

М. М. Ковблюк

ОСНОВИ ЗООЛОГІЧНОЇ НОМЕНКЛАТУРИ ТА СИСТЕМАТИКИ



М. М. Ковблюк

ОСНОВИ ЗООЛОГІЧНОЇ НОМЕНКЛАТУРИ ТА СИСТЕМАТИКИ

*Рекомендовано Міністерством освіти і науки України
як навчальний посібник для студентів біологічних
спеціальностей вищих навчальних закладів*

Сімферополь
ДІАЙПІ
2008

УДК 59 + 57.06
ББК 28.69
К 56

Рецензенти:

Балан П.Г., кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології Київського національного університету ім. Т.Г. Шевченка.

Єфетов К.О., доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри біологічної хімії Кримського державного медичного університету ім. Георгієвського.

Кілощицький П.Я., доктор біологічних наук, професор кафедри зоології Київського національного університету ім. Т.Г. Шевченка.

Славгородська-Курнієва Л.Є., доктор сільсько-господарських наук, професор, завідувач кафедри захисту рослин Південної філії "Кримський агротехнологічний університет" Національного аграрного університету України.

*Рекомендовано Міністерством освіти і науки України
як навчальний посібник для студентів біологічних спеціальностей
вищих навчальних закладів (лист № 14/18.1.-271 від 29.01.2008)*

Ковблюк М.М.

К 56 Основи зоологічної номенклатури та систематики: Навчальний посібник для студентів біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів.– Сімферополь: ДІАЙПІ, 2008.– 148 с.

Навчальний посібник є керівництвом, спрямованим на те, щоб, користуючись ним, будь який біолог зміг розпочати власні дослідження в галузі зоологічної систематики чи фауністики. Курс складається з 3 частин: 1) зоологічна номенклатура – правила утворення і вживання наукових назв тварин; 2) таксономія – методи та принципи класифікації тварин; 3) практичні прийоми в роботі систематика.

Посібник розраховано на студентів, але він може бути корисним також для аспірантів та наукових співробітників.

Всі права захищені. Відтворення всієї книги або її частини у будь який спосіб заборонено без письмового дозволу автора.

Передмова.

Вітчизняна література з загальних і методичних питань номенклатури та систематики практично відсутня. При цьому більшість доступних у нас джерел містить лише загальні міркування або скупчення математичних формул для розрахунку невідомо чого. Виняток складають лише роботи Е. Майра та окремі праці О.О. Любішева. Не дивно, що в галузі зоологічної систематики відчувається нестача фахівців. Початківці (багато студентів на перших курсах захоплюються колекціонуванням комах, скам'янілостей, полюванням і т.п.) просто губляться і незабаром кидають своє захоплення. Це притому, що для роботи систематика зазвичай не потрібне коштовне обладнання, і великий внесок часто роблять "високопрофесійні аматори".

Курс "Основи зоологічної номенклатури і систематики" спрямований на те, щоб хоч у малому ступені заповнити зазначену прогалину й, можливо, сприяти поповненню рядів систематиків і фауністів.

Курс розбитий на 3 частини: 1) зоологічна номенклатура – правила утворення і вживання наукових назв тварин; 2) таксономія – методи та принципи класифікації тварин; 3) практичні прийоми в роботі систематика. Після вивчення кожної з них передбачене семінарське заняття.

Подяки.

Я щиро вдячний колегам, спілкування з якими дозволило розібратися (хоча б для себе) у багатьох методичних проблемах зоологічної систематики та, у підсумку, призвело до написання цього курсу: В.В. Мельникову (Інститут біології південних морів НАНУ, Севастополь) та В.Г. Степанову (Камчатська філія Тихоокеанського інституту географії ДСВ РАН, Петропавловськ-Камчатський) за вказівку на роботи О.О. Любішева; В.М. Попову за інструкції, як просити літературу в авторів; Є.М. Жуковцю (Мінськ) за перше знайомство із зоологічною номенклатурою і систематикою; О.О. Хаустову (Державний Нікітський ботанічний сад, Ялта) за перше знайомство із кладистикою В. Хенніга; К.Г. Михайлову (Зоологічний музей Московського державного університету, Москва) за перше знайомство із сучасною типологією; Ю.М. Марусику (Інститут біологічних проблем півночі, Магадан) та Д.В. Логунову (Зоологічний музей університету в Манчестері, Великобританія) за обговорення питань номенклатури та фіксації номенклатурних типів; А.І. Мірошніченко, В.В. Трещеву (обоє – Таврійський національний університет), В.Є. Гур'яновій (Інститут зоології НАНУ, Київ) та Ю.М. Марусику за навчання техніці виконання малюнків; М.М. Товпінцю (Республіканська СЕС, Сімферополь), В.А. Гнелиці (Сумський державний педагогічний університет, Суми) та Ю.М. Марусику за обговорення проблем виділення та розмежування видів і родів. Особливо автор вдячний М.В. Юрахно (Таврійський національний університет, Сімферополь) та П.Я. Кілючицькому (Київський національний університет ім. Т.Г. Шевченка) за нелегку працю критичного прочитання та редагування рукопису. Автор дуже вдячний Ю.М. Марусику, хто уважно прочитав рукопис та зробив багато порад, зауважень та доповнень, які допомогли суттєво покращити роботу. Автор вдячний К.О. Єфетову (Кримський державний медичний університет, Сімферополь) та С.Ю. Утевському (Харківський національний університет, Харків) за ряд критичних зауважень. Також автор вдячний С.В. Чорному (Таврійський національний університет, Сімферополь) за виконання схематичних малюнків.

ВСТУП

"Диявол, з яким бореться вчений – це диявол безладдя"

Н. Вінер

До середини ХХ сторіччя описано близько 2 мільйонів видів тварин. Ще в 1940 році кількість існуючих на Землі видів комах (відомих і ще не відомих) оцінювалося в 1.5-2 мільйони, а зараз – приблизно в 10 мільйонів. Кількість видів тварин, що відкривають щорічно, зросла до 10000. Нових назв родів та підродів в 1890 році було створено близько 1000, а в 1990 році – вже близько 4000. Допомогає розібратися в цій розмаїтості тварин наука систематика, а безліч їхніх назв впорядковується правилами номенклатури.

Систематика (від греч. *systematicos* – впорядкований) – наука про різноманітність організмів. Завдання зоологічної систематики:

1) опис і позначення назвами всіх існуючих і вимерлих тварин;

2) їхня класифікація.

Найважливішими поняттями в систематиці є таксон і таксономічна категорія.

Таксон – це сукупність організмів, що мають спільні ознаки, які відрізняють їх від інших організмів.

Таксон може бути названим або не названим.

Таксони – це конкретні зоологічні об'єкти: довільні групи організмів, окремі популяції або групи популяцій. Окрема особина (тобто індивід) належить до певного таксону, але не є таксоном.

Приклади таксонів: китоподібні, хребетні, двокрилі, туруни, дроздофіла, каракурт *Latrodectus tredecimguttatus*.

Таксономічна категорія, або ранг – це рівень, до якого віднесли таксон у таксономічній ієрархії. Чим вище ранг таксону, тим менш подібні або споріднені тварини, поєднані в такі таксони.

Приклади таксономічних категорій (рангів): клас, родина, род, вид.

Комахи, приміром, це таксон, а клас – це ранг цього таксону. Аналогічно: Іванов – конкретна особа, капітан – його ранг. Тобто, таксон – конкретний об'єкт, а ранг – абстрактне поняття.

Таксономія (від греч. *taxis* – розташування, лад; *nomos* – закон) – це розділ систематики, присвячений принципам, методам і правилам побудови класифікації. Термін ввів в 1813 році швейцарський ботанік О. Декандоль (1778-1841).

Термін таксономія часто протиставлюється терміну класифікація.

Класифікація (від лат. *classis* – клас або категорія; *facio* – роблю) – це результат діяльності систематиків – розподіл всієї безлічі тварин за системою ієрархічно підпорядкованих груп (таксонів).

Таким чином, наука систематика може бути поділена на таксономію – теоретичну базу та класифікацію – практичний результат. В літературі останніх років такий розподіл не прийнятий: систематиків називають таксономістами, а терміни таксономія та систематика використовуються як синоніми.

Особливий статус виду полягає в тому, що:

1) вид – це одиниця життя, об'єктивне існування якої визнають всі зоологи, незалежно від їхніх поглядів на еволюцію, походження життя й систематику; класифікуються саме види; лише вид можна «почіпати» руками, влаштувати експерименти, щоб довести чи спростувати його незалежність від інших видів.

2) назва виду біномінальна, тобто складається із двох слів – з назви роду й назви виду, тому назва виду автоматично вказує на рід, до складу якого вид входить; назви таксонів всіх більш високих рангів складаються з одного слова.

Частина 1. НОМЕНКЛАТУРА

"Якби тіла природи мали б на лобі назви, тоді алфавітний покажчик зробив би будь яку штучну класифікацію зайвою"

К. Бер

Зоологічна номенклатура (від лат. *nomen* – ім'я + *calare* – називати) – система наукових назв таксонів тварин, а також правила утворення цих назв і їхнього вживання.

"У зоологічній номенклатурі, як і у всякій мові, відбилася історія її творців, і вона є результатом мінливої й суперечливої практики. Деякі з наших номенклатурних звичаїв походять з марнославства, впертого бажання дотримуватись особистих схильностей, інші, як взагалі в мовах, – від національних звичаїв, зарозумілості та забобонів.

Природні мови розвиваються стихійно в незліченних напрямках, але біологічна номенклатура має бути точним інструментом, що чітко передає певне поняття всім дослідникам у всіх поколіннях".

Дж.Ч. Бредлі. Передмова до 1-го видання Міжнародного кодексу зоологічної номенклатури (1961)

Навіщо потрібні правила зоологічної номенклатури?

1). Таксонів тварин – мільйони. Стільки назв тварин немає в жодній мові; жодна людина не здатна запам'ятати стільки слів. Але безліч наукових назв тварин можна використовувати, знаючи правила номенклатури.

2). Не лише в зоології, але й в інших науках є необхідність іменувати безліч об'єктів, наприклад, географічні об'єкти, хімічні речовини. У їхніх назвах можна розібратися, якщо вказати географічні координати, структурну формулу. В зоології, однак, немає способу так само, як у географії або хімії, однозначно вказати, про який вид йде мова. З часом для опису та розмежування таксонів починають використовувати ознаки, які не використовувалися раніше. Наприклад, у XVIII-XIX сторіччях види метеликів описували і визначали за малюнком на крилах, в XX сторіччі – за будовою копулятивних апаратів; в останні десятиріччя досліджують і використовують кількість та будову хромосом, зараз для окреслення видів часто використовують феромони. Внаслідок

цього, при виявленні нового виду його іноді неможливо порівняти з описами вже відомих видів, тому що в старих описах немає тих ознак, що використовуються зараз. Тому відомі види доводиться переписувати. При цьому вивчають ті їхні ознаки, які не були вивчені раніше, під час першого опису. Однак автор перепису може помилитися і описати під старою назвою інший вид. Дотримання правил номенклатури дозволяє уникнути таких помилок.

3). Щороку друкуються описи та переписи десятків тисяч видів й інших таксонів, з'являються нові та змінюються старі класифікації різних груп тварин. Правила номенклатури дозволяють зоологу розібратися в численних змінах класифікації.

Історія створення правил зоологічної номенклатури.

1737, 1751 роки: Сучасні правила біологічних номенклатур (серед яких і зоологічна) засновані на правилах, запропонованих К. Ліннеєм в працях "Critica botanica" (1737) та "Philosophia botanica" (1751).

1757, 1758 роки: В роботі Клерка «Павуки Швеції» (Clerck "Aranei Svecici", 1757) та в 10-м виданні «Системи природи» Ліннея ("Systema Naturae", 1758) вперше була послідовно впроваджена біномінальна номенклатура. Наступні півсторіччя роботи К.Ліннея були головним довідником із зоологічної номенклатури.

Початок XIX сторіччя: Наполеонівські війни викликали ізоляцію між зоологами, що призвело до використання в різних країнах Європи різних наукових назв тих самих тварин. Дослідження країн по-за Європою призвело до вибуху кількості відомих видів. В результаті у назвах тварин запанував хаос.

1841 рік: Англійський натураліст Хью Едвін Стрікленд (Hugh Edwin Strickland, 1811-1853, загинув під потягом під час геологічних досліджень) склав проект реформи зоологічної номенклатури "Series of Propositions for Rendering the Nomenclature of Zoology Uniform and Permanent".

1842 рік: Британська асоціація сприяння прогресу науки (до якої входило чимало відомих зоологів, серед яких Ч. Дарвін і Р. Оуен) прийняла кодекс зоологічної номенклатури, запропонований Стріклендом. Кодекс був опублікований і перекладений на багато мов (на російську чи українську ніколи не перекладався). Зараз він

відомий як «Стріклендов кодекс» або «Кодекс британської асоціації».

Дотримуватись правил кодексу Стрікленда було не обов'язково. Анархія в зоологічній номенклатурі збереглася. Ентомолог В.А. Льюїс (1847-1877, загинув в Альпах при сходженні) писав в 1872 році: *"номенклатура вважалася настільки складною, що небагато хто прагнув досягти в ній досконалості"*.

1905 рік: На п'ятох Міжнародних зоологічних конгресах (Париж, 1889; Москва, 1892; Лейден, 1895; Кембрідж, 1898; Берлін, 1901) створені "Міжнародні правила зоологічної номенклатури", опубліковані в 1905 році французькою, англійською і німецькою мовами. Російською мовою надруковані в 1911 році. Зоологи мали дотримуватись цих правил обов'язково, на відміну від кодексу Стрікленда.

1961 рік: На конгресах, що відбулися після II Світової війни (Париж, 1948; Копенгаген, 1953; Лондон, 1958) створено "Міжнародний кодекс зоологічної номенклатури" (МКЗН), що з 1961 року цілком скасував дію попередніх правил. Таким чином, 1961 р. – рік першого видання МКЗН.

1964 рік: Опубліковане друге видання МКЗН. Російською мовою воно надруковано в 1966 році (відоме як "синенький кодекс" – за кольором обкладинки книги).

1972 рік: На 17-му Міжнародному зоологічному конгресі в Монако відповідальність за наступні видання МКЗН перенесена з Міжнародних зоологічних конгресів на Міжнародну комісію із зоологічної номенклатури, створену Міжнародним союзом біологічних наук (IUBS).

1985 рік: Опубліковане третє видання МКЗН на англійській і французькій мовах. Російською мовою надруковано в 1988 році (відоме як "червоненький кодекс").

1999 рік: Опубліковане четверте видання МКЗН, що вступило в дію з 1 січня 2000 року, в 242-у річницю публікації 10-го видання "Systema Naturae" Ліннея. Російською мовою надруковано в 2000 році (відоме як "зелененький кодекс"), українською – в 2003 році. Одночасно з 4-м виданням МКЗН готувався "Біокод" – кодекс номенклатури, загальний для ботаніків, зоологів і мікробіологів. Він мав об'єднати Міжнародні кодекси зоологічної, ботанічної, бактеріологічної, вірусологічної номенклатур, а також Міжнародний кодекс номенклатури культурних рослин. Але Біокод

не був прийнятий 16-м Міжнародним ботанічним конгресом в серпні 1999 року.

Міжнародний кодекс зоологічної номенклатури (МКЗН).

Ми будемо розглядати нині чинний МКЗН (4-те видання). Цей посібник жодною мірою не може замінити сам Кодекс. Тут дається лише загальне уявлення щодо принципів та підходів, застосованих у МКЗН. Якщо буде потреба розв'язати будь яку номенклатурну проблему, то спиратися треба саме на МКЗН, але не на інші літературні джерела, серед яких і цей посібник.

МКЗН складається із Преамбули, 18 глав, що містять 90 статей, і Словника термінів. До того ж Кодекс містить рекомендації для авторів і редакторів.

"Мета Кодексу – забезпечити стабільність та універсальність наукових назв тварин, так щоб кожна назва була єдиною і відмінною від інших. Всі його положення спрямовані до цієї мети".

Головні принципи, на яких заснований Кодекс.

1. Принцип невтручання в таксономічні судження. Кодекс регулює тільки створення і використання назв таксонів. Він не регулює і не обмежує таксономічні судження. Наприклад, кодекс не визначає, які тварини мають бути включені до таксону або виключені з нього, який ранг варто надати тому чи іншому таксону. Жодного систематика не можна примусити прийняти якусь класифікацію або межі того чи іншого таксону з будь-яких інших міркувань, крім зоологічних. Перенесення одним автором якої-небудь назви в синонімію не визначає номенклатуру, яку повинні використовувати інші автори. Можна використати назву, що вважається іншим автором молодшим омонімом. Можна обрати типом нової родини будь-який род, що входить до неї.

2. Принцип номенклатурних типів. Кожна назва назавжди пов'язана з номенклатурним типом. Номенклатурний тип – це еталон назви. Для виду або підвиду номенклатурний тип – це один екземпляр; для роду й підроду – це типовий вид; для родини, підроду, триби – це типовий род.

3. Принцип пріоритету опублікування. Заборонено застосування до одного таксону більш ніж однієї назви. Якщо в одного таксона історично виникло кілька назв, то користуватися

треба тою назвою, яка була надрукована раніше. Принцип пріоритету – найважливіший інструмент для забезпечення стабільності номенклатури, але це не є закон (дивись принцип 6).

4. Принцип омонімії. Заборонено застосування однієї тієї самої назви до різних таксонів.

5. Принцип синонімії. Заборонено застосування різних назв до одного того самого таксону.

6. Принцип стабільності номенклатури. Як вказувалося вище, мета Кодексу – забезпечити максимальну стабільність зоологічної номенклатури. Але іноді суворе застосування Кодексу порушує стабільність номенклатури або веде до плутанини назв. Тоді кожен зоолог може просити Міжнародну комісію із зоологічної номенклатури призупинити дію Кодексу щодо даного конкретного випадку.

