5 — *M. feldegg*; 6 — *M. lutea*; 7 — *M. citreola werae*; 8 — *M. cinerea*. Червоним колом позначені області взаємодії видів.





**Fig. 3.** Parameters of samples of nests and clutches of 'yellow' wagtails in the morphospace: a — nest diameter D and nest height H, b — tray diameter d and tray height h, c — egg length M1 and egg width M2. Red poissons — *M. f. beema* (Russia); orange poissons — *M. f. flava* (Ukraine); green poissons — *M. lutea*; purple poissons — light-headed hybrid form *M. f. beema* × *M. lutea*.

**Рис. 3.** Параметри вибірок гнізд і кладок «жовтих» плисок в просторі ознак: a — діаметр гнізда D і висота гнізда H, b — діаметр лотка d і висота лотка h, c — довжина яйця M1 і ширина яйця M2. Червоні пуасони — параметри *M. f. beema* (Росія); помаранчеві пуасони — параметри *M. f. flava* (Україна); зелені пуасони — параметри *M. lutea*; фіолетові пуасони — параметри світлолової гібридної форми *M. f. beema* × *M. lutea*.

Comparison of generalized values of parameters of the samples of nests and eggs shows the originality of their species: the largest nests and eggs in the western yellow wagtail *M. flava*, the smallest in the hybrid light-headed form *M. f. beema* × *M. lutea*, and average-sized nests and eggs in *M. lutea*. At the same time, the range of variation of the length and width of eggs in *M. flava* and light-headed hybrids practically coincides, while in *M. lutea* the range of variation of egg length is more stable in comparison with the width. The extreme values of the parameters of samples of nests and eggs of the model species *M. flava*, *M. lutea* and the light-headed hybrid *M. f. beema* × *M. lutea* are well distinguishable in the morphospace (Fig. 3).

The revealed atypical cases of lining of the nest tray are associated with the presence of down and feathers in the litter, without the addition of horsehair by birds during the construction of the nest. The atypical lining of the nest tray is due to the presence of mixed nesting pairs: female yellow-headed wagtails *M. lutea* build nests characteristic of their species. In the case of an extreme breeding season, a second clutch occurs (instead of the lost one), the clutches are strongly stretched in time. Examples of nests of all model species are shown in Fig. 4.

### Oological (morphological) characteristics of hybrids

The oological characteristics of hybrids include the colouration and patterns of the eggshell. Parameters of eggs in clutches of *M. flava*, *M. lutea*, and their light-headed hybrids are given in the Appendix (see below).

The eggs of the western yellow wagtail *M. flava* are characterized by the following features: the background of the egg surface is greyish-beige, the pattern is dense, uniform, brownish-brown. The hairline is developed to half the perimeter of the egg.

The eggs of the yellow-headed wagtail *M. lutea* are characterized by a greyish-olive or light beige with a shade of khaki color of the background of the eggshell. The pattern of the surface of the eggshell is dense, pinpoint, brownish brown. The hairline is well defined at the infundibular end.



**Fig. 4.** Nests of 'yellow' wagtails: *a* — yellow white-eared wagtail *M. f. beema*, *b* — yellow-headed wagtail *M. lutea*, *c* — light-headed hybrid *M. f. beema* × *M. lutea* (with a predominance of *M. lutea* characters), *d* — light-headed hybrid form *M. f. beema* × *M. lutea* (with a predominance of *M. f. beema* characters). Photo by the author.

**Рис. 4.** Гнізда «жовтих» плисок: *a* — жовтої біловухої *M. f. beema*, *b* — жовтолобої *M. lutea*, *c* — світлоголової гібридної форми *M. f. beema* × *M. lutea* (з переважанням ознак *M. lutea*), *d* — світлоголової гібридної форми *M. f. beema* × *M. lutea* (з переважанням ознак *M. f. beema*). Фото автора.

Light-headed hybrids *M. f. beema* × *M. lutea*, in contrast to the original species *M. flava* and *M. lutea*, have different features of the background coloration and pattern of the eggshell surface. The background of the surface of the eggs is grey-milky-beige, light-grey-milky or whitish, the pattern is sparse, greyish-olive. The eggs are smaller and generally darker than those of *M. f. flava* and *M. f. beema*, but larger and paler than in *M. lutea* (in general, in appearance, it is closer to *M. lutea* than to *M. f. flava* and *M. f. beema*). Sometimes a wide dark-brown thickening, a spot or a ring at the infundibular end of small dark striated elements of the shell pattern is expressed.



**Fig. 5.** Coloration and patterns of eggshells of model species of 'yellow' wagtails: *a* — western yellow wagtail *M. flava*, *b* — yellow-headed wagtail *M. lutea*, *c* — light-headed hybrid form *M. f. beema* × *M. lutea* (predominance of characters from the female *M. f. beema*), *d* — light-headed hybrid form *M. f. beema* × *M. lutea* (predominance of characters from the female *M. lutea*). Photo by the author.

**Рис. 5.** Забарвлення і малюнок шкаралупи яєць модельних видів «жовтих» плисок: *a* — жовтої *M. flava*, *b* — жовтолобої *M. lutea*, *c* — світлоголової гібридної форми *M. f. beema* × *M. lutea* (переважання ознак від самки *M. f. beema*), *d* — світлоголової гібридної форми *M. f. beema* × *M. lutea* (переважання ознак від самки *M. lutea*). Фото автора.



There is no hairline or it is displaced, in the form of a loop. The pattern is brown or dark brown, dense, with a rather large spot. Sometimes a very dense pattern is developed, thickening at the infundibular end into a common dark spot.

Examples of clutches of all model species are presented in Fig. 5.

### **Behavioural characteristics of hybrids**

In *M. flava* and *M. lutea*, two peaks of daily nesting activity are well pronounced — in the morning (from 4:00 to 11:00) and in the afternoon (from 16:00 to 19:00), from 12:00 to 16:00. Birds can fly off to feed and rest to the nearest body of water. In hybrids of yellow white-eared and yellow-headed wagtails *M. f. beema* × *M. lutea*, on the other hand, there is a pronounced twilight nesting activity (from 20:00 to 24:00). Territorial males actively sing on the nesting site at dusk, after sunset. The color of the head plumage in males is very light, whitish ('grey-haired') and is clearly visible from a distance at dusk. Light, whitish, 'grey-haired' plumage of the head has a signal value. In addition, the sound signals of light-headed hybrids also have important signaling significance. A. B. Kistyakovskiy (1967) and E. N. Panov (1973, 1989, 1993) attached great importance to the study of visual and verbal characters in the process of sympatric speciation of sibling species in birds.

The spectrum of behavioural repertoire of species of the group of 'yellow' wagtails in the space of their ranges under conditions of wide sympatry reflects the mechanisms of reproductive isolation of forms of species and subspecies ranks and is the result of microevolution of the group. Currently, studies have shown that in order to resolve controversial issues in the taxonomy of closely related bird species, complex approaches and methods of study are required, including ecological and ethological ones (Panov 1973). The study of model species *M. flava*, *M. lutea*, and their light-headed hybrids in natural communities should be carried out in ecological and behavioural aspects (phenology of arrival and nesting, mating, peculiarities of choosing a suitable nesting biotope, nesting and size of the nesting site, incubation, acoustic signaling, etc.). Many authors propose to solve the problems of intraspecific and species systematics of polytypic complexes of birds using sonograms of recordings of their voices (Panov 1973).

Observations and study of behaviour (ethology) in birds (postures of mating, courtship, aggression, etc.) are one of the important directions in resolving controversial issues within one or several taxa (Panov 1993). Territorial behaviour: in the zones of spatial contact of the compared species, there are quite pronounced species-specific requirements for the nesting place (Panov 1993). Mating behaviour: observation and study of behaviour in birds (postures of mating, courtship, aggression, etc.) is one of the important directions in resolving controversial issues within the framework of one or several taxa (Panov 1989). Sound signaling has an important place in communication of birds at the intraspecific level, which allows them to maintain contact with each other, guard the nesting area, warn neighbouring nesting pairs of danger, etc. Sound signaling in birds has a species-specific character, which, in turn, at the interspecific level is one of the conditions of reproductive isolation (Panov 1993). An important role in relations at the inter- and intraspecific levels is played by mating acoustic signals, which have a clear specific, situational significance and difference, being the basis of sound communication in joint group nesting settlements (Panov 1989).

## **Discussion**

### **Ecological and genetic characteristics of light-headed hybrids**

Previously, it was shown that the very existence and distribution of *M. lutea* directly depends on the phenomenon of interspecific and intraspecific hybridization of these forms (Sotnikov 2006; Pavlova *et al.* 2003; Artemieva *et al.* 2016a–b), and also some authors prove that all intraspecific forms of *M. flava* are either subspecies or races (Alström & Ödeen 2002; Alström & Mild 2003; Alström *et al.* 2018; HARRISA *et al.* 2018).

Selected sequences from GenBank for *M. alba* (KY754516.1), *M. grandis* (JF499146.1), and *M. tschutschensis* (DQ433818.1), which constitute the outgroup for comparison of the obtained results (Figs. 6–7), confirm the taxonomic independence of the studied forms of ‘yellow’ wagtails.

Light-headed hybrids *M. f. beema* × *M. lutea* are first generation hybrids that act as markers of hybrid zones of interaction between *M. flava* and *M. lutea* under sympatric conditions. The unusual appearance of the hybrid — the appearance of a clearly pronounced whitish colour of the head — is a phenotypic trait that is not traced in any of the parent taxa and it is explained by the complementary action of the genes of pigments of the head plumage, that is, the grey phenotype in *M. flava* and the yellow phenotype in *M. lutea*, which is probably due to the interaction of the corresponding alleles of the head plumage colouration gene.

### **Phenotypic and genotypic structure of *M. flava***

The colour of the plumage of the upper part of the head of male western yellow wagtails *M. flava* varies geographically in a wide range from white to black. However, in most of the range, their head is coloured bluish-grey or lead-grey. *M. f. flava* predominates in the southern part, while *M. f. thunbergi* in the northern part of the range. Moreover, throughout the entire area of its distribution, *M. f. thunbergi* occurs sympatrically with *M. f. flava* and crossbreeds freely with it. In the entire area of the north-eastern part of the range, specimens with intermediate characters are found, demonstrating all variants of transitions between these forms. In some places, individuals with intermediate traits even numerically dominate over the original, pure phenotypes (Sotnikov 2006). The available information on the ecological specificity of the *thunbergi* form indicates a more frequent nesting of these birds in peat bogs and raised sphagnum bogs, while *flava* individuals usually settle in floodplain meadows. A large number of cases of joint nesting of *thunbergi* individuals in mixed settlements with *flava* in floodplain habitats and in fields are known (Sotnikov 2006). Despite this, biotopic preferences, food supply, sound signaling, and behavioural features of *flava* and *thunbergi* are generally quite different, which makes it possible to consider these forms at species level, which is confirmed by a comparative analysis of mitochondrial DNA (Sotnikov 2006).

The forms *M. f. flava*, *M. f. thunbergi*, *M. f. beema*, and *M. f. leucocephala* are likely the result of intraspecific genotypic cleavage of *M. flava*. In this case, two schemes of such splitting are possible: by the type of incomplete dominance and by the type of complementarity. The considered diagnostically important inherited trait is the colour of the plumage of the ear region. Inheritance pattern with incomplete dominance: *M. f. flava* — grey ear (heterozygous genotype Aa), in *M. f. thunbergi* — black ear (homozygous dominant AA genotype), in *M. f. beema* — white ear (homozygous recessive genotype aa). When crossing in populations of phenotypes with black and white ears, heterozygous phenotypes with grey ears are constantly renewed in the first generation of hybrid individuals. In subsequent generations of hybrids, there is a constant split according to the genotype and phenotype — 1 AA (homozygous dominant black-eared *thunbergi*) : 2 Aa (heterozygous grey-eared *flava*) : 1 aa (homozygous recessive white-eared *beema*). Inheritance pattern with complementarity: *M. f. flava* — grey ear (genotypes A\_bb), in *M. f. thunbergi* — black ear (genotypes A\_B\_), *M. f. beema* — white ear (genotypes aaB\_), in *M. f. leucocephala* — completely white head (genotype aabb); alleles of this gene can be designated as follows: A — presence of pigment, aa — absence of pigment, B — black colour, bb — grey-blue (grey) colour. The ratio of genotypes and phenotypes in populations by area is 9 A\_B\_ (*M. f. thunbergi*) : 3 A\_bb (*M. f. flava*) : 3 aaB\_ (*M. f. beema*) : 1 aabb (*M. f. leucocephala*).

In isolated populations in certain part of the *M. flava* range, over time, a pattern of dominance of certain genotypes and the corresponding phenotypes of individuals may develop: in the northern parts of the range, the *thunbergi* form prevails, in the eastern areas of the range the *beema* form prevails, while in the mountains and steppes of Central Asia populations of the *leucocephala* form were formed facilitated by geographical and ecological isolation, which prevented the active drift of genes from neighbouring areas of the range and contributed to the accumulation of recessive alleles. The

Central Asian white-headed subspecies *M. f. leucocephala* probably has a completely recessive genotype (aabb), which is characterized by a complete loss of pigmentation in the plumage of the head. Due to the striking features of morphology, biology, and ecology, this form deserves to be assigned a species status. Certain ratios of genotypes and phenotypes throughout the geographic range can mark the areas of hybridization of these phenotypes.

Phenotypically, the forms *plexa* and *tschutschensis*, which are widespread in Eastern Siberia and in the north of the Far East, are similar in dark head colouration to the *thunbergi* form, however, genotypically these forms are completely different and have their own evolutionary fate, being, probably, independent species belonging to the eastern complex of 'yellow' wagtails (Pavlova *et al.* 2003).

The southern European form *M. f. dombrowski* Tschusi differs from *M. f. flava* with a darker colouration of the top of the head and a blackish colouration of the ear coverts, and probably also has a genotype of the A\_B\_ complex, like *thunbergi*; therefore, it is incorrect to consider this form as an independent taxon (Bakhtadze & Kazakov 1985).

Hybrids are known not only between subspecies of *M. flava*, but also between specific forms. Two closely related species — *M. flava* (subspecies *M. f. macronyx*) and *M. taivana* Swinh., 1863 — form hybrids in the Lower Amur region in their common habitats, their ranges overlap in a large area from the city of Amursk to Udyl Lake (Babenko 1981; Stepanyan 2003). The area of distribution of *M. taivana* extends from the basin of the river Vilyuy and valley of the river Vitim to the east to the northern and western coasts of the Okhotsk Sea, to the north to the 64th parallel. To the south, it was recorded nesting in Primorye up to the 45th parallel. The area of distribution of *M. f. macronyx* extends from the Eastern Sayan to the east to the coast of the Okhotsk Sea and the Japan Sea, to the north up to about the 60th parallel, to the south to the state border of the Russian Federation (Stepanyan 2003).

Groups of identified hybrids *M. f. macronyx* and *M. taivana* have the following quantitative ratios: 5 (grey top of the head, several green feathers, no eyebrow — *M. flava*) : 2 (green top of the head, several grey feathers, yellow eyebrow — *M. taivana*) : 1 (green-grey top of the head, pale yellow eyebrow — *M. taivana* and *M. f. macronyx*).

Hybrid individuals with a large bias towards *M. f. macronyx* were found upstream of the Amur River (nearby to Komsomolsk-on-Amur). On the contrary, birds caught downstream (Udyl Lake) have an appearance characteristic of *M. taivana*. Crossbreeding of *M. taivana* and *M. f. macronyx* was recorded on one of the islands of the Amur River near the confluence with the river Gorin. Under sympatric conditions (joint nesting settlements), *M. taivana* and *M. flava* keep apart, preferring different nesting biotopes (Babenko 1981).

### **Phenotypic and genotypic structure of *M. lutea***

The taxonomic position of *M. lutea* is rather controversial. Many authors expressed an opinion about the advisability of including the form *M. lutea* in the species *M. flava* on the grounds that it regularly nests in mixed colonies with grey-headed yellow wagtails, and their females practically do not differ from each other (Zarudny 1891; Vaurie 1959). However, subsequent studies have shown that this form is more correct to be considered as an independent taxon, since in three isolated parts of the range of the yellow-headed wagtail populations — the British Isles; Middle and Lower Volga, Ural River and the coast of the Okhotsk Sea, the lower reaches of the river Lena, Indigirka and Sakhalin Island (Gladkov 1954) — in which a large or significant part of the males have a yellow, dirty green or olive green colour of the forehead and crown. These populations are listed as a separate species *M. lutea* Gm. (= *Budytes luteus*) (Gladkov 1954; Portenko 1960), consisting of three subspecies, corresponding to the isolated areas of the range listed above: *flavissima*, *lutea*, and *taivana* (Beregovoy 1970; Stepanyan 2003; Pavlova *et al.* 2003).

The colour of the head of male yellow wagtails from two homogeneous populations was investigated: in the region of Ivdel (Ural), the subspecies *M. f. thunbergi* with a lead-grey head and in the

Baymak region (Bashkiria) the subspecies *M. f. flava* with a bluish-grey head; as well as from three polymorphic populations: the Ural river 80 km below the city of Orenburg; river Akhtuba, Lower Volga, and the middle course of the river Ilovlya near the station Zenzevatka of the Volgograd region. The three latter populations are represented by individuals with head colouration as in *M. f. flava*, *M. lutea*, and a small number of individuals with a very light ash-grey head (*M. f. leucocephala*). To assess the colour of plumage, a universal FM photometer was used, which gives a numerical indicator of blue, red, and brightness (whiteness) (Beregovoy 1970).

It can be visually observed that the whiteness index of the subspecies from the Southern Urals is higher than that of the northern subspecies *M. f. thunbergi*. With the help of a photometer, it was possible to establish that in the grey colour of the head of these subspecies, despite its different brightness, the quantitative ratio of blue and red shades is the same, which indicates that the subspecies *M. f. flava* and *M. f. thunbergi* belong to one species taxon *M. flava*. Polymorphic populations (Orenburg, Akhtuba and Ilovlya rivers) are represented by the following phenotypes: individuals with bluish-grey and light ash-grey head colouration (*M. flava*), individuals with dirty green and light pure yellow heads (*M. lutea*). All yellow-headed wagtails differ from grey-headed wagtails in their high whiteness. But in comparison with 'pure' populations (Ivdel and Baymak), they are less homogeneous: CV = 28.7–52.4%. In addition, they differ in a significantly lower index of blue tint and a greater index of red, and the reduced blue tint varies greatly: CV = 17.0–42.3%. Grey-headed wagtails (*M. f. flava*) of polymorphic populations do not differ (differences are statistically insignificant) from individuals from pure populations in brightness and in the ratio of blue and red shades. However, they contain a small number of individuals with a noticeably lighter grey head and even very light ash-grey-headed individuals (*M. f. leucocephala*). This was reflected in the whiteness variation coefficients: CV = 26.0–31.2% (Beregovoy 1970).

Thus, grey-headed wagtails (*M. f. flava*) of polymorphic populations are as heterogeneous as yellow-headed wagtails (*M. lutea*). This can only be explained by the mutual crossing of these forms (phenotypes) in a polymorphic population. If the genotype of bluish-grey-headed wagtails is represented as CCll (C is the gene that ensures the normal development of bluish-grey colour, ll determines the absence of yellow pigment in the plumage of the forehead and crown), and the genotype of the yellow-headed wagtail is ccLL (cc is a grey-colour attenuator, L determines the normal development of yellow), then from their crossing as a result of a combination of bluish-grey colour with yellow, an individual with a dark green head will be obtained (genotype CcLl). Such individuals are quite common among yellow-headed wagtails in the contact zone with grey-headed wagtails. In the second generation, a series of genotypes should be expected, of which the following are the most interesting: CCLL, CCLl, CcLL, and CcLl — all with more or less dark dirty green head, as well as Ccl and ccll — individuals with a lighter grey (whiteness index is greater than 15) and an almost white ash-grey head (whiteness index over 20). The last two phenotypes are found regularly only in mixed populations of *M. flava* and *M. lutea* (Beregovoy 1970).

Nikolai Zarudny (1891) found hybrid forms of males and females of the species *M. flava* and *M. lutea* (= *Budytes*) in Orenburg Oblast (valleys of the Ural and Chagan rivers), which were hybrids between *M. flava* (= *Budytes flava* L.) and *M. lutea* (= *Budytes campestris* Pall.). In the first generation, such hybrid individuals split into *M. l. flavissima* (= *Budytes flavifrons* Sewert.) and *M. taivana* (= *Budytes rayi* Bp.). These forms can transmit their distinctive features (yellow or green colouration of the top of the head) to hybrids of subsequent generations (Zarudny 1891).

Both of these forms live in separate nesting settlements, despite the presence of hybrids. Both forms prefer extensive meadows, treeless spaces, with abundant shallow water bodies, lush, but not too dense herbaceous vegetation. There is competition between these forms for nesting habitats. *M. lutea* (= *Budytes campestris*) rises much further north in the basin of the river Volga than is commonly believed. Sometimes the hybrids are similar to *M. taivana* (= *Budytes taivanus*). Zarudny (1891) found hybrids between *M. f. beema* (= *Budytes flava beema*) and *M. lutea* (= *Budytes campestris flavifrons*) in

the valley of the Ural River, which have intermediate characters (ash-bluish or whitish with a yellow top of the head). Hybrids were also found between *M. flava* (= *Budytes flava*) and *M. lutea* (= *Budytes campestris flavifrons*) in meadows in the valley near Station Chernorechye of Orenburg Oblast, which have similar intermediate features (ash-blue colouration of the back of the top of the head, with a green admixture, the rest of the head is yellow with a green admixture, a wide light eyebrow is developed). Thus, hybrids between *M. flava* (= *Budytes flava*) and *M. lutea* (= *Budytes campestris*) in repeated crosses may lose some intermediate characters, but in general their phenotype, and hence the genotype, remains stable (Zarudny 1891). The above data indicate that populations of the grey-headed form *M. f. flava* and yellow-headed forms of *M. lutea* in their common habitats are constantly replenished due to pheno- and genotypic cleavage, taking part in the general drift of genes in the range of the polytypic complex and should be considered as independent sympatric taxa included in the polytypic complex of *M. flava*.

Due to the exceptional similarity of morphological characters with closely related species of 'yellow' wagtails, *M. lutea* is rather difficult to isolate against the background of closely related forms. However, the accumulation of information on the biotopic separation of the nesting sites of *M. lutea* and related species of 'yellow' wagtails, stable differences in the structure of communicative signals, the size and pigmentation of eggs, sympatric distribution with other representatives of *Motacilla flava* sensu lato complex, as well as the results of analysis of mitochondrial DNA make it possible to consider this form as an independent taxon of species rank (Pavlova *et al.* 2003; Sotnikov 2006).

External characters associated with the colour of the plumage of the head of *M. lutea* males are characterized by a wide range of variation. Phenotypes with a yellow colouration of only the frontal part of the head or with a completely yellow head can be considered as separate links within the normal reaction of this trait in *M. lutea*. The presence of a certain percentage of light-headed, white-headed, and green-headed phenotypes in populations of the yellow-headed wagtail is explained, as a rule, by interspecific hybridization with *M. flava* under conditions of sympatric distribution of these species (Pavlova *et al.* 2003; Sotnikov 2006).

However, a comparison of the percentage throughout the range of normal individuals with a yellow forehead and yellow-green head colouration (60%), yellow-headed (30%), green-headed (15%), light-headed and white-headed (5%), which is maintained throughout the entire range due to balanced polymorphism, indicates the presence of a genetic mechanism of intraspecific splitting by genotypes and phenotypes based on inheritance by the type of complementarity, or double recessive epistasis (the ratio of phenotypes in this case is 9 A\_B\_ (yellow forehead, yellow-green colour of the head) : 3 A\_cv (yellow head colouration) : 3 aaB\_ (green head colouration) : 1 aavb (white or strongly lightened head colouration)).

All possible intermediate genotypes and phenotypes also fit well within the proposed model (working hypothesis). The proposed model seems to be quite adequate for the sympatric species of this group. In natural populations of *M. lutea*, over the entire area of the geographic range, the splitting of heterozygous phenotypes with a yellow-green head colouration constantly occurs, which maintains a constant ratio of frequencies of the other three main homozygous phenotypes, as well as all possible intermediate heterozygotes. At the same time, the reverse process of formation of heterozygotes from all possible mixed crosses of homozygotes contained in populations occurs.

This model of inheritance of head plumage traits in *M. lutea* is also supported by the facts of nesting of this species in joint settlements in the territory of the range with closely related sympatric species — *M. flava* and *M. citreola*, with the obligatory maintenance of the species originality (species-specific traits) of each of the three species forms on the basis of their ecological isolation due to different daily activity, different food supply, different biotopic confinement, biochemical indicators of eggshell colour and pattern, different sound communication signals, peculiarities of the structure of nests, etc.

The genetic mechanisms of sympatric speciation and the formation of spatial groups of populations of 'yellow' wagtails include gene interaction, or double recessive epistasis, possible changes in the number of chromosomes in the karyotype (polyploidy), and possible intraspecific and interspecific hybridization (Pavlova *et al.* 2003; Sotnikov 2006).

The existence of hybridization of the yellow-headed wagtail with other species of this complex, namely *M. flava* and *M. feldegg*, is a widespread and proven phenomenon (Zarudny 1891; Beregovoy 1970), and it is the most important limiting factor in the distribution and abundance of the model species. The accumulation of information on the biotopic dissociation of nesting sites of yellow-headed wagtails and related species of 'yellow' wagtails, stable differences in the structure of communicative signals, the size and pigmentation of eggs, sympatric distribution with other representatives of *M. flava* sensu lato complex, as well as the results of analysis of mitochondrial DNA make it possible to consider this form as an independent species (Pavlova *et al.* 2003; Sotnikov 2006).

Species of 'yellow' wagtails with similar ecology and a common developmental history have a similar structure of genotypic and phenotypic variation in the colour of the plumage of the head, but the range of variation of these characters for stenobiontic species (for example, *M. lutea*) is less than that for eurybiontic species (for example, *M. flava*).

Thus, factors of ecological and geographical isolation play a leading role in the formation of the characteristic phenotypic appearance of *M. lutea* populations throughout the range. Currently, there is an active process of isolation of two species forms *M. flava* and *M. lutea* under conditions of wide sympatry within the framework of a single polytypic complex.

### **Intraspecific hybridization**

Intraspecific hybridization of subspecies of each of the considered species of the group of 'yellow' wagtails leads to constantly occurring genotypic and phenotypic splitting, which support intraspecific polymorphism of populations, replenishing the composition of phenotypes and genotypes, keeping their ratio at a certain level. This process has its own characteristics within the boundaries of the ranges of each species, maintaining the homeostasis of population groups of these sympatric species and the genetic integrity of each of them.

### **Interspecies hybridization**

Interspecific hybridization is typical only for three of the considered species of the group of 'yellow' wagtails: *M. flava*, *M. lutea*, and *M. feldegg*. Moreover, only *M. flava* forms hybrids with the listed species. Hybrids between *M. lutea* and *M. feldegg* have never been recorded by researchers, which indicates the species independence of both *M. lutea* and *M. feldegg*, which have more limited and isolated ranges. *M. flava*, in comparison with them, has a much wider range that covers almost the entire Palaearctic and forms a series of vicarious species from Western Europe to Primorye. It is likely that the modern polytypic complex of *M. flava* (in the narrow sense, a series of species and subspecies of only *M. flava*), probably formed as a polyploid group (we mean by a polyploid group species prone to interbreed with a multiple increase in the number of chromosomes) in the historical time based on the original hybrids between *M. lutea* and *M. feldegg*, which are no longer possible at present, since their genetic systems are finally formed, closed and closed for re-hybridization. The proposed model of sympatric speciation in the group of 'yellow' wagtails is in good agreement with the results of the analysis of mitochondrial DNA of these species and allows to explain the structure and content of clusters of the obtained dendrogram of the genetic similarity of species (Pavlova *et al.* 2003).

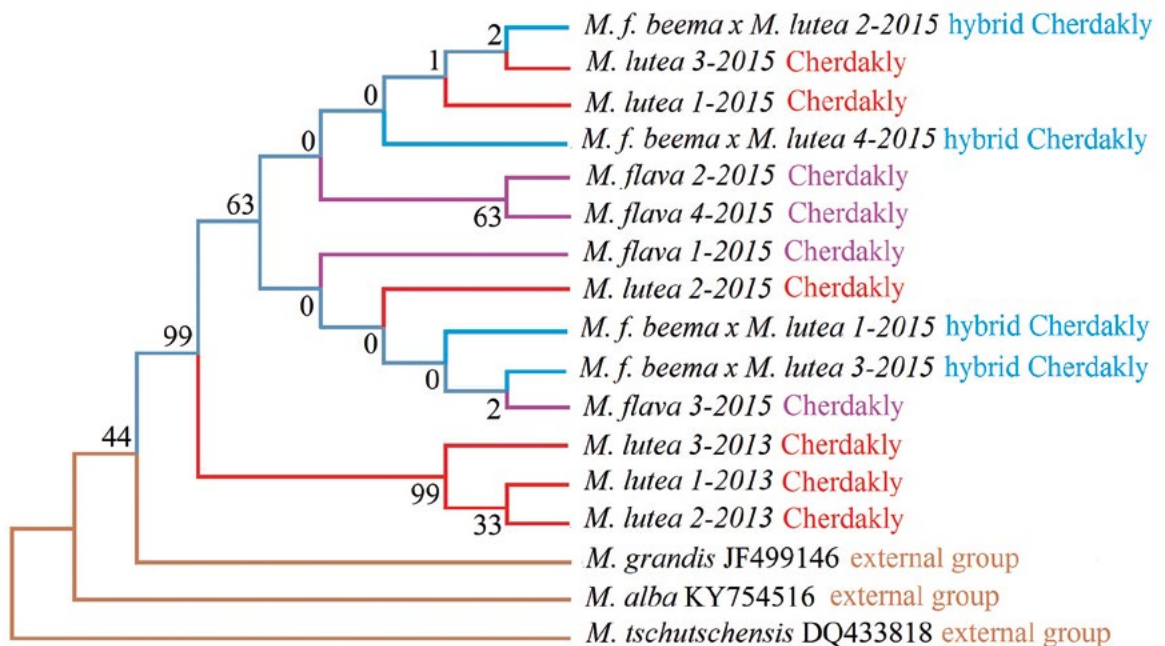
The presence of *M. flava* subspecies in the same clusters with *M. lutea* or *M. feldegg* may indicate their hybrid origin based on the original genomes of *M. lutea* or *M. feldegg* species. There are three well-separated clusters of hybrid forms of *M. flava*: *M. f. macronyx*, *M. f. plexa*, *M. f. tschutschensis*, *M. f. simillima* (based on the original genomes of *M. taivana* and *M. flava*); *M. f. beema*, *M. f. flava*, *M. thunbergi* (based on the original genomes of *M. lutea* and *M. flava*); and *M. f. zaisanensis*, *M. f. leucocephala*, *M. feldegg feldegg*, *M. feldegg melanogrisea* (based on the original genomes of

*M. feldegg* and *M. flava*). At the same time, the species *M. citreola* and *M. cinerea* do not form hybrids either with each other or with any of the above species of the group. In terms of the degree of genetic similarity, the most distant taxon from the rest is *M. cinerea*, while *M. citreola* is much closer in its genesis to the rest of the species of the group. Both of these taxa form separate clusters in the general microevolutionary pattern of the group under consideration, which indicates their early separation from the common branch of the ancestors of 'yellow' wagtails.

In this work, it is proved that during 7–9 years of observations of the populations of 'yellow' wagtails, it was possible to establish that the compared taxa *M. flava* and *M. lutea* differ little genetically, while individuals from the left bank (eastern) (Cherdakly) occupy a separate position in the dendrogram and show spatial differences from the right bank (western) (Radishchevo) population groups (Fig. 7). The dendrogram (Fig. 6) shows the formation of two clusters of samples: a hybrid group consisting of individuals of the left-bank (eastern) *M. flava*, left-bank (eastern) *M. lutea*, and left-bank (eastern) light-headed hybrids *M. f. beema* × *M. lutea*, as well as the clean line of the left-bank (eastern) *M. lutea*. Within the hybrid group, the light-headed hybrids *M. f. beema* × *M. lutea*, which are related to both *M. lutea* and *M. flava*, are clearly separated. Some of the *M. lutea* individuals are mestizo and therefore entered the cluster of the hybrid group, while the *M. lutea* individuals, which make up the cluster of the pure line, represent a more stable group. *M. flava* is also a mestizo and is found in a hybrid group cluster (Fig. 6).

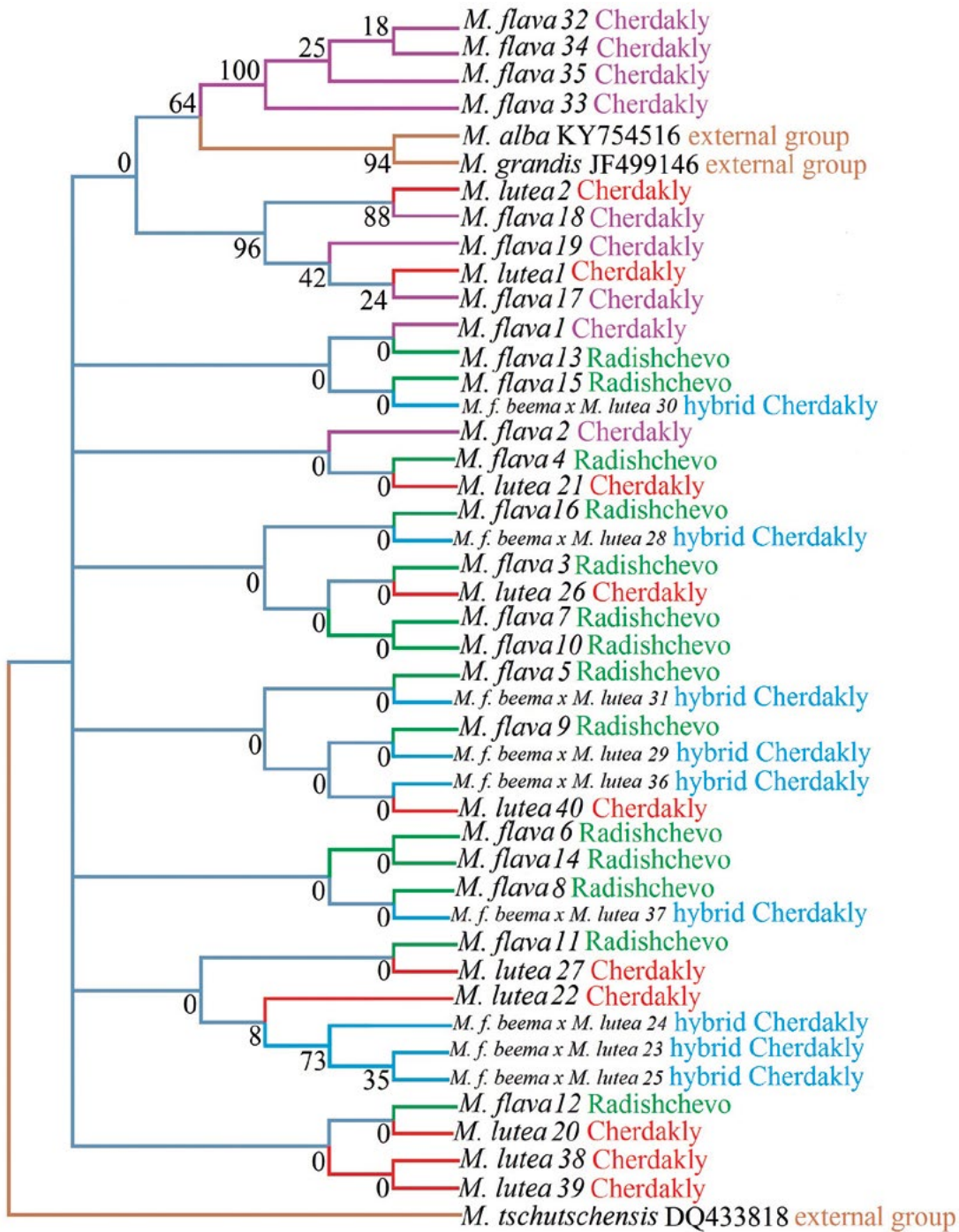
Individuals from the left-bank (eastern) sample of populations (Cherdakly) and the right-bank (western) sample of populations (Radishchevo) of the taxon *M. flava* are well distinguished on the dendrogram of phylogenetic relationships (Fig. 7), showing spatial differences between the two groups of samples.

Hybrid light-headed *M. f. beema* × *M. lutea* from the left-bank (eastern) sample (Cherdakly) are closer to *M. flava* from the right-bank (western) groups of population (Radishchevo) and to *M. lutea* than to *M. flava* from the left-bank (eastern) group of populations (Cherdakly).



**Fig. 6.** Dendrogram of the genetic similarity of individuals from samples of 'yellow' wagtails (2013–2015) for cytochrome c-oxidase I. The numbers indicate genetic distances between individuals in samples (the greater is the distance, the greater are genetic differences between the objects).

**Рис. 6.** Дендрограма генетичної схожості особин з вибірок «жовтих» пликос (2013–2015 рр.) за цитохромом с-оксидази I. Цифри позначають генетичні дистанції між особинами у вибірках (чим більше величина дистанції, тим вище генетичні відмінності між об'єктами).



**Fig. 7.** Dendrogram of the genetic similarity of individuals from samples of ‘yellow’ wagtails (2013–2019) for cytochrome c-oxidase I. The numbers indicate genetic distances between individuals in the samples (the greater is the distance, the greater are genetic differences between the objects).

**Рис. 7.** Дендрограмма генетичної схожості особин з вибірок «жовтих» пликос (2013–2019 рр.) за цитохромом с-оксидази I. Цифри позначають генетичні дистанції між особинами у вибірках (чим більша величина дистанції, тим вищі генетичні відмінності між об’єктами).

In relation to the yellow-headed wagtail *M. lutea*, hybrid light-headed individuals *M. f. beema* × *M. lutea* show much greater genetic similarity with it (with a predominance of *M. lutea* characters) than with *M. flava*. At the same time, light-headed individuals *M. f. beema* × *M. lutea* more



often fall into common branches with *M. flava* individuals from the western group of populations (Radishchevo) than from the eastern one (Cherdakly). Light-headed hybrids are genetically closer to the yellow-headed wagtail *M. lutea* than to the western yellow wagtail *M. flava*.

At present, in the contact zone between closely related forms of 'yellow' wagtails, a system of their spatial and reproductive interaction with each other has been formed under conditions of wide sympatry. This interaction is manifested in the existence and maintenance in the population samples of three components of their genetic system: the genotypes *M. flava*, *M. lutea*, and the light-headed hybrid form *M. f. beema* × *M. lutea*. Particular attention should be paid to the isolation of light-headed hybrids into a separate cluster and separate branches of the combined clusters associated with the right-bank (western) group of *M. flava* populations (Fig. 7).

Thus, three points of view on the taxonomic structure of the polytypic complex of 'yellow' wagtails (see above) exist, which were previously built mainly on the basis of morphological characters (primarily morphometric parameters and colouration of the plumage of males during breeding season, etc.), now significantly supplemented by molecular genetic and bioecological studies (Pavlova *et al.* 2003; Sotnikov 2006; Artemieva *et al.* 2016a–b).

One of the concepts is that all 'yellow' wagtails, except for the yellow-headed and the mountain wagtail, are subspecies of *M. flava*, as a polytypic species has the right to exist (Alström & Mild 2003; Alström *et al.* 2015; Harrisa *et al.* 2018, others).

The second concept is that there are five polytypic species: *M. flava* (*flava*, *thunbergi*, *beema*, *leucocephala*, *zaissanensis*, *plexa*, *macronyx*, *alascensis*, *simillima*, *tschutschensis*, *cinereocapilla*, *iberiae*, *pygmaea*), *M. feldegg* (*feldegg*, *melanogrisea*), *M. lutea* (*lutea*, *flavissima*, *taivana*), *M. citreola* (*citreola*, *werae*, *quassatrix*, *calcarata*, *weigoldi*), and *M. cinerea* (*cinerea*, *melanope*, *robusta*, *schmidzi*, *flaviventris*, *clara*) (Artobolevsky 1924; Dement'ev 1937; Beregovoy 1970). *M. flava* and *M. lutea* are considered independent species (Zarudny 1891; Dement'ev 1941; Zavyalov *et al.* 2009). This concept has the right to exist and is proved in many works (Artemieva & Muravyov 2012; Ferlini & Artemyeva 2020; Ferlini *et al.* 2021; and others).

The third concept is that there are five polytypic species and three monotypic species of 'yellow' wagtails: *M. flava* (twelve subspecies); *M. feldegg* (two subspecies); *M. lutea* (two subspecies); *M. citreola* (four subspecies) and *M. werae*; *M. taivana*; *M. macronyx* (monotypic species); *M. cinerea* (six subspecies). This concept also emphasizes the reality of the species taxa *M. flava* and *M. lutea*.

The work by Harris *et al.* 'Discordance between genomic divergence and phenotypic variation in a rapidly evolving avian genus (*Motacilla*)' (2018), upon detailed consideration and comparison of the results, does not contradict the author's data, since in this case the problem is considered from different points of view. On the one hand, from the standpoint of molecular biology with specificity of their research methods, and on the other hand — from the standpoint of a population bioecologist who has its own research methods. One may well complement the other. Each of the existing concepts of taxonomic relations of species within the polytypic complex '*M. flava*' is not final and irrevocable, in the light of modern data, it is more adequate to accept a compromise option, in which there are no rigid boundaries between taxa, both species and subspecies rank, which is a direct consequence of the existing real process of hybridization and based on its speciation in 'online mode' under sympatric conditions. This process, observed in the populations of the complex '*M. flava*,' is characteristic of young and rapidly differentiating groups. We observe this already existing process of differentiation. At present, the taxa *M. flava* and *M. lutea* demonstrate almost complete genetic identity, but at the same time they have systems of their own individual morphological characters that distinguish them well from each other (shown above).

