

**Министерство образования и науки Украины  
Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина**

**ГЛУЩЕНКО В.И., АКУЛОВ А.Ю.,  
ЛЕОНТЬЕВ Д.В., УТЕВСКИЙ С.Ю.**

# **ОСНОВЫ ОБЩЕЙ СИСТЕМАТИКИ**

**Учебное пособие для студентов-биологов**

**Харьков  
2004**

ББК 28  
УДК 57.065

**Глущенко В.И., Акулов А.Ю., Леонтьев Д.В., Утевский С.Ю.**  
Основы теоретической систематики: Учеб. пособ. - Харьков:  
ХНУ, 2004. – 110 с.: ил.

ISBN 966-623-268-5

В пособии рассматриваются основные разделы теоретической систематики - дисциплины, знакомство с которой необходимо каждому биологу. В главе «Таксономия» изложены основные теоретические принципы и практические методы классифицирования живых организмов, обсуждаются преимущества и недостатки различных подходов к проблеме классификации. Раздел «Номенклатура» посвящен рассмотрению принципов наименования организмов и их групп: правилам оформления и обозначения таксономических модификаций, составления протоколов, чтения номенклатурных цитат. Правила снабжены примерами. В разделе «Система органического мира» рассмотрены основные этапы становления системы органического мира и ее современная структура.

Пособие предназначено для студентов, специализирующихся в области систематики: микологов, ботаников и зоологов.

#### **Рецензенты:**

Сербин А.Г., д.б.н., профессор, зав. кафедрой ботаники НФАУ (Харьков, Украина)

Юрченко Е.О. к.б.н., н.с. Института экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича (Минск, Беларусь)

Утверждено на заседании ученого совета биологического факультета Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина (протокол № 6 от 18.04.2004)

© Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина, 2004

© Глущенко В.И.: руководство проектом, общая редакция, 2004

© Акулов А.Ю.: идея, основной текст, стилистическая редакция, 2004

© Леонтьев Д.В.: основной текст, стилистическая редакция, оформление, 2004

© Утевский С.Ю.: разделы «Концепции вида», «Кладистический метод», «Непарсимоническая филогенетика», «Сравнение таксономических методов», 2004

# ПРЕДИСЛОВИЕ

---

Систематика – альфа и омега биологической науки, ее фундамент и вершина; это начало начал для любой научной работы и одновременно – сумма знаний из всех разделов биологии. Систематика лежит в основе самых разнообразных исследований, но их результаты, сколь бы разноплановыми они ни были, неизменно служат развитию самой систематики.

Систематика – классическая наука. Ее история началась в эпоху античности, а первый грандиозный расцвет наступил уже в XVII-XVIII веках. В то же время, систематика – наука современная и стремительно развивающаяся. Какой еще биологической науке довелось в середине 1990-х гг. пережить состояние, охарактеризованное как *революционное*?

Систематика – самостоятельная наука, обладающая своими законами и теориями, методами и правилами, языком и терминологией. В то же время, она никогда не становится для биолога единственной областью исследований. Каждый систематик – одновременно либо зоолог, либо ботаник, миколог, бактериолог и т.п.

Систематика – общебиологическая наука. Ее невозможно подчинить каким-либо частным дисциплинам, подобным ботанике или зоологии, как нельзя подчинить им генетику, экологию или теорию эволюции. Однако, в отличие от других разделов общей биологии, систематика не имеет «излюбленных объектов», подобных дрозофиле или белой крысе. Каждый из миллионов видов для нее – бесценен.

Систематика – теоретическая наука. В ней есть место и математическим моделям, и абстракциям, и философским постулатам. При этом, систематика – наука натуралистов, неразрывно связанная с живым организмом и природным сообществом. Трудно сказать, где систематик проводит больше времени – в экспедиции, с микроскопом или за компьютером.

Систематика – академическая наука. Сложно найти занятие, более оторванное от ежедневных нужд человека. В то же время, систематика – наука практическая. Вклад исследований систематиков в развитие фармакологии, биотехнологии, сельского хозяйства и охраны природы признан на уровне Организации Объединенный Наций.

Наконец, систематика – наука поучительная и дидактическая, значительно влияющая на мышление и мировоззрение ученого. Постигание основ систематики является необходимым условием подготовки квалифицированных специалистов-биологов.

Итак, систематика – неотъемлемый и незаменимый компонент системы биологических знаний. Зная это, мы вправе ожидать, что она занимает почетное место в системе высшего биологического образования. Но – увы. Преподаванию систематики в ВУЗах Украины фактически не уделяется внимания. В стандарте высшего образования нашей страны такого предмета нет. Но это даже не самое худшее. Значительно опаснее, что в дисциплинах, подобных «Систематике растений», под видом систематики преподносятся частные вопросы морфологии и биологии соответствующих организмов, не имеющие ничего общего с систематикой как таковой. Тем самым, о систематике создается как минимум неполноценное, а зачастую – просто ложное впечатление.

Не многим лучше обстоят дела и с учебной литературой. Учебники по общей систематике в нашей стране не публиковались ни раньше, ни теперь. Что же касается имеющихся немногочисленных монографий, изданных на русском или украинском языках в 1960-1980-е гг., то они в большинстве случаев совершенно устарели.

Настоящее пособие призвано, в меру своих возможностей, восполнить этот недостаток. Его авторы, специалисты из различных областей (зоологии, ботаники, микологии), приложили все усилия для того, чтобы создать полный и современный учебник по теоретической систематике.

Статус учебного пособия предполагает изложение в книге классических, общепринятых фактов. Однако в современной систематике не так уж много общепринятого: большинство ее теорий и методов имеют свои альтернативы, а открытия и решения последних лет еще далеки от всеобщего признания. Поэтому авторы стремились объективно изложить на страницах книги существующие точки зрения во всем их многообразии, уделяя при этом особое внимание новейшим подходам и методам, поскольку они слабее всего отражены в отечественной литературе.

Однако роль личных убеждений в работе систематика до сих пор достаточно велика. Поэтому собственные взгляды авторов не могли не повлиять на содержание книги. В первую очередь это касается раздела «Система органического мира», который целиком построен на оригинальном авторском подходе.

Уважаемые читатели! Свои впечатления и замечания относительно книги просим присылать по адресу: 61077 Украина, г.Харьков, пл.Свободы 4, Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина, биологический факультет, кафедра микологии и фитоиммунологии.  
E-mail: akulov@univer.kharkov.ua.

# ВВЕДЕНИЕ

---

Многообразие живой природы удивительно. В настоящее время биологами описано около 3 миллионов видов организмов, но это – едва ли десятая доля реально существующего множества. При этом, каждый вид может быть представлен десятками подвидов, разновидностей, рас. Не следует также забывать и о вымерших видах, число которых в десятки раз превосходит ныне существующие. Таким образом, современным биологам приходится иметь дело с сотнями миллионов таксонов. Упорядочить это грандиозное множество, увидеть в нем логику и закономерность, кажется совершенно невозможным.

И все же, эта задача выполнима. Упорядоченность биологического разнообразия обеспечивается, во-первых, существованием *филогенетических связей* между организмами, и во-вторых – *ограниченностью направлений адаптации*. Изучение путей приспособления к среде обитания и реконструкция эволюционных событий позволяют не только *описать*, но и *объяснить* разнообразие живой природы, подчинить его объективным закономерностям. Наука, решающая эти задачи, называется биологической систематикой.

**СИСТЕМАТИКА**<sup>1</sup> (от греч. *systema* - упорядочение) – наука о разнообразии живых организмов, методах его описания и закономерностях его возникновения.

Перед систематикой как наукой стоят две крупнейшие задачи: 1) распределение живых существ по группам, и 2) их описание и наименование. В соответствии с этими задачами, систематика делится на две составляющие ее дисциплины: таксономию и номенклатуру<sup>2</sup>.

**ТАКСОНОМИЯ** (от греч. *taxis* - расположение и *nomos* - закон) – наука об объединении живых существ в группы на основании анализа присущих им признаков.

**НОМЕНКЛАТУРА** (от лат. *nomen* - имя) – наука о правилах описания живых существ и присвоении названий организмам и их группам.

Конечной целью, объединяющей усилия таксономии и номенклатуры, является построение системы органического мира.

**СИСТЕМА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА** – это единая классификация, объединяющая все живые существа и построенная на основании всестороннего анализа присущих им признаков.

Анализ приведенных выше понятий образует три основных раздела настоящего пособия.

---

<sup>1</sup> Термин «систематика» предложен К.Линнеем в середине XVIII века.

<sup>2</sup> Существует и иной подход к определению данных дисциплин: систематика понимается как теория разнообразия, таксономия – как комплекс методов классификации, а номенклатура – как система правил, не являющаяся собственно научной (Майр, 1971).

# Раздел 1

# ТАКСОНОМИЯ

---

## §1. ТЕОРИИ ТАКСОНОМИИ

Какова конечная цель биологической систематики? Это, вероятно, главный вопрос, стоящий перед учеными, исследующими разнообразие живых организмов. Построение классификации может оказаться совершенно бесполезным занятием, если исследователь не отдает себе отчета в том, чего именно он стремится достичь: построить прагматическую модель, создать эволюционное древо, раскрыть закон природы или, может быть, проникнуть в замысел Божественного творения.

В соответствии с пониманием целей, стоящих перед систематикой, и в частности таксономией, в ходе развития этой науки возникло пять фундаментальных теорий, стремившихся обосновать необходимость таксономических исследований: эссенциализм, номинализм, эмпиризм, эволюционизм и номотетическая систематика. Первые три из них были созданы философами, и лишь впоследствии применены в биологии.

**Эссенциализм** (от лат. *essentia* – сущность) философский подход, основателем которого считается Платон (IV в. до н. э.). По мнению К.Поппера (1992), предложившего этот термин, эссенциализм основан на представлении, что задача науки состоит в том, чтобы открывать и описывать истинную природу вещей, т.е. их скрытую сущность. Все сущности могут быть обнаружены с помощью интеллектуальной интуиции; их описание является одновременно их определением. В применении к систематике, эссенциализм есть попытка свести разнообразие органического мира к некоторому числу основных типов. Эта теория постулирует, что все члены некоторой таксономической группы, отражают одну и ту же естественную сущность или, другими словами, соответствуют одному и тому же типу. Изменчивость – это результат нарушений в реализации сущности (типа). Итогом эссенциалистской классификации является открытие (но не создание) *естественной системы*, которая может рассматриваться в качестве плана творения. Именно такой точки зрения придерживался К.Линней при создании своей «Системы природы».

**Номинализм** (от лат. *nomen* – имя) как философское учение основано У.Оккамом (XIII-XIV вв.). Согласно принципам номинализма, реально существуют только особи, а все группировки организмов, включая вид, явля-

ются абстрактными категориями, созданными человеческим разумом. Сторонники фенетики (см. ниже) придерживаются номиналистской философии (Майр, 1917).

С появлением эволюционной теории, появились новые, филогенетические аргументы в пользу номиналистического подхода. Согласно эволюционным представлениям, границы между группами организмов «размыты» многочисленными переходными формами, и, кроме того, всякая группа постепенно меняется во времени. Из этого можно сделать вывод, что любое распределение организмов по группам является искусственным. Вместо таксономических групп при этом приходится использовать понятие *фратрия*, понимаемое его как участок непрерывной эволюционной цепи, наблюдаемый на данном отрезке времени.

**Эмпиризм** (от греч. *empeiria* – опыт) – философское учение, созданное Ф.Бэконом (XVII в.), и лишь впоследствии примененное в систематике. Эмпиристы-систематики считают таксономию чисто прикладной дисциплиной, призванной “навести порядок” в многообразии живых существ, т.е. осуществить их каталогизацию. Целью таксономии при таком подходе является построение удобных в использовании классификаций живых существ, классификаций, не нуждающихся в теоретическом обосновании. Главная задача классификаций – помогать ученым идентифицировать наблюдаемые организмы, т.е. функционировать в качестве определителей. Эмпиристы, таким образом, не признают теоретического значения таксономических исследований, но, в отличие от номиналистов, считают таксономию перспективным прикладным направлением.

**Эволюционизм** – учение, созданное Э.Геккелем (в.п. XIX в.) на основе теории эволюции Ч.Дарвина. Согласно филогенетической концепции, особи должны объединяться в группы в соответствии со степенью их эволюционного родства. Главной задачей таксономического исследования является реконструкция хода эволюции и построение системы органического мира, являющейся «родословным деревом» живой природы.

Известно, что в основе построения наиболее удачных классификаций лежит выявление *связей* между объектами. Уникальной формой связей между объектами живого мира являются связи генеалогические. Именно они и ложатся в основу эволюционных классификаций. Неудивительно поэтому, что в настоящее время таксономисты всего мира признают в качестве базовой таксономической теории именно эволюционную.

Существуют два подхода в применении эволюционной теории. Первый из них, *филогенетический*, заключается в стремлении максимально точно

описать последовательность возникновения групп в ходе эволюции. При этом классификация становится кратким описанием филогенеза. Согласно другому подходу, собственно **эволюционному**, систематика учитывает не только последовательность формирования групп, но и степень различий между ними. При этом, классификация строится без привлечения филогенетических гипотез, и уже в готовом виде интерпретируется эволюционно.

**Номотетическая систематика** (от греч. *nomos* – закон) учение, созданное А.А.Любичевым в 1920-е гг. на основе учения о номогенезе Л.С.Берга. Номотетическая систематика ставит своей целью построение системы, основанной на общих закономерностях развития и эволюционирования живой природы, подобных законам физики и химии. При этом, естественной следует считать только такую систему, где все признаки объекта описываются его положением в ней. В конвергентном сходстве неродственных организмов сторонники номотетической теории видят «синтез» одного таксона различными путями. Такой таксон они воспринимают как естественный, игнорируя, таким образом, отношения родства между организмами. Система не обязательно должна быть иерархической, т.е. она может иметь форму не генеалогического дерева, а лестницы или сети. В настоящее время номотетический подход находит применение в исследованиях общих закономерностей эволюции и построении систем жизненных форм (см. раздел «Экоморфема»).

Взаимоотношения между теориями таксономии в настоящее время направлены на процесс интеграции. От многолетних споров и противопоставлений специалисты переходят к попыткам совместного использования концептуального аппарата различных теорий для решения серьезных задач современной науки.

## §2. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ИЕРАРХИЯ

### Классификация и таксон

Главная задача таксономии – группирование живых существ – осуществляется в ходе классифицирования.

**Классифицирование** (от лат. *classis* - разряд) – распределение организмов по группам в соответствии с их взаимоотношениями.

Результатом классифицирования является построение **классификации** - системы объектов, распределенных по соподчиненным совокупностям.

Живые организмы обладают целым рядом свойств, с помощью которых они могут быть охарактеризованы. В систематике свойства организмов, которые



характеризуют группу, называют **признаками**. Каждый признак может находиться в нескольких **состояниях**.

Например, орнаментация оболочки спор – это признак, а то, какая она конкретно (гладкая, сетчатая, бугорчатая, шиповатая) – это состояния данного признака.

В качестве признаков могут использоваться любые свойства организма. В таксономии чаще всего используются следующие признаки:

- **морфолого-анатомические** – особенности внешнего и внутреннего строения: размеры, форма, окраска особей, строение органов, тканей, клеток, органелл одноклеточных организмов;
- **физиологические** – особенности функционирования организма, например, тип питания (автотрофное/гетеротрофное), тип дыхания (аэробное/анаэробное);
- **экологические** – особенности взаимодействия с другими организмами и окружающей средой, например, специализация паразитов к организмам-хозяевам, приуроченность к определенным местообитаниям;
- **биологические** – особенности образа жизни, например, черты размножения и жизненного цикла;
- **биохимические** – особенности химического состава организма, например, состав клеточной стенки, фотосинтетических пигментов, цитоплазматической мембраны;
- **генетические** – особенности наследственного аппарата организма, например, число и строение хромосом, последовательности нуклеотидов.

В каждом конкретном случае при описании группы организмов принято указывать, какие признаки являются наиболее существенными для узнавания этой группы. Такие наиболее значимые критерии называют **диагностическими**.

На основании признаков, организмы объединяются в группы, называемые таксонами.

**Таксон или таксономическая единица** (от греч. taxis - расположение) – группа индивидуумов, выявленная в процессе классифицирования и признаваемая формальной классификацией.

Первыми обычно создаются самые мелкие таксоны, которые затем объединяются в более крупные, а последние, в свою очередь, в ещё более крупные. В результате образуется иерархия таксонов.

**Иерархия** (от греч. arche - власть) – расположение групп объектов в порядке соподчинения, т.е. включения одних групп в состав других.

В соответствии с положением данного таксона в иерархической системе, определяется его ранг.

**Ранг таксона** - это присущий таксону уровень иерархии, т.е. ступень, на которой находится таксон в иерархической системе.

Например, в словосочетании «семейство Мисогасеае» слово «Мисогасеае» является названием таксона, а слово «семейство» указывает на ранг этого таксона.

С целью упорядочения системы органического мира, для всех групп организмов принята единая система иерархии, образованная общепринятыми таксономическими категориями.

**Таксономическая категория** – это совокупность всех таксонов одного ранга.

Понятия таксономической категории и ранга таксона почти синонимичны, однако о ранге обычно говорят в отношении конкретного таксона, а о категории – в отношении уровня иерархии в целом.

В настоящий момент в систематике приняты следующие таксономические категории:

- |   |  |
|---|--|
| 1. Imperia – империя;                                       | 8. Tribus – триба, колено;                           |
| 2. Dominion – доминион;                                     | 9. Genus – род;                                      |
| 3. Regnum – царство;  | 10. Sectio – секция;                                 |
| 4. Divisio – отдел,<br>Phylum – филум, тип,<br>Typos – тип; | 11. Series – ряд, серия;                             |
| 5. Classis – класс;   | 12. Species – вид;                                   |
| 6. Ordo – порядок, отряд;                                   | 13. Varietas – разновидность, ва-<br>риетет;         |
| 7. Familia – семейство;                                     | 14. Forma – форма;                                   |
|   | 15. Forma specialis – специализи-<br>рованная форма. |

В случае необходимости в систему можно вводить дополнительные категории путём прибавления к имеющимся наименованиям категорий приставок «*sub-*» (*под-*) и «*super-*» (*над-*), например, subregnum – подцарство или superordo – надпорядок. Некоторыми авторами вводятся также дополнительные приставки: «*infra-*» (*внутренний*) и «*parvi-*» (*малый*), которые следуют в порядке подчинения за приставкой «*под-*».

Для описания нефилогенетических групп в настоящее время используются альтернативные (*внесистемные*) категории, такие как *Союз* = *Unio* [*Union*] (по рангу соответствует царству филогенетической системы), *Отделение* = *Divisio* (соответствует отделу или типу), *Сословие* = *Collegium* (соответствует классу) и *Когорта* = *Cogorta* (соответствует отряду или порядку).

Таксон данного ранга может включать в себя один или несколько таксонов более низкого ранга.

**Политипным** (политипическим) называется таксон, включающий в себя несколько таксонов нижестоящего ранга.

**Монотипным (монотипическим) называется таксон, включающий в себя лишь один таксон нижестоящего ранга.**

Например, политипное семейство включает несколько родов, а монотипное - лишь один род (в котором, при этом, может быть несколько видов).

Фундаментом таксономической иерархии служит вид и внутривидовые категории - подвиды, разновидности, формы и специализированные формы. Эти таксоны имеют наиболее четкие границы и создаются непосредственно при изучении отдельных особей и популяций.

## **Таксономические категории**

### **Вид**

Вид – базовая структурная единица любой системы органического мира. От определения границ вида во многом зависит структура всех остальных уровней таксономической иерархии. При этом, виды обладают целым рядом уникальных свойств, отсутствующих у других категорий, что позволяет рассматривать проблему вида как самостоятельную область биологической науки, далеко выходящую за сферу классической систематики.

Среди специалистов до сих пор отсутствует единство в понимании биологической сущности вида. В настоящее время наиболее распространены 7 основных его концепций: типологическая, номиналистическая, биологическая, хеннигова, эволюционная, а также филогенетические концепции Б.Мишлера-Э.Териота и К.Вилера-Н.Плетника.

**1. Типологическая концепция вида** основывается на эссенциалистском подходе к классификации. Согласно этой концепции, описание вида следует производить на основании конкретного образца (гербария, препарата и т.п.). После описания, такой образец становится эталоном (**типом**) вида, и любая особь, которая демонстрирует значительное сходство с эталоном, может быть отнесена к данному виду.

#### **Типологическое определение вида:**

**Вид – группа особей, идентичных особи-эталону по диагностическим признакам.**

Типологическая концепция вида не лишена недостатков. Диагностические признаки в пределах вида часто варьируют на уровне пола, возраста, сезона и генетической изменчивости; это приводит к тому, что особи из одной популяции иногда различаются сильнее, чем общепризнанные виды. С другой стороны, во многих группах животных и растений обнаружены типологически-тождественные и практически неразличимые виды-двойники, которые, однако, в случае совместного существования не скрещиваются и сохраняют целостность своих генофондов. Типологическая концепция не позволяет адекватно описать подобные случаи.

**2. Номиналистская концепция вида**, отражающая номиналистский подход к таксономии, отрицает дискретность вида на основании того, что в процессе эволюции организмы подвергаются постоянным изменениям. Согласно этой точке зрения, вид – всего лишь умозрительное понятие.

**Номиналистское определение вида:**

**Вид** – признаваемая формальной классификацией группа особей, составляющих определенный этап развития данной эволюционной ветви.

**3. Биологическая концепция вида** была предложена Э. Майром (Mayr), который основывался на трудах своих предшественников: К.Йордана (Jordan) и более ранних авторов. Майр признал вид дискретным в данный момент времени и в то же время подверженным непрерывным эволюционным изменениям. Для описания вида были использованы как традиционные признаки, так и эколого-биологические параметры, в первую очередь – популяционная структура вида и способность его особей скрещиваться, давая плодovitое потомство.

**Биологическое определение вида**

**Вид** – группа особей, сходных по морфолого-анатомическим, физиолого-экологическим, биохимическим и генетическим признакам, занимающих естественный ареал, способных свободно скрещиваться между собой и давать плодovitое потомство.

Или, в более категорической форме:

**Вид** – это репродуктивно связанная совокупность популяций.

Согласно этой концепции, особое значение следует уделять не степени морфологических различий, а генетической связи. Виды следует рассматривать не как группы, которым можно дать определение, а как конкретные биологические объекты, которые могут быть описаны и разграничены. Видовой статус – это свойство популяций, а не индивидуумов. Популяция не утрачивает свой видовой статус, когда отдельный индивидуум, принадлежащий ей, совершает ошибку и скрещивается с особью другого вида. Слово «*скрещивание*» указывает на потенциальную возможность; пространственно или хронологически изолированные популяции, конечно, не скрещиваются с другими популяциями, но могут быть способны делать это в том случае, когда внешняя изоляция устранивается.

Широкому признанию биологической концепции вида способствовало открытие двух фатальных недостатков типологической концепции вида. Все чаще и чаще обнаруживалось, что виды в природе имеют очень переменные внутривидовые признаки, то есть различия, обусловленные полом, возрастом, сезоном и генетической изменчивостью; это приводит к тому, что особи из одной популяции иногда различаются сильнее, чем общепризнанные виды. С другой стороны, во многих группах животных и растений были обнаружены чрезвычайно похожие и практически неразличимые виды-

двойники, которые в случае совместного существования не скрещиваются и сохраняют целостность своих генофондов.

**4. Хеннигова концепция вида** предложена Р.Мейером (Meier) и Р.Виллманном (Willmann), на основании взглядов основателя кладистики В.Хеннига. Эти авторы признали основным критерием вида не способность его особей скрещиваться, давая плодовитое потомство, а на наличие репродуктивной изоляции между особями данного и других видов. Дело в том, что способность скрещиваться наблюдается не только в пределах вида в целом, но также в пределах популяций и демов, которые не обладают видовым статусом. Поэтому именно существование репродуктивного барьера обуславливает индивидуальность вида, в то время как способность к скрещиванию особей характерна и для таксонов более низкого ранга.

Мейер и Виллманн отвергли биологическую концепцию вида на том основании, что она рассматривает изоляцию вида не от ближайшего (сестринского) вида, а от любых других видов. С точки зрения этих авторов, именно формирование нового репродуктивного разрыва между новыми сестринскими видами и составляет феномен видообразования, т.е. *вид является видом только относительно сестринской группы того же ранга*. Из этого следует, что вид прекращает существовать во время нового акта видообразования, когда в его пределах формируется новый репродуктивный разрыв.

**Определение вида по Р.Мейеру и Р.Виллманну:**

**Виды – это репродуктивно изолированные естественные популяции или группы популяций. Они возникают в результате распада стволowego (предкового) вида в ходе видообразования и прекращают существовать в результате вымирания или нового акта видообразования.**

Хеннигова концепция вида, так же как и биологическая, основана на выявлении репродуктивных связей и барьеров между организмами. Однако при работе с естественными популяциями или коллекционным материалом исследователь часто лишён возможности оценить важнейший аспект этой концепции, а именно – скрещиваемость особей. Кроме того, обширные группы организмов (вирусы, бактерии, несовершенные грибы) вообще не способны к осуществлению регулярного полового процесса, и критерий скрещиваемости просто не может быть к ним применен.

**5. Филогенетическая концепция Б.Мишлера (Mishler) и Э.Териота (Theriot)** рассматривает вид лишь как наименьший из многочисленных таксонов филогенетической классификации, не акцентируя внимание на его особых свойствах, таких как внутренние репродуктивные связи. Как и на всех уровнях классификации, Мишлер и Териот группировали организмы в виды на основании доказательств монофилии, т.е. происхождения от общего предка (см. стр. 28). Принятие решения о ранге исследуемой группы зависит от степени «поддержки» этой группы методами кладистики (см. стр. 26-45), а также от биологических критериев (например, от возникновения опреде-

ленной системы спаривания в данной группе). Решение о видовом статусе принимается в известной степени искусственно, поскольку таксономисты ограничены использованием линнеевской системы рангов.

В отличие от авторов хенниговой концепции вида, Мишер и Териот рассматривали в качестве предка не предковый вид, а таксон с более низким таксономическим статусом: популяцию, дем, или даже отдельную особь; при этом подразумевалось, что предковая группа некогда принадлежала определенному виду, а затем вычленилась из него, дав впоследствии начало новому виду.

**Филогенетическое определение вида по Б.Мишеру и Э.Териоту:**

**Вид – это наименьшая монофилетическая группа, которая заслуживает формального признания.**

**6. Филогенетическая концепция К.Вилера (Wheeler) и Н.Плетника (Platnick),** в отличие от концепции Мишера и Териота, отрицает применимость к виду филогенетических критериев. На внутривидовом уровне, в связи с отсутствием репродуктивных барьеров, генеалогические связи между особями являются сетчатыми (*токогенетическими*), и описание видообразования в качестве монофилетического процесса будет неадекватным. На основании этого вывода, К.Вилер и Н.Плетник ограничили определение вида наиболее общими параметрами:

**Филогенетическое определение вида по К.Вилеру и Н.Плетнику:**

**Вид – это наименьшая совокупность популяций, где происходит половое размножение, или бесполовых линий, которые характеризуются уникальной комбинацией состояний признаков.**

**7. Эволюционная концепция вида** была предложена Э.О.Вили (Wiley) и Р.Мейденом (Mayden), и основана на взглядах известного систематика Дж.Симпсона. Эти авторы признали виды своеобразными индивидуумами, которые переживают рождение, существование и гибель. Предковый вид рассматривается как «родитель» и сохраняет свой видовой статус после видообразования.

**Эволюционное определение вида по Э.О.Вили и Р.Мейдену:**

**Вид – это биологический объект, состоящий из организмов, сохраняющий свою индивидуальность во времени и пространстве, и имеющий свою собственную эволюционную судьбу и исторические тенденции.**

Эволюционные виды представляют собой токогенетические общности, которые функционируют в филогенетической системе как аналоги филогенетических общностей. Индивидуальность вида сохраняется благодаря токогенетическим связям.

## **Внутривидовые таксономические категории**

На внутривидовом уровне классифицирования исследователь встречается с рядом специфических проблем, одной из которых является выбор дисциплинарного контекста. Экологи разделяют виды на популяции и деми, фитогенетики – на биоморфы, топотипы и др., фитопатологи – на расы и биотипы, микробиологи – на патовары, серовары, штаммы и т. п. Однако все перечисленные категории не являются собственно таксономическими, хотя и описывают внутривидовое разнообразие живых организмов. В систематике же приняты лишь четыре внутривидовые категории, причем все они (кроме подвида) находят широкое применение лишь в ботанике и микологии:

**Подвид** – часть вида, особи которой приобрели устойчивый комплекс фенотипических особенностей, отличающих их от других особей данного вида. Подвиды одного вида географически и/или экологически обособлены друг от друга. Признаки подвидов устойчиво наследуются.

**Разновидность** – часть вида, отличающаяся наличием нескольких фенотипических особенностей, обусловленных комбинативной изменчивостью в генетически гетерогенных популяциях. Признаки разновидностей наследуются неустойчиво, их потомство подвержено расщеплению.

**Форма** - группа особей, характеризующаяся наличием определенной, как правило, единственной, фенотипической особенности, обусловленной модификационной изменчивостью особи под действием факторов внешней среды. Признаки форм не наследуются (за исключением редчайших случаев влияния условий обитания на структуру генома).

**Специализированная форма** – группа особей вида, ведущего паразитический образ жизни, строго приуроченная к данному виду организма-хозяина.

## **Надвидовые таксономические категории**

В отличие от вида и внутривидовых категорий, надвидовые таксоны являются просто ступенями иерархической лестницы, и лишены какой бы то ни было индивидуальности. Класс, например, определяется как группа родственных порядков, а порядок – как группа родственных семейств. Однако первоначально, каждой из этих категорий придавалось самостоятельное значение, и лишь со временем они были «обезличены». Это следует учитывать не только при чтении классических работ, но и при анализе современных классификаций.