Приклад. За 27 років було надруковано близько 1500 праць з фізіології, біохімії, біології найпростішого *pyriforme* у комбінації з родовою назвою *Tetrahymena* Eurgason, 1940. Однак були виявлені 10 більш давніх назв роду *Tetrahymena*, які майже, або зовсім не вживалися. Заміщення родової назви *Tetrahymena* більше старою (відповідно до принципу пріоритету) ускладнило б пошук інформації в літературі. Тому на прохання зоолога Корліса Міжнародна комісія із зоологічної номенклатури вилучила з ужитку 10 старших синонімів родової назви *Tetrahymena*.

7. Принцип відсутності "закону прецеденту". Якщо Міжнародна комісія із зоологічної номенклатури вирішила призупинити дію кодексу щодо якоїсь конкретної назви, то це рішення стосується лише цієї конкретної назви, але не стосується інших аналогічних випадків. Якщо з якогось конкретного питання немає спеціального рішення Комісії, то воно вирішується шляхом прямого застосування МКЗН.

Вихідний пункт зоологічної номенклатури.

Дата 1 січня 1758 року умовно (!) вважається вихідним пунктом зоологічної номенклатури. В цю дату вважаються опублікованими дві роботи:

1) 10-е видання "Systema Naturae" К. Ліннея (1758), де описані та поійменовані 4235 видів тварин;

2) "*Aranei Svecici*" (в оригіналі – "*Svenska Spindlar*") Клерка (Clerck, 1757), де описані й поійменовані 65 видів павуків та інших павукоподібних із Швеції.

Дата публікації 10-го видання (загалом їх було 12) "Системи природи" обрана вихідним пунктом через те, що саме в цьому виданні К. Лінней послідовно дотримувався біномінальної номенклатури. Назви, що увійшли до 10-го видання "*Systema Naturae*", вважаються вперше опублікованими 1 січня 1758 року й автором їх вважається Лінней (хоча насправді багато з цих назв вживалися і раніше).

Лише назви, опубліковані в роботі Клерка, мають пріоритет перед назвами, опублікованими в роботі Ліннея (це положення введене в 1985 році). Клерк, як і Лінней, також послідовно використовував біномінальну номенклатуру, а ретельністю опису видів випередив свій час, у тому числі й Ліннея, років на 100-150.

Назви, опубліковані до 1758 року, автоматично вважаються непридатними (серед яких і назви, опубліковані Ліннеєм у попередніх виданнях «Системи природи»). Вони не можуть використовуватись в зоологічній номенклатурі (однак описи й зображення можуть використовуватись).

Назви, опубліковані в будь-якій іншій роботі, що вийшла в 1758 році, вважаються опублікованими вже після 10-го видання "Системи природи".

У ботанічній номенклатурі, на відміну від зоологічної, існує декілька вихідних дат. Для більшості рослин це 1 січня 1758 р. – дата опублікування 1-го видання "*Species Plantarum*" К. Ліннея. Для деяких груп рослин і грибів встановлені особливі дати, що відповідають рокам опублікування фундаментальних ревізій.

У номенклатурі бактерій, на відміну від зоологічної й ботанічної номенклатур, вихідною датою пріоритету була встановлена не минула, а, навпаки, майбутня дата. У Міжнародному кодексі номенклатури бактерій (МКНБ), опублікованому в 1975 році, вихідною була названа дата 1 січня 1980 року. Таким чином, після опублікування МКНБ всі назви бактерій стали непридатними. Після цього, в період з 1975 до 1980 р., публікувалися офіційні списки назв бактерій. Назви, що потрапили в ці списки, з 1980 року стали придатними. Назви, що не потрапили в ці списки, є придатними, якщо вони були опубліковані після 1980 року, але при цьому вони поступаються у пріоритеті назвам з офіційних списків.

Область застосування МКЗН.

МКЗН регламентує вживання назв зоологічних таксонів видової групи (видів і підвидів), родової групи (родів і підродів) і групи родини (родин, надродин, підродин, тріб). МКЗН не регулює утворення і вживання назв для таксонів нижчого рангу, ніж підвид і вищого рангу, ніж надродина.

МКЗН регулює назви як рецентних, так і вимерлих тварин. Назви рецентних і вимерлих таксонів конкурують у зоологічній номенклатурі як омоніми й синоніми. Тобто, не допускається, щоб ту ж саму назву мав один таксон вимерлий та інший таксон рецентний.

У МКЗН не визначається, які саме організми варто відносити до таксону тварини.

МКЗН регулює назви організмів, які спочатку були описані як рослини або бактерії, але пізніше були віднесені до тварин (наприклад, губки), а також організмів, які можуть розглядатися і як рослини і як тварини (наприклад, евглена, хламідомонада).

Якщо організм раніше вважався твариною, а тепер не вважається, то його назва продовжує конкурувати в сенсі омонімії в зоологічній номенклатурі. Тобто, така назва не може бути дана жодному зоологічному таксону.

МКЗН регулює також назви, які відносяться:

- 1) до свійських тварин (наприклад, kota, собаки, коня);
- 2) до викопних відбитків справжніх залишків тварин (заміщення, ядра, зліпки);
- 3) до фосилізованих слідів діяльності тварин (так звані їхнотаксони);
- 4) до збірних груп, тобто до таких сукупностей видів або стадій життєвого циклу (наприклад, яйця або личинки), які не можуть бути із впевненістю віднесені до відомих родів;
- 5) до слідів діяльності рецентних тварин, якщо такі назви були опубліковані до 1931 року.

МКЗН не застосовується до назв таких тварин:

- 1) Організми гіпотетичні. Наприклад, сінзооспора Захваткіна, фагоцителла Мечнікова, гастрія Геккеля. Інший приклад: німецький зоолог Й. Вундерліх (у співпраці з Мюнхаузенем) жартовно надрукував супроводжений діагнозом і малюнками опис *Hahnia mammifera* Wunderlich & Munchaus, 1994, n.descr. – безокого й партеногенетичного виду павуків з печер

Німеччини, у якого самки секретують їжу для павучат з латеральних павутинних бородавок.

2) Екземпляри виродливі;

3) Організми-гібриди. Гібридів називають, вказуючи батьківські види (наприклад, *Aus bus* x *Cus dus*). Якщо з'ясується, що видова назва була встановлена для гібрида, то таку назву не можна використовувати, але вона входить в омонімію. Тобто, цією назвою не можна назвати інший вид. Якщо назву гібрида було створено раніше, ніж назви його батьківських видів, то все одно її не можна використовувати навіть для батьківських видів.

4) Сутності інфрапідвидові (*aberatio*, *forma*, *morpha*). Наприклад, повнокрила форма одного з видів клопів одержала назву *Pyrhocoris apterus* var. *pennata*, а молоді дорослі особини іншого виду були названі *Stenodema trispinosus* forma *palescens* (одразу після линяння їхнє забарвлення бліде). Обидві такі назви не відносяться до таксонів і тому не придатні в зоологічній номенклатурі.

Однак, якщо назва була опублікована в поєднанні з терміном *varietas* або *forma* до 1961 року, то вона автоматично вважається підвидовою і регулюється МКЗН. Наприклад, Д.С. Харітонов описав *Amaurobius pallidus* var. *strandii* Charitonov, 1937. Відповідно до Кодексу, зараз цей таксон має підвидовий ранг: *Amaurobius pallidus strandii* Charitonov, 1937. Якщо ж назва опублікована після 1960 року, то вона вважається такою, що відповідає таксону рангом нижче підвиду й не регулюється МКЗН.

5) Сліди діяльності рецентних тварин, назву яким було дано після 1930 року.

6) "Зоологічні формули". Наприклад, Еррера (Herrega, 1899) запропонував до назви роду додавати приставку, що позначає клас, до якого цей род включений. Наприклад, до родів класу *Insecta* додається приставка *Ins-* (наприклад, *InsApis*).

7) Якщо назви опубліковані до 1758 року, то вони не входять у зоологічну номенклатуру.

Таксони.

Зоологічний таксон може мати або не мати назву.

Приклад. Род *Zelotes* містить багато видів, серед яких деякі більш подібні між собою, а інші – менше. Тому їх можна об'єднати в групи близьких видів, які добре відрізняються від інших груп видів.

Ці групи близьких видів систематики можуть вважати просто "групами видів" – це таксони, які об'єктивно існують, але не мають назви. Коли ці групи схожих видів одержують підродові або родові назви, то вони стають номінальними, тобто названими, таксонами.

Таблиця 1.

Таксони з погляду МКЗН.

З погляду МКЗН таксон може бути:	
номінальний (nominal taxon)	таксономічний (taxonomic taxon)
має назву	може мати або не мати назву
це уявлення щодо таксону	це сам таксон
Позначається назвою, що заснована на еталоні – номенклатурному типі.	Позначається назвою, що обирається за правилами МКЗН серед придатних назв номінальних таксонів, включених у даний таксономічний таксон.

Таксони бувають монотипічні – якщо вони містять тільки один безпосередньо підпорядкований таксон, і політипічні – якщо вони містять декілька безпосередньо підпорядкованих таксонів. Наприклад, род або підрод, що містить лише 1 вид – монотипічний, два або більше видів – політипічний.

Ранг.

Згідно до МКЗН, назва може бути надана таксону лише тоді, коли цьому таксону надано певного рангу. Ранг (*rank*, *rang*) – це рівень, на якому перебуває таксон у таксономічній ієрархії. Наприклад, всі родини відповідають одному рівню, що розташований між надродиною та підродиною.

Розрізняють ранги основні, або обов'язкові (вид, род, родина, ряд, клас, тип, царство) і додаткові, або необов'язкові (форма, різновид, тріба, когорта, легіон, імперія, а також під- і над-таксони). Основні ранги повинні використовуватися обов'язково. Якщо вид (*Triplosoba pulchella*) не може бути поміщений в жодний з відомих рядів, то для нього встановлюють новий монотипічний ряд (*Protephemeroidea*); у цьому ряді формально встановлюється нова монотипічна родина (*Triplosobidae*) і новий монотипічний род *Triplosoba*. Їхній обсяг і діагноз збігаються. Назви рангів

зоологічних таксонів показані в таблиці 2. Відповідність між основними рангами в зоології, ботаніці й бактеріології показано в таблиці 3. Приставки, що використовуються для утворення назв додаткових рангів показані в таблиці 4. Правила утворення та використання назв для таксонів різних рангів показані в таблиці 5.

Таблиця 2.

Назви рангів зоологічних таксонів.

Ранги зоологических таксонов				
Українська назва	Однина	Множина	Скорочення	Статус рангу
імперія	imperium	imperia	imp.	додатковий
царство	regnum	regna	regn.	обов'язковий
тип	phylum	phyla	phyl.	обов'язковий
клас	classis	classes	cl.	обов'язковий
легіон	legio	legiones	leg.	додатковий
когорта	cohors	cohortes	coh.	додатковий
ряд	ordo	ordines	ord.	обов'язковий
родина	familia	familiae	fam.	обов'язковий
тріба	tribus	tribus	tr.	додатковий
род	genus	genera	gen.	обов'язковий
вид	species	species	sp.	обов'язковий
різновид	varietas	varietates	var.	додатковий
форма	forma	formae	f.	додатковий

Таблиця 3.

Відповідність між рангами в зоології, ботаніці й бактеріології.

Зоологія	Ботаніка	Бактеріологія
Царство (regnum)	Царство (regnum)	Царство (regnum)
Тип (phylum)	Відділ (divisio)	Відділ (divisio)
Клас (classis)	Клас (classis)	Клас (classis)
Ряд (ordo)	Порядок (ordo)	Порядок (ordo)
Родина (familia)	Родина (familia)	Родина (familia)
Тріба (tribus)	Тріба, або коліно (tribus)	Тріба, або коліно (tribus)
Род (genus)	Род (genus)	Род (genus)
Вид (species)	Вид (species)	Вид (species)

Таблиця 4.

Приставки, що використовуються для утворення назв додаткових рангів.

Загальноприйняті приставки для утворення додаткових рангів:		
Латинська	Українська	Примітка
super-	над-	Не можна використовувати для утворення додаткових рангів для таксонів родової й видової групи.
sub-	під-	Завжди можна використовувати.
infra-	інфра-	Не можна використовувати для утворення додаткових рангів для таксонів родової й видової групи.
subter-	субтер-	Не можна використовувати для утворення додаткових рангів для таксонів родової й видової групи.

Таблиця 5.

Правила утворення і використання назв
для таксонів різних груп рангів.

Назви таксонів різних рангів			
Ранг	Статус таксонів цього рангу в МКЗН	Уніфіковане закінчення для назви таксонів	Число, у якому вживаються назви таксонів.
Підвид Вид	Видова група	немає	однина
Підрод Род	Родова група	немає	однина
Тріба Підродина Родина Надродина	Група родини	-ini -inae -idae -oidea	множина*
Інфраряд Підряд Ряд Надряд Когорта Інфраклас Підклас Клас Надклас Інфратип Підтип Тип Царство	Назви таксонів такого рангу не розглядаються в МКЗН	немає немає немає немає немає немає немає немає немає немає немає немає	множина*

*Наприклад, можна сказати: "Dysderidae – реліктова родина павуків", але "Dysderidae численні (але не численно!) у Середземномор'ї", тому що слово Dysderidae – в множині.

Назви таксонів у зоологічній номенклатурі.

Назви таксонів у МКЗН показані в таблицях 6 й 7.

У одного й того ж самого таксону в рамках зоологічної номенклатури можливе існування безлічі придатних назв (синонімів). Однакові придатні назви можуть мати зовсім різні

таксони (такі назви називаються омонімами). Та назва таксона, яку варто вживати, називається валідною (дійсною, правильною). Валідну назву вибирають за допомогою правил МКЗН із назв придатних, а придатні – із всіх наукових назв даного таксону.

Таблиця 6.

Назви таксонів.

Назви тварин	
наукові	народні
Назви, запропоновані для вживання тільки в зоологічній номенклатурі. Можуть складатися із двох слів – назва виду, трьох – підвиду, одного – таксонів, ранг яких вище видового.	Назви, уживані в будь-якій мові.

Таблиця 7.

Назви таксонів у МКЗН.

Наукові назви тварин		
придатні available name	непридатні unavailable name	виключені excluded name
Опубліковані після 1758 року й задовольняють вимогам МКЗН до їхнього написання й опублікування.	Опубліковані до 1758 року або з порушеннями вимог МКЗН до їхнього написання й опублікування.	Назви, які опубліковані із вказівкою, що вони не призначені для вживання в зоологічній номенклатурі або до яких не застосовуються положення МКЗН (див. область застосування).

Критерії придатності назви.

Назву треба публікувати так, щоб вона була або безперечно придатною, або безперечно непридатною. Інакше порушується стабільність зоологічної номенклатури. Якщо назва нова, то треба дотриматись всіх критеріїв придатності, щоб надалі придатність цієї назви не викликала сумнівів. Якщо неможливо опублікувати нову назву з дотриманням всіх рекомендацій МКЗН, то замість

латинської треба вживати назву в очевидь непридатну (наприклад, *Aelurillus* sp.1, *Aelurillus* sp.2).

Придатність або непридатність назви визначаються тим, в якому виданні й коли вона була вперше опублікована, а також особливостями написання назви та самим змістом тексту, в якому її вперше вжито.

1. Назва стає придатною тільки з моменту її опублікування в науковій літературі. Придатними є всі назви, опубліковані після 1.01.1758, вихідної дати для зоологічної номенклатури.

2. Назва має бути латинською або латинізованою. Однак вона може походити з будь-якої "варварської" мови або бути довільним сполученням букв.

3. Опис нового таксона повинен обов'язково супроводжуватися публікацією його діагнозу. У діагнозі чітко вказуються ті ознаки, які відрізняють новий таксон від споріднених або схожих на нього таксонів. Файні систематики не лише виконують цю мінімальну вимогу, але й ілюструють діагностичні відмінності. Особливо корисні діагностичні малюнки нового таксону, надруковані поряд з малюнками найближчого до нього таксону, так, щоб одразу можна було бачити відмінності.

Далі розглянемо вимоги МКЗН до опублікування, написання та уживання придатних назв тварин.

Критерії опублікування.

В XVIII сторіччі та на початку XIX сторіччя вважалося, що назву можна зробити придатною, написавши її на етикетці у власній колекції або продемонструвавши ці екземпляри з етикетками на конференції. Тобто, важливим був пріоритет вживання назви. Зараз МКЗН вимагає опублікування нових назв. Тобто, зараз діє не пріоритет вживання, а пріоритет опублікування.

Робота з номенклатурними змінами вважається опублікованою, якщо вона видана на папері типографським способом у фаховому науковому журналі або в добре відомій серії монографій, що реферуються в "Zoological Record" і зберігаються в доступних книгарнях. Zoological Record – це реферативний журнал, присвячений роботам у зоосистематиці. Він видається з 1864 року в Лондоні. На території колишнього Радянського Союзу Zoological Record доступний у книгарні Зоологічного інституту РАН у Санкт-Петербурзі. Авторам таксономічних робіт і редакторам видань, в

яких публікуються такі роботи, згідно МКЗН, необхідно висилати журнали або відбитки до редакції Zoological Record за адресою: BIOSIS, Garforth, House, 54 Micklegate, York, North Yorkshire, YO1 6WF, U.K.

З 2000 року допускається опублікування на CD дисках, за умови, що в самій роботі є вказівка про те, що вона вислана до п'яти великих, конкретно зазначених у диску, книгарень. Проте публікація на CD, хоча й дозволена, але все ж таки не рекомендується.