The new data obtained significantly supplement the understanding of the intraspecific interaction of three forms: *M. flava*, *M. lutea*, and the light-headed hybrid form *M. f. beema* × *M. lutea*. The hybrid form *M. f. beema* × *M. lutea* only emphasizes the uniqueness of both *M. flava* and *M. lutea*. Moreover, light-headed hybrids are a kind of a 'bridge' between them, while having their own specific

stable traits at different levels: morphological, behavioural, and molecular-genetic as confirmation of the genetic interaction existing in natural populations between the two species, which is an interspecific mechanism for maintaining their structure.

### ***Dynamics of the composition of breeding pairs in the samples of 'yellow' wagtails***

The area of spatial and reproductive interaction of species is marked by the presence of light-headed hybrids of two initial species — the western yellow wagtail *M. flava* and the yellow-headed wagtail *M. lutea*. In this work, it is shown that over the course of nine years of observation of the ratio of nesting pairs in population samples in the contact zone of the two species, there is a gradual decrease in the number of nesting pairs of yellow-headed wagtails and an increase in the number of nesting pairs of western yellow wagtails. At the same time, the number of mixed breeding pairs of yellow white-eared and yellow-headed wagtails increases. Descendants (males) from mixed nesting pairs have a strongly bleached, whitish ('grey-haired') head colour. The number of breeding pairs of hybrid wagtails also increases annually (Table 1).

**Table 1. Dynamics of the composition of breeding pairs in samples of 'yellow' wagtails in the Middle Volga region**

**Таблиця 1. Динаміка складу гніздових пар у вибірках «жовтих» пликос з регіону Середнього Поволжя**

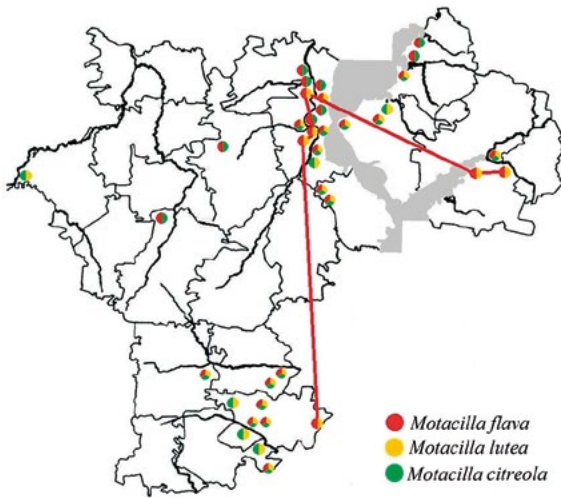
Date (years)	Number of nesting pairs of <i>M. flava</i>	Number of nesting pairs of <i>M. lutea</i>	Number of mixed nesting pairs of <i>M. f. beema</i> × <i>M. lutea</i>	Number of nesting pairs of light-headed hybrids
2012	35%	65%	5%	1%
2015	75%	25%	30%	20%
2018	95%	5%	65%	54%
2019	99%	1%	85%	70%
2020	99.9%	0.1%	99%	95%

The area of overlapping ranges of the western yellow wagtail *M. flava* and the yellow-headed wagtail *M. lutea* was revealed in the studied territory of the Volga region, which corresponds to the eastern outpost of the zone of interaction of the species *M. flava* and *M. lutea* in the area of their co-occurrence (Fig. 8). The hybridization zone is supported by populations of the yellow-headed wagtail *M. lutea*, which receive a constant influx of individuals from adjacent territories (Samara and Orenburg oblasts, Russia and Kazakhstan).

The mapping of geographic ranges showed that three species of 'yellow' wagtails form an extensive zone of sympatry in the Volga region: the western yellow wagtail *M. flava*, the yellow-headed wagtail *M. lutea*, and the citrine wagtail *M. citreola* (Fig. 9). The border shows the area of spatial and reproductive interaction of these species in the study area — the area of sympatry between subspecies and specific forms of *M. f. flava*, *M. f. beema*, and *M. lutea*. The marker of the border of the zone of spatial and reproductive sympatric relationships of species is the appearance and accumulation of hybrids from mixed nesting pairs — yellow, yellow white-eared, and yellow-headed wagtails in samples of light-headed ('grey-headed') individuals.

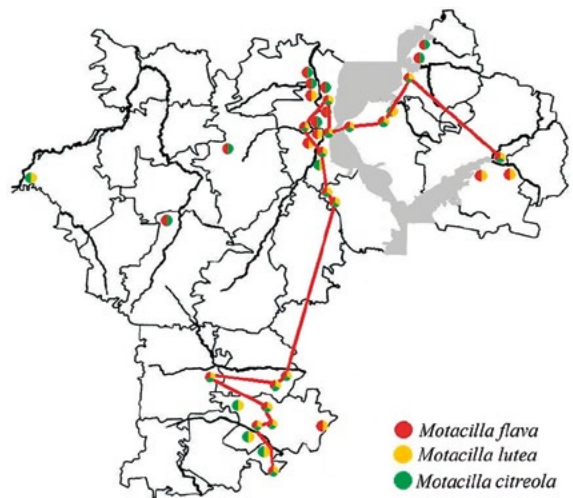
### ***Light-headed hybrids — markers of interactions between species***

The revealed pattern of spatial and reproductive relationships between *M. flava* and *M. lutea* indicates the existence of western (right-bank) and eastern (left-bank) groups of populations of these species. In areas of sympatry (overlapping ranges) populations are found, samples from which show a fairly high percentage of mixed nesting pairs (Fig. 10). It can be seen that the maximum number of mixed nesting pairs (*flava-lutea*, *bema-lutea*) was found in samples from the left bank (up to 70–74%). The minimum number of such pairs was noted in populations from the right bank (up to 5–8%). A wedge (the frequency gradient of mixed pairs in space) is quite clearly traced in the west–east direction. The reproductive relationships of the forms in the zone of spatial contact are characterized as zones of intergradation with unlimited hybridization between the contacting forms *flava-lutea* and *bema-lutea*, which leads to the appearance of light-headed hybrids *M. f. beema* × *M. lutea* and which are peculiar markers of these relations (Fig. 11).



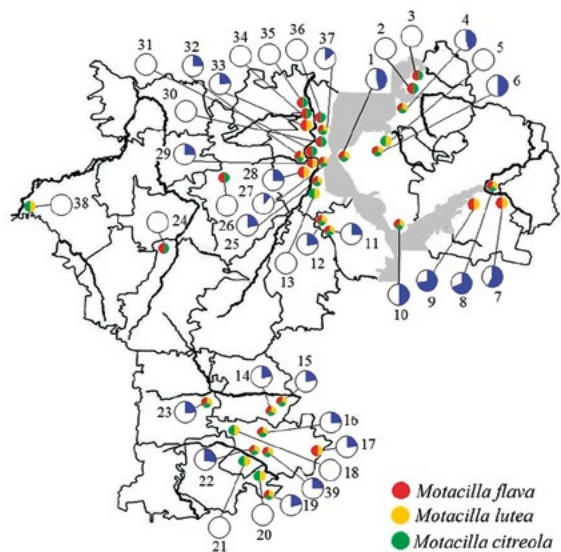
**Fig. 8.** Genetic structure of populations of species of 'yellow' wagtails and the border of the area of sympatry of *M. flava* and *M. lutea* in the Middle Volga region.

**Рис. 8.** Генетична структура популяцій видів «жовтих» плисок і межа області симпатрії у *M. flava*, *M. lutea* на території Середнього Поволжя.



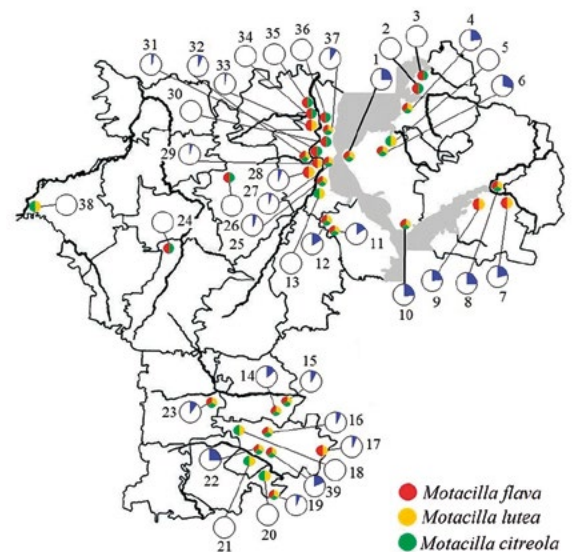
**Fig. 9.** Genetic structure of populations and the boundary of the area of sympatry of *M. f. beema* × *M. lutea* in the Middle Volga region.

**Рис. 9.** Генетична структура популяцій і межа області симпатрії у гібридів *M. f. beema* × *M. lutea* на території Середнього Поволжя.



**Fig. 10.** Share of mixed nesting pairs (*flava-lutea*, *bema-lutea*) in the area of sympatry of 'yellow' wagtails in the Middle Volga region (shaded).

**Рис. 10.** Частка змішаних гніздових пар (*flava-lutea*, *beema-lutea*) в області симпатрії у «жовтих» плисок в Середньому Поволжі (заштрихована).



**Fig. 11.** Share of hybrids of *M. f. beema* × *M. lutea* in the area of sympatry of 'yellow' wagtails in the Middle Volga region under conditions of co-occurrence of species (shaded).

**Рис. 11.** Частка гібридів *M. f. beema* × *M. lutea* в області симпатрії у «жовтих» плисок в Середньому Поволжі в умовах співіснування видів (заштрихована).

### **Spatial and reproductive relationships in the contact zone**

The high variability of various characters, as well as the wide range of variants of reproductive relationships of individual forms (including the phenomena of intergradation, the presence of zones of interspecific hybridization under conditions of wide sympatry) make it possible to consider the group of species of 'yellow' wagtails as an evolutionarily young group. As a result of the study of phenotypic structure of samples from the western (right-bank) and eastern (left-bank) populations, ideas about

the spatial and reproductive relationships between *M. flava* and *M. lutea* in the area of their sympatry (Volga region) were obtained — the share of hybrids *M. f. beema* × *M. lutea* in the area of sympatry (Fig. 11).

It can be seen that the maximum share of hybrids in the samples was found among ‘yellow’ wagtails of the left bank (up to 17–25%), which are represented by mixed pairs of western yellow and yellow-headed wagtails. The minimum share of hybrids was noted in samples of ‘yellow’ wagtails from the right bank (up to 10%). The wedge (the frequency gradient of the hybrids in space) is well traced in the west–east direction. Samples of ‘yellow’ wagtails from the right bank differ in the share of hybrid individuals from those of the left bank. The appearance of light-headed (‘grey-headed’) individuals is associated with the spatial and reproductive relationships of the species *M. flava* and *M. lutea* inhabiting the studied region. Samples of ‘yellow’ wagtails from the right bank have a minimum content of light-headed individuals — up to 0.2–0.8%, while in samples of ‘yellow’ wagtails from the left bank their share reaches 2.5–5%. A wedge (frequency gradient) of light-headed individuals is clearly traced in space in the west–east direction.

### ***Clinal pattern of variation of the western yellow wagtail***

Specifics in phenotype frequency distribution in *M. flava* samples in the studied territory of the Volga region were revealed. The clinal pattern of variation of the western (right-bank) and eastern (left-bank) samples of the western yellow wagtail *M. flava* in the area of spatial and reproductive relationships of species is due to the share of genotypes and phenotypes of individuals that correspond to subspecies taxa of *M. flava* (Fig. 12). In populations of the western yellow wagtail, the genotypes and phenotypes of *M. f. flava* varies from 75% to 100% in the northern part of the right bank, while in the southern part of the right bank their frequency reaches 60–70%. The share of the genotypes and phenotypes of *M. f. beema* ranges from 75% to 95%. Three groups of populations of the western yellow wagtail are well distinguished also in terms of the share of rarer genotypes and phenotypes, which correspond to the subspecies *M. f. thunbergi* (up to 10% in left-bank populations) and hybrids *M. f. beema* × *M. lutea* (up to 5% in left-bank populations). In right-bank populations, the share of these subspecies is extremely small and does not exceed 0.2–0.8%.

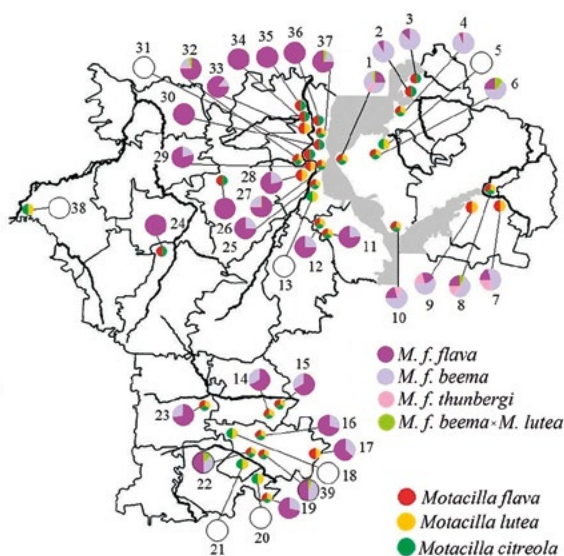
### ***Clinal pattern of variation of the yellow-headed wagtail***

Specifics in phenotype frequency distribution in *M. lutea* samples in the studied territory of the Volga region were revealed. The clinal pattern of variation of the western (right-bank) and eastern (left-bank) samples of the western yellow wagtail *M. flava* in the area of spatial and reproductive relationships of species is due to the share of genotypes and phenotypes of individuals that correspond to hybrids of the yellow-headed wagtail *M. lutea* with subspecies of the western yellow wagtail *M. flava* (Fig. 13).

The composition of samples of the yellow-headed wagtail from the right bank and the left bank differs well in the share of genotypes and phenotypes of individuals, which correspond to purebreds and hybrids of *M. lutea* with different subspecies of the western yellow wagtail *M. flava*. Samples of the yellow-headed wagtail *M. lutea* from the right bank are characterized by maximum frequencies of individuals of purebred *M. lutea* (up to 90–100%). In samples of the yellow-headed wagtail from the left bank, hybrid individuals predominate: *lutea–flava* hybrids up to 50% and *lutea–beema* hybrids up to 45%. In northern right-bank samples of *M. lutea*, the frequencies of hybrid individuals of *lutea–flava* and *lutea–beema* do not exceed 15%; in southern populations of *M. lutea*, the frequencies of hybrid individuals of *lutea–flava* do not exceed 15%, and those of *lutea–beema* are under 10%.

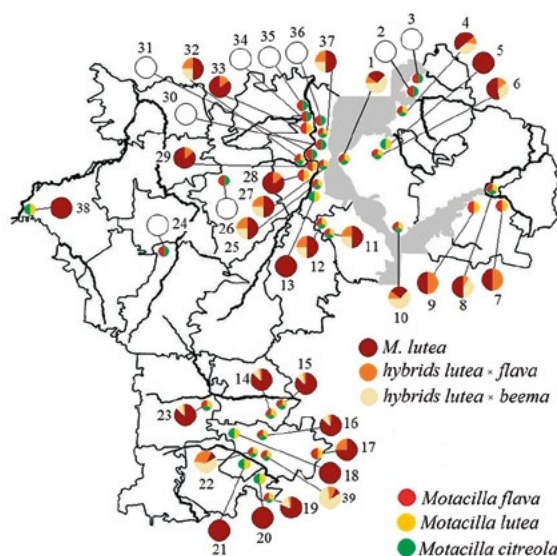
### ***Breeding strategy in the zone of reproductive contact of species***

It was previously shown that the genome of *M. citreola* is associated with both the *M. lutea* genome and the *M. flava* genome (Artemieva *et al.* 2016a–b). In previous publications, it was shown that in populations of ‘yellow’ wagtails in areas of sympatry, there is hybridization between subspecies of the



**Fig. 12.** Subspecific structure of populations of the western yellow wagtail *M. flava* in the area of sympatry of 'yellow' wagtails in the Middle Volga region.

**Рис. 12.** Підвидова структура популяцій жовтої пливки *Motacilla flava* в області симпатрії у «жовтих» пливках в Середньому Поволжі.



**Fig. 13.** Hybrid structure of populations of the yellow-headed wagtail *M. lutea* in the area of sympatry of 'yellow' wagtails in the Middle Volga region.

**Рис. 13.** Гібридна структура популяцій жовтолобої пливки *Motacilla lutea* в області симпатрії у «жовтих» пливках в Середньому Поволжі.

western yellow wagtail (*M. f. flava* and *M. f. thunbergi* (Billberg, 1828)) and subspecies of the yellow-headed wagtail (*M. c. citreola* and *M. c. werae* (Buturlin, 1907)) in the territory of the European part of Russia. In order to identify the distinctive features of these hybrids, a system of signs of colouration and plumage pattern and a system of morphometric characters were developed, as well as ranges of their variation and variants of the state of characters were identified (Artemieva *et al.* 2016a–b). Earlier it was shown that populations of 'yellow' wagtails are genetically heterogeneous, which is due to the genetic diversity of individuals; these processes underlie the divergence of natural populations and their groups (Artemieva *et al.* 2016a–b).

In this work, it is shown that the spatial and reproductive relationships between the species *M. flava* and *M. lutea* in the area of their contact and overlapping ranges lead to hybridization, to the emergence of a light-headed hybrid form *M. f. beema* × *M. lutea*, which, as a result of further evolution, can become an independent species with its own systems of traits (morphological, ecological, genetic, geographic, and behavioural). In this work, we have identified areas of spatial and reproductive relationships between species of 'yellow' wagtails in areas of overlap of their geographic ranges in the Volga region (European part of Russia) — the yellow white-eared wagtail *M. f. beema* and the yellow-headed wagtail *M. lutea*, which are characterized by the presence of light-headed hybrid individuals in the populations with characteristic features of the colouration of the plumage of the head, the colour and pattern of the eggshell, as well as the features of the structure of the nests and behavioural characters.

Dark egg morphs (with a thick, dark brown-chocolate pattern) of all yellow wagtail species show the presence of *M. lutea* genes. Genetically, species cannot exist without each other, so they nest together, forming areas of sympatric speciation. Genomes of *M. lutea* females unite populations of species of 'yellow' wagtails in areas of overlapping ranges, in which they live together. Hybrid, heterozygous, intermediate forms gradually create the basis for the formation of subspecies, and then specific forms. Their splitting maintains the genetic system of populations at a certain level, helping to preserve both species — *M. f. beema* and *M. lutea*. The presence of a sign of breast plumage pattern — a 'necklace' in *M. lutea* females — is a common ancient feature of all species of the group of

'yellow' wagtails, manifested in fledglings and juveniles in the first winter plumage, which plays the role of some kind of 'sign' in the organization of individuals in flocks during migrations, then in large flocks during seasonal migrations. In the plumage of breeding individuals, this trait retains its role as an identification 'sign' (an external manifestation of an individual's individual barcode) in communication between sexes and in the formation of breeding pairs.

The topography of the area of co-occurrence of 'yellow' wagtail species includes three levels in relation to the water body, which, as a rule, is the initial reference point for the habitation of bird populations (feeding biotope): external — occupied by nests of *M. citreola* (the most moisture-loving species), internal — occupied by nests of *M. flava* (the most dry-loving species), between them are nests of *M. lutea* (mesophilic species) forming a kind of interlayer — an intermediate, or transitional level. Western yellow wagtails *M. flava* strengthen the rear of the colony, occupying the highest upland areas — at the maximum distance from the water body. Citrine wagtails control the outer border of the colony, occupying the lowest and wettest areas — at the minimum distance from the water body. Yellow-headed wagtails nest in the intermediate zone, occupying mesophilic areas. At the same time, a certain sequence of species in the development of a nesting biotope is observed: initially, *M. citreola* populates, then *M. flava* populates, then *M. lutea* appears, and the populations reach their heyday.

Subsequently, under possible negative impacts of anthropogenic or weather factors, the population of *M. lutea* begins to thin out and be replaced by *M. flava*, the males of which form mixed pairs with females of *M. lutea*. Male yellow white-eared wagtails *M. f. beema* and western yellow wagtails *M. f. flava* arrive almost a week earlier than male yellow-headed wagtails *M. lutea* and therefore capture female yellow-headed wagtails, as well as with a shortage of *M. lutea* males they form mixed pairs thus causing an increase in the degree of hybridization in populations from year to year. As a result of genetic splitting, hybrid light-headed individuals (*M. f. beema* × *M. lutea*) appear and accumulate in populations. Hybrid individuals from mixed pairs gradually accumulating for several years create conditions for maintaining the adaptive strategy and genetic system of the population in areas of spatial and reproductive relationships that are resistant to environmental influences.

Adaptive nesting strategies of 'yellow' wagtail species include: atypical cases of tray lining associated with the presence of mixed pairs — with the presence of down and feathers, without horsehair. The revealed atypical cases of nest tray lining are associated with the presence of mixed nesting pairs: female yellow-headed wagtails *M. lutea* build nests characteristic of their species. The nesting strategy during an unstable extreme breeding season is due to the presence of a second clutch (instead of the lost one); the clutches are strongly stretched in time. The difference in daily activity between *M. flava*, *M. lutea*, and their hybrids is also one of the adaptive strategies in conditions of populations living in the area of spatial and reproductive contact.

## Conclusions

As a result of the study of the interaction between *M. flava* and *M. lutea* species in the contact zone of their geographic ranges, the following was revealed.

The concept of a system of characters of the light-headed hybrid *M. f. beema* × *M. lutea*, which marks the hybridization zone of the model species *M. flava* and *M. lutea*, has been proposed. The population characteristics of this system have been determined and the possibility of their use in population and evolutionary studies of a group of species of 'yellow' wagtails has been shown.

As a result of spatial and reproductive interaction between species in populations, a light-headed hybrid *M. f. beema* × *M. lutea* is formed, which integrates the characters of the two original species and has its own, peculiar traits, which can mark the boundaries between the western (left-bank) and eastern (right-bank) groups of populations and the boundaries of their distribution. Accordingly, differences appear and divergence of these groups of populations occurs, which may reflect the processes of sympatric speciation. Spatial relationships between the model species has been clarified. According to the differences in phenotype frequencies in samples of the model species, hybrid zones were revealed in the study area under conditions of wide sympatry.

The identified processes of spatial and reproductive interaction of species are characterized by ongoing divergence of their populations to the west and east, to the isolation of hybrid populations with the presence of the light-headed form *M. f. beema* × *M. lutea*, which is the result of microevolutionary transformations. The revealed tendencies in the variation of groups of characters throughout the geographic range of the model species have a clinal character and may indicate the directions of microevolution of species. The identified hybrid zones within the boundaries of species ranges have a central position (Spear 1987; Yesou 1991; Rohwer *et al.* 2001; Vili *et al.* 2009). The result of the spatio-temporal divergence of groups of populations (western and eastern) are *M. flava*, *M. lutea*, and their hybrid light-headed form *M. f. beema* × *M. lutea*, which may later become an independent species.

The occupation of new habitats by 'yellow' wagtail species is associated with the advance of key plant communities and food objects of this group of birds to the northwest, which, in turn, is caused by climate aridization in the steppe and forest-steppe (Ferlini & Artemyeva 2020). Temperature thresholds for the nesting period of 'yellow' wagtails are associated with an increase in spring and summer temperatures in steppe and forest-steppe regions, which, in turn, is due to global warming: each increase by 1°C promotes the distribution of plant communities 100–160 km north (Devis 1989; Musselman & Fox 1991; Puhe & Ulrich 2001). Hybrid light-headed *M. f. beema* × *M. lutea* may well be the starting point for further evolution and formation of a new species on a hybridogenic basis, which will actually replace the morphologically similar white-headed wagtail *M. f. leucocephala* (to become its sibling species) and contribute to the expansion of range boundaries of the original species *M. flava* and *M. lutea* and occupation of new territories.

Thus, in populations of *M. flava* and *M. lutea*, there are spatial and reproductive relationships between these species forms, which are marked by the appearance of light-headed hybrids (*M. f. beema* × *M. lutea*) in the studied territory of the Volga region. In the contact zone between *M. flava* and *M. lutea*, unlimited hybridization of these species occurs, which is provoked by differences in the phenology of arrival of *M. f. beema* and *M. f. flava*, arriving earlier than *M. lutea* males and therefore having the ability to mate with *M. lutea* females, as well as when *M. lutea* males are deficient in the contact zone of the two species forming mixed pairs. A hypothesis was proposed and substantiated: hybridization can be a mechanism for increasing reproductive isolation (inactivation of individuals with errors in identifying their own species) and contribute to the further divergence of hybrids from the two original paternal forms.

In this case, there is an isolation of light-headed hybrid forms with a characteristic manifestation of various groups of characters: morphological — colouration of the plumage of the head, colouration and pattern of the eggshell; ecological — features of nest structure; behavioural — features of daily activity (twilight activity of hybrids); genetic — distinguishing light-headed hybrids from the original species (*M. flava* and *M. lutea*). This phenomenon can act as a mechanism to maintain the integrity of 'yellow' wagtail species, both the western yellow wagtail *M. flava* and the yellow-headed wagtail *M. lutea* due to the constantly occurring interspecific hybridization in areas of wide sympatry within a single polytypic complex. These studies should be continued with an emphasis on the development of a species identification system during the formation of nesting pairs, the study of the fine ecology of species and their hybrids, the nesting behaviour of species in the zone of hybridization, and other issues.

### **Acknowledgments**

The author sincerely thanks Andrey Mishchenko, Ulyanovsk State Pedagogical University and Technocentre 'Quantorium' for carrying out molecular genetic analysis of the material, assistance in choosing and justifying methods and obtaining genetic trees; Olexander Peklo for providing the Catalogue of the Oological Collection of the National Museum of Natural History NAS of Ukraine and Tatyana Kezhevatoва for the provided photo of yellow wagtail hybrids. Special thanks to Igor Zagorodniuk, leading researcher of the National Museum of Natural History NAS of Ukraine for important comments on the manuscript. This study was supported by a regional grant from the Russian Foundation for Basic Research, project No. 18-44-730002/19.

## References

- Alström, P., K. Mild. 2003. *Pipits & Wagtails of Europe, Asia and North America (Identification and systematics)*. Helm, London, 1–496.
- Alström, P., K. A. Jönsson, J. Fjeldså, A. Ödeen, P. G. P. Ericson, M. Irestedt. 2015. Dramatic niche shifts and morphological change in two insular bird species. *Roy. Soc. Open Sci.*, **2**: 140364–140364.
- Arlott, K., V. Khrabry. 2009. *Birds of Russia: Reference-Guide*. TID Amphora, St.-Petersburg, 1–446. [In Russian]
- Artemieva, E. A., I. V. Muravyov. 2012. Sympatry of the Yellow Wagtails (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae): Geography, Ecology, Evolution. Parts 1, 2. Flinta — Nauka, Moscow, 1–152, 1–200. [In Russian]
- Artemieva, E. A., A. V. Mishchenko, D. K. Makarov. 2016a. Divergence of populations of yellow wagtail, *Motacilla flava*, and citrine wagtail, *Motacilla citreola* (Motacillidae, Passeriformes), in the Middle Volga of Russia. *Vestnik zoologii*, **50** (2): 135–146.
- Artemieva, E. A., A. V. Mishchenko, D. K. Makarov. 2016b. Genetic divergence of the species of the yellow wagtails group (Motacillidae, Passeriformes) in European territory of Russia. *Vestnik zoologii*, **50** (2): 279–282.
- Artemieva, E. A., D. A. Kalinina. 2019. To geochemistry of nestable biotopes of terrestrial nesting birds, passerine birds (Aves, Passeriformes) in the Ulyanovsk region (Middle Volga region). *Ecology of Urban Areas*, **1**: 93–98. [In Russian]
- Artemyeva, E. A., A. V. Maslennikov, M. S. Zhdanova, L. A. Maslennikova, V. A. Krivosheev. 2019. To the current state of biota in the adjacent territories of the Ulyanovsk wind farm (Ulyanovsk region). *Problems of Regional Ecology*, **1**: 13–21. [In Russian]
- Artemieva, E. A., M. S. Zhdanova, L. V. Malovichko. 2020a. To geochemistry of nesting biotopes and bioecology of the golden bee-eater and yellow wagtail in the Ulyanovsk region (Middle Volga region). *Problems of Regional Ecology*, **1**: 13–21. [In Russian]
- Artemyeva, E. A., V. A. Krivosheev, A. V. Maslennikov, L. A. Maslennikova, M. S. Zhdanova. 2020b. To the current state of biota, soil and geomorphology in potentially suitable territories for the construction of wind farms in the Ulyanovsk region. *Ecology of Urban Areas*, **1**: 93–99. [In Russian]
- Artobolevsky, V. M. 1924. Materials for the knowledge of birds in the southeast of the Penza province. *Bulletin MOIP. New ser. Dep. Biol.*, **32** (1/2): 162–193. [In Russian]
- Babenko, V. G. 1981. On the spatial and reproductive relations of two forms of yellow wagtails. *Scientific report higher school, Biol. Sciences*, **3**: 42–45. [In Russian]
- Baker, A. J., E. S. Tavares, R. F. Elbourne. 2009. Countering criticisms of single mitochondrial DNA gene barcoding in birds. *Molecular Ecology Resources*, **9**: 257–267.
- Bakhtadze, G. B., B. A. Kazakov. 1985. Comparative analysis of nesting sites of grey-headed, black-headed and yellow-headed yellow wagtails in the south of the European part of the USSR. *Vestnik zoologii*, **4**: 55–59. [In Russian]
- Balatsky, N. N. 1992. Cases of closely related hybridization in buntings, finches, wagtails in the forest-steppe of Western Siberia. *Modern Ornithology*. Novosibirsk, Nauka, 273–275. [In Russian]
- Baranov, A. A. 2012. *Birds of the Altai-Sayan Ecoregion: Spatio-Temporal Dynamics of Biodiversity: Monograph*. Krasnoyarsk Pedagogical University. Krasnoyarsk, 1–464. [In Russian]
- Beregovoy, V. E. 1970. Phenoanalysis of the head coloration of the yellow wagtail in the contact zone of the grey-headed and yellow-fronted forms. *Ecology*, **6**: 102–107. [In Russian]
- Bianki, V. L. 1910. Our information about the birds of the Novgorod province. *Zool Yearbook. Museum of the USSR Academy of Sciences*, **15** (1): 75–116. [In Russian]
- Blotzheim, G. 1985. *Handbuch der Vogel Mitteleuropas Band 10 / 2 Passeriformes (1 Teil)*. Aula. Frankfurt am Mein: Verlag Widesbaden, 742–924.
- Bogdanov, M. N. 1871. Birds and animals of the black earth belt of the Volga region and the valley of the middle and lower Volga. *Biogeographic Materials*. St.-Petersburg, **1** (1): 1–226. [In Russian]
- Bub, H. 1981. Kennzeichen und Mauzer europäischer Singvogel. Stelzen, Pieper und Wurger. *Wittenberd*, **2**: 1–169.
- Cramp, S. 1988. *The Birds the Western Palaearctic*. Oxford Univ. Press, Oxford, 1–1063.
- Davis, M. B. 1989. Lags in vegetation response to greenhouse warming. *Climatic Change*, **15**: 75.
- Dement'ev, G. P. 1937. *Passerines. Birds of the USSR* (Complete Guide to Birds of the USSR by S. A. Buturlin and G. P. Dement'ev). Publishing house KOIZ, Moscow, Leningrad, **4**: 1–334. [In Russian]
- Dement'ev, G. P. 1941. *Supplement to Volumes I — IV of the «Complete Guide to the Birds of the USSR»*. Buturlin S.A., Dement'ev G. P. *Complete guide to birds of the USSR*. KOIZ, Moscow, Leningrad, **5**: 12–95. [In Russian]
- Domaniewski, J. 1925. Systematic und geographische Verbreitung der Gattung Budytes Guw. *Ann. Mus. Zool. Polon. Hist. Natur.*, **4** (2): 85–125.
- Fedorovich, F. F. 1915. Animals and birds of the Penza province. *Proceedings of the Penza Society of Naturalists*. Issue 2. Penza, 41–45. [In Russian]
- Ferlini, F. 2015. Evoluzione dell'areale riproduttivo della Cutrettola «italiana» *Motacilla flava cinereocapilla*. *Rivista Italiana di Ornitologia — Research in Ornithology*, **85** (2): 3–18.
- Ferlini, F. 2016. Evolution of the breeding range of the Black-headed Yellow Wagtail (*Motacilla flava feldegg*). *Rivista Italiana di Ornitologia — Research in Ornithology*, **86** (1): 3–38.



- Ferlini F., E. A. Artemyeva. 2020. The Gmelin's wagtail *Motacilla lutea*: breeding range, migratory movements and wintering range. *Rivista Italiana di Ornitologia. Research in Ornithology*, **90** (2): 3–50.
- Ferlini, F., E. A. Artemyeva, G. Sundev. 2021. The White-headed yellow wagtail *Motacilla flava leucocephala* (Przewalski, 1887): migration, movements, and breeding and wintering ranges. *Rivista Italiana Di Ornitologia*, **91** (1): 3–26.
- Frank, E. Rheindt, Scott V. Edwards. 2011. Genetic introgression: an integral but neglected component of speciation in birds. *The Auk*, **128** (4): 620–632.
- Gavrilov, E. N. 1970. *Wagtail family — Motacillidae. Birds of Kazakhstan*, Alma-Ata, Nauka, **3**: 286–363. [In Russian]
- Gladkov, N. A. 1954. *Birds of the Soviet Union. Volume 5*. Soviet Science, Moscow, 594–690. [In Russian]
- Grant, H. B., C. W. Mackworth-Praed. 1952. On the special and races of the yellow wagtail from Western Europe to Western North America. *Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. Zool.*, **1** (9): 255–268.
- Grichik, V. V. 2005. *Geographic variability of birds in Belarus*. BSU, Minsk, 1–169. [In Russian]
- Grote, H. 1937. Über *Motacilla flava mutatio lutea* (Gm.). *Ornithol. Monatsber.*, **45** (5): 162–166.
- Hartert, E. 1910. *Die Vogel der Palaarktischen Fauna. Bd. 1*. Friedlander, Berlin, I–XLIX, 1–832.
- Hartert, E., F. Steinbacher. 1933. *Die Vogel der palaarktischen Fauna. Bd. 2*. Friedlander, Ergänzungsband, Berlin, 97–192.
- Harrisa, R. B., P. Alströmc, A. Ödeenc, A. D. Leachéa. 2018. Discordance between genomic divergence and phenotypic variation in a rapidly evolving avian genus (*Motacilla*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **120**: 183–195.
- Hermansen, J. S., S. A. Saether, T. O. Elgvin, T. Borge, E. Hjelle, G.-P. Saetre. 2011. Hybrid speciation in sparrows I: phenotypic intermediacy, genetic admixture and barriers to gene flow. *Molecular Ecology*, **20** (18): 3812–3822.
- Hewitt, G. M. 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*, **10**: 537–549.
- Ivanov, A. I. 1935. On the forms of the genus *Budytes*. *Reports of AN USSR*, **3** (8) (6): 277–280. [In Russian]
- Ivanov, A. I. 1976. *Catalog of birds of the USSR*, Nauka, Leningrad, 1–276. [In Russian]
- Johansen, H. 1946. De Gule Vipstjerters (*Motacilla flava* L.) Systematik og Udbredelse. *Dansk Ornithol. Foren. Tidsskr*, **40**: 121–142.
- Johnsen, A., E. Rindal, P. G. P. Ericson, D. Zuccon, K. C. R. Kerr, M. Y. Stoeckle, D. Lifjeld. 2010. DNA barcoding of Scandinavian birds reveals divergent lineages in trans-Atlantic species. *Journal of Ornithology*, **151**: 565–578.
- Kerr, K. C. R., M. Y. Stoeckle, C. J. Dove, L. A. Weigt, C. M. Francis, P. D. N. Hebert. 2007. Comprehensive DNA barcode coverage of North American birds. *Molecular Ecology Notes*, **7**: 535–543.
- Kerr, K. C., S. M. Birks, M. V. Kalyakin, Y. A. Red'kin, E. A. Koblik, P. D. Hebert. 2009. Filling the gap — COI Barcode Resolution in Eastern Palearctic birds. *Frontiers in Zoology*, **6** (29): 1–13.
- Kistyakovskiy, A. B. 1967. The problem of species in ornithology. *Meeting on the Volume of the Species and Intraspecific Taxonomy: Abstracts* (4–7 April 1967). Nauka, Leningrad, 1–72. [In Russian]
- Kishchinsky, A. A., E. G. Lobkov. 1979. Spatial relationships between subspecies of some birds in the Bering forest-tundra. *Bull. MOIP, Dep. Biol.*, **84** (5): 11–23. [In Russian]
- Koblik, E. A., Ya. A. Redkin, V. Yu. Arkhipov. 2006. *List of Birds of the Russian Federation*. Fellowship of Scientific Publications KMK, M., 146–148. [In Russian]
- Lamichhaney, S., H. Fan, M. T. Webster, L. Andersson, R. B. Grant, P. R. Grant. 2018. Rapid hybrid speciation in Darwin's finches. *Science*, **359** (6372): 224–228.
- Leisler, B. 1968. Probleme der Maskenstelzen (*Motacilla flava feldegg*) — Ausbreitung nach Mitteleuropa. *Egretta*, **11** (1/2): 6–15.
- Mallet, J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution*, **20** (5): 229–237.
- Mallet, J. 2008. Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series: B (Biological Sciences)*, **363**: 2971–2986.
- Mayr, E. 1968. *Zoological Species and Evolution*. Mir, Moscow, 1–336. [In Russian]
- Meinertzhagen, R. 1954. *Birds of Arabia. Edinburg — London, Oliver and Boyd*, I–XIII, 1–624.
- Musselman, R. C., D. G. Fox. 1991. A Review of the Role of Temperate Forests in the Global CO<sub>2</sub> Balance. *Journal of the Air & Waste Management Association*, **41** (6): 798–807.
- Niethammer, G. 1937. *Handbuch der deutschen Vogelkunde, Leipzig, Bd. 1 (Motacillidae)*, **1**: 164–199.
- Pallas, P. 1811. *Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus... Tom 1*. Petropoli, I–XXII, 1–568.
- Panov, E. N. 1973. Relationship of two closely related bunting species (*Emberiza citrinella* L., *E. leucocephalos* Gm.) in the area of their co-habitation. *Problems of Evolution*, Nauka, Novosibirsk, **3**: 261–291. [In Russian]
- Panov, E. N. 1989. *Hybridization and Ethological Isolation in Birds*, Nauka, Moscow, 1–510. [In Russian]
- Panov, E. N. 1993. Species boundary and hybridization in birds. *Hybridization and the Problem of Species in Vertebrates*. Moscow: Moscow State University, 53–96. [In Russian]
- Panchenko, S. G. 2007. *Birds of the Luhansk Region*. Scientific publication. Luhansk, 1–100. [In Russian]
- Pavlova, A., R. Zink, S. V. Drovetski, Y. Red'kin, S. A. Rohwer. 2003. Phylogeographic patterns in *Motacilla flava* and *Motacilla citreola*: species limits and populations history. *The Auk*, **120** (3): 744–758.

- Peklo, A. M. 2018. *Birds. Oological Collection. Issue 2. Passeriformes*. Druk Art, Chernivtsi, 1–224. (Catalog of the collections of the Zoological Museum of the National Science and Natural History Museum, NAS of Ukraine). [In Russian]
- Portenko, L. A. 1960. *Birds of the USSR, Part 4*. Academy of Sciences of the USSR, Moscow, Leningrad, 1–416. [In Russian]
- Priezzhev, G. P. 1978. *Family of Wagtails Motacillidae. Birds of the Volga-Kama Region. Passerines*. Nauka, Moscow, 145–157. [In Russian]
- Puhe, J., B. Ulrich. 2001. Global Climate Change and Human Impacts on Forest Ecosystems. Postglacial Development, Present Situation, and Future Trends in Central Europe. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 592–603.
- Rohwer, S., E. Bermingham, C. Wood. 2001. Plumage and mitochondrial DNA haplotype variation across a moving hybrid zone. *Evolution*, **55** (2): 405–422.
- Ruzsky, M. D. 1893. Materials for the study of birds of the Kazan province. *Proceedings of the Society of Naturalists under the imperial. Kazan University, Kazan*, **25** (6): 1–398. [In Russian]
- Sammalisto, L. 1968. Hybridization of two extreme races of a widespread bird species, the greyheaded wagtail, *Motacilla flava* L. *Trav. Museum Hist. Nat. «Gregore Antina»*, **9**: 529–547.
- Semenov-Tyan-Shanskiy, A. S. 1910. Taxonomic boundaries of the species and its subdivisions. *Notes of the Academy of Sciences. Ser. 8, Dep. Phys.-Math.*, **25** (1): 1–29. [In Russian]
- Smith, S. 1950. The Yellow wagtail L., *Collins St. Jam. Place* L, I–XIV, 1–171.
- Spear, L. B. 1987. Hybridization of glaucous and herring gulls at the Mackenzie Delta, Canada. *Auk*, **104**: 123–125.
- Sotnikov, V. N. 2006. *Birds of the Kirov region and adjacent territories. Passerine. Volume 2. Part 1. Triada+*, Kirov, 1–448. [In Russian]
- Stepanyan, L. S. 2003. *Abstract of the ornithological fauna of Russia and adjacent territories (within the boundaries of the USSR as a historical region)*. Akademkniga, Moscow, 1–808. [In Russian]
- Stresemann, E. 1926. *Systematik und geographische Verbreitung der Gattung Budytes Guw., Ornithol, Monatsber.*, **34** (2): 59–61.
- Sundev G., C. Leahy. 2019. *Birds of Mongolia Helm Field Guides*. Mike Langman, London, 1–235.
- Sushkin, P. P. 1938. *Birds of the Soviet Altai and Adjacent Parts of Northwestern Mongolia*, Publ. House of the USSR Academy of Sciences, Moscow; Leningrad, **2**: 1–436. [In Russian]
- Suschkina, P. P. 1925. Notes on systematic and distribution of certain palearctic birds. *Proc. Boston Soc. Natur. Hist.*, **38** (1): 1–55.
- Svensson, S. 1963. *Motacilla lutea flavissima* Blyth. hackande i Sverige samt en Oversikt over gularlekomplexet. *Var fagelvarld*, **22** (2–3): 161–181.
- Tamura, K., J. Dudley, M. Nei, S. Kumar. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution*, **24**: 1596–1599.
- Vaurie, C. 1957. Systematic notes on Palearctic birds. Motacillidae: the genus *Motacilla*. *American Museum novitates*, **25** (1832): 1–16.
- Vaurie, C. 1959. The birds of the Palearctic fauna. Passeriformes. Witherby, London, **I–XII**: 1–762.
- Vili, N., J. Chavko, K. Szabó, S. Kovács, E. Hornung, L. Kalmár, M. Horváth. 2009. Genetic structure of the Imperial Eagle (*Aquila heliaca*) population in Slovakia. *Slovak Rapt Journal*, **3**: 21–28.
- Volchanetsky, I. V. 1972. To the study of the geographical variability of the pattern and color of the plumage of birds. *Problems of Evolution*, Nauka, Novosibirsk, **2**: 198–211. [In Russian]
- Williamson, K. 1955. Migrational drift and the yellow wagtail complex. *British Birds*, **48**: 382–403.
- Witherby, H. F. 1938. *The Handbook of British Birds*. Witherby, London, **1**: 212–224.
- Yesou, P. 1991. The sympatric breeding of *Larus fuscus*, *L. cachinnans* and *L. argentatus* in western France. *Ibis*, **113**: 256–263.
- Zagorodniuk, I. 2011. Multi-species hybridization and factor formation on the application of the teriofauna of Europe. *Studia Biologica*, **5** (2): 173–210. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., H. Fesenko. 2014. Sibling taxonomical complexes among birds of fauna of the Eastern Europe. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **15**: 5–19. [In Ukrainian]
- Zarudny, N. A. 1891. On hybrids between *Budytes flava* and *Budytes campestris*. *Proceedings of the St.-Petersburg society of naturalists, Dep. Zool. and Physiology*, **22** (1): 27–38. [In Russian]
- Zav'alo, E. V., V. G. Tabachishin, N. N. Yakushev, E. Yu. Mosolova, G. V. Shlyakhtin, V. A. Koshkin, S. O. Huchraev, K. V. Ugolnikov. 2009. *Birds of the North of the Lower Volga Region: in five books. Book IV. The Avifauna Composition*. Ed. E. V. Zav'alo. Publishing house Sarat. University, Saratov, 1–268. [In Russian]
- Zaykin, D. V., A. I. Pudovkin. 1993. Two programmes to estimate significance of Chisquare values using pseudo-probability test. *Journal Heredity*, **84**: 152.
- Zink, R. M., S. Rohwer, A. V. Andreev, D. L. Dittmann. 1995. Trans-Beringia comparisons of mitochondrial DNA differentiation in Birds. *Condor*, **97**: 639–649.