**Род** (группа родственных видов). Эта категория получила признание благодаря работам Ж.П.Турнефора (1700 г.), который рассматривал род в качестве основной таксономической единицы, выделяя ее на основе единообразия структуры органов размножения. Дж.Рей и К.Линней (1753 г.) также придавали категории «род» особое значение, считая необходимым ее использование в наименовании вида. В результате этого подхода была создана бинарная номенклатура.

**Семейство** (группа родственных родов). Эту категорию впервые применил Диоскорид (в 64 г. н. э.) для объединения сходных групп лекарственных растений. Таксономическое значение эта категория приобрела в работах П.Маньоля (1689 г.). К.Линней эту категорию не использовал; известные ныне из популярной литературы «семейства» Линнея в действительности являлись классами.

**Порядок** или **отряд** (группа родственных семейств) и **класс** (группа родственных порядков) впервые применены К.Линнеем (1753 г.) в качестве высших ступеней таксономической иерархии.

**Тип, Отдел** (группа родственных классов). Категорию «тип» ввел А.Бленвиль (1830 г.) исходя из учения Ж.Кювье о группах животных, обладающих единым планом строения. Представителям одного типа, согласно А.Бленвилю, свойственно структурное подобие основных систем органов. Как аналог категории «тип» в ботанике был введен «отдел».

**Филум.** Первоначально, категория «филум» объединяла родственные отделы растений. Каждый филум рассматривался как независимая эволюционная ветвь. Одновременно этот термин использовался в зоологии как синоним слова «тип». В 1994г. на Международном ботаническом конгрессе термины «филум» и «отдел» были признаны синонимами.

**Царство** (группа родственных отделов или типов). Эта категория введена Аристотелем (IV в. до н.э.), и приобрела таксономическое значение в трудах К.Линнея (1735 г.). Царство рассматривалось Линнеем как этап в развитии мироздания и соответствовало определенной ступени в «лестнице существ» (см. раздел «Система органического мира»).

**Доминион** (группа родственных царств). Эту категорию ввел Е.Мён (1984 г.) для организмов, обладающих единым планом строения клетки. Таких доминионов Е.Мён выделил три: Архебактерии, Прокариоты и Эукариоты. Доминион является наиболее молодой из системных катего-



рий и пока применяется не повсеместно; вместо него часто используют вставочную категорию «надцарство».

**Империя.** В таксономии это понятие впервые использовано Н.Воронцовым (1965 г.) для разделения клеточных и неклеточных форм жизни. Применимость этой категории в филогенетической систематике в последнее время оспаривается, т.к. неклеточные формы жизни не имеют общего предка, и их объединение в один таксон оказывается необоснованным.

## **§3. МЕТОДОЛОГИЯ ТАКСОНОМИИ**

### **Фенотип и генотип**

Организм традиционно описывается как единство генотипа и фенотипа. Соответственно, признаки, которыми он обладает, можно разделить на генотипические и фенотипические. Таксономическая значимость этих параметров глубоко различна, и требует использования совершенно разных подходов в отборе и анализе данных. Итак, в практике таксономического исследования существует два подхода, фенотипический и генотипический.

#### **Фенотипический подход**

Фенотипический подход опирается на анализ фенотипа – комплекса реализованных признаков организма.

Фенотип является непосредственным объектом естественного отбора. Его изменение обусловлено комплексом внешних воздействий и стратегией ответа популяции на эти воздействия. Сходство этих стратегий порождает сходство фенотипов, которое может достигаться на различной генетической основе, т.е. носить конвергентный характер. Таким образом, фенотип не может служить надежным критерием родства между организмами, и его структура является лишь критерием сходства между ними.

Однако признаки, согласно которым описываются организмы, являются почти исключительно фенотипическими. Поэтому на протяжении столетий не прекращается поиск методов, которые позволили бы реконструировать ход эволюции на основе фенотипических данных.

Основной проблемой фенотипического подхода является тот факт, что каждый организм обладает тысячами, а возможно и миллионами признаков. Использование всей их суммы практически неосуществимо, да и нерационально ввиду трудоемкости обработки данных и громоздкости получаемой классификации. К тому же учет огромного множества несущественных черт может привести к недооценке наиболее важных признаков. Поэтому таксо-

номисты, как правило, предпочитают оперировать небольшим числом фенотипических признаков, выбирая среди них наиболее существенные. Существенность признака определяется как его таксономический вес.

**Таксономический вес – значимость признака с точки зрения его применимости в классифицировании живых организмов.**

Процедура определения таксономического веса называется **взвешиванием признаков**. Это взвешивание может быть как чисто субъективным, так и объективизированным за счет применения специальных логических и математических процедур (см. ниже).

## **Генотипический подход**

Генотипический подход опирается на анализ генотипа – комплекса наследственной информации организма.

Генотип является опосредованным объектом естественного отбора. Его эволюционное изменение носит сугубо количественный характер и обусловлено случайными событиями – мутациями и комбинациями. Неоднократное повторение таких событий, и, соответственно, независимое возникновение идентичных геномов является статистически маловероятным. Поэтому сравнение генотипов может дать объективную картину родства, практически исключающую конвергентное сходство, и позволяет точно реконструировать ход филогенеза.

Итак, генетическая таксономия оказывается единственным объективным способом реконструкции хода эволюции. Внедрение генетических методов кардинально расширяет возможности исследования, превращая таксономию в точную науку.

Однако, безошибочное описание систематического положения организма возможно только при условии полной расшифровки его генома, что пока сделано лишь для незначительного числа видов. Работа же с отдельными блоками генетической информации, какими бы подходящими для этой цели они ни были, создает опасность утраты важных таксономических данных.

Кроме того, таксоны, создаваемые генетической таксономией, характеризуются лишь последовательностями нуклеотидов, и никаких других диагностических признаков генетическая таксономия сама по себе предложить не может. Такие «нуклеотидные» диагнозы таксонов оказываются совершенно неприменимыми в практической работе систематиков. Поэтому возникает необходимость подкрепления генетических характеристик адекватными фенетическими.

Далее, явление горизонтального переноса генов, распространенное у низших организмов, существенно снижает доверие к генетическим методам. Потенциальная возможность обмена целыми блоками генетической инфор-

мации между неродственными существами сводит на нет уверенность, что данное сочетание нуклеотидов может характеризовать только родственные формы. Кроме того, остается неясным вопрос о возможности конвергенции нуклеотидных последовательностей. Поэтому в тех редких случаях, когда генетические данные радикально противоречат фенотипическим, их следует учитывать с большой осторожностью.

Наконец, генетические различия очевидны и познавательны лишь в систематике крупных таксонов. В исследовании же близких видов выявление такого рода различий проблематично. Итак, генетическая таксономия, несмотря на ее фундаментальное значение, нуждается во всесторонней поддержке фенотипическими данными.

## **Методы анализа таксономических данных**

Таксономическое исследование давно вышло за пределы произвольного комбинирования таксонов согласно вкусам и представлениям исследователя. На протяжении последних десятилетий создана мощная методологическая база, которая позволяет в значительной мере объективизировать и стандартизировать работу таксономиста. Современные исследования в области систематики практически не обходятся без применения тех или иных специализированных методов.

### **Типологический метод**

Типологический метод основан на логическом анализе признаков, присущих организмам. Это – классический метод анализа фенотипических признаков, сложившийся еще в XVIII веке. Построение классификации с помощью типологического метода включает следующие этапы:

- 1) Все индивидуумы распределяются на группы в соответствии с тем, каким известным типовым (эталонным) образцам они идентичны. Разумеется, в большинстве случаев используются не сами образцы, а их описания в литературе.
- 2) Производится учет присущих созданным группам признаков и модусов.
- 3) Проводится оценка значимости всех учтенных признаков с позиций классификации, т.е. взвешивание признаков. Эта процедура является в типологическом методе чисто субъективной и опирается на представления исследователя о ходе эволюции изучаемой группы. В результате всем признакам присваивается определённый таксономический вес.
- 4) В зависимости от присвоенного таксономического веса, признаки разбиваются на группы, и каждой группе приписывается определенный таксономический ранг.

Например, для водорослей постулируется, что пигментный состав хлоропластов характеризует отделы, морфология таллома – классы, структура жгутикового аппарата – порядки, а тип клеточных покровов – семейства.

Таким образом, анализируя признаки образца, принадлежащего к определенному виду, исследователь признает, что далеко не все они характеризуют исследуемый таксон именно как вид. Каждый образец несёт в себе также признаки рода, семейства, порядка или, напротив, разновидности и формы. Сравнивая один вид с другим, ученый сравнивает лишь признаки «видового уровня», относя этот вид к роду – «родовые» признаки, относя к семейству – признаки семейства. Такие комплексы признаков, отличающие друг от друга таксоны данного иерархического уровня называют *типами групп*.

- 5) Последний этап типологического анализа – разграничение таксонов. В ходе этого процесса, поочередно, в соответствии с таксономическим весом, учитываются состояния всех признаков типа каждой группы. Вначале анализируются наименее значимые признаки, и организмы распределяются по мелким таксонам. Затем рассматриваются более значимые признаки, и организмы объединяются в более крупные таксоны. В итоге образуется стройная классификация изучаемой группы.

### *Достоинства*

Типологический метод имеет большую историю и глубокие традиции. Он внёс в систематику много конструктивных идей, таких как разграничение признаков и их состояний, понятие типа группы, и, конечно же, представление о типовых образцах, на котором строится вся современная биологическая номенклатура. Классификации, созданные типологическими методами, ясны, логичны и необыкновенно удобны в работе, поскольку зачастую построены по принципу определительного ключа. При классифицировании малоизученных, микроскопических организмов типологический метод зачастую оказывается наиболее эффективным.

### *Недостатки*

Главным недостатком типологического метода является принципиальная субъективность принятого в нем взвешивания признаков. Установить чёткие, обоснованные и универсальные принципы такого взвешивания просто невозможно: как, например, объединить признаки семейства кошачьих и семейства сыроежковых в единую категорию признаков семейства? Итак, с теоретических позиций типологический метод оказывается чрезвычайно слаб, являясь, скорее, не научным методом, а системой строго регламентированных правил, полезных в рутинной работе таксономиста.

## Эволюционно-систематический метод

С начала 1950-х годов таксономическая теория подверглась существенному влиянию школы, получившей в начале название «новая систематика» а затем – «эволюционная систематика». Создатели этой школы, орнитолог Э.Майр и палеонтолог Дж.Г.Симпсон, изучая разнообразие позвоночных животных, пришли к выводу, что описать это разнообразие с помощью стандартных методов и унифицированных принципов абсолютно невозможно. В противоположность типологам, они утверждали, что признак не может обладать универсальной значимостью: в классификации одной группы он важен, а в другой его приходится игнорировать. К таким признакам можно отнести и родство между крупными таксонами.

Э.Майр (Mayr, 1953) разработал популяционный аспект нового метода. Согласно его точке зрения, таксономическое исследование должно строиться не на изучении типовых образцов, а на сравнении популяций и оценке внутривидовой изменчивости.

Дж.Г.Симпсон (Simpson, 1961) изложил палеонтологический аспект учения эволюционной систематики. Он полагал, что выявление филогенеза определенных групп – это полезная, но не основная цель биологической систематики. Главная же ее цель – понять, как взаимосвязаны и сгруппированы организмы с биологической точки зрения. По мнению Дж.Г.Симпсона, классификации должны содержать максимальное количество информации. Классификация и филогения, по мнению Дж.Г.Симпсона, это разные, хотя и взаимосвязанные вещи.

Классическая эволюционная систематика стремится внести максимальное количество эволюционной информации в биологические классификации. Формальная классификация является попыткой отразить одновременно генеалогию и степень различий (дивергенции) между родственными организмами. При этом полное соответствие между классификацией и филогенией оказывается невозможным.

С использованием этих представлений была разработана своеобразная система анализа таксономических данных, которая реализуется в три основных этапа.

- 1) Проводится всестороннее исследование группы организмов по всем возможным фенотипическим параметрам: морфофизиологическим, экологическим, биолого-этологическим. По возможности он включает исследование реальных популяций, их структуры, границ, степени изоляции и т. п. Исследуется также филогенез группы, преимущественно по данным палеонтологии.

- 2) Из накопленного комплекса данных исследователь в каждом конкретном случае выбирает те, которые, по его мнению, обладают наибольшей значимостью. Сходство между организмами и предполагаемое родство между ними рассматриваются при этом как равноценные параметры, и исследователь волен решать, в какой мере генеалогия организмов повлияет на структуру создаваемой классификации. Итак, здесь производится уже знакомое нам взвешивание признаков, в котором, однако, задействован новый параметр – филогенез.
- 3) На основе выбранных критериев организмы объединяются в таксоны. Если в пределах крупного таксона (например, класса А) выделяется группа (отряд b), приобретшая в ходе эволюции ряд существенных отличий от остальных отрядов данного класса, таксономист вправе выделить данную группу в самостоятельный класс В. При этом, класс А будет считаться ныне существующим *предком* класса В. Подобное соотношение таксонов, известное как парафилия (см. ниже), признается законным только сторонниками эволюционно-систематического метода.

### *Достоинства*

Фундаментальные исследования, проведенные сторонниками эволюционно-систематического метода, внесли значительный вклад в изучение высших организмов. Они показали ограниченность формальных типологических классификаций, и взяли на себя titаническую работу всестороннего исследования каждого вида. В изучении малых таксонов высших организмов эволюционно-систематический метод до сих пор остается приоритетным направлением.

### *Недостатки*

Колоссальная трудоемкость эволюционно-систематического метода делает его реально применимым лишь в систематике малых таксонов. В работе с надвидовыми группами он теряет «почву под ногам», т. к. лишается важнейших критериев – репродуктивных и популяционно-экологических.

В настоящее время не существует методов, которые позволили бы точно оценить признаки групп-«потомков» и выяснить, какие из них заслуживают вынесения за пределы группы-«предка», а какие должны рассматриваться в ее пределах. Поэтому признание парафилетических таксонов влечет за собой значительную субъективизацию таксономического исследования.

Эволюционно-систематический метод совершенно не применим в тех случаях, когда непосредственная работа с популяциями и проведение скрещивания невозможно: при работе с микроорганизмами на природном материале, в исследованиях гербариев и коллекций или в тех случаях, когда объект исследования не способен к половому размножению. Следовательно, при-

менение этого метода в микологии, альгологии, протозоологии и бактериологии весьма ограничено.

## Фенетический метод

Все фенотипические методы требуют анализа огромного числа признаков. Типологический подход и метод эволюционной таксономии предлагают выделить среди признаков наиболее значимые. Однако это не единственный способ справиться с обилием информации. Альтернативный путь предлагает нумерическая таксономия.

В конце XVIII века французский ботаник М.Адансон (Adanson) заявил, что все признаки организмов являются таксономически равными и должны анализироваться в полном объеме, с привлечением математических методов. Однако длительное время идея М.Адансона считалась неосуществимой, т.к. требовала обработки колоссального количества данных. Лишь в начале 1960-х гг. американский зоолог Р.Сокэл (Sokal) предложил использовать для таксономического анализа средства ЭВМ. Применение компьютера позволило одновременно обрабатывать данные о сотнях видов, оперируя при этом тысячами признаков.

Разработанный на этой основе метод первоначально получил название *нумерическая таксономия*. В 1965 г. Э.Майр назвал это направление *фенетикой*, что, по-видимому, предпочтительнее, т.к. количественные (нумерические) подходы существуют и в других направлениях систематики. Кроме того, этот метод известен как *таксономия Адансона*.

По мере развития средств математической статистики, были созданы специальные компьютерные программы, которые обеспечили возможность широкого применения фенетического метода. Среди них наибольшее распространение получили Excel, Statistica и PAUP. Благодаря этим программам сложнейшее нумерическое исследование стало в настоящее время доступным практически каждому таксономисту.

Построение классификации с помощью фенетического метода включает следующие этапы:

- 1) На первом этапе производится детальное описание максимально возможного числа количественных (длина, высота, диаметр) и качественных (цвет, форма, орнаментация) характеристик организма. При этом желательно делать множество учетов каждого параметра на основании одного или нескольких образцов данного вида. Для количественных признаков учитываются непосредственные результаты измерений, а для качественных производится их зашифровывание в виде условного цифрового кода.

В простейшем случае используется кодировка «0 / 1» т.е. «нет / есть». Если же качественный признак имеет разные проявления, например если окраска может быть серой, черной или коричневой, то вид описывается характеристикой «серый = 1, коричневый = 2, черный = 3».

Все полученные таким образом числовые данные заносятся в единую таблицу – **первичную матрицу** (рис.1). Ее составление производится без участия вычислительных способностей компьютера и представляет собой наиболее трудоемкий этап исследования.

- 2) Собранные данные, уже с помощью программы, подвергаются статистической обработке: выясняется, какому типу математического распределения подчиняется разброс проявлений каждого признака, рассчитывается среднее значение изучаемых величин, стандартное отклонение и другие статистические параметры. На этом этапе полезно произвести **корреляционный анализ** признаков, позволяющий выяснить, насколько сходны их проявления в различных таксонах. Это позволяет оценить своеобразие или наоборот, тождественность поведения данного признака по отношению к другим.

Например, признаки 1 и 2 можно считать коррелирующими относительно таксонов А и В если в таксоне А оба признака находятся в состоянии «0», а в таксоне В – в состоянии «1».

- 3) Все данные первичной матрицы подвергаются процедуре **стандартизации (нормализации)** – перекодированию всех значений в соответствии с единой шкалой: от -1 до +1. Это позволяет сделать все числа матрицы сравнимыми между собой. Стандартизация проводится по формуле:

$$X_n = \frac{X - \bar{X}}{2D} \quad \text{где } X_n - \text{стандартизованное значение, } X - \text{исходное значение, } \bar{X} - \text{среднее значение параметра } X \text{ и } D - \text{дисперсия параметра } X.$$

В результате создается вторичная матрица (рис.1)

Рис. 1. Матрицы

Первичная

Вторичная



Таксон	Окраска	Диаметр	Высота	Ширина
<b>A</b>	0	1	5	1
<b>B</b>	0	1	10	1
<b>C</b>	1	2	12	2
<b>D</b>	1	5	10	3

Таксон	Окраска	Диаметр	Высота	Ширина
<b>A</b>	-0,9	-0,7	-1,4	-0,8
<b>B</b>	-0,9	-0,7	0,3	-0,8
<b>C</b>	0,9	-0,1	0,9	1,3
<b>D</b>	0,9	1,5	0,9	1,3

- 4) Значения вторичной матрицы анализируются с позиций их сходства и различия. Существуют два основных способа такого анализа: **кластерный** и **факторный**.

При кластерном анализе все значения, внесенные в матрицу, группируются попарно во всех возможных сочетаниях, и для каждой пары значений определяется степень математического сходства, например, **Эвклидово расстояние** (линейное расстояние между точками-таксонами в системе координат двух признаков).

При факторном анализе компьютер одновременно рассматривает все таксоны в многомерном пространстве признаков, и выбирает 2 или 3 измерения-**фактора** (как правило, не соответствующие конкретным признакам), которые позволяют наиболее полно отобразить расстояния между таксонами в двух- или трехмерном пространстве соответственно.

- 5) Компьютер строит графическое представление данных, полученных в результате анализа сходств и различий. Данные кластерного анализа обычно представляют в виде **кластерной диаграммы (дендрограммы, фенограммы)** – древовидной схемы, в которой расстояние между таксонами выражено длиной связующих линий (рис.2). Результаты факторного анализа представляют в виде двух- или трехмерной системы координат, в которой таксоны указаны точками (рис.3).
- 6) Таксоны группируются друг с другом по принципу наибольшей близости в измерениях, предлагаемых кластерным и факторным анализами. Полученные группы, в свою очередь, объединяются в группы следующего порядка вплоть до соединения всех таксонов в единый супертаксон. Каждой из созданных групп присваивается определенный таксономический ранг. В результате создается иерархическая схема.

Рис. 2. Кластерная диаграмма

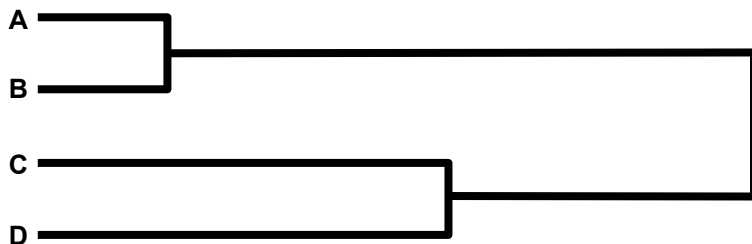
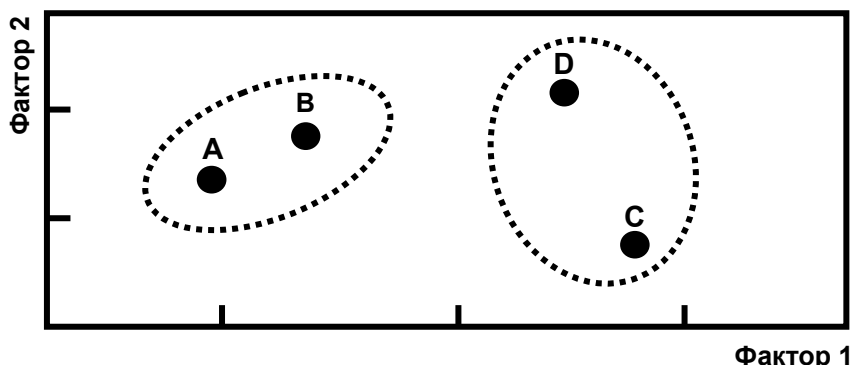


Рис. 3. Двумерная факторная диаграмма



### *Достоинства*

Несомненным достоинством нумерического анализа является его объективность и научная строгость. Мощный математический аппарат позволяет точнее образом оценить многофакторное сходство и различие между организмами, выявить разрывы (хиатусы) между родственными группами особей, оценить степень корреляции между анализируемыми признаками. Это часто необходимо в исследованиях таксонов низкого ранга (родов, видов, разновидностей) и ископаемых форм. Когда возникают задачи такого рода, целесообразнее всего обращаться именно к нумерическому анализу.

### *Недостатки*

Равенство признаков – крайне неоднозначное допущение. Вне зависимости от теоретического подхода (филогенетического, номотетического и т.п.) различные признаки будут иметь вовсе не одинаковую значимость для по-

строения системы. Фенетические классификации, не учитывающие этот факт, часто оказываются теоретически бессодержательными<sup>3</sup>.

Кроме того, нумерический анализ построен на оценивании *сходства* между организмами, и не способен выявить *родства* между ними, т.к. сходство зачастую имеет конвергентную природу. Несмотря на то, что кластерная диаграмма напоминает генеалогическое дерево, она не имеет никакого отношения к описанию хода эволюции и может найти крайне ограниченное применение в филогенетических исследованиях. А поскольку современная систематика опирается в первую очередь на филогенетический подход, применение в ней нумерического метода оказывается неактуальным, особенно в классификации высших таксонов.

## Кладистический метод

Одним из наиболее широко распространенных методов классифицирования в настоящее время является кладистика, нашедшая применение в анализе как фенотипических, так и генотипических данных.

Разработка кладистического метода связана с именем выдающегося немецкого биолога Вилли Хеннига (Hennig), который в 1950 г. опубликовал труд «Основные положения теории филогенетической систематики». В 1966 г. вышел в свет английский перевод этой книги, благодаря которому идеи В.Хеннига стали доступны мировой научной общественности. В том же 1966 г. была опубликована монография шведского энтомолога Л.Брундина (Brundin, 1966), который показал ценность методов, предложенных В.Хеннигом, для решения конкретных таксономических проблем. Так была заложена основа новой науки о реконструкции хода эволюции, которая получила название **кладистика** (от греч. clados - ветвь).

В начале 1970-х гг. Г.Нельсон (Nelson), редактор журнала «Systematic Zoology», развернул на его страницах дискуссию о проблемах кладистики. Широкое обсуждение привело к повсеместному признанию молодой науки. С 1985 года в Нидерландах издается специализированный журнал «Cladistics».

В течение 1980-1990-х гг. кладистическое исследование, так же как и фенетическое, было полностью компьютеризировано, что существенно облегчило его проведение. В настоящее время наиболее распространенными компьютерными программами кладистического анализа являются PAUP, NONA, McClade и некоторые другие.

---

<sup>3</sup> В 1960 г. Е.С.Смирнов предложил модификацию фенетического метода, в которой признаки не признавались равными, а взвешивались, причем наибольший вес приобретали самые редкие из них. Метод Смирнова внес в фенетический анализ филогенетическую компоненту, однако не получил широкого распространения, поскольку был вытеснен более прогрессивными методами реконструкции филогенеза, в первую очередь – кладистическими.

## Принципы кладистики

Будучи методологическим разделом самостоятельной науки, кладистический анализ построен на комплексе важных теоретических принципов, без детального знакомства с которыми трудно объективно оценить его возможности. Этих принципов четыре:

- *принцип синапоморфии*;
- *принцип строгой монофилии*;
- *принцип сестринских групп*;
- *принцип парсимонии*.

Рассмотрим эти принципы подробнее.

### Принцип синапоморфии

Все признаки организма кладисты оценивают с точки зрения их примитивности (*плезиоморфности*) и прогрессивности (*апоморфности*). Если несколько таксонов объединяет наличие одного апоморфного признака, то говорят о *синапоморфии*. Проявление же у двух таксонов общего плезиоморфного признака именуется *синплезиоморфией*. Наконец, наличие у таксона уникальных, ни у кого более не встречающихся апоморфных признаков называют *аутапоморфией*. Суть *принципа синапоморфии* заключается в том, что

|| для построения филогенетической классификации имеют значения только синапоморфные признаки. Ни плезиоморфии, ни аутапоморфии не несут таксономической информации.

Следует иметь в виду, что статус признака изменяется в зависимости от рассматриваемого иерархического уровня: апоморфный признак на определенном уровне рассмотрения оказывается синплезиоморфией.

Например, пятипалые конечности человека, ящерицы и лягушки при сравнении с плавниками рыб являются синапоморфным признаком, и служат свидетельством того, что эти животные связаны общим происхождением. Однако у некоторых других наземных позвоночных задние конечности имеют не пять пальцев, а четыре (птицы), два (парнокопытные) или один (лошади). При выяснении филогенетических отношений между людьми, лягушками и лошадьми появляется возможность ошибочно противопоставить пятипалых людей и лягушек однопалым лошадям. Однако этого не произойдет, если следовать принципу синапоморфии. Дело в том, что однопалость является вторичной модификацией пятипалого состояния, т.е. апоморфна по отношению к нему. Следовательно, присутствие пяти пальцев у людей и лягушек на данном уровне рассмотрения является уже синплезиоморфией и не должно учитываться при построении классификации.

Интересно оценить соотношение принципа синапоморфии с традиционными для эволюционизма понятиями гомологии и аналогии. Гомологией называют сходство, обусловленное общим происхождением. При этом, считается, что наличие гомологичных органов является свидетельством принадлежно-

сти организмов к одному таксону. Однако, из приведенного выше примера следует, что гомологичными, т.е. обусловленными общим происхождением, являются и синапоморфные, и синплезиоморфные признаки, причем только первые из них действительно могут служить основанием для формирования группы. Итак, гомология в целом не является основанием для классификационных построений.

Аналогия обычно понимается как сходство, не обусловленное общим происхождением. В кладистике такое сходство именуется *гомоплазией* и определяется как ситуация неоднократного возникновения признака в ходе эволюции.

### Принцип строгой монофилии

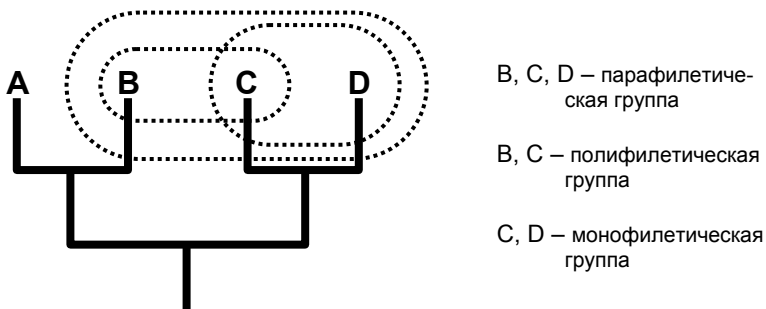
С точки зрения эволюционной теории, естественным следует считать таксон, объединяющий организмы с общим происхождением. Однако поскольку все организмы на Земле, вероятно, обладают единым происхождением, получается, что вообще любая группа является естественной. Во избежание подобных недоразумений, В.Хенниг сформулировал *принцип строгой монофилии*:

|| Таксон *A* более родственен таксону *B*, чем таксону *C*, если *A* и *B* имеют общего предка, который не является предком для *C*.

Используя этот принцип, Хенниг различал три типа групп: монофилетические, парафилетические и полифилетические (рис. 4). *Монофилетические группы* включают наиболее недавнего предка и всех его потомков. Эти группы определяются по синапоморфиям. *Парафилетические группы* включают предка и не всех его потомков, и определяются по плезиоморфиям. *Полифилетические группы* содержат некоторых из потомков общего предка, и не включают самого общего предка. Такие группы определяются по гомоплазиям. Важно отметить, что в кладистике признаются естественными только монофилетические группы.

Примером парафилетических групп является класс Рептилии, который в традиционной трактовке не включает птиц, т.е. объединяет не всех потомков общего предка, а также отдел Зеленые водоросли, который не включает высшие растения – непосредственных потомков этой группы. К полифилетическим группам можно отнести царство Грибы (в широком смысле), подцарство Водоросли, тип Саркодовые и т.п., поскольку все эти группы объединяют организмы, не связанные происхождением от общего ближайшего предка. Все перечисленные группы с точки зрения кладистики являются неприемлемыми.

Рис.4. Три типа таксономических групп



С точки зрения Хеннига, монофилетические, парафилетические и полифилетические группы определяются по отношению к общему происхождению. Однако позднее некоторые теоретики кладики (Platnick, 1979; Patterson 1982) усмотрели изъян в этой логике, поскольку критерий определения группы опирается на нечто, что остается неизвестным – на общее происхождение. Исходя из этого, формирование групп следует проводить на основании принципа синапоморфии, и лишь затем интерпретировать полученные классификации с точки зрения филогенеза. Таким образом, происхождение исключается из анализа и становится частью обсуждения полученной **картины таксономических отношений (паттерна)**. Этот подход лёг в основу так называемой **паттерн-кладики**.