Робота не вважається опублікованою і не може бути використана в зоологічній номенклатурі, якщо вона являє собою:

1) написаний від руки й відтворений будь-яким способом текст (до 1931 року це допускалося);

2) фото;

3) мікрофільми;

4) акустичні записи;

5) етикетки екземплярів;

6) отримані за замовленням копії неопублікованої роботи, навіть якщо ця робота зберігається у відомій книгарні чи в архіві. Наприклад, у радянські часи рукописи не надрукованих статей часто поміщали на зберігання (депонували) у ВІНІТІ – Всесоюзний (зараз – Всеросійський) інститут наукової і технічної інформації;

7) текст або зображення, розповсюджені за допомогою електронних сигналів (Internet). Інколи описи нових таксонів спочатку з'являються в Інтернеті, а друкуються на папері пізніше. Поки назви нових таксонів не надруковані на папері, вони є непридатними;

8) резюме (тези) статей, доповідей, стендових повідомлень, тексти лекцій, які видані для поширення серед учасників засідань, симпозіумів, колоквиумів або конгресів.

Таким чином, назви нових таксонів, вперше надруковані в Учених записках Таврійського національного університету, не вважаються опублікованими в сенсі МКЗН і, відповідно, не є придатними. На Україні є журнали, статті в яких задовольняють вимогам МКЗН до опублікування. Це Вісник зоології (Київ), Вісті Харківського ентомологічного товариства (Харків). В Росії найвідоміші з таких журналів – Зоологічний журнал, *Asarina*, *Arthropoda Selecta*, *Russian Entomological Journal* та *Russian Journal of Theriology* (всі – Москва), *Паразитологія*, *Ентомологічний огляд*

та Zoosystematica Rossica (всі – Санкт-Петербург), Євразійський ентомологічний журнал (Новосибірськ), Кавказський ентомологічний бюлетень (Ростов-на-Дону) та деякі інші.

Написання назв.

МКЗН містить правила написання назв таксонів.

1. Назви мають бути латинськими або латинізованими, тобто написані латинськими буквами та читаються за правилами латинської граматики.

На відміну від англійської, німецької, французької мов, у латинській більшість букв та їхніх сполучень читаються так само, як і пишуться:

a - а

b - б

c - ц

d - д

e - е

f - ф

g - г (російське)

h - г (українське)

i - і

j - й

k - к

l - ль

m - м

n - н

o - о

p - п

q - кв

r - р

s - с Між 2 голосними читається як "з" (*Drosophila*)

t - т

u - у

v - в

w - в

x - кс

y - і/и

z - з

ja, ya - я

je, ye - е

jo, yo - йо

ju, yu - ю

ae, oe - е

ph - ф

rh - р

th - т

Проте, вимова латинських слів зоологами з різних країн може сильно відрізнятися. Наприклад, назву "*strandi*" англословни зоологи можуть вимовляти як "странді", а німецькомовні – як "штранді". Латинську літеру "с" частина зоологів читають за французькими правилами, то як "к", то як "ц" (перед і, е), а деякі – всюди як "к" (фінни, наприклад). До того ж більшість людей з країн з латинським алфавітом вимовляють назви згідно правил своєї мови, а не академічної латинської.

2. Етимологія назв може бути яка завгодно, аж до довільного сполучення літер. Для деяких зоологів вигадати назву для нового таксона – справа чи не складніша, ніж цей таксон знайти та описати. Треба не попасти в омонімію, дати назву з сенсом, забезпечити їй приємне звучання, вшанувати тих, хто зібрав екземпляри чи допоміг з ними розібратися... Ціла низка вимог! Початківці зазвичай вирішують цю проблему, даючи видам імена та прізвища збирачів, вчителів, друзів та рідних. За цим настає період назв з географічною етимологією – за місцем, де таксон був зібраний. Особливий шик – використовувати давні назви країн та регіонів. І лише найдосвідченіші систематики, хто описав вже чимало нових таксонів, можуть дозволити собі давати жартівливі назви. Наприклад, моллюск *Abra cadabra*, серія видових назв метеликів *Eucosma bobana*, *E. cocana*, *E. dodana*, *E. fofana*, *E. hohana* і так до *E. vovana* (Kearfoot, 1907). Інколи кумедні назви утворені саме у сполученні родової та видової: *Panama canalia*, *Mozartella beethoveni*, *Bobkabata kabatobobbus* (на честь людини Bob Kabata). Інколи незвичайною є родова назва: *Anonymos*, *Anticlimax*, *Chaos*, *Clitoria*, *Longiphallus*, *Paratype*, *Problema*, *Provocator*, *Sepsis*, ... Є павучок *Kikimora palustris* Eskov, 1988. Деякі зоологи більше заклопотані встановленням номенклатурних рекордів, ніж сенсом назв. Вже в XX сторіччі розгорнулася боротьба за право відкривати чи закривати своєю родовою назвою "Nomenclator Zoologicus". Зараз назва *Aa* Baker, 1940 є абсолютним рекордом (назви з однієї

лише букви заборонені, а *Aaa* буде стояти вже на другому місці у списку). Але ще можна вигадати родову назву, що буде йти слідом за *Zyzzyzus* Stechow, 1921. Рекордна довжина родової назви встановлена нашим співвітчизником: *Gammaracanthuskytodermogammarus* Dybowski, 1926. Озеров А.Л. описав "муху-цокотуху" з В'єтнаму: *Mucha tzokotucha* (Sepsidae) (Зоол. журн., 1992, 71, 3: 148). В.В. Жерихін встановив для викопного жука-слоника (довгоносіка) з ранньої крейди Забайкалля род *Slonik* (Coleoptera, Curculionidae) (Труди ПІН, 1977, 161: 180).

3. Всі назви таксонів пишуться з великої (заголовної) букви. Лише назви видової групи (видів і підвидів) – з малої (рядкової). У старій літературі видові назви, створені від прізвища, писалися з великої букви. Тепер їх пишуть з малої, щоб не сплутати з родовими назвами.

На честь політиків тварин зазвичай не називають. Зоологи не змішують науку зі щирою чи удаваною симпатією до політиків. Немає тварин за видовими назвами *stalini* або *brezhnevi*. Але нещодавно був випадок, коли американські колеоптерологи назвали види жуків на честь політиків: *Agathidium bushi*, *A. cheneyi* та *A. rumsfeldi*.

4. Не використовуються діакритичні (тобто розташовані над буквами) знаки, апостроф, дефіс, розділові знаки та цифри.

Наприклад, *Baëtis* тепер записується як *Baetis*, *13-guttatus* – *tredecimguttatus*, *s-johannis* й *st. johannis* – *sanctijohannis*.

Дефіс у назві допускається лише в тому випадку, коли назва включає латинську букву, що зображує ознаку таксона: *c-album*, *m-nigrum*, *v-insignitus*.

5. У таксономічних роботах наведення автора назви (хоча б один раз) є обов'язковим. Анонімні назви з 1950 року вважаються непридатними.

Прізвище автора – зручний ярлик, що дозволяє розрізнити омоніми. Наприклад, якщо вид *Aus nigrum*, описаний Івановим, буде перенесений до роду *Bus*, що вже містить інший вид з такою самою видовою назвою (*Bus nigrum*), то відрізнити ці дві однакові назви (вторинні омоніми) можна тільки за прізвищами їхніх авторів: *Bus nigrum* Petrov та *Bus nigrum* (Ivanov).

Якщо автори мають однакові прізвища, то окрім прізвищ вказують ще й ініціали.

Наводити прізвище автора назви в літературі не таксономічній не є обов'язковим. Часто використовуються скорочення прізвищ добре відомих авторів. Наприклад, "L." замість "Linnaeus" або "F." замість "Fabricius". У таксономічних роботах скорочення прізвищ авторів назв дуже небажане і вважається поганим звичаєм.

Автором назви вважається та людина, що вперше опублікувала цю назву й виконала (або не виконала) умови, що визначають придатність назви (написання, діагноз, опублікування). Прізвище автора пишуть після назви без розділових знаків між ними. Рік опублікування пишуть після прізвища. Прізвище автора та дата опублікування в біномені або в тріномені стосуються лише останнього слова в назві. Наприклад, в назві *Aus bus cus* Ivanov, 2000 – Іванов є автором назви підвиду *cus*; в *Aus bus* Ivanov, 2000 – назви виду *bus*; в *Aus* Ivanov, 2000 – назви роду *Aus*.

Якщо нова назва введена не автором роботи, де вона вперше опублікована, а кимсь іншим, то тоді саме цей інший вважається автором назви. Наприклад, *Aus bus* (Kulczynski in Chyzer et Kulczynski, 1895) – Кульчинський є автором видової назви *bus*, яку він вперше опублікував у спільній із Шизером роботі; *Aus bus* Zyuzin in Marusik et Logunov, 2000 – Зюзін є автором видової назви *bus*, що вперше була опублікована в роботі Марусика та Логунова.

Іноді напис прізвища того самого автора може відрізнитися. Так написання прізвища Карла Ліннея змінилося з *Linnaeus* на *Linne* після того, як він отримав дворянство. Вживати можна одне з них, оптимально – більш пізній варіант. Кодекс не регулює написання прізвища автора. Прізвища з кірилиці перекладають в латиницю по різному, хто згідно французької, хто англійської, хто німецької.

Якщо вид зараз входить до складу того самого роду, в якому був описаний, то автор і рік не беруться в дужки. Наприклад, *Aus bus* Ivanov, 1995. Якщо вид, спочатку описаний у складі одного роду, зараз перебуває в складі іншого роду, то прізвище автора й рік опублікування беруть у круглі дужки. Наприклад, *Cus bus* (Ivanov, 1995). Це правило багато людей не знає, але воно важливе. Його мусить знати кожен біолог.

Якщо після назви наводиться прізвище не того автора, що забезпечив придатність назви, а якогось іншого (наприклад, автора нині прийнятої комбінації або того, що встановив нині прийнятий обсяг таксона), то це прізвище відокремлюють від назви таксона,

але не круглими дужками. Наприклад, запис *Cus bus* (Ivanov, 1995) Petrov, 2000 може означати, що вид *bus*, описаний Івановим в 1995 році, був перенесений до роду *Cus* Петровим в його праці 2000 року. Але такий запис не рекомендується МКЗН. Краще писати так: "*Cus bus* (Ivanov, 1995). З роду *Aus* до роду *Cus* вид перенесений Петровим (2000)".

6. МКЗН рекомендує "наукові назви родової та видової груп ... набирати шрифтом, що відрізняється від прийнятого в тексті; такі назви звичайно набираються курсивом". Курсив не повинен використовуватися для назв таксонів, вищих від роду.

Біномінальна номенклатура.

Зоологи часів К.Ліннея, та й він сам у різних виданнях "Systema Naturae" використовували для назви видів родову назву в сполученні з описом видових ознак – так званою «відмінністю» – differentia. Вона включала до 12 слів і могла змінюватись від видання до видання. Наприклад, вид павуків, що зараз називається *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772), у часи Ліннея називався *Aranea senoculata, thorace subgloboso, abdomine fasciis flavis nigrisque vario* Lepechin, 1771; а *Argiope lobata* (Pallas, 1772) – *Aranea senoculata, thorace depresso, abdomine ex ovato globoso, lobato, punctis in dorso 4 nigris* Lepechin, 1771. В 1758 році в 10-му виданні "Systema Naturae" Лінней скоротив differentia до одного єдиного слова, що його він називав *nomen triviale* (назва звичайна). Згодом така система назв для видів прижилася та стала називатися бінарною (від лат. *binaris* – подвійний) або біномінальною.

Переваги біномінальної номенклатури: 1) Розвантаження пам'яті. Досить пам'ятати лише родові назви, щоб мати загальне уявлення про вид по одній лише його назві. 2) За назвою виду (сполучення родової та видової назв) можна зрозуміти його місце в класифікації. Ці переваги повною мірою проявлялися в часи Ліннея, коли родових назв було мало. Зараз ці переваги невідчутні. 312 родових назв тварин, що ними користувався Лінней, міг пам'ятати кожен зоолог. Зараз же родових назв більше ніж 50000.

Головний недолік біномінальної системи – це її нестабільність. Одна ревізія бджіл триби *Paracolletini* призвела до зміни 288 з 332 біноменів і до 16 змін видових назв через вторинну омонімію. Внаслідок змін класифікації тритон *Triturus viridescens* став називатися *Notophthalmus viridescens*, а *Triturus rivulosus* –

Taricha rivulosa. Коли міняються назви звичайних експериментальних тварин, плутаються й засмучуються ембріологи, фізіологи та інші фахівці, зацікавлені яких лежать за межами систематики.

Пропонуються різні варіанти номенклатури, які б могли зменшити нестабільність, але зараз ними не користуються на практиці, і ми їх обговорювати не будемо. Проте, рано чи пізно, біномінальна система буде відкинута й замінена на таку, у якій назва виду не буде залежати від його місця в класифікації.

Між родовою та видовою назвами в біномені або тріномені можна помістити тільки назву підроду або групи видів у круглих дужках. Наприклад, *Pellenes (Pelmultus) borisi* Logunov, Marusik, Rakov, 1999. Інший приклад із МКЗН: У роді метеликів *Ornithoptera* Boisduval, 1832 вид *O. priamus* (Linnaeus, 1758) є першим названим видом з комплексу вікаруючих видів, що включає також *O. lividius* Felder, 1865 та *O. croesus* Wallace, 1865. Назви членів цього комплексу можуть приводитися як *O. (priamus) priamus* (Linnaeus, 1758), *O. (priamus) lividius* Felder, 1865 та *O. (priamus) croesus* Wallace, 1865. Ніякі інші слова між родовою та видовою назвами писати не можна.

Назви видів і підвидів повинні бути погоджені в граматичному роді з родовою назвою. Тобто первісне написання родової назви зберігається без зміни, а закінчення видової назви має бути змінене для узгодження з родовою назвою. Назвою терба користуватися як словом чоловічого роду, за винятком тих назв, які закінчуються на *-a* – це жіночий рід, а також на *-um*, *-on*, *-u* – це середній рід.

Латинські позначення й скорочення, прийняті в таксономічних роботах.

У таксономічній літературі пишуться латинською мовою не лише назви таксонів, але й умовні позначки та скорочення. Але вони не становлять частину назви таксона. Розглянемо лише найбільш уживані позначення, без знання яких неможливо читати таксономічну літературу, бібліографії, етикетки, списки матеріалу.

aff. = *affinis* – близький, споріднений. Частіше використовується в палеонтології. Наприклад, *Aus* sp. *aff. bus* – це якийсь вид роду *Aus*, що близький до виду *Aus bus*.

an...? – чи ... не? Наприклад, *an sp.n.?* = *an species novus?* – чи не новий це вид?; *an Aus bus var.?* – чи не є це лише варіація виду *Aus bus*?

auct. = *auctorum* – у розумінні авторів. Наприклад, *Aus bus* auct. Linnaeus – *Aus bus* у розумінні саме Ліннея, а не когось іншого.

comb. = *combinatio* – сполучення родової та видової назви.

comb. n. = *combinatio nova* – нове сполучення – таке сполучення видової назви з родовою, яке раніше не застосовувалося. Наприклад, *Aus bus* (Ivanov, 1900) *comb.n.* Віднесення виду до іншого підроду в складі того ж роду або віднесення підвиду до іншого виду не є новими сполученнями. Встановлюючи нове сполучення, обов'язково варто вказати також вихідне сполучення.

comm. = *commun.* = *communicavit* – повідомив. Наприклад, "Вид *Aus bus* не має скутума на дорсальному боці черевця (Ivanov *com.*)".

cf. = *confinis/conformis* – сусідній/подібний. Наприклад, *Aus sp.cf. bus* – якийсь вид роду *Aus*, що близький до виду *Aus bus*.

consp. = *conspicies* – "збірний вид", тобто комплекс видів, які важко розрізнити. Наприклад, *Anopheles maculipennis* *consp.* – представники "збірного виду" *Anopheles maculipennis*.

ded. = *dedit* – дав, подарував (про екземпляри).

descr. = *descriptio* – опис.

design. = *designavit* – позначив. Наприклад, *lectotype Ivanov design.*, 1973 – лектотип позначив Іванов в 1973 році. Такий напис прийнято робити на етикетках з позначенням голотипа, лектотипа або неотипа.

det. = *determinavit* – визначив. Наприклад, *Ivanov det.*, 1973 – визначив Іванов в 1973 році. Такий запис прийнято робити на етикетках з результатом визначення.

dist. = *distinctus* – що відрізняється, окремий, самотійний. Вживається при відновленні самотійності таксона, що вважався ідентичним з іншим. Наприклад, *Aus bus* Petrov, 1922 *sp. dist.* – самотійний вид *Aus bus*, а не молодший синонім іншої видової назви.

ex – колишній. Наприклад, *Aus bus* (Ivanov, 1900) *comb.n. ex Cus* Petrov, 1800 – вид *bus* перенесений до роду *Aus* з роду *Cus* Petrov, 1800.

ex grege – з групи. *Nabis ex gr. fesus* – вид з групи видів, близьких до *Nabis fesus*. Використовується майже винятково в палеонтології.

gen. = *genus* – род. Наприклад, *Theridiidae gen. sp.* – не певний род і вид з родини *Theridiidae*.

hab. = *habit.* = *habitatio* – місцезнаходження, місцеперебування.

ibid. = *ibidem* – там само (в тому ж самому літературному джерелі). Використовується в бібліографічних цитатах. Наприклад, ... (Іванов, Петров, Сідоров, Голопупенок, 1910: с. 18, мал. 4-5) ... (*Ibid.*: с. 30).

in coll. = *in collectio* – у колекції (звичайно про неопубліковану назву, що застосована на етикетці в колекції).

inc. sed. = *incertae sedis* – (таксон) незрозумілого таксономічного підпорядкування. Наприклад, *Pantapoda incertae sedis*.

indet. = *indeterminabilis* – неідентифікований, невизначений. Наприклад, *Aus sp. indet.* – неідентифікований вид роду *Aus*.

lapsus / lapsus calami – помилка / "помилка пера" – помилкове написання назви в тексті, опечатка.

leg. = *legit* – зібрав. Звичайно застосовується на етикетках та у списках матеріалу. Наприклад, *Ivanov leg.* – зібрав Іванов.