# Transitive taxonomic systems (TTS) and speciation during range dynamics

Igor Zagorodniuk

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

## article info

### key words

speciation models, spatial dynamics, taxonomic differentiation, biotic evolution

### correspondence to

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

### article history

Submitted: 08.07.2021. Revised: 19.11.2021. Accepted: 20.11.2021

### cite as

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

## abstract

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

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

# Транзитивні таксономічні системи (ТТС) та видоутворення в процесі динаміки ареалів

Ігор Загороднюк

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

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

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

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

## Вступ

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

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

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

## Термінологічні зауваги

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

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

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

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

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

### 1. Видоутворення з географічною компонентою (довідка)

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

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

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

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

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

## 2. Транзитивні таксономічні системи

### 2.1. ТТС та філогеографія

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

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

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

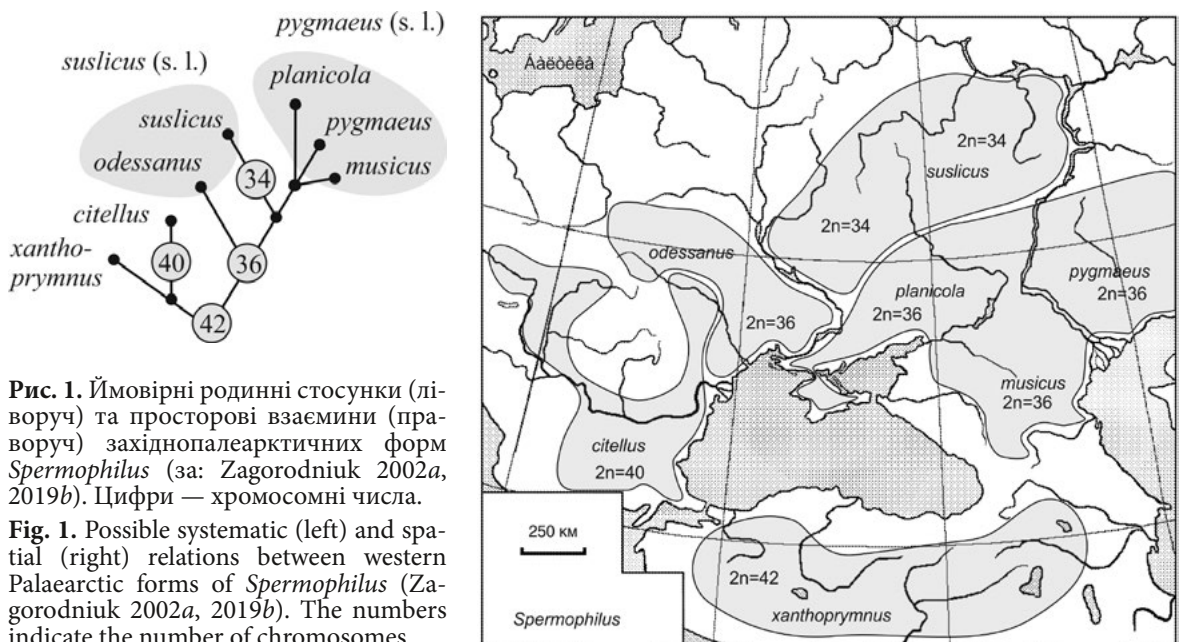
Попри вихідну філогенетичну установку, цей термін і це поняття добре «лягають» на географію. І такі географічні раси відомі у частини видів. Понад те, існують ситуації, коли ми спостерігаємо не плезіон з «нормальним» видом, а цілі комплекси географічних рас видового, аловидового, напіввидового, підвидового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

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

## 2.2. Приклади і поширеність ТТС

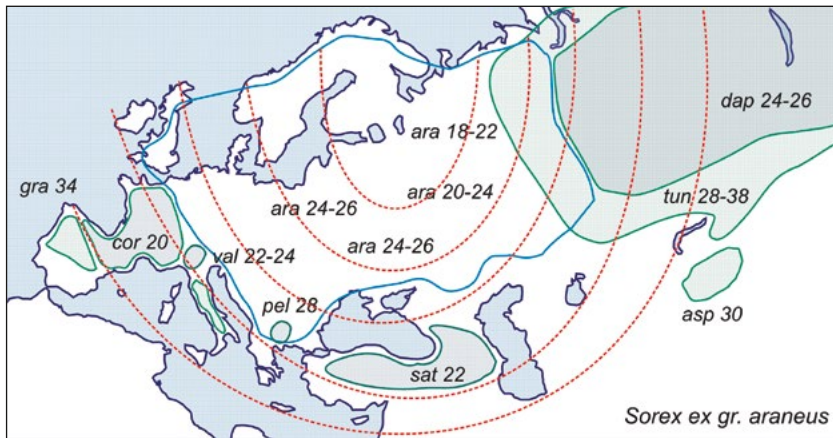
Поняття ТТС сформульовано при вивченні просторової диференціації західно-палеарктичних ховрахів, яких упродовж таксономічної історії останніх 150 років поділили на 5–7 видів, у т.ч. *Spermophilus citellus* та пару «крапчастих» ховрахів — *S. odessanus* та *S. suslicus* (Zagorodniuk & Fedorchenko 1995).

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



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

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

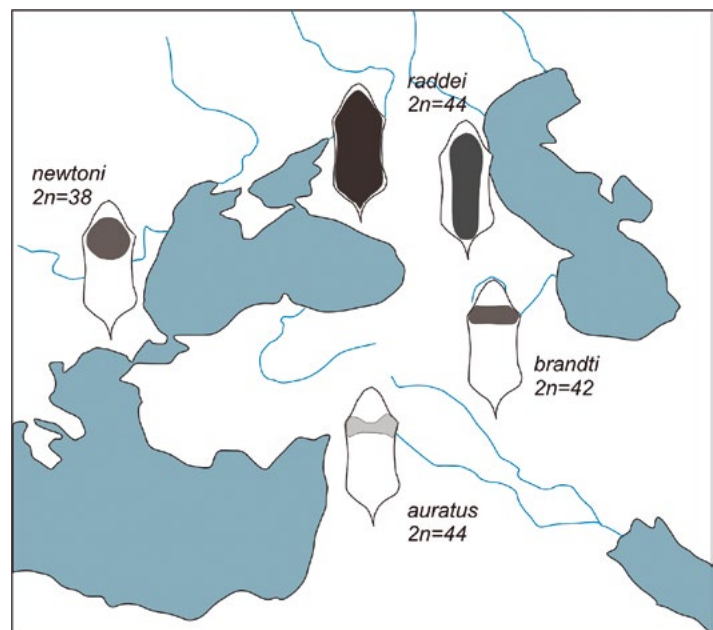


**Рис. 2.** Поширення «малих» видів і хромосомних рас землерийок групи *Sorex araneus*; акроніми — назви малих видів; цифри — числа хромосом ( $2N_a$ ). Ізолінії — етапи кладогенезу (Zagorodniuk 2005a).

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

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

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



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

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

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



десятка «хромосомних» видів, а в межах *Sorex araneus* (s. str.) — ще кілька десятків хромосомних рас. І види в групі, і раси в надвиді *araneus* (s. str.) мають дуже різні рівні еволюційної просунутості, частина з них є очевидними плезіонами (напр. *Sorex granarius* по відношенню до *coronatus*, а *coronatus* — стосовно *satunini* та *araneus* s. str. Понад те, «гібридні» зона на сти-ках частини малих видів і надто на стиках рас *araneus* s. str. свідчать про збереження єдності (цілісності) цієї ТТС (рис. 2). Закономірності тут ті самі, що й у ховрахів: найбільш та географічно найбільш відокремлені форми поширені по периферії ареалу надвиду, на півдні та заході, а найбільш просунуті (тобто еволюційно наймолодші) — на рівнинах Східної Європи, по суті останні зосереджені виключно у постгляційних зонах (Zagorodniuk & Khazan 1996; Zagorodniuk 1996). І всі такі форми (хромосомні раси) є парapatричними, з вузькими зонами гібридизації<sup>3</sup>.

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

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

Кожна ТТС має певні властивості, частково висвітлені вище. Головними з них є такі: 1) представленість алопатричними або парapatричними формами, 2) єдність трендів географічної мінливості у всіх елементів, що створює образ одного цілісного таксону, 3) не випадкова клінальність<sup>4</sup> мінливості, що на напрямком збігається з імовірними шляхами історичного розселення групи (надвиду). По суті, мова йде про одномірну модель, в якій окремі малі види на статусом і місце в системі географічної мінливості нічим не відрізняються від статусу підвидів одного виду, коли кожний підвид за своїми ключовими ознаками є проміжним між двома суміжними.

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

Подібна просторова структура нерідка, і чимало груп складені з таких аловидових комплексів, нерідко з гібридизацією в зонах парapatрії. Одне із важливих питань — чи вторинні такі зони? Іншими словами — чи має місце вторинна гібридизація до того розділених форм, чи це вихідні (давні) зони переходу між ними, де панміксія настільки обмежена<sup>5</sup> внаслідок різних причин, що інтерпретується як гібридизація?

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

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

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

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

Серед гіпотез формування ТТС можна розглядати *дві основні*.

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

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

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

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

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

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

### 3. Інвазії та експансії як шлях видоутворення

#### 3.1. Загальні положення та термінологія

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### 3.2. Автохтони й алохтони крізь призму поняття вид

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

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

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

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

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

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

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

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

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

По-друге, важливо розрізнити появу нового виду в угрупованні (регіоні) та у біоті в цілому<sup>6</sup>. Поява нового виду в угрупованні (фауністичному комплексі) — очевидна й однозначно вагома подія і для фауни, і для дослідника. Тобто, маємо появу виду номінального та виду як члена угруповання. Такий вид — абсолютна реальність (Zagorodniuk 2001). Як неодноразово показано, саме у структурі угруповання вид і є реальністю, тобто коли він визначається через інші види цього угруповання (одновимірний вид), поза простором і часом (Zagorodniuk 2019a, 2020). Цей статус виду відповідає поняттям «виду в екології» та «виду у фауністиці» (тобто у складі певних угруповань або певних регіональних біот).

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

### 3.3. Інвазія як екосистемна мутація

Інвазія веде до формування нової географічної популяції, і подальші сценарії її розвитку можуть бути різними: пульсація ареалу, вимирання, формування нового поселення. Розглянемо версію із формуванням нового поселення (географічної популяції), яке означає по суті появу нового таксону, нового як для угруповання, так і дослідників угруповань<sup>7</sup>. Такі види добре відмінні від представників місцевої фауни. Поява адвентиста є *очевидною інновацією для членів угруповання*, хоча для материнської популяції і батьківського угруповання він є звичайним маргіналом, що вийшов за межі природного ареалу та рідного угруповання.

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

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

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

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

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

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

Із самою «ініціативною» популяцією в новому ареалі нічого принципово нового не відбувається: вона не має мотивів відокремитися («видоутворитися») чи «удосконалити» свої ізоляційні механізми (Загороднюк 2003). Її формування стається у трьох типових випадках: 1) при погіршенні умов існування в межах первинного ареалу (виселення внаслідок пошуку ресурсів та сховищ, надмірного пресу хижацтва); 2) при зникненні природних бар'єрів, що обмежують первинний ареал (наразі ще й антропогенні транспортні коридори); 3) при поступовому розширенні меж середовища існування популяції (включно зі змінами меж природних зон внаслідок змін клімату тощо). В усіх випадках необхідними умовами є дві: міграційна здатність особин і наявність вільних еконіш у тих біомах, в які йде розселення колоніста<sup>8</sup>.

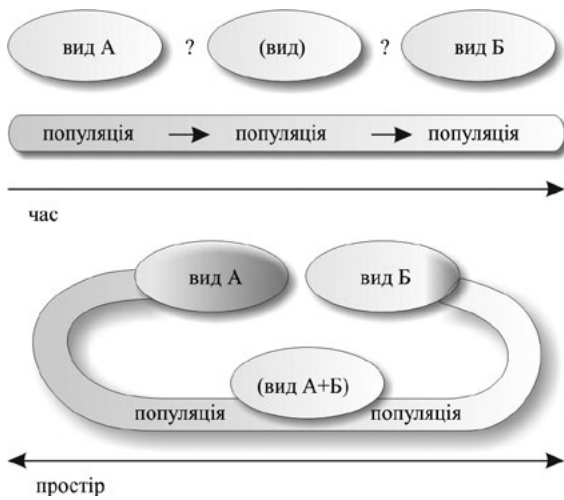
Подальша доля новоутвореної популяції залежатиме від багатьох чинників, проте в кожному разі ми маємо факт появи *нового для регіону виду*. Чи стане він *новим для біоти* загалом, залежатиме від його подальшого генетичного обміну з материнською популяцією, швидкості морфологічної еволюції та часу ізоляції,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

### 3.4. Центри видового багатства

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

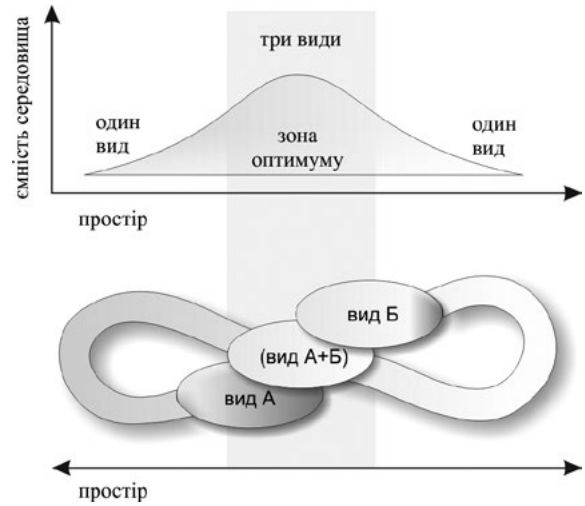
Власне, *центри видового багатства роду* найпростіше можна пояснити саме вторинними вселеннями однієї або кількох крайових форм одного політипного виду, що виокремилися внаслідок інвазій у суміжні регіони, в ареал материнського виду (правиду) або в ареал одного з його сестринських видів (рис. 5). Очевидно,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

<sup>8</sup> Існує величезна кількість штучних ситуацій, надто з інтродукціями господарсько-корисних видів.



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

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



**Рис. 5.** Модель просторового розподілу роду та його видів: правид А+Б та два його аловиди — вид А і вид Б. Зонаю високої таксономічної ємності середовища для роду найімовірніше є ареал правиду.

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

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

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

### 3.5. Рейтинг та темпи змін популяцій в процесі видоутворення

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

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

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

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

Можливі зміни біологічних особливостей популяцій в процесі видоутворення<sup>10</sup> узагальнено в таблиці (табл. 3), де наведено традиційну ієрархію ознак за їх значущістю в еволюційних моделях та авторську модель, що оптимізована відповідно до інвазивних процесів, з огляду на викладені вище ідеї. Як видно, інвазивна модель — це значно економніший шлях еволюції, ніж еволюційна гіпотеза, що припускає ключову роль генних мутацій, змін морфології чи еконіш (права колонка). Її ефективність відповідає іншим парагенетичним механізмам еволюції, у тому числі гетерохроніям, що базуються на корекціях ростових процесів<sup>11</sup>, та хромосомним перебудовам, що не змінюють спадковий матеріал, проте змінюють його упаковку і, відповідно, групи зчеплення (насамперед злиття хромосом).

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

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

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

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

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

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

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

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



епігенетики, корегованої новими біотичними взаємодіями в новому ареалі. Вони ампліфікували свою епігенетику на основі МEGотипу засновника і розвили її до ознак нової колонії<sup>12</sup>. Для розуміння цього варто підкреслити, що *при інвазії розширення ареалу колоніста не відновлює систему географічної мінливості правиду*. Понад те, формування нового осередку відбувається не тільки поза материнською популяцією, але й фазі популяційного просту, а не за нападу, як постулюють інші моделі (фрагментація ареалу, критичне зменшення ефективного розміру популяції тощо).

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

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

#### 4. Ампліфікаційна модель

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

Ампліфікаційна концепція виду вирізняється тлумаченням виду як динамічної популяційної системи, а не класифікаційної одиниці. Одне з базових положень цієї концепції — статус видовості визначається через поняття «буферизованості» і досягається популяцією шляхом стабілізації її ознак за рахунок стабілізації (вирівнювання) мінливості та збільшення рівня панміксії (Zagorodniuk 2004a). Поняття видовості (speciesness<sup>13</sup>) докладно розглянуто автором окремо (Zagorodniuk 2020).

##### 4.1. Ампліфікаційна концепція виду

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

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

<sup>13</sup> Існує ще один словниковий термін — speciesness, який можна перекласти як «примітність».

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

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

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

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

Як ампліфікована сутність вид характеризується особливостями, які забезпечують стабілізацію його морфо-, еко- й генотипу (МЕГОтипу) у просторі й часі. Є три фактори, що сприяють цьому: 1) особливості популяційної організації та репродукції, 2) особливості систем обміну спадковою інформацією, 3) вплив абіотичного середовища й біотичного оточення. Ампліфікація, що відбувається при зростанні чисельності популяції (незалежно від типу репродукції), має супроводжуватися явищами буферизації, які стабілізують популяційну систему в просторі й часі. Головними з них є ті, що забезпечують однорідність і цілісність популяції: *зростання чисельності, здатність до міграцій, диференціація статей, паралельний перенос* тощо<sup>16</sup>.

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

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

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

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

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

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

#### 4.2. Вид як буферизована система

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

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

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

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

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

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

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

Стабілізація морфоекотипу — одна з основних складових процесу досягнення стану *видовості*, що позначається на розмаху мінливості. Буферизація популяційної системи веде до уповільнення еволюційних процесів, а тому й знижує ефективність добору. Результатом цього є деспеціалізація (Markov 1996), яка зменшує вразливість виду від можливих змін середовища. У розвиненому угрупованні абіотичні фактори мінімізуються, а біотичні — урізноманітнюються (за законом альтернативного різноманіття: Emelyanov 1999). Біотичне оточення виду (насамперед, види тієї ж гільдії<sup>17</sup>) буферизує його еконішу і стає провідним фактором еволюції. Угруповання стабілізує «видовий тип» (по суті еконішу), чим стимулює внутрішньо-популяційну (а не внутрішньовидову) диференціацію: формуються ніші вікових, статевих або соціальних груп. Одночасно йде накопичення генетичної мінливості<sup>18</sup>. Зростання «генетичного вантажу» особливо характерне для популяцій, що мешкають у зоні оптимуму (Grant 1977; Kimura 1983).

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

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

Комбінація станів «мутація», «чисельність» та «ізоляція» визначає ефективність процесу видоутворення. Розрізняють принаймні три типи *мутацій*, що супроводжують видоутворення: точкові (генні), хромосомні, геномні<sup>19</sup>. *Ізоляція* в царині видоутворення — це такі зміни просторово-генетичної структури популяцій, які унеможливають зворотне злиття генофондів. Очевидно, що мова йде не про генні мутації в «ноєвій популяції», а про хромосомні чи геномні мутації, які можуть формувати репродуктивні бар'єри (Grant 1977), що є ефективними при демовій структурі або фрагментації ареалів. Подвійний еволюційний ефект дають інвазії. По-перше, вони ампліфікують крайові, тобто найбільш відмінні варіанти мінливості

<sup>17</sup> Звісно, і популяції видів-жертв, хижаків, коменсамів, аменсалів, мутуалістів тощо.

<sup>18</sup> Як через накопичення мутацій, так і через поширення алельної мінливості внаслідок панміксії.

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

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

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

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

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

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

Суть процесу видоутворення — зрушення стану буферизації материнської популяції. Тут, окрім «традиційних» мутацій, діє кілька факторів, що суттєво змінюють видові ознаки (генотип, морфотип, екотип, ареал). Усі вони переважно зовнішні та біотичні<sup>20</sup>:

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

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

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

<sup>20</sup> В мутаційно-острівній моделі базові фактори видоутворення переважно абіотичні.

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

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

### 4.3. Аналіз моделі й приклади її розвитку

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

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

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

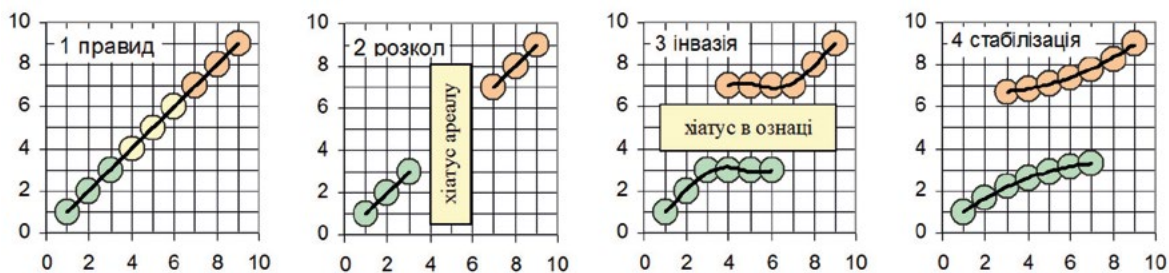
- *статевий процес*, що забезпечує обмін генетичним матеріалом між особинами одного виду. Інтенсивність змішування в популяціях регулюється співвідношенням статевого і вегетативного розмноження, партеногенезу тощо. Кожна особина в популяції бісексуальних організмів по суті є гібридом (можливо й бастардом);

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

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

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

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



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

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

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

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

Ця модель пояснює формування нових полівидових систем (зокрема, ТТС<sup>22</sup>) без суттєвих змін генотипних ознак, тобто через потужну морфологічну й ареалогічну диференціацію. Якщо в одних групах напевно були ефекти засновника (серед ссавців нашої фауни — нориці, мишівки), то в інших групах каріотиби стабільні (напр., миші, кажани, олені) попри значно більший час їхнього розходження. Географічний шлях диференціації у цих групах був чи не головним (Zagorodniuk 2005a, 2019b).

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

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

Таблиця 6. Порядок і зміст стадій формування близнюкового комплексу (див. рис. 6)

Table 6. The order and content of stages of the formation of a sibling complex (see Fig. 6)

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

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

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

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

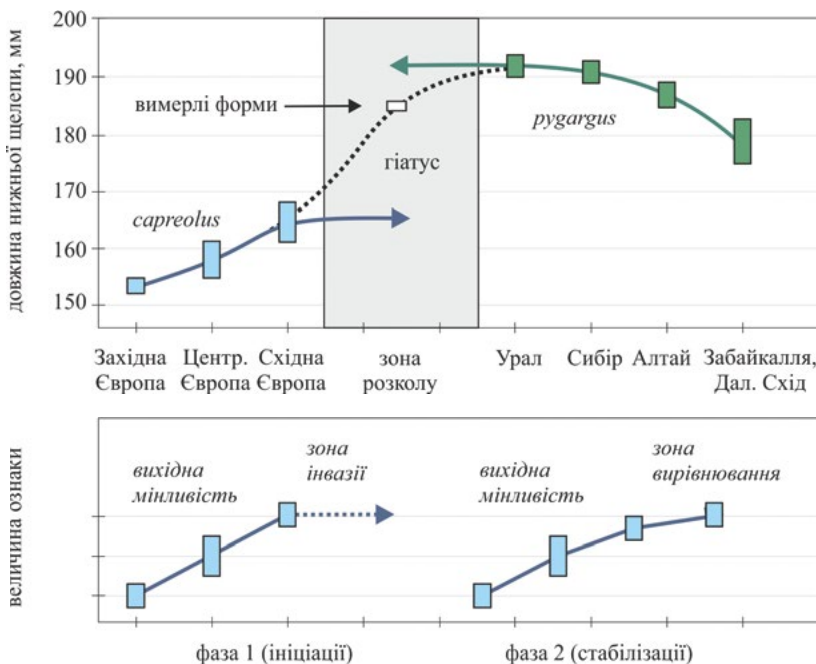


Рис. 7. Модель формування хіатусу між географічними формами сарни, *Capreolus*. Стрілки вказують напрям очікуваної зміни ключової ознаки (у нашому випадку — довжини мандибули) при відновленні ареалу і за умови відсутності зустрічного потоку генів (за: Zagorodniuk 2002b, зі змінами). Внизу — схема вирівнювання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

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



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

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

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

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

## 5. Обговорення

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

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

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

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

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

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

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

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

## 5.2. Гібридні історії, амфіполіплоїди та компіловиди

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

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

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

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

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

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

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

полігамією та агресивним сексуальним підкоренням<sup>24</sup>), що незмінно веде до стирання меж між расами. Тому такі ТТС не мають жодних шансів на диференціацію на рівні аловидів.

### 5.3. Видовість через угруповання та вид як система стосунків

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

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

Власне, реалізація ознак виду в угрупованнях і лежить в основі інвазивної моделі видоутворення та ампліфікаційної концепції виду. У виду як члена біотичного угруповання завжди є обмеження ніші через тиск суміжних видів та механізми стримування міжвидової конкуренції, тому й більшість морфологічних ознак є обмежено мінливими, звичайно в межах  $CV = 3-8\%$  (дані для ссавців: Zagorodniuk 2008, 2012a). Такий статус виду (як члена угруповання) є єдино реальним: вид визначається через інші види, проте не сестринські (як прийнято в систематиці), а через види з угруповання, тобто решту видів, з якими він взаємодіє на всіх рівнях, окрім репродуктивного<sup>26</sup>. Власне, одна з задач у ніші — це й охорона власного генофонду як засобу збереження спеціалізації і мінімізації конкуренції з іншими членами біотичних угруповань.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

#### **5.4. Про модуси еволюції, градуалізм vs пунктуалізм**

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

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

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

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

Важливо також відзначити, що стабільне біотичне угруповання складене в нормі видами (видовими популяціями) із різних надвидів та родів<sup>27</sup>, і саме походження цих видів — автохтони,

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

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

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

## Висновки

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

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

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

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

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

## Подяки

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

## References

- Abbott, R. J., & Lowe, A. J. 2004. Origins, establishment and evolution of new polyploid species: *Senecio cambrensis* and *S. eboracensis* in the British Isles. *Biological Journal of the Linnean Society*, **82** (4): 467–474.
- Abramson, N. I. 2007. Phylogeography: results, issues and perspectives. *Vestnik VOGiS*, **11** (2): 307–331. [In Russian]
- Ackermann, R. R., A. Mackay, M. L. Arnold. 2016. The hybrid origin of “modern” humans. *Evolutionary Biology*, **43**: 1–11.
- Artemiev, Yu. T. 2002. *Stone is also an Ancestor of Man*. Kazan, 1–124. [In Russian]
- Avice, J. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. President and Fellows of Harvard College, 1–453. ISBN 978-0-674-66638-2.
- Begon, M., J. L. Harper, C. R. Townsent. 1986. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Sunderland, Mass Inc. 1–876. (English edition)]
- Berg, L. S. 1977. Nomogenesis, or pattern-based evolution. In: Berg, L. S. *Proceedings on the Theory of Evolution (1922–1930)*. Nauka, Leningrad, 95–311. [In Russian]
- Thompson, D'A. W. 1917. On Growth and Form. Cambridge University Press. (1945 Edition at archive.org: <https://archive.org/details/ongrowthform00thom>)
- Danilkin, A. A., G. G. Markov, K. Stubbe, et al. 1992. Variation and taxonomy. In: Sokolov, V. E. (ed.). *European and Siberian Roe Deer: Taxonomy, Ecology, Behavior, Rational Use and Protection*. Nauka, Moscow, 22–63.
- Denisov, V. P. 1961. Relationships of small and speckled ground squirrels at the junction of their ranges. *Zoologicheskii zhurnal*, **40** (7): 1079–1085. [In Russian]
- Dubois, A., R. Gunther. 1982. Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zool. Jahrb. (Syst.)*. **109**: 290–305.
- Egorov, Yu. E. 1975. Stabilizing effect of accidental elimination. *Journal of General Biology*, **36** (2): 220–226. [In Russian]
- Egorov, Yu. E. 1983. *Mechanisms of Divergence*. Nauka, Moscow, 1–172. [In Russian]
- Eldredge, N., S. J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism” In: T. J. M. Schopf (ed.). *Models in Paleobiology*. Freeman Cooper, San Francisco, 82–115.
- Emelyanov, I. G. 1999. *Diversity and Its Role in the Functional Stability and Evolution of Ecosystems*. Kyiv, 1–168. [In Russian]
- Ermakov, O. A., S. V. Titov, A. B. Savinetsky, V. I. Surin, S. S. Zborovsky, [et al.]. 2006. Molecular-genetic and paaleoecological arguments for conspecificity of little (*Spermophilus pygmaeus*) and Caucasian mountain (*S. musicus*) ground squirrels. *Zoologicheskii zhurnal*, **85** (12): 1474–1483. [In Russian]
- Evstafiev, I., I. Zagorodniuk. 2021. Zoonoses as factor of evolution, population dynamics, and speciation. In: Zagorodniuk, I. (ed.). *Species in Biology*. Ukr. Theriol. Soc. NAS of Ukraine, Kyiv, 153–172. (Series: Novitates Theriologicae; Pars 12). [In Ukrainian]
- Gilyarov A. M. 2002. Species coexist in the same ecological niche. *Priroda*, No. 11: 71–74.
- Glazko, V. I. 1998. *Agroecological Aspect of the Biosphere: the Problem of Genetic Diversity*. Nora-print, Kyiv, 1–209. ISBN 966-7010-36-8 [In Russian]
- Golda, D. M. 2005. Speciation. In: *Encyclopaedia of Modern Ukraine* (online). <https://bit.ly/36xcR9n> [In Ukrainian]
- Gould, S. J., N. Eldredge. 1986. Punctuated equilibrium at the third stage. *Systematic Zoology*, **35**: 143–148.
- Grant, V. 1977. Organismic evolution. Foreword by George Gaylord Simpson, W. H. Freeman and company. University of Texas at Austin, San Francisco, 1–407.
- Gumilyov, L. N. 1990. Ethnos: its properties and features. In: Gumilyov, L. N. *Geography of the Ethnos in the Historical Period*. Science, Leningrad, 9–32. [In Russian]

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



- Rekovets, L. I. 1990. Principal developmental stages of the water vole genus *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) from the Eastern European Pleistocene. *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)* (Rohanov Czechoslovakia May 1987). Prague, 369–384.
- Rekovets, L. I. 1994. Small mammals of the Anthropogene of the south of Eastern Europe. *Naukova Dumka*, Kyiv, 1–372. [In Russian]
- Rekovets, L. I. 2001. Gradualism, saltationism and incompleteness of the geological record. In: Emelyanov, I. G. (ed.). *The phenomenon of Coexistence of Two Paradigms: Creationism and Evolutionary Theory*. Viriy, Kyiv, 65–72.
- Rekovets, L., Kuzmenko, L. 2021. Species as a system within a system. *Novitates Theriologicae*, **12**: 97–104. [In Ukrainian]
- Samosh, V. M. 1978. Distribution of the melanistic form of the common hamster (*Cricetus cricetus* L.) (Mammalia, Muridae) in Ukraine. *Vestnik zoologii*, No. 6: 75–76. [In Russian]
- Schwartz, E. A., E. A. Belonovskaya, I. P. Vtorov, O. V. Morozova. 1993. Introduced species and the concept of biocenotic crises. *Advances in Modern Biology*, **113** (4): 387–399. [In Russian]
- Shishkin, M. A. 1988. Evolution as an epigenetic process. In: *Modern paleontology. Volume 2*. Moscow, 142–169. [In Russian]
- Sokur, I. T. 1961. *Historical Changes and Use of Mammal Fauna of Ukraine*. Published by the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–84. [In Ukrainian]
- Stegniy, V. N. 1993. *Genome Architectonics, Systemic Mutations and Evolution*. Publishing House of Novosibirsk University, Novosibirsk, 1–111. [In Russian]
- Timofeeva, E. K. 1985. *Roe deer*. Publishing House of Leningrad Univ., Leningrad, 1–224. (Series: The Life of Our Birds and Animals; Issue 8). [In Russian]
- Topachevsky, V. A., V. A. Nesin, I. V. Topachevsky. 1998. Biozonal microstratigraphic scheme (stratigraphic distribution of small mammals — Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of the Neogene of the northern part of Eastern Paratethys. *Vestnik zoologii*, **32** (1–2): 76–87. [In Russian]
- Van Valen, L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, **25** (2-3): 233–239.
- Vernot, B., J. M. Akey. 2014. Resurrecting surviving Neandertal lineages from modern human genomes. *Science*, **343** (6174): 1017–1021.
- Vishnevsky, D. O. 2002. An analysis of the communities of Ungulates of Ukraine from the standpoint of Hutchinson ratio. *Bulletin of the Luhansk State Pedagogical University. Biological sciences*, № 1 (45): 195–197. [In Ukrainian]
- Wayne, R. K. 1986. Cranial morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphological change. *Evolution*, **40** (2): 243–261.
- Zagorodniuk, I. V. 1991. Spatial karyotype differentiation in the gray voles (*Arvicolini*, Rodentia). *Zoologicheskii zhurnal*, **70** (1): 99–110. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V., O. O. Fedorchenko. 1995. Allopatric species among rodent group *Spermophilus suslicus* (Mammalia). *Vestnik zoologii*, **29** (5–6): 49–58. [In Russian]
- Zagorodniuk, I., M. Khazan. 1996. Cladogenesis in the *Sorex araneus* group and its biogeographic interpretation. In: *Evolution in the Sorex araneus group. Cytogenetic and molecular aspects*: ISACC Fourth Intern. Meeting (Uppsala, August 22–26, 1996). Uppsala, 40.
- Zagorodniuk, I. 1996. Rare shrew species in the territory of Ukraine: legends, facts, and diagnostics. *Vestnik zoologii*, **30** (6): 53–69. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V., K. Y. Kavun. 2000. Age variation as basis of formation of interspecies differences in rodents (*Muriformes*). *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 3: 174–180. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 2001. Species in biology as continuous system. In: Emelyanov, I. (ed.). *Phenomenon of Coexistence of Two Paradigms: Creationism and Evolutionary Concept*. NVP Vyriy Press, Kyiv, 153–181. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 2002a. Transitive taxonomic systems and their pattern in susliks (*Spermophilus*). *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 9: 185–191. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. 2002b. Allospecies of the roe deer (*Capreolus*): nature of differences between them and status of populations from Ukraine. *Visnyk of the Luhansk Pedagogical University. Biological Sciences*, No. 1 (45): 206–222. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 2003a. Invasions as way to speciation. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*. No. 10: 187–194. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 2003b. Autogenic regularities of speciation in sibling complexes of mammals. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 11: 179–187. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V., I. G. Emelyanov. 2003. Species in ecology as population system and member of biotic community. *Visnyk of the Dnipropetrovsk University. Series Biology & Ecology*, **11** (1): 8–13. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 2004a. Biological species as amplify essence: attributes of buffering and modes of shifting. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **14**: 5–15. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2004b. Levels of morphological differentiation in closed species of mammals and the concept of hiatus. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **38**: 21–42. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2005a. Biogeography of mammals' cryptic species in the Eastern Europe. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **17**: 5–27. [In Ukrainian]

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

# Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Pivnichne Podillia National Nature Park (Ukraine). Part I: Cicindelinae, Omophroninae, Nebriinae, Elaphrinae, and Carabinae

Yurii Kanarsky

Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine (Lviv, Ukraine)

## article info

### key words

ground beetles, fauna, meadow-steppe habitats, Podolian Upland, Pivnichne Podillia, East Galicia

### correspondence to

Yurii Kanarsky; Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine; 4 Kozelnytska Street, Lviv, 79026 Ukraine;  
Email: [ykanarsky@gmail.com](mailto:ykanarsky@gmail.com);  
orcid: 0000-0002-8426-3072

### article history

Submitted: 17.05.2021. Revised: 19.11.2021. Accepted: 20.11.2021

### cite as

Kanarsky, Yu. 2021. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Pivnichne Podillia National Nature Park (Ukraine). Part I: Cicindelinae, Omophroninae, Nebriinae, Elaphrinae, and Carabinae. *GEO&BIO*, 21: 185–195. [In Ukrainian, with English summary]

## abstract

The results of a review of known data on the Carabidae fauna of the Pivnichne Podillia National Nature Park and adjacent areas in the north-west of the Podolian Upland are presented in the paper. Due to its significant physical geographic and biogeographic originality, the region of western Podillia was much attractive for naturalists of the Austria-Hungarian and Polish historical periods since the middle of XIX century. A large contribution to the research on Coleoptera in this region was made by such famous Galician naturalists as M. Nowicki, M. Lomnicki, M. Rybinski, R. Kuntze, V. Lazorko and others. However, the area of the modern Pivnichne Podillia National Nature Park was investigated rather insufficiently and fragmentary, because the main attention of these former researchers was focused on more remote and frontier areas of Medobory, the Podolian Dnister region, and of the Eastern Carpathians. Therefore, direct records of Coleoptera and ground beetles in particular were reported only from a few locations. A significant number of finds of Carabidae species within the study area is given in surveys of collections of the State Museum of Natural History (SMNH, Lviv), which were collected before World War II (Rizun 1990). The present work is based on materials of analysis of references and collections, as well as on original investigations of Carabidae in the north-west of the Podolian Upland that have been carried out since 1995. It was revealed that 47 Carabidae species of subfamilia Cicindelinae (5), Omophroninae (1), Nebriinae (11), Elaphrinae (6), and Carabinae (24) occur in the territory of Pivnichne Podillia National Nature Park and adjacent areas. Of them 22 are known by recent finds, 7 are known from old references and collections, and 17 occur in adjacent areas and probably could be found within the national park as well. The record locality of one species (*Calosoma sycophanta*) is mistaken, but its occurrence here cannot be excluded completely. Contemporary investigations of meadow-steppe habitats of the Pivnichne Podillia National Nature Park show negative changes and a decrease in its insect fauna diversity. It is caused mainly by the decrease in areas and fragmentation of meadow-steppe habitats due to agricultural activities and artificial or spontaneous afforestation, and probably also because of unusual climatic conditions of the last few years.

© 2021 Yu. Kanarsky; 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.

# Жуки-туруни (Coleoptera, Carabidae) Національного природного парку «Північне Поділля».

## Частина I: Cicindelinae, Omophroninae, Nebriinae, Elaphrinae, Carabinae

Юрій Канарський

**Резюме.** У статті представлені результати зведення відомих даних стосовно карабідофауни НПП «Північне Поділля» і прилеглих теренів північно-західного Поділля. Завдяки значній фізико- й біо-географічній своєрідності Західне Поділля вже з середини ХІХ століття привертало пильну увагу природознавців австро-угорського й польського історичних періодів. Вагомий внесок у вивчення колеоптерофауни цього регіону зробили такі відомі галицькі натуралісти, як М. Новицький, М. Ломницький, М. Рибінський, Р. Кунце, В. Лазорко. Проте, район розташування нинішнього НПП «Північне Поділля» був досліджений досить слабо і фрагментарно, оскільки головна увага тодішніх дослідників була акцентована на більш віддалених і прикордонних теренах Медоборів, Подільського Придністер'я й Східних Карпат. Безпосередні вказівки про знахідки твердокрилих і жуків-турунів стосувалися небагатьох пунктів. Значну кількість локацій знахідок турунів у районі досліджень наведено в опрацюваннях колекцій Державного природознавчого музею НАН України (Ризун 1990), що були зібрані переважно до Другої світової війни. В основу представленої роботи покладені матеріали аналізу літературних джерел, колекцій і власних досліджень карабідофауни північно-західної частини Подільської височини, які проводили від 1995 року. Встановлено, що на території та в районі розташування НПП «Північне Поділля» поширені 47 видів турунів з підродин Cicindelinae (5), Omophroninae (1), Nebriinae (11), Elaphrinae (6), Carabinae (24). З них 22 відомі за сучасними знахідками, 7 — за давніми літературними вказівками і колекційними матеріалами, 17 — поширені в прилеглих районах і ймовірно трапляються в НПП, а вказівка одного виду (*Calosoma sycophanta*) помилкова, хоча його знахідки тут і не виключені. Сучасні дослідження лучно-степових оселищ на території НПП вказують на негативні зміни в бік збіднення їх ентомофауністичного різноманіття. Вони спричинені насамперед зменшенням площі й фрагментацією лучно-степових ділянок унаслідок господарської діяльності та їх штучного й спонтанного заліснення, а також, вірогідно, аномальними кліматичними умовами низки попередніх років.