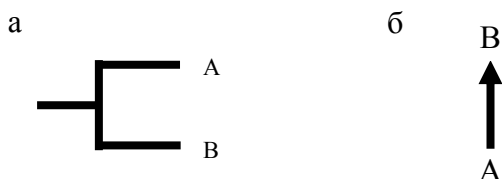
### Принцип сестринских групп

Несмотря на неоднократное упоминание выше понятий «предок» и «потомок», кладика никогда не рассматривает классифицируемые таксоны как предков кого-либо, даже в том случае, если известны родственные им более прогрессивные формы. Дело в том, что в кладики признан только один критерий выявления группы – синапоморфия, не позволяющий выявить отношения предок-потомок. Поэтому, кладики считают корректным говорить не о происхождении таксона В от таксона А, а о том, что А и В обладали общим предком, относительно которого таксон А не приобрел, а таксон В – приобрел ряд аутапоморфий. Таксоны, связанные подобными отношениями, В.Хенниг назвал **сестринскими группами** (рис. 5). Он определял сестринские группы, как группы видов, которые происходят от родоначальника монофилетической группы в результате общего для этих групп процесса расщепления. Сестринские группы устанавливаются по синапоморфиям:

сестринские группы – это пара таксонов, объединенных одним или более уникальным признаком.

Рис. 5. Формы филогенетических отношений:

а) таксоны А и В рассматриваются как имеющие общего предка, т.е. как сестринские группы;  
б) таксоны А и В рассматриваются как предок и потомок.



## Принцип парсимонии

Одной из главных особенностей кладистики является применение принципа экономии или парсимонии<sup>4</sup>. Этот принцип, называемый также «бритвой Оккама», предложил У.Оккам, английский философ XIII–XIV вв. Принцип парсимонии является частью научного метода вообще и применяется для избежания предположений, привлеченных специально для объяснения данного случая (последние именуются *гипотезами ad hoc*). Такого рода гипотезы служат для того, чтобы пренебречь наблюдениями, свидетельствующими против определенной теории. Иными словами, согласно принципу парсимонии, число предположений, требуемых для объяснения наблюдений, должно быть минимальным. Гипотезы, привлеченные сверх необходимого минимума, являются *ad hoc*. Применение парсимонии следует из исходной формулировки филогенетических методов Хеннигом, который полагал, что

происхождение в результате конвергенции не должно допускаться a priori; т.е. если отсутствуют свидетельства конвергенции или параллелизма, следует выдвигать гипотезу о едином происхождении данного признака у различных организмов.

Следует учитывать, что наиболее экономная гипотеза отнюдь не является наиболее вероятной. Это всего лишь то предположение, на котором следует остановиться, чтобы не выдвигать гипотезы, в меньшей степени согласующиеся с данными, т. е. гипотезы *ad hoc*.

В соответствии с принципом парсимонии, эволюция признается кладистами необратимой, однолинейной и дивергентной. При этом не анализируются явления «сетчатой эволюции», симбиогенеза, адаптивной радиации. Конвергенция (гомоплазия) рассматривается как маловероятное явление, возможность которого не следует допускать априорно.

<sup>4</sup> Нам представляется уместным использовать обычный для современной литературы термин «парсимония», не получивший пока широкого распространения в русскоязычной среде.

Принцип «экономной» эволюции напоминает такие известные допущения, как «идеальный газ» или «абсолютно черное тело»: все они недостижимы на практике, но крайне полезны в исследовательской работе.

## Этапы кладистического анализа

Кладистический анализ, построенный на основе рассмотренных выше принципов, включает следующие этапы:

**1.** Первый этап исследования включает кодирование множества признаков и внесение их в *матрицу*. Особенностью кладистического метода является опора на *качественные* признаки. Метрические показатели в кладистическом исследовании ранжируют на группы, например «мелкий», «средний», «крупный».

Адекватное кодирование признаков представляет собой серьезную и самостоятельную задачу. От того, насколько точно код отражает существующие состояния признаков, во многом зависит результат анализа. Рассмотрим подробнее типы признаков и методы их кодирования.

Предположим, мы должны описать окраску венчика у двух видов растений. Пусть у вида А венчик имеет красную окраску, а у вида В – белую. Эта информация может быть закодирована в простой двоичной форме: состояние у А можно представить как 0, а у В – как 1 (табл. 1). Такое кодирование называется *бинарным*, а признаки, имеющие только два состояния, также называются *бинарными*. При бинарном кодировании не имеет значения, как обозначается тот или иной цвет – нулём или единицей. Значения могут быть легко изменены на противоположные (т. е. 0 = белый, а 1 = красный) без изменения смысла кодирования.

Таблица 1. Бинарное кодирование признака «цвет венчика» для двух таксонов.

Таксоны	Признаки	Код
А	красный венчик	0
В	белый венчик	1

В тех случаях, когда число состояний превосходит два (признаки со многими состояниями), бинарное кодирование не в состоянии описать их разнообразие. Так, если краска венчика у таксонов А, В и С является, соответственно, красной, синей и белой, каждое состояние признака приходится кодировать соответствующим целым числом. Данный метод называется *аддитивным кодированием* (табл.2).

Таблица 2. Аддитивное кодирование признака «цвет венчика» для трёх таксонов



Таксоны	Признаки	Код
А	красный венчик	0
В	синий венчик	1
С	белый венчик	2

При кодировании признака следует учитывать, является ли он **упорядоченным** или **неупорядоченным**. В первом случае состояния признака образуют последовательность типа «белый – серый – черный» или «сферический – эллиптический – цилиндрический». Во втором случае никакой упорядоченной связи между состояниями нет (например: красная, синяя и белая окраска; тип нуклеотида в данном локусе и т.п.).

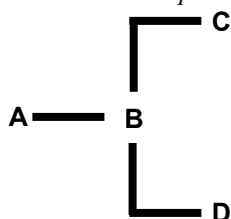
Упорядоченные признаки можно кодировать особым образом. Например, признак, порядок которого 0–1–2, где 1 – это промежуточный шаг трансформации, может быть представлен в форме 00–01–11. Такое кодирование именуется **аддитивным бинарным** (табл. 3).

Таблица. 3. Аддитивное бинарное кодирование упорядоченных признаков.

Таксоны	Признаки	Код 2
А	округлый лист	00
В	яйцевидный лист	01
С	сердцевидный лист	11

До сих пор мы рассматривали только линейную трансформацию состояний признаков, однако отношения между состояниями могут оказаться ветвящимися. Подобные признаки также могут быть закодированы в аддитивной бинарной форме (рис.6)

Рис. 6. Трансформации между четырьмя состояниями признака и его аддитивный бинарный кодирование.



Таксоны	Код
А	000
В	001
С	011
Д	101

С помощью приведенной схемы можно закодировать состояние признака «строение кровеносной системы». Обозначим как состояние А (000) кровеносную систему костистых рыб с четырьмя парами приносящих жаберных артерий, как состояние В (001) – рептильный тип кровеносной системы с двумя дугами аорты, состояние С (011) – кровеносную систему млекопитаю-

щих с редукцией правой дуги аорты, и, наконец D (101) – кровеносную систему птиц с редукцией левой дуги.

Вернёмся к примеру, приведенному в табл.1, где виды имеют либо красный либо белый венчик. Бинарное кодирование позволяет осуществляться трансформации в любом из двух направлений:  $0 \rightarrow 1$  и  $1 \rightarrow 0$ . Если определено направление трансформации, то признак называют **поляризованным** и только одна из этих двух возможностей должна быть выбрана для анализа. Полярность признаков не следует путать с их упорядоченностью. Так, упорядоченная последовательность состояний 0–1–2 может быть поляризована тремя различными способами, не нарушающими заданного порядка:

$0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$      $0 \leftarrow 1 \leftarrow 2$      $0 \leftarrow 1 \rightarrow 2$

С другой стороны, можно поляризовать и неупорядоченные признаки со многими состояниями. Неупорядоченный признак, имеющий состояния 0, 1 и 2, может быть поляризован путем выбора состояний 0, 1 или 2 в качестве стартовых точек трансформации:  $1 \leftarrow 0 \rightarrow 2$ ,  $0 \leftarrow 1 \rightarrow 2$ ,  $0 \leftarrow 2 \rightarrow 1$ . Остальные состояния при этом останутся неупорядоченными.

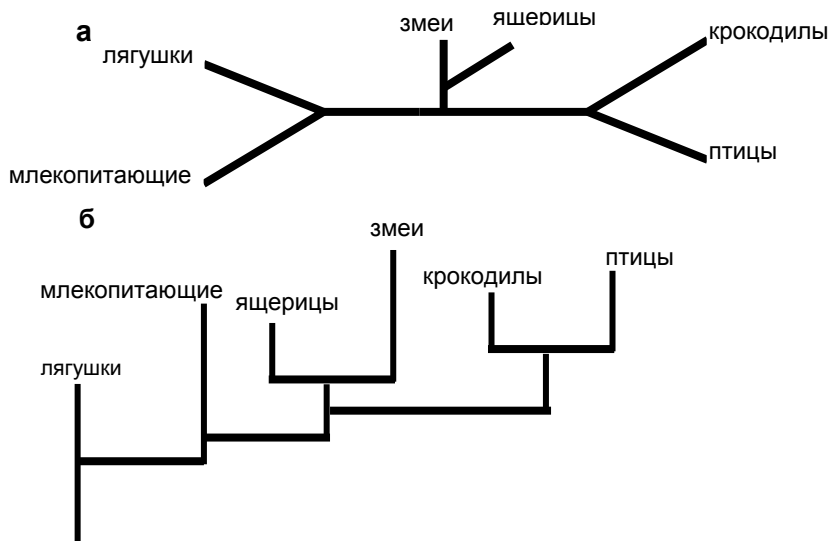
**2.** После подготовки матрицы программа приступает к поиску потенциально возможных путей эволюционной трансформации исходного фено- или гено- типа во все остальные путем поочередного изменения состояний всех описанных признаков. В результате строятся древовидные схемы – **кладограммы** (или просто «**деревья**»). Они состоят из линий, называемых **ветвями**. Пересечения и концы ветвей образуют **узлы**. Узлы на концах ветвей соответствуют таксонам, которые были включены в анализ.

Деревья могут быть **некорневыми** (их называют также сетями или дендритами) и **корневыми** (именно они обычно называются кладограммами). Некорневые деревья отображают характер связи между таксонами, но ничего не говорят о направлении трансформации признаков.

Для того, чтобы сделать кладограмму корневой, производят процедуру под названием **укоренение** (англ. rooting). Укоренение может быть осуществлено двумя способами – **непрямым** и **прямым**. Непрямое укоренение проводится с помощью введения в анализ **аутгруппы** – таксона, обособленность которого от анализируемой совокупности (**ингруппы**) не вызывает сомнений. Желательно, чтобы аутгруппа не обладала апоморфиями, характерными для отдельных представителей ингруппы.

В результате укоренения происходит придание полярности, по крайней мере, одной трансформации признака, хотя часто бывает так, что поляризуются многие или все признаки. Полярности признаков, таким образом, считаются с укорененного дерева (рис.7).

Рис. 7. Неукорененное (а) и укорененное (б) дерево для наземных позвоночных (Tetrapoda). При укоренении, в качестве аутгруппы выбраны лягушки.



Прямой метод определения полярности требует использования онтогенетических данных: в случае онтогенетической трансформации признака от более распространенного состояния к менее распространенному, более распространенное рассматривается как плезиоморфное, а менее распространенное – как апоморфное.

Например, жаберные щели встречаются у эмбрионов всех позвоночных и у взрослых особей рыб, но не у взрослых особей тетрапод. Отсюда следует, что более распространенное состояние (обладание жаберными щелями) представляет плезиоморфию, а преобразование жабр в другие структуры у взрослых особей является апоморфным состоянием.

Кроме вышеперечисленных подходов, ранее был предложен целый ряд других методов определения полярности признаков. Все они в настоящее время отвергнуты кладистами. Эти подходы кратко охарактеризованы ниже.

- **Обычный – это примитивный.** Этот критерий подразумевает, что признаки более широко распространенные в исследуемой группе являются примитивными по отношению к признакам с более ограниченным распространением. Данный подход не имеет эмпирического обоснования, хотя иногда оказывается достаточно эффективен (Смирнов, 1960).
- **Более сложные признаки являются производными по отношению к менее сложным признакам.** Субъективность этого критерия очевидна. Редукция является столь же распространенным явлением, как и новообразование.
- **Признаки, обнаруженные у ископаемых, являются примитивными по отношению к признакам, обнаруженным у ныне живущих организмов.** Известны случаи, когда более

«прогрессивный» таксон появляется в палеонтологической летописи позже «примитивных». Примером могут служить самые примитивные насекомые щетинохвостки и крылатые насекомые. Поэтому, ископаемые следует рассматривать всего лишь как дополнительные таксоны, включаемые в анализ наравне с ныне живущими.

- **Более продвинутые признаки обнаруживаются дальше от географического центра происхождения группы.** Центры происхождения таксонов имеют такие же шансы на возникновение в них апоморфных признаков, как и периферийные участки ареалов. Биогеографические данные не могут служить убедительным средством оценки кладограмм, но при этом, сами кладограммы являются эффективными средствами проверки биогеографических гипотез.

**3.** Среди множества кладограмм необходимо выбрать наиболее краткие, «парсимонические». Но при анализе значительного объема данных, число возможных кладограмм становится поистине огромным. Так, для шести таксонов может быть построено 105 бескорневых кладограмм, для 20 таксонов – уже  $2 \times 10^{20}$ , а для 63 таксонов – более  $10^{100}$ ! Поиск парсимонических деревьев среди этого множества является самостоятельной, сложнейшей задачей, для решения которой разработано несколько методов.

**Исчерпывающий поиск** (англ. exhaustive search) заключается в анализе всех возможных кладограмм для всех исследуемых таксонов. Этот способ поиска гарантирует, что все наиболее короткие кладограммы будут найдены, но в силу вышеуказанных причин может быть применен только для анализа очень небольших групп таксонов по ограниченному числу признаков.

**Метод ветвления и ограничения** (англ. branch-and-bound method, BAV) основан на эвристическом (см. стр. 35) построении *эталонной кладограммы*, которая, предположительно, является кратчайшей. Длина этой кладограммы используется при дальнейшем построении кладограмм в качестве допустимого максимума. Длины незаконченных деревьев вычисляются на каждом шагу и сравниваются с длиной эталонной кладограммы. Как только длина незаконченного дерева превышает длину эталона, от данного пути построения отказываются, так как присоединение дополнительных таксонов может привести лишь к дальнейшему увеличению длины. При использовании этого метода число завершенных кладограмм, которые должны быть оценены, существенно уменьшается. Когда добавлены все таксоны, длина полученной кладограммы еще раз сравнивается с верхней границей. Если ее длина равна верхней границе, тогда эта кладограмма оставляется в качестве одной из оптимальных топологий, а процесс ветвления и ограничения продолжается. Однако если длина оказывается меньше верхней границы, то такая структура признается улучшением и ее длина принимается за верхнюю границу. Эта процедура замещения очень важна, так как она дает возможность быстрее отказаться от недостаточно кратких путей. Однако BAV-анализ все еще требует много времени и не может применяться для больших наборов данных.

**Эвристический поиск** (англ. heuristic search) основан на том, что при построении достаточно высокого числа кладограмм, вероятность обнаружения среди них кратчайшей из всех возможных становится достаточно большой. При использовании эвристического поиска, исследователь задает максимальное число кладограмм, которое должна построить программа (как правило, не менее 10 000), и затем работает только с этими деревьями. Несмотря на кажущуюся произвольность, эвристический метод, как правило, дает хорошие результаты.

Процесс построения дерева при эвристическом поиске складывается из двух стадий. Первая – это **пошаговое добавление** (stepwise addition), которое определяет последовательность присоединения таксонов к строящемуся дереву. Вторая, стадия – **обмен ветвей** (branch-swapping) – представляет собой различные способы перестановки ветвей дерева, полученного на первой стадии.

Остановимся сначала на пошаговом добавлении. Наименее сложная из процедур данного типа выбирает первые три таксона из набора данных, чтобы сформировать начальную сеть, и затем добавляет оставшиеся таксоны в том порядке, в каком они следуют в наборе данных. Подсчитывается увеличение в результате присоединения таксона к каждой ветви строящейся кладограммы и выбирается та ветвь, которая приведет к наименьшему увеличению длины. Одна из разновидностей этой процедуры использует генератор псевдослучайных чисел, чтобы «перетасовать» таксоны в наборе данных перед построением кладограммы.

Более сложная процедура была разработана Фаррисом и названа им **«простым алгоритмом»** (simple algorithm). При использовании этой процедуры сначала выбирается базисный таксон, обычно первый таксон в наборе данных. Затем вычисляется различие между этим таксоном и каждым из остальных как сумма абсолютных различий между их признаками. Этот показатель называется **«индексом продвинутости»** (advancement index). Затем строится начальная сеть из базисного таксона и двух ближайших к нему, то есть тех, которые имеют самые низкие индексы продвинутости. Остальные таксоны добавляются к строящейся кладограмме в порядке увеличения индекса продвинутости.

Во всех описанных выше методах порядок добавления таксонов определяется перед построением кладограммы. Сwofford (Swofford, 1993) предложил динамическую процедуру, которую он назвал **«подробнейшей»** (closest). Она отличается тем, что последовательность добавления переоценивается по мере построения кладограммы. Во-первых, вычисляются длины сетей для всех возможных триад таксонов, и выбирается самая короткая. Затем оценивается каждая комбинация таксон-ветвь и выбирается та, которая дает

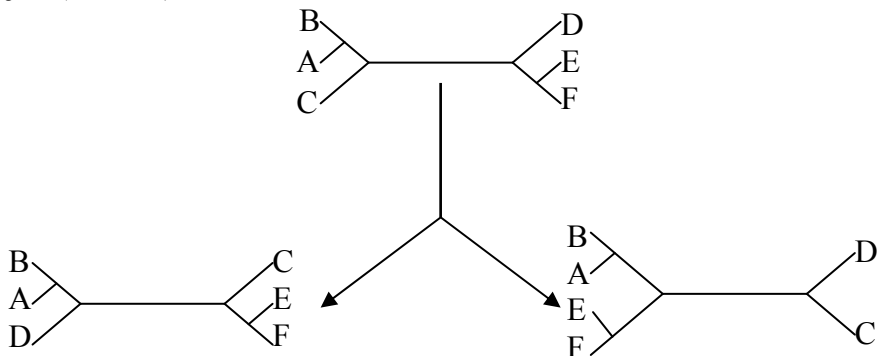
наименьшее увеличение длины. Эта процедура требует намного больше времени, чем другие.

Менее сложные методы пошагового добавления осуществляются быстрее, но их неэффективность приводит к тому, что кладограммы могут быть далеки от оптимума. Время выполнения при динамическом пошаговом добавлении может быть чрезмерным при большом количестве таксонов, но это, по-видимому, решаемая проблема, так как скорость компьютерных процессоров постоянно увеличивается.

Стадия пошагового добавления может привести лишь к локальной оптимизации кладограммы. Полученный этим путем результат можно значительно улучшить, выполнив ряд перестановок в кладограмме в надежде найти более короткую топологию. Эти перестановки и называют «обменом ветвей», которые, как и пошаговое добавление, относятся к методам эвристического поиска.

Простейшая перестановка – это *обмен ближайших соседей* (nearest-neighbour interchange, NNI) или *локальный обмен ветвей*. Предположим, каждая внутренняя ветвь кладограммы соединяет четыре соседних ветви, по две на каждом конце. На Рис. 8 это A+B, C, D, E+F. В ходе процедуры локального обмена, производится обмен ветви с одного конца дерева на ветвь с другого конца, например C заменяется на E+F или на D. В данном случае для любой внутренней ветви существует только две перестановки подобного рода. Обмен ближайших соседей проводится для всех возможных внутренних ветвей, а длины полученных сетей подсчитываются, чтобы определить, какая из них короче.

Рис. 8. Пример обмена ветвей с помощью обмена ближайших соседей. Выбранная ветвь (отмеченная короткой стрелкой) несет по паре ближайших соседей с обеих сторон (A+B, C; D, E+F). Один из них (C) обменивается на каждую из ближайших соседних ветвей с правой стороны (D или E+F), что дает две новые топологии.



С помощью процедуры **отсечения и прививания субдеревьев** (subtree pruning and regrafting, SPR) от дерева отсекается укорененная субкладограмма (Рис. 9). Затем она по очереди присоединяется к каждой ветви оставшейся кладограммы, и вычисляется длина полученных топологий. Оцениваются все возможные комбинации отсечения и присоединения («прививания»).

Метод **рассечения и воссоединения** (tree bisection and reconnection, TBR) заключается в том, что отрезанная субкладограмма преобразуется в сеть, а затем снова укореняется перед тем, как присоединиться к каждой ветви оставшейся кладограммы (Рис. 10). Оцениваются все возможные рассечения, укоренения и воссоединения.

Эффективность этих процедур в обнаружении оптимального набора кладограмм возрастает в следующем порядке: обмен ближайших соседей, отсечение и прививание субдеревьев, рассечение и воссоединение. Следует учитывать, что чем более строгий метод обмена ветвей применяется, тем больше требуется времени для вычислений.

Рис. 9. Пример обмена ветвей с помощью отсечения и прививания субдеревьев. Укорененная субкладограмма (A+B) отрезается от главной кладограммы и затем присоединяется к другой ветви, которая ведет к таксону F, что приводит к новой топологии.

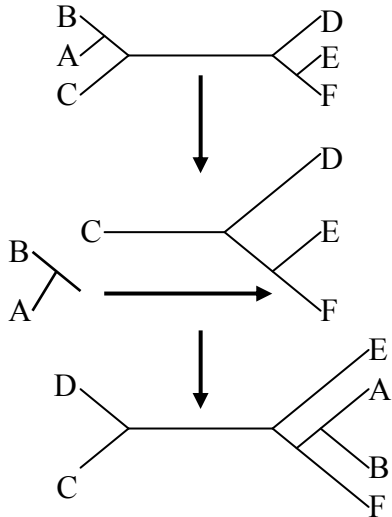
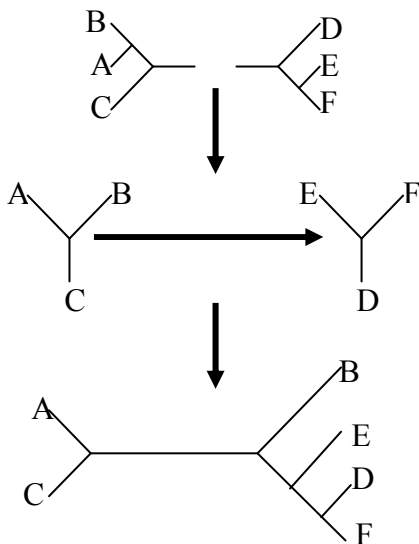


Рис. 10. Пример обмена ветвей путем рассечения и воссоединения. Кладограмма рассекается на две неукорененных субкладограммы. Одна из кладограмм укореняется между B и A+C и присоединяется к другой субкладограмме к ветви, ведущей к таксону E, чтобы получить новую топологию.



4. После того, как с помощью вышеназванных методов поиска программа строит множество возможных кладограмм, из всего их обилия производится отбор наиболее кратких, включающих наименьшее число эволюционных «шагов», т.е. изменений состояния признаков. Так в кладистическом анализе реализуется принцип парсимонии. С его помощью из множества теоретически возможных кладограмм выбираются десятки или даже единицы наиболее вероятных. Этот процесс можно условно назвать взвешиванием *филогенетических гипотез*. На рис.11 изображена матрица данных и парсимоническая кладограмма на ее основе.

Выбор кратчайшей кладограммы существенно усложняется тем фактом, что поведение признаков далеко не всегда так согласовано, как на рис.11. Существует три различных типа отношений признаков друг к другу. Если они в анализируемых группах ведут себя совершенно одинаково, то их именуют **конгруэнтными**. В том случае, если признаки, не противореча друг другу, определяют разные группы или группу и подгруппу внутри нее, то такие признаки называют **консистентным** (совместимыми). И, наконец, признаки, определяющие разные, противоречащие друг другу группы, называются **конфликтными** (противоречивыми).

Если мы добавим в матрицу рис.11 конфликтный признак 5 (рис. 12), то обнаружим, что на ее основе нам не удастся построить кладограмму, в которой признаки не появлялись бы независимо у различных таксонов. В кратчайшей из всех возможных кладограмм, состояние 5(1) возникает независимо у таксонов В и С. Такое независимое возникновение состояний является гомоплазией (см. выше), и рассматривается как результат конвергентной эволюции. Применение принципа парсимонии приводит к минимизации гомоплазии в создаваемых кладограммах.

Рис.11. Матрица и парсимоническая кладограмма на ее основе.

(засечки, пересекающие ветви кладограммы, обозначают изменения состояния указанных под ними признаков)

признак \ таксон	1	2	3	4
A	0	0	0	0
B	1	1	0	0
C	1	0	1	1
D	1	0	1	0

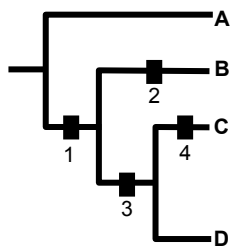
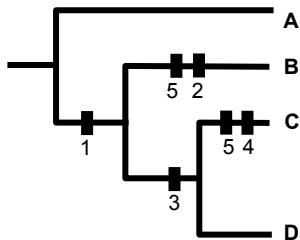




Рис. 12. Матрица и кладограмма с противоречивыми признаками

признак таксон	1	2	3	4	5
<b>A</b>	0	0	0	0	0
<b>B</b>	1	1	0	0	1
<b>C</b>	1	0	1	1	1
<b>D</b>	1	0	1	0	0



Следует учитывать, что вероятность возникновения гомоплазии существенно различается для конкретных признаков. Для того, чтобы адекватно оценить нежелательность гомопластического поведения данного признака, производится процедура **оптимизации** – усовершенствованное применение принципа парсимонии к оценке кладограмм. Основным критерием оптимизации является **цена изменения** – показатель числа лишних (гомопластических) шагов, совершаемых в данной кладограмме для достижения всех анализируемых таксонов. Было предложено несколько вариантов оптимизации:

**Аддитивная оптимизация** или **оптимизация Фарриса** (англ. Farris optimization) используется для анализа упорядоченных неполяризованных признаков. При этом не накладываются ограничения на возвращения в исходные состояния (*реверсии*) и повторные возникновения состояний. Цены изменений возрастают лишь в том случае, если изменения на кладограмме не соответствуют определенному порядку трансформации признаков, т.е., например, если производится переход от круглой формы к ланцетной, минуя овальную.

**Неаддитивная оптимизация** или **оптимизация Фитча** (англ. Fritch optimization) применяется в работе с *неупорядоченными неполяризованными* признаками. Любые трансформации состояний признаков признаются возможными без установления дополнительных цен для таких переходов.

**Оптимизация Долло** (англ. Dollo optimization) использует упорядоченные признаки, которые могут быть *поляризованными* или *неполяризованными*. Многократное независимое возникновение признака в разных группах признается недопустимым. Источником гомоплазии считаются реверсии.

**Оптимизация Кемина-Соке** (англ. Camin-Sokal optimization) использует упорядоченные поляризованные признаки. Реверсии признаются недопустимыми. Источником гомоплазии считается многократное независимое возникновение признака.

**Оптимизация Санкоффа** (англ. Sankoff optimization) заключается в том, что ценам всех возможных трансформаций каждого признака заранее при-

дается определенное значение. Это позволяет включить в анализ различные модели эволюционных изменений, например модели замены нуклеотидов.

**5.** После проведения поиска и оптимизации, исследователь получает в свое распоряжение «парсимоническую» кладограмму. В большинстве случаев, кладограмм минимальной длины оказывается несколько. На их основании приходится строить единую **консенсусную** кладограмму. Считается, что именно она наиболее точно отображает реальные филогенетические связи между изучаемыми таксонами.

Существует три основных способа построения консенсусных кладограмм (рис.13).

**Строгий консенсус** (англ. strict consensus): в обобщающее дерево включаются лишь те соотношения, которые во всех индивидуальных кладограммах выглядят совершенно одинаково. Таксоны, связи между которыми выглядят неоднозначно, оцениваются как **нерешенные** (англ. unresolved) и обозначаются на кладограмме пучком параллельных ветвей (рис.13б).

**Консенсус большинства** (англ. majority rule): обобщающее дерево включает монофилетические группы, имеющиеся у более чем 50% исходных деревьев.

**Консенсус Адамса** (англ. Adams consensus): нестабильные компоненты «сбрасываются» в ближайший объединяющий их узел кладограммы.

Рис. 13.а. Кладограммы, построенные на основании трех кратчайших деревьев по принципу строгого консенсуса и консенсуса большинства.

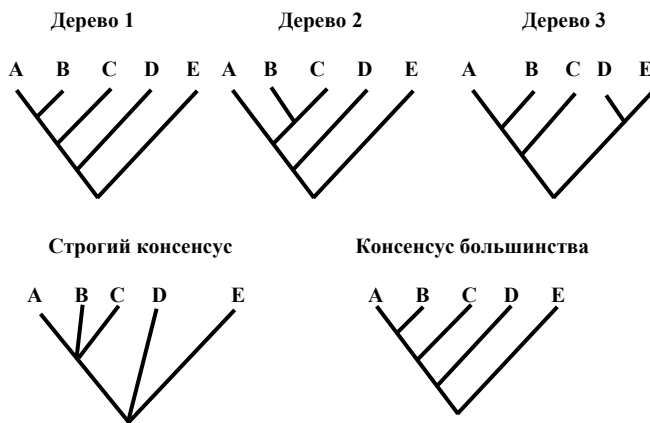
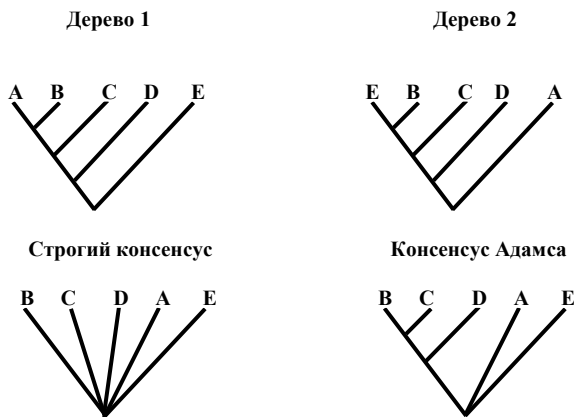


Рис. 13.6. Кладогаммы, построенные на двух кратчайших деревьях по принципу строгого консенсуса и консенсуса Адамса.