l. c. = *loc. cit.* = *loco citato* – у згаданому місці (книги, статті).

nes. = *neque* – і не. Вживається у сенсі "аж ніяк ні". Наприклад, *Cimex L.*, *nes F.* – род *Cimex* в розумінні Ліннея, але аж ніяк не Фабріція.

nom. = *nomen* – назва.

nom. conserv. – *nomen conservandum* – назва (молодший синонім або омонім), що збережена як валідна назва рішенням Міжнародної комісії із зоологічної номенклатури. Наприклад, *Tetrahymena* Eurgason, 1940 *nomen conservandum*.

nomen dubium – сумнівна назва, тобто назва, застосування якої до певного таксону незрозуміло або сумнівно. У павуків сумнівними назвами інколи вважаються назви видів, описаних за статевонезрілими екземплярами, які не можливо визначити за будовою копулятивних апаратів (тому що їх немає у нестаттевозрілих особин). Наприклад, *Heliophanus minutissimus* Simon, 1871 *Nomen dubium*.

nomen nudum – "гола назва", тобто назва, запропонована без опису та діагнозу, і незрозуміло до якого таксону її застосовувати. *Nomen nudum* не є придатною назвою. Тому ця ж назва може бути згодом зроблена придатною для того ж самого або іншого таксона. У цьому випадку вона отримує авторство й дату з того моменту, як стала придатною, а не з моменту більш раннього її опублікування. Наприклад, у кандидатській дисертації (яка не вважається публікацією) описують нові види, а їхні назви наводять в авторефераті кандидатської дисертації (який вважався публікацією), не супроводивши ці назви описами, діагнозами, малюнками. Так створюються "голі назви". Після цього ці самі назви можна привласнити будь яким іншим новим видам.

nomen novum – "нова назва, що заміщає", запропонована замість зайнятого молодшого омоніма (*nomen praecuratum*).

nomen praecur. = *nomen praecuratum* – зайнята (преокупована) назва (молодший омонім). Наприклад, якщо виявилось, що в зоологічній номенклатурі існують два види з однаковими назвами *Aus bus* Ivanov, 1900 й *Aus bus* Petrov, 1925, тоді: *Aus bus* Petrov, 1925 є *nomen praecur.* У такому випадку цьому виду дають нову назву, зазвичай на честь автора преокупованої назви: *Aus petrovi* Sidorov, 1970 *nom.nov. pro Aus bus* Petrov, 1925 *nom. praecur.*

nomen oblitum – "забута назва". Застосовується після 1 січня 2000 року до назв, що не вживалися з 1899 року. Такі назви не мають першості перед молодшими синонімами та омонімами, що перебувають у переважному вживанні (*nomen protectum*). *Nomina oblita* залишаються придатними назвами, але не вживаються як валідні.

nomen protectum – "захищена назва", тобто назва, якій надана першість перед її невикористовуваним старшим синонімом або старшим омонімом, що одержали статут *nomen oblitum*. Тобто, якщо старший омонім не вживався як валідна назва з 1899 року (*nomen oblitum*), а його молодший омонім за останні 50 років вживався не менш, ніж в 25 роботах 10 авторів, то можна не придумувати назву, що заміщає, для молодшого омоніма, а опублікувати заяву щодо його збереження (тобто оголосити його *nomen protectum*).

non – не.

n.v. = *N.V.* = *non visum/non vidi* – не бачений/не бачив. Про друковану працю, не вивчену в оригіналі.

NB = *NB!* = *nota bene!* – поміть! / зверни увагу!

n. = *nov.* = *novus(-a, -um)* – новий.

sp. n., gen. n., syn. n., comb. n., etc.

Формули на зразок *sp. n., gen. n.:*

1) не відокремлюються від назви комою. Наприклад, *Aus bus* *sp. n.*

2) відокремлюються від прізвища автора комою. Наприклад, *Aus bus* Ivanov, *sp. n.*

pro – як / в якості.

pro parte – частково.

prope – біля. Те ж саме, що й *aff.*, і *cf.*

resurr. = *resurrectus* – відроджений. Наприклад, *stat./comb./syn. resurr.* – відновлення таксономічного рангу/сполучення/синонімії у вже раніше існувавшому вигляді.

sensu – у розумінні кого-небудь. Наприклад, *Aus bus sensu* Ivanov – *Aus bus* у розумінні Іванова.

sensu lato – у широкому розумінні.

sensu stricto – у вузькому розумінні. Використовується в сполученні з назвою номінального таксона при розумінні його в якості підлеглого номінативного таксону. Наприклад, якщо род *Zelotes*, що включає 5 підродів (*Camillina, Drassyllus, Trachyzelotes, Urozelotes, Zelotes*), був розбитий на роди *Camillina, Drassyllus, Trachyzelotes, Urozelotes, Zelotes*, то тоді род *Zelotes* можна розуміти в широкому сенсі (як раніше, ніж його було розділено на роди) – *Zelotes sensu lato*, і у вузькому сенсі (після поділу на роди) – *Zelotes sensu stricto*.

sic! – так, саме так! Цим словом відзначають, що в цитованій роботі подано саме такий, неправильний, напис назви. Наприклад, *Muska* (*sic!*) *domestica*. Іноді з тою самою метою використовують просто знак оклику.

spp. = *species* (множина) – види. *Musca spp.* – види роду *Musca*. Подвоєння останньої приголосної використовується й в інших випадках для позначення множини. Наприклад, *synn. n.* – нові синоніми.

species inquirenda – вид, ідентичність якого сумнівна та потребує подальшого дослідження. Таке позначення зустрічається у фауністичних каталогах.

stat. = status – таксономічний ранг.

stat. n. = status novus – новий статус. Вживається при зміні таксономічного рангу. Наприклад, *Amaurobius strandi* Charitonov, 1937 stat. n.

syn. = synonymum – синонім.

syn. n. = synonymum novum – новий синонім. Щоб уникнути плутанини цю формулу завжди ставлять після молодшого синоніма й ніколи – після старшого.

Крім згаданих позначень іноді користуються також лапками та знаками питання. Наприклад, "*Ozyptila*" *lugubris* (Kroneberg, 1875) – вид, що віднесений до роду *Ozyptila* умовно; *Pterotricha* (?) *trebax* (Thorell, 1875) – вид, що непевно віднесений до роду *Pterotricha*.

Крім того, на латині часто пишуть слова holotypus – голотип, paratypus – паратип, lectotypus – лектотип, paralectotypus – паралектотип, neotypus – неотип, terra typica – типова місцевість.

Принцип фіксації номенклатурних типів.

Номенклатурний тип (або просто "тип") – це екземпляр або таксон, що є еталоном назви. Якщо тип назви позначений, то він вже не може бути змінений ніким, навіть самим автором цієї назви.

Номенклатурні типи відрізняються в таксонах різного рангу:

1). Для назв групи виду (видів і підвидів) номенклатурний тип – типовий екземпляр – це один з колекційних екземплярів. Це лише один єдиний екземпляр, бо тип – це еталон назви. Якби типових екземплярів було б два чи більше, то не можна було б виключити ймовірність, що вони належать до різних видів.

Типовий екземпляр вибирається довільно, але лише один раз.

Якщо в першоописі один екземпляр позначений як типовий, то він називається голотип (holotypus); якщо окрім голотипу згадані ще й інші екземпляри – вони називаються паратипами (paratypi). По МКЗН паратипи не є номенклатурними типами. Але, нерідко вони використовуються практиками як такі!

Якщо першоопис було виконано за кількома екземплярами, серед яких не виділений голотип, то всі ці екземпляри називають сінтипами (syntypi) і всі разом вони є номенклатурним типом. Надалі один із сінтипів може бути позначений як лектотип (lectotypus); тоді всі інші колишні сінтипи автоматично стають паралектотипами (paralectotypi). Якщо номенклатурні типи

(голотип, лектотип, сінтипи або раніше позначений неотип) безповоротно втрачені, а без типового екземпляра не може бути вирішена якась номенклатурна проблема, то позначають неотип (neotypus). Наявність збережених паратипів або паралектотипів саме по собі не перешкоджає позначенню неотипа. Неотипом звичайно обирають екземпляр зі збережених паратипів або паралектотипів або з топотипів (екземплярів, зібраних у типовій місцевості).

Власно номенклатурним типом видової (і підвидової) назви є голотип, лектотип, неотип, але не паратипи і не паралектотипи!

2). Для назв таксонів родової групи (родів та підродів) номенклатурний тип – це типовий вид. У старій літературі типовий вид називали "генотип".

Типовий вид роду повинен бути зазначений в першоописі роду, а якщо це не було зроблено спочатку – в одній з наступних публікацій. Для позначення типового виду діє принцип пріоритету.

3). Для назв групи родини (надродини, родини, підродини, тріби, підтріби) номенклатурний тип – типовий род.

Назви таксонів групи родини утворюються з назви типового роду шляхом зміни її закінчення (тріба – -ini, підродина – -inae, родина – -idae, надродина – -oidea).

В однієї назви може бути лише один тип. Однак один таксон може включати багато типів – рівно стільки, скільки в цього таксона є придатних, але не обов'язково валідних назв (синонімів, омонімів).

Тип – це екземпляр або таксон (вид або род), тобто матеріальний об'єкт, а не назва цього об'єкта. Тому, якщо типовий вид роду змінив назву (через синонімію або омонімію), то цей вид як і раніше залишається типовим видом роду.

Тип можна порівняти зі цвяхом, яким прибито назву до таксона. Обсяг таксона може розтягатися або стискатися. До таксона, що має назву, можна внести додаткові види (роди) або з нього можна вилучити всі види (роди), окрім типового. При цьому назва таксона залишається незмінною – вона закріплена типом. Те саме стосується також таксонів видової групи. Якщо з'ясується, що під однією назвою фігурує кілька різних видів, то стару назву зберігають за видом, до якого відноситься типовий екземпляр. У зв'язку із цим часто доводиться передосліджувати типові екземпляри.

Історія появи принципу фіксації номенклатурних типів у зоологічній номенклатурі.

Лінней та його сучасники вважали типовими всі екземпляри, які відповідали їх уявленням про таксон. Лінней не вагаючись заміняв у своїй колекції екземпляри, які ми зараз назвали б "типовими екземплярами", на "ще кращі". Тобто назва фіксувалася не типом, а шляхом виключення "не типових" екземплярів. Тому жодне таксономічне рішення не можна засновувати на вивченні "ліннеєвського типу". Такого не існує! Якщо старий опис і автентичний екземпляр не відповідають один одному, то перевага віддається опису.

Кодекс 1901 року не містив ніяких вказівок щодо типів.

Кодекс 1907 року містив положення про типи родів. Ще пізніше з'явилися положення про типи видів.

Іноді пропонується скасувати використання типових екземплярів у біологічній систематиці (Papp, 1988), замінивши їх файними описами, малюнками, фотографіями. Це було б жахливою помилкою. Наприклад, кодекс стратиграфічної номенклатури дозволяє вибрати типовим розрізом не обов'язково той, за яким був вперше описаний даний інтервал часу, а найповніший розріз, що найкраще зберігся. В результаті стратиграфічна номенклатура дуже заплутана. Для деяких проміжків часу існує декілька типових розрізів; а пізніше з'ясовується, що вони відповідають різним періодам.

Таким чином, практичні труднощі в роботі з типовими екземплярами – це плата за порівняно стабільний стан зоологічної номенклатури.

Позначення типових екземплярів.

Відомості про типовий екземпляр для номенклатури – найважливіша інформація, що друкується при поіменуванні нового виду.

Типовий екземпляр має бути максимально корисний для розпізнавання таксона, для якого створена назва. Виходячи з цього й визначають, зробити типовим екземпляром самця або самку, або личинку, або іншу стадію життєвого циклу виду.

Типові екземпляри повинні розглядатися як загальнонаукове надбання. Це найкоштовніша частина будь-якої колекції. Виходячи

з цього вирішуються питання, щодо їхнього зберігання та пересилання.

У першоописі мають бути чітко зазначені такі відомості про типовий екземпляр:

- 1) точне місце й дата збору (якщо можливо);
- 2) стать (якщо можливо);
- 3) стадія розвитку чи життєвого циклу, або вік (якщо можливо);
- 4) хазяїн та локалізація (для паразитів);
- 5) прізвище збирача (якщо можливо);
- 6) колекція, у якій зберігається типовий екземпляр, та його номер (якщо є);
- 7) висота над рівнем моря або глибина, де був спійманий (якщо можливо);
- 8) геологічний пласт (для копалін).

Існують практичні (неписані) правила поведінки з типовими екземплярами:

1). Позначення й фіксація типу мають бути завершені до опублікування роботи. Це необхідно щоб уникнути ситуації, коли робота надрукована, а тип на той час вже втрачений.

2). Позначення того, який саме екземпляр є типом, і місце його зберігання повинні бути ясними та не двозначними.

3). Типові екземпляри ще не описаних видів не повинні поширюватися до виходу з друку роботи з їхнім описом.

4). Етикетки не можна міняти або вилучати. Це правило загальне і стосується будь-яких етикеток та екземплярів, але його дотримання особливо важливо стосовно типових екземплярів.

5). Фіксацію типів для видів "старих авторів" повинен робити лише перший ревізуючий. Через те, що раніше типи не виділялись, треба особливо обережно поводитись з екземплярами, з якими працювали відомі таксономісти, бо будь-який з них може бути типом! Багато типів було загублено через те, що молоді фахівці (початківці) міняли чи переписували етикетки, та ще й ставили свої визначення замість оригінальних!

Типова місцевість (type locality, terra typica, locus typicus).

Типова місцевість – це місце, де був добутий типовий екземпляр. Якщо є синтими, і лектотип не був позначений, то типова місцевість – це всі місцезнаходження всіх синтипів.

Топотипи – це екземпляри, зібрані в типовій місцевості.

При з'ясуванні й уточненні типової місцевості беруть до уваги:

- 1) дані, опубліковані в першоописі;
- 2) замітки, щоденники або особисті повідомлення збирача;
- 3) місце, де був добутий лектотип або неотип.

Обмеження типової місцевості. Багато нових видів були описані з "Tauria", "Rossica meridionalis" і тому подібних дуже широких місцевостей. Перший що ревізує має право позначити більше вузьку типову місцевість (якщо етикетки типових екземплярів цьому не суперечать). Наприклад, типову місцевість "Tauria" можна звзвати до "Кримський Державний Природний Заповідник, кордон Буковського, буковий ліс, 900 м н.р.м."

Виправлення невірної позначеної типової місцевості робиться у двох випадках:

- 1) якщо є незаперечні докази в щоденниках збирача або в етикетках;
- 2) якщо в "типовій місцевості" не зустрічається даний таксон.

При позначенні лектотипа або неотипа типовою місцевістю автоматично стає те місце, звідки він походить.

Принцип координації.

Принцип координації полягає в тому, що при зміні рангу таксона (з видової чи родової групи або з групи родини) його назва залишається тою самою, з тим же авторством і датою. Прізвище автора, який змінив ранг таксону всередині групи та рік цієї зміни рангу в назві не відбиваються.

Координація в кожній із груп (у групах родини, роду та виду) окрема від координації в інших групах.

I. Принцип координації у видовій групі. Назва, придатна в якості видової, автоматично є придатною також в якості підвидової з тим самим авторством і датою. І навпаки, придатна підвидова назва є одночасно придатною і в якості видової з тим же авторством і датою. Наприклад, коли з'ясувалося, що підвид *Amaurobius pallidus strandi* Charitonov, 1937 є самостійним видом, він став називатися *Amaurobius strandi* Charitonov, 1937. Обоє номінальні таксони (вид та підвид) мають один той самий типовий екземпляр.

II. Принцип координації в родовій групі. Родова назва автоматично є придатною в якості підродової, а підродова – в якості родової. В обох випадках при зміні рангу зберігається первісне авторство й дата.

В наслідок цього, якщо род поділено на підроди, то один з підродів неминуче має ту ж саму назву, що й род. Такий підрод називається номінативним. Наприклад, якщо род *Heptagenia* Walsh, 1863 з типовим видом *H. flavescens* ділиться на підроди, то підрод, що включає *H. flavescens*, буде називатися *Heptagenia* Walsh, 1863 (хоча Валш в 1863 році підродів не виділяв). Якщо підроду привласнюється ранг роду, то його назва (а також автор і рік опублікування цієї назви) не міняються. Обоє номінальні таксони (род і підрод) мають один і той самий типовий вид.

III. Принцип координації в групі родини. Назва, встановлена для таксона будь-якого рангу в групі родини, вважається одночасно встановленою для номінальних таксонів всіх інших рангів у групі родини. Назви ці мають однакове авторство й дату в будь-якому ранзі.

Всі ці таксони мають той самий типовий род, і їхні назви утворюються від основи назви типового роду шляхом відповідної зміни суфікса й закінчення. Таким чином, назви таксонів групи родини типізовані, тобто створені від назви типового роду, і уніфіковані, тобто їхні закінчення ідентичні у всіх назв одного рангу й різні в назв різних рангів (надродина – -oidea; родина – -idae; підродина – -inae; триба – -ini). До 1900 року стандартні закінчення не були обов'язковими.

Наприклад, назва родини метеликів Hesperidae (у написанні Hesperides) з типовим родом *Hesperia* Fabricius була встановлена Латрейлем (Latreille, 1809). Згідно МКЗН вважається, що Латрейль одночасно з назвою родини встановив також координовані назви надродина Hesperioidea Latreille, 1809 і підродина Hesperinae Latreille, 1809, хоча насправді таку назву надродина вперше вжили Комстоки (Comstock et Comstock, 1904), а підродина – Вотсон (Watson, 1893).

Приклад вирішення проблеми, як повинна називатися родина, якщо в її межах існують дві різні назви групи родини, показаний у таблиці 8.

Таблиця 8.

Приклад вирішення проблеми, як повинна називатися родина, якщо в її межах існують дві різні назви групи родини.