Ключові слова: жуки-туруни, фауна, лучно-степові оселища, Подільська височина, НПП «Північне Поділля», Східна Галичина.

Адреса для зв'язку: Ю. Канарський; Інститут екології Карпат НАН України; вул. Козельницька, 4, Львів, 79026 Україна; e-mail: ykanarsky@gmail.com; orcid: 0000-0002-8426-3072.

## Вступ

Жуки-туруни (Carabidae) є однією з найбільших за видовим різноманіттям родин твердокрилих (Coleoptera) і комах загалом — натеper їх описано понад 25.000 видів (Rizun 2003a). Більшість палеарктичних видів турунів є нелітаючими епігейними хижими екоморфами, які населяють усі типи наземних екосистем. Ця екологічна риса зумовлює значну географічну диференціацію видових ареалів, високий рівень регіонального ендемізму, утворення великої кількості географічних рас (підвидів) та інших внутрішньовидових форм. У поєднанні з високим рівнем таксономічного опрацювання й фауністичної вивченості це робить турунів майже ідеальною модельною групою для зоогеографічних і екологічних, у тому числі біоіндикаційних та моніторингових досліджень.

Історія ентомологічних досліджень Західного (Галицького) Поділля розпочалася з середини ХІХ століття. Подільський лісостеповий край вже тоді привертав пильну увагу природознавців, оскільки був своєрідним східним природним фронтіром колишньої Австро-Угорщини. Галицьке Поділля, що простягалось на схід і південний схід від Львова, було окреслене північним уступом Подільської височини й колишнім кордоном між Австро-Угорщиною та Росією, приблизно вздовж зовнішнього краю Товтрового кряжу, і далі по річці Збруч до Дністра. На півдні цей регіон граничив із Передкарпаттям по річках Прут, Ворона і Дністер, а його західну межу проводили приблизно вздовж річки Зубра (Kuntze & Noskiewicz 1938).

У фізико-географічному плані територія колишнього Галицького Поділля охоплює південно-східну частину Розтоцько-Опільського горбогір'я з Гологірським пасмом, Західно-Подільську височину з Вороняківським горбогірним пасмом і Товтровим кряжем та північно-західну частину Прут-Дністровської височини в межах сучасних Львівської, Тернопільської та Івано-Франківської областей (Physical ... 1993). Територія НПП «Північне Поділля» розташована у Львівській області в межах Гологірського й Вороняківського горбогірних пасем з прилеглими теренами Малого Полісся.

Вагомий внесок у вивчення колеоптерофауни регіону зробили такі відомі галицькі натуралісти, як М. Новицький, М. Ломницький, М. Рибінський, Р. Кунце, В. Лазорко (Nowicki 1864; Łomnicki 1886; Rybiński 1903; Kuntze 1936; Lazorko 1938a, 1963) та інші дослідники австро-угорського і польського історичних періодів, а в сучасності — В. Різун (Rizun 1990, 2003a, 2003b; etc.). Власне, у праці «Przyczynek do owadniczej fauny Galicyi» (Nowicki 1864) вперше фігурують дані про види турунів, зібрані на території сучасного НПП «Північне Поділля»: в околицях с. Пеняки і на «гірках Драньча коло Бродів» (урочища Макітра, Говди і Цимбал, околиці сс. Бучина, Гаї Дітковоцькі). Проте, район розташування нинішнього НПП «Північне Поділля» у цьому плані загалом був досліджений досить слабо і фрагментарно. Безпосередні вказівки про знахідки твердокрилих і жуків-турунів стосуються головним чином околиць м. Броди, м. Золочів, сс. Пеняки, Новосілки і Велика Вільшаниця (урочище Лиса гора) Золочівського району. Очевидно, це пов'язане з тим, що цей район був відносно віддалений від Львова, і, водночас, не настільки цікавив натуралістів-ентомологів кінця XIX та першої половини XX ст. як, наприклад, Товтри, Придністерське Поділля чи Карпати.

Значну кількість локалітетів турунів на території та в прилеглих до НПП районах, зокрема раніше неопублікованих, наведено в матеріалах опрацювання колекції Державного природознавчого музею НАН України (Rizun 1990). Ці збори переважно походять із періоду до Другої світової війни. Серед сучасних публікацій, що стосуються Західного Поділля, відзначимо статтю «Фауна жуків-турунів (Coleoptera, Carabidae) природного заповідника «Медобори» (Rizun & Kapeliukh 2005), яка дає уявлення про видовий склад і біотопний розподіл Carabidae у лісових і степових оселищах Товтровоного кряжу, подібних за природними умовами до аналогічних у НПП «Північне Поділля».

Таким чином, зважаючи на еколого-біогеографічну своєрідність території та фрагментарність досліджень, метою цієї роботи є зведення й інвентаризація відомих даних стосовно карабідофауни НПП «Північне Поділля» і прилеглих теренів північно-західного Поділля.

## Матеріал і методи

В основу роботи покладені результати аналізу літературних джерел і матеріали власних досліджень карабідофауни північно-західної частини Подільської височини. Основним методом досліджень були модифіковані ґрунтові пастки Барбера. Зокрема, в урочищах Лиса гора і Сипуха (окол. сс. Велика Вільшаниця, Червоне, Стінка Золочівського району) цим методом досліджували угруповання епігейних безхребетних на ділянках лучного степу, природного грабово-букового лісу, штучних соснових насаджень, заростання степу лісом та вапняково-мергелевих відслонень (2013, 2020). В урочищах Макітра, Говди і Цимбал (окол. сс. Гаї Дітковоцькі і Бучина Бродівського району) та Біла (або Підлиська) гора (окол. с. Підлисся Золочівського району) проводили аналогічні дослідження на ділянках лучного степу, вапнякових відслонень та штучних лісових насаджень (2017, 2018). Також були використані матеріали, люб'язно надані іншими дослідниками (Р. Панін, та ін.).

Систематику і номенклатуру родини Carabidae прийнято в основному за каталогом твердокрилих Палеарктики (Lóbl & Smetana 2003), з деякими уточненнями (Catalogue of Life: Carabidae; Coleoptera Poloniae). Еколого-біогеографічну характеристику видів наведено згідно з загальноприйнятими та оригінальними схемами (Freude *et al.* 2004; Kanarsky & Panin 2017; Kanarsky 2020).

Географічні локації наведено за адміністративним поділом до 2020 року. За новим поділом, територія НПП «Північне Поділля» повністю розташована в межах Золочівського району Львівської області.

## Результати досліджень

У результаті проведених досліджень складено анотований систематичний список турунів НПП «Північне Поділля». У списку відзначено «\*» види, відомі за сучасними знахідками (після 1990 року). Види, вказівки яких сумнівні чи потребують підтвердження, не пронумеровані, а нумерація видів, котрі ймовірно трапляються на території НПП згідно з опосередкованими даними, подана в дужках. Літературні вказівки стосовно рідкісних і локально поширених видів наведені й для прилеглих районів Західного Поділля і Малого Полісся — з метою загальної оцінки їх ареалу і характеру поширення в регіоні, натомість для широко розповсюджених і звичайних видів вказані здебільшого лише дані про сучасні знахідки в районі НПП. В останніх також наведено кількість зібраних особин видів (ос.) за періодами і урочищами, де проводили стаціонарні дослідження.

## Родина Carabidae Latreille, 1802

### Підродина Cicindelinae Latreille, 1802

Рід *Cylindera* Westwood, 1831

1. *Cylindera arenaria* (Fuesslin, 1775) ssp. *viennensis* Schrank, 1781 [= *litterata* Sulzer, 1776]. — Європейсько-середземноморський (субсередземний), ксерофіл, псамофіл. — північно-східні низини Галичини (Nowicki 1873); Львів і околиці (Łomnicki 1890). — Єдина знахідка в окол. с. Велика Вільшаниця, 1943 (Lazorko 1963).

2. \* *Cylindera germanica* Linnaeus, 1758. — Європейсько-сибірський (суббореальний), ксерофільний пратикол. — Львів і околиці, північні низини Галичини, Поділля (Nowicki 1864, 1873; Łomnicki 1884, 1886, 1890; Rizun 1994). — Відносно звичайний вид, характерний для сухих лучних і лучно-степових біотопів.

Рід *Cicindela* Linnaeus, 1758

3. \* *Cicindela campestris* Linnaeus, 1758. — Палеарктичний (температний), убиквіст. — Львів і околиці, північні низини Галичини, Поділля (Nowicki 1864, 1873; Łomnicki 1884, 1886, 1890; Rizun 1994). — Звичайний вид, населяє різноманітні відкриті біотопи.

4. \* *Cicindela hybrida* Linnaeus, 1758. — Європейсько-сибірський (температний), ксерофільний пратикол. — Львів і околиці, північні низини Галичини, Поділля (Nowicki 1864, 1873; Łomnicki 1884, 1886, 1890; Rizun 1994). — Звичайний вид, населяє різноманітні відкриті біотопи.

(5). *Cicindela sylvatica* Linnaeus, 1758. — Європейсько-сибірський (бореальний), ксерофіл, псамофіл. — Львів і околиці (Nowicki 1864); північні низини Галичини (Nowicki 1873); околиці Львова (Łomnicki 1886, 1890); соснові ліси Західного Поділля (Kuljanda 1978; Kuljanda & Petrusenko 1978). — Характерний вид соснових борів Полісся; можливі знахідки в малополіській частині НПП.

### Підродина Omophroninae Bonelli, 1810

Рід *Omophron* Latreille, 1802

(6). *Omophron limbatum* (Fabricius, 1777). — Європейсько-кавказький (неморальний), гігрофіл. — Самбір; Львів і околиці (Nowicki 1864); північні низини Галичини (Nowicki 1873); околиці Львова (Łomnicki 1886, 1890). — Характерний вид піщаних берегів водойм; можливі знахідки в малополіській частині НПП.

### Підродина Nebriinae Laporte, 1834

Рід *Leistus* Froelich, 1799

7. \* *Leistus ferrugineus* (Linnaeus, 1758). — Європейсько-сибірський (суббореальний), мезофільний сільвікол-пратикол. — околиці Львова: дуже рідкісний (Łomnicki 1890); діброви Західного Поділля (Kuljanda 1978; Kuljanda & Petrusenko 1978); ПЗ «Медобори»: степові ділянки (Rizun & Kapeliukh 2005). — ур. Макітра: лучний степ — 17 ос., 15.06–26.09.2017.

(8). *Leistus piceus* Froelich, 1799. — Європейський (монтанний), гігрофільний сільвікол. — Львів: Погулянка (Łomnicki 1890); околиці Львова: Винниківський і Сихівський лісопарки (Rizun & Khrapov 2001; Rizun & Diedus 2016); ПЗ «Медобори»: грабові, грабово-дубові та букові ліси (Rizun 2004; Rizun & Kapeliukh 2005). — Імовірно поширений у букових лісах НПП.

9. *Leistus rufomarginatus* (Duftschmid, 1812). — Європейсько-кавказький (неморальний), мезофільний сільвікол. — околиці Львова; Новосілки під Золочевом, 1937 (Lazorko 1938b); ПЗ «Медобори»: букові, грабові, грабово-дубові, грабово-липово-ясеневі ліси (Rizun 2004; Rizun & Kapeliukh 2005); околиці Львова: Винниківський лісопарк (Rizun & Diedus 2016). — Давня вказівка (Lazorko 1938b) стосується сучасної території НПП; імовірно поширений і в інших масивах букових та листяних лісів Парку.

#### Рід *Nebria* Latreille, 1825

(10). *Nebria brevicollis* (Fabricius, 1792). — Європейсько-кавказький (неморальний), гігрофільний сільвікол. — північні низини Галичини (Nowicki 1873); ПЗ «Медобори»: букові, грабові, грабово-дубові, ясеневі-чорновільхові ліси (Rizun 2004; Rizun & Kapeliukh 2005); околиці Львова: Винниківський лісопарк (Rizun & Diedus 2016). — Імовірно поширений у листяних і мішаних лісах НПП.

(11). *Nebria livida* (Linnaeus, 1758). — Європейсько-сибірський (суббореальний), гігрофіл. — Поділля (Nowicki 1873); околиці Львова: Мокротин (Łomnicki 1890). — Характерний вид берегів водойм; можливі знахідки в малополіській частині НПП.

#### Рід *Notiophilus* Dumeril, 1806

12. *Notiophilus aesthuans* Motschulsky, 1864 [= *pusillus* Waterhouse, 1833]. — Європейсько-передньоазійський (субсередземний), ксерофіл, псамофіл. — сс. Велика Вільшаниця і Новосілки; околиці Львова (Кривчиці), 1935–1939 (Lazorko 1963).

(13). *Notiophilus aquaticus* (Linnaeus, 1758). — Голарктичний (температний), мезофільний сільвікол. — Львів і околиці (Nowicki 1864); північні низини Галичини (Nowicki 1873); Львів, Поділля (Łomnicki 1886); околиці Львова: Кривчиці (Łomnicki 1890). — Імовірно поширений у лісах НПП.

14. \* *Notiophilus biguttatus* (Fabricius, 1779). — Голарктичний (температний), мезофільний сільвікол. — Звичайний у регіоні лісовий вид (Nowicki 1864, 1873; Łomnicki 1886, 1890; Rybiński 1903; Rizun & Kapeliukh 2005; etc.). — ур. Лиса гора: культури сосни — 3 ос., 20.04–03.07.2013.

15. \* *Notiophilus laticollis* Chaudoir, 1850. — Східно-європейсько-понтійський (степовий), ксерофільний пратикол, кальцефіл. — гора Макітра під Бродами; «подільський» вид (Kuntze & Noskiewicz 1938); Лиса гора: єдина знахідка, 1935 (Lazorko 1938a); ПЗ «Медобори»: степові ділянки (Rizun & Kapeliukh 2005). — ур. Макітра: лучний степ — 3 ос., 15.05–15.06.2017.

16. *Notiophilus palustris* (Duftschmid, 1812). — Європейсько-сибірський (температний), гігрофільний сільвікол. — Поділля (Nowicki 1873); Львів, Поділля (Łomnicki 1886); околиці Львова: всюди звичайний у лісах (Łomnicki 1890); околиці Тернополя: звичайний (Rybiński 1903); ПЗ «Медобори»: грабово-липово-ясеневий ліс (Rizun & Kapeliukh 2005); околиці Львова: Винниківський лісопарк (Rizun & Diedus 2016). — Незважаючи на відсутність прямих вказівок, очевидно, поширений у лісових екосистемах НПП.

(17). *Notiophilus rufipes* Curtis, 1829. — Європейсько-кавказький (субсередземний), мезофільний сільвікол. — Коломия, Заліщики; Чортова скеля під Львовом; «подільський» вид (Kuntze & Noskiewicz 1938); ліс під Чортовою скелею (Lazorko 1938b); окол. с. Унів (Перемишлянський р-н), 1913 (Lazorko 1963); дубово-грабові ліси Західного Поділля (Kuljanda 1978; Kuljanda & Petrusenko 1978). — Рідкісний вид; можливі знахідки в НПП.

### Підродини Elaphrinae Erichson, 1837

#### Рід *Blethisa* Bonelli, 1810

(18). *Blethisa multipunctata* (Linnaeus, 1758). — Голарктичний (бореальний), гігрофіл. — північні низини Галичини; Поділля (Nowicki 1873); Львів і околиці: Боднарівка, Погулянка, ліс Освиця під Зуброю (Łomnicki 1886, 1890); Тернопіль і околиці: сс. Гаї Тернопільські, Вел. Глибочок; на берегах водойм (Rybiński 1903); дрібнолістяні ліси Західного Поділля (Kuljanda 1978); ПЗ «Медобори»: окол. с. Крутилів, лісовий потік (Rizun & Kapeliukh 2005); окол. м. Кам'янка-Бузька, берег лісового болота, 2007; ПЗ «Розточчя», ур. Заливки, 2008 (Panin 2009). — Рідкісний реліктовий вид; можливі знахідки в НПП.

#### Рід *Elaphrus* Fabricius, 1775

(19). *Elaphrus aureus* P. Mueller, 1821. — Європейський (неморальний), гігрофіл. — Львів і околиці (Nowicki 1864); північно-східні низини Галичини (Nowicki 1873); Львів: Голоско (Łomnicki 1890);

Тернопіль (Rybiński 1903); ПЗ «Медобори»: окол. с. Крутилів, лісовий потік (Rizun & Kapeliukh 2005). — Рідкісний вид, трапляється на берегах річок; можливі знахідки в НПП.

(20). *Elaphrus cupreus* Duftschmid, 1812. — Європейсько-сибірський (температний), гігрофіл. — Львів і околиці; Поділля (Nowicki 1864); північно-східні низини Галичини; Поділля (Nowicki 1873); Львів і околиці: Кривчиці, Богданівка, Вулька, Білогорща, звичайний біля лісових струмків і боліт (Łomnicki 1886, 1890); Тернопіль, над ставом (Rybiński 1903); ПЗ «Медобори»: окол. с. Крутилів, лісовий потік (Rizun & Kapeliukh 2005). — Характерний вид глинистих берегів стоячих або слабопротічних водойм; можливі знахідки в НПП.

(21). *Elaphrus riparius* (Linnaeus, 1758). — Голарктичний (температний), гігрофіл. — Львів; Поділля (Nowicki 1864); північні низини Галичини; Поділля (Nowicki 1873); Львів і околиці, біля водойм (Łomnicki 1886, 1890); Тернопіль, над ставом (Rybiński 1903); ПЗ «Медобори»: ясенново-грабово-дубовий ліс; смт Гримайлів (Rizun & Kapeliukh 2005). — Характерний вид глинистих і піщаних берегів стоячих або слабопротічних водойм; можливі знахідки в НПП.

(22). *Elaphrus uliginosus* Fabricius, 1792. — Європейсько-сибірський (суббореальний), гігрофіл. — Поділля: Буцики [окол. смт Гримайлів]; Товтри, степ Панталиха (Nowicki 1864); північно-східні низини Галичини; Поділля (Nowicki 1873); Поділля: «над річкою Гнила» (Łomnicki 1886); Тернопіль, над ставом (Rybiński 1903). — Рідкісний і локально поширений вид, трапляється на берегах стоячих водойм; можливі знахідки в НПП.

(23). *Elaphrus ullrichii* W. Redtenbacher, 1842. — Центральньо-європейський (монтанний), гігрофіл. — Львів і околиці (Nowicki 1864); північно-східні низини Галичини (Nowicki 1873); Львів і околиці: Богданівка, Білогорща, Брюховичі, Знесіння, Клепарів (Łomnicki 1886, 1890); околиці Тернополя, с. Вел. Глибочок (Rybiński 1903). — Трапляється на берегах річок і потоків; можливі знахідки в НПП.

## Підродина Carabinae Latreille, 1802

Рід *Calosoma* Weber, 1801

(24). *Calosoma auropunctatum* (Herbst, 1784) [= *maderae* Fabricius, 1775 ssp. *auropunctatum* Herbst, 1784]. — Європейсько-передньоазійський (субсередземний), ксерофіл, псамофіл. — Галичина (Łomnicki 1884); «Городок під Львовом» (Łomnicki 1894); Тернопіль (Rybiński 1903); смт Гримайлів, Тернопільська обл. (Rizun & Kapeliukh 2005). — Схильний до міграцій вид із значними флуктуаціями чисельності; можливі знахідки на території НПП.

25. \* *Calosoma inquisitor* (Linnaeus, 1758). — Палеарктичний (температний), сільвікол, дендробіонт. — Львів і околиці, північні низини Галичини, Поділля (Nowicki 1864, 1873; Łomnicki 1886, 1890; etc.). — Звичайний у регіоні лісовий вид, часто трапляється на території НПП. — ур. Лиса гора: грабово-буковий ліс — 1 ос., 20.04–29.05.2013; природне заростання лісом — 1 ос., 19.06–10.09.2020. Приурочений до деревного ярусу, тому лише зрідка потрапляє в ґрунтові пастки.

— *Calosoma sycophanta* (Linnaeus, 1758). — Західно-палеарктичний (субсередземний), сільвікол, дендробіонт. — Синьків [Заліщицький р-н, Тернопільська обл.] (Wierzejski 1867); північні низини Галичини; Поділля (Nowicki 1873); Самбір, Львів, Тернопіль, Вовчинець під Станіславом: дуже рідкісний (Łomnicki 1886); Тернопіль, на дубах; Кутківці (Rybiński 1903); м. Івано-Франківськ та околиці (с. Вовчинець); м. Львів (Личаків) (Rizun 1990). — Дуже рідкісний як у минулому, так і в сучасності вид, включений до Червоної книги України (Red Data Book... 2009). Трапляється здебільшого в сухих світлих дібровах. Вказані знахідки на території НПП (Chronicles... 2018), очевидно, стосуються *C. inquisitor*.

На Західному Поділлі також відомі поодинокі давні знахідки ще двох рідкісних видів роду: понтійсько-центральноазійського *Calosoma denticolle* Gebler, 1833 та східно-європейсько-сибірського *C. investigator* (Illiger, 1798) (Łomnicki 1886, 1913; Kuntze & Noskiewicz 1938; Rizun 1990).

Рід *Carabus* Linnaeus, 1758

26. \* *Carabus* (s. str.) *granulatus* Linnaeus, 1758. — Палеарктичний (температний), гігрофільний сільвікол-практикол. — Львів і околиці, північні низини Галичини (Nowicki 1864, 1873; Łomnicki 1886, 1890); від Золочева до Підволочиська: звичайний (Rybiński 1903); ок. м. Золочів, Перемишляни (Rizun 1990); ПЗ «Медобори»: ліси різних типів (Rizun 2004; Rizun & Kapeliukh 2005). — Звичайний у регіоні вид, приурочений до вологих лісових і лучних біотопів.

27. *Carabus* (s. str.) *menetriesi* Hummel, 1827. — Східно-європейський (суббореальний), гігрофіл, тирфофіл. — Львів (Łomnicki 1913); околиці Львова: Білогорща, Рясне, смт Брюховичі, смт Рудно, смт Івано-Франкове; с. Підгірці, Бродівський р-н (Rizun 1990). — Дуже рідкісний і локально поширений у регіоні вид, рецентно у Львівській області знайдений лише в околицях Львова (торфовище Білогорща) та в ПЗ «Розточчя», ур. Заливки (Ю. Канарський, Р. Панін). Екземпляр у колекції ДПМ НАН України, що



походить із с. Підгірці, зібраний, очевидно, на початку ХХ ст. (етикетка «29.VI» без року; Rizun 1990). Вид приурочений до заболочених лісів, болотистих лук і торфовищ. Вважається гляціальним реліктом. Включений до Червоної книги України (Red Data Book... 2009).

28. \* *Carabus (Eucarabus) arcensis* Herbst, 1784 [= *arvensis* Herbst, 1784]. — Палеарктичний (температний), мезофільний сільвікол-пратикол. — Львів (Nowicki 1864); північні низини Галичини (Nowicki 1873); Львів і околиці; Поділля (Łomnicki 1886, 1890); Зарваниця під Золочевом (Rybiński 1903); с. Ясенівка, Золочівський р-н (Rizun 1990); ПЗ «Медобори»: ліси різних типів (Rizun 2004; Rizun & Kapeliukh 2005). — Звичайний у регіоні лісо-лучний вид. — ур. Лиса гора: грабово-буковий ліс, культури сосни — 18 ос., 10.05–03.07.2013; природне заростання лісом — 9 ос., 20.05–10.09.2020; ур. Макітра: культури сосни — 1 ос., 12.05–24.06.2018.

(29). *Carabus (Eucarabus) ulrichii* Germar, 1824. — Центрально-європейський (неморальний), мезофільний сільвікол. — північні низини Галичини, Поділля (Nowicki 1873); Поділля: Монастирська, Синьків [Заліщицький р-н], Нижнів [Тлумацький р-н] (Łomnicki 1886); Янів [сmt Івано-Франкове, Яворівський р-н] (Łomnicki 1894); букові ліси Західного Поділля (Kuljanda 1978; Kuljanda & Petrusenko 1978); с. Кам'янки, Підволочиський р-н, Тернопільська обл. — перша знахідка для Товтровоного кряжу (Panin 2009); околиці м. Винники, ур. Чортова скеля (Д. Храпов). — Рідкісний і локально поширений у регіоні вид на північно-східній межі ареалу; можливі знахідки в букових лісах НПП.

30. \* *Carabus (Morphocarabus) excellens* Fabricius, 1798 [= *scheidleri* Panzer, 1799 ssp. *excellens* Fabricius, 1801]. — Східно-європейський (неморальний), ксерофільний сільвікол-пратикол; на сході ареалу — мезофільний сільвікол; у Передкарпатті — гігрофільний сільвікол: ssp. *ciscarpathicus* Mueller, Panin et Kanarskiy, 2019. — Поділля (Nowicki 1864, 1873); «все Галицьке Поділля, на полях і межах, під грудами, камінням, копицями збіжжя» (Łomnicki 1886); околиці Львова: Мокротин, Бібрка, Чорнушовичі (Łomnicki 1890); від Тернополя до Підволочиська (Rybiński 1903); «псевдоподільський» вид (Kuntze & Noskiewicz 1938); Лиса гора: звичайний під камінням (Lazorko 1938a); Львівська обл.: м. Львів; с. Велика Вільшаниця, Золочівський р-н; с. Чорнушовичі, Пустомитівський р-н; с. Грядя, Жовківський р-н; Тернопільська обл.: м. Скалат, м. Монастирська, сmt Гримайлів та ін. (Rizun 1990); ПЗ «Медобори»: сmt Гримайлів (Rizun & Kapeliukh 2005). — ур. Біла гора: лучний степ — поодинокі, 1998–2003; культури сосни (*sic!*) — 1 ос., 24.06–01.09.2018; ур. Лиса гора: лучний степ і культури сосни — 10 ос., 20.04–03.07.2013; локальний і нечисельний на степових ділянках в ок. сс. Новосілки, Гологірки, Зарваниця, Пługів (Золочівський р-н), та ін. (Р. Панін). — Локально поширений стенотопний вид, чисельність якого зменшується. Охороняється як регіонально рідкісний у Львівській обл. (Rare and threatened... 2013).

31. \* *Carabus (Trachycarabus) besseri* Fischer von Waldheim, 1822. — Ендемік Волино-Поділля, ксерофільний пратикол, кальцефіл. — Поділля (Nowicki 1864, 1873); Поділля: Тернопільський і Чортківський повіти; Тернопіль, Зарубинці, Скала [Подільська], Синьків та ін. (Łomnicki 1886); звичайний від Тернополя до Підволочиська (Rybiński 1903); «псевдоподільський» вид (Kuntze & Noskiewicz 1938); ур. Лиса гора: в дуже сухих місцях (Lazorko 1938a); Львів (Кривчиці); с. Новосілки, Золочівський р-н (Rizun 1990); ПЗ «Медобори»: степові ділянки, агроценози (Rizun & Kapeliukh 2005). — ур. Сипуха: вапнякові відслонення — 14 ос., 10.05–03.07.2013; ур. Лиса гора, ок. с. Гологірки: степові ділянки (Р. Панін). — Урочища Лиса гора, Сипуха і прилеглі степові ділянки — єдине сучасне оселище виду у Львівській обл., де він населяє ксеротермні біотопи з розрідженою низькотравною рослинністю.

32. \* *Carabus (Trachycarabus) estreicheri* Fischer von Waldheim, 1822. — Східно-європейсько-понтійський (степовий), ксерофільний пратикол. — «гірки Драньча коло Бродів»; Поділля (Nowicki 1864, 1873); гірки Драньча [ур. Макітра, Говда і Цимбал], Медобори (Łomnicki 1886); с. Максимівка [Збаразький р-н] (Rybiński 1903); Медобори, Степове Покуття, північний уступ Поділля; Лиса гора: найзахідніший локалітет; «подільський» вид (Kuntze 1936; Kuntze & Noskiewicz 1938); Лиса гора: «рідко, наверху і у великій котловині під камінням» (Lazorko 1938a); Львівська обл.: ок. м. Броди; с. Пеняки, Бродівський р-н; сс. Велика Вільшаниця, Новосілки, Підлипці, Золочівський р-н; Тернопільська обл.: Медобори; сmt Гримайлів, Гусятинський р-н; с. Деренівка, Тербовлянський р-н; с. Іване-Пусте, Борщівський р-н (Rizun 1990); ок. сс. Ясенів і Підгірці, Бродівський р-н (Panin 2009; unpublished data). — ур. Макітра: лучний степ — 5 ос., 15.05–26.09.2017. — Рідкісний і дуже локально поширений вид. Включений до Червоної книги України (Red Data Book... 2009). В сучасності не знайдений у відомому раніше локалітеті в урочищі Лиса гора. Трапляється на ксеромезофітних високотравних лучно-степових і остепнено-лучних ділянках.

33. \* *Carabus (Trachycarabus) scabriusculus* G.A. Olivier, 1795. — Східно-європейсько-понтійський (степовий), ксерофільний пратикол. — Львів, Поділля, Пеняки [Бродівський р-н]: v. *lippii* Dejean, v. *erythropus* Fischer von Waldheim (Nowicki 1864); північні низини Галичини, Поділля; v. *erythropus* — північно-східні низини Галичини (Nowicki 1873); Львів і околиці; Поділля: v. *erythropus* (Łomnicki 1886, 1890); околиці Тернополя (Rybiński 1903); «псевдоподільський» вид (Kuntze & Noskiewicz 1938); Лиса гора: «скрізь під камінням та мервою» (Lazorko 1938a); м. Львів і околиці; ок. м. Броди, Золочів, Кам'янка-Бузька, Бібрка, Перемишляни, Рава-Руська; сmt Глиняни, сс. Гологори, Підлипці, Словіта, Ясенівка, Золочівський р-н;

с. Чорнушовичі, Пустомитівський р-н; с. Стоянів, Радеківський р-н (Rizun 1990); ПЗ «Медобори»: степові ділянки (Rizun & Kapeliukh 2005). — ур. Лиса гора і Сипуха (старі перелogi в балці); степові ділянки в ок. сс. Новосілки, Гологірки, Зарваниця, Плугів; ур. Цимбал, поодинокі, 2019 (Р. Панін). — Характерний вид лучно-степових і сухих лучних біотопів, у тому числі й багаторічних рудералів.

34. \* *Carabus (Archicarabus) nemoralis* O.F. Mueller, 1764. — Європейський (неморальний), мезофільний сільвікол. — північні низини Галичини (Nowicki 1873); Чортків (Kuntze 1923); Бучач; Унів [Перемишлянський р-н] (Lazorko 1938b); дубово-грабові ліси Західного Поділля (Kuljanda 1978); м. Львів; м. Чортків; с. Велика Вільшаниця, Золочівський р-н (Rizun 1990). — Дуже локально поширений у регіоні вид; урочище Лиса гора — єдине відоме сучасне оселище у Львівській обл. — ур. Лиса гора: грабово-буковий ліс, культури сосни — 2 ос., 20.04–03.07.2013; природне заростання лісом, культури сосни — 33 ос., 20.05–10.09.2020.

35. *Carabus (Hemicarabus) nitens* Linnaeus, 1758. — Європейсько-сибірський (бореальний), псамофіл, тирфофіл. — Львів (Nowicki 1864); північні низини Галичини (Nowicki 1873); Львів і околиці: Боднарівка, Вулька, Білогорща, Голоско (Łomnicki 1886, 1890); с. Велика Вільшаниця, пасовище, 1934, 1939 (Lazorko 1963); хвойно-широколистяні ліси Західного Поділля (Kuljanda 1978; Kuljanda & Petrusenko 1978); м. Львів і околиці: Голоско, Кривчиці, Брюховичі, Рудно, Рясне; м. Кам'янка-Бузька; м. Жовква; м. Рава-Руська; с. Ставчани, Пустомитівський р-н (Rizun 1990). — Дуже рідкісний і локально поширений, можливо зниклий у регіоні вид. Населяє вересові й піщані пустощі, соснові бори на пісках, торфовища. Вважається гляціальним реліктом. Рекомендований для включення до нового видання Червоної книги України. Охороняється як регіонально рідкісний у Львівській обл. (Rare and threatened... 2013).

(36). *Carabus (Limnocarabus) clatratus* Linnaeus, 1760 [= *clathratus* Linnaeus, 1761]. — Палеарктичний (температний), гідрофіл. — північні низини Галичини (Nowicki 1873); Львів (Замарстинів); Надбужанські рівнини (Łomnicki 1886); околиці Львова: Знесіння, болото (Lazorko 1938b); околиці Львова: смт Брюховичі, с. Мокротин (Rizun 1990); ок. м. Кам'янка-Бузька, берег лісового болота, 2005–2006 (Panin 2009). — Рідкісний і локально поширений вид, приурочений до заболочених і заплавних біотопів, берегів водойм. Охороняється як регіонально рідкісний у Львівській обл. (Rare and threatened... 2013). Можливі знахідки в малополіській частині НПП.

37. \* *Carabus (Orinocarabus) linnaei* Panzer, 1812 [= *linnei* Panzer, 1810]. — Центральньо-європейський (монтанний), гідрофільний сільвікол. — Львів (Nowicki 1864); Пеняки [Бродівський р-н] (Łomnicki 1886); околиці Львова і вздовж північного уступу Поділля до Бродів (Łomnicki 1890); ліси в околиці Золочева, Зарваниця (Rybiński 1903); темнохвойні (? — авт.) ліси Західного Поділля (Kuljanda & Petrusenko 1978); м. Львів і околиці; с. Ясенівка, Золочівський р-н (Rizun 1990); околиці Львова: Винниківський лісопарк (Rizun & Khrapov 2001; Rizun & Diedus 2016). — ур. Лиса гора: грабово-буковий ліс, культури сосни — 18 ос., 20.04–03.07.2013; природне заростання лісом — 2 ос., 20.05–19.06.2020. — Характерний вид букових лісів, у НПП перебуває на північно-східній межі ареалу.

38. \* *Carabus (Oreocarabus) glabratus* Paykull, 1790. — Європейсько-сибірський (температний), мезофільний сільвікол. — Львів і околиці, північні низини Галичини (Nowicki 1864, 1873; Łomnicki 1886, 1890); сс. Новосілки, Ясенівка, Золочівський р-н (Rizun 1990); ПЗ «Медобори»: ліси різних типів (Rizun 2004; Rizun & Kapeliukh 2005). — Звичайний у регіоні лісовий вид. — ур. Лиса гора: грабово-буковий ліс, культури сосни, лучний степ із заростанням — 35 ос., 20.04–03.07.2013; природне заростання лісом, культури сосни — 62 ос., 20.05–10.09.2020; ур. Біла гора: лучний степ, заростання сосною, культури сосни — 68 ос., 03.05–01.09.2018.

39. \* *Carabus (Oreocarabus) hortensis* Linnaeus, 1758. — Європейський (суббореальний), мезофільний сільвікол. — Львів і околиці (Nowicki 1864); північні низини Галичини (Nowicki 1873); Львів: Голоско (Łomnicki 1886, 1890); Золочів (Rybiński 1903); мішані та дрібнолистяні ліси Західного Поділля (Kuljanda 1978; Kuljanda & Petrusenko 1978); м. Львів і околиці; с. Чорнушовичі, Пустомитівський р-н (Rizun 1990). — Характерний вид соснових і мішаних лісів Розточчя, Західного і Малого Полісся. — ур. Говди: мішані лісові культури — 3 ос., 12.05–03.09.2018; ур. Біла гора: культури сосни — 3 ос., 24.06–01.09.2018.

40. \* *Carabus (Tachypus) cancellatus* Illiger, 1798. — Європейсько-сибірський (температний), мезофільний сільвікол-пратикол. — Львів і околиці, північні низини Галичини, Поділля (Nowicki 1864, 1873; Łomnicki 1886, 1890). — сс. Підлипці, Ясенівка, Золочівський р-н (Rizun 1990); ПЗ «Медобори»: різноманітні лісові та степові біотопи (Rizun 2004; Rizun & Kapeliukh 2005). — Звичайний у регіоні лісо-лучний вид. — ур. Лиса гора: культури сосни, лучний степ — 5 ос., 10.05–03.07.2013; природне заростання лісом, культури сосни, остепнена лука, лучний степ — 90 ос., 20.05–10.09.2020.

41. \* *Carabus (Tomocarabus) convexus* Fabricius, 1775. — Західно-палеарктичний (суббореальний), ксерофільний сільвікол-пратикол. — Львів (Nowicki 1864); північні низини Галичини; Поділля (Nowicki 1873); Львів і околиці (Łomnicki 1886, 1890); околиці Тернополя і Золочева (Rybiński 1903); ок. м. Броди; смт Глиняни, Золочівський р-н; с. Чорнушовичі, Пустомитівський р-н; м. Львів і околиці; м. Зборів і Монастирська, Тернопільська обл. (Rizun 1990); ПЗ «Медобори»: грабові, грабово-липово-ясеневі, буково-грабово-дубові ліси, сухі й свіжі грабові діброви (Rizun 2004; Rizun & Kapeliukh 2005). —

Відносно звичайний, хоча досить локально поширений вид. — ур. Лиса гора і Сипуха: соснові культури, степові ділянки, вапнякові відслонення — 5 ос., 20.04–03.07.2013; ур. Макітра: лучний степ — 2 ос., 15.05–15.06.2017; ур. Говди: мішані лісові культури, вапнякові відслонення — 8 ос., 12.05–03.09.2018; ур. Біла гора: культури сосни — 15 ос., 03.05–01.09.2018; ур. Цимбал: лучно-степові ділянки — звичайний, 09.05–01.08.2019 (Р. Панін).

(42). *Carabus (Hygrocarabus) variolosus* Fabricius, 1794. — Центрально-європейський (монтанний), гігрофіл. — Львів (Nowicki 1864); Поділля; околиці Львова — звичайний (Łomnicki 1886, 1890); м. Львів, 1981; с. Устечко, Заліщицький р-н, 1987 (Rizun 1990); околиці Львова: Винниківський лісопарк (Rizun & Diedus 2016). — Досить рідкісний і локально поширений у регіоні вид на північно-східній межі ареалу. Характерний вид берегів потоків і струмків у букових лісах; можливі знахідки в НПП. Включений до списку Резолюції 6 Бернської конвенції.

43. \* *Carabus (Chaetocarabus) intricatus* Linnaeus, 1761. — Європейський (неморальний), мезофільний сільвікол, сапроксилобіонт. — Поділля (Nowicki 1864); Поділля; Пеняки [Бродівський р-н] (Łomnicki 1886); Львів: єдина знахідка (Łomnicki 1890); Новосілки під Золочевом, буковий ліс (Lazorko 1938b); дубово-грабові ліси Західного Поділля (Kuljanda & Petrusenko 1978); м. Львів (Голоско); с. Прибинь, Перемишлянський р-н; с. Чорнушовичі, Пустомитівський р-н (Rizun 1990); ПЗ «Медобори»: суха грабова діброва; лісовий потік, грабово-липово-ясеневий ліс (Rizun 2004; Rizun & Kapeliukh 2005). — Рідкісний і локально поширений в НПП вид; знайдений у буковому лісі в окол. с. Голубиця, Бродівський р-н (Chronicles... 2018). Охороняється як регіонально рідкісний у Львівській області (Rare and threatened... 2013).

44. \* *Carabus (Megodontus) violaceus* Linnaeus, 1758. — Європейський (температний), мезофільний сільвікол-пратикол. — Подільські лучно-степові популяції виду відносять до ssp. *andrzejuscii* Fischer von Waldheim, 1823 [= *andrzejowskii* Fischer von Waldheim, 1820]. — Східно-європейсько-понтійський. — Поділля (Nowicki 1864); околиці Львова; типова місцевість — ок. Тернополя (Łomnicki 1890); околиці Львова: Клепарів, Знесіння, Кривчиці, Погулянка; смт Гримайлів [Тернопільська обл.] (Łomnicki 1891); від Золочева до Підволочиська, звичайний (Rybiński 1903). — ур. Макітра: лучний степ — 13 ос., 15.05–26.09.2017; ур. Макітра і Говди: вапнякові відслонення, соснові і мішані лісові культури — 18 ос., 12.05–03.09.2018; ур. Біла гора: лучний степ — 1 ос., 03.05–01.09.2018. — Загалом широко розповсюджений і звичайний у регіоні вид. Разом із цим, зібрані у 2017–2018 роках на степових ділянках і в прилеглих штучних лісонасадженнях особини належать до підвиду *C. v. andrzejuscii*, а в природних лісових біотопах вид нам не траплявся.