**6.** Полученная консенсусная кладограмма оценивается затем с точки зрения ее стабильности. Для этого используется две процедуры, известные под английскими названиями *bootstrap* («обувной шнурок») и *jackknife* («складной нож»)

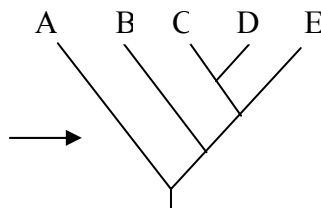
Метод ***Bootstrap*** заключается в том, что в наборе данных часть признаков случайным образом замещается на другие признаки из этого же набора, в результате чего формируется псевдоматрица (рис. 14). Подобным образом генерируется большое число псевдоматриц, обычно 1000 или более. Затем для каждой псевдоматрицы строятся наиболее экономные кладограммы. На основании этих кладограмм по правилу большинства конструируется консенсусное дерево. Это дерево содержит все группировки, встречающиеся более чем в 50% кладограмм, построенных по псевдоматрицам. Процент наиболее экономных кладограмм, в которых обнаружена определенная группа, может рассматриваться как доверительная оценка этой группы. Например, если группа встречается в 95% кладограмм, тогда можно заключить, что степень доверия для этой группы составляет 95%.

В метод ***складного ножа***, признаки не замещаются другими, а просто изымаются из матрицы. В результате псевдоматрица оказывается меньше исходной матрицы. Кроме того, этот метод позволяет изымать из набора данных не только признаки, но и таксоны.

Рис. 14. Этапы метода Bootstrap: а – строится наиболее экономная кладограмма для исходного набора данных; б – из матрицы случайным образом исключаются признаки, и формируется псевдоматрица тех же размеров, что и исходная матрица; некоторые признаки (например, №8) могут быть представлены более чем один раз, тогда как другие (например, №3) вообще будут отсутствовать; в – строятся наиболее экономные кладограммы для псевдоматрицы, и результат выражается в виде консенсусного дерева, построенного по правилу большинства; процент наиболее экономных кладограмм, в которых встречается данная группа, обозначается в ее основании и представляет собой ее доверительную оценку.

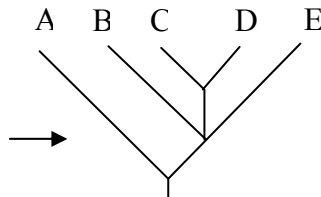
а.

	Признаки									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Таксон А	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Таксон В	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Таксон С	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1
Таксон D	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1
Таксон E	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0

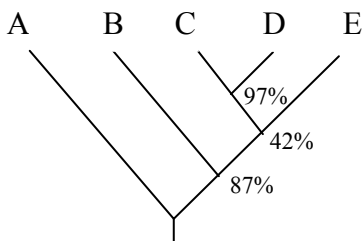


б.

	Признаки									
	8	9	4	8	5	6	4	1	2	10
Таксон А	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Таксон В	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Таксон С	2	0	1	2	1	1	1	1	1	1
Таксон D	2	0	1	2	0	1	1	1	1	1
Таксон E	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0



в.



7. Помимо проверки кладограммы на стабильность, производится ее оценка с точки зрения **соответствия**. Это понятие в кладистике обозначает степень согласования всего комплекса анализируемых данных с полученной кладограммой. Наиболее широко используемой мерой соответствия для дискретных данных является **индекс консистентности** (сi, англ. consistency index). Он вычисляется по формуле:

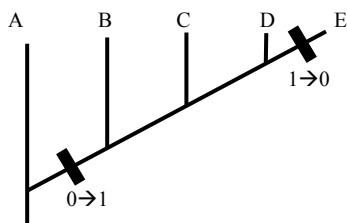
$$ci = \frac{m}{s},$$

где  $s$  – это наблюдаемое количество изменений состояний признака, а  $m$  – это минимальное количество таких изменений. Значения  $ci$  лежат в пределах от 1,00 для абсолютного соответствия до почти 0,00 для самого слабого соответствия.

Индекс консистентности может применяться как к отдельному признаку, так и ко всей совокупности признаков в кладограмме. Последняя мера называется **совокупным индексом консистентности (CI)**. Она является суммой минимальных чисел возможных изменений, деленной на сумму наблюдаемых чисел изменений для всех признаков:

$$CI = \frac{\sum m}{\sum s}.$$

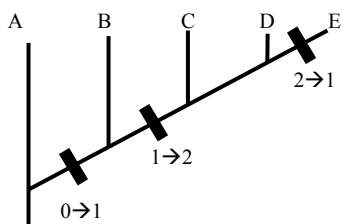
Рис. 15. Вычисление индекса консистентности для двух случаев.



$m$  = минимальное число шагов = 1  
( $0 \rightarrow 1$ )

$s$  = наблюдаемое число шагов = 2  
( $0 \rightarrow 1$  и  $1 \rightarrow 0$  при переходе  $D \rightarrow E$ )

$$ci = \frac{m}{s} = \frac{1}{2} = 0,50$$



$m$  = минимальное число шагов = 2  
( $0 \rightarrow 1$  и  $1 \rightarrow 2$ )

$s$  = наблюдаемое число шагов = 3  
( $0 \rightarrow 1$ ,  $1 \rightarrow 2$  и  $2 \rightarrow 1$ )

$$ci = \frac{m}{s} = \frac{2}{3} = 0,67$$

Совокупный индекс консистентности:

$$CI = \frac{\sum m}{\sum s} = \frac{1 + 2}{2 + 3} = 0,60$$

В качестве меры, указывающей на соответствие полученной кладограммы поляризованности всех признаков в направлении от плезио- к апоморфии, используется **остаточный индекс (ri, от англ. retention index)**. Для отдельного признака он вычисляется по формуле:

$$ri = \frac{g - s}{g - m},$$

где  $g$  – это максимальное число шагов возможных для данного признака,  $s$  – наблюдаемое число шагов, а  $m$  – минимальное число шагов.

**Совокупный остаточный индекс (RI)**, характеризующий все признаки кладограммы, может быть вычислен таким же образом, как и совокупный индекс consistency:

$$RI = \frac{\sum g - \sum s}{\sum g - \sum m}.$$

Если  $ri$  равен 1, то это показывает, что полярность признака полностью отражена на кладограмме, а меньшие значения индекса указывают на то, что в кладограмме допускается вторичное исчезновение апоморфных черт.

**8.** После проведения всех оценок полученной консенсусной кладограммы, ее узлы отождествляются с различными рангами таксонов. Так создается иерархическая классификация исследуемых организмов.

## **Достоинства и недостатки кладистического метода**

### *Достоинства*

Кладистический метод внес значительный вклад в теорию систематики, во многом определив современное лицо этой науки. Понятия кладограмма, парсимония, апоморфия прочно закрепились в языке таксономистов, а принцип запрета поли- и парафилии нашел применение далеко за пределами кладистики и в настоящее время признается важнейшим постулатом таксономии. Именно кладистика обеспечила методологическую базу для анализа генотипических данных, являясь, вплоть до недавнего времени, единственным методом филогенетического анализа нуклеотидных последовательностей.

### *Недостатки*

Несмотря на многочисленные достоинства кладистического метода, он отнюдь не всемогущ. Оценка гипотез по принципу парсимонии не может защищать исследователя от ошибок, ведь полностью исключать гипотезу на основании того, что она маловероятна, недопустимо. Методы консенсуса бессильны в случаях, когда различное положение таксона в системе оказывается равновероятным. Отказ от признания современных таксонов предковыми далеко не всегда оправдан: известны случаи, когда между двумя современными группами устанавливаются отношения «предок-потомок». Кладистический анализ фенотипа не в силах избавить исследова-

теля от всех проблем, связанных с конвергенцией. В таксонах, где многократное, конвергентное формирование признаков является не исключением, а правилом (многие протисты), кладистика непростительно упрощает картину эволюционных преобразований. Феномены сетчатой эволюции, множественной адаптивной радиации и вообще микроэволюционные процессы в популяциях не могут быть адекватно описаны языком кладистики.

## **Статистические методы филогенетического анализа**

### **Метод максимального правдоподобия**

Один из ключевых постулатов кладистики, принцип парсимонии, является, одновременно и наиболее спорным ее постулатом. Действительно, мало у кого вызывает сомнение тот факт, что эволюция далеко не всегда идет по кратчайшему, оптимальному пути. С этой точки зрения, кладистический метод как таковой основан на абсолютно произвольном, недоказуемом допущении, и не может считаться научным.

Контраргументы кладистов в этом вопросе сводятся к следующему. Парсимония применяется в систематике для того, чтобы минимизировать число *ad hoc* объяснений имеющихся данных или, иначе говоря, максимизировать способность гипотезы объяснить эти данные. Применение парсимонии никоим образом не связано с моделями эволюции – парсимония свободна от предварительных допущений по поводу характера эволюционных изменений. Анализ, использующий парсимонию, реалистичен не потому, что он дает правильные предположения о ходе эволюции, а потому, что позволяет избегать предположений, подтверждения которым пока нет. Таким образом, парсимония – это способ оценки объяснительной силы гипотез, а не средство для выяснения их истинности.

И тем не менее, проблема существует: в огромном здании кладистики принцип парсимонии выглядит слишком шатким фундаментом. Поэтому в 1970-1990-е гг. ряд исследователей предприняли попытку разработать метод таксономического исследования, в котором развернутый аналитический аппарат кладистики сочетался бы с более убедительным, нежели парсимония, теоретическим основанием, а именно – средствами математической статистики. Так появились **статистические методы филогенетического анализа**, представленные в настоящее время **методом максимального правдоподобия** и **бейсовским анализом**.

## Метод максимального правдоподобия

Известный таксономист Джо Фельзенштейн (Felsenstein, 1978) был первым, кто предложил оценивать филогенетические теории не на основе парсимонии, а средствами математической статистики. В результате был разработан метод максимального правдоподобия (maximum likelihood).

Этот метод основывается на предварительных знаниях о возможных путях эволюции, то есть требует создания модели изменений признаков перед проведением анализа. Именно для построения этих моделей и привлекаются законы статистики.

Под **правдоподобием** понимается вероятность наблюдения данных в случае принятия определенной модели событий. Различные модели могут делать наблюдаемые данные более или менее вероятными. Например, если вы подбрасываете монету и получаете «орлов» только в одном случае из ста, тогда вы можете предположить, что эта монета бракованная. В случае принятия вами данной модели, правдоподобие полученного результата будет достаточно высоким. Если же вы основываетесь на модели, согласно которой монета является небракованной, то вы могли бы ожидать увидеть «орлов» в пятидесяти случаях, а не в одном. Получить только одного «орла» при ста подбрасываниях небракованной монеты статистически маловероятно. Другими словами, правдоподобие получения результата один «орел» на сто «решек» является в модели небракованной монеты очень низким.

Правдоподобие – это математическая величина. Обычно оно вычисляется по формуле:

$$L = \Pr(D|H),$$

где  $\Pr(D|H)$  – это вероятность получения данных  $D$  в случае принятия гипотезы  $H$ . Вертикальная черта в формуле читается как «для данной». Поскольку  $L$  часто оказывается небольшой величиной, то обычно в исследованиях используется натуральный логарифм правдоподобия.

Очень важно различать вероятность получения наблюдаемых данных и вероятность того, что принятая модель событий правильна. Правдоподобие данных ничего не говорит о вероятности модели самой по себе. Философ-биолог Э.Собер (Sober) использовал следующий пример для того, чтобы сделать ясным это различие. Представьте, что вы слышите сильный шум в комнате над вами. Вы могли бы предположить, что это вызвано игрой гномов в боулинг на чердаке. Для данной модели ваше наблюдение (сильный шум над вами) имеет высокое правдоподобие (если бы гномы действительно играли в боулинг над вами, вы почти наверняка услышали бы это). Однако, вероятность того, что ваша гипотеза истинна, то есть, что именно гномы вызвали этот шум, – нечто совсем иное. Почти наверняка это были не гномы. Итак, в этом случае ваша гипотеза обеспечивает имеющимся данным высокое правдоподобие, но сама по себе в высшей степени маловероятна.



Используя данную систему рассуждений, метод максимального правдоподобия позволяет статистически оценивать филогенетические деревья, полученные средствами традиционной кладистики. По сути, этот метод заключается в поиске кладограммы, обеспечивающей наиболее высокую вероятность имеющегося набора данных.

Рассмотрим пример, иллюстрирующий применение метода максимального правдоподобия. Предположим, что у нас имеется четыре таксона, для которых установлены последовательности нуклеотидов определенного сайта ДНК (рис.16).

Рис. 16. Последовательности нуклеотидов сайта X для четырех таксонов.

\*

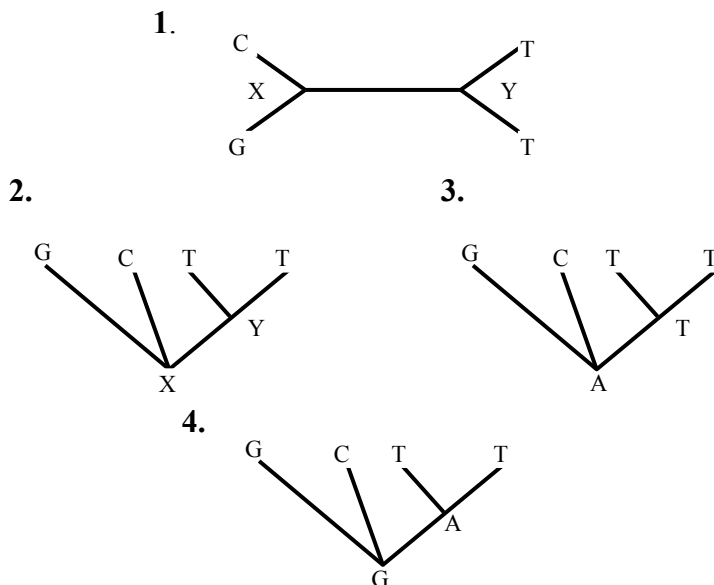
```

1  TCAAAAATGGCTTTATTTCGCTTAATGCCGTTAACCCCTTGCGGGGGCCATG
2  TCCGTGATGGATTATTCTTGCAATGCCTGTCATCTTATTCTCAAGTATC
3  TTCGTGATGGATTATTGCTGGTATGCCAGTCATCSTTTTCTCATCTATC
4  TTCGTGACGGGTTTATCTCGGCAATGCCGGTCATCCTATTTTCGAGTATT
  
```

Для этих таксонов существует три возможных некорневых дерева, одно из которых изображено на рис. 17.1 и соответствует локусу, обозначенному звездочкой.

Рис.17. Метод максимального правдоподобия.

A, T, G, C – нуклеотиды, X и Y – узлы кладограммы.



Если модель предполагает возможность реверсий, то мы можем укоренить это дерево в любом узле. Одно из возможных корневых деревьев изображено на рис. 17.2.

Мы не знаем, какие нуклеотиды присутствовали в рассматриваемом локусе у общих предков таксонов 1-4 (эти предки соответствуют на кладограмме узлам X и Y). Для каждого из этих узлов существует по четыре варианта нуклеотидов, которые могли там находиться у предковых форм, что в результате дает 16 филогенетических сценариев, приводящих к дереву 2. Один из таких сценариев изображен на рис. 17.3.

Вероятность данного сценария может быть определена по формуле:

$$P_{tree3} = P_A \times P_{AG} \times P_{AC} \times P_{AT} \times P_{TT} \times P_{TT},$$

где  $P_A$  – вероятность присутствия нуклеотида А в корне дерева, которая равна средней частоте нуклеотида А (в общем случае = 0,25);  $P_{AG}$  – вероятность замены А на G;  $P_{AC}$  – вероятность замены А на С;  $P_{AT}$  – вероятность замены А на Т; последние два множителя – это вероятность созраниния нуклеотида Т в узлах X и Y соответственно.

Еще один возможный сценарий, который позволяет получить те же данные, показан на рис. 17.4. Поскольку существует 16 подобных сценариев, может быть определена вероятность каждого из них, а сумма этих вероятностей будет вероятностью дерева, изображенного на рис. 17.2:

$$P_{tree2} = P_{tree3} + P_{tree4} + \dots + P_{tree16}$$

Где  $P_{tree2}$  – это вероятность наблюдения данных в локусе, обозначенном звездочкой, для дерева 2.

Вероятность наблюдения всех данных во всех локусах данной последовательности является произведением вероятностей для каждого локуса  $i$  от 1 до  $N$ :

$$P_{tree} = \prod_{i=1}^N P_i.$$

Поскольку эти значения очень малы, используется и другой показатель – натуральный логарифм правдоподобия  $\ln L_i$  для каждого локуса  $i$ . В этом случае логарифм правдоподобия дерева является суммой логарифмов правдоподобий для каждого локуса:

$$\ln L_{tree} = \sum_{i=1}^N \ln L_i.$$

Значение  $\ln L_{tree}$  – это логарифм правдоподобия наблюдения данных при выборе определенной эволюционной модели и дерева с характерной для него

последовательностью ветвления и длиной ветвей. Компьютерные программы, применяемые в методе максимального правдоподобия (например, уже упоминавшийся кладиристический пакет PAUP), ведут поиск дерева с максимальным показателем  $\ln L$ . Удвоенная разность логарифмов правдоподобий двух моделей  $2\Delta$  (где  $\Delta = \ln L_{\text{treeA}} - \ln L_{\text{treeB}}$ ) подчиняется известному статистическому распределению  $\chi^2$ . Благодаря этому можно оценить, действительно ли одна модель достоверно лучше, чем другая. Это делает метод максимального правдоподобия мощным средством тестирования гипотез.

В случае четырех таксонов требуется вычисления  $\ln L$  для 15 деревьев. При большом числе таксонов оценить все деревья оказывается невозможным, поэтому для поиска используются эвристические методы (см. выше).

В рассмотренном примере мы использовали значения вероятностей замены (субституции) нуклеотидов в процессе эволюции. Вычисление этих вероятностей является самостоятельно статистической задачей. Для того чтобы реконструировать эволюционное дерево, мы должны сделать определенные допущения по поводу процесса субституции и выразить эти допущения в виде модели.

В самой простой модели вероятности замен какого-либо нуклеотида на любой другой нуклеотид признаются равными. Эта простая модель имеет только один параметр – скорость субституции и известна как **однопараметрическая модель Джукса – Кантора** или **JS** (Jukes, Cantor, 1969). При использовании этой модели нам необходимо знать скорость, с которой происходит субституция нуклеотидов. Если мы знаем, что в момент времени  $t=0$  в некотором сайте присутствует нуклеотид G, то мы можем вычислить вероятность того, что в этом сайте через некоторый промежуток времени  $t$  нуклеотид G сохранится, и вероятность, того, что в этом сайте произойдет замена на другой нуклеотид, например A. Эти вероятности обозначаются как  $P_{(GG)}$  и  $P_{(GA)}$  соответственно. Если скорость субституции равна некоторому значению  $\alpha$  в единицу времени, тогда

$$P_{(GG)} = \frac{1}{4} + \frac{3}{4}e^{-4\alpha t} \quad \text{и} \quad P_{(GA)} = \frac{1}{4} - \frac{1}{4}e^{-4\alpha t}.$$

Поскольку в соответствии с однопараметрической моделью любые субституции равновероятны, более общее утверждение будет выглядеть следующим образом:

$$P_{(ii)} = \frac{1}{4} + \frac{3}{4}e^{-4\alpha t} \quad \text{и} \quad P_{(ij)} = \frac{1}{4} - \frac{1}{4}e^{-4\alpha t}$$

Разработаны и более сложные эволюционные модели. Эмпирические наблюдения свидетельствуют, что некоторые субституции могут происходить

чаще, чем другие. Субституции, в результате которых один пурин замещается другим пурином, называются *транзициями*, а замены пурина пиримидином или пиримидина пурином называются *трансверсиями*. Можно было бы ожидать, что трансверсии происходят чаще, чем транзиции, так как только одна из трех возможных субституций для какого-либо нуклеотида является транзицией. Тем не менее, обычно происходит обратное: транзиции, как правило, происходят чаще, чем трансверсии. Это в частности характерно для митохондриальной ДНК.

Другой причиной того, что некоторые субституции нуклеотидов происходят чаще, чем другие, является неравное соотношение оснований. Например, митохондриальная ДНК насекомых более богата аденином и тиминном по сравнению с позвоночными. Если некоторые основания более распространены, можно ожидать, что некоторые субституции происходят чаще, чем другие. Например, если последовательность содержит очень немного гуанина, маловероятно, что будут происходить субституции этого нуклеотида.

Модели различаются тем, что в одних определенным параметр или параметры (например, соотношение оснований, скорости субституции) остаются фиксированными и варьируют в других. Существуют десятки эволюционных моделей. Ниже мы приведем наиболее известные из них.

- Уже упомянутая **Модель Джукса – Кантора (JC)** характеризуется тем, что частоты оснований одинаковы:  $\pi_A = \pi_C = \pi_G = \pi_T$ , трансверсии и транзиции имеют одинаковые скорости  $\alpha = \beta$ , и все субституции одинаково вероятны.
- **Двупараметрическая модель Кимуры (K2P)** предполагает равные частоты оснований  $\pi_A = \pi_C = \pi_G = \pi_T$ , а трансверсии и транзиции имеют разные скорости  $\alpha \neq \beta$ .
- **Модель Фельзеништейна (F81)** предполагает, что частоты оснований разные  $\pi_A \neq \pi_C \neq \pi_G \neq \pi_T$ , а скорости субституции одинаковы  $\alpha = \beta$ .
- **Модель Хасегавы и соавторов (HKY85)** предполагает, что частоты оснований неодинаковы  $\pi_A \neq \pi_C \neq \pi_G \neq \pi_T$ , а трансверсии и транзиции имеют различные скорости  $\alpha \neq \beta$ .
- **Общая обратимая модель (REV)** предполагает различные частоты оснований  $\pi_A \neq \pi_C \neq \pi_G \neq \pi_T$ , а все шесть пар субституций имеют различные скорости.

Упомянутые выше модели подразумевают, что скорости субституции одинаковы во всех сайтах. Однако в модели можно учесть и различия скоростей субституции в разных сайтах. Значения частот оснований и скоростей субституции можно как назначить априорно, так и получить эти значения из данных с помощью специальных программ, например RAUP.

## Байесовский анализ

Метод максимального правдоподобия оценивает вероятность филогенетических моделей после того, как они созданы на основе имеющихся данных. Однако знание общих закономерностей эволюции данной группы позволяет создать серию наиболее вероятных моделей филогенеза без привлечения основных данных (например, нуклеотидных последовательностей). После того, как эти данные получены, появляется возможность оценить соответствие между ними и заранее построенными моделями, и пересмотреть вероятность этих исходных моделей. Метод, который позволяет это осуществить именуется **байесовским анализом**, и является новейшим из методов изучения филогении (см. подробный обзор: Huelsenbeck *et al.*, 2001).

Согласно стандартной терминологии, первоначальные вероятности принято называть **априорными вероятностями** (так как они принимаются прежде, чем получены данные) а пересмотренные вероятности – **апостериорными** (так как они вычисляются после получения данных).

Математической основой байесовского анализа является теорема Байеса, в которой априорная вероятность дерева  $\text{Pr}[\text{Tree}]$  и правдоподобие  $\text{Pr}[\text{Data}|\text{Tree}]$  используются, чтобы вычислить апостериорную вероятность дерева  $\text{Pr}[\text{Tree}|\text{Data}]$ :

$$\text{Pr}[\text{Tree} | \text{Data}] = \frac{\text{Pr}[\text{Data} | \text{Tree}] * \text{Pr}[\text{Tree}]}{\text{Pr}[\text{Data}]}$$

Где Pr – вероятность, Tree – дерево, Data – данные; напомним, что вертикальная черта читается как «для данного».

Апостериорная вероятность дерева может рассматриваться как вероятность того, что это дерево отражает истинный ход эволюции. Дерево с самой высокой апостериорной вероятностью выбирается в качестве наиболее вероятной модели филогенеза. Распределение апостериорных вероятностей деревьев вычисляется с использованием методов компьютерного моделирования.

Метод максимального правдоподобия и байесовский анализ нуждаются в эволюционных моделях, описывающих изменения признаков. Создание математических моделей морфологической эволюции в настоящее время не представляется возможным. По этой причине статистические методы филогенетического анализа применяются только для молекулярных данных.

## **Сравнение методов таксономического исследования**

Подводя итог вышесказанному, целесообразно провести сравнение основных таксономических методов между собой. Рассмотрим для этого, как типологическая, эволюционная, фенетическая и кладистическая таксономии отвечают на три фундаментальных вопроса:

### **1. Должна ли классификация отражать ход филогенеза?**

Типологии и фенетики не считают отражение филогенеза в классификации обязательным, эволюционные таксономисты используют филогенетические данные, однако не всегда придают им решающее значение, и, наконец, кладисты считают филогенез единственным основанием для классификации.

### **2. Должна ли неравномерность темпов эволюции влиять на классификацию?**

Типологические и фенетические классификации чувствительны к неравномерности скоростей эволюции, т.к. длительный эволюционный процесс приводят к накоплению идиоадаптивных признаков, активно используемых как в типологии, так и в фенетике. Эволюционные таксономисты считают, что варьирование темпов эволюции следует учитывать в построении классификации. Кладисты напротив, стремятся исключить влияние темпов эволюции на классификацию. Таксономическое расстояние при этом определяется лишь числом точек дивергенции, разделяющих таксоны, но не зависит от числа различий, накопленных в результате единичной дивергенции.

### **3. Все ли признаки организмов полезны для построения классификации?**

Типологии распределяют признаки по степени их значимости, и присваивают им соответствующий таксономический ранг. Фенетики полагают, что все признаки организмов являются таксономически равнозначными. Кладисты считают, что таксоны следует формировать только на основе уникальных признаков данной группы, остальные же признаки в ходе построения классификации можно не учитывать. Многие эволюционные систематики принимают кладистическую точку зрения на этот вопрос, но считают, что при установлении ранга таксона должны учитываться не только уникальные признаки, но и степень различия между группами по всему комплексу имеющихся признаков.

### **4. Каким должно быть графическое представление данных?**

Типологический метод не предполагает графического оформления классификации. Фенетики оформляют классификации в виде фенограмм (кластерных или факторных диаграмм), кладисты – в виде кладограмм, а сторонники эволюционной систематики – в виде эволюционных деревьев. Для того, чтобы наглядно продемонстрировать существенные различия между этими гра-

фическими конструкциями, рассмотрим их построение на конкретном примере.

На табл. 4 представлена матрица состояний двадцати признаков у пяти анализируемых таксонов. Таксон X является гипотетическим общим предком. Все его признаки находятся в первичном (нулевом) состоянии. В остальных таксонах признаки находятся в различных состояниях.

Таблица 4. Матрица признаков

Признак \ Таксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Таксон X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Таксон A	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Таксон B	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Таксон C	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Таксон D	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1

Проанализируем различия между таксонами A, B, C и D. На табл. 5 представлена матрица расстояний, описывающая степень этих различий. Приведенные в ней величины указывают по скольким признакам отличаются друг от друга таксоны данной пары. Из матрицы видно, что таксоны A и C обладают наименьшим числом различий (отличаются по 5 признакам), а таксоны B и D отличаются друг от друга в наибольшей степени (по 17 признакам). Остальные пары таксонов (A+D, A+B, B+C) занимают промежуточное положение (отличия, соответственно, по 9, 10 и 13 признакам).

Таблица 5. Матрица расстояний

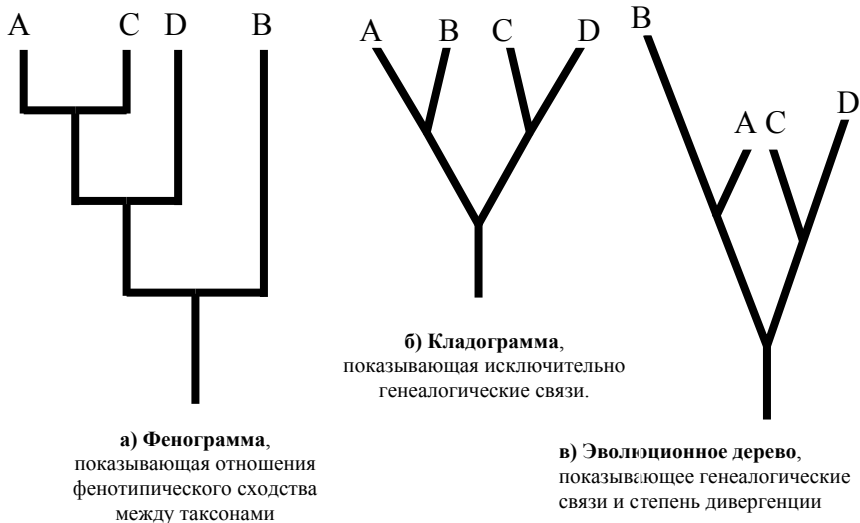
	A	B	C	D
A	0			
B	10	0		
C	5	13	0	
D	9	17	8	0

Приведенные данные могут быть использованы для построения фенограммы (рис.17.а), которая объединит группы A и C, как наиболее сходные, в единый супертаксон, и противопоставит им B и D. Так будет реализован фенетический подход к анализу рассматриваемых данных.