Група роду	<i>Heptagenia</i> Walsh, 1863	<i>Ecdyonurus</i> Eaton, 1858
Група родини	subfam. Heptageniinae Needham, 1901	fam. Ecdyonuridae Ulmer, 1920
Результат	Родина повинна називатися Heptageniidae Needham, 1901 (за принципом пріоритету), хоча сам Нідхем не вважав таксон, що він виділив, родиною і не вживав слово "Heptageniidae".	

Принцип координації в групі родини призводить до того, що назва одного з підлеглих таксонів завжди створена від тієї ж родової назви, що й назва вищестоячого таксона. Наприклад, надродина Heptagenioidea Needham, 1901 включає (поряд з іншими таксонами групи родини) родину Heptageniidae Needham, 1901, підродину Heptageniinae Needham, 1901 і трибу Heptageniini Needham, 1901.

В цей же час, координація між групами роду й родини відсутня. Тому в родині зовсім не обов'язково зараз є род з тією назвою, від якої колись була утворена назва родини.

Автор, що пропонує новий таксон рангу родини, має волю вибрати род, що він вважає центральним і найбільш типовим, в якості типового роду нової родини. Старшинство назв родів при цьому не важливо. Назва таксону групи родини утвориться від назви типового роду додаванням закінчення (і авторства з роком). Якщо після цього назву типового роду буде змінено, то це не вплине на назву групи родини.

Наприклад, якийсь род має валідну назву *Ephoron* Williamson, 1802, від якої утворена назва родини Ephoronidae Travel, 1935; і молодший синонім *Polytarcys* Eaton, 1868, від якого утворена назва триби Polytarcyini Banks, 1900. Тоді валідною назвою родини, що має типовий род *Ephoron* Williamson, 1802, буде Polytarcyidae Banks, 1900.

Правила про окрему координацію назв у групі родини були введені лише з 1961 року. Тому в літературі існує чимало назв групи родини, що суперечать нині діючому МКЗН.

Синоніми.

Синоніми – це різні придатні назви, що їх має один той самий таксон.

Залежно від того, які з назв-синонімів були створені раніше або пізніше, розрізняють старші й молодші синоніми.

Таблиця 9.

Молодші й старші синоніми.

Синоніми	
старші	молодші
Валідні, відповідно до принципу пріоритету.	Невалідні, відповідно до принципу пріоритету.
Це та сама єдина назва таксона, що валідна.	Це назви таксона, які не вживаються, але й не вилучаються з номенклатури (тобто, залишаються придатними). Вони можуть стати валідними у випадку омонімії, при зміні класифікації.

Наприклад, якщо порівняння голотипів *Tegenaria lapicidinarum* Spassky, 1934 та *T. spasskyi* Guryanova, 1991 показало, що вони належать до одного таксономічного виду, то вид цей буде іменуватися *Tegenaria lapicidinarum* Spassky, 1934, а назва *T. spasskyi* Guryanova, 1991 є молодшим суб'єктивним синонімом. Хоч назва *T. spasskyi* вживатися не буде, проте, більше не можна жоден з інших видів роду *Tegenaria* назвати *T. spasskyi*.

Залежно від того, чи мають синоніми загальний або різні номенклатурні типи, розрізняють об'єктивні й суб'єктивні синоніми.

Таблиця 10.

Об'єктивні та суб'єктивні синоніми.

Синоніми	
об'єктивні	суб'єктивні
Це різні назви того самого таксона. Вони мають той самий типовий екземпляр (якщо вид був перейменований) або номенклатурні типи, які самі є об'єктивними синонімами (типові види або роди).	Це назви одного рангу, номенклатурні типи яких різні, але віднесені даним систематиком до того самого таксону. Наприклад, "об'єднувач" родів може вважати синонімами ті родові назви, які "подрібнювач" вважає валідними.

Омоніми.

Омоніми – це однакові назви, що віднесені до різних таксонів. Так само, як і синоніми, омоніми за часом створення можуть бути старшими й молодшими. Молодші омоніми називаються преокупованими назвами (*nomen praecuratum*). Їх замінюють новими назвами, які так і називаються – *nomen novum*.

Розрізняють омонімію у видовий й у родовій групі:

1. Омонімія у видовій групі. Назви виду не повинні повторюватися в межах одного роду (тобто в сполученні з тією ж самою родовою назвою).

Таблиця 11.

Первинна й вторинна омонімія.

Омонімія у видовій групі	
первинна	вторинна
Виникає, коли дві однакові видові назви були спочатку встановлені в сполученні з тією самою родовою назвою.	Виникає, коли однакові видові назви були встановлені в складі різних родів, але згодом опубліковані в сполученні з тією самою родовою назвою в наслідок зміни класифікації.
Молодші первинні омоніми перейменовуються без можливості зворотнього перейменування.	Молодші вторинні омоніми перейменовуються зворотньо.*

* Назва видової групи, відкинута після 1960 року через вторинну омонімію, має бути відновлена як валідна автором, що вважає, нібито ці два таксони видової групи не входять до складу одного роду. Наприклад, *Aus niger* Smith, 1950 після 1960 р. був перенесений до роду *Bus*, став молодшим вторинним омонімом для *Bus niger* Dupont, 1940 і тому був перейменований в *Bus ater* Jones, 1970. Однак автор, вважаючи, що два ці види не входять до складу того самого роду, повинен відновити назву *niger* Smith, 1950 в якості валідної назви, а *ater* Jones, 1970 буде тоді його молодшим об'єктивним омонімом.

2. Омонімія в родовій групі. Назви родів (підродів) не повинні повторюватися у всій зоологічній номенклатурі, але можуть збігатися з назвами в ботанічній і бактеріологічній номенклатурах. Наприклад, родові назви *Noctua* Linnaeus, 1758 (Lepidoptera) і *Noctua* Gmelin, 1771 (Aves) є омонімами.

Якщо назви родової групи відрізняються хоча б однією буквою, то ці назви не є омонімами. Наприклад, *Microchaetina* Wulp, 1891 й *Microchaetona* Townsend, 1919 (обоє Diptera).

Перш ніж запропонувати нову назву замість преокупованої, варто впевнитися в тому, що:

1) Не існує іншої придатної назви для цього виду або роду. В якості валідної назви замість преокупованої можуть бути використані молодші синоніми (придатні й потенційно валідні). Якщо такі назви є, то використовується старша з них.

2) Автора преокупованої назви вже немає живим. Якщо автор живий, то треба повідомити його про свої наміри замінити створену їм назву й надати час опублікувати назву, що заміщає (звичайно не менше року). Якщо ні, то назву, що заміщає, звичайно дають на честь автора преокупованої назви (правило доброго тону).

3) Пропонувати назву, що заміщає, доцільно. Якщо тип преокупованої назви втрачений або преокупована назва позначена як *nomen dubium*, то краще просто описати таксон як новий і з'єднати його назву з номенклатурним типом. В іншому випадку номенклатурний тип (і типова місцевість) нової назви стають такими ж, які були у преокупованої назви (тобто ніякі).

Нова назва повинна бути запропонована у формі, рекомендованій МКЗН: вона має задовольняти вимогам до написання, до опублікування, повинна бути супроводжена описом та діагнозом або посиланням на опубліковані опис і діагноз таксона

із преокупованою назвою. Нова назва має бути позначена в публікації як *nomen novum*.

Принцип пріоритету.

Принцип пріоритету полягає в тому, що з декількох конкуруючих придатних синонімів або омонімів у якості валідного вибирається більш ранній.

Обмеження принципу пріоритету: 1758 рік (вихідний пункт зоологічної номенклатури).

Авторство: у назв обов'язково повинні бути автори, тому що зараз анонімні назви заборонені (до них неможливо застосувати принцип пріоритету).

Мета принципу пріоритету – забезпечити стабільність назв. Принцип пріоритету допомагає:

- 1). Відбити бажання вигадувати нові назви.
- 2). Прийти до єдиної думки, яка назва єдина валідна серед декількох придатних синонімів або омонімів. Навіть якщо дві назви надруковані з розбіжністю в один день, те одна з них – безперечно старша.

Недолік принципу пріоритету: Валідною вважається сама старша назва. Але чим старіша назва, тим важче зрозуміти, до якого таксону вона відноситься. Тому доводиться передосліджувати типи. Навпаки, чим пізніше описаний таксон, тим повніше його опис (за умови, що він робився сумлінно).

Виключення з принципу пріоритету: Якщо ретельне дотримання принципу пріоритету порушує стабільність номенклатури або не є можливим, то приймається окреме рішення Міжнародної комісії із зоологічної номенклатури.

Історія принципу пріоритету.

В 1753 році Лінней звів пріоритет у принцип: "Якщо родова назва годиться, то неприпустимо міняти її на іншу, нехай навіть інша більш влучна". Однак сам же Лінней вважав, що багато назв "не годяться" і постійно їх міняв. В 1754 році один з колег писав йому: "Але мій дорогий друже, ми, хто пишається Вами, дуже боїмося, як би Ви не внесли плутанину до прекрасної науки ботаніки, змінюючи файні назви".

Останнє, 12-те, видання "Systema Naturae" (1766-1777) приблизно півсторіччя вважалося головним довідником із

зоологічної номенклатури, що й забезпечувало її стабільність. Тому в цей період стабільність номенклатури була добре забезпечена без залучення принципу пріоритету.

Згодом авторитет Ліннея зменшувався, а кількість систематиків збільшувалася. До того ж Наполеонівські війни порушили зв'язок між зоологами різних країн. В результаті ті самі тварини отримували різні назви. Крім того, знову стали змінювати назви, якщо вони не відповідали латинській або грецькій граматиці або не давали точного опису. Наприклад, змінювали *viridis* (зелена) на *caeruleus* (блакитна).

"Кодекс Стрікленда" в 1842 році заборонив заміну назви з особистих, естетичних, наукових чи інших причин. Проблема полягала в тому, що дотримуватись вимог цього кодексу було зовсім не обов'язково.

Пізніше був взятий на озброєння пріоритет опублікування. В результаті, замість того, щоб вивчати тварин, зоологи поринули в бібліографічну археологію та стали вишукувати все старіші синоніми, омоніми, раніше встановлені типи родів і помилково обрані типові екземпляри. Тому принцип пріоритету опублікування викликав у систематиків невдоволення: "В інших науках робота людей некомпетентних просто ігнорується, в таксономії ж, завдяки закону пріоритету, вона увічніюється". В результаті в 1911-1913 роках було прийнято першість стабільності номенклатури над пріоритетом. Принцип пріоритету був обмежений 1758 роком.

З 2000 р. МКЗН надає авторові право 1) не заміщати загальноживану назву (тобто таку, яка використана в роботах не менш, ніж 10 авторів в 25 публікаціях за 50 років) його старшим синонімом, яким не користувалися з 1899 року; і 2) зберігати назву в переважному вживанні, навіть якщо вона не відповідає первісному написанню.

Принцип дійсності.

Принцип дійсності полягає в тому, що номенклатурні рішення завжди приймаються, виходячи з ситуації, що існує саме зараз, а не з тієї, що була колись у минулому.

Наприклад, ткачик *Ploceus superciliosus*, якого описав Кречмар в 1827 році, перенесений до роду *Plocepasser*, а *Hyphantornis superciliosus*, описаний Шеллі в 1873 році, – до роду *Ploceus*. Таким чином, два види з однаковою назвою *superciliosus*

входили до складу одного роду *Ploceus*, але не одночасно. Зараз вони входять до складу різних родів. Тому видова назва *superciliosus* валідна в обох родах.

Об'єднані й роз'єднані таксони.

Таксону, створеному злиттям двох чи більше таксонів, дається найстаріша з валідних назв таксонів, що ввійшли до нього. Наприклад, назва роду, що об'єднав роди *Aus* Ivanov, 1900; *Bus* Petrov, 1920 та *Cus* Sidorov, 1910 – це *Aus* Ivanov, 1900.

Якщо таксон розділяється, то його валідна назва має бути збережена за тим таксоном, що містить номенклатурний тип вихідного таксону. Іноді через невиконання цього правила плодяться синоніми. Наприклад, в 1938 році Тінеман розбив вид турбеллярій *Planaria alpina*, описаний із Скандинавії та з Альп, на два види: *P. septemtrionalis* (у Скандинавії) і *P. meridionalis* (в Альпах). Одна із цих назв – молодший синонім для назви *P. alpina*. Правильним було б обмежити типову місцевість виду *Planaria alpina* однією з цих областей (за правом першого ревізуючого), а другий вид описати як новий.

Права першого ревізуючого.

Перший ревізуючий – це людина, яка вперше передивляється таксон, описаний раніше, або яка вперше виявила синонімію або омонімію. Перший ревізуючий може сприяти збереженню стабільності номенклатури таким чином:

1). У випадку одночасного опублікування назв перший що ревізує може вибрати в якості валідної будь-яку, але краще ту, що краще відома, а не ту, що згадана кількома рядками раніше. Наприклад, назви *Strix scandiaca* й *S. nyctea* (Aves) були одночасно опубліковані Ліннеєм (Linnaeus, 1758) і розглядаються як суб'єктивні синоніми. Леннберг (Lonnberg, 1931), як перший ревізуючий, віддав перевагу назві *Strix scandiaca*. Тому валідна назва полярної сови саме *Strix scandiaca* (Linnaeus, 1758), а не *S. nyctea* (Linnaeus, 1758).

2). Якщо в роботі, де опублікована нова назва, вона має кілька варіантів написання, то перший ревізуючий може зберегти будь-який, але краще віддати перевагу найбільш уживаному варіанту.

3). Якщо в роботі, опублікованої до 1931 року, описаний новий род без фіксації типового виду, то перший ревізуючий може вибрати типовий вид.

4). Якщо серед сінтипів видової назви є представники різних видів, то перший ревізуючий може вибрати в якості лектотипа

- або екземпляр, що відноситься до того ж виду, до якого назва звичайно й вживалася,

- або екземпляр виду, для якого існує старший синонім (щоб видова назва одразу ж пішла в синонімію).

5). Позначити або звузити типову місцевість.

Назви вищих таксонів.

Вищими таксонами називають таксони рангом вище, ніж надродина. Для утворення й написання назв вищих таксонів загальноприйнятих твердих правил не існує. Для різних груп тварин склалися різні традиції.

Наприклад, номенклатурна комісія CIDA (Міжнародний центр арахнологічної інформації) на XIII Міжнародному арахнологічному конгресі в Женеві (Швейцарія) у вересні 1995 року запропонувала стабілізувати назви рядів павукоподібних "відповідно до існуючого вживання". Для ряду Павуків затвердили назву *Araneae* (за Ліннеєм), а не *Aranei* (за Клерком). В результаті тепер більшість західних авторів пише *Araneae*, а "радянських" – *Aranei*.

До назв вищих таксонів не застосовується фіксація номенклатурного типу.

До назв вищих таксонів принцип координації не використовується або використовується, хто як собі уявляє. Тобто чітких правил немає.

Не використовуються однакові закінчення. Наприклад, ряди комах називаються *Coleoptera*, *Hemiptera*, *Lepidoptera*, *Neuroptera*, *Hymenoptera*, *Diptera*; ссавців – *Rodentia*, *Carnivora*, *Insectivora*, *Primates*; птахів – *Impennes*, *Tubinares*, *Oscines*.

Для хордових і молюсків впроваджуються назви типізовані (тобто утворені від родової назви) і уніфіковані (тобто такі, що мають стандартне закінчення). В якості стандартних закінчень використовується *-iformii* для надрядів, *-iformes* для рядів, *-oidei* для підрядів, *-oinei* для інфрарядів, *-iodes* для класів, *-iones* для

підкласів. Були запропоновані й інші варіанти уніфікації закінчень назв для вищих таксонів, але вони не є загально визнаними.

Проте є загальні принципи утворення назв таксонів вищих рангів:

1. Це одне слово в множині.
2. Ці назви намагаються не змінювати.
3. При поділі вищого таксона первісну назву залишають за більш типовою або більш численною групою, а нові назви одержують групи, що відокремилися. Звичайно відомо, що вважати центральним (типовим) компонентом вищого таксона, а що – маргінальними групами.

Міжнародна комісія із зоологічної номенклатури (далі – "Комісія").

Комісія – офіційний автор кодексу.

Якщо буквальне застосування Кодексу веде до явного порушення стабільності зоологічної номенклатури, то в кожному конкретному випадку Комісія може застосувати свої надзвичайні повноваження й прийняти рішення, що суперечить Кодексу, але стабілізує номенклатуру. Комісія правочинна призупинити дію будь-яких положень Кодексу. Наприклад, Комісія може:

1. "Повністю вилучити" старший омонім, тобто вилучити його стосовно принципу пріоритету і стосовно омонімії, для того, щоб молодший омонім вживався в якості валідної назви.
2. "Частково вилучити" старший синонім, тобто вилучити його тільки стосовно до принципу пріоритету, але не до принципу омонімії. Тоді в якості валідної назви буде використовуватися молодший синонім.
3. Приписати назві певне авторство й дату.
4. Узаконити позначення номенклатурного типу, яке суперечить МКЗН.

Кожен зоолог може подати на розгляд Комісії випадки та проблеми (після їх обговорення з колегами та збору інформації). Процедура подання питань на розгляд Комісії, винесення рішень та їхньої публікації в подробицях описана в МКЗН.

На рішення Комісії не поширюється закон прецеденту. Тобто, якщо Комісія в одному випадку прийняла певне рішення, то із цього зовсім не витікає, що в аналогічному випадку рішення буде аналогічним.

Правила професійної етики.

Кожен зоолог має знати правила професійної етики, щоб не порушувати звичаї і не втратити повагу колег:

1. Не публікувати нову назву для таксона, що вже виділений іншим зоологом, який збирається встановити для нього назву. Треба з ним зв'язатися й домовитись; та вважати себе в праві встановити нову назву не раніше, ніж через рік.