45. \* *Carabus (Procrustes) coriaceus* Linnaeus, 1758. — Європейський (неморальний), мезофільний сільвікол; східно-карпатські й західно-подільські популяції відносять до ssp. *rugifer* Kraatz, 1877 (Łomnicki 1894). — Львів (Nowicki 1864); північні низини Галичини (Nowicki 1873); Львів і околиці, звичайний; v. *rugifer* (Łomnicki 1886, 1890); околиці Золочева, Вороняки (Rybiński 1903); с. Новосілки, Золочівський р-н; с. Чорнушовичі, Пустомитівський р-н; м. Львів і околиці; м. Перемишляни; с. Нивиці, Радехівський р-н (Rizun 1990); ПЗ «Медобори»: степові ділянки, ліси різних типів (Rizun 2004; Rizun & Kapeliukh 2005). — Відносно звичайний вид. — ур. Лиса гора: грабово-буковий ліс, культури сосни, лучний степ із заростанням сосною — 13 ос., 20.04–03.07.2013; природне заростання лісом, культури сосни, остепнена лука, лучний степ — 17 ос., 20.05–10.09.2020; ур. Макітра: лучний степ — 1 ос., 15.05–15.06.2017; соснові культури — 19 ос., 12.05–03.09.2018; ур. Говди: мішані лісові культури — 31 ос., 12.05–03.09.2018; ур. Біла гора: лучний степ, заростання сосною, соснові культури — 12 ос., 03.05–01.09.2018.

Також із суміжних районів західного Волино-Поділля відомі ще 2 види роду. На Львівсько-Бережанському Опіллі в букових лісах локально поширений європейський монтанний вид *Carabus (Platycarabus) irregularis* Fabricius, 1792 ssp. *montandoni* Buysson, 1882 (Rizun 2003a; Panin 2009). На Західному Поділлі, з околиць Тернополя і Підволочиська був описаний ендемічний вид *Carabus (Trachycarabus) rybinskii* Reitter, 1896 [= *sibiricus* auct. nec Fischer von Waldheim, 1820, = *besseri* auct. nec Fischer von Waldheim, 1822, v. *rybinskii*]. В колекції ДПМ НАН України є 2 особини цього виду з околиць с. Супранівка, Підволочиський р-н, 1908 (Rizun 1990). Сучасні знахідки відсутні, вид вважається зниклим.

#### Рід *Cychnus* Fabricius, 1794

46. *Cychnus caraboides* (Linnaeus, 1758). — Європейський (температний), гігрофільний сільвікол. — Львів і околиці (Nowicki 1864; Łomnicki 1886); околиці Львова: Кривчиці, Чортова скеля, Зубра (Łomnicki 1890); Тернопіль (Кутківці), Плутив, Зарванія (Rybiński 1903); темнохвойні (? — авт.) ліси Західного Поділля (Kuljanda 1978; Kuljanda & Petrusenko 1978); Львів і околиці (Rizun 1990); Винниківський і Сихівський лісопарки (Rizun & Khrapov 2001; Rizun & Diedus 2016). — Характерний вид букових лісів Карпат і Волино-Поділля.

На Західному Поділлі також поширений балкансько-карпатський вид *Cychnus semigranosus* Palliardi, 1825; північна межа його ареалу проходить приблизно по лінії Підгайці — Гримайлів у Тернопільській області (Łomnicki 1891; Kuntze & Noskiewicz 1938; Rizun & Kapeliukh 2005).

## Висновки

На території та в районі розташування НПП «Північне Поділля» поширені 47 видів турунів з підродин Cicindelinae (5), Omophroninae (1), Nebriinae (11), Elaphrinae (6), Carabinae (24). З них лише 22 відомі за сучасними знахідками, 7 — за давніми літературними вказівками і колекційними матеріалами, 17 — поширені в прилеглих районах і можуть бути знайдені в НПП, а вказівка одного виду (*Calosoma sycophanta*) сумнівна, хоча його знахідки й не виключені в майбутньому. Ще 5 видів (*Calosoma denticolle*, *C. investigator*, *Carabus irregularis*, *C. rybinskii*, *Cychnus semigranosus*) відомі з суміжних районів західного Волино-Поділля, проте їхні найближчі локалітети досить віддалені від території НПП «Північне Поділля». Серед видів турунів, які відзначені або ймовірно поширені в НПП, 2 включені до Червоної книги України (*Carabus estreicheri*, *C. menetriesi*), 1 — до списку видів нового видання Червоної книги (*Carabus nitens*), 1 — до Резолюції 6 Бернської конвенції (*Carabus variolosus*) і 4 — до списку регіонально рідкісних видів Львівської області (*Carabus intricatus*, *C. clatratus*, *C. excellens*, *C. nitens*).

Дослідження угруповань турунів, які проводили у 2017–2020 рр. на лучно-степових ділянках НПП «Північне Поділля», вказують на тривожні тенденції змін їх різноманіття. Так, у 2018–2019 роках відзначене помітне зменшення чисельності своєрідних «подільських» степових видів турунів (*Carabus excellens*, *C. besseri*, *C. estreicheri*, *C. scabriusculus*, *C. violaceus andrzejuscii*). У 2020 р. на лучно-степових ділянках урочища Лиса гора взагалі не було зареєстровано жодного з цих видів, натомість траплялися характерні лісові види: *Carabus cancellatus*, *C. coriaceus*, *C. glabratus*.

Такі зміни в угрупованнях ентомофауни лучно-степових оселищ загрожують втратою їх еколого-біогеографічної своєрідності, яку підкреслювали ще дослідники австрійського й польського періодів (Kuntze & Noskiewicz 1938; etc.). Вони, безперечно, спричинені зменшенням площ і фрагментацією лучно-степових ділянок унаслідок господарської діяльності та штучного й спонтанного залісення. Проте, негативні тренди попередніх кількох років також очевидно пов'язані й з аномальними кліматичними умовами, що призводять до порушення життєвих циклів низки видів комах, адаптованих до умов континентального клімату, насамперед — зимового спокою й діпаузи.

## Подяки

Автор щиро вдячний: Р. Ю. Паніну — за товариство в польових дослідженнях, надані матеріали та допомогу у визначенні зборів; провідному науковому співробітнику Державного природознавчого музею НАН України В. Б. Різуни — за змістовні предметні консультації; науковим співробітникам НПП «Північне Поділля» П. М. Гринюку та Р. Ю. Юречку — за надання актуальної інформації.

## References

- Catalogue of Life: Carabidae*. <http://www.gbif.org/species/3792>
- Chronicles of nature of the "Pivnichne Podillia" National nature park*. 2018. Brody, Vol. 6: 1–354. [In Ukrainian]
- Coleoptera Poloniae*. <http://coleoptera.ksib.pl>
- Freude, H., K.-W. Harde, G. A. Lohse, B. Klausnitzer. 2004. *Die Käfer Mitteleuropas. Band 2. Adephaga 1. Carabidae (Laufkäfer)*. 2. (erweiterte) Auflage. Spectrum, Heidelberg, 1–522.
- Kanarsky, Yu. 2020. Principles of ecogeographical analysis of the entomofaunal complexes. *Constructive geography and cartography: state, problems, perspectives: International scientific and practical online conference (Lviv, 1–3 October 2020)*, Lviv, 212–216. [In Ukrainian]
- Kanarsky, Yu., R. Panin. 2017. Ecological and biogeographical aspects of the ground beetle (Coleoptera, Carabidae) community patterns in high-montane zone of Chornohora Mts (Ukrainian Carpathians). *Scientific principles of biodiversity conservation*, 8 (15), 1: 185–216. [In Ukrainian]
- Kuljanda, S. S. 1978. Distribution of Carabidae Beetles (Coleoptera, Carabidae) in Forests of the Western Podolia. *Vestnik zoologii*, (1): 55–57. [In Russian]
- Kuljanda, S.S., A.A. Petrusenko. 1978. Ecology-geographical Review of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) from the Western Podolia Forests. *Vestnik zoologii*, (3): 45–47. [In Russian]
- Kuntze, R. 1923. Nowe dla Polski i rzadsze chrząszcze z Podola. 1923. *Polske pismo entomologiczne*, 2(1): 30–35.

- Kuntze, R. 1936. Charakterystyka faunistyczna Łysej Góry pod Lackiem w powiecie złoczowskim. *Prace Komisji dla badań krawędzi Podola* Nr. 7. *Kosmos*, A, **61**: 109–136.
- Kuntze, R., J. Noskiewicz. 1938. Zarys zoogeografii polskiego Podola. *Prace Naukowe. Wydawnictwo Towarzystwa Naukowego we Lwowie*, Dz. **II**, **4**: 1–538.
- Lazorko, V. 1938a. The beetle fauna of the Lysa hora site in Zolochiv county. *Digest of Physiographical Commission, Lviv*, **7**: 3–11. [In Ukrainian]
- Lazorko, V. 1938b. Contribution to the beetle fauna of [West-Ukrainian] lands. *Digest of Physiographical Commission, Lviv*, **7**: 33–44. [In Ukrainian]
- Lazorko, V. 1963. *Materials to systematics and faunistics of the beetles of Ukraine*. Shevchenko Scientific Society, Vancouver, 1–200. [In Ukrainian]
- Lóbl, I., A. Smetana (Eds). 2003. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Volume 1. Archostemata – Myxophaga – Adephaga*. Apollo Books, Stenstrup, 1–820.
- Łomnicki, A. M. 1884. *Catalogus Coleopterorum Haliciae*. Leopoli, 1–43.
- Łomnicki, A. M. 1886. *Muzeum imienia Dzieduszyckich we Lwowie*. Dział I. Zoologiczny oddział zwierząt bezkręgowych. IV. Chrząszcze czyli Tęgoskrzydłe (Coleoptera). Lwów, 1–308.
- Łomnicki, A. M. 1890. Fauna Lwowa i okolicy. I. Chrząszcze (Coleoptera). (Tęgoskrzydłe). Cz. I. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*, Kraków, **25**: 141–217.
- Łomnicki, A. M. 1891. Wykaz chrząszczy nowych dla fauny Galicyi. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*, Kraków, **26**: 16–25.
- Łomnicki, J. 1894. Materialien zur Verbreitung der Carabinen in Galizien. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich*, Wienn, **43**: 335–348.
- Łomnicki, M. 1913. Wykaz chrząszczy czyli Tęgopokrywych (Coleoptera) ziem polskich (Catalogus coleopterorum Poloniae). *Kosmos*, **38**: 21–155.
- Nowicki, M. 1864. *Przyczynek do owadniczej fauny Galicyi*. Kraków, 1–47.
- Nowicki, M. 1873. Verzeichniss galizischer Käfer. In: *Beiträge zur Insektenfauna Galiziens*. Kraków, 7–52.
- Panin, R. Yu. 2009. New finds of the ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in west region of Ukraine. *Proceedings of the State Natural History Museum*, **25**: 299–300. [In Ukrainian]
- Physical and geographical zoning. 1993. *Geographical Encyclopedia of Ukraine*, Kyiv, **3**: 340–343. [In Ukrainian]
- Rare and threatened animal species of the Lviv region (Ukraine). 2013. Bashta, A.-T., Yu. Kanarsky, M. Kozlovsky (Eds). Liga-Press, Lviv, 1–224. [In Ukrainian]
- Red Data Book of Ukraine. Animal World*. 2009. Akimov, I.A. (Ed). Globalkonsalting, Kyiv, 1–600. [In Ukrainian]
- Rizun, V., D. Khrapov. 2001. On the study of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Lviv (Sykhiv and Vynnyky forest-parks). *Proceedings of the State Natural History Museum*, **16**: 103–108. [In Ukrainian]
- Rizun, V., Kapeliukh Y. 2005. Fauna of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) of Natural Reserve “Medobory”. *Scientific Bulletin of Uzhgorod University (Series Biology)*, **17**: 136–143. [In Ukrainian]
- Rizun, V. B. 1990. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the genera *Calosoma* Web., *Carabus* (L.), *Cychrus* F. *Catalogue of Museum Collections: Digest of scientific works*, Lvov, 137–166. [In Russian]
- Rizun, V. B. 1994. Catalogue of the ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of West Ukraine. 1. Genus *Cicindela* L. *West-Ukrainian zoological review*, Lviv, **1**: 16–28. [In Ukrainian]
- Rizun, V. B. 2003a. *Ground beetles of the Ukrainian Carpathians*. Lviv, 1–210. [In Ukrainian]
- Rizun, V. B. 2003b. Coleoptera of the West Volyn and Podolia. *Ecology and fauna of the soil invertebrates of the West Volyn and Podolia*, Naukova Dumka, Kyiv, 173–232. [In Russian]
- Rizun, V. B., V. I. Diedus. 2016. Ecological and biological features of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) communities in the Vynnyky forest-park of Lviv city. *Proceedings of the State Natural History Museum*, **32**: 129–136. [In Ukrainian]
- Rizun, V. B. 2004. Communities of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of oak forests in Western Podillia. *Proceedings of the State Natural History Museum*, **20**: 123–132. [In Ukrainian]
- Rybiński, M. 1903. Wykaz chrząszczy zebranych na Podolu galicyjskim przy szlaku kolejowym Złoczów–Podwoleczyska w latach 1884–1890. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*, Kraków, **37**: 57–175.
- Wierzejski, A. 1867. Zapiski z wycieczki podolskiej. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*, Kraków, **1**: 165–179.

# Rove beetle (Coleoptera: Staphylinidae) communities of the upper forest line of the Ukrainian Carpathians: structure and biotopic distribution (on the example of the Polonynskiy ridge)

Nelya Koval<sup>1</sup>, Sergii Glotov<sup>2</sup>, Vasyl Chumak<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Uzhanskyi National Nature Park (Velykyi Bereznyi, Ukraine)

<sup>2</sup> State Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine (Lviv, Ukraine)

<sup>3</sup> Uzhhorod National University (Uzhhorod, Ukraine)

## article info

### key words

rove beetles, Staphylinidae, Carpathians, upper forest line, faunal communities, domination structure, biotopic distribution

### correspondence to

N. Koval; Uzhanskyi National Nature Park; 7 Nezalezhnosti Street, Velykyi Bereznyi, 89000 Ukraine;  
Email: [nelya.koval@gmail.com](mailto:nelya.koval@gmail.com);  
orcid: 0000-0003-2786-1276

### article history

Submitted: 15.09.2021. Revised: 19.11.2021. Accepted: 20.11.2021

### cite as

Koval, N., S. Glotov, V. Chumak. 2021. Rove beetle (Coleoptera, Staphylinidae) communities of the upper forest line of the Ukrainian Carpathians: structure and biotopic distribution (on the example of the Polonynian ridge). *GEO&BIO*, 21: 196–210. [In Ukrainian, with English summary]

## abstract

The results of studies of species diversity, community structure, and biotopic distribution of rove beetles (Insecta: Coleoptera: Staphylinidae) at the upper forest line on the Yavirnyk and Stinka mountain ridges (Polonynskiy massif, Ukrainian Carpathians) are presented. As a result, 91 species of Staphylinidae belonging to 53 genera and 10 subfamilies were found. In particular, 71 species were found on Yavirnyk, and 69 species on Stinka. The largest number of species was noticed on meadows of both ridges: 48 species on Yavirnyk and 51 on Stinka. The lowest number of species was recorded in ecotones: 39 species on Yavirnyk and 40 on Stinka. The rove beetle dominant complex of the Yavirnyk ridge includes four species, including two eudominants — *Eusphalerum alpinum* and *Philonthus politus*, and two dominants — *Eusphalerum anale* and *Philonthus decorus*. The dominant complex of the Stinka ridge includes six species: three eudominants — *Eusphalerum alpinum*, *Ocypus macrocephalus*, and *Staphylinus erythroptery*, and three dominants in almost equal proportions — *Anotylus mutator*, *Dinothenarus fossor*, and *Philonthus decorus*. All indices of species richness and diversity of the rove beetle communities have higher values on the Stinka ridge, and they are the highest in forest biotopes of both mountain ridges, which indicates their high ecological quality and stability. This is also confirmed by the highest rate of originality of the species composition of Staphylinidae in these areas. The most similar in species composition are the rove beetle communities of meadows. The original fauna of rove beetles of Yavirnyk is represented by 25 species, and of Stinka by 19 species. Among the species of Staphylinidae, 18 occurred in all biotopes of the upper forest line, which is 19.8% of the total number of species found here. In terms of trophic specialization, predators that live in the forest floor, among remains of organic origin and in fungi predominate in all biotopes of the upper forest line (UFL). In terms of biotopic distribution, eurytopic species predominate.

© 2021 N. Koval, S. Glotov, V. Chumak; 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.

# Угруповання жуків-стафілінід (Coleoptera, Staphylinidae) верхньої межі лісу Українських Карпат: структура і біотопний розподіл (на прикладі Полонинського хребта)

Неля Коваль, Сергій Глотов, Василь Чумак

**Резюме.** Наведено результати досліджень видового різноманіття, структури угруповань та біотопного розподілу жуків-стафілінід (Coleoptera, Staphylinidae) на верхній межі лісу гірських масивів Явірник і Стінка (Полонинський хребет, Українські Карпати). У результаті проведених досліджень тут виявлено 91 вид жуків-стафілінід, що належать до 53 родів і 10 підродин: 71 вид — на хребті Явірник, а 69 — на хребті Стінка. Найбільшу кількість видів відмічено на луках-полонинах обох хребтів: на Явірнику — 48, на Стінці — 51 вид, а найменше — на екотонних ділянках: на Явірнику — 39, а на Стінці — 40 видів. У домінантний комплекс хребта Явірник входять 4 види — 2 еудомінанти: *Eusphalerum alpinum* і *Philonthus politus* та 2 домінанти: *Eusphalerum anale* та *Philonthus decorus*, а Стінки — 6 видів: 3 еудомінанти *Eusphalerum alpinum*, *Ocupus macrocephalus*, *Staphylinus erythropterus* і у майже рівних частках 3 домінанти: *Anotylus mutator*, *Dinothenarus fossor*, *Philonthus decorus*. Всі індекси видового багатства та різноманіття угруповань стафілінід мають вищі показники на хребті Стінка, і найвищі вони у лісових біотопах обох масивів, що вказує на їх високу екологічну якість і стабільність. Це підтверджує і найвищий показник оригінальності видового складу стафілінід на цих ділянках. Найбільш подібні за видовим складом угруповання жуків-стафілінід на полонинах. Оригінальна фауна жуків-стафілінід Явірника представлена 25 видами, а хребта Стінка — 19 видами. Серед видів стафілінід, які траплялись у всіх біотопах верхньої межі лісу — 18 видів, що становить 19,8 % від загальної кількості виявлених тут видів. За трофічною спеціалізацією у всіх біотопах ВМЛ переважають хижаки, які мешкають в підстилці, рештках органічного походження та грибах. За біотопною приуроченістю переважають евритопні види.

Ключові слова: жуки-стафілініди, Staphylinidae, Карпати, верхня межа лісу, фауністичні угруповання, структура домінування, біотопний розподіл.

Адреса для зв'язку: Н. П. Коваль; Ужанський національний природний парк; вул. Незалежності 7, смт Великий Березний, 89000 Україна; e-mail: nelya.kowal@gmail.com; orcid: 0000-0003-2786-1276

## Introduction

Rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) are one of the richest and most diverse families of beetles, which today include more than 63 000 species belonging to 3672 genera and 32 subfamilies (Klimaszewski *et al.* 2018). Representatives of the family are distributed in all natural areas of the planet, inhabit almost all terrestrial natural and anthropogenic biotopes, where they actively contribute to the functioning of biogeocoenoses. Larvae and imagoes of rove beetles inhabit the forest floor, plant and animal remains, animal excrements, fungi, and other substrates. Some specialized species live in deep caves or successfully co-exist with other animals, living in burrows of mammals, nests of birds and social insects. Most larvae and imagoes of rove beetles are non-specialized predators that feed on various invertebrates acting as natural regulators of their numbers. In addition, some members of the family are endoparasitoids of larvae and pupae of dipterous insects and sawflies (Tikhomirova 1973). The results of the study of rove beetle communities of such a special ecological system as the upper forest line are presented.

The upper forest line (UFL) was originally associated with the concept of ecotone, or the transition zone between different biotopes. Later, the concept of ecotone narrowed to the understanding of a junction zone, or a transition area between two or more different plant communities (Odum 1975). However, the UFL is an exceptionally complex ecological system that combines different types of biotopes that have been formed nearly under the same extreme conditions, as well as combines not only different physiographical and landscape systems, but also different living organisms that inhabit it (Stoyko 2004). Since Staphylinidae are one of the most numerous groups of faunal assemblages of various biotopes, and their ecology is poorly studied, in our work we tried to assess the state of such a complex natural ecosystem as the upper forest line through analysing the distribution of rove beetle communities in different types of its biotopes, as well as to show their structure through diversity

indices. Diversity indices can be used as environmental indicators or as ecosystem well-being indices (Megarran 1992). Additionally, due to the high ecological specialization, rove beetle communities can be used for bioindication assessment of the ecological state of ecosystems and of the significance of the impact of human factors on them (Bohac 1999).

## Material and Methods

The research was carried out at the upper forest line of the Polonynskyi massif of the Ukrainian Carpathians that includes the Stinka and Yavirnyk mountain ridges, which are part of the Uzhan-skyi National Nature Park (Uzhanskyi NNP). The Stinka ridge, with the highest peak Mount Stinska (1092 m asl), is the eastern spur of the Verkhovyna watershed ridge, located in the basin of the rivers Ulichka and Uzh, and stretches along the Ukrainian–Slovak state border. The Yavirnyk ridge, with the highest peak Mount Yavirnyk (1017 m asl), is located in the south-western part of the Uzhan-skyi NNP, on the watershed of the Uzh River's basin.

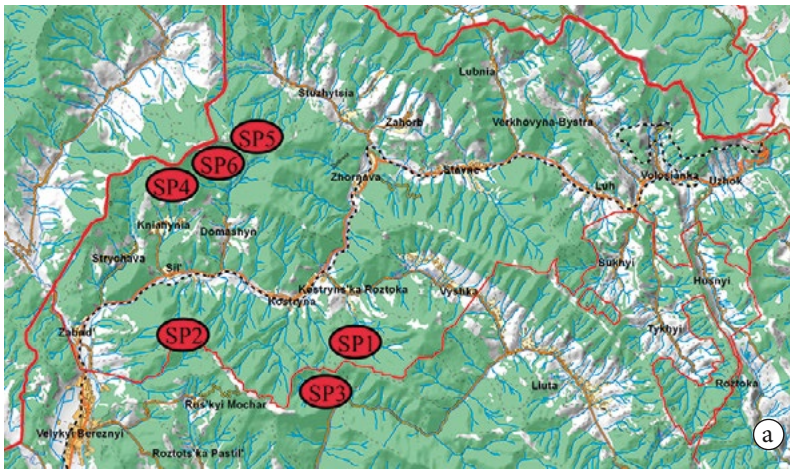
The upper forest line on these ridges is formed mainly by meadows of artificial origin, which are surrounded by beech forests of different ages with a permanent admixture of *Acer pseudoplatanus* (mostly over 150 years old) and *Sorbus aucuparia*. This is a typical variant of the beech forest line formed by beech (*Fagetum*), less frequently maple–beech (*Acereto-Fagetum*) and rowan–beech (*Sorbeto-Fagetum*) phytocoenoses (Stoyko, 2008). Such phytocoenoses are formed at a height above 900 m asl, in the high-altitude sub-band of mountain beeches, where the viability of *Fagus sylvatica* is reduced, which creates favourable coenotic conditions for the participation of other species — components of beech forests such as *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, and *Ulmus scabra*. The grass cover is dominated by eutrophic and mesotrophic species. Open areas of the ridges are represented mainly by mountain meadows, with rich grass vegetation and a significant admixture of shrubs *Vaccinium myrtillus* and *V. vitis-idaea*, as well as more or less represented inclusions of shrubs and pioneer trees, especially *Salix* spp., *Sorbus aucuparia*, *Betula pendula*, *Acer platanoides*, and, occasionally, *Alnus incana* and *Abies alba*.

The flora of the mountain meadows contains many species of plants that are specific for deciduous and coniferous forests, left over from the once dominant here but consolidated beech and spruce forests and krummholz, as well as those that penetrated the mountain meadows due to human economic activities (Malynovskyi & Bilonoha 2003). Such mountain meadows are secondary coenoses formed as a result of centuries-long pasture use. In addition, such open forest-free areas were often used as hayfields during the Soviet era. In particular, it happened on Yavirnyk. However, for several decades now, all economic activities have been suspended here, and thus a secondary overgrowth of meadows with woody and shrubby vegetation takes place (spontaneous sylvatization).

The state border between Ukraine and Slovakia runs along the Stinka ridge, which significantly complicates access to this territory, and the southern slope of the ridge is a protected area of the Uzhan-skyi NNP. This apparently resulted in a smaller, in comparison with Yavirnyk, anthropogenic transformation of the UFL. Due to the steep rocky slopes, this mountain ridge is characterized by a specific vegetation. It is also interesting in floristic and geobotanical terms, as it is part of the western border of distribution of many plant species of the Eastern Carpathians. In total, more than 150 species of vascular plants grow on the Ukrainian part of the Stinka ridge (Stoyko 2008). Sod grass phytocoenoses unfavourable for the natural regeneration of *Fagus sylvatica* are widespread in such meadows (Stoyko 2009). Ecotones, that is, transitional phytocoenoses between forests and forestless areas — mountain meadows, on both ridges are formed by shrubby–woody vegetation with *Sorbus aucuparia*, *Acer platanoides*, *Salix* spp., and thickets of various herbaceous plants, among which species of Umbelliferae and Poaceae, and *Carex* spp. predominate.

In order to study the biotopic and spatial distribution of Staphylinidae of the UFL of the Polonyn-skyi massif, one stationary sampling plot was organized on each mountain ridges — Yavirnyk and Stinka. In turn, each sampling plot included three study sites in biotopes common for the UFL: forest, mountain meadow, and ecotone (Fig. 1).





**Fig. 1.** Location map of the study sites at the UFL of the Yavirnyk and Stinka ridges: *a* — general map of the research area; *b* — location details of the study sites on the Yavirnyk ridge; *c* — location details of the study sites on the of Stinka ridge.

Legend: SP1 — forest (Yavirnyk ridge); SP2 — mountain meadow (Yavirnyk ridge); SP3 — ecotone (Yavirnyk ridge); SP4 — forest (Stinka ridge); SP5 — mountain meadow (Stinka ridge); SP6 — ecotone (Stinka ridge).

**Рис. 1.** Схема розташування дослідних ділянок на ВМЛ хребтів Явірник і Стінка: *a* — загальна схема району досліджень, *b* — деталі розташування пробних ділянок на хребті Явірник, *c* — деталі розташування пробних ділянок на хребті Стінка.

Позначення: ПП1 — ліс (хребет Явірник); ПП2 — полонина (хребет Явірник); ПП3 — екотон (хребет Явірник); ПП4 — ліс (хребет Стінка); ПП5 — полонина (хребет Стінка); ПП6 — екотон (хребет Стінка).

The material was collected with the help of soil and combined traps (Fig. 2). The soil trap was a funnel-shaped trap (similar to the Barber trap) with a diameter of 16 cm, while the combined trap was a combination of a funnel-shaped and a window trap consisting of a yellow plastic funnel with a diameter of 60 cm, to which two transparent organic glass plates are fixed perpendicularly.

The funnel was fixed to two vertical supports at a height of 1 m above the ground and filled with 5% formaldehyde solution. Both types of traps were located three by three in random order, at a distance of about 10 metres from each other, in each section of the respective biotope. In total, 36 traps



**Fig. 2.** Combined trap (a combination of yellow funnel-shaped and window traps) and soil funnel-shaped trap (analogue of the Barber trap) installed in the ecotone of the Yavirnyk ridge.

**Рис. 2.** Комбінована (комбінація жовтої лійковидної та віконної пасток) та ґрунтова лійковидна (аналог пастки Барбера) пастки, встановлені в екотоні хребта Явірник.

were installed (18 on each ridge). Removal of the material was carried out every 10–14 days. The traps were exposed from 15 April to 30 October in 2018–2019. The collected material was preserved in 70% ethanol solution.

The analysis of the taxonomic composition and structure of rove beetle communities of the UFL of the Polonynskiy massif is based on the study of 5839 specimens of Staphylinidae.

To analyse the dominance structure of communities, O. Renkonen's scheme with changes was adopted (Rizun 2003), according to which eudominants of the communities include species whose part exceeds 10% of the total number of individuals, dominants — 6–10%, subdominants — 2–5%, recedents — 1–2%, and sub-recedents — less than 1%.

Several indices were used to assess the main aspects of diversity of rove beetle communities, namely the Margalef index and the Menchinique index to assess species richness, and the dominance indices — the Simpson index and the alternative Berger–Parker index — to assess the complexity of the communities. Additionally, the Shannon index and its alternative — the Brillouin index — were used as a generalized measure of diversity that takes into account both the number of species and the equality between them by their numbers.

Statistical data processing was performed using the program Past 4.03. To compare the communities, the Chekanovsky–Sørensen similarity index was used (Pesenko 1982).

To study the biotopic distribution of rove beetles of the Polonynskiy massif, one stationary sampling plot was installed on each the Yavirnyk and Stinka ridges, which included three study sites in biotopes common for the UFL: forest, mountain meadow, and ecotone (Fig. 3).

Below is given a brief description of the six sampling plots, where SP1, SP2, and SP3 are study sites of the sampling plot on Yavirnyk, and SP4, SP5, and SP6 are study sites within the sampling plot on Stinka.

SP1 (48.902609° N, 22.556894° E; 997 m asl) (Fig. 3a) — a section of maple–beech forest on the north-eastern slope of the Yavirnyk ridge with a steepness of 20–35°. Formation: beech forests (*Fagetea sylvaticae*), subformation: maple–beech forests (*Acereto pseudoplatanae-Fageta*), association: *Acereto (pseudoplatani)–Fagetum (sylvaticae) dentariosum (bulbiferae)*. This phytocoenosis is formed on brown earth, rocky soils, with a forest stand density of 0.6–0.7, bonitet II. Natural regeneration is dominated by *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus*; *Sorbus aucuparia* and *Acer platanoides* occur



**Fig. 3.** Typical biotopes of the UFL studied by the authors: *a*—Yavirnyk ridge, beech–maple forest (SP1), *b* — Yavirnyk ridge, mountain meadow (SP2), *c* — Yavirnyk ridge, section of ecotone (SP3), *d* — Stinka ridge, beech forest with *Aceretum lunariosum* (SP4), *e* — Stinka ridge, section of mountain meadow (SP5), *f* — Stinka ridge, section of ecotone (SP6).

**Рис. 3.** Типові біотопи ВМЛ, досліджені авторами: *a* — хребет Явірник, буково-яворовий ліс (ПП1), *b* — хребет Явірник, ділянка полонина (ПП2), *c* — хребет Явірник, ділянка екотону (ПП3), *d* — хребет Стінка, букова яворина лунарієва (ПП4), *e* — хребет Стінка, ділянка полонина (ПП5), *f* — хребет Стінка, ділянка екотону (ПП6).

(Stoyko 2008). Due to the lack of anthropogenic impact (protected zone of the Uzhanskyi NNP), the natural state of the forest is well preserved. A significant amount of dead wood and broken branches and trees with tinder fungus has been noted. The following nemoral species are specific for the grass cover: *Dentaria bulbifera*, *Galium odoratum*, *Athyrium filix-femina*, *Circea alpina*, *Carex sp.*, and others.

SP2 (48.904999° N, 22.554423° E; 1012 m asl) (Fig. 3b) — a mountain meadow on the Yavirnyk ridge formed by characteristic plant associations: *Nardetum campanulosum abietinae* and *Poetum Chaixii scorzonerosum* (Stoyko 2008), which alternate with thickets of *Vaccinium myrtillus* and, in a smaller admixture, with *V. vitis-idaea*. The mountain meadow is noticeably overgrown with shrubs of *Salix silesiaca* and *Sorbus aucuparia*.

SP3 (48.902447° N, 22.536894° E; 1010 m asl) (Fig. 3c) — an ecotone area on the Yavirnyk ridge formed on the border of the forest by shrubs of *Salix* and *Sorbus aucuparia* and undergrowth of *Acer platanoides*, which gradually turns into thickets of herbaceous plants, among which various *Apiaceae* and *Poaceae* predominate.

SP4 (49.003737° N, 22.536894° E; 957 m asl) (Fig. 3d) — a section of forest on the south-western steep rocky slope of the Stinka ridge. Formation: beech forests (*Fagetea sylvaticae*), subformation: maple-beech forests (*Acereto pseudoplatanae-Fageta*), association: *Acereto (pseudoplatani)-Fagetum (sylvaticae) lunariosum (redivivae)*. This area is characterized by a significant number of fallen rotten trees with tinder fungus, cluttered with broken branches, hollow and dead standing trees. There is an outcrop of rocks, in some places very massive.

SP5 (49.004997° N, 22.541035° E; 961 m asl) (Fig. 3e) — a mountain meadow on the Stinka ridge; the herbaceous phytocoenoses here are represented by the association *Achylleo strictae-Calamagrostietum arundinaceae* and monodominant thickets of *Vaccinium myrtillus* and *Vaccinium vitis-idaea*. There is a number of rare and Carpathian endemic plants: *Carlina acaulis*, *Centaurea nigriceps*, *Senecio carpathicus*, *Silene nutans*, *Gladiolus imbricatus*, and *Gentiana asclepiadea* (Stoyko 2008). The mountain meadow here is intensively overgrown with various pioneer trees: *Sorbus aucuparia*, *Salix*, *Acer pseudoplatanus*, *Betula pendula*, and in some places *Abies alba*.

SP6 (49.004919° N, 22.540863° E; 949 m asl) (Fig. 3f) — an ecotone area on the Stinka ridge. Similarly to Yavirnyk, the forest border turns into a strip of shrubs of *Acer platanoides*, *Sorbus aucuparia*, and *Salix aurita*, and solitary trees of *Betula pendula* and *Abies alba*. On the ground are many broken branches and rotten trees.

The systematic and taxonomic structure, as well as the names of the Staphylinidae taxa are conventional and are given according to the 'Catalogue of Palaearctic Beetles' (Schülke & Smetana 2015). The names of plants and phytocoenoses are given according to S. M. Stoyko and colleagues (Stoyko *et al.* 2008).

## Results and Discussion

As a result of the conducted research, a total of 5836 individuals of 91 species, belonging to 53 genera and 10 subfamilies of the Staphylinidae family, were collected on the UFL of the Polonynskyi massif. Among them are 34 species of the Staphylininae subfamily, 24 of Aleocharinae, 14 of Tachyporinae, 6 of Omaliinae, 4 of Oxytelinae, 3 of Paederinae, and 2 species of Scaphidiinae, and 2 species of Proteininae.

Almost the same number of species has been noted on both mountain ridges: 71 on Yavirnyk, and 69 on Stinka. However, on the Yavirnyk ridge, there were almost three times as many individuals collected — 4126 against 1710 on the Stinka ridge.

Based on the detailed analysis of the obtained data, an attempt was made to study the dominance structure of the rove beetle communities of the meadow, ecotone, and forest biotopes of the UFL of the Yavirnyk and Stinka ridges.

## Staphylinidae communities of the Yavirnyk ridge

On the Yavirnyk ridge, 4126 specimens of rove beetles belonging to 71 species and 45 genera were collected and identified (Table 1).

The dominant Staphylinidae complex of the UFL of Yavirnyk is formed by three species: the eudominant *Eusphalerum alpinum* (61.29%) and the dominants *Eusphalerum anale* (7.80%) and *Philonthus politus* (5.89%). Most specimens of these species were collected in summer with yellow combined traps installed on the mountain meadow. The high share of the antophagous species *Eusphalerum alpinum* in the collection can be apparently explained by their high number in meadow biotopes during the mass flowering of herbaceous plants, pollen and parts of flowers of which they feed on, as well as by the significant attractiveness of the yellow combined traps and their active migratory ability while flying between flowers. The subdominant group included *Philonthus decorus* (4.60%), *Ocypus macrocephalus* (3.34%) and *Philonthus punctus* (2.81%). Recedents here were *Drusilla canaliculata* (1.91%), *Ocypus tenebricosus* (1.58%), *Anotylus mutator* (1.51%), *Eusphalerum atrum* (1.38%) and *Aleochara brevipennis* (1.07%). Sixty species are sub-recedents, which is 7.66% of the total number of the Staphylinidae specimens collected in this area. Among them, 13 species, which are known from isolated finds, were found only on Yavirnyk: *Aloconota sulcifrons*, *Amischa analis*, *Dacrila fallax*, *Homalota plana*, *Mycetoporus mulsanti*, *Phloeocharis subtilissima*, *Scaphisoma agaricinum*, *Tachinus sibiricus*, *Tachyporus hypnorum*, *T. abdominalis*, *Tasgius pedator*, *Velleius dilatatus*, and *Xantholinus elegans*. Among the identified species, *Velleius dilatatus* is rare and is listed in the Red Book of the Ukrainian Carpathians as ‘vulnerable’ (VU). *Xantholinus azuganus* is a Carpathian endemic, and *Plataraea elegans* is listed for the first time for the fauna of Ukraine.