В отличие от фенетических, кладистические методы формируют группы только на основе общих апоморфных признаков. В рассматриваемом случае

таких признаков всего два: признак № 1 в состоянии «1», общий для таксонов А и В, и признак №3 в состоянии «1», общий для таксонов С и D. Все остальные апоморфные признаки уникальны для отдельных таксонов (например, признаки 6 – 14 у таксона В и признаки 15 – 20 у таксона D). Поэтому при кладистическом анализе они расцениваются как не имеющие отношения к процессу формирования групп. В соответствии с вышесказанным, кладограмма отношений между таксонами будет включать супертаксоны А+В и С+D (рис.17.б). Итак, кладограмма и фенограмма, построенные на основании одних и тех же данных, демонстрируют совершенно различные отношения между анализируемыми таксонами.

Рис. 17. Фенограмма, кладограмма и эволюционное дерево.



Использование метода эволюционной систематики приведет к построению дерева, близкого к кладограмме. Но согласно принципам данного направления, структура дерева должна указывать на степень и направление дивергенции таксонов. На эволюционном дереве (рис.17.в) мы видим, что таксоны А и С, имеющие различное происхождение, сближены (так демонстрируется их фенотипическое сходство), а таксон В отстоит от основания дерева дальше, чем таксон D (так демонстрируется накопление группами различного числа уникальных признаков). Учет этих данных может вызвать своеобразную интерпретацию данного дерева, с формированием полифилетического таксона А+С а также парафилетических таксонов В и D, чего не в коем случае не произойдет при использовании кладограммы.



В заключение приведем таблицу, указывающую на основные особенности четырех главных таксономических методов (Табл. 6).

*Таблица 6. Особенности главных таксономических методов*

	<b>Типология</b>	<b>Фенетика</b>	<b>Эволюционная систематика</b>	<b>Кладистика</b>
<b>Отражение классификацией филогенеза</b>	Иногда декларируется	Не предполагается	Считается важным	Считается необходимым
<b>Учитываемые признаки</b>	Наиболее значимые	Все	Общие уникальные (синапоморфные)	Общие уникальные (синапоморфные)
<b>Чувствительность к темпам эволюционных изменений</b>	Имеется	Имеется	Имеется	Отсутствует
<b>Графическое оформление</b>	Отсутствует	Фенограмма	Эволюционное дерево	Кладограмма
<b>Тип данных</b>	Отдельные признаки	Матрица расстояний между таксонами	Отдельные признаки	Отдельные признаки
<b>Иерархический уровень определяется</b>	Глубиной различий	Количеством различий	Обладанием синапоморфными признаками и количеством различий	Обладанием синапоморфными признаками

## Раздел 2.

# НОМЕНКЛАТУРА

---

### §1. НОМЕНКЛАТУРНЫЕ КОДЕКСЫ

Напомним, что в задачи номенклатуры, как биологической науки, входит присвоение группам организмов определенных названий с целью облегчения их идентификации. Для упорядочения этого процесса и подчинения его определенным правилам создаются номенклатурные кодексы.

**Номенклатурные кодексы – своды правил, регламентирующих принципы номенклатуры той или иной группы живых существ.**

В современной биологической систематике существует несколько номенклатурных кодексов. Основными являются: «Международный кодекс ботанической номенклатуры» (ICBN), «Международный кодекс зоологической номенклатуры (ICZN)» и «Международный кодекс номенклатуры бактерий (ICNB)». Кроме того, существует «Международный кодекс классификации и номенклатуры вирусов» (ICVCN) и «Международный кодекс номенклатуры культурных растений» (ICNCP). Номенклатура грибов, в соответствии с исторической традицией, подчиняется ICBN.

Существование независимых номенклатурных кодексов приводит к противоречиям, которые существенно усложняют работу таксономистов. Поэтому в настоящее время ведется работа по созданию единого «Международного кодекса биологической номенклатуры» (BioCode). Кроме того, в связи с интенсификацией филогенетических исследований, инициирована разработка «Филогенетического кодекса биологической номенклатуры» (PhyloCode).

Первый свод правил ботанической номенклатуры был предложен в 1867 г. известным французским ботаником Альфонсом Декан্ডолем (A.de Candolle). В дальнейшем, он был существенно дополнен решениями ряда ботанических конгрессов. В 1952 г. в Стокгольме был принят первый «Международный Кодекс ботанической номенклатуры», который далее подвергался незначительным частным изменениям. На момент написания данной работы, легитимным является Кодекс, принятый в 1999 г. 16-м Международным Ботаническим Конгрессом в г.Сент-Луисе (США). Следующий ИВС состоится в 2005 г. в Вене.

Первый свод правил зоологической номенклатуры был разработан английским зоологом Хью Эдвином Стриклендом (Strickland) в 1842 г. для британской ассоциации содействия прогрессу и науке. После более чем полувековой истории разработки аналогичных национальных кодексов, в 1905 г. в

Париже были изданы первые «Международные правила зоологической номенклатуры». Наконец, первый «Международный Кодекс зоологической номенклатуры» был принят в Лондоне в 1958 г. На момент написания данной работы, легитимным является ICZN, принятый в 2000 г. 14-м Международным Зоологическим Конгрессом в г. Сент-Луисе (США). Следующий IZC состоится в 2005 г. в Вене.

Все изменения и дополнения вносятся в номенклатурные кодексы в соответствии с решениями *международных конгрессов* – ботанического (IBC), зоологического (IZC), бактериологического (ICB) и вирусологического (IVC). Эти международные форумы собираются раз в 4-5 лет для решения важнейших таксономических и номенклатурных проблем. В течение последних десятилетий организованы также Международный микологический конгресс (IMC; последний, 7-й, прошел в Осло в 2002 г.), Международный конгресс по систематике и экологии миксомицетов (ICSEM; последний, 4-й – Брюссель, 2002), Международный протистологический конгресс (IPC; последний, 4-й – Сан-Бенедетто, 2003), а также целый ряд конгрессов по различным группам животных. Эти конгрессы представляют для специалистов по соответствующим группам значительно больший интерес, чем IBC и IZC, однако все вопросы, касающиеся кодексов, по-прежнему обсуждают основные конгрессы.

Основное содержание каждого кодекса составляет ряд пронумерованных *правил* или *статей*, причём некоторые из них дополнены *рекомендациями*. Условия правил обязательны к применению, в то время как рекомендации касаются вспомогательных вопросов и являются лишь советами о наилучших путях решения тех или иных номенклатурных вопросов.

Положения кодексов не имеют никакого юридического статуса в государственном или международном праве. Их существование основано исключительно на добровольном согласии систематиков соблюдать эти правила. Единственная санкция, которая может быть применена по отношению к тем, кто не следует кодексу, состоит в неодобрении их поведения и игнорировании их работ.

## §2. ПРИНЦИПЫ НОМЕНКЛАТУРЫ

В основу кодекса ботанической номенклатуры заложены *принципы* – наиболее общие правила, на которых основываются все частные правила и рекомендации. Таких принципов насчитывается семь: *принцип независимости номенклатур*, *принцип типификации*, *принцип приоритета*, *принцип уникальности названий*, *принцип универсальности названий*, *принцип обратной силы* и *принцип независимости от таксономии*.

# 1. ПРИНЦИП НЕЗАВИСИМОСТИ НОМЕНКЛАТУР

“Ботаническая номенклатура независима от зоологической и бактериологической.

Следствием принципа независимости является существование самостоятельных номенклатурных правил для различных групп живых организмов. В частности, это касается стандартных окончаний, принятых для наименования надвидовых таксонов грибов, растений и животных (табл.1). Эти окончания подчеркивают таксономический ранг группы, и одновременно указывают на принадлежность таксона к тому или иному царству. Так, окончание «-mycota» переводится как «грибы», «phyta-» - как «растения», а «-zoa» - как «животные».

В зоологии, в отличие от ботаники и микологии, использование стандартных окончаний для таксонов рангом выше семейства не является обязательным, и общепринятые окончания названий таких таксонов отсутствуют.

Табл. 7. Стандартные окончания названий таксонов

КАТЕГОРИЯ	ГРИБЫ	РАСТЕНИЯ	ЖИВОТНЫЕ	Нейтральные окончания по Старобогатову, 1986
Надцарство	–	–	–	-obiontoi
Царство	–	–	–	-obiontes
Подцарство	–	–	-zoa	-obionti
Надотдел (надтип)	–	–	–	-ophylacei
Отдел (тип)	-omycota	-ophyta	-ata	-ophylea (-ophyles)
Подотдел (подтип)	-omycotina	-ophytina	–	-ophylinea
Надкласс	–	–	–	-idees
Класс	-omycetes	-ophyceae -opsida	–ea, -ata	-iodes
Подкласс	-omycetidae	-ophycidae -idae	–ia, -ana	-iones
Надпорядок (надотряд)	–	-anae	–oida	-ioformi
Порядок (отряд)	-ales	-ales	-iformes, -ida	-ioformes
Подпорядок (подотряд)	-ineae	-ineae	-oidei, -ina	-oidei
Надсемейство	–	–	-oidea	–
Семейство	-aceae	-aceae	-idea	–
Подсемейство	-oideae	-oideae	-inae	–
Триба	-eae	-eae	-ini	–
Подтриба	-inae	-inae	–	–

Благодаря стандартным окончаниям, по одному лишь названию можно точно узнать, что, например, название «*Zygomycetes*» характеризует именно класс грибов, а название «*Bryophyta*» – отдел растений.

В последние годы утвердилось мнение, что грибы, растения и животные являются не филогенетическими царствами, а жизненными формами (подробнее см. в разделе «Система органического мира»). В результате, использование стандартных окончаний, несущих ботаническую, микологическую или зоологическую окраску, оказалось нежелательным. Для выхода из этой ситуации различными авторами были предложены **нейтральные окончания**, не указывающие на принадлежность организмов к грибам, растениям или животным. Наиболее развернутой является система окончаний, предложенная Я.И. Старобогатовым в 1986г. (см. табл. 1). Ожидается, что в будущем подобные системы заменят общепринятые, по крайней мере, в области филогенетической таксономии.

## 2. ПРИНЦИП ТИПИФИКАЦИИ

**“Применение названий таксономических групп определяется с помощью номенклатурных типов.”**

В соответствии с положениями типологической таксономии (см. стр.18), всякая группа описывается на основании эталонных (типовых) образцов. Эти образцы именуются **номенклатурными типами**.

**Номенклатурный тип таксона (типовой образец)** – это экземпляр, за которым закреплено название таксона.

Номенклатурные типы служат для правильного и единообразного применения названия таксона и тем самым способствуют упорядочению номенклатуры. Они позволяют непосредственно сопоставить название и описываемый им организм. В ботанической номенклатуре типом может быть гербарный лист, поражённое грибом растение, засушенные плодовые тела грибов, слоевища лишайника вместе с субстратом и т. п. Коллекции живых растений и чистые культуры микроорганизмов, которые также широко используются в систематике, не могут служить номенклатурными типами.

Образец, на основании которого впервые описывается вид или внутривидовой таксон является главным и часто единственным типом данного таксона. Такой тип называют **голотипом**. Экземпляры, являющиеся частью того же сбора, что и голотип (т.е. его дубликатами), называются **изотипами**. Если для составления описания нового вида используется не один образец, а несколько, то все такие образцы называются аутентичными, или **аутентиками**. Один из упомянутых в описании аутентиков объявляется автором таксона голотипом, его дубликаты из того же сбора – изотипами, а все прочие аутентики – **паратипами**.

Порядок обязательного указания голотипа в описании таксона установился лишь в XX веке. В описаниях, составленных ранее, часто упоминались несколько образцов без указания их типового статуса. В таком случае все экземпляры, на которые автор ссылался непосредственно, называют **синтипам**, а остальные экземпляры того же сбора, что и синтипы - **изосинтипам**. Из числа синтипов выбирается заменитель голотипа – **лектотип**. Синтипы, оставшиеся после выбора лектотипа, называют **паралектотипам**.

Когда все упомянутые в описании экземпляры и их дубликаты утеряны, следует провести типификацию заново и выбрать **неотип**. Неотипом может быть любой экземпляр, соответствующий первоописанию. Образцы из того же сбора, что и неотип, называются **изонеотипам**.

Если типовой образец разделен на фрагменты, то каждый из таких фрагментов именуется **клатотипом**. Для типового образца другой половой формы (например у двудомных растений) используется понятие **аллотип**. Под термином **топотип** понимают образцы, собранные в том же самом месте, где ранее был собран голотип («классическом местонахождении»).

Наконец, типовыми могут быть не только образцы живых организмов. При описании вида или внутривидового таксона почти всегда приводятся их изображения, и эти изображения (**иконотипы**) также считаются типовыми. При описании таксона в справочной и определительной литературе рекомендуется использовать в качестве иллюстрации именно иконотипы, хотя часто их приходится сопровождать более современными и качественными изображениями.

### *Типификация надвидовых таксонов*

Наименование надвидовых таксонов построено на видовой типификации. Так, типом рода служит один из входящих в него видов. Если при первом описании рода к нему был отнесён лишь один вид, то этот вид автоматически признается типом данного рода – **автотипом**. Если к роду при первом описании отнесено несколько видов, один из них должен быть обозначен автором рода как тип данного таксона. Если это не было сделано, то проводится типификация с выбором лектотипа, которым, как правило, становится вид, описанный раньше других.

Типификация для категорий рангом выше рода осуществляется аналогичным образом, но с той немаловажной особенностью, что здесь номенклатурный тип определяет еще и *название* таксона. Для семейства, порядка, класса, а с недавнего времени – отдела и даже царства, корень названия определяется типовым родом. Например, название отдела *Peronosporomycota* основано на названии рода *Peronospora*.

## Эксиккаты

Номенклатурный тип должен постоянно храниться в стандартных условиях. Коллекции типов обычно сохраняются отдельно от других фондов, и доступ к ним крайне ограничен даже для специалистов. Чтобы обеспечить возможность ознакомления с типовым материалом широкого круга специалистов, издаются эксиккаты.

**Эксиккаты** (от лат. *exsiccare* - высушивать) - коллекции высушенных растений или грибов, издаваемые большим тиражом.

Изобретение эксиккатов относится к эпохе великих географических открытий, когда стало популярным коллекционирование «экзотических растений». Одним из лучших способов для пополнения таких коллекций был обмен экспонатами, поэтому они целенаправленно собирались в нескольких экземплярах. Вскоре этими сборами заинтересовались специалисты-ботаники, что обусловило необходимость их стандартного оформления и выпуска крупными тиражами. Так появились первые эксиккаты.

В настоящее время эксиккаты являются незаменимым атрибутом исследований в области систематики. Издания, сопровождаемые эксиккатами, очень высоко ценятся, а учреждения, владеющие коллекциями эксиккатов, пользуются большим авторитетом. Впрочем, с появлением хорошей техники микрофотосъёмки, к эксиккатам стали обращаться лишь в особых случаях, например, при работе с редкими или сомнительными таксонами.

## 3. ПРИНЦИП ПРИОРИТЕТА

“Номенклатура таксономической группы основывается на приоритете в обнародовании.”

Очень часто один и тот же таксон имеет два или более названий, предложенных различными авторами в различное время. В этом случае, согласно третьему принципу ICBN, правильным названием признаётся **приоритетное**, т.е. самое раннее по времени обнародования название.

Следует отметить, что упомянутое выше обнародование должно следовать определенным правилам. В номенклатуре различают две допустимые формы обнародования – эффективное и действительное.

**Эффективное обнародование** – это публикация нового названия в достаточно распространенном научном печатном издании (книге, журнале, сборнике тезисов и т.п.). Эффективным обнародованием не признается устное выступление, рассылка типового материала и публикация в электронных СМИ.

Эффективное обнародование – простейший способ уведомления научной общественности о создании нового таксона. Однако такого обнародования

недостаточно, для того, чтобы новый таксон был принят под предложенным названием. Эффективное обнародование является предварительным. Создаваемое при этом название еще не является признанным, и относится к категории *nomina nuda* - «оголенные» названия (ед. числ. *nomen nudum*). Для признания нового таксона научной общественностью необходимо провести действительное обнародование.

**Действительное обнародование** – это эффективное обнародование, сопровождающееся стандартным описанием таксона.

Итак, для действительного обнародования необходимо опубликование специального документа, получившего название *протолог*. Он состоит из следующих частей:

- **Название вида**
- **Имена авторов**
- **Диагноз** (подробное морфологическое описание вида с указанием его отличительных черт)
- **Сведения о типовых образцах** и местах их хранения
- **Родство** (указание видов, наиболее близких данному, и отличий данного вида от них)
- **Иконотип** и подписи к нему
- **Сведения о местонахождении и общем распространении** вида.

Описание вида в обязательном порядке дается на нескольких языках, минимум – на двух: латинском и одном из распространенных европейских языков (английском, французском, немецком)<sup>5</sup>. Кроме того, часто приводится описание на родном языке автора или на языке публикации (если они не относятся к упомянутым европейским языкам).

Действие принципа приоритета имеет многочисленные ограничения, которые оговариваются в кодексе. Так, например, некоторые неприоритетные, но широко вошедшие в употребление названия рассматриваются в ICBN как *nomina conservanda* - «законсервированные» названия. Их применение признано целесообразным ради обеспечения стабильности номенклатуры. Это касается и тех таксонов, для которых приоритетное название было основано на неточном или сомнительном описании. Названия, помещённые в список «*nomina conservanda*» не могут быть оттуда изъяты.

---

<sup>5</sup> Латинский диагноз в зоологической номенклатуре не считается обязательным.



## Номенклатурный фильтр и синонимия

Точная оценка правильности названия в соответствии с принципом приоритета представляет собой сложный многоступенчатый процесс, который называют **номенклатурным фильтром**<sup>6</sup>. Он включает следующие этапы:

1. Проверка факта **обнародования** названия (эффективного и действительного).
2. Проверка **пригодности** названия, т.е. его соответствия установленной форме (принципам бинарной номенклатуры, правилам латинского языка и т.п.).
3. Проверка **типифицированности** названия, т.е. его связи с типовым материалом.
4. Проверка **законности** (валидности) названия.
5. Проверка **приоритетности** названия.

В соответствии с требованиями номенклатурного фильтра, названия, прошедшие первые три пункта фильтра, т.е. обнародованные, пригодные и типифицированные, могут быть изъяты из рассмотрения, если они признаются **незаконными**. Среди наиболее распространенных вариантов незаконного названия следует упомянуть:

- **излишнее название** (обозначается как *nom. illeg.* = *nomen illegitimum* или *nom. superfl.* = *nomen superfluum*) – название, данное при повторном описании таксона, ранее описанного на основании того же типа.
- **омоним** – точно (или с нарушением орфографии) повторенное название уже известного вида, данное на основании другого типового образца или без указания последнего.
- **тавтоним** – название, в котором видовой эпитет точно повторяет название рода. В зоологической номенклатуре тавтонимы разрешены (напр. *Vulpes vulpes* L. – лиса обыкновенная)
- **название, выраженное словами, не предназначенными служить в качестве названия**. К таким словам относятся: *typicus* (типичный), *originalis* (оригинальный), *novus* (новый), *dubius* (сомнительный), слова с приставкой *eu-* (настоящий) и др.

Законных названий одного таксона может быть несколько. Все они признаются синонимами.

**Синонимы (в номенклатуре)** – научные названия одинакового ранга, употребленные для обозначения одного и того же таксона.

---

<sup>6</sup> Понятие «номенклатурного фильтра» введено Ч.Джеффри (Jeffrey, 1982)

При прохождении названий через пятый пункт “фильтра”, среди синонимов выбирается приоритетное название; все остальные синонимы признаются младшими.

**Младшие синонимы** - те из синонимов, которые установлены позднее приоритетного синонима.

Синонимы, основанные на одном типовом образце, называются **номенклатурными** (абсолютными, гомотипными, облигатными, объективными, гомонимами), а основанные на разных типах – **таксономическими** (относительными, гетеротипными, факультативными, субъективными, гетеронимами). Для обозначения таксономической синонимии используется знак равенства (=), а для номенклатурной – знак конгруэнтности ( $\equiv$ ) или удлинённый знак равенства ( $\equiv$ ).

Приоритетное название таксона очень часто отвергается на основании смены взглядов на классификацию группы, например, при переносе вида из одного рода в другой. В этом случае правильным оказывается новое, современное название, т.е. один из младших синонимов. Отвергнутое первоначальное название в этом случае называют **базинимом**.

#### 4. ПРИНЦИП УНИКАЛЬНОСТИ НАЗВАНИЙ

“Каждая таксономическая группа с определёнными границами, положением и рангом может иметь, кроме особо оговоренных случаев, лишь одно правильное название.”

Очевидно, что для обеспечения взаимопонимания между учеными, каждый таксон должен иметь лишь одно общепризнанное название. Если между специалистами существуют разногласия в вопросе наименования какого-либо таксона, автор должен сопровождать предпочитаемые им названия общеизвестными синонимами.

Однако, существуют редчайшие случаи, когда таксон может иметь более одного правильного названия. Это, например, касается организмов, которые, в силу своих особенностей, рассматриваются одновременно в ботанике и зоологии, и, соответственно, подчиняются двум различным кодексам. Так, семейство эвгленовые имеет правильное ботаническое название (Euglenaceae) и правильное зоологическое название (Euglenidae). Недопущению подобных курьезов существенно мешает консервативность номенклатурных правил и принцип независимости номенклатур.

В микологии также имеется особый случай сосуществования двух правильных названий. Речь идет о наименовании анаморфы (стадии бесполого размножения) и телеоморфы (стадии полового размножения) у сумчатых и ба-

зидиальных грибов. Принципы микологических исследований таковы, что бесполоая стадия может быть описана как вид и помещена в формальный отдел анаморфных (митоспоровых, несовершенных) грибов. Даже если затем будет выяснено, какова половая стадия описанного гриба, название анаморфы сохранит свою силу и может использоваться в тех случаях, когда исследователь наблюдает именно эту стадию. Одновременное же наблюдение анаморфы и телеоморфы возможно далеко не у всех видов.

Другой аспект принципа уникальности состоит в недопущении использования одного и того же названия для наименования двух и более различных таксонов (такие названия именуют *гомонимии*). В связи с глубокой специализацией таксономических исследований, ученый может оказаться неосведомлен о том, что предлагаемое им название уже использовано в совершенно другой группе. Например, родовое название *Nummularia* длительное время одновременно применялось для наименования цветкового растения из семейства Вербеновых (название дано Й.Э.Гиблибертом в 1781 г.) и гриба-аскомицета из семейства *Xylariaceae* (название дано братьями Тюлянь в 1863 г.). После обнаружения этого совпадения в 1986 г., гриб, обладавший более молодым названием, был переименован в *Biscogniauxia* (автор названия – З.Поузар). К сожалению, в тех случаях, когда организмы с одинаковыми названиями подчиняются двум различным кодексам (например, животные и растения), принцип независимости номенклатур мешает ликвидировать совпадения, и они существуют до сих пор.

## 5. ПРИНЦИП УНИВЕРСАЛЬНОСТИ НАЗВАНИЙ

“Научные названия таксономических групп рассматриваются как латинские независимо от происхождения.”

Этот принцип не нуждается в детальных комментариях. Широко известно, что важнейшей чертой научного названия является его подчинение правилам латинского языка. Вне зависимости от своего происхождения, все названия записываются буквами латинского алфавита и, при необходимости, приобретают латинские суффиксы и окончания. Передача звуков, не характерных для латинского языка, осуществляется с помощью латинских букв с наиболее точной передачей исходного произношения.

## 6. ПРИНЦИП ОБРАТНОЙ СИЛЫ

“Правила номенклатуры, принятые в настоящий момент, распространяются на все постановления

принятые ранее, т.е. имеют обратную силу, если только их действие специально не ограничено.”

Этот принцип установлен для подчинения единым правилам всех существующих названий таксонов, вне зависимости от даты их описания. Внесение изменений в номенклатурный кодекс влечет за собой переоценку названий, основанных на принципах предыдущих кодексов.

## 7. ПРИНЦИП НЕЗАВИСИМОСТИ ОТ ТАКСОНОМИИ

“Правила номенклатуры не зависят от взглядов таксономистов на классификацию той или иной группы.”<sup>7</sup>

Данные таксономии и принципы номенклатуры, призванные дополнять друг друга, иногда вступают в противоречия. Выше обсуждались случаи, когда на основании таксономических данных нарушаются принципы приоритета и уникальности названий. Говорилось и о том, что следование микологов ботанической номенклатуре нарушает современные представления о месте грибов в системе органического мира (микология давно не является разделом ботаники). Эти факты объясняются тем, что таксономия и номенклатура преследуют совершенно разные цели: первая стремится к прогрессу и развитию, а вторая – к стабильности и взаимопониманию между специалистами. Поэтому интегрировать принципы этих двух дисциплин представляется трудноосуществимым, и в настоящее время их принято считать независимыми друг от друга. Таксономисты не вправе навязывать друг другу те или иные номенклатурные подходы, опираясь на филогенетические, палеонтологические и какие-либо другие эмпирические данные. С другой стороны, номенклатурные кодексы не регулируют вопросы классификации организмов и не определяют структуру системы органического мира.

## §3. НОМЕНКЛАТУРНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Сведения о номенклатуре каждого таксона содержат существенную научную информацию о нем и необходимы для его дальнейшего изучения. Эти сведения в сжатой форме излагаются в номенклатурных характеристиках.

**Номенклатурная характеристика таксона объединяет его название, все существующие синонимы и сведения о происхождении этих названий.**

Номенклатурная характеристика состоит из отдельных **номенклатурных цитат**, каждая из которых является ссылкой на те или иные сведения из

---

<sup>7</sup> Этот постулат не отражен в кодексе как самостоятельный принцип (он лишь упомянут в преамбуле), однако в настоящее время многие специалисты склонны считать его таковым.

протолога таксона. Полная номенклатурная характеристика включает следующие данные:

1. Название таксона.
2. Фамилия автора (авторов) названия.
3. Дата обнародования названия.
4. Ссылка на литературный источник, в котором было обнародовано название и опубликован иконотип.
5. Сведения о синонимах.

Именно такой порядок перечисления сведений не обязателен, однако обычно он соблюдается в интересах единообразия.

В большинстве случаев бывает необязательно указывать полную номенклатурную характеристику таксона. При этом используются сокращённые номенклатурные характеристики. Они включают название таксона, фамилии авторов и, реже, год обнародования названия.

## Оформление номенклатурной характеристики

Для краткости изложения в номенклатурных характеристиках принята развернутая система сокращений, условных обозначений и специальных терминов, которые могут быть разделены на несколько групп.

### Цитирование названий

Научное название вида представляет собой **биномен**, т.е. состоит из двух слов - названия рода и собственно названия вида (**видового эпитета**). Этот принцип, широко известный как **бинарная номенклатура**, был разработан Дж.Реем и утвержден К.Линнеем.

Для обозначения неизвестного вида, относящегося к известному роду используют сокращение **sp.** – вид (species).

Например:

*Boletus sp.* - неизвестный вид рода *Boletus*.

Названия внутривидовых категорий представляют собой **триномен**, т.е. состоят из трех слов – названия рода, названия вида и собственно названия внутривидового таксона. Для обозначения ранга внутривидовой категории используются следующие сокращения: **ssp.** - подвид (subspecies), **var.** - разновидность (varietas), **f.** – форма (forma), **f.sp.** – специализированная форма (forma specialis).

Например:

*Fuligo septica* var. *cinnatomea* R.E.Fr. – разновидность *Fuligo septica* var. *cinnatomea* относится к виду *Fuligo septica*.

Для обозначения категорий, располагающихся между родом и видом (подрод, секция, подсекция) используются **интеркалярные** (вставочные) названия, которые помещаются в круглых скобках вслед за названием рода. Эти названия используются в микологии очень редко.

Например:

*Ornithoptera (Pryamus) lydius* Felder – вид *Ornithoptera lydius* относится к секции *pryamus* рода *Ornithoptera*.

В номенклатуре принято писать названия таксонов ранга надрода и ниже (включая род и вид) *курсивом*, а все дополнительные обозначения (фамилии авторов, уточняющие термины) – обычным текстом. Названия таксонов ранга рода и выше принято писать с заглавной буквы.

### *Указание авторов названия*

Обычно ссылка на фамилию автора следует сразу же за названием таксона. Фамилии известных ученых, описавших множество таксонов, указываются в сокращённом виде. Фамилии малоизвестных специалистов записываются полностью. В тех случаях, когда несколько авторов были однофамильцами, прибегают к их инициалам. Так или иначе, но для каждого автора, даже если он описал всего один вид (в том числе и не признанный в настоящее время) существует одна единственная общепринятая форма написания его имени в номенклатурной цитате.

Например:

*Phellinus lundellii* Niemelä – автор вида Т.Низмеля

Для регламентации написания фамилий авторов издаются специальные справочники. В ботанике для этих целей сейчас используется справочник “Authors of Plant Names” (Brummitt, Powell, 1992), в микологии – “Authors of Fungal Names” (Kirk, Answell, 1992); сокращения имен исследователей слизевиков приведены в “Nomenmyx” (Lado, 2001). В зоологической номенклатуре в последнее время популярна идея использования полных, несокращённых фамилий авторов.

В случае, если автор обнародовал название таксона в труде другого автора, после названия ставится фамилия автора названия, затем предлог *in* (в), и затем – фамилия автора труда, в котором было опубликовано название.

Например:

*Echinostelium minutum* de Bary in Rostaf. – название виду дал А. де Бари в книге Й.Т.Ростафинского.

Если автор, впервые действительно обнародовавший название, приписывает его другому автору, не проводшему обнародование согласно принятой процедуре, то после названия ставится фамилия первого автора, затем предлог *ex* (по, в соответствии с), и затем – фамилия второго автора. Предлог «ex»

используется также в том случае, если первый автор провел действительное обнаружение, но стандартным принято считать диагноз и иконотип вида, предложенный вторым автором.