2. Не публікувати нову назву для заміщення молодшого омоніма при житті його автора. Треба повідомити цього автора про омонімію й дати йому час (не менш одного року) для публікації назви, що заміщає.

3. Не пропонувати назви, які можуть бути витулмачені як образливі. Але на практиці часто зустрічаються веселі назви, наприклад, *Kikimora palustris* Eskov, 1988 – павучок "потвора болотна".

4. Не слід користуватися нестриманою мовою під час обговорення питань номенклатури. Вони повинні обговорюватися у вічливому та дружньому дусі.

Дотримання цих правил – справа честі кожного зоолога. Комісія не вповноважена займатися розслідуваннями та виносити судження з приводу порушення цих правил. Назва, запропонована з порушенням цих положень, придатна (якщо в іншому відповідає Кодексу).

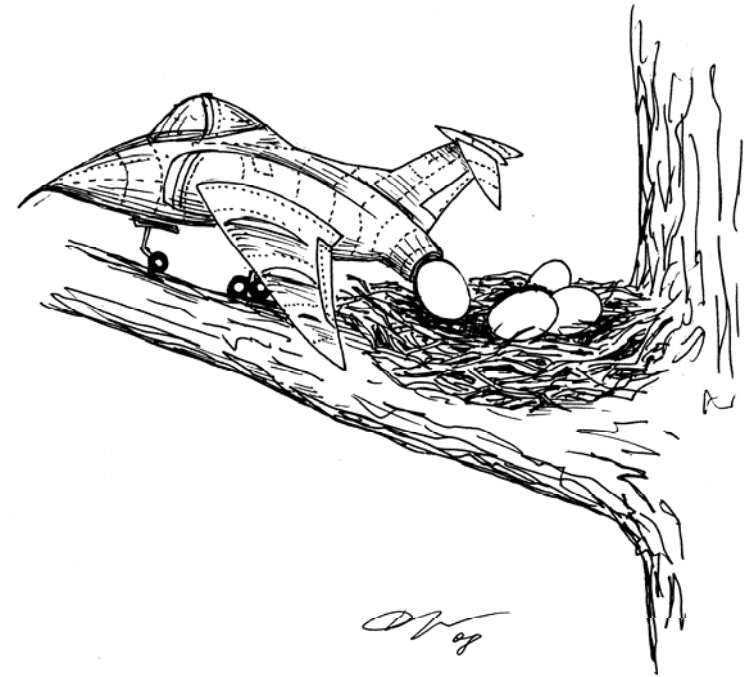
Список придатних назв у зоології.

Зараз є спроби підготувати загальний кодекс біологічної номенклатури "Біокод", що поєднає кодекси зоологічної, ботанічної та бактеріологічної номенклатур. Але ці кодекси дуже відрізняються один від одного. Біокод можна було б зробити, якби в кожній з трьох номенклатур були б прийняті офіційні списки всіх придатних назв.

З 2000 року міжнародні групи фахівців отримали право складати списки існуючих придатних назв для великих таксонів тварин і представляти їх на затвердження Комісії. Назви, що відсутні у відповідному прийнятому списку, будуть автоматично непридатними. Ця робота вже виконана в мікробіології й робиться в ботаніці. Однак у зоології ця ідея, вочевидь, нездійсненна та й недоцільна. Швидше за все, справа обмежиться прийняттям деяких списків, переважно хребетних тварин. Помилки та недогляди в цих

списках можуть стати ґрунтом для суперечок на довгі роки. А по багатьом великим групам тварин навіть немає живих фахівців.

Проте, у МКЗН обговорена процедура подачі та прийняття цих списків.



Частина 2.

ЗАГАЛЬНА СИСТЕМАТИКА (ТАКСОНОМІЯ).

"Наука є відточений та впорядкований здоровий глузд"

Т. Гекслі

Вступ.

"Життя на нашій планеті насамперед характеризується дискретністю: воно представлено дискретними особинами, причому все величезне число цих особин може бути розбите на характерні групи, що в цілому утворюють систему дискретних сукупностей таксонів" (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глозов, 1973). Це доведено даними д.б.н. М.Г. Петрушевської по радіоляріях з повним палеонтологічним літописом; роботами д.б.н. Б.М. Меднікова з геносистематики (подібність ДНК у представників різних класів становить 5-15%, рядів – 25-40%). Тобто, в розноманітності тварин, вочевидь, дійсно існують кордони.

Розмаїтість тварин класифікується з використанням принципів, які впливають зі строгої логіки (здорового глузду), і

знань особливостей їхньої будови, біології, поширення. Тварини в класифікації поєднуються в групи (таксони) за ступенем їхньої подібності. Таксонам привласнюються назви. При цьому ми складаємо поняття про кожну із груп тварин, з'ясовуючи, чим подібні всі об'єкти, об'єднані в одну групу, і чим вони відрізняються від представників інших груп. У підсумку ми описуємо розмаїтість тварин у вигляді класифікації.

Систематика – найстаріша із зоологічних дисциплін. До початку XIX сторіччя вся зоологія являла собою систематику в комплексі з фауністикою, що невіддільна від систематики й зараз. Але загальна систематика (таксономія) дотепер ще не оформилася в самостійну науку про класифікування тварин. Те, що зараз звичайно називають систематикою – це виклад існуючої класифікації тварин (курс зоології хребетних та безхребетних), а не загальне вчення про систему.

Зоологічна систематика повинна вирішити два головні завдання:

1. Практичне – знайти спосіб якнайшвидшого визначення будь-якої тварини.

2. Теоретичне – знайти закон, за яким влаштована розмаїтість тварин і побудувати природну систему, що відбиває цей закон (як, наприклад, періодична система елементів Д.І. Менделєєва в хімії).

Із самого початку й донині (вже не менш 300 років) зоологічна систематика перебуває в стані молодого вируючої науки (на відміну від географії чи ботаніки, наприклад): дотепер описуються нові типи, радикально змінюється класифікація багатьох великих груп, регулярно з'являються нові методи та підходи до побудови класифікації.

Філософія систематики.

"Таксономія – це наука, але її застосування до класифікації потребує від людини великої винахідливості та вигадки – коротше кажучи, мистецтва. У цьому мистецтві є місце для особистого смаку та навіть для слабкостей; але існують також канони, які допомагають будувати класифікації більше вдалі, більше осмислені, більше корисні, ніж інші"

Дж. Сімпсон

Лінней (Linnaeus, 1758) запропонував ієрархічну схему з п'яти категорій: клас, ряд, род, вид і варієтет. Наприклад, люди розташувалися в класифікації К.Ліннея таким чином:

Клас Mammalia

Ряд Primates

Род *Homo*

Види *sapiens, troglodytes*

Варієтети *ferus, americanus, europaeus, afer*

Чому ж Лінней вирішив, що класифікація має бути строго ієрархічною? Адже він не передбачав еволюції, а навпаки, був впевнений, що основні роди були створені богом кілька тисяч років тому. В часи Ліннея сказали б, що природна система класифікації створюється систематиком з метою, щоб збагнути задум Божий про влаштування тварин.

Справа в тому, що Лінней вивчав філософію Аристотеля. Одне з основних положень Аристотеля полягало в тому, що індивідуми (в широкому сенсі, включаючи все – наприклад, столи, стільці та ін., а не тільки біологічні особини) втілюють собою ієрархію видових і родових сутностей. Таким чином, Лінней вважав, що кожна людина втілює собою сутність виду людина, роду *Homo*, ряду приматів, класу ссавців. Тобто усередині сутності виду Людина, як у мотрійці, утримується ієрархія сутностей. Таким чином, ієрархічна форма класифікації, запропонована Ліннеєм, і якою користуються до цього часу, відбиває філософську теорію есенціалізму в аристотелевському формулюванні. В сучасній науці немає підстав для подань про "сутності" та "ідеї". Зараз ми знаємо, що мінливість індивідумів будь-якого виду не може бути відкинута як "несуттєва" мінливість, що виникає через неповний прояв видової сутності. Вивченням індивідуальної мінливості займаються такі галузі біологічної науки як генетика та фенетика.

Коли есенціалізм був відкинтий, ліннеєвська форма біологічної класифікації залишилася без обґрунтування та стала формальністю, позбавленою об'єктивного біологічного змісту. Стало можливим будувати безліч рівнозначних (на вигляд) класифікацій.

Пізніше в біологію ввійшло подання про історичний розвиток усього різноманіття тварин. Ж. Кюв'є (1769-1832) заснував науку палеонтологію й неспростовними фактами довів, що тваринне населення Землі неодноразово радикально мінялося в минулі часи. Пояснення цієї зміни населення дала еволюційна теорія. З часу

публікації "Походження видів" Ч. Дарвіна (1859) ця теорія стала керівною при дослідженні тварин. Зараз жоден натураліст не сумнівається в основних положеннях трансформізму: світ тварин розвивається та змінюється, і сучасні тварини – нащадки організмів минулих геологічних епох. Виникло нове філософське обґрунтування для ліннеєвської форми класифікації: ієрархічна система об'єктивно відбиває філогенетичні стосунки між видами організмів.

Звичайно передбачається, що 1) всі важливі подібності між організмами обумовлені винятково спільністю їхнього походження та є успадкованими від загального предка й 2) всі подібності, придбані незалежно – несуттєві, і їх легко відрізнити від подібностей, обумовлених спорідненістю. З таких подань випливає, що класифікація повинна однозначно відповідати філогенії.

Існують, однак, і інші подання: 1) зовсім не всі важливі подібності між організмами обумовлені винятково спільністю їхнього походження та успадковані від загального предка; багато які з подібностей обумовлені конвергенцією й, особливо, паралелізмами в еволюції; 2) подібності, придбані незалежно, буває дуже важко або навіть неможливо відрізнити від подібностей, обумовлених спорідненістю. Класифікація будується на підставі даних порівняльних дисциплін (морфології, анатомії, фізіології, ембріології, екології, етології, біохімії). Філогенія дає історичне пояснення існуючої класифікації, ґрунтуючись на даних палеонтології та зоогеографії. Через те, що закони еволюції відомі ще недостатньо, а палеонтологічний матеріал неповний, філогенетичні висновки часто є гіпотетичними. Як писав С.В. Мейєн: *"У світлі останніх даних палеонтології розкидне філогенетичне древо, у коріннях якого перебувають найпростіші, а на кінцях гілок – ссавці з людиною на чолі, залишається надбанням лише популярних книжок. При строгому підході від такого дерева залишиться лише купа гілок, на яких сидять фахівці й подовгу намагаються приладити одну гілку до іншої. Якщо кінцеві гілочки ще іноді вдається з'єднати одну з одною, то про зв'язки великих стовбурів поки більше суперечок, ніж достовірних відомостей"*. Навпаки, класифікація ґрунтується на об'єктивних чітко сформульованих подібностях і розбіжностях.

Протягом останніх років 50 у систематиці сформувалися 4 могутні течії:

1. Традиційна, або еволюційна систематика. Це гібрид "ліннеєвської" систематики із синтетичною теорією еволюції. Основні постулати: природна система повинна прямо відбивати філогенію; чим ознака філогенетично давніша, тим вона вагоміша для класифікації; об'єктивно існують лише види та підвиди, всі інші таксони – чиста умовність; ранг таксона визначається ступенем його відмінності від інших таксонів і внутрішньою гомогенністю. Відомі представники: орнітолог Е. Майр, палеонтолог Дж. Сімпсон. В рамках цього напрямку працює багато систематиків-практиків.

2. Кладистика (філогенетична систематика) В. Хенніга. Основні постулати: природна система повинна прямо відбивати філогенію; похідні ознаки більш вагомі для побудови класифікації, чим вихідні; побудова системи може бути строго формалізована (наприклад, вважається, що з 1 виду виникає завжди 2 нові види, а не 1, чи 3); ранг таксона визначається винятково його геологічним віком. Основоположник – ентомолог Віллі Хенніг. В рамках цього напрямку працює більшість західних систематиків (Західна Європа й, особливо, США та Канада), а також всі, хто займаються геносистематикою.

3. Нумерична таксономія (фенетична систематика). Основні постулати: природної системи немає – може бути багато рівноцінних варіантів класифікації; всі ознаки абсолютно рівноцінні; класифікація будується за допомогою статистичної обробки розподілу ознак по таксонах, кількості подібностей і розходжень між таксонами; ранг таксона визначається ступенем його відмінностей від сусідніх таксонів. Серед систематиків-практиків послідовників цього напрямку небагато.

4. Типологія. Основні постулати: природна система існує, вона може бути пояснена морфологічними закономірностями та законом гомологічних рядів М.І. Вавілова; класифікація повинна відбивати не гіпотетичні шляхи еволюції, а подібності та відмінності; різні ознаки мають різну вагу й повинні використовуватись для розмежування таксонів різних рангів; об'єктивно існують не лише види та підвиди, але й таксони більш високих рангів. Типологія ґрунтується на ідеях Л.С. Берга, М.В. Беклемішева, О.О. Любіцева. Представники цього напрямку: колеоптеролог Г.Ю. Любарський, палеоботанік С.В. Мейєн,

арахнолог К.Г. Михайлов. У рамках цього напрямку працює чимало вітчизняних систематиків.

В наш час нумеричні методи, після періоду їхнього бурхливого розвитку, майже цілком відкинуті в "чистому" вигляді, але використовуються як допоміжні методи в кладистиці. Кладистика розвивається на Заході, і стала там "правлячою ідеологією". Спостерігається об'єднання типології з еволюційною систематикою та їхнє протистояння кладистиці. Між прихильниками різних напрямків відбувається дискусія з перемінним успіхом, з революціями та переворотами у класифікації. Класифікація тварин досі геть не розвалилася лише через консервативність більшості систематиків. У кожному з напрямків є цікаві методи та підходи, які можна використовувати в практичній роботі.

Таксономічний аналіз.

Таксономічний аналіз – це аналіз розподілу ознак між таксонами, на підставі якого таксони групуються в надтаксони – тобто, це аналіз таксонів і їх визначних ознак.

I. Перший етап аналізу – складання таблиці таксон/ознака:

Таблиця 12.

Таблиця таксонів та ознак.

	Таксони												
	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	І	К	Л	М	Н
Ознаки													
1	Стан ознаки	0	1	1	0	1
2	
3	
4	

Таку таблицю доводиться робити всім практичним систематикам, будь то кладісти, або типологи, або представники інших напрямків.

II. Способи, якими ця таблиця перетворюється в класифікацію, сильно відрізняються в різних школах. Таксони

групуються по двоє чи більше на підставі подібностей і розходжень. Так, ознаки 1, 2, 3, ... можна вважати рівноцінними для побудови класифікації або ж надавати їм різну вагу. Рівноцінні ознаки можна підраховувати та порівнювати кількість загальних ознак та відмінних ознак у різних таксонів. Якщо ознаки вважаються нерівноцінними, то більша вага може надаватися або більш давнім і примітивним, або більш молодим і похідним. Кореляції між ознаками можуть враховуватися або не враховуватися.

III. Угрупуванням таксонів, що вийшли, надається ранг відповідно з традиціями, розгалуженням еволюційних ліній, геологічним віком, співвідношенням між величиною хіатуса і числом представників.

"ЛІННЕСВСЬКА" СИСТЕМАТИКА.

Таксономічний аналіз за Ліннеєм.

В "Філософії ботаніки" Лінней писав, що спочатку він виділяв таксони інтуїтивно, а вже потім оформляв своє переконання в класифікацію, виявляючи природні, істотні та штучні ознаки.

Після складання таблиці таксонів та ознак треба знайти "природну ознаку" – сукупність ознак, що збігаються у всіх підтаксонів (наприклад, у видів всередині роду, у родів всередині родини). Тобто для знаходження природної ознаки роду порівнюються списки ознак різних видів і викреслюються всі ознаки, що не співпадають. Природні ознаки становлять собою опис таксона.

"Найдосвідченіший ботанік, і лише він один, може скласти найкращу природну ознаку, тому що при цьому повинні бути враховані досить численні види; адже всякий вид вимагає виключення якої-небудь зайвої особливості. Природна ознака виникає з найретельнішого аналізу ... першого виду; всі інші види роду варто порівняти з першим, ... і тільки тоді природна ознака виявиться розробленою".

"Природна ознака включає всі можливі ознаки; служить для будь-якої системи; закладає основу для нових систем; залишається незмінною, навіть коли будуть відкриті численні нові роди. Вона лише виправляється з відкриттям нових видів, а саме шляхом

виключення зайвих особливостей... Природну ознаку повинен тримати в пам'яті кожен ботанік". (Лінней, 1989: 119).

Природна ознака "включає всі можливі стосовні до неї особливості, крім тих, які стосуються найприроднішої будови", тобто самих звичайних і повсюдно розповсюджених ознак, характерних для таксонів більш високих рангів. Наприклад, найприроднішою ознакою будь-якого роду тварин є клітинна будова, будь-якого роду в складі типу хордових – наявність хорди.

Природні ознаки, в свою чергу, містять у собі істотні та штучні ознаки.

"Істотні ознаки такі, що вони здатні в межах природного порядку розмежовувати близько споріднені роди на підставі тієї або іншої особливості". Істотна ознака служить для розрізнення таксонів у природній системі. "Істотна родова ознака за допомогою єдиної ідеї обмежує род від споріднених родів такого ж природного порядку". Істотні ознаки використовуються для написання диференціального діагнозу.

Штучна ознака "відмежовує род тільки від інших родів такого ж штучного порядку". "Штучний порядок" може являти собою неповний діагностичний ключ видів даної місцевості або попереднє об'єднання таксонів, що не знайшли ще місця в системі. Штучна ознака – замітник істотної ознаки, поки та не знайдена. Саме штучні ознаки звичайно використовуються в регіональних визначниках. Простий приклад: якийсь род містить у собі 100 відомих видів, що їх розрізняють за деталями будови копулятивних апаратів, причому в Криму знаходили дотепер тільки два види з цього роду, і два ці види добре розрізняються розмірами. Тоді в кримському визначнику для розрізнення цих двох видів буде використана штучна ознака – довжина тіла, а не істотна – будова копулятивного апарату.