**Table 1. Species composition and dominance structure of rove beetle communities (Coleoptera, Staphylinidae) in the study sites of the Polonynskiy massif**

**Таблиця 1. Видовий склад і структура домінування угруповань стафілінід (Coleoptera, Staphylinidae) на дослідних ділянках ВМЛ Полонинського хребта**

Species	Yavirnyk								Stinka							
	forest		meadow		ecotone		Total		forest		meadow		ecotone		Total	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
<i>Abemus chloropterus</i>	–	–	1	0.07	–	–	1	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Acrotona troglodytes</i>	–	–	–	–	2	0.13	2	0.05	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Aleochara brevipennis</i>	25	2.01	3	0.22	16	1.05	44	1.07	5	1.17	5	0.63	1	0.2	11	0.64
<i>Aloconota sulcifrons</i>	1	0.08	–	–	–	–	1	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Amischa analis</i>	1	0.08	–	–	–	–	1	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Anotylus insectatus</i>	–	–	–	–	3	0.2	3	0.07	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Anotylus mutator</i>	11	0.88	6	0.44	4	0.26	21	1.51	33	7.75	39	4.93	40	8.11	112	6.55
<i>Anotylus tetracariniatus</i>	2	0.16	–	–	3	0.2	5	0.12	–	–	–	–	1	0.2	1	0.06
<i>Atheta crassicornis</i>	–	–	9	0.66	2	0.13	11	0.27	2	0.47	–	–	10	–	12	0.12
<i>Atheta occulta</i>	–	–	6	0.44	3	0.2	9	0.22	1	0.47	2	0.25	4	0.81	7	0.47
<i>Atheta vaga</i>	2	0.16	1	0.07	–	–	3	0.07	–	–	1	0.13	–	–	1	0.06
<i>Athrobitum atrocephalum</i>	2	0.16	11	0.81	–	–	13	0.29	–	–	18	2.28	–	–	18	1.05
<i>Bisnius fimetarius</i>	–	–	3	0.22	–	–	3	0.07	1	0.23	–	–	–	–	1	0.06
<i>Dacrila fallax</i>	1	0.08	–	–	–	–	1	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Dinothenarus fossor</i>	1	0.08	28	2.06	5	0.33	34	0.82	7	1.64	64	8.09	48	9.74	119	6.96
<i>Drusilla canaliculata</i>	1	0.08	69	5.08	9	0.59	79	1.91	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Eusphalerum alpinum*</i>	677	54.47	976	71.87	876	57.44	2529	61.29	28	6.57	236	29.84	36	7.3	300	17.54
<i>Eusphalerum anale</i>	65	5.23	17	1.25	240	15.74	322	7.8	1	0.23	4	0.51	–	–	5	0.29
<i>Eusphalerum atrum</i>	47	3.78	–	–	10	0.66	57	1.38	5	1.17	13	1.64	4	0.81	22	1.29
<i>Heterothops dissimilis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0.23	–	–	–	–	1	0.06
<i>Ilyobates mech</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0.13	–	–	1	0.06
<i>Homalota plana</i>	1	0.08	–	–	–	–	1	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ilyobates merkli</i>	–	–	11	0.81	6	0.39	17	0.41	5	1.17	6	0.76	–	–	11	0.64
<i>Ilyobates nidricollis</i>	1	0.08	10	0.74	2	0.13	13	0.32	1	0.23	2	0.25	1	0.2	4	0.23
<i>Ischnosoma longicorne</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0.13	–	–	1	0.06
<i>Lathrobium geminum</i>	2	0.16	–	–	–	–	2	0.05	–	–	3	0.38	2	0.41	5	0.29
<i>Leptacinus sulcifrons</i>	–	–	1	0.07	–	–	1	0.02	–	–	1	0.13	1	0.2	2	0.12
<i>Liogluta longiuscula</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0.23	–	–	–	–	1	0.06
<i>Liogluta pagana</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0.23	–	–	–	–	1	0.06

Species	Yavirnyk								Stinka							
	forest		meadow		ecotone		Total		forest		meadow		ecotone		Total	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
<i>Liogluta microptera</i>	17	1.37	9	0.66	4	0.26	30	0.73	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Liogluta nitidula</i>	5	0.4	1	0.07	2	0.13	8	0.19	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lordithon lunulatus</i>	-	-	3	0.22	3	0.2	6	0.15	-	-	1	0.13	8	1.62	9	0.53
<i>Metopsia similis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	0.51	-	-	4	0.23
<i>Mycetoporus bauduieri</i>	1	0.08	1	0.07	2	0.13	4	0.1	2	0.47	2	0.25	1	0.2	5	0.29
<i>Mycetoporus longulus</i>	-	-	1	0.07	4	0.26	5	0.12	-	-	1	0.13	-	-	1	0.06
<i>Mycetoporus mulsanti</i>	-	-	-	-	1	0.07	1	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mycetoporus splendens</i>	-	-	3	0.22	1	0.07	4	0.1	3	0.7	-	-	-	-	3	0.18
<i>Mocyta fungi</i>	2	0.16	-	-	-	-	2	0.05	-	-	-	-	2	0.41	2	0.12
<i>Ocypus fulvipennis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.13	1	0.2	2	0.12
<i>Ocypus fuscatus</i>	29	2.33	18	1.33	91	5.97	138	3.34	108	25.35	27	3.41	147	29.82	282	16.49
<i>Ocypus macrocephalus</i>	29	2.33	18	1.33	91	5.97	138	3.34	108	25.35	27	3.41	147	29.82	282	16.49
<i>Ocypus nitens*</i>	1	0.08	7	0.52	20	1.31	28	0.68	-	-	6	0.76	3	0.61	9	0.53
<i>Ocypus ophthalmicus*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.2	1	0.06
<i>Ocypus picipenis*</i>	-	-	1	0.07	1	0.07	2	0.05	-	-	2	0.25	1	0.2	3	0.18
<i>Ocypus tenebricosus</i>	14	1.13	34	2.5	17	1.11	65	1.58	18	4.23	26	3.29	11	2.23	55	3.22
<i>Olophrum assimile</i>	1	0.08	4	0.29	2	0.13	7	0.17	-	-	1	0.13	1	0.2	2	0.12
<i>Omalius rivulare</i>	1	0.08	-	-	-	-	1	0.02	1	0.23	-	-	-	-	1	0.06
<i>Ontholestes murinus</i>	1	0.08	1	0.07	-	-	2	0.05	-	-	1	0.13	-	-	1	0.06
<i>Othius punctulatus</i>	5	0.4	2	0.15	2	0.13	9	0.22	6	1.41	4	0.51	1	0.2	11	0.64
<i>Oxypoda vittata</i>	-	-	-	-	2	0.13	2	0.05	1	0.23	-	-	7	1.42	8	0.47
<i>Oxyporus maxillosus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	10	2.35	-	-	-	-	10	0.58
<i>Oxytelus sculptus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.23	2	0.25	-	-	3	0.18
<i>Paederus schoenherri</i>	-	-	9	0.66	-	-	9	0.22	2	0.47	18	2.28	4	0.81	24	1.4
<i>Parabolitobius formosus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0.7	-	-	-	-	3	0.18
<i>Pella limbata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	8	1.88	2	0.25	-	-	10	0.58
<i>Pella lugens</i>	4	0.32	-	-	-	-	4	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Philonthus decorus</i>	69	5.55	3	0.22	118	7.74	190	4.6	6	1.41	59	7.46	25	5.07	90	5.26
<i>Philonthus politus</i>	212	17.06	6	0.44	25	1.64	243	5.89	25	5.87	32	4.05	7	1.42	64	3.74
<i>Philonthus punctus*</i>	13	1.05	2	0.15	25	1.64	40	2.81	4	0.94	5	0.63	10	2.03	19	1.11
<i>Philonthus tenuicornis</i>	-	-	3	0.22	-	-	3	0.07	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phloeocharis subtilissima</i>	1	0.08	-	-	-	-	1	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plataraea brunnea</i>	3	0.24	2	0.15	-	-	5	0.12	-	-	1	0.13	1	0.2	2	0.12
<i>Plataraea elegans</i>	-	-	4	0.29	-	-	4	0.1	2	0.47	1	0.13	5	1.01	8	0.47
<i>Platydracus fulvipes</i>	1	0.08	38	2.8	2	0.13	41	0.99	6	1.41	8	1.01	-	-	14	0.82
<i>Platydracus stercorarius*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	0.63	-	-	5	0.29
<i>Proteinus brachypterus</i>	1	0.08	2	0.15	-	-	3	0.07	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quedius boops*</i>	1	0.08	-	-	-	-	1	0.02	10	2.35	-	-	1	0.2	11	0.64
<i>Quedius fuliginosus</i>	4	0.32	1	0.07	1	0.07	6	0.15	12	2.82	12	1.52	7	1.42	31	1.81
<i>Quedius maurus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.23	1	0.13	-	-	2	0.12
<i>Quedius mesomelius*</i>	4	0.32	2	0.15	1	0.07	7	0.17	27	6.34	5	0.63	10	2.03	42	2.46
<i>Quedius paradisiensis</i>	4	0.32	21	1.55	10	0.66	35	0.85	17	3.99	16	2.02	18	3.65	51	2.98
<i>Rugilus rufipes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	4	0.94	1	0.13	-	-	5	0.29
<i>Scaphidium quadrimaculatum</i>	1	0.08	-	-	-	-	1	0.02	1	0.23	-	-	-	-	1	0.06
<i>Schaphisoma agaricinum</i>	-	-	1	0.07	-	-	1	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Schistoglossa drusilloides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.2	1	0.06
<i>Sepedophilus immaculatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.13	-	-	1	0.06
<i>Sepedophilus marshami</i>	2	0.16	-	-	-	-	2	0.05	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Staphylinus caesareus*</i>	1	-	16	1.18	1	0.07	18	0.44	12	2.82	34	4.3	15	3.04	61	3.57
<i>Staphylinus erythropterus*</i>	1	0.08	2	0.15	7	0.46	10	0.24	43	10.09	94	11.88	46	9.33	183	10.7
<i>Tachinus elongatus</i>	1	0.08	-	-	-	-	1	0.02	-	-	-	-	4	0.81	4	0.23
<i>Tachinus humeralis*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.23	-	-	1	0.2	2	0.12
<i>Tachyporus hypnorum</i>	-	-	1	0.07	-	-	1	0.02	-	-	1	0.13	-	-	1	0.06
<i>Tasgius pedator*</i>	-	-	1	0.07	-	-	1	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tachinus sibiricus</i>	1	0.08	-	-	-	-	1	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tachyporus abdominalis</i>	-	-	1	0.07	-	-	1	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tasgius melanarius*</i>	-	-	4	0.29	-	-	4	0.1	-	-	2	0.25	5	1.01	7	0.41
<i>Velleius dilatatus</i>	-	-	-	-	1	0.07	1	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Xantholinus azuganus*</i>	2	0.16	-	-	-	-	2	0.05	-	-	1	0.13	-	-	1	0.06
<i>Xantholinus elegans</i>	-	-	-	-	1	0.07	1	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Xantholinus longiventris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0.25	-	-	2	0.12
<i>Xantholinus tricolor</i>	-	-	2	0.15	-	-	2	0.05	-	-	11	1.39	-	-	11	0.64
Total	1243	100	1358	100	1525	100	4126	100	426	100	791	100	493	100	1710	100

\* Species represented by nominative subspecies.

In the forest biotope of the Yavirnyk ridge (SP1), 1243 specimens of Staphylinidae belonging to 46 species and 32 genera were collected. Eurytopic species dominate in forest biotopes. Among them are two eudominants — *Eusphalerum alpinum* (54.47%) and *Philonthus politus* (17.06%), and two dominants — *Eusphalerum anale* (5.23%) and *Philonthus decorus* (5.55%). Among the subdominants, a significant share has the species *Eusphalerum atrum* (3.78%). In addition, *Ocypus macrocephalus* (2.33%) and *Aleochara brevipennis* (2.01%) are subdominates here. Recedents are *Liogluta microp-tera* (1.37%), *Ocypus tenebricosus* (1.13%) and *Philonthus punctus* (1.05%). The remaining 35 species (6.03%) are sub-recedents. *Aloconota sulcifrons*, *Amischa analis*, *Dacrila fallax*, *Homalota plana*, *Pella lugens*, *Phloeocharis subtilissima*, *Sepedophilus marshami*, and *Tachinus sibiricus* occurred only in the forest of Yavirnyk.

In the meadow biotope of the Yavirnyk ridge (SP2), 1358 specimens of 48 species and 30 genera of Staphylinidae were collected. The dominance structure of the meadow rove beetle communities is as follows: one eudominant — *Eusphalerum alpinum* (71.87%); one dominant — *Drusilla canalicu-lata* (5.08%); three subdominants — *Platydracus fulvipes* (2.80%), *Ocypus tenebricosus* (2.50%), and *Dinothenarus fossor* (2.06%); four recedents — *Quedius paradisianus* (1.55%), *Ocypus macrocephalus* (1.33%), *Eusphalerum anale* (1.25%) and *Staphylinus caesareus* (1.18 %). The sub-recedents include 39 species (9.57%). Among the identified species, *Abemus chloropterus*, *Philonthus tenuicornis*, *Scaphisoma agaricinum*, *Tachyporus abdominalis*, and *Tasgius pedator* occurred only in the meadow of Yavirnyk.

In the ecotone biotope of the Yavirnyk ridge (SP3), 1525 specimens were collected belonging to 39 species of 20 genera. The dominant group here was formed by two eudominants — *Eusphalerum alpinum* (54.44%) and *Eusphalerum anale* (15.74%), and one dominant — *Philonthus decorus* (7.74%). There are no subdominants, and five species belong to the recedents: *Philonthus punctus* and *P. politus* (1.64% each), *Ocypus nitens* (1.31%), *O. tenebricosus* (1.11%), and *Aleochara brevipennis* (1.05%). The other 30 species were sub-recedents in the ecotones of Yavirnyk, which together make up 6.36% of the total number of Staphylinidae specimens collected here. *Acrotona troglodytes*, *Anotylus insecatus*, *Mycetoporus mulsanti*, *Velleius dilatatus*, and *Xantholinus elegans* were found only in the ecotone bio-tope of Yavirnyk.

### **Staphylinidae communities of the Stinka ridge**

On the Stinka ridge, 1710 specimens of Staphylinidae belonging to 69 species and 51 genera were collected and identified (Table 1).

The dominant rove beetle complex of the Stinka ridge is formed by six species, including three eu-dominants — *Eusphalerum alpinum* (17.54%), *Ocypus macrocephalus* (16.49%), and *Staphylinus eryth-ropterus* (10.70%); three dominants — *Dinothenarus fossor* (6.96%), *Anotylus mutator* (6.55%), and *Philonthus decorus* (5.26%); five subdominants — *Philonthus politus* (3.74%), *Staphylinus caesareus* (3.57%), *Ocypus tenebricosus* (3.22%), *Quedius paradisianus* (2.98%), and *Q. mesomelius* (2.46%); five recedents — *Quedius fuliginosus* (1.81%), *Paederus schoenherri* (1.40%), *Eusphalerum atrum* (1.29%), *Philonthus punctus* (1.11%) and *Athrobium atrocephalum* (1.05%); and 52 sub-recedents that make up 8.89% of the total number of Staphylinidae specimens collected on Stinka. Among them are eight species that were found only on Stinka where they occurred in single specimens: *Heterothops dissimilis*, *Ilyobates mech*, *Ischnosoma longicorne*, *Liogluta longiuscula*, *Liogluta pagana*, *Ocypus ophthalmicus*, *Schistoglossa drusilloides*, and *Sepedophilus immacula*.

In the forest biotope of the Stinka ridge (SP4), 426 specimens of rove beetles belonging to 40 species and 26 genera were collected. The dominant component here is formed by two eudominants — *Ocypus macrocephalus* (25.35%) and *Staphylinus erythropterus* (10.09%); four dominants — *Anotylus mutator* (7.75%), *Eusphalerum alpinum* (6.57%), *Quedius mesomelius* (6.34%), and *Philonthus politus* (5.87%); six subdominants: *Philonthus politus* (5.87%), *Ocypus tenebricosus* (4.23%), *Quedius rar-adisianus* (3.99%), *Staphylinus caesareus* (2.82%), *Quedius boops*, and *Oxyporus maxillosus* (2.35%

each); seven recedents — *Pella limbata* (1.88%), *Dinothenarus fossor* (1.64%), *Philonthus decorus*, *Othius punctulatus* and *Platydracus fulvipes* (1.41% each), *Aleochara brevipennis* and *Eusphalerum atrium* (1.17% each); and 21 sub-recedents that make up 8.22% of the total number of the Staphylinidae specimens collected in the forest biotope of Stinka. *Heterothops dissimilis*, *Liogluta longiuscula*, *Liogluta pagana*, *Metopsia similis*, *Oxyporus maxillosus*, *Oxytelus sculptus*, and *Parabolitobius formosus* were found only in the forest of Stinka.

In the meadow biotope of the Stinka ridge (SP5), 791 specimens of 51 species belonging to 30 genera were collected, which is the highest among all study sites. The dominant group consists of four species, including two eudominants — *Eusphalerum alpinum* (29.84%) and *Staphylinus erythropterus* (11.88%), and two dominants — *Dinothenarus fossor* (8.09%) and *Philonthus decorus* (7.46%). Subdominants include eight species: *Anotylus mutator* (4.93%), *Staphylinus caesareus* (4.30%), *Philonthus politus* (4.05%), *Ocypus macrocephalus* (3.41%), *O. tenebricosus* (3.29%), *Athrobium atrocephalum* and *Paederus schoenherri* (2.28% each), and *Quedius paradisianus* (2.02%). Recedents are three species: *Eusphalerum atrum* (1.64%), *Quedius fuliginosus* (1.52%), *Xantholinus tricolor* (1.39%), and *Platydracus fulvipes* (1.01%). There are 35 species of sub-recedents in the meadows of Stinka, which together make up 9.10% of the total number of specimens collected. The original component of the rove beetle fauna of the meadow of Stinka includes five species: *Ilyobates mech*, *Ischnosoma longicorne*, *Platydracus stercorarius*, *Sepedophilus immaculatus*, and *Xantholinus longiventris*.

In the ecotone biotope of the Stinka ridge (SP6), 493 specimens of Staphylinidae belonging to 40 species of 22 families were collected. The dominant component is formed here by one eudominant species — *Ocypus macrocephalus*, which makes up almost a third (29.82%) of all rove beetles collected here. There are also five dominants: *Dinothenarus fossor* (9.74%), *Staphylinus erythropterus* (9.33%), *Anotylus mutator* (8.11%), *Eusphalerum alpinum* (7.30%) and *Philonthus decorus* (5.07%). Subdominants include five species: *Quedius paradisianus* (3.65%), *Staphylinus caesareus* (3.04%), *Ocypus tenebricosus* (2.23%), *Quedius mesomelius* and *Philonthus punctus* (2.03% each). Recedents in the ecotones of Stinka are six species: *Lordithon lunulatus* (1.62%), *Oxypoda vittata*, *Quedius fuliginosus* and *Philonthus politus* (1.42% each), *Plataraea elegans* and *Tasgius melanarius* (1.01% each). The sub-recedents include 22 species that make up 5.68% of the total number of the Staphylinidae specimens collected in the ecotones of Stinka. Two species of rove beetles occurred only in the ecotone of Stinka: *Ocypus ophthalmicus* and *Schistoglossa drusilloides*.

As a result of comparing species richness and diversity indices of the rove beetle communities of the Yavirnyk and Stinka ridges (Table 2) it was found that their values are higher in the Stinka ridge. However, the Simpson index is much higher for Yavirnyk, which is related to the significant degree of dominance of three species: *Philonthus politus*, *Eusphalerum alpinum*, and *E. anale*. The high value of the Berger-Parker index for Yavirnyk is also associated with the significant degree of dominance of the most widespread species here — *Eusphalerum alpinum*. Analysis of the biotopic distribution of rove beetles of each ridge has shown that the highest values of species richness (Menchinique index) and species diversity (Shannon index) are inherent in the forest biotopes of both ridges (SP1 and SP4). In turn, the lowest index of species richness has been found for ecotone areas of these ridges (SP3 and SP6), and the lowest species diversity was found for the mountain meadow (SP2) on Yavirnyk and for the ecotone (SP6) on Stinka. An important parameter of the community structure is evenness, which is much higher for the communities of the Stinka ridge (0.28) indicating a more even distribution of species by number on this ridge. For Yavirnyk, this index has a very low value (0.09), which indicates that the number of species here is distributed very unevenly. At the same time, the highest value of the evenness index was found for the forest of Stinka (SP4), and the lowest for the mountain meadow of Yavirnyk (SP2).



**Table 2. Parameters of rove beetle communities (Coleoptera, Staphylinidae) of the upper forest line of the Polonynskiy massif**

**Таблиця 2. Параметри угруповань стафілінід (Coleoptera, Staphylinidae) верхньої межі лісу Полонинського хребта**

Community parameters	Study sites							
	ridges		various types of biotopes*					
	Yavirnyk	Stinka	SP1	SP2	SP3	SP4	SP5	SP6
Number of species	71	69	46	48	39	41	51	40
Number of individuals	4126	1710	1243	1358	1525	426	791	493
Menchinique index	1.11	1.67	1.31	1.30	1.00	1.99	1.81	1.80
Margalef Index	8.41	9.14	6.31	6.52	5.18	6.61	7.49	6.29
Simpson index	0.39	0.09	0.33	0.52	0.37	0.10	0.13	0.13
Berger-Parker index	0.61	0.18	0.54	0.72	0.57	0.25	0.30	0.30
Shannon index	1.80	2.97	1.76	1.47	1.64	2.86	2.73	2.67
Brillouin index	1.77	2.9	1.71	1.42	1.60	2.71	2.63	2.54
Evenness index	0.09	0.28	0.67	0.48	0.63	0.90	0.87	0.87

\* Study sites in different types of biotopes: SP1 — Yavirnyk, forest; SP2 — Yavirnyk, meadow; SP3 — Yavirnyk, ecotone; SP4 — Stinka, forest; SP5 — Stinka, meadow; SP6 — Stinka, ecotone.

The lower values of the studied species richness and diversity indices of rove beetle communities indicate some disturbance of the ecosystem of the upper forest line on Yavirnyk. More so than on Stinka, the anthropogenic impact negatively affects the distribution of species in the Staphylinidae communities, as indicated by the high value of the Simpson index. It is known that in disturbed ecosystems that are under stress, there is a deviation from the normal distribution of species abundance towards increasing in the dominance of several species (Megarran 1992). This confirms our assumption that the upper forest line on the Stinka ridge is more natural and environmentally less modified. And this contributes to a more even distribution of species in communities. The highest values of species richness, species diversity and evenness for forest biotopes on both ridges indicate that among all types of biotopes of the UFL forests have the highest ecological quality and stability.

As a result of comparing the rove beetle communities of all analogous pairs of study sites of both ridges (Table 3) it was specified that the most similar in species composition (Chekanovsky–Sørensen coefficient is 0.75; 37 common species) are the rove beetle communities of such biotopes as mountain meadows (SP2 and SP5), as well as the communities of mountain meadows and ecotones (SP2 and SP3; SP5 and SP6). At the same time, on Yavirnyk, the index is 0.69, and there are 30 common species, and in the areas of Stinka the index is slightly lower — 0.64, and there are 27 common species. The least similar in species composition (Chekanovsky–Sørensen coefficient is 0.57; only 25 common species), were the rove beetle communities of the forest of Yavirnyk and mountain meadows of Stinka (SP1 and SP5), and the ecotone of Stinka and the forest of Yavirnyk (SP1 and SP6) (see Table 1).

**Table 3. Combined matrix of intersection-similarity of the rove beetle communities in biotopes of the UFL of the Polonynskiy massif**

**Таблиця 3. Комбінована матриця перетинання-подібності угруповань стафілінід у біотопах ВМЛ Полонинського хребта**

Study sites	Study sites	SP1	SP2	SP3	SP4	SP5	SP6
	Number of species	46	48	39	41	51	40
SP1	46	–	28	25	25	28	25
SP2	48	0.60	–	30	26	37	25
SP3	39	0.59	0.69	–	24	26	24
SP4	41	0.57	0.58	0.60	–	27	24
SP5	51	0.60	0.75	0.58	0.59	–	29
SP6	40	0.58	0.57	0.61	0.59	0.64	–

Note: SP1 — Yavirnyk, forest; SP2 — Yavirnyk, meadow; SP3 — Yavirnyk, ecotone; SP4 — Stinka, forest; SP5 — Stinka, meadow; SP6 — Stinka, ecotone. The number common species for all pairs of study sites is given in the upper triangle, whereas values of the Chekanovsky–Sørensen are presented in the lower triangle.

There is an assumption that for different groups of fauna, species richness is higher for communities that consist of species of different ecological specialization (Zagorodniuk 2003). Therefore, the high level of species diversity in meadow biotopes is associated with the fact that the complex of species here consists of both species specific for areas with grassy vegetation and species specific for forest areas. The distribution of species in meadow and forest biotopes mainly depends on microclimatic conditions of the soil and humidity level. The high level of numbers of representatives of the genus *Eusphalerum* (*E. alpinum* and *E. anale*) in the meadows is due to the type of trophic specialization of these species; their number increases significantly during the mass flowering of herbaceous plants, pollen and parts of flowers of which they feed on; migrating in search of flowers they actively fall into the combined trap.

The shrubby ecotone areas on both ridges have the poorest soil cover, which obviously affects the number of invertebrates (soil-dwelling insect species, insect larvae, millipedes, springtail, etc.) that inhabit it and is the main food source for most rove beetles — the competition becomes stronger, and this reduces the species diversity of faunal complexes (Begon 1989).

The high number of species of *Dinothenarus fossor*, *Philonthus decorus*, *P. politus*, *Staphylinus erythropterus*, *Ocypus macrocephalus*, and *Anotylus mutator* is probably related to the wide trophic specialization of these species: acting as predators, they actively hunt and feed on larvae and eggs of various insects and mites, actively moving within the biotope while hunting.

The original part of the rove beetle fauna of Yavirnyk includes 25 species: *Abemus chloropterus*, *Acrotona troglodytes*, *Aloconota sulcifrons*, *Amischa analis*, *Anotylus insecatus*, *Dacrila fallax*, *Drusilla canaliculata*, *Homalota plana*, *Mycetoporus mulsanti*, *Mocyta fungi*, *Liogluta microptera*, *L. nitidula*, *Ocypus nitens*, *Pella lugens*, *Philonthus tenuicornis*, *Phloeocharis subtilissima*, *Proteinus brachypterus*, *Scaphisoma agaricinum*, *Sepedophilus marshami*, *Tachinus elongatus*, *T. sibiricus*, *Tasgius pedator*, *Tachyporus abdominalis*, *Velleius dilatatus*, and *Xantholinus elegans*. This is more than a third part (35.2%) of all species found on Yavirnyk and almost a third part (27.5%) of the total number of Staphylinidae species found on both ridges. The original component of the rove beetle fauna of Stinka includes 19 species: *Heterothops dissimilis*, *Ilyobates mech*, *Ischnosoma longicorne*, *Liogluta longiuscula*, *L. pagana*, *Metopsia similis*, *Ocypus fulvipennis*, *O. ophthalmicus*, *Oxyporus maxillosus*, *Oxytelus sculptus*, *Parabolitobius formosus*, *Pella limbata*, *Platydracus stercorarius*, *Quedius maurus*, *Rugilus rufipes*, *Schistoglossa drusilloides*, *Sepedophilus immaculatus*, *Tachinus humeralis*, and *Xantholinus longiventris*. This is about a third part of all Staphylinidae species found on this ridge (27.5%) and almost a fifth part (20.9%) of the total species composition. Among the rove beetles that occurred in all biotopes of the upper forest line, there are 18 species, which is 19.8% of the total number of species found here, including: *Aleochara brevipennis*, *Anotylus mutator*, *Dinothenarus fossor*, *Eusphalerum alpinum*, *Ilyobates nidricollis*, *Mycetoporus baudueri*, *Ocypus fuscatus*, *O. macrocephalus*, *O. tenebricosus*, *Othius punctulatus*, *Philonthus decorus*, *P. politus*, *P. punctus*, *Quedius fuliginosus*, *Q. mesomelius*, *Q. paradisiensis*, *Staphylinus caesareus*, and *S. erythropterus*. Of them, seven species (*Eusphalerum alpinum*, *Ocypus macrocephalus*, *Dinothenarus fossor*, *Philonthus decorus*, *P. politus*, *Staphylinus erythropterus*, and *Anotylus mutator*) belong to the dominant complex on both ridges.

## Conclusions

As a result of the research, it was revealed that the fauna of Staphylinidae of the UFL of the Polonynskyi massif includes 91 species belonging to 53 genera and 10 subfamilies. Almost the same number of species has been noted on both ridges: 71 on Yavirnyk and 69 on Stinka. Among the biotopes, the largest number of species was noted on meadows of both ridges: 39 on Yavirnyk and 40 on Stinka.

It was found that the values of indices of species richness and diversity of rove beetle communities are higher in biotopes of the UFL of the Stinka ridge. This indicates that the upper forest line on the Stinka ridge is more natural and less altered under the influence of anthropogenic factors. Among the

biotopes of the both ridges, the highest indicators of species richness, species diversity and evenness were revealed for the forest biotopes, which indicates their high ecological quality and stability. This is confirmed by the highest indicator of the originality of the species composition of Staphylinidae in these areas.

The research has shown that the species composition of rove beetles in different biotopes of the UFL is varied. The most similar in species composition are the Staphylinidae communities in the meadows, as well as in the meadow and ecotone areas of each of the ridges.

It has been established that for the rove beetle communities of each of the studied biotopes of the UFL there are some complexes of dominant species which are specific only for them, and they include three species on Yavirnyk (*Eusphalerum alpinum*, *Eu. anale*, and *Philonthus politus*), and six species on Stinka (*Eusphalerum alpinum*, *Ocytus macrocephalus*, *Staphylinus erythropterus*, *Dinothenarus fossor*, *Anotylus mutator*, and *Philonthus decorus*). In terms of trophic specialization, predators predominate in all biotopes of the UFL, and most of them occur in rotten organic remains, wood, and fungi. In terms of biotopic distribution, eurytopic species predominate.

The rich species composition and diversity of rove beetles in the studied area indicates a satisfactory state of the upper forest line of the north-western part of the Polonynskiy massif in terms of biodiversity conservation.

### Acknowledgments

The authors express their sincere gratitude for providing comparative material, as well as for valuable advice on taxonomy and fauna, finding the necessary literature, and useful advice in preparing the manuscript for publication to a number of colleagues: Yu. Geryak, Yu. Kanarskyi, V. Rizun, and V. Dedus. We express gratitude to the reviewers of the article for the high evaluation of the manuscript and to the editor I. Zagorodniuk for valuable comments, recommendations and corrections aimed at improving the manuscript.

The work was prepared and carried out as part of the research project 'Estimation of the biotic diversity of model groups of Arthropods of the Ukrainian Carpathians with the use of modern information technologies.'

### References

- Begon, M., D. J. L. Harper, C. R. Townsend. 1989. *Ecology. Individuals, populations and communities. Volume 2.* Mir, Moskva, 211–248. [In Russian]
- Bohac, J. 1999. Staphylinid beetles as bioindicators. *Agriculture, ecosystems & environment*, **74** (1–3): 357–372.
- Glotov, S., V., N. P. Koval, V. O. Chumak. 2021. Staphylinidae beetles (Coleoptera: Staphylinidae) of the upper forest line of the Polonynskiy ridge of Uzhanskyi National Nature Park. *Proceedings of the State Natural History Museum. Lviv*, **37**: 223–243.
- Glotov, S. V., N. P. Koval, V. O. Chumak. 2021. On study the Staphylinidae beetles (Coleoptera, Staphylinidae) of the upper forest line of the Polonynian ridge. *Biologichni doslidzhennia. Zbirnyk naukovykh prats. Evro-Volyn, Zhytomyr*, 67–70. [In Ukrainian]
- Klimaszewski, J., R. P. Webster, D. W. Langor, A. Brunke, A. Davies, [et al.]. 2018. *Aleocharine Rove Beetles of Eastern Canada (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae): a Glimpse of Megadiversity.* Springer, Cham, Switzerland, 1–902.
- Koval, N., Yu. Heriak, Yu. Kanarskyi, A. Mateleshko. 2018. Beetles (Insecta, Coleoptera) of Uzhanskyi National Nature Park. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University Series Biology*, **45**: 59–84. [In Ukrainian]
- Malynovsky, A., V. Bilonoha. 2003. Ecotones of natural and antropogenic changed territories. *Visnyk of Lviv Univ. Biology Series*, **33**: 73–79. [In Ukrainian]
- Megarran, E. 1992. *Ecological diversity and its measurement.* Mir, Moskva, 1–181. [In Russian]
- Odum, Yu. 1975. *The essentials of ecology.* Mir, Moskva, 1–740. [In Russian]
- Pesenko, Yu. A. 1982. *Principles and methods of quantitative Analysis in faunal research.* Nauka, Moskva, 1–287. [In Russian]
- Rizun, V. 2003. Some methodological approaches to study of carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) communities. *Baltic Journal of Coleopterology*, **21**: 97–100.
- Schülke, M., A. Smetana. 2015. Staphylinidae Latreille, 1802. In: Löbl, I., D. Löbl. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera vols. 1 & 2, Hydrophiloidea–Staphylinoidea.* Brill, Leiden & Boston, I–XXV. 304–1134.
- Stoyko, S. M. 2004. Forest timber-line in the Ukrainian Carpathians, their preservation and measures of renaturalisation. *Lisivnycha akademiia nauk Ukrainy. Naukovi pratsi*, **3**: 95–101. [In Ukrainian]

- Stoyko, S. M. 2008. *Uzhanski National Natural Park. Multifunctional Significance. Volume 2*. Lviv, 1– 306. [In Ukrainian]
- Stoyko, S. M. 2009. Potential ecological consequences of global climate warming in forest ecosystems of Ukrainian Carpathians. *Naukovyi visnyk NLTU Ukraine*, **19** (15): 214 –224. [In Ukrainian]
- Tikhomirova, A. L. 1973. *Morpho-ecological features and phylogenesis of Staphylinidae beetles (with the catalogue of the fauna of the USSR)*. Nauka Moskwa, 1–194. [In Russian]
- Zagorodniuk, I., O. Kondratenko. 2003. Biotope differentiation of species as a basis for existence of high level of species diversity of fauna. *Visnyk of Lviv Univ. Biology Series*, **30**: 106–118. [In Ukrainian]

# The water caltrop (*Trapa natans* L.) in Ukraine: new areas of expansion in the north of the country and contradictions in concepts of its protection and population management

Igor Merzlikin<sup>1,2</sup>, Oleksandr Savitsky<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Sumy State Pedagogical University (Sumy, Ukraine)

<sup>2</sup> Mikhailivska Tsilyna Natural Reserve (Sumy, Ukraine)

<sup>3</sup> Lower Sula National Nature Park (Orzhytsia, Ukraine)

## article info

### key words

monitoring, environmental management, Aquatic vascular plants, Red Data Book of Ukraine, conservation, expansion

### correspondence to

Igor Merzlikin; Sumy State Pedagogical University; 87 Romenska Street, Sumy, 40000 Ukraine;  
Email: [mirdaodzi@gmail.com](mailto:mirdaodzi@gmail.com);  
orcid: 0000-0001-8209-9144

### article history

Submitted: 24.08.2020. Revised: 20.09.2021. Accepted: 01.12.2021

### cite as

Merzlikin, I., O. Savitsky. 2021. The water caltrop (*Trapa natans* L.) in Ukraine: new areas of expansion in the north of the country and contradictions in concepts of its protection and population management. *GEO&BIO*, 21: 211–219. [In English, with Ukrainian summary]

## abstract

This paper reviews data on the distribution of the water caltrop *Trapa natans* L. in Ukraine. This relict species (listed in the Red Data Book of Ukraine) had strongly declined in the early 1970s, but has now locally recovered and even excessively spread in the upper reaches of the Kaniv and Kyiv reservoirs on the Dnipro River. Therefore, both protection and regulation of its local abundance are on the agenda today in the country. Work is currently underway to monitor the population of the species and search for new habitats. Previously the presence of the water caltrop in Sumy Oblast has been documented only in floodplain waterbodies of the Desna River. On 18 June 2017, we found four new record localities of *Trapa natans* in the Psel River within the city boundaries of Sumy (north-eastern Ukraine). All of them were located along the right bank of the river. The four groups of plants were comprised of 8, 70, 2, and 100 individual plants, respectively, growing at a depth of 0.5–3.2 m and about 5–15 m far from the riverbank. A second visit to the location on 15 August 2017 revealed a total of 591 rosettes. Three years later (visited on 28 August 2021), the number of individual caltrop plants in this location increased as many as eight times (total of 4766). The plant spread 3 km further downstream and its mats (variable in size) could be found at both banks of the river. The transformation of the Psel River from one of the fastest tributaries of the Dnipro into a cascade of numerous channel reservoirs led to a slowdown in water flow and the continuous siltation of the bottom created favourable conditions for the water caltrop. Most likely, seeds of this plant were artificially introduced into the river (possibly by aquaculture enthusiasts) a few years prior to the first finding and the plant spread downstream. This was facilitated by the spring flood, which carried the fruit down the river. In summer, the current carries plants that were uprooted by vacationers. Leaves of the water caltrop were seen consumed by the mallard *Anas platyrhynchos* L., whereas seeds of the plant were eaten by the European water vole *Arvicola amphibius*. The newly discovered occurrence spot of the water caltrop is currently the only one on the Psel River and it complements the information on the current distribution of this rare plant species. It is located about 145 km south-east from the closest population on the Desna River, which described the presence of this species in Sumy Oblast.

© 2021 I. Merzlikin, O. Savitsky; 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.

# Водяний горіх (*Trapa natans* L.) в Україні: нові райони експансії на півночі країни та протиріччя в концепціях його охорони і регуляції чисельності

Ігор Мерзлікін, Олександр Савицький

**Резюме.** У статті розглядається ситуація в Україні із червонокнижним реліктовим видом водяний горіх плаваючий *Trapa natans* L., який на початку 1970-их років значно скоротив свою чисельність. Зараз спостерігається надмірне розростання рослини у верхів'ях Канівського і Київського водосховищ. Тому нагальним є питання розробки концепції його охорони і регуляції чисельності. Наразі продовжуються роботи з моніторингу популяції виду і пошуку нових місцезростань. У Сумській області місця зростання водяного горіха були відомі тільки для заплавної водойми річки Десни. Авторами 18.06.2017 знайдено чотири локалітети водяного горіха плаваючого в річці Псел в межах міста Суми (північно-східна Україна). Всі вони розташовувалися біля правого берега. Перша група рослин нараховувала 8 особин, друга — близько 70, третя — 2 особини і четверта — 100 особин. Вони розташовувалися в 5–15 м від берега на глибині 0,5–3,15 м. Повторне обстеження місця зростання 15.08.2017 показало, що загальна чисельність чиліму складала приблизно 591 розетку, а 28.08.2021 їх кількість збільшилася у 8 разів і досягла приблизно 4766 екз. За цей час водяний горіх поширився майже на 3 км нижче за течією і його куртини різних розмірів зустрічаються біля обох берегів річки. Перетворення р. Псел з однієї із найбільш швидких приток Дніпра на каскад чисельних руслових водосховищ призвело до помітного уповільнення течії води і суцільного замулення дна створило сприятливі умов для мешкання водяного горіху. Вірогідно плоди *T. natans* були кимось вкинуті у воду декілька років тому назад і рослина поширилася вниз за течією. Цьому сприяла течія річки під час весняної повені, яка переносила плоди чиліму вниз по річищу. Влітку течія переносить рослини, які вирвали відпочивальники. Зареєстроване споживання молодого листя водяного горіха крижем (*Anas platyrhynchos* L.) і його плодів — щуром водяним (*Arvicola amphibius* L.). Виявлене місцезростання *T. natans* є поки що єдиним відомим на р. Псел і доповнює відомості щодо сучасного поширення цього рідкісного виду. Воно розташоване приблизно в 145 км на південний схід від водойми на р. Десна, де було описано перебування цього виду на Сумщині.

**Ключові слова:** річка Псел, моніторинг, екологічний менеджмент, водні макрофіти, управління чисельністю, Червона книга України, розширення ареалу, експансія.

Адреса для зв'язку: Ігор Мерзлікін; Сумський державний педагогічний університет ім. А. С. Макаренка; вул. Роменська 87, Суми, 40000 Україна; e-mail: mirdaodzi@gmail.com; orcid: 0000-0001-8209-9144

## Introduction

Modern approaches to the protection and conservation of biological and landscape diversity require significant improvement and practical changes. They are especially relevant for the components of our freshwater ecosystems, which have been particularly vulnerable to modern climate change and the subsequent transformation of natural landscapes. One such component is rare and endangered species of animals and plants. A well-known practice of protection of various species of plants and animals in our country is to include them into the Red Data Book of Ukraine. The situation with the water caltrop (*Trapa natans* L. s. l.) was unique because its abundance in the 1970s had significantly declined due to human economic activity, in fact, to critical values. This led to the species' inclusion into the Red Book of Ukraine. Since, it has been considered a rare species of aquatic vascular plants.

But in the early 2000s, for various reasons, its population in the upper part of the Kyiv and Kaniv reservoirs began to grow rapidly. And now it became a real problem for many human activities and natural processes in the water (recreation, fishing, fish farming, and fish spawning) (Savitsky *et al.* 2005; Savitsky 2007). For more than 15 years, various management groups have been discussing solutions for the problem and eventually it was excluded from the Red Book of Ukraine in 2021. Now this will allow the application and implementation of large-scale melioration measures to clean reservoirs from plant biomass. But we all know that *Trapa natans* is a complex species and therefore it is necessary that along with measures to clean reservoirs a complete inventory of the species should be carried out as well, as the situation with the complete extinction of the species may be repeated.

Meanwhile, such discussions are underway; any information on the distribution of the species and features of new habitats is interesting and useful for science.

The aim of the research was to determine and find new places of occurrence of the water caltrop in the north of Ukraine, particularly in Sumy Oblast, and to discuss the strategy of its protection and conservation in the territory of Ukraine.

## Material and Methods

The article is based in data collected during expeditions to the rivers near the borders of Sumy Oblast in 1990–2021. Material was collected by inspecting rivers and floodplain lakes by boat, as well as visiting the riverbanks. Were researched the following rivers and floodplain lakes: Desna River (from the village of Novovasylivka to the village of Ochkyne, Seredyna-Buda Raion), Desenka River (near the village of Ochkyne, Seredyna-Buda Raion), Seym River (from the village of Tyotkino, Kurskaya Oblast, Russia, to the village of Lysogubivka, Konotop Raion, Sumy Oblast, Ukraine), Jezuch River (from Konotop to the confluence with the Seym River near Lyzogubivka, Konotop Raion), Sula River (1–2 km upstream and downstream from Romny), Psel River (from the village of Myropillia to Sumy), Vorskla River (1991–2021, from the town of Velyka Pysarivka, Velyko-Pysarivka Raion, to the village of Kuzemen, Okhtyrka Raion), and some lakes and waterbodies in various parts of Sumy Oblast.

Common methods of floristic and geobotanic research of vascular plant formations were used, including the study of the floristic composition of the plant cover of waterbodies, establishment of the specifics of the plant cover in different parts of the waterbodies. Water macrophytes flora is considered after V. M. Katanskaya (1956, 1981). The Latin names of plants follow the key handbook 'Checklist of Vascular Plants of Ukraine' (1987).

Materials were also collected during the expeditions by methods of ecological site and transect surveys. To determine the vegetation cover and the level of vascular plants' concentration on the water surface, the method of visual evaluation was used. Determination of water depth and bottom soil type under the plant cover followed the geobotanical descriptions (Romanenko *et al.* 2006).

## Results and Discussion

The water caltrop (*Trapa natans* L. s. l.) is a relict polymorphic species with a disjunctive geographic range and is found in waterbodies of Central, Eastern, and Southern Europe, the Mediterranean, the Caucasus, Southern Siberia, the Far East, and Asia Minor. In Ukraine, it is found in river valleys of different geographical regions of 19 oblasts (Dubyna 1982). It was included into the third edition of the Red book of Ukraine in 2009 (Dubyna & Chorna 2009), but in 2021 it was decided to be excluded from this edition.

Temperature increase and other ecological consequences of Global Climate Change (GCC) have a large influence on representatives of various species as well as on the ecosystem processes and interspecific relationships. Changes of range boundaries occur now quite rapidly and mainly randomly. The increasing annual mean temperature affects fluent transition between the seasons of the year, the temperature of different seasons, amount of precipitation, wind speed, and other environmental factors (Afanasyev & Savitsky 2016). The current trends in climate change are so radical that they are discussed not only in the scientific community, but also is a subject of serious political debates.

Our complex long-term research (1996–2021) of aquatic vascular plants and its habitats in the territory of Ukraine demonstrate that modern trends in range dynamics and the appearance of new species is typical also for the territory of Ukraine. We note the following cases: appearance and ecological disasters related to the tropical plant *Pistia stratioides* L. in various waterbodies of Ukraine, uncontrolled overgrowth of the water caltrop *Trapa natans* L. s. l. in the upper parts of Kyiv and Kaniv reservoirs, range expansion of *Ceratophyllum tanaiticum* Sapjeg to the south, and changes in distribution of *Typha laxmannii*. In addition, the list of invasive species aquatic vascular plants includes up to 20 species.

Sumy Oblast is a region with a well-developed hydrological network. The Desna, Seym, Sula, Psel, and Vorskla are the largest rivers in the oblast (Demchenko 1947). *T. natans* in Sumy Oblast was a rare species and was known to occur only in floodplain waterbodies of the Desna River. Both local botanists (Karpenko & Kovtun 1996; Sklyar 1998; Karpenko *et al.* 2001) and experts from Kyiv (Dubina & Semenikhina 1978; Semenikhina 1979, 1982; Dubina 1982) wrote about it. Relatively recent studies have also confirmed this (Panchenko 2005; Savitsky *et al.* 2005; Dubina & Chorna 2009) (Fig. 1).

We have found the water caltrop only in some floodplain lakes of the Desna River and its tributary — the Desenka River, at the territory of Desnyansko-Starogutsky National Nature Park.

On 18 June 2017, we found two specimens of the species in the Psel River in the territory of Sumy City (Fig. 2). They were found on a small, abandoned, 10 m long beach on the right bank near the Central Park (Merzlikin & Savostyan 2020). Previously, in 2014–2016, the species was absent at this site. The plants grew two metres off the bank, where the river is 1.5 m deep. Respectively, 24 and 27 leaves were calculated, the largest of which was 37 mm long. Rosettes of floating leaves were 15 cm and 15×19 cm in diameter without flowers.

This beach is visited daily by vacationers, so the fear that these plants will not survive became true — on 29 June 2017, they disappeared. However, after the research of the right bank of the Psel upstream and downstream of the mentioned place, three localities of the water caltrop were found: two upstream and one downstream (Fig. 3).