Второй случай касается в основном публикаций, увидевших свет до наступления «**стартовой точки**» – момента, с которого принято отсчитывать историю номенклатуры той или иной группы. Для растений стартовой точкой считается 1 мая 1753 г. (выход в свет книги “Species Plantarum” К.Линнея), для животных – 1 января 1758 г. (выход в свет книги “Systema Naturae” К.Линнея), для различных групп грибов в качестве стартовой точки принято 1 мая 1753 г. (“Species Plantarum” К.Линнея), 31 декабря 1801 г. (“Synopsis methodica fungorum” Х.Г.Персона), 1 января 1821 г. – 1 января 1832 г. (“Systema mycologicum” и “Elenchus fungorum” Э.М.Фриза, в соответствии с выходом в свет каждого тома этих многотомников).

Например:

*Porotheleum fimbriatum* Pers. ex Fr. – название вида до наступления «стартовой точки» предложил Х.Г.Персон, но стандартным принято считать описание, составленное Э.М.Фризом.

В случае, когда название таксона имеет двух авторов, между их фамилиями ставится предлог **et** (и) или английский знак **&** (and); если более двух авторов – обычно пишется фамилия первого автора и сокращение **et al.** (et alii, лат. «и прочие»). Последнее сокращение в серьезных работах применять нежелательно.

Например:

*Licea demudescens* H.W.Keller & T.E.Brooks – вид описали Х.В.Келлер и Т.Э.Брукс

При внесении изменений в название и трактовку таксона, фамилия автора, давшего первоначальное название (базионим), берётся в **круглые скобки**, а за ней пишется фамилия автора, давшего новое название. Это правило, известное как **двойное цитирование**, в зоологической номенклатуре не является обязательным.

Например:

*Stemonitis axifera* (Bull.) T.Масбр. – вид описал Ж.Б.Буллиар, но название «*Stemonitis axifera*» ему присвоил Т.Макбрайд

В случае, когда фамилия автора достоверно не известна, она указывается в квадратных скобках.

Например:

*Lupinus* [Tourm.] L. - название роду, возможно, дал Ж.Турнефор, однако первое его достоверное упоминание принадлежит К.Линнею.

При повторном внесении изменений, фамилия автора первоначального названия не пишется, а фамилия автора, внесшего предыдущие изменения, помещается в круглые скобки. Иногда в качестве заменителя круглых ско-

бок употребляется знак **двоеточия**, однако частое неверное использование этого знака в ином значении (как заменителя предлога «ex») привело к путанице, и в настоящее время символ двоеточия предпочитают не применять.

### *Термины, используемые при создании и изменении названий*

В случае, если автор впервые употребляет название описанного им вида, это название сопровождается не фамилией исследователя, а пометкой **sp. nov.** (**species nova**). Только при повторном упоминании автор имеет право указать после названия вида свою фамилию<sup>8</sup>.

Например:

*Bicosoeca arborescens* sp. nov.

Аналогичные обозначения делаются и при установлении таксонов более высокого ранга.

Например:

Planoprotosteliidae fam. nov. – введено новое семейство Planoprotosteliidae

Haptobiontes regnum novum – введено новое царство Haptobiontes;

В случае, если название таксона (обычно – таксона высокого ранга) не подчиняется принципу типификации, и автор заменяет это название на типифицированное, после нового названия ставится пометка **nom. typif. = nomen typificatum** – типифицированное название, или **nom. typif. pro** - типифицированное название для... (далее ставится первоначальное название).

Например:

Peronosporomycota nom. typif. pro Oomycetes – предложено типифицированное название для группы Oomycetes

### *Термины, ограничивающие значение названия*

В случае, если различные авторы придают одному и тому же названию различные значения, используются слово **sensu** (в смысле, в понимании) и **non sensu** – (не в понимании)

Например:

*Mycena filopes* ([Bull. ex] Fr.) Quel. sensu J.E.Lange (1936); sensu Wakef. et Dennis (1950); non sensu Kühner (1938) - вид рассматривается нами в понимании Я.Э.Ланге, Э.М.Векфилда и Р.В.Денниса, но не в понимании Р.Кюхнера.

В случае, если название имеет два значения (более широкое и более узкое), используются термины **sensu lato = s.l.** (в широком смысле) и **sensu stricto = s.s.** (в узком смысле).

---

<sup>8</sup> В случае несовпадения авторства работы и описываемых в ней таксонов это правило не используется.



Например:

Fungi sensu stricto – название Fungi используется здесь в узком смысле.

В случае, если несколько названий имеют не совсем одинаковые границы, то используются следующие обозначения: *pro parte* = *p.p.* = *partim* (частично), *excluso* = *excl.* (исключая), *incluso* = *incl.* (включая), *ex maiore parte* (по большей части).

Например:

Heterocontes Kusakin et Drozdov (=Chromobionta excl. Dinophyta et Haptophyta) - группа Heterocontes включает те же организмы, что и Chromobionta, за исключением Dinophyta и Haptophyta.

Heterocontes Kusakin et Drozdov (=Chromista (partim) Cavalier-Smith) - группа Chromista частично соответствует группе Heterocontes, установленной Кавалье-Смит.

В случае, когда границы таксона были изменены без изменения его названия, используется пометка *emendavit* или сокращенно - *emend.* (изменил, исправил).

Например:

*Botryobasidium* Donk emend. G.Langer – род описан М.А.Донком, но его границы и наполнение понимаются в соответствии с исправлениями Г.Лангер.

В заключение, приведем пример развернутой номенклатурной характеристики вида (из области микологии).

*Agaricus bresadolianus* Bohus, Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., 61, 1969: 154, s. Wasser, Укр. ботан. журн., XXVII, 4, 1970: 521, non s. D.A.Reid, Fung. Rar. Icon. Color., VI, 1972: 6. = *Psalliota campestris* Fr. var. *radicata* Vittad. s. Bres., Icon. Myc., 1931, tab. 827.

Icon.: Bres., Icon. Myc., 1931, tab. 827; Bohus, Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., 61, 1969: 155, fig. 2; Вассер, Укр. ботан. журн., XXVII, 4, 1970, с. 523, рис. 3.

Расшифровка:

Шампиньон Брезадолы, описан Г.Бохусом (в «Докладах музея естественной истории Венгрии», Том 61, 1969 год: стр.154) в понимании С.П.Вассера («Украинский ботанический журнал», Том 27, выпуск 4, 1970 год, стр.521), не соответствует пониманию Д.А.Рейда («Цветные изображения редких грибов», Том 6, 1972 год, стр. 6). Синоним – *Psalliota* полевая, описанная Э.М.Фризом, разновидность корневая, описанная К.Виттадини в понимании Дж.Брезадолы («Микологические иллюстрации», 1931 год, таблица 827).

Иконотип опубликован в: Дж.Брезадола («Микологические иллюстрации», 1931 год, таблица 827); Г.Бохус («Доклады музея естественной истории Венгрии», Том 61, 1969 год: стр.155, рис.2); С.П.Вассер, («Украинский ботанический журнал», Том 27, выпуск 4, 1970 год, стр. 523, рис. 3).

## §4. ГЕРБАРИЗАЦИЯ И ЭТИКЕТИРОВАНИЕ

Исследование живых организмов обычно начинается с их сбора в природе. Методы такого сбора крайне разнообразны и зависят от специфики изучае-

мого объекта: простое собирание (высшие растения, грибы-макромикеты), отлов и отстрел (животные), метод приманок (водные грибы), метод влажных камер (слизевики, паразитические грибы), посев на питательные среды (бактерии, плесневые грибы) и др. Не менее разнообразны и способы обеспечения сохранности образцов в коллекциях (высушенные образцы, чучела, влажные препараты).

Но при всем различии объектов и методов их исследования, неизменным остаются принципы документирования находки. Документом, сопровождающим экземпляр организма, является **этикетка**. В отсутствии этикетки, образец не может быть полноценным объектом научного исследования. Структура этикетки, ее размер и форма, варьируют в различных научных школах. Как правило, она содержит следующие сведения:

- номер образца
- название вида (или, по крайней мере, его принадлежность к роду или семейству)
- место сбора (административный район, тип растительности, локалитет)
- дата сбора
- субстрат, на котором собран образец
- фамилия сборщика
- фамилия специалиста, определившего находку
- особые пометки и зарисовки
- записи специалистов, исследовавших образец после его этикетирования.

Итак, этикетка, содержит достаточно обширные сведения. При этом, ее размеры, как правило, невелики. Для обеспечения компактности этикеток, и в целях унификации их содержимого, принята система сокращений, среди которых наиболее распространены:

**leg.** = **legit** – собрал

**ded.** = **dedit** – дал, подарил

**det.** = **determinavit** – определил

**supplementum** – дополнение (комментарий)

**notae criticae** – критические замечания другого специалиста

**inc.sed.** = **incertae sedis** – неясно систематическое положение

**cum dubit** – под сомнением

**veris** или **cf.** = **conformis** – вероятно

**est!** – точно

**in oculo armo** – вооружённым глазом

**in oculo nudo** – невооружённым глазом

**NB!** – обрати внимание!

После составления этикетки образец становится частью официальной коллекции, которую в ботанике и микологии принято называть *гербарием*. В ходе включения образца в гербарий (*инсерации*) образцу обязательно присваивается инвентарный номер, который сопровождается международным кодом данного гербария – *акронимом*.

Например, гербарий Института ботаники им. Н.Г.Холодного (Киев) имеет акроним KW, гербарий Харьковского национального университета им. В.Н.Каразина – акроним CWU, гербарий Львовского национального университета им. И.Франка – LW.

## §5. ИДЕНТИФИКАЦИЯ

После осуществления инсерации (а зачастую и до нее) исследователь проводит определение таксономической принадлежности образца – *идентификацию*. Для ее успешного проведения обычно используется специальная литература, в первую очередь – атласы и определители.

**АТЛАС (в систематике)** – издание, предназначенное для идентификации видов с помощью их изображений

**ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ** – издание, предназначенное для идентификации видов с помощью их описаний и другой текстовой информации

Для корректной идентификации использование одних только атласов считается недопустимым. В большинстве случаев изображение организма само по себе не несет информации, достаточной для установления его диагностических отличий от близких видов. Соответственно, основным источником данных при идентификации служат определители.

Структура определителей различна. Они могут содержать иллюстрации, более или менее детальные описания видов, обсуждение статуса тех или иных таксонов, развернутые номенклатурные характеристики и т.п. Но главной, центральной частью определителя всегда является *определятельный ключ*.

**ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЙ КЛЮЧ** – специально организованный текст, обеспечивающий идентификацию вида путем поэтапного анализа признаков образца

Изобретателем определятельных ключей считают французского эволюциониста Ж.-Б.Ламарка (1744-1829). За два столетия своего существования определятельный ключ стал неотъемлемым атрибутом любого издания, посвященного идентификации видов. Вероятно, не существует группы организмов, для которых бы в настоящее время не были составлены определятельные ключи.

Каждый определятельный ключ составляется на основании всестороннего анализа свойств рассматриваемой группы. Для одного и того же таксона (семейства, рода и т.п.) может быть создано несколько десятков различных ключей, причем эффективность каждого из них будет зависеть от множества

факторов. Но, несмотря на это разнообразие, все существующие ключи могут быть объединены в три основные группы.

1. **Дихотомический ключ** построен по принципу «*тезы и антитезы*», т.е. утверждения и его отрицания. В каждом пункте ключа исследователю предлагается выбрать одно из двух противоположных утверждений, и от этого выбора зависят дальнейшие шаги идентификации.

Пример дихотомического ключа для семейства Trichiaceae (Мухомycetes):

1. Капиллиций орнаментирован кольцами, полукольцами, шипами и бородавками, но не спиральными утолщениями ..... 2  
– Капиллиций всегда орнаментирован спиральными утолщениями ..... 3
2. Капиллиций образует замкнутую сеть ..... *Arcyria*  
– Капиллиций состоит из отдельных нитей, не образующих замкнутую сеть ..... *Perichaena*
3. Перидий хрящевидный, вскрывается крышечкой ..... *Metatrichia*  
– Перидий пленчатый, открывается крышечкой или нерегулярно ..... 4
4. Капиллиций образует замкнутую сеть ..... *Hyporhamma*  
– Капиллиций состоит из отдельных нитей, не образующих замкнутую сеть ..... *Trichia*

В приведенном примере тезы обозначены цифрами, а соответствующие антитезы – дефисами. В каждом случае, делая выбор между тезой и антитезой, мы получаем либо ссылку на следующую пару противоположных признаков, либо указание на таксон, которому соответствуют выбранные признаки.

2. **Полиномический ключ** предлагает исследователю подобие иерархической классификации признаков, позволяющей изначально оценить существующий спектр диагностических параметров и выбрать из них наиболее подходящие исследуемому образцу.

Пример полиномического ключа для семейства Trichiaceae (Мухомycetes):

- I. Капиллиций орнаментирован кольцами, полукольцами, шипами и бородавками, но не спиральными утолщениями:
  - A. Капиллиций образует замкнутую сеть ..... *Arcyria*
  - B. Капиллиций состоит из отдельных нитей ..... *Perichaena*
- II. Капиллиций всегда орнаментирован спиральными утолщениями:
  - A. Перидий хрящевидный, вскрывается крышечкой ..... *Metatrichia*
  - B. Перидий пленчатый, открывается крышечкой или нерегулярно:
    - a. Капиллиций образует замкнутую сеть ..... *Hyporhamma*
    - b. Капиллиций состоит из отдельных нитей, не образующих замкнутую сеть ..... *Trichia*

При работе с этим ключом, исследователь вначале делает выбор между признаками уровня «I-II», затем – уровня «A-B», и наконец – уровня «a-b».

3. **Синоптический ключ** содержит последовательное описание используемых признаков и всех их состояний. Анализируя эти признаки и выбирая подходящие их состояния (часть признаков можно пропустить), исследователь получает в распоряжение цифро-буквенный код, который указывает на тот или иной таксон. Синоптические ключи приобрели в последнее время особую популярность благодаря созданию их электронных (компьютерных)

версий, в работе с которыми от специалиста требуется лишь заполнить по анализируемому образцу своеобразную «анкету», после чего компьютер сообщает результат идентификации.

Пример синоптического ключа для семейства Trichiaceae (Мухомycetes):

	Характеристики родов:
1. Капиллиций орнаментирован:	
а) кольцами и/или полукольцами	1 а, б; 2 б; 3 а, б – <i>Arcyria</i>
б) шипами и/или бородавками	1 б, в; 2 б; 3 б – <i>Hyporhamma</i>
в) спиральными утолщениями	1 б, в; 2 б; 3 а – <i>Metatrichia</i>
2. Замкнутая сеть капиллиция:	
а) отсутствует	1 б; 2 а; 3 а, б – <i>Perichaena</i>
б) присутствует	1 б, в; 2 а; 3 а – <i>Trichia</i>
3. Перидий:	
а) хрящевидный	
б) пленчатый	

## Раздел 3.

# СИСТЕМА

# ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

---

## §1. ТИПЫ СИСТЕМ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Разнообразие живых организмов, равно как и сходство между ними, издавна порождало желание описать органический мир в виде интегральной классификации – системы. Несколько сотен лет исследователи трудились над решением этой задачи, предлагая самые различные подходы и методы. Возникло самостоятельное научное направление – *мегатаксономия* (систематика высших таксонов). Были построены десятки, если не сотни систем органического мира, многие из которых претендовали на завершенность и получали на пять-десять лет широкое признание. Однако ни одна система так и не стала общепринятой в полном смысле этого слова.

Дело в том, что построить систему, объединяющую все данные о живых организмах, просто невозможно. В любом случае, одни признаки становятся «краеугольным камнем» системы, а другими приходится «жертвовать», т.е. игнорировать их во имя достижения цельности и непротиворечивости классификации. Разумеется, у каждого специалиста свое мнение о том, какие признаки более важны, а какие – менее. Ожесточенные дискуссии о значимости признаков в построении системы шли не одно десятилетие. В конечном итоге был достигнут довольно неожиданный результат. В начале 1990-х годов группа исследователей из разных стран мира (Baig, 1992; Кусакин, 1995 и др.) сформулировала постулат, согласно которому органический мир должен одновременно описываться *несколькими* различными системами. С этого момента начался болезненный процесс раздела некогда единой классификации живого мира. Традиционные гибридные системы, объединявшие максимально большое число параметров, распались на несколько самостоятельных, специальных систем. На момент написания данной книги, этот процесс еще далек от завершения. Однако уже наметились контуры двух важнейших независимых систем органического мира – системы родства (*филемы*) и системы сходства (*экоморфемы*).

**ФИЛЕМА** – система органического мира, распределяющая организмы в соответствии с родственными связями между ними.

**ЭКОМОРФЕМА** – система органического мира, распределяющая организмы в соответствии с их морфофизиологическим сходством.

Ниже дан обзор истории развития и современного состояния этих систем.

## §2. ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ СИСТЕМ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

### Классические (додарвиновские) системы

В течение тысячелетий, вероятно, все народы мира делили живые существа на две группы – растения и животные. Эта классификация, основанная на бытовых наблюдениях, получила научное оформление в трудах Аристотеля (IV в. до н. э.) и с тех пор не претерпевала существенных изменений в течение более чем двух тысяч лет. Согласно Аристотелю, растения и животные представляли собой две основные ступени «лестницы существ», ведущей от примитивных форм к более совершенным. Третью, вершинную ступень согласно представлениям Аристотеля занимал человек (рис. 18).

Знаменитый систематик XVIII века К. Линней (Linnaeus) дал классификации Аристотеля дальнейшее развитие и более глубокое обоснование. Растения и животные обрели официальный таксономический статус и стали рассматриваться как царства. Была перестроена и «лестница существ»: в ее основании расположилось царство Минералы, а затем – Растения и Животные. Человеческого, как известно, причислил к животным (рис. 19).

Рис. 18. Система Аристотеля



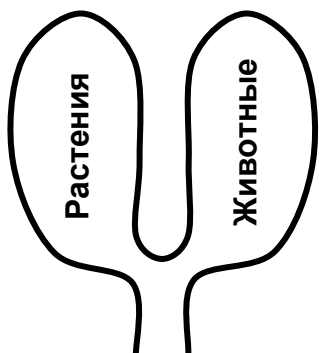
Рис. 19. Система К.Линнея



Анализируя возможные пути описания разнообразия живых существ, К.Линней пришел к выводу, что все классификации могут быть разделены на *искусственные* и *естественные*. К первой группе он отнес системы, построенные на основании единственного, произвольно выбранного признака, ко второй – основанные на комплексе сущностных, значимых признаков. И хотя субъективность подобного разделения сыграла злую шутку с самим Линнеем (его «естественная система» стала классическим примером искусственной классификации), привычка делить системы на искусственные и естественные сохранялась в теории систематики вплоть до недавнего времени.

Хотя Линней придерживался креационистских взглядов, его система стала важным этапом формирования именно эволюционной классификации живого мира: в лестнице существ прослеживалась устремленность от примитивных форм к прогрессивным, присутствовала динамика постепенного усложнения организмов. Неудивительно поэтому, что эволюционист Ж.-Б.Ламарк (Lamarque, 1809) использовал систему Линнея, внося в нее лишь незначительные изменения. Для Ламарка, впрочем, животные и растения были уже не ступенями одной лестницы, а двумя ветвями одного эволюционного дерева (рис.20).

*Рис.20. Система Ж.-Б.Ламарка*



Будучи «отцами-основателями» типологической таксономии, К.Линней и Ж.-Б.Ламарк отдавали себе отчет в том, что каждый таксон должен обладать четким и ясным диагнозом. Однако выбор критериев для разделения установленных ими царств живой природы оказался крайне затруднительным. Наиболее очевидным признаком казалась подвижность, характерная для животных и отсутствующая у растений. Кроме того, вполне очевидна была и особенность, в силу которой растения именуются растениями – их неограниченный рост. Наконец, будучи неподвижными, растения распространяются в неактивном состоянии, что, казалось бы, не характерно для животных. В 1845г. А.Зибольд (Siebold, 1845) предложил использовать еще два критерия – тип питания и способ всасывания веществ. К середине XIX века характеристики двух царств природы с использованием перечисленных параметров окончательно установились (табл. 8.).

К сожалению, эта изящная система, не успев окончательно сформироваться, стала давать сбои. Уже в середине XIX века были открыты сотни видов (преимущественно низших организмов), не вписывавшихся в нее. Оказалось, что открытая система роста отсутствует у тысяч видов «низших растений» – одноклеточных и ценобиальных водорослей; распространение же в неактивном состоянии характерно для множества животных – споровиков, микроспоридий, некоторых коловраток и ракообразных – и при этом являет-



ся редкостью среди тех же водорослей. Стали известны формы со смешанным питанием, такие как *Euglena*, а также растения-гетеротрофы (повилика, петров крест, заразиха и др.).

Таблица 8. Царства природы в представлениях н.п.XIX века

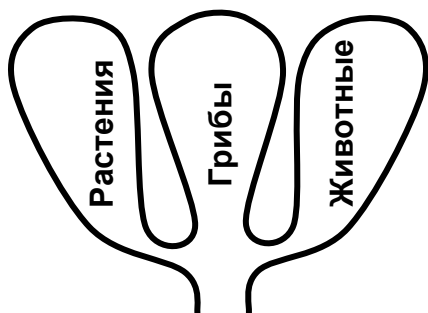
Царство Признак	РАСТЕНИЯ	ЖИВОТНЫЕ
Подвижность	неподвижны	подвижны
Система роста	открытая	закрытая
Распространение	пассивное (с помощью пропегул: спор и семян)	активное (в зрелом состоянии)
Тип питания	автотрофное (источник углерода – CO <sub>2</sub> )	гетеротрофное (источник углерода – чужеродные органич. в-ва)
Тип поглощения	осмотрфное (всасывание поверхностью тела)	фаготрофное (заглатывание во внутреннюю полость)

Большие сложности возникли при попытке одновременно использовать критерии питания и подвижности. Рассмотрение растений как неподвижных автотрофов, а животных – как подвижных гетеротрофов, привело к появлению «неразрешимой» проблемы систематического положения жгутиковых водорослей – подвижных, но автотрофных организмов. В результате они стали рассматриваться одновременно в двух царствах: среди животных (как «растительные жгутиконосцы» – фитомастигины) и среди растений, что порождало путаницу и многолетние бесплодные дискуссии.

Аналогично, неясным оказалось систематическое положение грибов – неподвижных гетеротрофов, которые, к тому же, обладают открытой системой роста и распространяются в неактивном состоянии. Получалось, что с позиций морфологии они – растения, причем даже более типичные, чем многие водоросли, а с точки зрения трофики – животные. Естественным выходом из этого положения было образование самостоятельного царства грибов, что и сделал в 1816 г. Х.Г. Неес фон Эзенбек (Nees, 1816) (рис.21).

Впрочем, неподвижные гетеротрофы уже тогда были известны и среди животных (например, губки), поэтому создание нового царства мало что изменило. В середине XIX века в учении о системе органического мира назрел первый кризис, преодоленный с появлением филогенетической систематики.

Рис. 21. Система Х.Г. Неес фон Эзенбека



## Филема

### Морфофизиологический этап (1860-1970-е гг.).

В 1859 г. увидела свет книга Ч.Дарвина «Происхождение видов», оказавшая беспрецедентное влияние на самые различные отрасли биологии. Систематика не стала исключением: через несколько лет после публикации «Происхождения видов» немецкий зоолог Э.Геккель создал концепцию эволюционной таксономии. В линнеевское понятие «естественной системы» он вложил новое понимание: естественной он предложил считать систему, описывающую ход эволюции.

Концепция филогенетической системы позволила незамедлительно решить назревшую в середине XIX века проблему низших организмов, не вписывающихся в традиционное деление живой природы. В 1860г. Дж.Хогг предложил создать для таких организмов новое царство – Protoctista. В его состав были включены одноклеточные организмы, а также те многоклеточные, тело которых не дифференцировано на ткани (Hogg, 1860). Этим характеристикам соответствовали простейшие животные, водоросли и грибы, а также бактерии, своеобразие которых еще не было выяснено в полной мере. В 1866г. Э.Геккель развил систему Хогга, создав царство Protista, объединившее лишь одноклеточные и колониальные организмы (Haeckel, 1866) (рис. 22). С этой даты берет начало наука о низших организмах - *протистология*.

Аргументы в пользу создания царств Protoctista и Protista были сходными: чем примитивнее организмы, тем меньше у них признаков, указывающих на растительную либо животную их природу, и тем больше среди них переходных форм, объединяющих в себе черты животной и растительной организации. Благодаря созданию дополнительного царства, животные и растения, казалось, «очистились» от массы примитивных форм, нарушавших четкость

границ основных царств. Кроме того, существование «протистов» оказалось веским аргументом в пользу выбранной Э.Геккелем и Дж.Хоггом филогенетической парадигмы.

К сожалению, идея создания царств, объединяющих низшие организмы, не получила в XIX веке должного распространения, и уже в начале XX века была почти забыта. В тот период внимание научной общественности было приковано к открытиям в области физиологии, генетики, биохимии, проблемы же систематики отошли на второй план. Лишь по прошествии почти ста лет была предпринята первая попытка «воскресить» протистологическую идею. В 1938г. Дж.Копланд (Copeland, 1938) разработал систему, в которой царство Protista (более похожее на Protoctista Дж.Хогга) включало низшие организмы за исключением прокариотов (Monera), вынесенных в самостоятельное царство десятилетием ранее (Chatton, 1925). С этого момента филема органического мира начала развиваться всё более стремительными темпами.

В 1959г. известный американский таксономист Р.Х.Уайттейкер (Whittaker, 1952) развил концепцию Копланда, разделив живой мир уже на пять царств: Protista, Fungi (грибы, в том числе оомицеты и слизевики), Plantae (растения, в том числе зеленые, красные и бурые водоросли) и Animalia (многоклеточные животные) (рис.23).

Рис.22. Система Э.Геккеля – Дж.Хогга

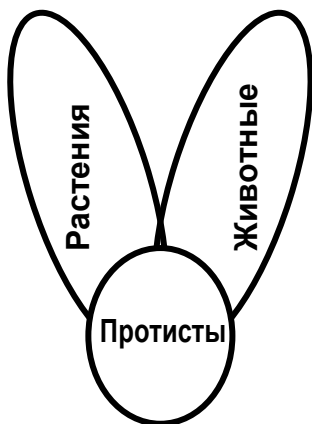
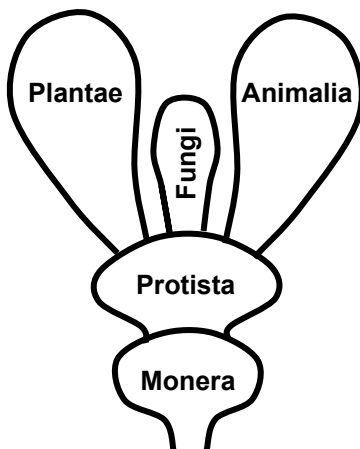


Рис.23. Система Р.Уайттейкера



Царство Protista включило простейших животных и некоторые группы водорослей и, таким образом, приобрело (за исключением прокариотов) тот же объем, который предлагал для него Геккель. Диагностические параметры установленных царств Уайттейкер видел следующим образом (табл.9):

Таблица 9. Основные признаки царств в системе Р.Уайттейкера.

Monera	Protista	Plantae	Fungi	Animalia
прокариоты	эукариоты			
смешанные и нестабильные типы питания и экологический ориентации	осмотротрофы			фаготрофы
	автотрофы	гетеротрофы		
	продуценты	редуценты	консументы	
одноклеточные или многоклеточные; ткани отсутствуют	многоклеточные; развиты настоящие ткани			

Предложенную систему Уайттейкер изначально считал естественной, т.е. описывающей ход филогенеза. Однако доказательства глубоких различий между оомицетами, слизевиками и другими грибами, а также между зелеными, красными и бурыми водорослями вынудили Уайттейкера в 1969 г. признать полифилетичность выделенных им царств (Whittaker, 1969). Создалась парадоксальная ситуация: новая система, призванная отразить эволюционные связи между организмами и называемая естественной, на самом деле таковой не являлась, поскольку оперировала искусственными таксонами, в чем её автор открыто признавался.

Решение этой проблемы предложила Л.Маргелис в серии работ 1971-1983 годов. Маргелис вернулась к идее, которую еще в 1860 высказал Хогг: создать царство Protoctista, более широкое, чем Protista, и объединяющее низших представителей грибов, растений и животных, а именно – жгутиковые грибы, водоросли (включая зеленые, бурые и красные) и простейших. При таком понимании объема Protoctista, из царств Fungi, Plantae и Animalia исключались филогенетически далекие группы, в результате чего эти царства приобретали монофилетичность и, соответственно, естественность (Margulis, 1971, 1974; Margulis et al., 1990). Система Маргелис приобрела огромную популярность, однако вскоре выявились и ее недостатки. В первую очередь, неясными были причины помещения в царство Protoctista хитридиомикетов, родственных высшим грибам, воротничковых жгутиконосцев, близких многоклеточным животным, и тем более зеленых водорослей – непосредственных предков сосудистых растений. Неоднократно предлагалось присоединить названные группы к грибам, животным и растениям соответственно (Зеров, 1972). Но тогда возникал вопрос: почему для этих организмов делается исключение, ведь по уровню организации они являются типичными Protoctista!

Кроме того, ценой вынесения из состава Fungi, Plantae и Animalia неродственных им групп, царство Protoctista наполнялось огромным количеством разнообразных и мало чем сходных организмов, так что оказалось “трудно

определить протистов иначе, как эукариот, не вошедших в три другие царства” (Карпов, 1990). Даже сама Маргелис в 1981г. признала, что царство Protoctista “становится похожим на свалку” (Margulis, 1981). Таким образом, добившись в своей системе монофилетичности для грибов, растений и животных, Маргелис одновременно создала царство, в сборности и искусственности которого даже у нее не было сомнений.

В середине 70-х годов были изучены особенности группы прокариотов, получивших название Archaebacteria (Woese et al., 1975). В соответствии с результатами комплексных исследований, Archaebacteria заслуживали самостоятельного статуса. Ставшее уже привычным разделение живых организмов на прокариотов и эукариотов нуждалось в пересмотре (Woese, Fox, 1978; Fox et al., 1980). Как заметил после публикации русскоязычного издания книги Маргелис Б.М.Медников, «система Маргелис в прокариотической части успела устареть за время перевода книги» (Медников, 1983).