Істотні та штучні ознаки служать для розмежування родів, а природні – для їхнього опису.

В сучасній таксономії, що веде початок від Ліннея, сукупність природних ознак називається описом. В опис таксона входять лише природні ознаки, але не найприродніші. Тобто в описі таксона не згадуються характеристики вищого, стосовно цього, таксона (надтаксона). Істотна ознака зараз називається діагнозом. Диференціальний діагноз – це порівняння діагнозу даного таксона з

діагнозами близьких до нього таксонів. Штучні ознаки використовуються в визначальних таблицях.

Термін «ключові ознаки» використовується у двох сенсах: 1) ключові, тому що використовуються в ключах, визначниках; 2) ключові, тому що важливі (принципові) для розмежування близьких таксонів.

Багато людей, які користуються ключами у визначниках, вважають що роди (види) відрізняються саме за ознаками, наведеними у визначниках. Важливо розуміти, що таксони відрізняються багато чим: генетикою (хромосоми, ДНК, РНК, тощо), екологією, розповсюдженням, поведінкою, фенологією, і так далі. Але спостерігати легко саме ті ознаки, які даються в ключі (або в ключах використовують ті ознаки, які легко спостерігати).

Якщо в ключі (а ключі частіше за все регіональні) якийсь таксон має унікальну ознаку, це не значить, що інші таксони (які не включені в визначник) її не мають. Унікальні риси (які використовують в ключах) бувають часто рисами-пастками. Побачивши цю рису, далі не намагаються дивитися на інші ознаки. Наприклад, на Україні майже ніхто не визначить павуків родини *Hersiliidae*, тому що за павутиновими бородавками вони виглядають як *Agelenidae*.

Таблиця 13.

Ознаки.

Природні ознаки роду (character naturalis), тобто опис		
Сукупність ознак, що збігаються у всіх членів роду.		
Штучні ознаки (character factitus), тобто ключові ознаки.	Істотні ознаки (character essentialis), тобто діагноз.	Найприродніші ознаки.
Служать для розмежування родів у штучній класифікації (наприклад, у регіональних визначниках).	Риса найбільш властива роду.	Ознаки таксонів більш високого рангу, до яких входить род.

ТРАДИЦІЙНА СИСТЕМАТИКА.

"... хіба мені важливо відкривати невідомі форми життя на нашій власній планеті, ніж наносити на карту зоряного неба нові зірки"

Е. Майр

Для позначення таксонів, ранг яких ще не ясний, використовуються такі нейтральні терміни, як фенон, форма, група.

Фенон – фенотипічно однорідна вибірка особин. Самці та самки можуть належати до різних фенонів; у випадку видів-двійників до одного фенону можуть бути віднесені представники декількох видів.

Термін "**форма**" може застосовуватися, коли невідомо, чи йде мова про вид або підвид, вид або екземпляр, що ухиляється, сезонну варіацію або касту. Термін використовується також, коли мова йде про декілька таксонів різних рангів (наприклад, вид і підвид).

Група – це група видів, що не має статусу підроду; група підвидів.

Поняття виду в зоології.

"Правила завжди нудні, цікавими бувають тільки винятки"

Вид – основна таксономічна категорія в зоологічній систематиці. Це єдина таксономічна категорія, об'єктивно існування якої не піддається сумніву та піддається експериментальній перевірці. Строго загальноприйняте визначення виду дотепер не створено, тому існує абсурдне визначення: "*Вид – це те, що вважає видом файний систематик*".

Жорж Луї Леклерк Бюффон (1707-1788) займався не стільки систематикою, скільки описом біології тварин у природному оточенні. На відміну від Ліннея, він визнавав змінюваність видів. Бюффон визначав вид як "*постійну послідовність подібних одна одній особин, що розмножуються*," і вважав, що види відділені друг від друга межою, яку природа не може переступити.

Надалі видом називали групу особин, подібних більше між собою, ніж з будь-якою особоною з будь-якої іншої групи. Виходить, для того, щоб довідатися, чи маємо ми справу із самостійним видом чи ні, необхідно його порівняти з іншою групою

особин. Якщо порівняння покаже наявність ясно вловимої відмінності (проміжку) – перед нами окремий вид; немає – тоді це не вид, а інша таксономічна одиниця (підвид, варієтет, форма, екоморфа, популяція).

От хрестоматійне (для прихильників синтетичної теорії еволюції) визначення: вид – це сукупність популяцій, що складаються з особин, здатних до схрещування з утворенням плідних нащадків, що населяють певний ареал, що характеризуються загальними ознаками й типами взаємин з навколишнім середовищем та відділені від інших видів практично повною відсутністю гібридних форм.

Однак "*трагедія наукового дослідження полягає у вбивстві прекрасної теорії потворним фактом*" (Т. Гекслі). Відомо багато фактів, що не узгоджуються з таким розумінням виду. Наприклад:

1. Схрещуваність різних видів.

Плідних гібридів дають вовк *Canis lupus* і шакал *Canis aureus*, койот *C. latrans* і шакал *C. aureus*, собака *C. familiaris* і шакал *C. aureus*, собака *C. familiaris* і вовк *C. lupus*. В Америці існують гібридні популяції вовко-койото-собаки. Плідний при розмноженні "у собі" гібрид білого й бурого ведмедів *Ursus arctos* й *Thalassarctos maritimus*. Плідних гібридів дають різні види курей (*Gallus varius*, *G. bankiva*, *G. lafaieti*, *G. sonnerati*, *G. gallus*), голубів, сорокопудів, дубоносів, тетерячих, мартинів, чапель. Для птахів відомі й міжродові гібриди: білолобий гусак *Anser albifrons* і білощока казарка *Branta leucopsis*, галагаз *Tadorna tadorna* і гага *Somateria mollissima*. Плідні гібриди середньої ящірки *Lacerta trilineata* (Кавказ) і зеленої *L. viridis* (Середня й Південна Європа, Мала Азія).

Ще більше відомо гібридів, плідність яких не доведена. По одній з версій, печерний лев – це був гібрид лева й тигра. Добре відомий заєць тумак – гібрид русака й біляка. Гібрид плямистого оленя *Cervus nippon* й ізюбря *C. elaphus* (у випадку, коли ізюбрь відбиває гарем в оленя) називався в китайців "чин-дагуйза", і М.М. Пржевальський вважав його самостійним видом, розповсюдженим в Уссурійському краї.

2 Відсутність самостійного ареалу.

Ч. Дарвін розвив подання про монофілетичне (від одного єдиного предка) і монотопне (в одному єдиному місці) утворення видів. І зараз вважається, що основний тип видоутворення –

аллопатрічний. Ареали дуже близьких видів або зовсім не перетинаються або, якщо частково й перетинаються, то в межах області перетинання ареалів ці близькі види розподілені за різними місцеперебуваннями. Споріднені форми, як правило, вікарують, тобто географічно заміщають одна одну (так зване правило Д. Джордана, хоча біологічне значення такої географічної ізоляції встановив німець Моріц Вагнер в 1868 р.). Добре відоме існування багатьох вікаруючих видів. Звідси випливає, що споріднені види (sibling species) не повинні зустрічатися разом (в одній пробі, в одному біотопі, в одному географічному районі, обмеженому водними або гірськими перешкодами).

Часто дуже близькі, але географічно розділені форми вважаються не окремими видами, а підвидами. Якщо з'ясується, що ареали "підвидів" перекриваються, то їх підводять до рангу видів. Так, великий і малий підорлики вважалися підвидами *Aquila clanga*, а потім – самостійними видами *A. clanga* та *A. pomarina*. Добре виражені підвиди з ареалами, що не перекриваються, – олень кавказький і кримський (*Cervus elaphus maral* та *C. e. brauneri*).

Однак, поряд з аллопатрічним, існує ще й сімпатрічне видоутворення. Гарний приклад такого випадку став відомим завдяки роботам Іллі Сергійовича Даревського по скельних ящірках на Кавказі. У межах свого великого ареалу, що охоплює Кавказ, гірський Крим, Малу Азію та північну частину Ірану, скельні ящірки утворюють безліч видів, підвидів і популяцій, тривалий час об'єднаних під збірною назвою *Lacerta saxicola*, що дав їм відомий зоолог Е.А. Еверсманн (1794-1860). В середині групи *L. saxicola* виділені та описані ще 18 самостійних видів. Було виявлено, що 7 видів скельних ящірок практично позбавлені самців і розмножуються без їхньої участі за допомогою партеногенезу. Партеногенетичні види морфологічно виявилися дуже подібними зі своїми двостатевими родичами, і, природно, виникло питання: яким чином вони утворилися? З'ясовано, що вони утворилися від двостатевих видів скельних ящірок шляхом гібридизації, але втратили самців. Спарювання в різних комбінаціях тих самих батьківських видів призвело до формування різних партеногенетичних форм. Причому в одностатевій ящірці Даля (*L. dahli*) виявлено не менш п'яти клонів, у вірменської (*L. armeniaca*) і білочервцевої (*L. unisexualis*) – по три клона, тоді як ящірка Ростомбекова (*L. rostombekovi*) моноклональна в межах вивченої

частини її ареалу. Виходить, що перші два види утворилися в наслідок не одного, а кількох актів міжвидової гібридизації, що, ймовірно, відбулися в різний час й у різних частинах їхніх ареалів. Причому представники цих близьких видів можуть жити на одній і тій же території й у тих самих біотопах.

3. Відсутність морфологічних відмінностей між видами.

Ареали квакш *Hyla cinerea* й *H. gratiosa* перекриваються на великій площі. Між цими видами є чіткі морфологічні відмінності. При будівництві штучних водойм у штаті Алабама (США) чисельність *H. gratiosa* різко впала, а *H. cinerea* – підвищилася. В наслідок цього утворилася гібридна популяція з повним спектром перехідних варіантів між морфологічними варіантами типових батьківських форм.

Види-двійники – це близькі види, які мають всі ознаки самостійних видів (репродуктивна ізоляція, генетичні, екологічні, етологічні та інші відмінності), але майже не мають морфологічних розходжень. Види-двійники особливо дивні, якщо згадати, які величезні розходження бувають між особинами навіть того самого виду. Так, Лінней спочатку описав самця крижня як *Anas boschas*, а самку – як інший вид *A. platyrhynchos*. Існування двійників суперечить звичному уявленню про те, що різні види повинні легко розрізнятися на звичайному фіксованому матеріалі.

Найбільш відомий приклад видів-двійників – це малярійні комари в Європі. Спочатку вважалося, що існує єдиний вид *Anopheles maculipennis*. Пізніше з'ясувалося, що цей "вид" 1) зустрічається й у тих районах, де малярії немає; 2) в одних районах годується на людині, в інших – на свійських тваринах; 3) в одних районах розвивається в прісній воді, в інших – у солонуватій. З'ясувалося, що під назвою *Anopheles maculipennis* у Європі ховалося 7 видів-двійників: *A. melanoon*, *A. subalpinus*, *A. messeae*, *A. maculipennis*, *A. atroparvus*, *A. labranchiae*, *A. sacharovi*. Вони добре відрізняються забарвленням і формою яєць, будовою хромосом, біотопічною приналежністю, ареалами. Малярію в Європі переносять лише 2 види: *A. labranchiae* й *A. sacharovi*.

Принципово види-двійники нічим не відрізняються від "звичайних" видів. Вони лише є дуже близькими морфологічно, і репродуктивна ізоляція в них забезпечена не морфологічними, а іншими механізмами: поведінням (18 видів світляків *Photuris* у Північній Америці відрізняються ритмом спалахів, що їх роблять

самці для залучення самок; піночки – тіньковка *Phylloscopus collybita* та веснічка *Ph. trochilus* – відрізняються своїми піснями); особливостями у виборі хазяїна (у паразитів і фітофагів); формою та числом хромосом; біохімічними особливостями.

Георгій Христофорович Шапошніков проводив дослідження з попелицями роду *Dysaphis*. Життєвий цикл цих попелиць такий: навесні з зимуючих яєць з'являються самки; протягом 10 днів вони стають дорослими; розмножуються партеногенетично (при цьому спостерігається живородіння!); навесні безкрилі партеногенетичні самки живуть на яблуні; потім крилате покоління партеногенетичних самок перелітає на трави, де й живе до осені (один з видів перелітає на купир *Anthriscus*, інший – на бутень *Chaerophyllum bulbosum* та *Ch. maculatum*); восени крилате покоління самок летить назад на яблуню та народжує самок, нездатних розмножитися партеногенетично; крилате покоління самців летить також на яблуню. Спарювання та відкладення зимуючих яєць знаменує завершення річного життєвого циклу, що включає загалом 15 поколінь.

Вид, що живе на купирі, був пересаджений на бутень двох видів. На одному з видів (*Chaerophyllum bulbosum*) ці попелиці вижили; на іншому (*Ch. maculatum*) – загинули. Вже через 8 поколінь мешканці *Ch. bulbosum* не виживали на своєму рідному купирі, але змогли жити на іншому виді бутеня (*Ch. maculatum*). На цьому другому виді вони жили до 47-го покоління. Ця нова, штучно отримана, форма втратила здатність схрещуватись з предковим видом, але дала повноцінне потомство з тим видом попелиць, що споконвічно жив на *Ch. maculatum*. Таким чином, по суті справи, був отриманий новий вид. Причому він виявився близьким до іншого (не предковому для нього) виду. Не виключено, що таким способом можна було одержати саме той вид, що живе на *Ch. maculatum*. Дослідження Г.Х. Шапошнікова показали, що морфологічні кордони між видами можуть бути розмиті різкою зміною умов існування, і, імовірно, той самий вид може іноді утворюватися неодноразово!

"Потрійний критерій" виду, що використовується в систематиці.

"Описавши серію форм як окремі види, я рвав рукопис і робив з них один вид, знову рвав і робив їх окремими, а потім поєднував (такі випадки зі мною бували); я скреготав зубами, проклинав види й запитував, за які гріхи я засуджений до таких тортур"

Ч. Дарвін (лист до Дж. Гукера)

Вважається, що самостійні види мають бути генетично ізольовані. Особини, репродуктивно ізольовані друг від друга, відносяться до різних видів, а особини, здатні схрещуватися, мають бути віднесені до одного виду. Якщо генетична ізоляція доведена, то доведена й самостійність видів.

Однак репродуктивний критерій виду важко використати на практиці при обробці колекційних матеріалів. В практичній роботі для розмежування близьких видів використовується так званий "потрійний критерій". Застосування "потрійного критерію" дозволяє досить надійно визначити, коли ми маємо справу з самостійними видами, а коли – з внутрішньовидовою мінливістю (географічною, гостальною, індивідуальною).

1. Морфологічний критерій. Цей критерій дозволяє, не проводячи експериментів по схрещуванню, оцінити, чи є дві форми репродуктивно ізольованими в природі.

Хіатус (hiatus) – це виразний розрив у морфологічних ознаках, тобто відсутність проміжних варіантів між двома формами. Протилежне за змістом поняття – трансгресія – це перекриття морфологічних ознак, тобто наявність проміжних варіантів між двома формами.

Якщо дві форми мають хіатус в яких-небудь морфологічних ознаках, то вони, швидше за все, репродуктивно ізольовані, отже, мають бути віднесені до різних видів. Якщо хіатус знайдений і доведена відсутність трансгресії за таксономічно важливими ознаками, то види вважаються самостійними. Якщо види дійсно самостійні, то хіатус виявляється навіть між видами-двійниками.

Через те, що вид визначається через хіатус, вид може бути визначений за одним єдиним екземпляром. Підвиди, як правило, не розділені хіатусом. Тому підвид можна визначити лише за серією екземплярів.

Правда, хіатус може бути зв'язаний не тільки з репродуктивною ізоляцією двох форм, але й з іншими причинами: їх оборотною географічною або біотопічною ізоляцією; перебігом онтогенезу в різних умовах, які обумовили формування різних фенотипів. Щоб упевнитись, що хіатус обумовлено не репродуктивною ізоляцією, а іншими причинами, застосовуються ще два критерії.

2. Географічний критерій. Якщо дві близькі форми, розділені морфологічним хіатусом, мають самостійні ареали, що не перекриваються, то, швидше за все, вони є самостійними видами. Якщо дві дуже близькі форми, розділені морфологічним хіатусом, зустрічаються спільно, то не виключено, що вони мають бути віднесені до одного виду.

3. Екологічний критерій. Кожен вид володіє більшою чи меншою екологічною специфічністю. Лише в казці К.Чуковського "риби по полю гуляють, жаби по небу літають". Дуже мало ймовірно, щоб один вид існував і в пустелі і в болоті. Птахи, що гніздяться в дуплах, не зможуть загіздитися в пісчаній пустелі. Екологічні особливості – це не менш постійна характеристика виду, ніж морфологічні особливості.

Таблиця 14.

Використання "потрійного критерію" виду.

	Дві форми є	
	одним видом	двома різними видами
Хіатус	немає	є
Поширення	сімпатричне	аллопатричне
Екологія (біотопічна приналежність, фенологія)	не відрізняється	відрізняється

Якщо дві дуже близькі форми зустрічаються спільно в межах того самого біотопу, то, швидше за все, вони є представниками одного виду. Якщо дві дуже близькі форми зустрічаються в межах різних біотопів і ніколи не трапляються спільно, то, швидше за все, вони мають бути віднесені до різних видів. Таким чином, дві дуже близькі форми, зібрані в одному географічному місці або в одному біотопі, швидше за все,

виявляться формами одного виду; якщо ж вони зібрані в різних біотопах або в географічно ізольованих місцях, то швидше за все – це самостійні види. Використання "потрійного критерію" виду показано в таблиці 14.

Внутрішньовидова мінливість.

Щоб правильно вирішити, чи є даний "незвичайний" екземпляр представником окремого (нового) виду або ж це є лише індивідуальне відхилення, треба добре знати індивідуальну мінливість в даній групі тварин.