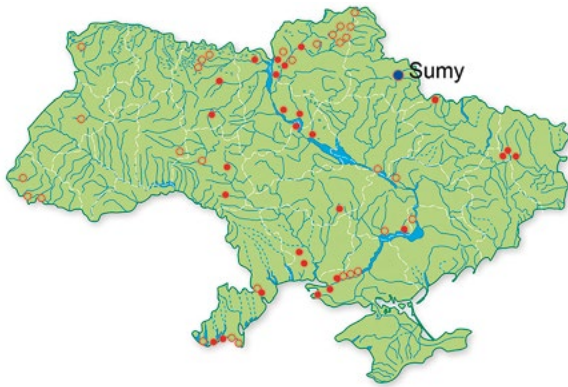
There were eight plants in the first group (locality 1). The plants were located 6 m off further from the bank at a depth of 0.5–1.0 m and upstream from the pedestrian bridge across the Psel. The second group of plants (locality 2) was found 65 m downstream and consisted of nearly 70 plants. The plants grew at a 1.5–2.8 m depth and 15 m off and further from the bank (Fig. 4). The third group included two plants (locality 3) and was located 150 m downstream from the previous locality. The fourth group of plants (locality 4) was located 50 m downstream from the previous one and consisted of about 100 plants. The majority of plants grew at the depth of 1.5–3.2 m and 15 m off and further from the bank. But separate plants grew closer to the bank: 7 m off and at a depth of 1 m. The first and fourth localities were situated on places of former sand beaches covered by wetland vegetation.

The second observation of the habitats on 15 August 2017 revealed that the number of water caltrop rosettes greatly increased. At the first locality, there were 25 rosettes (covering an area of nearly 50 m<sup>2</sup>), and about 220 rosettes (covering 4200 m<sup>2</sup>) at the second locality and 346 (nearly 4200 m<sup>2</sup>) at the fourth. The plants had 2–5 rosettes. In some places, the density of rosettes was five plants per m<sup>2</sup>. The maximum diameter of rosettes was 39 cm, the minimum — 12 cm. In the last case, the rosette had three formed fruits and all of its leaves were gnawed by molluscs. The total number of rosettes was nearly 591.

The habitat had a sandy bottom and slow stream, which create generally favourable conditions for this species (Dubina & Chorna 2009; Sklyar 2015). It is necessary to note that in all three localities there were well developed plants, which did not differ in size from the others but there were also yellow and clearly suppressed ones. They were about 25.9%, 5.5%, and 5.9%, respectively, in each locality of the total number of floating water caltrop rosettes.

The first case of flowering of *T. natans* was noted on 27 July. Mass flowering began on 11 August. The number of flowers in one rosette ranged from one to five, the average was about three. In the plant association also grew *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Potamogeton pectinatus* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., *Hydrocharis morsus-ranae* L., and *Elodea canadensis* Michx. At a depth of 2 m and more, *T. natans* was found mainly together with *N. lutea*. The main threat to the water caltrop at the fourth locality is posed by vacationers who uprooted it with the other aquatic plants growing on and near the beach (Fig. 5). There were more than 13 plants uprooted by the people. The first two localities were situated in places not visited by the people.





**Fig. 1.** Distribution of the water caltrop in Ukraine (after Dubyna & Chorna 2009) with additions. Designations: ○ — records before 1994; ● — records after 1994.

**Рис. 1.** Поширення водяного горіху в Україні (по: Dubyna & Chorna 2009) із доповненням. Позначення: ○ — місцевості, де вид зустрічався до 1994 р.; ● — після 1994 р.



**Fig. 3.** Record localities of *T. natans* in the Psel River in the central park of Sumy based on study results as of 2017.

**Рис. 3.** Місцезнаходження *T. natans* в р. Псел на території центрального парку м. Суми. Результати обліків 2017 р.

Additional survey of the Psel River was carried out within the city of Sumy: a section of 4.5 km upstream, starting from the city line of Sumy, was carefully inspected on an inflatable boat. It gave negative results, although there were quite a few places suitable for water caltrops and where other species of rooted hydrophytes were growing.



**Fig. 2.** *T. natans* in the Psel River in the territory of the Sumy Central Park.

**Рис. 2.** *T. natans* в річці Псел на території центрального парку м. Суми.



**Fig. 4.** Locality No. 3 of *T. natans* in the Psel River.

**Рис. 4.** Локалітет № 3. *T. natans* в річці Псел.



**Fig. 5.** Locality No. 4 of *T. natans* near a beach of the Psel River.

**Рис. 5.** Локалітет № 4. *T. natans* біля пляжу в р. Псел.



**Fig. 6.** Fruit of the water caltrop gnawed by the European water vole (*Arvicola amphibius*).

**Рис. 6.** Плід водяного горіху, розгризений щуром водяним (*Arvicola amphibius*).

It is necessary to mention that we have never recorded before this plant in the valley of the Psel within Sumy and in its outskirts. Other authors also did not note this species for the Psel River (Kovtun 1990; Karpenko *et al.* 2002; Ladur & Vacal 2017). Apparently, this is probably due to the fact that before the creation of numerous dams on its channel the Psel was considered one of the fastest-flowing tributaries of the Dnipro and had a clayey and sandy bottom (Demchenko 1947). Now the Psel has become a cascade of numerous channel-like waterbodies — only in Sumy Oblast, there are five of them. This has led to a remarkable slowdown in water flow and continuous siltation of the bottom, which created favourable conditions for the development of aquatic vegetation, including vascular plants.

Repeated observations of the water caltrop carried out on 28 August 2021 from a boat showed that over the past 4 years its number has increased in 8 times and accounted to approximately 4766 rosettes. The area occupied by these plants also increased. Individual clusters of plants were found along both banks and they spread almost 3 km downstream.

It is unknown how the seeds of the water caltrop appeared at this section of the Psel River. Considering that fruits of the plant are heavy and sink immediately after ripening (Dubyna & Chorna 2009; Didukh 2011), it is unlikely that they were brought here by currents or birds or mammals, especially since this finding is far from the only one known in the Psel River.

The most probable assumption is that the seeds were thrown into the water by the people a few years ago. This version is supported by the fact that the highest place of growth of the water caltrop is near the pedestrian bridge over the river, from which its seeds were scattered. With time, *T. natans* was distributed downstream.

Due to the good properties of this plant, its decorative and ecological-phytocoenotic significance, it seems quite real to grow it in other water bodies of Sumy. The plant is not very difficult in aquaculture, and the waterbodies of the city can be favourable habitats for its vital needs. Especially since this species grows in urban biotopes of such a large city as Kyiv (Ivanova *et al.* 2007; Savitsky 2007). In the autumn of 2018, we tried to sow the water caltrop in other waterbodies of the city. We gathered 90 seeds and planted them in 6 new places: in the Psel riverbed, 3 small ponds located in the city park (10–27 seeds in each of them) and 2 ponds in the village of Vakalishchyna located near the biological field lab of Sumy Pedagogical University (10 and 16 each). However, our efforts were unsuccessful. The plants sprouted only in two ponds located in the park (3 and 6 plants). In the other two ponds (in the city park and near the village of Vakalishchyna), they did not grow. In the backwater of the Psel, where the seeds were thrown, a pier for catamarans was built, and one of the ponds in Vakalivshchyna was drained and there was a playground with solar panels. Young water caltrop leaves, which germinated in two ponds of the park, were eaten by mallards, the broods of which lived in these ponds.

The specifics of *Trapa natans* is that it is a complex species, which includes several species that differ from each other mainly in the shape of their fruit (Key handbook of vascular plants of the Ukrainian SSR 1950). According to D. N. Dobrochaeva and co-authors (1987), the family Trapaceae includes a single genus and 25 species distributed in waters of almost the entire globe. The same authors have identified the following species in the territory of Ukraine: *Trapa natans* L., which grows in backwaters and rivers of Transcarpathia, Rostochya-Opillia, and western Polissya; *Trapa hungarica* Fler. Non Opiz, which grows in basins of the Southern Bug and Dniester within Odesa and Mykolaiv oblasts; *Trapa rossica* V. Vassil, which grows in rivers and lakes in western and Right-Bank Polissia, the eastern part of the Forest-Steppe and the northern part of the Steppe; *Trapa borysthenica* V. Vassil., which grows in the Dnipro basin from the Polissia to the Steppe; *Trapa maeotica* Woronow, which grows in backwaters and slow-flowing waters in the Steppe (lower part of the river Konka); *Trapa macrorhiza* Dobrocz, which grows in the Steppe (in the Dnieper and its tributaries); *Trapa ukrainica* V. Vassil, which grows in waterbodies in the Steppe, in backwaters of the Dnipro and its tributaries, Lake Zagynay, and other bodies of water; *Trapa pseudocolchica* V. Vassil., which grows in the Steppe, at the Danube Delta, and in other southern rivers; *Trapa danubialis* Dobroch, which grows in the Steppe and at the Danube Delta. At the same time, quite rare species were also noted: *Trapa maeotica*

Woronow, *Trapa macrorhiza* Dobrocz, *Trapa colchica* Albov, *Trapa cruciata* (Glück) V. N. Vassil, and *T. danubialis* Dobrocz. Mosyakin and Fedoronchuk (1999) also listed 10 water caltrop species.

Due to the excessive growth of this plant in some waterbodies of Ukraine, it is expected that there will be a problem of how to deal with the large amount of green plant biomass in case of melioration measures to clean the area and eradicate the species. One way is to use the plant biomass for biogas production. In one of our recent works, we described the possibility of biomass utilization of other water plant species, such as the invasive *Pistia stratiotes* L. (Havryliuk *et al.* 2021).

In our opinion, methods of biological control due to the development of elements of ecosystems that suppress the plant population may be promising. Any biological methods of controlling a certain species of plants or animals are based on the presence of its enemies in natural ecosystems. In the case of the water caltrop, these are invertebrates or vertebrates that actively use the vegetative parts or fruits of this plant.

Some animal species of waterbodies of Ukraine could theoretically be natural limiters of aquatic vascular plants: *Gallerucella nymphaeae* L., *Cricotopus sylvestris* Fabr., *Endochironomus tendens* Fabr., *Paraponyx stratiolata* L., *Acentropus niveus* Ol., *Lymnaea auricularia* L., *Phopalosiphum nymphaeae* L., *Abramis brama* L., *Ctenopharyngodon idella* Val., *Anser anser* L., and *Myocastor coypus* Mol. A number of researchers have studied quite well the biology and ecology of populations of the above herbivores, which limit the spread of water caltrop thickets (Gaevskaya 1966; Egereva 1958; Smirnov 1959; Shilova 1976 *et al.*). We have recorded feeding on water caltrop by two animal species: the mallard (*Anas platyrhynchos* L.) and the European water vole (*Arvicola amphibius* L.). Mallards consumed young leaves of a water caltrop as soon as they appeared on the water surface. We also found mature plants gnawed by the European water vole (Fig. 6).

According to the experience of botanists and conservationists of neighbouring countries, such as the Czech Republic, Poland, Russia, Belarus, Moldova, and countries of Western Europe and according to the European Environmental Agency, the water caltrop is a protected species in most of these countries and is included into the lists of threatened and rare species of these countries (EEA Agency of the European Union). In particular, it has a threatened status in Western Europe and Near Threatened in the red lists of the International Union for Conservation of Nature (IUCN Red List).

At the same time, the analysis of international databases on invasive adventive species (IAS) of aquatic plants showed that in the United States, as well as in some other American countries, the water caltrop is also considered as IAS. In particular, reports from experts and lists from the US Ministry of Agriculture and USDA's Plants Database of the Centre for Invasive Species and Ecosystem Health of the US National Park Service confirm this (Marion & Paillisson 2003).

## Conclusions

The issues of protection and regulation of the water caltrop is a complex issue and it can be solved through a comprehensive inter-institutional dialogue between all counterparts working in the field of conservation and exploitation of water resources. This work should be based on a detailed inventory of the species according to a multi-criteria approach to diagnosing the species at different levels of biological organization in order to gain new knowledge about the quantitative and qualitative composition of the species population in Ukraine.

The identified locality of *T. natans* is so far the only one known in the Psel River and complements the information on the current distribution of this species. It is located approximately 145 km south-east of the Desna River, where the presence of this species in the Sumy Oblast was described earlier. An increase in the number of plants as much as 8 times was observed over the past four years, as well as an increase in the area of distribution by almost 3 km downstream.

Permanent monitoring is necessary for the protection of the discovered localities of the water caltrop. Despite the exclusion of the species from the Red Book of Ukraine, it is necessary to continue monitoring its habitats and studying the composition of its associations.

## Acknowledgments

The authors express their gratitude D. P. Zaika for the help in the research of the habitat of the water caltrop in August 2017 and to Yu. I. Merzlikina in August and October 2021. The authors sincerely thank I. Zagorodniuk for his advice and valuable comments and Zoltán Barkaszi for proofreading the manuscript.

## References

- Afanasyev, S. A., A. L. Savitsky. 2016. Finding the Water lettuce *Pistia stratioides* in the Kaniv reservoir and assessing the risk of its naturalization. *Hydrobiological journal*, **52** (4): 55–63. [In Russian]
- Demchenko, D. A. 1947. Rivers and lakes. *Geological outline of the Sumy region*. Bilshovitska zbroya, Sumy, 45–74. [In Russian]
- Didukh, A. Ya. 2011. Features of onto-morphogenesis of *Trapa natans* L. (Trapaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, **68** (4): 540–551. [In Ukrainian]
- Dobrochaeva, D. N., M. I. Kotov, Yu. N. Prokudin, et al. 1987. *Determinant of higher plants of Ukraine*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–548. [In Russian]
- Dubyna, D. V. 1982. Distribution, ecology and cenology of *Trapa natans* (Trapacea) in Ukraine. *Botanical Journal*, **62** (5): 659–667. [In Ukrainian]
- Dubyna, D. V., G. A. Chorna. 2009. Water caltrop. In: *Red Book of Ukraine. Flora*. Globalconsulting, Kyiv, 612. [In Ukrainian]
- Dubyna, D. V., K. A. Semenikhina. 1978. *Trapa natans* L. on the Desna. *Ukrainian Botanical Journal*, **35** (4): 371–374. [In Ukrainian]
- EEA Agency of European Union <https://eunis.eea.europa.eu/species/184689>
- Egereva, I. V. 1958. Feeding of juvenile fish in the first year of the existence of the Kuibyshev reservoir. *Proceedings of the Tatar Department of VNIORKh*, **8**: 18–43. [In Russian]
- Gaevskaya, N. S. 1966. *The role of higher aquatic plants in the nutrition of animals with fresh water*. Academy of Sciences of the USSR. All-Union Hydrobiological Society. Science, Moscow, 1–323. [In Russian]
- Havryliuk, O., V. Hovorukha, O. Savitsky, et al. 2021. Anaerobic degradation of environmentally hazardous aquatic plant *Pistia stratiotes* and soluble Cu (II) detoxification by methanogenic granular microbial preparation. *Energies*, **14** (13): 38–49.
- IUCN... 2021. *IUCN Red List status of threatened species*. <https://bit.ly/3BeYYaA>
- Ivanova, I. Yu., G. V. Kharchenko, P. D. Klochenko. 2007. Higher aquatic vegetation of reservoirs in Kiev. *Hydrobiological Journal*, **43** (1): 38–58. [In Russian]
- Karpenko, K. K., V. A. Kovtun. 1996. Vegetation of Sumy region, its current state and problems of protection. *The state of the natural environment and problems of its protection in Sumy region. Book 1*. Sumy, 33–60. [In Ukrainian]
- Karpenko, K. K., O. S. Rodinka, A. P. Vakal. 2001. Plants listed in the Red Book of Ukraine, found in the Sumy region. *The state of the natural environment and the problems of its protection in the Sumy region: plants, animals and fungi of the Sumy region, listed in the Red Book of Ukraine. Book 5*. Sumy, 7–43. [In Ukrainian]
- Karpenko, K. K., O. S. Rodinka, A. P. Vakal et al. 2002. Distribution, conservation status and recommendations for the protection of rare and endangered plant species in the basin of the Psel River in the Sumy and Krasnopillya districts of the Sumy region. *Ecological research of river basins of the left bank of Ukraine. Collection of scientific works*. Sumy, 144–149. [In Ukrainian]
- Katanskaya, V. M. 1981. *Higher aquatic vegetation of the continental reservoirs of the USSR*. Science, Leningrad, 1–187. [In Russian]
- Katanskaya, V. M. 1956. *Methods for the study of higher aquatic vegetation. Fresh water life*. Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow-Leningrad, **4** (1): 160–182. [In Russian]
- Key Handbook of plants of the USSR*. 1950. Ed. M. V. Klovov. State Publishing House of Agricultural Literature, Kyiv, Kharkiv, 1–254. [In Ukrainian]
- Key Handbook Vascular plants of Ukraine Checklist*. 1987. Academy of Sciences of the Ukrainian SSR. Institute of Botany named after N. P. Kholodny; ed. Yu. N. Prokudin et al. Naukova Dumka, Kyiv, 1–548.
- Kovtun, V. A. 1990. Rare and endangered plants in the vicinity of Sumy. *Problems of the study of the rational use of natural resources of Sumy region and their study at school». Part 1*. Materials Sumy region scientific-practical conferences. Sumy, 37–41. [In Russian]
- Ladur, E. D., A. P. Vakal. 2017. Coastal-water and aquatic vegetation of water objects of Sumy. *Current issues of environmental research. Collection of scientific works*. Sumy, 40–45. [In Ukrainian]
- Marion, L., J. M. Paillisson. 2003. A mass balance assessment of the contribution of floating-leaved macrophytes in nutrient stocks in an eutrophic macrophytes-dominated lake. *Aquatic Botany*, **75**: 249–260.
- Mosyakin, S. L., V. V. Fedoronchuk. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Academy of Sciences of the Ukrainian SSR. N. P. Kholodny Institute of Botany. Kyiv, 1–345.
- Merzlikin, I. R., V. M. Savostyan. 2020. Meetings of *Grifola frondosa* Gray and some rare species of plants in the forest-steppe zone of northeastern Ukraine (Sumy region). *Finds of protected species of plants, animals*

- and fungi in Ukraine*. TVORI, Vinnytsia, 321–324. (Series: «Conservation Biology in Ukraine»; Is. 19). [In Ukrainian]
- Panchenko, S. M. 2005. *Flora of the National Natural Park «Desnyansko-Starogutsky» and problems of phytodiversity protection of Novgorod-Siversky Polissya*. VTD «University Book», Sumy, 1–170. [In Ukrainian]
- Romanenko, V. D., O. M. Arsan, O. A. Davydov *et al.* 2006. Methods of hydroecological research of surface waters. Logos, Kyiv, 1–408. [In Ukrainian]
- Savitsky, A. L., S. A. Afanasyev, E. E. Zorina-Sakharov. 2005. Distribution of water caltrop *Trapa natans* L. s. l. in Ukraine and some approaches to its protection and limitation of numbers. *Scientific notes Ternopil National Pedagogical University. Biology series*, 3 (26): 388–390. [In Ukrainian]
- Savitsky, O. L. 2007. Water caltrop (*Trapa rossica* v. Vasil.) in the urban landscapes of Kyiv and the necessary measures for its protection. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 4–5: 293–298. [In Ukrainian]
- Semenikhina, K. A. 1982. Aquatic vegetation of the Desna River and reservoirs of its floodplain within the USSR. *Ukrainian Botanical Journal*, 39 (2): 57–62. [In Ukrainian]
- Semenikhina, K. A. 1979. New locations of rare species in floodplains of the Desna River. *Ukrainian Botanical Journal*, 36 (3): 214–218. [In Ukrainian]
- Shilova, A. I. 1976. *Chironomids of the Rybinsk Reservoir*. Nauka, Leningrad, 1–254. [In Russian]
- Sklyar, Yu. L. 1998. Rare and protected aquatic plants of the Desna floodplain. *Actual problems of creation of Desnyansko-Starogutsky national park and prospects of their decision*. Kyiv, 77–79. [In Russian]
- Sklyar, Yu. L. 2015. Vitality structure of cenopopulations of *Trapa natans* L. S. L. in the Desnyansko-Starogutsky National Nature Park. *Bulletin of Cherkasy University*, 2 (335): 96–102. [In Ukrainian]
- Smirnov, N. N. 1959. The role of higher plants in the nutrition of the animal population of swamps. *Proceedings of Mosrybvtuz*, 1: 15–36. [In Russian]

# New data on plant species for the territory of Kharkiv Oblast and Homilshanski Lisy National Nature Park

Valentyna Timoshenkova

Homilshanski Lisy National Nature Park (Zmiiv, Ukraine)

## article info

### key words

flora, new species, phytocoenosis, population, Kharkiv Oblast, Homilshanski Lisy National Nature Park

### correspondence to

V. Timoshenkova; Homilshanski Lisy National Nature Park, 25 Administratyvna Street, Zmiiv, Kharkiv Oblast, 63404 Ukraine; Email: [timvalentine@ukr.net](mailto:timvalentine@ukr.net); orcid: 0000-0003-2830-3428

### article history

Submitted: 23.12.2020. Revised: 24.11.2021. Accepted: 25.11.2021

### cite as

Timoshenkova, V. 2021. New data on plant species for the territory of Kharkiv Oblast and Homilshanski Lisy National Nature Park. *GEO&BIO*, 21: 220–226. [In Ukrainian, with English summary]

## abstract

The discovery of a new species for the flora of Kharkiv Oblast — *Galium praebo reale* Klokov (Rubiaceae) — is reported along with records of eight more species that have not been registered before in the Homilshanski Lisy National Nature Park and its vicinities: *Euphorbia subtilis* Prokh. (Euphorbiaceae), *Carex tomentosa* L. (Cyperaceae), *Tragopogon podolicus* (DC.) Artemcz. (Asteraceae), *Arctium nemorosum* Lej. (Asteraceae), *Galeopsis ladanum* L. (Lamiaceae), *Centaurea apiculata* Ledeb., *C. pseudomaculosa* Dobrocz. (Asteraceae), and *Muscari neglectum* Gus. ex Ten. (Hyacinthaceae). Phytocoenotic conditions of the investigated habitats are described. A description of the *M. neglectum* population is given. Literature data and materials of the herbarium of V. N. Karazin Kharkiv National University (CWU) are analysed in regard to the distribution of the identified species in the flora of Kharkiv Oblast. It is established that since the second half of the 20th century there have been no data on records of *E. subtilis*, *C. tomentosa*, *T. podolicus*, *A. nemorosum*, *C. apiculata*, and *C. pseudomaculosa* confirmed by herbarium collections. The species *E. subtilis*, *T. podolicus*, *C. tomentosa*, and *G. praebo reale* were found in the territory of Homilshanski Lisy National Nature Park. The first two species occur in phytocoenoses of natural meadows, whereas the other two occur in phytocoenoses of both natural and steppe meadows in the floodplain of the Siverskyi Donets River. In the territory of the national park, *A. nemorosum* was found on a forest path and on the edge of an oak forest on the right bank of Siverskyi Donets River, whereas *G. ladanum* occurs in ruderal vegetation of glades and forest roads of the sandy terrace on the left bank of the river. The species *C. apiculata*, *C. pseudomaculosa*, and *M. neglectum* were found only outside the park. Both species of *Centaurea* occur on grassy slopes, in ruderal vegetation at the bottom of an old clay quarry, on sides of dirt roads in south-western outskirts of the town Zmiiv, as well as on grassy slopes between the town Zmiiv and the village Haidary. A population of *M. neglectum* was also found in the south-western outskirts of Zmiiv. On a grassy slope planted by a forest strip, 115 generative individuals were found on an area of about 0.25 ha.

# Нові дані щодо видів рослин для території Харківської області та Національного природного парку «Гомільшанські ліси»

Валентина Тімошенкова

**Резюме.** Повідомляється про знахідку нового для флори Харківської області виду — *Galium praeboreale* Klokov (Rubiaceae) та про місцезростання ще восьми видів рослин, які раніше не відмічались на території НПП «Гомільшанські ліси» і в його околицях: *Euphorbia subtilis* Prokh. (Euphorbiaceae), *Carex tomentosa* L. (Cyperaceae), *Tragopogon podolicus* (DC.) Artemcz. (Asteraceae), *Arctium nemorosum* Lej. (Asteraceae), *Galeopsis ladanum* L. (Lamiaceae), *Centaurea apiculata* Ledeb. та *C. pseudomaculosa* Dobrocz. (Asteraceae), *Muscari neglectum* Guss. ex Ten. (Hyacinthaceae). Описано фітоценотичні умови досліджених місцезростань. Надана характеристика популяції *M. neglectum*. Проаналізовано літературні дані та матеріали гербарію ХНУ ім. В. Н. Каразіна (CWU) щодо розповсюдження знайдених видів на території Харківської області. Встановлено, що починаючи із другої половини ХХ ст., не було даних про місця знаходження *E. subtilis*, *C. tomentosa*, *T. podolicus*, *A. nemorosum*, *C. apiculata* і *C. pseudomaculosa*, підтверджених гербарними зборами. Види *E. subtilis*, *T. podolicus*, *C. tomentosa*, *G. praeboreale* виявлені на теренах НПП «Гомільшанські ліси», у заплаві р. Сіверський Донець. Перші два види ростуть у фітоценозах справжніх лук, а два інші — як у фітоценозах справжніх, так і остепнених лук. На території НПП, на лісовій дорозі та на узліссі дубового лісу на правому березі р. Сів. Донець знайдено також *A. nemorosum*, а *G. ladanum* трапляється у складі рудеральної рослинності просік та лісових доріг на борівій терасі лівого берега Сів. Дінця. Види *C. apiculata*, *C. pseudomaculosa* і *M. neglectum* виявлені лише за межами парку. Обидва види *Centaurea* трапляються на трав'яних схилах, серед рудеральної рослинності днища старого глиняного кар'єру, по узбіччям ґрунтових доріг на південно-західній околиці м. Зміїв і на трав'яних схилах між Змієвом та с. Гайдари. Популяцію *M. neglectum* знайдено на південно-західній окраїні м. Зміїв. На трав'яному схилі, засадженому лісосмугою, на площі близько 0,25 га виявлено 115 генеративних особин.

Ключові слова: флора, нові види, фітоценоз, популяція, Харківська обл., НПП «Гомільшанські ліси».

Адреса для зв'язку: В. Тімошенкова; НПП «Гомільшанські ліси», вул. Адміністративна, 25, м. Зміїв, Харківська обл., 63404 Україна; e-mail: timvalentine@ukr.net; orcid: 0000-0003-2830-3428

## Вступ

Збереження видового фіторізноманіття — актуальна проблема сьогодення. Основою робіт, спрямованих на її вирішення, є інвентаризація флори — виявлення видового складу рослинного покриву, розповсюдження окремих видів та їх приуроченості до конкретних умов місцезростання. Такі дані необхідні для моніторингу природних комплексів, оцінки впливу на них людської діяльності задля розробки заходів по збереженню природного фіторізноманіття та забезпечення охорони рідкісних видів.

Національний природний парк (НПП) «Гомільшанські ліси» засновано у 2004 р. Його територія знаходиться на рубежі Лісостепу і Понтичної степової провінції. Відповідно до геоботанічного районування України вона розташована у Харківському окрузі дубових, липово-дубових лісів та лучних степів Середньоруської лісостепової підпровінції Східноєвропейської лісостепової провінції дубових лісів, остепнених лук та лучних степів Лісостепової підобласті Євразійської степової області Голарктичного Домініону (Didukh & Shelyag-Sosonko 2003).

Теренами Парку протікає річка Сіверський Донець. У межі НПП входять високий правобережний схил та плато; широка заплава з великою кількістю озер і стариць; лівобережна борова тераса.

Розташування на межі геоботанічних провінцій, наявність інтразонального долинного комплексу рослинності визначають багатство флори «Гомільшанських лісів». Її вивченню присвячені роботи багатьох вчених (Saidakhmedova *et al.* 2012). На початку діяльності парку у першому томі Літопису природи НПП «Гомільшанські ліси» (2005 р.) за узагальненими даними до списку видів рослин, що ростуть на його території, включено 832 види судинних рослин.

За час існування НПП літературні дані корегуються польовими дослідженнями співробітників Парку. Так, у «Літописі природи» за 2009 р. наводиться 847 видів судинних рослин, а за 2014 р. — 810 видів. У останній підсумковий том «Літопису природи» за 2019 р. включено 823 види. Отже, у результаті флористичних досліджень не тільки доповнено список видів судинних рослин, що зростають території НПП «Гомільшанські ліси», але й було виключено деякі види, які були включені на основі літературних джерел, але їх зростання тут у теперішній час не було підтверджено. Наразі ми продовжуємо роботу з інвентаризації флори НПП та флористичні дослідження за його межами.

Нашою метою є уточнення інформації про видове багатство рослинного покриву НПП «Гомільшанські ліси» і навколишньої території, його раритетну складову, розповсюдження окремих видів, їх фітоценотичну приуроченість.

## Об'єкти та методика досліджень

Дослідження проведено згідно із програмою «Літопису природи» (The Program... 2002) на території НПП «Гомільшанські ліси» та в його околицях протягом 2015–2019 рр. Матеріал збирали маршрутним методом та під час виконання геоботанічних описів. Збираючи гербарні зразки фіксували фітоценотичні умови місцезростань.

Видові назви узгоджено із номенклатурно-таксономічним довідником «Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist» (Mosyakin & Fedoronchuk 1999).

Під час аналізу отриманих результатів критично опрацьовані літературні джерела та гербарні зразки виявлених видів, що зберігаються у науковому гербарії ХНУ ім. В. Н. Каразіна (CWU). Гербарні зразки цих видів, зібрані авторкою, передано до CWU.

## Результати досліджень та їх обговорення

За результатами досліджень гербарного матеріалу, зібраного авторкою у 2015–2017 рр., на території НПП «Гомільшанські ліси» виявлено один новий для флори Харківської області вид із родини Rubiaceae — *Galium praeboreale* Klokov і ще п'ять видів, які раніше не вказувались для території НПП. Вони представляють чотири родини: Euphorbiaceae — *Euphorbia subtilis* Prokh.; Cyperaceae — *Carex tomentosa* L.; Asteraceae — *Tragopogon podolicus* (DC.) Artemcz., *Arctium nemorosum* Lej.; Lamiaceae — *Galeopsis ladanum* L. Два нові для досліджуваної території види із родини Asteraceae: *Centaurea apiculata* Ledeb., *C. pseudomaculosa* Dobroc.; і один — із родини Nyctaginaceae — *Muscari neglectum* Guss. ex Ten. знайдено лише в околицях Парку.

*Galium praeboreale* — східноєвропейський лісостеповий вид (Klokov 1961). В Україні зростає на заплавах луках високого рівня, знижених місцях і схилах, на узліссях дубових, рідше дубово-грабових лісів від Прикарпаття до Донецької і Луганської областей (Sychak & Kahalo 2010; Ostapko *et al.* 2010; Krytska & Novosad 2012).

*Euphorbia subtilis* трапляється у Лісостепу та у північно-східній частині Степу від Карпат і Причорномор'я до Західного Сибіру. Росте по лучних степах, остепнених луках, лісових галявинах і узліссях, інколи по краю полів (Klokov 1955; Geltman 1996).

*Carex tomentosa* — євразійський вид, що росте на сируватих місцях у рідких лісах, на узліссях, по чагарниках, на сухих луках (Krechetovych 1940; Egorova 1976). В Україні трапляється досить рідко на Поліссі, у Лісостепу і північній частині Степу (Krechetovych 1940).

*Tragopogon podolicus* — рослина лучностепових і степових оселищ, інколи зростає на пісках прирічкових терас від Молдови до Алтаю (Tsvelev 1989).

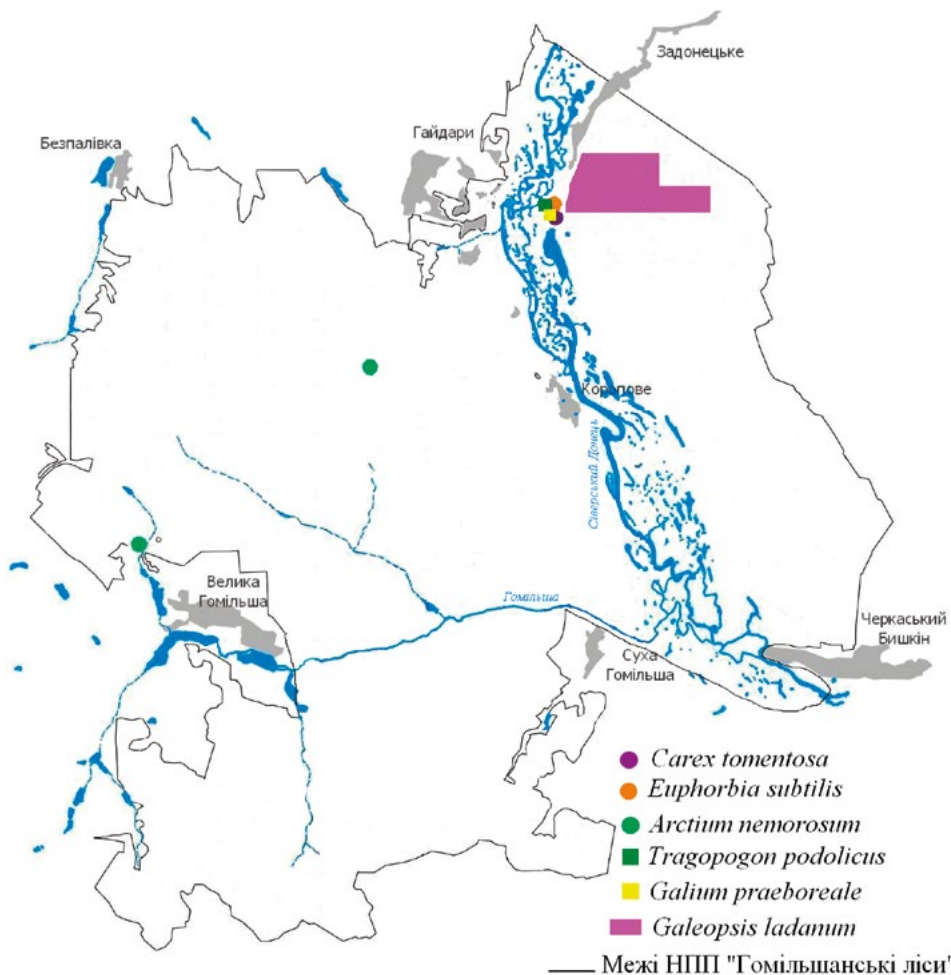
У НПП «Гомільшанські ліси» усі чотири види виявлено у заплаві р. Сіверський Донець на території кварталу № 71 Задонецького лісництва (рис. 1). Координати місцезнаходження: N 49.622713, E 36.339366. Трапляються вони у фітоценозах справжніх лук із домінуванням *Alopecurus pratensis* L., *Carex praecox* Schreb., *Filipendula vulgaris* Moench. Крім того, *Carex tomentosa* росте у справжньолучних фітоценозах із переважанням у травостойі *Geranium*



*collinum* Stephan, *Sanquisorba officinalis* L., *Galium rubioides* L., *Phleum pratense* L.; а *Euphorbia subtilis* та *Galium praeboreale* — у рослинних угрупованнях остепнених лук, співдомінантами в яких є *Festuca rupicola* Heuff., *Filipendula vulgaris*, *Serratula lycopifolia* (Vill.) A. Kern.

*Arctium nemorosum* росте у листяних і мішаних лісах, на галявинах, узліссях, у чагарниках, по берегах водойм у Європі і Передкавказзі (Клоков 1962; Чернева 1994). На території НПП його знайдено у нагірній діброві правого, високого, берега Сіверського Дінця — на лісовій дорозі серед кварталу № 18 Коропівського природоохоронного відділення та у кварталі № 53 Гомільшанського лісництва (рис. 1).

Координати місцезнаходжень: N 49.5954628, E 36.2953911; N 49.56597, E 36.23376. У Коропівському природоохоронному відділенні *A. nemorosum* ріс у ясенєво-кленовій діброві та входив до складу дуже розрідженого трав'яного ярусу (проективне покриття до 20 %) із *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara & Grande, *Lamium maculatum* (L.) L., *Urtica dioica* L., *Fallopia dumetorum* (L.) Holub, *Stellaria media* (L.) Vill., *Plantago major* L., *Geum urbanum* L., *Chaerophyllum temulum* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Viola odorata* L., *Carex pilosa* Scop., *Securigera elegans* (Pančić) Lassen. без вираженого домінування окремих видів. У Гомільшанському лісництві *A. nemorosum* ріс на узліссі кленово-липової діброви у складі такого ж розрідженого, як і у попередньому місцезростанні, трав'яного ярусу із одиничних особин *Asarum europaeum* L., *L. maculatum* та об'єднаних копитними тваринами пагонів *Euonymus europaea* L.



**Рис. 1.** Місцезнаходження нових видів рослин на території НПП «Гомільшанські ліси» (2015–2017 рр.).  
**Fig. 1.** Record localities of new species of plants in Homilshanski Lisy National Nature Park (2015–2017).

*Galeopsis ladanum* — євразійський вид, бур'ян (Klokov 1960; Gladkova & Menitskiy 1978). Нами виявлений у складі рудеральної рослинності просік та лісових доріг на ділянці Задонецького бору між садибою Задонецького лісництва і трасою Харків–Балаклея (рис. 1). Координати місцезнаходження: N 49.62872, E 36.35919.

*Centaurea apiculata* — лучно-степовий вид, що зростає на цілих трав'яних ділянках, серед чагарників і на перелогах, поширений від Середземномор'я до Західного Сибіру (Cherepanov 1994); *C. pseudomaculosa* — ендем середніх і південних районів Східної Європи та південного заходу Західного Сибіру, росте по степах, кам'янистих відслоненнях, на галявинах і узліссях, вздовж доріг, часом як бур'ян на полях (Visiulina 1965; Cherepanov 1994). Обидва види виявлено на південно-західній околиці м. Зміїв — на трав'яних схилах, серед рудеральної рослинності днища старого глиняного кар'єру, по узбіччям ґрунтових доріг; та на трав'яних схилах між Змієвом і с. Гайдари вздовж правого берега р. Сіверський Донець (рис. 2).

Координати місцезнаходжень: N 49.672888, E 36.334363; N 49.673252, E 36.331193; N 49.673663, E 36.327949; N 49.670795, E 36.337088; N 49.671793, E 36.331773; N 49.65101, E 36.32830; N 49.64968, E 36.32735.

На цілих ділянках схилів і на перелогах у рослинному покриві домінують *Carex praecox*, *Poa angustifolia* L., *P. compressa* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Medicago romanica* Prodán, *Trifolium pratense* L., *Agrimonia grandis* Andr. ex C. A. Mey., *Falcaria vulgaris* Bernh., *Salvia tesquicola* Klokov & Pobed. Необхідно відзначити, що на околиці м. Зміїв особини *C. apiculata* протягом 3-х років після розорювання ділянки виживали посеред поля, яке засівалося пшеницею.

*Muscari neglectum* поширена в Європі, на Кавказі, у Малій та Середній Азії, Ірані, Північній Африці де росте серед чагарників, на трав'яних та глинисто-щебенистих схилах, також на оброблювальних землях, бо широко культивується ще із XVI ст. (Bordzilovskiy 1950; Mordak 1979). В Україні вид охороняється на території 14-ти областей, у т. ч. Харківської обл. (Official... 2012). Популяція *M. neglectum* збереглася на південно-західній околиці Змієва, на трав'яному схилі біля глиняного кар'єру (рис. 2). Схил частково зайнятий лісосмугою із *Tilia cordata* Mill. і *Robinia pseudoacacia* L. Знайдена локальна популяція займає площу близько 0,25 га. У її складі виявлено 6 локусів, віддалених на 10–20 м один від одного. Розмір локусів та координати їх місцезнаходжень наведені у таблиці 1.

У 2019 р. загалом у популяції виявлено 115 генеративних особин. Росте *M. neglectum* як поблизу дерев, так і на відкритих ділянках. У трав'яному ярусі у місцях зростання цього виду домінують *Poa angustifolia*, *Carex praecox*, *Agrimonia grandis*, *Salvia tesquicola*. Рослинний покрив

зазнає інтенсивного рекреаційного навантаження, а також знищується під стихійними сміттєзвалищами.



Рис. 2. Місцезнаходження нових видів рослин в околицях НПП «Гомільшанські ліси» (2017 р.).

Fig. 2. Record localities of new plant species in the outskirts of Homilshanskiy Lisy NNP (2017).

Таблиця 1. Координати місцезнаходжень та розмір локусів популяції *Muscari neglectum* на околиці м. Змієва (01.04. 2019)

Table 1. Coordinates of record localities and size of population loci of *Muscari neglectum* in vicinities of Zmiiv (1 April 2019)

№ локусу	Координати		Кількість генеративних особин, шт.	Площа локусу, м <sup>2</sup>
	N	E		
1	49.67177	36.33188	37	1
2	49.67209	36.33199	18	12
3	49.67269	36.33336	29	100
4	49.67253	36.33298	24	70
5	49.67207	36.33179	6	2
6	49.67199	36.33205	1	–

Останні узагальнюючі відомості про флору Харківської області містяться в анотованому систематичному списку дикорослих судинних рослин (Gorelova & Alekhin 2002). Автори зазначають, що до списку включено лише ті види, наявність яких була підтверджена їхніми особистими спостереженнями.

Певно, тому у цьому списку відсутні *Euphorbia subtilis*, *Carex tomentosa*, *Arctium nemorosum*, *Galium praeboreale*, *Tragopogon podolicus*, *Centaurea apiculata*, *C. pseudomaculosa*. Остання опублікована інформація про наявність *E. subtilis*, *C. tomentosa*, *A. nemorosum* на території Харківської області належить М. В. Клокову і В. І. Кречетовичу (Klokov 1955; 1962; Krechetovych 1940). У CWU зберігаються гербарні зразки *C. tomentosa* і *A. nemorosum*, зібрані М. Цвельовим, що датовані відповідно 1950 та 1955 роками. Перший вид було виявлено ним поблизу залізничної станції Єзерська, що знаходиться південніше м. Мерефа, а другий — на території Дергачівського району. Ареали *Tragopogon podolicus* і *Centaurea apiculata* за об'ємом виду, прийнятим у «Vascular plants of Ukraine» (Mosjakin & Fedoronchuk 1999), також включають Харківську обл. До виду *T. podolicus* належать екземпляри, які визначені як вид *Tragopogon leiorhynchus* Klokov, що описаний із території Харківщини (Klokov 1965; Gamulya 2016). Гербарний зразок *T. podolicus*, зібраний біля біостанції у 1959 р. Кузнецовою, зберігається у CWU. Вид *C. apiculata* за зведенням С. Л. Мосякіна і М. М. Федорончука включає *C. pseudocoriacea* Dobrocz. (Mosyakin & Fedoronchuk 1999), яка О. Д. Вісюліною вказується для Харківської обл. (Visyulina 1965). За матеріалами CWU *Centaurea pseudomaculosa* на території області збирали М. Цвельов (окол. Харкова, 1950 р.), а також Брянцева і В. Тверетинова (Вовчанський р-н, 1964 р.).