Таким образом, реформа, которую предприняли Уайттейкер и Маргелис, не изменила сложившегося положения. Поэтому во второй половине XX века в систематике высших таксонов разразился глубокий кризис. В реформировании нуждались уже не сами системы, а принципы их построения.

### **Цитологический этап (1960-1980-е гг.)**

В начале 1960-х годов биология вступила в новую эру. Выяснение наследственной роли нуклеиновых кислот, расшифровка структуры биополимеров и разработка методов электронной микроскопии позволили по-новому взглянуть на, казалось бы, знакомые объекты. Однако этот период, период торжества новых направлений биологической науки, стал одновременно периодом кризиса мегатаксономии. Общепринятая филогенетическая система, созданная трудами Э.Геккеля, Г.Копланда, Р.Уайттейкера и др., после ста лет развития показала, наконец, свою полную несостоятельность. Она явно не соответствовала своему названию, т.е. не была филогенетической, а стало быть – и естественной.

Причина этого стала ясна лишь в начале 1960-х. Она состояла в крайне неудачном выборе критериев, доставшихся морфофизиологической филеме еще от додарвиновских систем. Характер питания, подвижности, роста и распространения в результате глубокого анализа были признаны **эколого-морфологическими** параметрами, отражающими влияние на структуру организма стратегий его развития и воспроизведения.

Очевидным, и в то же время крайне принципиальным, является то, что сходство экоморфологических стратегий у различных организмов определяется не общностью их происхождения, а формированием на генетически различной основе сходных систем адаптации. Поэтому результатом использования экоморфологических признаков в систематике становится объединение в

одну группу *конвергентных* форм, выработавших сходные морфологические черты при выборе общей экологической стратегии. В результате создаются сборные, полифилетические таксоны, объединяющие похожие, но не родственные организмы. Полученная система не отражает эволюционные связи между организмами и не может называться филемой.

Выяснение этого факта и последовавший за ним отказ от традиционных экологических критериев поставил перед таксономистами вопрос о поиске новых принципов построения филем. Результаты электронно-микроскопических исследований, проведенных в 1960-1970-е годы, послужили основанием для рассмотрения в качестве объективного мегатаксономического критерия *ультраструктуры клеточных органелл*. Было предложено классифицировать эукариотов на основании множества ультраструктурных признаков: структуры пластид и состава фотосинтетических пигментов (Dillon, 1962, 1963), организации хроматина (Dodge, 1965, 1971; Kubai, 1975; Воронцов, 1987), наличия или отсутствия жгутиковых стадий (Кусакин, Старобогатов, 1973; Старобогатов, 1986), типов деления клеточного ядра (Sleigh, 1979), строения митохондриальных крист (Tajlor, 1978; Stewart, Mattox, 1980).

В результате использования этих критериев были созданы первые системы, целиком основанные на цитологических данных. В них радикально пересматривалась систематическая структура органического мира и, на основании этого, многократно увеличивалось число царств (например, Лидейл (Leedale, 1984) разделил эукариотов на 17 царств). Последнее, впрочем, вызывало поначалу лишь несправедливые насмешки. Концепция ***многоцарствия*** органического мира получила широкую поддержку несколько позже.

Цитологические системы были во многом экспериментальными. Им не было суждено приобрести широкую известность и пройти проверку временем. Однако именно они заложили основу революционных преобразований в мегатаксономии, последовавших в конце 80-х – начале 90-х годов XX столетия. Эти преобразования в первую очередь связаны с развитием нового научного направления – молекулярной таксономии.

### **Генетико-цитологический этап (1980-2000-е гг.)**

Еще в 1950-е годы было предложено оценить эволюционное родство между организмами путем сравнения состава биополимеров – белков и нуклеиновых кислот (Anfinsen, 1959). Ведь если весь комплекс анатомо-морфологических и физиолого-биохимических признаков организма представляет собой реализацию наследственной информации, а эволюционный процесс в конечном счете сводится к ее изменению, то именно изучение структуры белков и нуклеиновых кислот может стать источником данных,

позволяющих объективно оценить эволюционные связи между организмами.

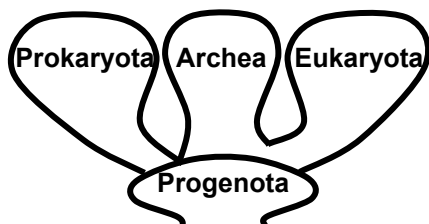
Поскольку полная расшифровка генома организма – процесс весьма длительный и трудоемкий (да и не всегда осуществимый), то для эволюционного анализа рационально было использовать фрагменты нуклеотидных или аминокислотных последовательностей, т.е. отдельные гены (или их группы) и белки. Первые работы в этом направлении сводились к анализу аминокислотных последовательностей произвольно выбранных белков (Ingram, 1961). Затем были разработаны методы *анализа общей массы ДНК, соотношения пуриновых и пиримидиновых оснований, метод гибридизации ДНК*, и, наконец, анализ последовательностей нуклеотидов – *сиквенса-анализ* (С.Р. Woese, 1975). С разработкой последнего подхода началось интенсивное изучение нуклеотидных последовательностей различных групп организмов.

Ко второй половине 1980-х годов было накоплено достаточно сведений для создания развернутых систем органического мира, построенных исключительно на молекулярных данных (Walters, Erdmann, 1988). То, что эти системы принципиально отличались от классических уже ни у кого не вызвало удивления. Значительно любопытнее было то, что по многим важным пунктам молекулярные системы совпали с ранее построенными цитологическими, что не только подтвердило таксономическую значимость многих цитологических критериев, но и позволило разработать первые генетико-цитологические системы, объединяющие данные цитологии и молекулярной биологии (Cavalier-Smith, 1993, 1998). Появление генетико-цитологических систем привело к радикальному пересмотру систематической структуры органического мира и стало началом процесса, названного *революцией в мегатаксономии* (Кусакин, 1995; Леонтьев, Акулов, 2002).

## Структура современной филемы

В общих чертах, современная генетико-цитологическая филема имеет следующий облик. Считается, что предками всех клеточных организмов является вымерший доминион Progenota, объединяющий древнейшие живые организмы. От Progenota произошли современные клеточные, разделяемые на три доминиона: Archaea = Archaeobacteria (археи или археобактерии), Procaryota (прокариоты) и Eucaryota (эукариоты или ядерные) (рис.24).

Рис. 24. Современная филема (Кусакин, Дроздов, 1998)



Три доминиона органического мира отличаются фундаментальными особенностями строения клетки, включая типологию и химический состав оргanelл (табл.10). Ниже мы остановимся лишь на рассмотрении структуры доминиона Eucaryota, т.к. именно к нему принадлежат организмы, изучаемые в микологии.

Основных групп эукариотов, имеющих в современной филеме ранг царства, насчитывается шесть (табл. 11, рис. 25). Это Hypochondria = Archeomonadobiontes (безмитохондриальные, гипохондрии или археомонады), Protozoa (протозои), Chromista = Stramenopiles = Chromobiontes (хромисты), Plantae = Chlorobiontes (зеленые растения, или хлоробионты), Fungi = Mycobiontes (настоящие грибы или микобионты) и Animalia = Zoobiontes (настоящие животные или зообионты). Кроме того, описано около десяти «**малых царств**», включающих незначительное число малоизвестных микроорганизмов (Леонтьев, Акулов, 2002).

Таблица 10. Доминионы клеточных организмов

ПРИЗНАК	Archaea	Procaryota	Eucaryota
Центральная геном-содержащая структура	нуклеоид	нуклеоид	ядро
Липидный компонент клеточных мембран	изопrenoиды, жирные к-ты	фосфолипиды, стеролы	фосфолипиды, стеролы
Рибосомы	70S	70S	70S или 80S <sup>9</sup>
Жгутики	геликальные, 1-фибриллярные	геликальные, 1-фибриллярные	кимальные (9+2)фибриллярные
Мембранные органеллы: дыхание	—	мезосомы	митохондрии
фотосинтез	—	тилакоиды	пластиды
N-фиксация	—	«ламеллы»	—
транспорт	—	—	ЭПС
Скелетный углевод клеточной стенки	псевдомуреин	муреин	целлюлоза, хитин

<sup>9</sup> Органеллы-симбионты эукариотов (пластиды и митохондрии) всегда содержат 70S-рибосомы. При этом цитоплазматические рибосомы ядерных организмов могут принадлежать либо к группе 70S (некоторые архаичные формы), либо к группе 80S (большинство эукариотов).



Таблица 11. Основные царства эукариотов (1 – цитоплазматические рибосомы, 2 – запасной полисахарид, 3 – структурный полисахарид, 4 – митохондрии, 5 – пластиды, 6 – основной тип жгутиковой клетки)

признаки царства	1	2	3	4	5	6	Представители
<b>Hypo- chondria</b>	70S	$\alpha$ -1,4-[1,6]- глюкан	–	отсутствуют	отсутствуют		дипломонады ( <i>Giardia</i> ), реторта-монады ( <i>Chilomastix</i> ), парабазалии ( <i>Trichomonas</i> ), гипермастигины ( <i>Teratonympha</i> )
<b>Protozoa</b>	80S	$\alpha$ -1,4-[1,6]- глюкан	хитин	с дисковидными или трубчатыми кристами	симбиотические хлоробионты, содержат хлорофиллы а и b		эвгленовые водоросли ( <i>Euglena</i> ), кинетопласты ( <i>Trypanosoma</i> ), лобозные амебы ( <i>Amoeba</i> ), форамениферы ( <i>Cibicides</i> ), акразиевые слизевики ( <i>Acrasis</i> ), диктиостелиевые слизевики ( <i>Dictyostelium</i> ), миксомицеты ( <i>Physarum</i> )
<b>Chromista</b>	80S	$\beta$ -1,3-[1,6]- глюкан (хризо- ламинарин)	целлю- лоза	с трубчатыми кристами	симбиотические гелиобактерии, содержат хлорофиллы а, с <sub>1</sub> , с <sub>2</sub>		водоросли-хромофиты (золотистые, желтозеленые, бурые, диатомовые и др.), опалиниды ( <i>Opalina</i> ), ложные грибы (оомицеты и гифохитриевые), лабиринтуловые слизевики ( <i>Labyrinthula</i> )

Таблица 11 (продолжение)

признаки царства	1	2	3	4	5	6	Представители
Chlorobiontes	80S	$\alpha$ -1,4-[1,6]- глюкан (крахмал)	целлю- лоза	с пластинчатыми кристами	симбиотические зеленые несерные бактерии, содержат хлорофиллы а и b		зеленые водоросли ( <i>Chlamydomonas</i> ), высшие растения (мхи, плауны, хвощи, папоротники, семенные)
Mycobiontes		$\alpha$ -1,4-[1,6]- глюкан (гликоген)	хитин		отсутствуют		хитридиомицеты ( <i>Chytridium</i> ), зигомицеты ( <i>Rhizopus</i> ), аскомицеты ( <i>Pezizia</i> ), базидиомицеты ( <i>Agaricus</i> )
Zoobiontes							воротничковые жгутиконосцы ( <i>Monosiga</i> ), многоклеточные животные (губки, кишечнорастворимые, черви, моллюски, членистоногие, иглокожие, хордовые и др.)

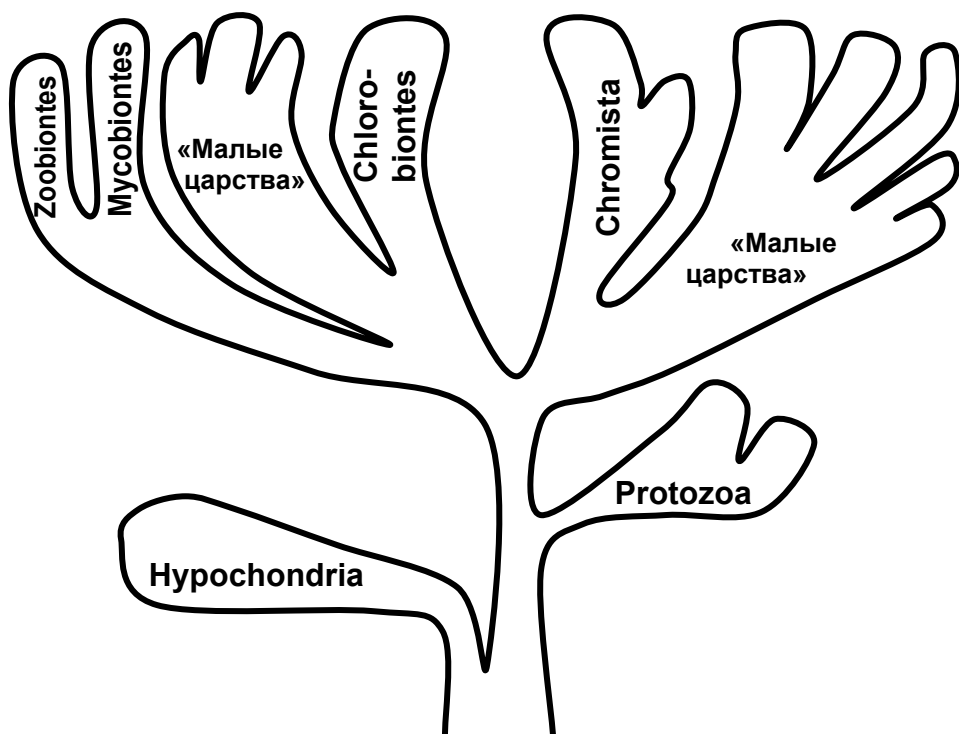


Рис. 25. Эволюционные связи между царствами эукариотов.

## Экоморфема

### История становления экоморфемы

Сомнение в том, что с помощью одной-единственной системы можно описать все разнообразие жизни, является столь же древним, как сама концепция этой системы. Его отголоски видны уже в дискуссии Платона и Аристотеля. С известными ограничениями, Платон, утверждавший приоритет идеальных форм, может считаться предтечей экоморфологического подхода, а Аристотель, сторонник материальных причин – предвестником филогенетического. Однако в явной форме идея построения двух различных систем проявилась лишь в XIX – первой половине XX вв. В этот период указанной темы касались К.Э.Бэр (в его терминах – «кровная» и «идеальная» системы), О.Абель («ряды предков» и «ряды ступеней»), В.Хенниг (филогенетическая и типологическая системы), Дж.Хаксли («clade» и «grade») и др. (Baer, 1886; Abel, 1911; Hennig, 1950; Huxley, 1958). Но все эти специалисты рассматри-

вали дуализм филемы и экоморфемы как антагонистическое противоречие, отдавая явное предпочтение одной из систем.

Первая попытка сознательного конструирования экоморфемы как *дополнения*, а не *соперника* филемы, была выдвинута в самом начале XIX в. известным немецким ботаником А. фон Гумбольдтом (Humboldt, 1806). Гумбольдт считал, что естественная система растений уже построена К.Линнеем. Однако его беспокоило, что в этой системе не находят отражения такие очевидные и ясно очерченные группы растений, как деревья, травы, лианы, суккуленты. Понимая сборность и экологическую обусловленность этих групп, позднее названных *жизненными формами* (Warming, 1884), Гумбольдт создал их классификацию как дополнение к современной ему системе растений.

Идеи Гумбольдта вызвали интерес многих специалистов. Во второй половине XIX – начале XX вв. было создано несколько частных классификаций жизненных форм. Наибольшую известность среди них получила ботаническая система К.Раункiera (Raunkiaer, 1907), разделившего растения на группы в зависимости от расположения органов переживания неблагоприятных условий. Эта система находит применение вплоть до настоящего времени.

В 1918 г. немецкий ботаник Г.Гамс (Gams, 1918) впервые разработал универсальную экоморфему, охватившую все известные в то время формы жизни. Для построения экоморфемы Г.Гамс использовал фрагменты частных классификаций жизненных форм, а также распространенные экологические термины. Система Г.Гамса имела следующий вид<sup>10</sup>:

#### **1. Тип Эфаптоменон (прикрепленные неукореняющиеся организмы)**

- 1.1. **Класс Нерейды** (водные)
- 1.2. **Класс Амфинерейды** (амфибийные)
- 1.3. **Класс Аутэфаптоменон** (воздушные автотрофы)
- 1.4. **Класс Гетерозфаптоменон** (воздушные гетеротрофы)
- 1.5. **Класс Иннаты** (погруженные в неживой субстрат)
- 1.6. **Класс Эндофитен** (автотрофы, погруженные в тела организмов)
- 1.7. **Класс Эндойкен** (гетеротрофы, погруженные в тела организмов)

---

<sup>10</sup> Эта и последующие классификации приведены не в полном объеме, а лишь на уровне основных таксонов.

## **2. Тип Ризуменон (укореняющиеся организмы)<sup>11</sup>**

- 2.1. **Класс Фанерофиты** (деревья: органы переживания высоко над землей)
- 2.2. **Класс Хамефиты** (кустарники: органы переживания невысоко над землей)
- 2.3. **Класс Гемикриптофиты** (многолетние травы: органы переживания на поверхности земли)
- 2.4. **Класс Гидрокриптофиты** (органы переживания под водой)
- 2.5. **Класс Амфикриптофиты** (органы переживания амфибийные)
- 2.6. **Класс Геофиты** (одно- и многолетние травы: органы переживания под землей)
- 2.7. **Класс Гетерогеофиты** (гетеротрофы с подземными органами переживания)
  - 2.7.1. **Подкласс Сапрогеофиты** (сапротрофные гетерогеофиты)
  - 2.7.1. **Подкласс Парагеофиты** (паразитические гетерогеофиты)

## **3. Тип Планоменон (подвижные организмы)**

- 3.1. **Класс Планктон** (пассивное движение в толще воды)
- 3.2. **Класс Плейстон** (пассивное движение на поверхности воды)
- 3.3. **Класс Криопланктон** (пассивное движение на поверхности снега и льда)
- 3.4. **Класс Эдафон** (пассивное движение в почве)
- 3.5. **Класс Тахейон** (активное движение)
  - 3.5.1. **Подкласс Нектон** (активное движение – плавание)
  - 3.5.2. **Подкласс Герпон** (активное движение – ползание)
  - 3.5.3. **Подкласс Трехон** (активное движение – бег и прыганье)
  - 3.5.4. **Подкласс Петоменон** (активное движение – полёт)

Нетрудно заметить, что система Г.Гамса носит *топологический* характер, т.е. отражает скорее разнообразие местообитаний, нежели разнообразие экоморф. В ней непоследовательно используются признаки, связанные с питанием организмов, игнорируется уровень организации, характер роста и форма вегетативного тела. Иерархическая структура системы крайне неоднородна. Но своей системой Г.Гамс убедил научную общественность в принципиальной возможности построения универсальной экоморфемы, став родоначальником нового направления мегатаксономии.

В 1930 г. последователь Г.Гамса, К.Фредерикс (Friederichs, 1930) опубликовал собственную классификацию экоморф. Она имела следующий вид:

## **1. Тип Ризуменон (прикрепленные организмы)**

### **1.1. Отдел Эуризуменон (укореняющиеся)**

---

<sup>11</sup> Основные классы этого типа Г.Гамс позаимствовал из системы К.Раункiera.

## **1.2. Отдел Эфаптоменон** (неукореняющиеся)

## **2. Тип Планоменон** (неприкрепленные организмы)

### **2.1. Отдел Диктион** (обитатели жидкой среды)

#### **2.1.1. Класс Гидробиос** (обитатели воды)

##### **2.1.1.1. Подкласс Гелобиос** (обитатели болот)

##### **2.1.1.2. Подкласс Бентос**

##### **2.1.1.3. Подкласс Планктон**

##### **2.1.1.4. Подкласс Нектон**

##### **2.1.1.5. Подкласс Плейстон**

##### **2.1.1.6. Подкласс Ангонектон** (обитатели временных скоплений воды)

##### **2.1.1.7. Подкласс Гигропетробиос** (обитатели смачиваемых водой камней)

##### **2.1.1.8. Подкласс Эдафонектон** (обитатели почвенной воды)

#### **2.1.2. Класс обитателей биогенных жидких сред**

### **2.2. Отдел Гилобиос** (обитатели твердой среды)

#### **2.1. Класс Эдафон** (обитатели почвы)

#### **2.2. Класс обитателей твердой органики** (мертвой или живой)

### **2.3. Отдел Атмобиос** (обитатели воздуха)

#### **2.3.1. Класс обитателей освещенной земной поверхности**

#### **2.3.2. Класс обитателей неосвещенной земной поверхности**

Система К.Фредерикса, в отличие от системы Г.Гамса, была иерархически упорядочена, однако еще в большей степени топологична. Кроме того, ее номенклатура была явно недоработана: многие таксоны не получили названий. В результате, эта экоморфема не пользовалась особой популярностью.

В 1983-1986 гг. Ю.Г.Алеев при участии В.Д.Бурдак разработал экоморфему, объединившую достижения работ Г.Гамса и К.Фредерикса, и наделенную множеством новых черт. Экоморфема Ю.Г.Алеева имеет следующую структуру:

## **1. ЦАРСТВО АНАВТОБИОН** (неклеточные)

### **1.1. Отдел Анаавтофанерон** (неклеточные формы в активном состоянии, например внутриклеточные стадии вирусов)

### **1.2. Отдел Анавтокриптон** (неклеточные формы в состоянии анабиоза, например вирионы вирусов)

## **2. ЦАРСТВО АВТОБИОН** (клеточные)

## 2.1. Отдел Автофанерон (активные организмы).

### 2.1.1. Тип Адсон (осмотротфы)

#### 2.1.1.1. Класс Планоадсон (неприкрепленные)

Когорта **Акинепланоадсон** (неподвижные)

Порядок Гигропланоадсон (обитатели толщи воды)

Порядок Плейстоадсон (обитатели поверхности воды)

Когорта **Кинепланоадсон** (подвижные)

Порядок Геликоадсон (использующие спиральное движение: жгутиковые бактерии, спирохеты и др.)

Порядок Кимоадсон (использующие волнообразное движение: жгутиковые водоросли и др.)

Порядок Триборксоадсон (использующие скольжение: диатомовые водоросли)

Порядок Псевдоподоадсон (использующие псевдоподиальное движение: амeboидные водоросли и др.)

...

#### 2.1.1.2. Класс Эфаптоадсон (прикрепленные)

Когорта **Гигроэфаптоадсон** (неукореняющиеся)

Когорта **Гигробазозфаптоадсон** (укореняющиеся, использующие элементы питания из двух различных сред, например воздуха и почвы)

Когорта **Базозфаптоадсон** (укореняющиеся, использующие элементы питания из среды укоренения)

### 2.1.2. Тип Фагон (фаготрофы)

#### 2.1.2.1. Класс Планофагон (неприкрепленные)

Когорта **Акинепланофагон** (неподвижные)

Порядок Гигропланофагон (обитатели толщи воды)

Порядок Плейстофагон (обитатели поверхности воды)

Когорта **Кинепланофагон** (подвижные)

Порядок Кимофагон (использующие волнообразное движение: рыбы, змеи и др.)

Порядок Копефагон (использующие колебательное движение в воде: инфузории, гребневники, веслоногие и др.)

Порядок Птерофагон (использующие колебательное движение в воздухе: птицы, крылатые насекомые и др.)

Порядок Псевдоподофагон (использующие псевдоподиальное движение: амeboидные простейшие и др.)

Порядок Гидравликофагон (использующие гидравлическое движение: олигохеты, иглокожие)

Порядок Эуподофагон (использующие шагающее движение: наземные членистоногие и позвоночные)

...

#### 2.1.2.2. Класс Эфаптофагон (прикрепленные)

Когорта **Гигрозофаптофагон** (неукореняющиеся)

Когорта **Гигробазозфаптофагон** (укореняющиеся, использующие элементы питания из двух различных сред)

Когорта **Базозфаптофагон** (укореняющиеся, использующие элементы питания из среды укоренения)

### 2.2. Отдел Автокриптон (организмы, пребывающие в состоянии анабиоза)

2.2.1. Тип **Гетерон** (имеющие защитные оболочки: споры, цисты, семена и т.п.)

2.2.2. Тип **Изон** (не имеющие оболочек: соредии лишайников, покоящиеся стадии коловраток, пиявок и т.п.)

Система Ю.Г.Алеева была построена на едином принципе иерархии и номенклатуры. Ключевую роль в ней играли морфолого-физиологические признаки, топология же использовалась лишь в тех случаях, когда она существенно влияла на формирование. Весьма широк и разнообразен спектр привлеченных в эту систему критериев. Поэтому именно система Ю.Г.Алеева стала первой классификацией, которая могла по праву именоваться экоморфемой органического мира.

Г.Гамс, К.Фредерикс и Ю.Г.Алеев стремились возвести экоморфему в ранг-системы органического мира, равной по своему значению филеме. Однако, несмотря на их усилия, наука о разнообразии жизненных форм до 1990-х гг. оставалась «младшей сестрой» систематики, и не претендовала на общебиологическое значение. Признанию экоморфемы как полноценной системы живого мира серьезно препятствовал тот факт, что в традиционной филеме XX века не соответствовала своему названию, т.е. не была истинной филемой. В ней смешивались экоморфологические критерии и филогенетические устремления, и в итоге получалась внутренне противоречивая смешенная конструкция. Сосуществуя с нею, системы жизненных форм не могли оперировать теми критериями, которые считались филогенетическими и лежали в ее основе – тип питания, одно/многоклеточность и т.п. А ведь это – важнейшие критерии экоморфемы, без которых она теряла основное содержание! Таким образом, системы жизненных форм длительное время строились на второстепенных параметрах, за ненадобностью не задействованных в псевдо-филеме.

В 1990-е гг. произошла таксономическая «революция», впервые позволившая четко разграничить филогенетические и экоморфологические критерии (см. раздел «Филема»). В результате, филема была очищена от экологических критериев и прочно стала на эволюционную основу. Однако эта очистка заметно обеднила ее. Развернутый теоретический аппарат, ранее обслуживавший систему, – принципы номенклатуры, изящные и продуманные классификационные подходы – оказался отвергнутым, ведь найти применение этим достижениям в новой филогенетической систематике было совер-



шенно невозможно. Кроме того, традиционные систематические науки (ботаника, зоология, микология) утрачивали единство и целостность, поскольку их объекты (растения, животные и грибы) объявлялись искусственными, сборными группами. Стремясь найти выход из этого досадного положения, американский миколог Дж.Барр (Barr, 1992) высказал идею о сохранении традиционных экоморфологических царств путем их превращения во внесистемные категории – союзы. Дж.Барр обосновал необходимость создания «союза Грибы», объединяющего все грибоподобные организмы вне зависимости от их происхождения. Микология при этом сохраняла за собой целостный объект исследования, а царство грибов обретало второе рождение. Стало ясно, что подобным образом царства растений и животных также могут быть превращены в «союзы» (Кусакин, 1995). Наметила альтернативная, «внесистемная» классификация живого мира, в которой нетрудно было увидеть контуры обновленной экоморфемы.

## **Структура современной экоморфемы**

Будучи центральной идеей систематики XIX-XX вв., филема в своем развитии далеко опередила экоморфему. Последняя, к сожалению, до сих пор не имеет общепринятой формы и разрабатывается лишь немногими энтузиастами, предлагающими самые различные решения. Однако базовые принципы современной экоморфемы уже провозглашены, и ее общий контур вполне может быть очерчен.

### **Критерии экоморфемы**

Критерии, на которых строится экоморфема живого мира, выводятся из самого понятия «жизнь». Обычно жизнь определяется как самоподдержание, самовоспроизведение и саморазвитие специфической структуры (Медников, 1982; Реймерс, 1991). Итак, жизнь есть а) самоподдержание, б) самовоспроизведение, в) саморазвитие. Перед нами три важнейших свойства и, соответственно, три основных экоморфологических критерия.

**Критерий самовоспроизведения** является неперменным свойством жизни. Воспроизведение живых организмов, как известно, осуществляется по формуле «основной догмы молекулярной биологии» – ДНК→РНК→Белок. Организмы, в полном объеме обладающие этой системой воспроизведения, известны как клеточные (Cellulata), а те из них, которые хотя бы один из элементов этой системы заимствуют у другого организма, – как неклеточные (Acellulata); оба таксона обычно наделяются рангом «империи» (Воронцов, 1965). Здесь уместно отметить, что как минимум одна из двух империй, а именно Acellulata, не является монофилетическим таксоном, и, соответственно, подразделение организмов на империи может иметь только экоморфологический статус.

В рамках этого подхода возможно дальнейшее разделение неклеточных форм жизни. Теоретически вероятно существование шести групп таких организмов: 1) содержащие только ДНК, 2) содержащие только РНК, 3) содержащие только белок, 4) содержащие ДНК и РНК, 5) содержащие ДНК и белок, и 6) содержащие РНК и белок. Первая группа известна как вириды, третья – как прионы, пятая – ДНК-вирусы, шестая – РНК-вирусы. Вторая и четвертая группы неизвестны или, по крайней мере, не рассматриваются как самостоятельные формы жизни. Клеточные формы с точки зрения первого критерия являются единым, неделимым таксоном.

**Критерий самоподдержания**, напротив, применим только к клеточным организмам, поскольку неклеточные к самоподдержанию не способны. Поддержание процессов жизнедеятельности в первую очередь подразумевает наличие трофической активности, и, соответственно, классифицирование клеточных форм по этому критерию целесообразно провести на основании типологии питания. По источнику органического вещества, живые существа подразделяются на автотрофные и гетеротрофные, в соответствии же со способом поглощения пищи – на осмотротрофные и фаготрофные. Эти классификации легко объединить, образовав четыре группы – осмоавтотрофов, осмогетеротрофов, фагогетеротрофов и фагоавтотрофов. Четвертая группа внутренне противоречива (авто- и фаготрофия взаимоисключают друг друга). Остается три группы клеточных организмов, в которых легко узнаются растения (осмоавтотрофы), грибы (осмогетеротрофы) и животные (фагогетеротрофы).

Перед нами – логическое обоснование существования трех царств живой природы, созданное еще Р.Уайттейкером. Однако последний эту классификацию поместил не по адресу: в филему, а не в экоморфему. И ясная, лаконичная триада тут же начала давать сбои. Если животные – монофилетический таксон, то должны ли рассматриваться в его рамках вторично гетеротрофные растения – бесцветные эвглени, хризамёбы? Если нет – получается, что не все растения автотрофны? А тогда, что такое растение? Каково положение миксотрофных форм – эвглени, омелы, венеиной мухоловки? Это самостоятельные, промежуточные филумы, т.е. отдельные царства? Или «отклонения» от типичных растений, т.е. опять-таки, растения, не соответствующие своему определению?

Такие проблемы полностью дискредитировали классическую псевдофилему и привели к отказу от троичного деления живой природы. Между тем применение этого деления в экоморфеме оказывается весьма продуктивным и совершенно свободным от традиционного груза условностей. Если растения, животные и грибы – это не филумы, не эволюционные ветви, а *способы* самоподдержания живых систем, то нет ничего удивительного в неоднократном возникновении таких способов и существовании переходных состояний.

Возьмем, к примеру, паразитическое растение – повилику европейскую (*Cuscuta europaea* L.). Согласно уайттейкеровским определениям царств, она должна быть помещена в царство грибов, так как является осмотротфным гетеротрофом. Однако в рамках классической псевдо-филемы это кажется абсурдным – слишком уж очевидно родство повилики с высшими растениями. В истинно филогенетической системе повилика тем более должна быть помещена рядом с родственными формами, без учёта способа питания. В системе же экоморфологической, не претендующей на описание филогенеза, всякий организм, определяемый как осмогетеротроф, должен рассматриваться как гриб вне зависимости от происхождения. Следует отметить, что элементы этих представлений, как раз на примере грибов, впервые были высказаны еще в 1930-е годы (Clements, Shear, 1931), но не нашли в тот период широкой поддержки.

Впрочем, есть ли смысл в таком шокирующем реформировании традиционных взглядов? Смысл есть: он состоит в соблюдении требования минимальной научной строгости, совершенно не выполнявшегося традиционной систематикой. Так, если мы, вслед за классиками, даем строгое определение жизненной формы «растение», то это определение мы должны столь же строго выполнять, и рассматривать в качестве растений *всех* осмоавтотрофов и *только* их. И если это представляется условностью, лишенной прагматического смысла, то сколь же более условно и непрактично традиционное понятие растения, неясное и внутренне противоречивое, включающее повилику на основании родства, бурую водоросль на основании сходства, а бесцветную эвглену – вообще неведомо почему.

Аналогично размещению форм, вторично изменивших тип питания, применение трофического критерия в экоморфеме позволяет ясно определить систематическое положение миксотрофов. Существование трех типов питания обуславливает наличие трех переходов между ними: авто-гетеротрофная осмотротфия (переход между растениями и грибами, например омела белая, *Viscum album*), осмо-фаготрофная гетеротрофия (переход между грибами и животными, например слизевик физарум многоголовый (*Physarum polycephalum*) и авто-гетеротрофия (переход между животными и растениями, например эвглена стройная, *Euglena gracilis*). Эти переходы не могли рассматриваться как отдельные таксоны филемы, ведь очевидна их сборность. Однако они могут и должны рассматриваться как самостоятельные таксоны экоморфемы, поскольку образуют очерченные и своеобразные жизненные формы.

**Критерий саморазвития** целесообразно связать с таким фундаментальным таксономическим параметром, как *уровень организации*. Этот градуальный критерий широко применяется для разделения клеточных организмов на Прокариотов и Эукариотов в соответствии с внутренней организацией клетки. Однако такое членение не может быть использовано в построении эко-

морфемы, так как всецело относится к сфере компетенции филемы: убедительно показано, что про- и эукариоты, наряду с археобактериями, являются монофилетическими группами, к тому же весьма разнообразными экоморфологически и не образующими с этой позиции единых очерченных таксонов.

Другой же, не менее важный аспект уровня организации – *строение вегетативного тела* – напротив, имеет ярко выраженную экоморфологическую окраску, хотя и длительное время использовался в классической систематике. Разнообразие форм вегетативного тела сводится к пяти основным типам: 1) одноклеточный, 2) ценобиальный (замкнутая колония), 3) колониальный, 4) сифональный (мицелиальный) и 5) многоклеточный. В свою очередь, сифональные и многоклеточные формы подразделяются на а) недифференцированные и б) дифференцированные на органы и ткани (у сифональных – ложные ткани-плектенхимы).

В различных разделах традиционной системы эта классификация использовалась по-разному. Животные обычно делились на подцарства Одноклеточные и Многоклеточные без учета дифференциации на органы и ткани (Догель, 1975). Растения же, напротив, разделялись на подцарства Низшие и Высшие по признаку дифференциации: низшими считались и многоклеточные растения, если они не имели настоящих органов. Грибы в ряде традиционных систем также классифицировались с градуальных позиций, однако несколько по-другому. С учетом отсутствия у большинства из них истинной многоклеточности, грибы разделялись на группы по степени развития и септированности мицелия. Наконец, в систематике бактерий градуальный критерий уже длительное время вообще не используется.

Разумеется, подобное положение не соответствует целям построения единой экоморфемы живого мира, ведь применение каждого критерия в ней должно быть строго унифицировано. При этом, в сущности, безразлично, как именно мы разделяем организмы на группы по данному параметру. Важно лишь, чтобы такому разделению подчинялись все рассматриваемые таксоны. Представляется целесообразным выделить, например, такие уровни: 1) физиологически-одноклеточный (т.е. одноклеточные, ценобиальные и колониальные), 2) недифференцированно-многоклеточный (включая и ложно-многоклеточные, сифональные формы) и 3) дифференцированно-многоклеточный (опять же включая сифональные организмы, но на это раз – имеющие ткани-плектенхимы и слагаемые ими органы).

Итак, в современной экоморфеме могут быть использованы три альтернативных классификационных ряда:

### **I. Репродуктивный ряд:**

Клеточные – Неклеточные: прионы, вириды, РНК-вирусы, ДНК-вирусы

### **II. Трофический ряд:**

Животные – Растения – Грибы (+ промежуточные формы)

### III. Градуальный ряд:

Физиологическая одноклеточность → Недифференцированность многоклеточность → Дифференцированность многоклеточность.

### Номенклатура экоморфемы

Основополагающей номенклатурной концепцией экоморфологической систематики является принцип «две таксономии – две номенклатуры», введенный О.Г.Кусакиным (1995). Это принцип подразумевает, что существование двух независимых систем органического мира, филемы и экоморфемы, требует разработки для каждой из них своей совокупности номенклатурных подходов. Согласно О.Г.Кусакину, отличие между этими подходами должно залегать в сфере 1) таксономических категорий, 2) образования названий и 3) стандартных окончаний.

**Таксономические категории.** Во избежание недоразумений, целесообразно, чтобы филема и экоморфема оперировали альтернативными комплексами таксономических категорий. Поскольку традиционные категории (царство, тип, класс, отряд...) нашли повсеместное применение в филогенетической системе, для экоморфемы должны быть разработаны новые, отдельные категории. Такие категории уже неоднократно предлагались, а некоторые из них даже стали общепринятыми, как, например, «империя» (Воронцов, 1965) и «союз», (Bagg, 1992; соответствует «царству» филемы). Следует также упомянуть Отделение = Divisio (Кусакин, 1995; соответствует «отделу» или «типу» филемы), Сословие = Collegium (Кусакин, 1995; соответствует «классу» филемы) и Когорту = Cogorta (Алеев, 1986; соответствует «отряду» или «порядку» филемы).

**Образование названий.** Названия надродовых таксонов могут быть разделены на две группы: описательные и типифицированные. Описательное название соответствует важнейшему диагностическому признаку таксона (такими являются названия Жгутиконосцы, Крестоцветные, Членистоногие). Типифицированные же названия основаны на наименовании типового представителя группы, т.е. младшего таксона, на основании которого создан старший таксон (например, названия Сыроежковые, Капустные, Кошачьи). Согласно О.Г.Кусакину, названия первого типа не должны применяться в филогенетической систематике, так как таксоны филемы могут быть негомогенны относительно даже самых важных диагностических признаков – так появляются «хвойные» без хвои (подокарпы), «позвоночные» без позвонков (круглоротые), «брюхоногие» без брюшной ноги (птероподы) и т.п. Во избежание подобных недоразумений, в филеме целесообразно использовать типифицированные названия. Что же касается экоморфемы, то в ней наоборот, предпочтительным является применение описательных названий, так как сами экоморфологические таксоны построены на основании сходства по описываемым названиями признакам. Такие популярные, но исклю-

ченные из филемы наименования, как «растения», «монады», «простейшие», могут найти достойное применение в экоморфеме.

**Стандартные окончания.** В ботанической и, в меньшей степени, в зоологической номенклатуре создана система стандартных окончаний названия, которые указывают на ранг таксона и его принадлежность к традиционным царствам. Однако, согласно концепции О.Г.Кусакина, в филогенетической таксономии использование таких окончаний недопустимо, так как они указывают на «животную» или «растительную» природу объекта (т.е. на параметры сходства, а не родства). Для филогенетической системы были разработаны нейтральные окончания, не несущие описательной окраски и указывающие только на ранг таксона, но не на его систематическое положение (см. раздел «Номенклатура»).

В то же время описательные окончания оказываются очень полезными в экоморфологической системе: здесь они в полной мере могут проявить свою информативность.

Итак, номенклатура филемы должна быть построена на традиционных категориях, типовых названиях и нейтральных окончаниях, а номенклатура экоморфемы – на новых категориях, описательных названиях и описательных окончаниях.

## Графическое оформление экоморфемы

Вопрос об оформлении систем органического мира отнюдь не является второстепенным. Графическое изображение системы (*графема*) могло бы быть важнейшим инструментом систематики, будь оно в состоянии наглядно демонстрировать весь спектр признаков и взаимосвязей между таксонами. Если бы из положения таксона в графеме следовала его развернутая характеристика, таксономия приобрела бы новый эффективный способ анализа и обучения, подобный системе Д.И.Менделеева.

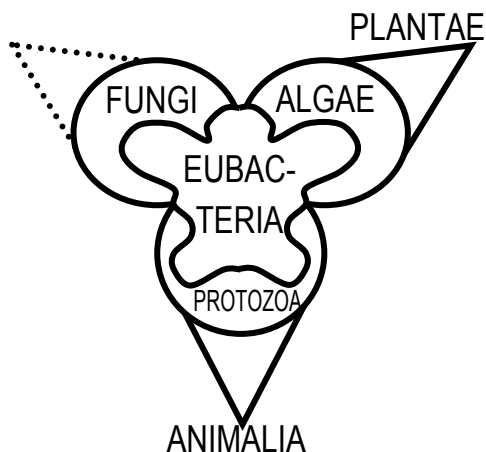
К сожалению, в биологической систематике вплоть до настоящего времени эта идея не была реализована. Более того, научная общественность вообще редко проявляла интерес к проблеме графического оформления системы. Не удивительно поэтому, что разнообразие графем, до сих пор применявшихся в таксономии, было весьма ограничено.

**Ступенчатый список и блок-схема.** Со времен Дж.Рея таксономисты изображают систему в виде ступенчатого списка, в котором ранг таксона и его положение определяются, по сути, лишь шириной абзацного отступа. Более структурированным вариантом такого списка является блок-схема, в которой членение таксона на подгруппы изображается расходящимися стрелками. Несмотря на практическое удобство подобных списков и схем, они информируют ученого лишь о структуре системы. Никаких данных об организме как таковом ступенчатый список сам по себе не несет.

**Филогенетическое древо.** С утверждением в биологии эволюционизма, появилась идея изображать ход эволюции в виде «родословного» или филогенетического древа. Это решение, впервые предложенное Й.Рюлингом в 1763г., в XX в. приобрело широкое распространение и стало повсеместно использоваться систематиками-эволюционистами. Филогенетическое древо не только избавлено от искусственной последовательности ступенчатых списков, но и превосходит их по информативности. Детально изображая эволюционные связи между организмами, древо наполняет систематическое положение таксона филогенетическим содержанием, и является, таким образом, идеальным графическим представлением филемы. Однако, к экomorphicе это решение неприменимо, т.к. категория родства для нее неактуальна, а о сходе между организмами филогенетическое древо, увы, не информирует.

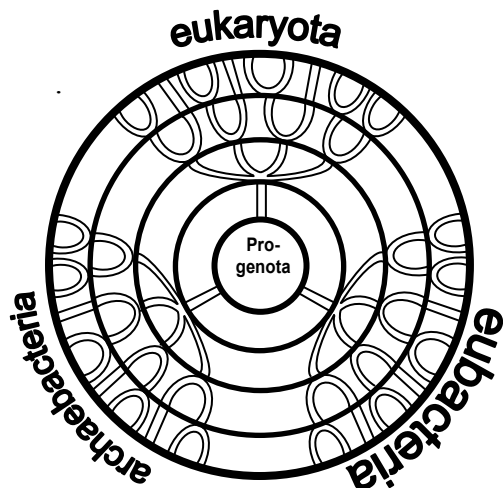
**Лопастные и круговые схемы.** Оригинальным графическим решением, основанным на ряде философских моделей XIX в., стала лопастная схема, предложенная Г.А.Заварзиным. Этот исследователь одним из первых осознал, что устремленность вверх, присущая всем дендрограммам, является не более чем условностью, пережитком градуалистического подхода ранних эволюционистов. На самом деле, эволюционное развитие должно быть представлено скорее как радиальное расхождение филумов во все стороны относительно общего предка. В соответствии с этим, Г.А.Заварзин изобразил систему органического мира в виде «бабочки» или «цветка» (рис. 26), лепестки которого символизировали основные направления эволюции (Заварзин, 1973).

*Рис.26. Система Г.А.Заварзина*



Развитием этой идеи, хотя и на совершенно иной основе, стало «кольцо Кандлера», опубликованное в 1985г. Строя молекулярно-генетическую филему, бактериолог О.Кандлер направил ее ветви радиально, замкнув дендрограмму в кольцо (рис. 27). Ветви-филумы в «кольце» древовидно ветвились, демонстрируя дивергенцию. При этом удаленность точек дивергенции от предкового центра обозначала степень генотипического сходства между дивергирующими линиями (Kandler, 1985).

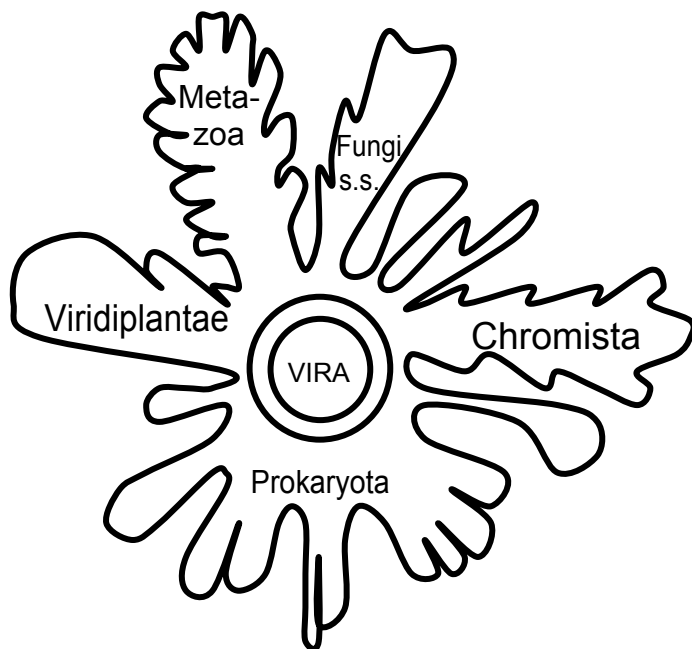
*Рис.27. «Кольцо Кандлера»*



Вслед за О.Кандлером, идею филогенетического круга использовали О.Г.Кусакин и А.Л.Дроздов (1994). В первом томе своей монографии «Филема органического мира» они оформили систему живых организмов в виде круга-звезды, но отказались от числового указания степени родства и поместили в центр не общего предка, а отделенную двойной границей империю Неклеточных (рис. 28).

Эти свежие графические решения вызвали интерес таксономистов, но не получили широкого распространения. Дело в том, что и «бабочка» Заварзина, и «кольцо» Кандлера, и «звезда» Кусакина-Дроздова, по сути, так и остались филогенетическими деревьями, кладограммами, только свернутыми в кольцо. А кладограмма, как её ни изображай, описывает все тот же непредсказуемый ход филогенеза, и ожидать от неё графической информативности совершенно не приходится.





Однако, идея круговой схемы оказывается весьма эффективной, если использовать ее для построения экоморфемы. Впервые это было сделано Д.В.Леонтьевым при участии А.Ю.Акулова в 2003 г. Все разнообразие жизненных форм в системе этих авторов представлено в виде круга (рис.29). Он символизирует спектр возможных направлений развития, расходящихся по радиусам из условного предкового центра. Эти радиальные направления разделены на шесть групп – секторов круга, среди которых можно выделить три основных царства: Растения (Vegetalia), Животные (Animalia) и Грибы (Mycetalia). Между основными царствами расположены промежуточные, миксотрофные: Растения-Животные (Euglenalia), Растения-Грибы (Viscacia) Животные-Грибы (Physaralia). По мере удаления от условного общего предка, представители каждого из радиальных направлений последовательно проходят три стадии развития, обозначенные концентрическими кольцами, – физиологически-одноклеточный (Protobionta), недифференцированно-многоклеточный (Mesobionta) и дифференцированно-многоклеточный (Metabionta). На пересечении радиальных направлений и концентрических уровней образуются отдельные ячейки, каждая из которых соответствует наименьшему (при данном уровне детализации) подразделению жизненных форм. Графема открыта как для развития вовне (путем достраивания новых уровней организации), так и для разнонаправленных внутренних переходов.

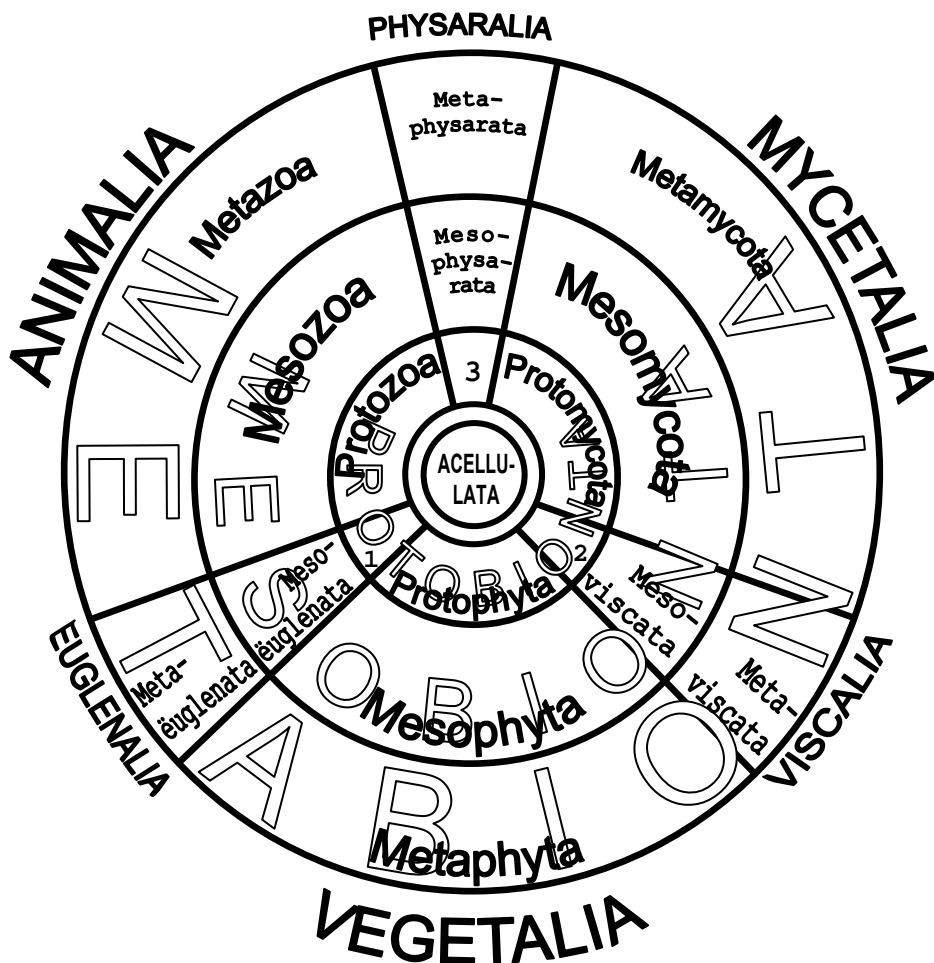


Рис. 29. Экоморфема Д.В.Леонтьева (1 – *Protoëuglenata*, 2 – *Protoviscata*, 3 – *Protophysarata*)

## ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю.Г.*, 1986. Экоморфология. Киев: Наук. думка. 424с.
- Беклемишев В.Н.*, 1994. Методология систематики. М.: KMK Scientific Press. 250 с.
- Вага А.А.*, 1952. Филема органического мира // Ботан. журн. Т.37. №5. С.639-658.
- Воронцов Н.Н.*, 1965. Происхождение жизни и многообразие ее форм. Новосибирск: Изд. НГПИ. 55с.
- Воронцов Н.Н.*, 1987. Системы органического мира и положение животных в них // Зоол. журн. Т.LXVI. Вып.11-12. С.1668-1684, 1765-1774.
- Догель В.А.*, 1975. Зоология беспозвоночных. М.: Высш. шк. 560 с.
- Заварзин Г.А.*, 1973. Систематика бактерий: пространство логических возможностей // Изв. АН СССР. Сер. биол. №5. С.706-716.
- Зенкевич Л.А.*, 1968. Системы животного мира // Жизнь животных: в 6-ти томах. М.: Просвещение. Т.1. С.8-15.
- Жуковский П.М.*, 1982. Ботаника. М.: Колос. 623с.
- Козо-Полянский Б.М.*, 1922. Введение в филогенетическую систематику высших растений // Природа и культура. Воронеж, Изд-во Воронежского ун-та. 167 с.
- Кусакин О.Г.*, 1995. Кризис в мегатаксономии и пути его преодоления // Биология моря. Т.51. №1-2. С.236-262.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л.*, 1994. Филема органического мира. Ч.1. Проглезомены к построению филемы. СПб.: Наука. 282с.
- Леонтьев Д.В., Акулов А.Ю.*, 2002. Революция в мегатаксономии: предпосылки и результаты // Журн. общ. биологии Т.63. №2. С.158-176.
- Леонтьев Д.В., Акулов А.Ю.*, 2003. Экоморфема органического мира: опыт построения // Журн. общ. биологии (в печати)
- Любимцев А.А.*, 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 279 с.
- Майр Э.*, 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454с.
- Мейен С.В.*, 1974. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биологии. Т.35. №3. С.353-364.
- Медников Б.М.*, 1982. Аксиомы биологии. М.: Знание. 136с.
- Реймерс Н.Ф.*, 1991. Популярный биологический словарь. М.: Наука. 544с.
- Сокэл Р.Р.*, 1967. Современные представления о теории систематики // Журн. общ. биологии. Т.28. №6. С.658-673.
- Старобогатов Я.И.*, 1986. К вопросу о числе царств эукариотных организмов // Систематика простейших и их филогенетические связи с низшими эукариотами. Л.: Наука. С.4-25.
- Шафранова, Л.М.*, 1990. Растение как жизненная форма // Журн. общ. биол. Т.51, №1. С.72-88.

- Abel O.*, 1911. Die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere für die Abstammungslehre. In: Die Abstammungslehre. Jena: Fischer. S.198-250.
- Anfinsen, C.B.*, 1959. The molecular Basis of Evolution. N.Y. 165p.
- Baer K.E.*, 1886. Über Darwin's Lehre. 2. Aufl. Braunschweig. 480 S.
- Barr D.J.S.*, 1992. Evolution and kingdoms of organisms from the perspective of mycologist // *Mycologia*. V.84. №1. P.1-11.
- Brefeld O.*, 1872-1889. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mycologie. Leipzig: Münster. Bd. I-VIII.
- Cantino P. D.* 1998. Binomials, hyphenated uninomials, and phylogenetic nomenclature. *Taxon*. N47. P.425-429.
- Cavalier-Smith T.*, 1989. The kingdom Chromista. In: The chromophyte algae: problems and perspectives / Eds. I.C.Green, B.S.Leadbenter, W.S.Diver. Oxford: Univ. Press. P.379-405.
- Cavalier-Smith T.*, 1989. Archaeobacteria and Archezoa // *Nature*. V.339, N6220. P.100-101.
- Cavalier-Smith T.*, 1993. Kingdom Protozoa and its 18 phyla // *Microboil. Rev.* V.57. P.953-994.
- Cavalier-Smith T.*, 1998. A revised sixkingdom system of life // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* V.73, N3. P.203-266.
- Clements G., Shear J.*, 1931. Genera of Fungi. N.Y.: Acad. Press. P.115.
- Copeland, H.P.* 1938. The kingdoms of organisms // *Quart. rev. biol.* V.13. P.383-420.
- De Queiroz K., Gauthier J.* 1994. Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. *Trends Ecol. Evol.* N9. P.27-31.
- Friederichs K.*, 1930. Die Grundfragen Gessetzmasseigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. Berlin: Parey. Bd.1. 417 S. – Bd.2. 463 S.
- Fries, E.M.*, 1821. Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species, huc usque cognitae, quas ad normam methodi naturalis determinavit, disposuit atque descripsit. Griphiswaldae: E. Mauritii. V.1. 520p.
- Gams H.*, 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung // *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich*. N.63. S.293-493.
- Greuter W., McNeill J., Barrie F.R. et al.*, 2000. International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code) adopted by the Sixteenth International Botanical Congress in St.Louis, Missouri, July-August 1999 // *Regnum Vegetabile*. Königstein: Koeltz Scientific Books. V.138. N.XVIII. 474p.
- Haeckel E.*, 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Bd.2. Berlin: Reimer. 462S.
- Hennig W.*, 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin: Dtsch. Zentralverl. 370 S.
- Humboldt A.*, 1806. Ideen zur einer Physionomik der Gewachse. Tübingen: Cotta. 28 S.

- Kandler O.*, 1985. Evolution of the systematics of Bacteria // Evolution of Pro-caryotes. London: Acad. Press. P.335-361.
- McNeill J.* 1996. General introduction to the draft BioCode // D.L. Hawksworth, W. Greuter, J. McNeill et al. (eds.). Draft *BioCode*: The prospective international rules for the scientific names of organisms. Paris: International Union of Biological Sciences. P.718.
- Margulis L., Corliss J.O., Melkonian M. et al.*, 1990. Handbook of Protoctista: Boston: Jones & Barnett Pub., 565p.
- Mycota*, 2001. / Eds. Esser K., Lemke P.A.. 2001. V.VII: Systematics and Evolution. Part A. Heidelberg: Springer. 367 p.
- Persoon Ch.H.*, 1801. Synopsis methodica fungorum. Gottingae. 355p.
- Simpson G.G.*, 1959. Mesozoic mammals and the phylogenetic origin of mammals // Evolution. V.13. P.5-41.
- Simpson G.G.*, 1961. Principles of animal taxonomy. N.Y.: Columbia Univ. Press. XII. 247 p.
- Warming E.*, 1884. Ueber perenne Gewachse // Gelehrte Gesellschaften. S.184-188.
- Whittaker R.H.*, 1959. On the broad classification of organisms // Quart. rev. biol. N34. P.210-226.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>ПРЕДИСЛОВИЕ</b> .....	3
<b>ВВЕДЕНИЕ</b> .....	5
<b>РАЗДЕЛ 1. ТАКСОНОМИЯ</b> .....	6
§1. ТЕОРИИ ТАКСОНОМИИ .....	6
§2. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ИЕРАРХИЯ .....	8
Классификация и таксон .....	8
Таксономические категории .....	11
§3. МЕТОДОЛОГИЯ ТАКСОНОМИИ .....	16
Фенотип и генотип .....	16
Методы анализа таксономических данных .....	18
<i>Типологический метод</i> .....	18
<i>Эволюционно-систематический метод</i> .....	20
<i>Фенетический метод</i> .....	22
<i>Кладистический метод</i> .....	26
<i>Непарсимоническая филогенетика</i> .....	45
Сравнение таксономических методов .....	51
<b>РАЗДЕЛ 2. НОМЕНКЛАТУРА</b> .....	56
§1. НОМЕНКЛАТУРНЫЕ КОДЕКСЫ .....	56
§2. ПРИНЦИПЫ НОМЕНКЛАТУРЫ .....	57
§3. НОМЕНКЛАТУРНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА .....	66
§4. ГЕРБАРИЗАЦИЯ И ЭТИКЕТИРОВАНИЕ.....	71
§5. ИДЕНТИФИКАЦИЯ .....	72
<b>РАЗДЕЛ 3. СИСТЕМА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА</b> .....	75
§1. ТИПЫ СИСТЕМ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА .....	75
§2. ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ СИСТЕМ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА .....	76
Классические (додарвиновские) системы .....	76
Филема .....	79
Экоморфема .....	88
<b>ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА</b> .....	104

*Навчальне видання*

**Глущенко Василь Іванович,  
Акулов Олександр Юрійович,  
Леонтьєв Дмитро Вікторович,  
Утєвський Сергій Юрійович**

**ОСНОВИ ТЕОРЕТИЧНОЇ СИСТЕМАТИКИ**  
Навчальний посібник

Набор и верстка *Леонтьев Д.В.*  
Корректор *Сивоконь Е.В.*  
Художник обложки *Леонтьев Д.В.*  
Оформление и рисунки *Леонтьев Д.В.*

Подписано в печать 13.09.2004 г.

Формат 60х84/16.  
Бумага офсетная. Печать ризография.  
Усл. печ. лист. 6,51. Тираж 500 экз.

---

61077 м.Харків, пл.Свободи, 4.  
Харківський національний університет імені В.Н.Каразіна  
Видавничий центр.

---

Типографія ПП «Стиль Издат»