Стосовно *Galium praeboreale* М. В. Клоков зазначає, що цей вид трапляється по всьому Лівобережному Лісостепу (Klokov 1961). У літературних джерелах нами не виявлено відомості про гербарні збори цього виду з території Харківської області. У CWU також відсутні гербарні зразки *G. praeboreale*. Наші дані є першим повідомленням про наявність *G. praeboreale* на території Харківської області.

*Galeopsis ladanum* та *Muscari neglectum* наявні у списку видів рослин, що ростуть на території Харківщини (Gorelova & Alekhin 2002). Зокрема відзначено, що перший вид трапляється як бур'ян по всій області, а другий — поширений лише на території Зміївського, Чугуївського і Ізюмського районів. Важливим є той факт, що ще на початку існування НПП «Гомільшанські ліси» за даними першого тому Літопису природи (2005 р.) *M. neglectum* вважалась ймовірно зниклою як у межах Парку, так і на навколишній території. Наша знахідка є першим підтвердженням існування цього виду за час функціонування НПП. Наявність *M. neglectum* на окраїні міста аргументує важливість обстеження усіх ділянок із більш або менш збереженим природним рослинним покривом, незалежно від їх розміру і місцезнаходження.

## Висновки

Результати наших досліджень доповнюють флору Харківської області одним видом — *Galium praeboreale* та уточнюють інформацію про місця зростання на її території шести видів: *Euphorbia subtilis*, *Carex tomentosa*, *Arctium nemorosum*, *Tragopogon podolicus*, *Centaurea apiculata* і *C. pseudomaculosa*. Шістьма видами (*E. subtilis*, *C. tomentosa*, *A. nemorosum*, *T. podolicus*, *G. praeboreale*, *Galeopsis ladanum*) доповнено список видів рослин, що ростуть на території НПП «Гомільшанські ліси», а три види — *C. apiculata*, *C. pseudomaculosa*, *Muscari neglectum* — додано до переліку видів рослин, які поширені в околицях національного природного парку, але наразі не були знайдені у його межах. Місцезростання *G. ladanum* вказують на те, що чинником розповсюдження цього виду на теренах Парку є людська діяльність.

## Подяка

Авторка вдячна компанії «Intetics» та особисто О. Селіверстову за надання комп'ютерного і ГІС обладнання для проведення досліджень.

## References

- Bordzilovskiy, Ye. I. 1950. Muscari (Tourn.) Mill. *The flora of the Ukrainian SSR. Vol. 3.* Ed. by M. I. Kotov and A. I. Barbarych. Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, Kyiv, 230–235. [In Ukrainian]
- Cherepanov, S. K. 1994. Centaurea L. In: N. N. Tsvelev (ed.). *The flora of the European part of the USSR. Vol. 7.* Nauka, Leningrad, 260–288. [In Russian]
- Cherneva, O. V. 1994. Arctium L. In: N. N. Tsvelev (ed.). *The flora of the European part of the USSR. Vol. 7.* Nauka, Leningrad, 215–216. [In Russian]
- Didukh, Ya. P., Yu. R. Shelyag-Sosonko. 2003. Geobotanical zoning of Ukraine and adjusting territories. *Ukrainian Botanical Journal*, **60** (1): 6–17. [In Ukrainian]
- Egorova, T. V. 1976. Carex L. *The flora of the European part of the USSR. Vol. 2.* Volume ed. T. V. Egorova. Nauka, Leningrad, 134–219. [In Russian]
- Gamulya, Yu. G. 2016. Authentic materials of the species of the genus Tragopogon (Asteraceae) in the Herbarium of V. N. Karazin Kharkiv National University (CWU). *Ukrainian Botanical Journal*, **73** (4): 404–408. [In Ukrainian]
- Geltman, D. V. 1996. Euphorbia L. *Flora of Eastern Europe. Vol. 9.* Ed. by N. N. Tsvelev. Mir i Semya-95, St. Petersburg, 262–287. [In Russian]
- Gladkova V. N., Yu. L. Menitskiy. 1978. Galeopsis L. *The flora of the European part of the USSR. Vol. 3.* Executive ed. An. A. Fedorov, volume ed. Yu. L. Menitskiy. Nauka, Leningrad, 156–160. [In Russian]
- Gorelova, L. N., A. A. Alekhin. 2002. *Vegetation cover of Kharkiv region: essay on vegetation, protection issues, annotated list of vascular plants.* V. N. Karazin KhNU, Kharkov, 35–168. [In Russian]
- Klokov, M. V. 1955. Euphorbia L. *The flora of the Ukrainian SSR. Vol. 7.* Ed. by M. V. Klokov and O. D. Visyulina. Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, Kyiv, 121–176. [In Ukrainian]
- Klokov, M. V. 1960. Galeopsis L. *The flora of the Ukrainian SSR. Vol. 9.* Ed. by M. I. Kotov. Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, Kyiv, 125–130. [In Ukrainian]
- Klokov, M. V. 1961. Galium L. *The flora of the Ukrainian SSR. Vol. 10.* Ed. by M. I. Kotov. Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, Kyiv, 169–249. [In Ukrainian]
- Klokov, M. V. 1962. Arctium L. *The flora of the Ukrainian SSR. Vol. 11.* Ed. by O. D. Visyulina. Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, Kyiv, 431–443. [In Ukrainian]
- Klokov, M. V. 1965. Tragopogon leiorhynchus Klok. *The flora of the Ukrainian SSR. Vol. 12.* Ed. by O. D. Visyulina. Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, Kyiv, 564–565. [In Ukrainian]
- Krechetovych, V. I. 1940. Carex L. *The flora of the Ukrainian SSR. Vol. 2.* Ed. by Ye. M. Lavrenko. Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, Kyiv, 448–563. [In Ukrainian]
- Krytska, L. I., V. V. Novosad. 2012. Geographical structure of the flora of Kodymo-Yelanetsky Pobuzhnye (aboriginal faction). *Proceedings of the National Museum of Natural History*, (10), 53–64. [In Ukrainian]
- Mordak, E. V. 1979. Muscari Mill. *The flora of the European part of the USSR. Vol. 4.* Executive ed. An. A. Fedorov, volume ed. Yu. D. Gusev. Nauka, Leningrad, 253–255. [In Russian]
- Mosyakin, S. L., M. M. Fedoronchuk. 1999. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. M.G. Kholodny Institute of Botany, Kyiv, 1–345.
- Official... 2012. *Official lists of regional rare plants of administrative territories of Ukraine (reference book).* Compiled by T. L. Andrienko, M. M. Peregrym. Alterpress, Kyiv, 1–148. [In Ukrainian]
- Ostapko V. M., A. V. Boiko, S. L. Mosiakyn. 2010. *Vascular plants of the south-east of Ukraine.* Noulidzh, Donetsk, 1–133. [In Russian]
- Saidakhmedova, N. B., O. V. Filatova, O. V. Klimov, O. V. Prylutskiy, O. Yu. Akulov, A. P. Biatov. 2012. NNP Homilshanski lisy. *Phytodiversity of nature reserves and national nature parks of Ukraine. P. 2. National nature parks.* Ed. by V. A. Onyshchenko and T. L. Andriyenko. Phytosociocentre, Kyiv, 152–175. [In Ukrainian]
- Sychak, N. M., O. O. Kahalo. 2010. Additions to the flora of the Lviv region (plain part). *Scientific bases of biodiversity conservation*, **8** (1): 173–196. [In Ukrainian]
- The Program... 2002. *The Program of the Chronicle of Nature for Nature Reserves and National Nature Parks: Method. Manual.* Ed. by T. L. Andrienko. Akadempriodika, Kyiv, 1–103. [In Ukrainian]
- Tsvelev, N. N. 1989. Tragopogon L. *The flora of the European part of the USSR. Vol. 8.* Ed. by N. N. Tsvelev. Nauka, Leningrad, 46–56. [In Russian]
- Visyulina, O. D. 1965. Centaurea L. *The flora of the Ukrainian SSR. Vol. 12.* Ed. by O. D. Visyulina. Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, Kyiv, 37–165. [In Ukrainian]

# The prominent Ukrainian ichthyologist and museologist Yuriy Movchan (1936–2021)

Leonid Manilo, Volodymyr Peskov

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

## article info

### key words

museum collections, ichthyofauna, history of zoology

### correspondence to

Leonid Manilo; National Museum of Natural History, NAS of Ukraine; 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01054 Ukraine; Email: [leonid.manilo@gmail.com](mailto:leonid.manilo@gmail.com); orcid: 0000-0002-7143-9470

### article history

Submitted: 05.07.2021. Revised: 19.11.2021. Accepted: 20.11.1921

### cite as

Manilo, L., V. Peskov. 2021. The prominent Ukrainian ichthyologist and museologist Yuriy Movchan (1936–2021). *GEO&BIO*, 21: 227–234. [In Ukrainian, with English summary]

## abstract

A brief overview of the life and scientific achievements of Yuriy Movchan, an outstanding Ukrainian zoologist, museologist, collector of zoological collections, fish expert, and author of the ichthyological exhibition of the National Museum of Natural History NAS of Ukraine is presented. Biographic data are given based on the scientist's personal file, which is preserved in the archive of the National Museum of Natural History NAS of Ukraine, as well as according to his autobiography published in the jubilee volume of the Proceedings of the Zoological Museum (Vol. 50, 2019). In the context of Yuriy Movchan's scientific achievements, a list of his main publications is given, including handbooks, scientific monographs, catalogues, and guides to the zoological museum. Yuriy Movchan's creative life was practically entirely related to the zoological museum of the National Academy of Sciences of Ukraine. Working in the zoological museum, Yuriy Vasyliovych has grown from museum attendant to a prominent ichthyologist, specialist of fish fauna of all kinds of water bodies of Ukraine, including inland and marine waters, aborigine and adventive fauna components, rare and industrial fishes, etc. The fish collection of NMNH includes more than 47 740 specimens of 567 fishes collected by Yu. Movchan personally and with fellow scientists. Yu. Movchan paid a great deal of attention to the conservation of rare and threatened species of Ukraine's fish fauna. Voluntarily he worked as academic secretary of the zoological section at the National Commission on the Red Data Book of Ukraine, coordinated and edited the chapter 'Cyclostomes and Fishes,' authored 11 species reviews in the second (1994) and 24 in the third (2009) edition of the Red Data Book of Ukraine. His most cited works are presented. Yuriy Movchan worked until his last days, even when he was chained to his wheelchair, completing the editing of the second edition of his fundamental work 'Fishes of Ukraine' and seeking an opportunity to publish it. His late publications are devoted to the history of creation of the zoological exhibition and scientific collection of cyclostomes and fishes of NMNH.

© 2021 L. Manilo, V. Peskov; 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.

# Видатний український іхтіолог та музеолог Юрій Мовчан (1936–2021)

Леонід Маніло, Володимир Песков

**Резюме.** Представлено стислий огляд біографії та наукових доробок Юрія Мовчана — видатного українського зоолога, музеолога, колектора зоологічних колекцій, знавця риб, автора іхтіологічної експозиції Національного науково-природничого музею НАН України. Наведені біографічні відомості, реконструйовані завдяки особовій справі, яка зберігається в архіві Національного науково-природничого музею НАН України (ННПМ), а також автобіографії дослідника, надрукованої в ювілейному номері журналу «Збірник праць зоологічного музею» (№ 50, 2019 р.). В контексті наукової діяльності Ю. В. Мовчана подано перелік його основних наукових праць, у тому числі довідників, наукових монографій, каталогів та путівників по зоологічному музею. Творчий шлях Ю.В. Мовчана практично повністю був пов'язаний з зоологічним музеєм НАН України. Працюючи в Зоологічному музеї, Юрій Васильович пройшов шлях від доглядача музею до видатного іхтіолога, знавця іхтіофауни всіх типів водойм України, включно з континентальними і морськими водами, аборигенної і адвентивної складових фауни, рідкісних і промислових видів риб тощо. В іхтіологічній колекції ННПМ зберігається понад 47 740 зразків риб 567 видів, зібраних Ю. Мовчаном особисто або з колегами. Чимало уваги дослідник приділяв охороні рідкісних та зникаючих видів іхтіофауни України. На громадських засадах працював вченим секретарем в секції зоології Національної комісії з питань Червоної книги України, а також був незмінним науковим керівником і редактором розділів «Круглороті, Риби», є автором 11 видових нарисів у другому (1994 р.) і 24 — у третьому (2009 р.) виданнях Червоної книги України. Наводяться найбільш цитовані праці дослідника. Юрій Васильович працював майже до останнього дня, навіть коли був прикутий до інвалідного крісла, він завершував редагування другого видання своєї фундаментальної праці «Риби України» і шукав можливості її надрукувати, але не встиг. Його останні публікації, присвячені історії створення експозиції Зоологічного музею взагалі (2019), а також експозиції і фондових колекцій міног і риб (2019).

Ключові слова: музейні колекції, іхтіофауна, історія зоології.

Адреса для зв'язку: Леонід Маніло; Національний науково-природничий музей НАН України; вул. Богдана Хмельницького 15, Київ, 01054 Україна; e-mail: leonid.manilo@gmail.com; orcid: 0000-0002-7143-9470

## Вступ

23 лютого 2021 року пішов з життя наш колега, один із засновників Зоологічного музею ННПМ НАН України, широко відомий вчений-іхтіолог, старший науковий співробітник відділу зоології Національного науково-природничого музею НАН України, кандидат біологічних наук Юрій Васильович Мовчан (рис. 1).

Відомостей про дослідника практично немає. Коротенька інформація подана про його батька — члена-кореспондента АН УРСР, професора Василя Архиповича Мовчана (1903–1964) (Mazurmovych 1972). Тому інформація, що викладена нижче, частково взята з особистої справи та автобіографічного нарису, надрукованого у ювілейному виданні наукового журналу «Збірник праць зоологічного музею» (Movchan 2019a).

## Стисла біографічна довідка

Юрій Васильович Мовчан народився 11 серпня 1936 р. у місті Києві в родині науковців Ганни Андріївни та видатного українського іхтіолога, члена-кореспондента АН УРСР, директора науково-дослідного Інституту ставкового рибного господарства Української академії аграрних наук в м. Києві Василя Архиповича Мовчанів.

Його дитячі роки припали на важкі часи Другої світової війни. На початку війни, у зв'язку з призовом його батька до лав радянської армії, він разом з матір'ю, старшим братом семи років і сестрою батька з донькою трьох років, були евакуйовані до м. Свердловська до батька, якого відкликали з армії аби він провів евакуацію установи, якою до цього керував.

У Київ родина повернулася у жовтні 1944 р. після звільнення міста від фашистських загартників. У листопаді 1944 року Юрій пішов до першого класу середньої загальноосвітньої



**Рис. 1.** Юрій Васильович Мовчан на робочому місці в Зоологічному музеї (1990-і роки).

**Fig. 1.** Yuriy Movchan at his workplace in the Zoological Museum (the 1990s).

школи. Ще у шкільні роки він зацікавився рибним населенням українських водойм. Влітку саморобною вудкою рибалив на Дніпрі там, де ще не було сучасної набережної. Під час літніх канікул гостював у родичів в с. Гайворон Кіровоградської обл., де «рибалив руками» на річці Південний Буг: під камінням, у вимоїнах і норках високого кам'янистого берега ловив дрібних риб (окунців, миньків, пічкурів та ін.). На прибережних мілинах Дніпра біля с. Прохорівка (Канівський район Черкаської області) з піщано-мулистого дна ногами витоптував щипавок, щоб роздивитися чим вони «щипають». В с. Мотовилівка (Фастівський р-н Київської обл.) ловив вудкою рибу на ставках місцевого рибгоспу. Дитяча цікавість до природи та усього живого з роками переросли у стійку пристрасть дослідника, у намагання пізнати світ риб.

Після закінчення середньої школи у 1954 р. він вступив до Київського університету ім. Тараса Шевченка, біологічний факультет якого закінчив у 1959 р. за спеціальністю біолог-зоолог (іхтіологія). У студентські роки, за його словами, часто у вихідні дні змагався з відомим у майбутньому вченим іхтіологом-гідробіологом В. В. Поліщуком у тому, хто зловить більше видів риб у гирлі Десни, куди можна було дістатися «річковим трамвайчиком». На п'ятому курсі університету робив дипломну роботу на ставках дендропарку «Олександрія» (м. Біла Церква), де проводив свої перші дослідження на річці Рось.

Першим місцем роботи Ю. В. Мовчана після закінчення університету був Відділ фізіології вищої нервової діяльності Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця АН України (1959–1960), де він займав посаду старшого лаборанта і вперше познайомився зі справжньою експедиційною і науковою роботою. Це була експедиція відділу на гору Ельбрус (Кавказ), яка проводилася за програмою підготовки польотів у космос, і якою передбачалося вивчення змін у крові собак та їх поведінці на різній висоті над рівнем моря. Наприкінці 1960 р. Юрій Васильович перейшов на роботу до відділу хребетних Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена АН України на посаду доглядача зоологічного музею.

## Наукова діяльність

Наукова робота Юрія Васильовича Мовчана в царині зоології хребетних, іхтіології починається з аспірантури Інституту зоології (1961–1964 рр.), після закінчення якої у 1966 р. він успішно захистив дисертацію на здобуття вченого ступеню кандидата біологічних наук за темою «Внутривидовая изменчивость морфологических признаков азовско-черноморских популяций севрюги и русского осетра» (науковий керівник д. б. н. П. Й. Павлов).

Уся подальша робота вченого пов'язана з Інститутом зоології ім. І. І. Шмальгаузена, а потім з Національним науково-природничим музеєм НАН України (до 4.12.1996 р. Центральним ...), де він пройшов шлях від доглядача зоологічного музею до старшого наукового співробітника.

Наукові інтереси Ю. В. Мовчана завжди були тісно пов'язані безпосередньо з фауністикою, систематикою, біологією і охороною міног і риб України, які розглядалися відповідно до бази новостворених сучасних наукових фондів колекцій. Цій справі було присвячене все його творче життя.

## Експедиційна діяльність

У 1965 р. він брав участь у складі великої експедиції Відділу хребетних тварин Інституту зоології на Курильські острови (Охотське море, РФ), де у прибережних морських і прісних водах острова Кунашир збирав риб та інших представників фауни цього регіону для поповнення експозиції і фондів колекцій Зоологічного музею.

Особливо треба відзначити участь Ю. В. Мовчана у тривалих зарубіжних експедиціях на судах РГМ «Наука» в Аравійському морі (6.07–18.12.1969 р. і 09–12.1974 р.) та НДС «Академік Вернадський» в Атлантичний та Індійський океани (2.07–25.11.1981 р. і 29.12.1990–05.05.1991 р.). Світлини цього періоду його діяльності представлено на рис. 2, 3, 4, 5. За результатами зазначених експедицій наукові фонди і експозиція Зоологічного музею поповнилися численними різноманітними представниками океанів та суходолу.

Фауністичними дослідженнями, які були організовані Ю. В. Мовчаном, або в яких він брав безпосередню участь, були охоплені фактично всі великі річки України і їх басейни, а також прибережні води Чорного і Азовського морів. Тільки у 1971–2002 рр. ним, крім інших експедиційних виїздів, було здійснено понад 12 цілеспрямованих тривалих експедицій на водойми з використанням державного автотранспорту (протяжністю понад 47 716 км).

Наприклад, експедиція на водойми Закарпаття (річки Латориця, Ріка, Тересва, Шопурка, Тиса) та Буковини (річки Прут, Сірет) (25.08–29.09.1986), під час роботи якої було зібрано серійний матеріал по рибах і безхребетних тваринах, який був переданий у відповідні фонди Зоологічного музею.

Близько 20 тис. км припадає на експедиційні виїзди для збирання матеріалу на власному автотранспорті Ю. В. Мовчана. Наприклад, 25.05.–2.06.1984 — р. Південний Буг, в районі с. Куріпчине–с. Мигія, (Первомайський р-н, Миколаївська обл.); 5–9.09.1984 — р. Прип'ять, поблизу с. Довляди (Наровлянський р-н, Гомельська обл., Білорусь); 10–18.07.1987 — Азовське море, Якимівський р-н, Запорізька обл.); 14–20.08.1988 — р. Сейм, поблизу с. Мости, (Бахмацький р-н, Чернігівська обл.).

Велика кількість експедиційних виїздів була здійснена ним безпосередньо громадським транспортом на різні водойми (наприклад, 3–12.05. 1962 — Соловйовське гирло р. Кубань, коса Вербена, поблизу м. Темрюк (РФ); 6–16.06.1962 — Дніпровсько-Бузький лиман, поблизу с. Станіслав, Білозерський р-н, Херсонська обл.; 10–19.10.1966 — р. Дунай, гирло Прорва, Ізмаїльський р-н, Одеська обл.; 2.05–8.06.1971 — р. Сіверський Донець, околиці м. Ізюм, Харківська обл.; 16–22.07.1979 — р. Рось, поблизу с. Саварка, Богуславський р-н, Київська обл.; 9–23.07.1992 — річка басейну Сіверського Донця (Айдар, Деркул, Казенний Торець, Сухий Торець) і чимало інших самостійних виїздів за власний рахунок.

Під час цих виїздів було зібрано величезний матеріал з різних таксономічних груп тварин, який поповнив фондові колекції Національного науково-природничого музею НАН України.





**Рис. 2.** Ю. Мовчан та В. Мірошников знімають шкіру з китової акули, Аравійське море (РТМ «Наука», 1969 р.).

**Fig. 2.** Yu. Movchan and V. Miroshnikov remove the skin of a whale shark, Arabian Sea (RTM 'Nauka', 1969).



**Рис. 3.** Ю. Мовчан та В. Мірошников ловлять мулистих стрибунів (Пакистан, околиці м. Карачі, 1969 р.).

**Fig. 3.** Yu. Movchan and V. Miroshnikov catch mudskippers (Pakistan, near Karachi, 1969).



**Рис. 4.** Ю. Мовчан на палубі РТМ «Наука» зі скатом-мантою.

**Fig. 4.** Yu. Movchan on the deck of RTM 'Nauka' with a devil ray.



**Рис. 5.** Ю. Мовчан на палубі РТМ «Наука» біля траля з уловом (1974 р.).

**Fig. 5.** Yu. Movchan on the deck of RTM 'Nauka' near the trawl with the catch (1974).

Фауністичні дослідження Ю. В. Мовчана складають основу наукової роботи дослідника, результати якої узагальнені в його фундаментальних працях з серії «Фауна України», підготовлених ним як особисто (Movchan 1988), так і у співавторстві з колегами (Movchan & Smirnov 1983).

## Юрій Мовчан — автор іхтіологічної експозиції ННПМ

Перші роки його праці в Інституті зоології тісно пов'язані із створенням сучасної експозиції і фондів колекцій міног і риб Зоологічного музею. Вся робота по проектуванню і виконанню фактично всіх робіт по створенню нової експозиції та створенню практично нових фондів колекцій круглоротих і риб як до, так і після відкриття музею у 1967 р., полягла на аспіранта Ю. В. Мовчана (Manilo & Movchan 2019). До початку реконструкції, в старих дубових шафах експонувалися нечисленні експонати риб, багато з яких були у дуже поганому стані

(поламани плавці, непрофесійне фарбування, для багатьох відсутні наукові етикетки тощо) і не мали не тільки наукової, але й естетичної цінності. Про динаміку змін в експозиції круглоротих і риб свідчать такі показники: в 1960 р. експонувався 71 експонат, відповідно в 1967 р. — 237, в 1969 р. — 348, і в 2009 р. виставлено вже 439 одиниць. Ю. В. Мовчаном власноруч було зроблено загалом 175 експонатів (мокрих препаратів — 123, чучел — 47, висушених препаратів — 5, гіпсових виливок — 1). За рік після відкриття Зоологічного музею (1968 р.), за проектом і при його участі у роботах по створенню і облаштуванню експозиції холу музею, був відкритий живий куточок — «Акваріуми» (Movchan 2019b).

## Створення наукових фондів колекцій Зоомузею

Не меншої уваги заслуговує його робота по створенню фондів колекцій. Загалом у 1960 р., коли Ю. В. Мовчан прийшов на роботу до Зоологічного музею, у фондах риб були відсутні будь-які записи і етикетування, нараховувалося близько 150 екземплярів риб поганого збереження, часто пересохлі, поламани тощо. Тому створенню сучасної наукової фондової колекції риб ним приділялася особлива увага, тим більше, що риби були потрібні також для формування експозиції. Вже на час відкриття Зоомузею (1967 р.) за його участю вдалося збільшити фонди риб до 4,5 тис. одиниць зберігання. І така робота тривала впродовж всього його життя.

*Таблиця 1. Поповнення наукових фондів колекцій (зокрема й експозицій) Зоологічного музею Ю. В. Мовчаном під час його зарубіжних експедицій*

*Table 1. Enrichment of the scientific collections and the exhibition of the Zoological Museum with specimens collected by Yu. V. Movchan during his expeditions abroad*

Район збирання, тип тварин	Рік	Число таксонів	Число екземплярів
Тихий океан (Охотське море, Курильські о-ви)	1965		
Безхребетні		~ 40	> 70
Хребетні		> 45	> 250
Разом		~ 85	> 320
Індійський океан (Аравійське море)	1969		
Безхребетні		~ 140	> 1019
Хребетні		> 177	> 3595
Разом		~ 317	~ 4614
Індійський океан (Аравійське море)	1974		
Безхребетні		~ 134	> 920
Хребетні		> 326	~ 1316
Разом		~ 460	~ 2236
Індійський океан	1981		
Безхребетні		~ 424	> 1742
Хребетні		~ 108	> 286
Разом		~ 532	> 2028
Індійський, Атлантичний океани, Середземне море	1991		
Безхребетні		~ 620	~ 2793
Хребетні		~ 158	> 498
Разом		~ 778	> 3291
у т. ч. за групами тварин:			
Безхребетні:			
Кишковопорожнинні (у т. ч. корали)		~ 92	> 202
Ракоподібні		~ 119	> 394
Комахи (у т. ч. метелики)		~ 767	> 3116
Молюски		~ 317	> 2337
Голкошкірі		~ 50	> 162
Інші безхребетні тварини		~ 13	> 333
Разом		~ 1358	> 6544
Хребетні:			
Риби		~ 731	5666
Амфібії		~ 11	63
Рептилії		~ 53	184
Птахи		~ 16	29
Ссавці		3	3
Разом		~ 814	5945

Наприклад, на вересень 2009 р. в базі даних було обліковано 133 904 екз. риб (1404 таксонів), зібраних у басейнах Атлантичного, Індійського, Тихого, Північного і Південного океанів (з водойм понад 38 країн світу), у т. ч. 120 032 екз. з водойм України (187 таксонів, у т. ч. і серійні збори). Зокрема, Ю. В. Мовчаном з колегами, загалом зібрано понад 47 740 екз. риб (35,6 % з усіх, що були на той час у фондах), які представляють 567 видів (52,1 % всіх видів у фондах) (Barabanova *et al.* 2019), зокрема з водойм України 45 432 екз. (141 вид, 75,4 % фауни України). Його океанічні збори представлені також численними іншими хребетними і безхребетними тваринами з 21 країни світу (наприклад, з басейну Індійського океану ним привезено понад 3,5 тис. музейних одиниць представників тваринного світу) (табл. 1).

## Наукові праці Ю. В. Мовчана

Ю. В. Мовчан є автором та співавтором понад 155 робіт з систематики, номенклатури, фауністики, біології та охорони міног і риб, у тому числі 7 монографій, серед яких три випуски «Фауна України» (Movchan 1988; Movchan & Smirnov 1981, 1983). При виданні Української радянської енциклопедії (УРЕ) він був відповідальним редактором розділу «Круглороті, Риби» і автором понад 25 статей. Серед фауністичних досліджень особливе місце займають роботи, присвячені вивченню різноманіття іхтіофауни України (Movchan 2001, 2005, 2006, 2010, 2012).

Чимало уваги дослідник приділяв охороні рідкісних та зникаючих видів іхтіофауни України (Movchan 1988b, 2000; Movchan *et al.* 1978). На громадських засадах працював вченим секретарем в секції зоології Національної комісії з питань Червоної книги України, а також був незмінним науковим керівником і редактором розділів «Круглороті, Риби», автором 11 видових нарисів у другому (1994 р.) і 24 — у третьому (2009 р.) виданнях Червоної книги України.

Він неодноразово брав участь в конференціях і з'їздах вітчизняного і зарубіжного рівнів, був керівником багатьох курсових, дипломних та кандидатських робіт.

Багато уваги Ю. В. Мовчан приділяв роботі з молодими іхтіологами в питаннях вивчення іхтіофауни водойм України (Movchan *et al.* 2002, 2014; Movchan & Roman 2014).

Він є співавтором ряду путівників, виданих авторським колективом Зоологічного музею у різні роки (Zoological museum... 1975, 1986, 2005, 2009; Guide ... 1997).

## Цитування наукових робіт

У сервісі Google Scholar нараховується 43 наукові праці Ю. В. Мовчана. Загальна кількість цитування цих робіт на момент створення профілю автора становить 629, індекс Гірша — 11. Найбільш цитованими працями дослідника є такі:

Мовчан, Ю. В. 2011. *Риби України (визначник-довідник)* — 188 цитувань;

Мовчан, Ю. В. 2009. *Риби України (таксономія, номенклатура, зауваження)* — 61 цитування;

Мовчан, Ю. В., А. І. Смірнов. 1981. *Фауна України. Риби. Коропові. Плітка, ялець, гольян, краснопірка, амур, білизна, верховка, лин, чебачок амурський, підуст, пічкур, марена*. Т. 8. Вип. 2. Ч. 1. — 53 цитування;

Мовчан, Ю. В. 1988a. *Фауна Украины. Рыбы. Вьюновые, сомовые, икталуровые, пресноводные угри, конгеровые, саргановые, тресковые, колошковые, игловые, гамбузиевые, зеусовые, сфиреновые, кефалевые, атериновые, ошибневые*. Т. 8. Вип. 3. — 50 цитувань;

Мовчан, Ю. В., А. І. Смірнов. 1983. *Фауна України. Риби. Коропові. Шемая, верховодка, бистрянкя, плоскірка, абрамис, рибець, чехоня, гірчак, карась, короп, гіпофталмїхтис, артистїхтис*. Т. 8. Вип. 2. Ч. 2. — 45 цитувань.

Зі смертю Юрія Васильовича Мовчана українська іхтіологія понесла невиправну втрату. Колегам Юрій Васильович запам'ятовується як провідний фахівець з зоології хребетних взагалі та іхтіології зокрема. Світла пам'ять про цю високо досвідчену, інтелігентну і шановану людину збережеться в нашій пам'яті назавжди.

## References

- Barabanova, V. V., A. Y. Malyuk, L. G. Manilo, A. V. Martynov, A. V. Pankov, et al. 2019. A brief review on the history of formation and composition of scientific collections of the department of zoology of the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine. *Zbirnyk pratz Zoologichnogo museyu*, **50**: 50–69.
- Guide to the Zoological Museum*. 1997. Author-compiler M. M. Scherbak (with the participation of Yu. V. Movchan, section fish, NMNH NAS Ukraine, Kyiv, 1–68. [In Russian]
- Manilo, L. G., Y. V. Movchan. 2019. History of creation of the exhibition at Zoological museum of the National museum of Natural History of National Academy of Sciences of Ukraine. *Zbirnyk pratz Zoologichnogo museyu*, **50**: 3–15. [In Ukrainian]
- Mazurmovich, B. M. 1972. *Development of Zoology in Ukraine*. Publishing house of Kyiv University, Kyiv, 1–229. [In Ukrainian]
- Movchan, Y. V., A. I. Smirnov, A. Ya. Shcherbukha. 1978. *Rare and endangered fish species in the northwestern part of the Black Sea*. 50 years of the Black Sea State Reserve. Naukova dumka, Kyiv, 88–91. [In Russian]
- Movchan, Y. V., A. I. Smirnov. 1981. *Cyprinidae*. *Rutilus*, *Leuciscus*, *Phoxinus*, *Scardinius*, *Ctenopharyngodon*, *Aspius*, *Leucaspius*, *Tinca*, *Pseudorasbora*, *Chondrostoma*, *Gobio*, *Barbus*. Naukova dumka, Kyiv, 1–424. (Series: Fauna of Ukraine; Vol. 8: Fishes. Is. 2. Pt. 1). [In Ukrainian]
- Movchan, Y. V., A. I. Smirnov. 1983. *Cyprinidae*. *Chalcalburnus*, *Alburnus*, *Alburnoides*, *Blicca*, *Abramis*, *Vimba*, *Pelecus*, *Rhodeus*, *Carassius*, *Cyprinus*, *Hypophthalmichthys*, *Aristichthys*. Naukova dumka, Kyiv, 1–360. (Series: Fauna of Ukraine; Vol. 8: Fishes. Is. 2. Pt. 2). [In Ukrainian]
- Movchan, Y. V. 1988. *Cobitidae*, *Siluridae*, *Ictaluridae*, *Anguillidae*, *Congridae*, *Belonidae*, *Gadidae*, *Gasterosteidae*, *Syngnathidae*, *Poeciliidae*, *Zeidae*, *Sphyraenidae*, *Mugilidae*, *Atherinidae*, *Ophidiidae*. Kyiv, Naukova dumka, 1–368. (Series: Fauna of Ukraine; Vol. 8: Fishes. Is. 3). [In Russian]
- Movchan, Y. V. 1988. *Petromyzontidae*. Fishes. In: *Rare and Endangered Plants and Animals of Ukraine. Reference book*. Naukova dumka, Kyiv, 136–157. [In Russian]
- Movchan, Y. V. 2000. Spisok vidov ryb Jarylgachskogo zaliva. *Biodiversity of the Jarylgach: Modern State and Ways for Conservation*. Kyiv, 182–184. (Series: Vestnik zoologii. Supplement). [In Russian]
- Movchan, Y. V. 2000. The modern species composition of cyclostomes and fish in the Tisza River basin within Ukraine. *Voprosy ikhtiologii*, **40** (1): 121–123. [In Russian]
- Movchan, Y. V. 2001. To the ichthyofauna of the lower Danube basin within Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **1**: 138–141. [In Ukrainian]
- Movchan Y. V., A. V. Pan'kov, Y. E. Rabtsevich. 2002. Finds of new species of fishes for the middle and upper stream of the Southern Bug. *Vestnik zoologii*, **36** (5): 85–88. [In Ukrainian]
- Movchan, Yu. V., L. G. Manilo, A. I. Smirnov, A. Ya. Shcherbukha. 2003. *Lampreys and Fishes*. Zoological Museum NMNH, NAS of Ukraine. Kyiv, 1–241. (Catalogue of collections of Zoological Museum of the NMNH, NAS of Ukraine). [In Ukrainian]
- Movchan, Y. V. 2005. To the characteristic of a diversity of the ichthyofauna of the freshwater reservoirs of Ukraine (a taxonomic composition, river basins allocation, current state). *Zbirnyk pratz Zoologichnogo museyu*, **37**: 70–82. [In Ukrainian]
- Movchan, Y. V. 2006. Remarks on a compound of fish fauna of Ukraine (sparse, infrequent, extinct and a new species) and the modern fluctuations in nomenclature of its taxon. *Zbirnyk pratz Zoologichnogo museyu*, **38**: 34–43. [In Ukrainian]
- Movchan, Y. V. 2008. The fishes of Ukraine (taxonomy, nomenclature, remarks). *Zbirnyk pratz Zoologichnogo museyu*, **40**: 47–86. [In Ukrainian]
- Movchan, Y. V. 2010. Diversity of the Black Sea fishes within the bounds of Ukraine and their allocation in different sea regions. *Zbirnyk pratz Zoologichnogo museyu*, **41**: 9–39. [In Ukrainian]
- Movchan, Y. V. 2011. *Fishes of Ukraine (determinant-reference)*. Zoloti vorota, Kyiv, 1–444. [In Ukrainian]
- Movchan, Y. V. 2012. Contemporary fish fauna of the Upper Dnipro basin (faunistic review). *Zbirnyk pratz Zoologichnogo museyu*, **43**: 35–50. [In Ukrainian]
- Movchan, Y. V., A. M. Roman. 2014. Modern fish fauna of Middle Dnipro basin (faunistic review). *Zbirnyk pratz Zoologichnogo museyu*, **45**: 25–45. [In Ukrainian]
- Movchan, Y. V., E. M. Talabishka, I. J. Velikopolskiy. 2014. Fishes of the genus *Ameiurus* (Ictaluridae, Siluriformes) in the Transcarpathian water bodies. *Vestnik zoologii*, **48** (2): 149–156.
- Movchan, Yu. V. 2019a. Yuriy Vasyliovych Movchan. Autobiographical essay. *Zbirnyk pratz Zoologichnogo museyu*, **50**: 81–84. [In Ukrainian]
- Movchan, Y. V. 2019b. Exposition and stock collections of lampreys and fish in the Zoological Museum of the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine. *Zbirnyk pratz Zoologichnogo museyu*, **50**: 29–36. [In Ukrainian]
- Zoological museum. Guidebook*. 1975. V. P. Sharpylo, Yu. A. Kostyuk, A. A. Petrusenko et. al. Naukova dumka, Kyiv, 1–120. [In Russian]
- Zoological museum. Guidebook*. 1986. Ed. N. N. Shcherbak. Naukova dumka, Kyiv, 1–64. [In Russian]
- Zoological museum. Guidebook*. 2005. Ed. Y. M. Pysanets. Zoological museum NMNH NASU, Kyiv, 1–80. [In Ukrainian]
- Zoological museum. Guidebook*. 2009. Ed. Y. M. Pysanets. Zoological museum NMNH NASU, Kyiv, 1–105. [In Ukrainian]

## **GEO&BIO** як провідник у дослідженнях природного різноманіття та розвитку природничої музеології в Україні

GEO&BIO — нова назва журналу, відомого дотепер як «Вісник Національного науково-природничого музею», що видається Національним науково-природничим музеєм (ННПМ) НАН України з 2001 року. GEO&BIO є центральним фаховим виданням України в царині дослідження природного (геологічного та біотичного) різноманіття та розвитку природничої музеології. Входячи у нове століття академічної науки в Україні, що урочисто відзначили 27 листопада 2018 року, наше видання змінило відразу декілька ключових особливостей, до формування яких ми наполегливо йшли останні чотири роки:

- стосовно загального вигляду видання: • тепер він не збірник-щорічник, а журнал, який виходить двічі на рік, і випуски тепер мають назви томів, • обрано новий фізичний формат (190 x 270 мм) і розроблено нову верстку з відповідними колонтитулами;
- введено обов'язкові англійські дублі змісту журналу, а також у кожній статті її назви, резюме, ключових слів, адреси, підписів до рисунків і таблиць та бібліографії; • бібліографічні посилання переведено з цифрових посилань на прямі і описом у модифікованому стандарті «Чикаго»; • близько 10 сторінок (залежно від потреб) подається в кольорі, що важливо для повноцінного відображення об'єктів досліджень;
- стосовно робочих груп з підготовки: • поновлено і суттєво розширено за межі нашої установи список членів редколегії, поповненої знаними фахівцями у вивченні геологічного і біотичного різноманіття; • сформовано редакцію журналу, у складі якої є головний редактор, його заступник, секретар, завідувач редакцією, два наукові редактори (геологія та біологія) та англійський редактор текстів; • створено реєстр потенційних рецензентів та консультантів з добору рецензентів і розроблено стандартні листи і бланки рецензій до рецензентів та авторів;
- стосовно статусу і доступності видання: • назву перереєстровано в Міністерстві юстиції України та отримано новий ISSN (International Centre for the registration of serial publications — CIEPS); • укладено договір з агенством «Укрінфорнаука» щодо отримання DOI для всіх статей, починаючи з 2016 року; • розроблено нові веб-сторінки, присвячені редколегії, правилам для авторів, архівом випусків тощо; створено відповідні профілі і сторінки про видання в Google Scholar, Вікіпедії, сайті Національної бібліотеки України імені В. І. Вернадського (НБУВ); • видання розміщено у вільному доступі з ліцензією Creative Commons на сайтах ННПМ та НБУВ НАН України; • ведеться активна підготовка до подання заявки в Web of Science.

І найголовніше: політика редакції базується на максимально можливій приязній практиці спілкування в колі «редколегія — рецензенти — автори», сприянні авторам у доведенні рукописів та ілюстрацій до найкращого з можливих вигляду, у позиціонуванні видання як найголовнішого і найкращого у галузі вивчення природного різноманіття та розвитку природничої музеології.

### Інформація для авторів

GEO&BIO — видання, покликане поширювати серед наукової спільноти інформацію про актуальні дослідження у галузі опису й аналізу різноманіття об'єктів природи та результатам дослідження колекцій, обговоренню підходів до вивчення ландшафтного і біотичного різноманіття та його збереження, розвитку природничих колекцій та управління ними, дослідженням з історії та перспектив розвитку музеїв як наукових та просвітницьких центрів. Видання рецензується, кожна стаття отримує два експертні висновки від фахівців у відповідній галузі.

Детальну інформацію про видання, архів його випусків з електронними версіями всіх статей, описом редакційної політики та правила для авторів можна знайти на офіційному сайті Національного науково-природничого музею НАН України на сторінці журналу за адресою: <http://museumkiev.org/public/visnyk.html>