Внутрішньовидова (індивідуальна) мінливість:

1. Не спадкова.

А. Індивідуальна мінливість у часі.

А.1. Вікова.

В роді *Latrodectus* (каракурт) наприкінці ХІХ – початку ХХ сторіччя нараховували 43 вида, а за сучасними уявленнями – 31 (при цьому кілька видів були описані як нові наприкінці ХХ сторіччя). Причина в тому, що раніше в якості самостійних видів були описані вікові стадії.

Лінней описав молодого та дорослого яструба-тетерев'ятника як самостійні види *Accipiter gentilis* й *A. palumbarius*, які мають на нижній стороні тіла смуги поздовжні й поперечні відповідно.

А.2. Сезонна мінливість.

Забарвлення хутра у ласки (*Mustella nivalis*) біле взимку та коричневе влітку.

Пір'я шпака після осіннього линяння (у жовтні) зношуються взимку та стають повністю чорними – щезають білі плями.

Цикломорфоз у коловерток і дафній. Цикломорфоз – це періодична сезонна зміна поколінь, кожне з яких має помітні морфологічні та функціональні особливості. Цикломорфоз не пов'язаний з розмноженням й обумовлений факторами зовнішнього середовища.

Б. Касти суспільних комах (бджіл, ос, мурах, термітів).

В. Екологічна мінливість.

В.1. Мінливість, що залежить від біотопу (екофенотипи).

Характерна, наприклад, для форми равликів водних черевоногих та двостулкових молюсків залежно від швидкості течії. Колір личинок Ephemeroptera залежить від температури.

В.2. Мінливість паразитів, обумовлена хазяїном (гостальна). У видів скребликів роду *Corynosoma* в нетиповому хазяїні – надзвичайно великі гачки (Стрюков, 2004).

В.3. Мінливість, що залежить від щільності популяції.

Яскравий прояв мінливості, пов'язаної з так званим ефектом групи – фазова мінливість мігруючої сарани. Її відкрив російський ентомолог Борис Петрович Уваров (1888-1970) в 1921 році. Після закінчення Петербурзького університету (в 1910) він працював ентомологом на півдні Росії. В 1920 виїхав з Грузії в Англію, де й працював до кінця життя.

Б.П. Уваров спостерігав, як поодинокі та повільні зелені личинки *Locusta danica* при великій щільності популяції перетворюються в дуже бадьорих чорно-коричневих строкатих зграйних комах, відомих до праць Уварова як самостійний вид *L. migratoria*.

Пожираючи все на своєму шляху хмари сарани складаються з великих, завтовшки та завдовжки як вказівний палець, представників родів *Locusta*, *Nomadacris*, *Schistocerca*. В *Locusta* та *Schistocerca* личинки-"одинаки" (що зростали в повній ізоляції) зелені, а зграйні – чорні, жовті, червоні. У дорослих особин поодиноких і зграйних форм сильно відрізняються пропорції тіла, особливо довжина задніх ніг та крил, форма передньоспинки.

В.4. Аллометрична мінливість – непропорційне збільшення розмірів різних частин тіла у комах (наприклад, голови у мурах). Причини невідомі і можуть бути різними (вік, мутації, метаморфоз на різних стадіях розвитку?).

Аллометрія (греч. *allos* – інший й *metron* – міра) – нерівномірне зростання частин тіла в процесі розвитку організму. Аллометрія виражається зміною пропорцій між частинами тіла.

В.5. Нейрогенна мінливість. Зміна забарвлення хамелеонами, головоногими молюсками, камбалоподібними. Осліплені риби темнішають і в подальшому забарвлення не змінюють. В умовах експерименту кобилку *Oedipoda coerulea* розміщували на ґрунтах різного кольору, і вона міняла забарвлення залежно від тла субстрату.

М. Травматична мінливість.

Р.1. Мінливість, викликана паразитами.

У янтарок (*Succinea*) спороцисти трематоди *Leucochloridium paradoxum* викликають сильне здуття щупалець та їхнє яскраве

забарвлення. Це необхідно, щоб горобині птахи (остаточний хазяїн паразита) склювали щупалець та заразилися перебуваючими у спороцисті молодими присоснями.

У бджіл *Andrena* паразити *Stylops* із ряду віялокрилих комах (Strepsiptera: Stylopidae) викликають зменшення голови, збільшення черевця, зміни у забарвленні, опушенні, жилкуванні крил. Розвиток стілопсів у комасі-хазяїні призводить також до так званої паразитарної кастрації, відомої під назвою "стилопизації".

Віялокрилі – невеликий ряд дрібних комах, що сильно деградували у зв'язку з переходом до розселення на стадії личинки, а також з паразитичним способом життя. У самців віялокрилих задні крила широкі, у розправленому стані дійсно схожі на віяло, а передні – скорочені до невеликих дзиг; ротові органи атрофовані, лапки без когтиків. Самки виглядом нагадують личинок. Представники родини Stylopidae паразитують у перетинчатокрылих, клопах, цикадових і прямокрылих: види роду *Stylops* – в диких бджолах, *Xenos* – в осах-полістах, *Halictophagus* та *Elenchus* – у цикадках. Самка *Stylops* ніколи не залишає організм хазяїна, а її черевце являє собою мішок, переповнений декількома тисячами яєць. Самці стілопсів масово літають між тими комахами, у яких сидять самки. Після запліднення з кожного яйця виходить триунгулін довжиною близько 0,1 мм. Вони обліплюють тіло хазяїна, а якщо дві особини комахи-хазяїна зустрінуться, то переходять на незаражену особину, а з неї – на її личинок. Уразивши тіло личинки хазяїна, триунгулін стає червоподібною безногою личинкою. Надалі частина личинок перетворюється в лялечок, з яких вилітають крилаті самці. Інші личинки не перетворюються в лялечок. Їхнє тіло стає ніби мішком з ушіленою головогруддю. Це і є самки.

Р.2. Ушкодження й каліцтва. Наприклад, ноги павуків, що регенерували – маленькі й зі змінами в кількості й розташуванні шипів. Відрізняються від нормальних і регенеровані хвости ящірок.

11. Спадкова мінливість.

А. Мінливість, пов'язана зі статтю.

А.1. Первинні статеві ознаки.

А.2. Вторинні статеві ознаки – статевий диморфізм.

А.3. Чергування поколінь.

В горіхотворок роду *Cynips* партеногенетичне та статеве покоління описані під різними видовими назвами (і незрозуміло, які з них відповідають один одному).

А.4. Гінандроморфи та інтерсекси.

Гінандроморфи – це особини, що несуть в одній частині тіла ознаки самця, а в іншій частині – самки. Межа може проходити вздовж тіла або поперек, можливо й мозаїчне розташування ділянок тіла різної статі. Інтерсекси – це особини, що володіють ознаками проміжними між самцем і самкою. Гінандроморфи та інтерсекси зареєстровані у дуже багатьох видів тварин.

Б. Мінливість, не пов'язана зі статтю.

Б.1. Безперервна мінливість.

Чудовий приклад – люди, що вишикувались в ряд "за зростом".

Б.2. Переривчаста (поліморфізм).

Малюнок на елітрах у багатьох видів *Coccinellidae* може бути чорними крапочками на червоному тлі або червоними крапочками на чорному тлі. Інший хрестоматійний приклад – індустріальний меланізм березового п'ядуна (зустрічаються метелики білі або темні, але немає проміжних варіантів).

Поліморфізм буває обмежений статтю.

111. Посмертні зміни при зберіганні й консервації – артефакти: вицвітання кольорів, вивертання відростків копулятивного апарата в самців павуків.

Ліннеон і жорданон.

Терміни ліннеон і жорданон увів голландський ботанік Ян Паулус Лотсі (J.P.Lotsy, 1867 – 1931) в роботі 1916 року "Еволюція шляхом гібридизації" ("Evolution by means of hybridization"). Він розвивав думку, що видоутворення відбувається шляхом перекомбінації вже існуючих генів.

Термін ліннеон був запропонований, щоб розрізнити обсяг виду, прийнятий Ліннеєм, від більш пізніх подань Де-Фриза й самого Лотсі, що обмежували обсяг виду дуже вузькими рамками. В останньому випадку ліннеєвський вид ділиться на безліч дрібних видів, які Лотсі запропонував називати "жорданонами" на честь французького аматора Алексіса Жордана (A.Jordan, 1814-1897), що виділив із встановленого Ліннеєм виду *Крупка весняна* близько 200 дрібних форм, прийнятих їм за види.

Ліннеон та жорданон.

ліннеон (linnaeon)	жорданон (jordanon)
"ліннеєвський вид" = добрий вид = систематичний вид	"чисті лінії" = елементарні види = справжні види = дрібні види
Це сукупність морфологічно подібних та близько споріднених популяцій, не обов'язково строго рівноцінних генетично й екологічно.	Це група індивідумів, ідентичних морфологічно, генетично, екологічно, і здатних зберігати свої ознаки при розмноженні "у собі", тому що більшість генів у них знаходиться в гомозиготному стані.
Використовується в систематиці	Використовується в селекції

Вивчення жорданонів у межах ліннеєвських видів ведуть здебільшого ботаніки. Ймовірно, це пов'язане з меншою кількістю видів рослин (усього близько 160 тисяч квіткових рослин проти 2-10 млн. одних лише комах) і з потребами селекції. Для м'якої пшениці (*Triticum vulgare*) відомо кілька десятків тисяч жорданонів. Вони відрізняються не менш ніж за 400 спадковими морфологічними і фізіологічними ознаками, більшість з яких може вільно комбінуватися та давати мільйони сполучень. Це не штучні гібриди, а місцеві форми, що культивуються в різних районах Євразії.

Види, близькі до малярійного комара – теж жорданони. Ще один приклад існування жорданонів у тварин – партеногенетичні і з різними хромосомами форми всередині видів роду *Artemia* Leach, 1819 (звичайний корм для акваріумних риб). Ядро більшості двостатевих видів *Артемії* має 42 хромосоми. Лише в *A. persimilis* їх 44. Але є численні поліплоїдні репродуктивно ізольовані форми, що розмножуються партеногенетично. Найбільш часті тетраплоїди, але зустрічаються також триплоїди, пентаплоїди та октоплоїди. Поліплоїдні форми більш стійкі до несприятливих умов існування. *Артемія* – єдиний род зяброногих раків, що пристосувався до існування в солоних водах. Вони витримують не тільки високі концентрації солі, але також кисле та лужне середовище. У деяких водоймах *Артемія* є єдиним представником тваринного світу, оскільки більше ніхто в таких умовах не виживає.

Підвиди.

Види бувають монотипічними (не розпадаються на підвиди) і політипічними (розпадаються на два й більше підвидів).

Підвиди – це географічно відокремлені групи популяцій, що морфологічно відрізняються від інших груп популяцій цього виду. Особини різних підвидів або вільно схрещуються, або потенційно здатні до схрещування, хоч і географічно ізольовані.

Старі систематики вживали вираз "вид з його підвидами", розглядаючи підвид як перший етап аллопатричного видоутворення, коли ступінь еволюційного відхилення ще не досягла видового рівня.

Пізніше в систематиці з'явилися тенденції все формулювати та підраховувати. З'явилося "правило 75%": підвидом варто вважати такі географічно відокремлені популяції виду, у яких не менш 75% особин морфологічно відрізняються від особин з інших популяцій того ж виду (Е. Майр).

Тому треба чітко пам'ятати: вид можна визначити за єдиним екземпляром, а підвид – тільки за великою серією екземплярів (статистично достовірній вибірці). Тому смішно виглядають випадки, коли для виду кліща, описаного за кількома екземплярами з Мексики, описують підвид за екземпляром з Європи.

Підвид – це нижча таксономічна категорія, до якої ще застосовуються положення МКЗН. Кодекс ботанічної номенклатури визнає ще й таксономічні категорії нижче підвиду (варієтет, форма).

Внаслідок застосування в орнітології політипічної концепції виду кількість видів птахів скоротилося з 19000 (1910 рік) до 8600 (Майр, 1946). Це відбулося після об'єднання дрібних видів (підвидів) до політипічних видів.

Класичний приклад – два види європейських мартинів: срібlistий мартин *Larus argentatus* та клуша *L. fuscus*, кінцеві ланки ланцюга підвидів, що мають циркумполярне поширення на півночі помірної зони. Вважається, що в плейстоцені ареал *argentatus* був розбитий заледенінням на частини. Група *cachinnans* – мартин-реготуха, що характеризується жовтим кольором лап, еволюціонувала в Арало-Каспійській області й пізніше дала початок атлантичній групі *fuscus*. Група *vegae*, що характеризується рожевим кольором лап, розвивалася на Тихоокеанському узбережжі Азії й дала початок типовій *argentatus* у Північній Америці. Вселення *argentatus* у Європу відбулося пізніше. Там, де *vegae* зустрічається з

cachinnans, між ними відбувається схрещування; те ж саме спостерігається й при зіткненні *cachinnans* з *argentatus* у північній Балтиці. Однак вздовж узбережжя Європи *argentatus* та *fuscus* живуть пліч-о-пліч, але гібридизація між ними – явище надзвичайно рідкісне (Майр, 1968).

Білка (*Sciurus vulgaris*) має багато підвидів. На Кольському півострові та в Карелії вони червонохвості та червоновухі. На рівнинній Україні – коричневі взимку. У Карпатах – чорнохвості та з чорними спинами взимку й влітку. В Якутії – сірі без рудих тонів. У Криму акліматизована білка-телеутка *S. v. exalbidus* Pallas, 1778 з Алтаю в 1940 році. За час, що минув, вона придбала відмінності (забарвлення та густина хутра тощо), що дозволяє виділити її в окремих підвид *S. v. pusanovi* Dulitskaya, Popov, Dulitskyi, 1990.

Лисиця в Криму представлена двома підвидами *Vulpes vulpes stepensis* Brauner, 1914 та *V. v. krymeamontana* Brauner, 1914. Останній підвид дрібніший, з більш яскравим забарвленням і густим хутром.

У крижня (*Anas platyrhynchos*) величезний ареал (Євразія та Північна Америка). Окремий підвид утворився тільки в Південно-Східній Гренландії. Тут популяція осіла (неперелітна); живуть у морській воді. У представників цього підвиду дзьоб роздутий проксимально, та дуже розвинені носові залози (водно-сольовий обмін).

У павуків підвиди звичайно не виділяють, бо навіть невеликі розходження у формі відростків в копулятивних апаратах автоматично забезпечують репродуктивну ізоляцію.

Род.

Род – це таксон, що складається з одного або декількох видів та відділений від інших родів ясно вираженим розривом в ознаках (хіатусом).

Умова, необхідна для виділення родів: чим менше видів може бути включено до роду, тим більше повинен бути розрив в ознаках, необхідний для виділення цих видів до самостійного роду.

При відокремленні роду бажано:

1. Щоб род не був занадто великим (не більше 200-300 видів) або занадто малим, тому що за традицією, що сходить до Ліннея, функція родової назви – розвантажити пам'ять.

2. Щоб род добре відрізнявся від інших родів і був відокремленим від них ясным морфологічним хіатусом.

3. Щоб род не мав занадто великої внутрішньої різnorodності (гетерогенності). Тобто всі види роду повинні мати більшу подібність із типовим видом даного роду, ніж з типовими видами інших родів.

4. Щоб род займав ясно виражену адаптивну зону.

Звичайно в будь-якій родині є багато родів з 1-2 видами, помірне число родів із середньою кількістю видів у них, і кілька великих родів, що включають сотні видів. Ця закономірність називається розподілом Вілліса.

Роди не прийнято виділяти за ознаками відсутності (наприклад, крил у комах, очей в печерних тварин). Такі ознаки часто є результатом конвергенції або паралелізму. Тому види без очей або крил намагаються помістити до вже існуючих родів. Якщо це не виходить, то їх все ж таки поєднують до самостійного роду, але оголошують його збірним (штучним).

Все це Лінней (1737) формулював у вигляді афоризму: "*Ознаки не створюють род; скоріше род створює ознаки. Ознака існує не для того, щоб заснувати род, а для того, щоб його впізнати*".

Поняття та назва роду фіксується типовим видом. Типовий вид фіксує місце роду в класифікації. Однак обсяг та межі роду можуть мінятися залежно від уявлень різних систематиків.

Родина.

Визначення аналогічне визначенню роду. Родина – це таксон, що містить один або кілька родів і відокремлений від інших родин ясно вираженим розривом в ознаках (хіатусом).

Уявлення про родину та саму цю таксономічну категорію ввів наприкінці XVIII сторіччя А. Жюссє.

Кожен зоолог легко відрізняє за виглядом багато родин: сонечка Coccinellidae, жуки-вусані Cerambycidae, листоїди Chrysomelidae, дятли Picidae, ластівки Hirundinidae. Як правило, кожна родина чітко відрізняється від інших родин певними адаптивними ознаками. Таксони групи родини у паразитів можуть відрізнятися специфічністю до різних вищих таксонів хазяїв. Ареал родини ширше, ніж ареал кожного з її родів. Ареал родини може

співпадати з ареалом роду, що входить до її складу, лише в тому випадку, коли ця родина монотипова.

Лінней не використовував таксономічну категорію "родина". Однак більшість ліннеєвських родів зараз мають ранг родини.

Родина – це найвища таксономічна категорія, що ще фіксована певним типовим екземпляром (через типові род і вид).

Ряд, клас, тип.

Це найбільш стійкі таксони в зоологічній систематиці, хоча вони й не засновані на номенклатурних типах.

Давно відомо, що працюючи з однородними предметами, людина спроможна тримати в пам'яті одночасно не більше 5-9 з них. Це так званий "інформаційний оптимум". Максимальна кількість предметів, якою людина може оперувати для виконання конкретного завдання – 20-35. Це так званий "інформаційний максимум". Ця ж кількість являє собою "статистичний мінімум", тобто мінімальна кількість об'єктів, придатна для стандартних методів статистичного аналізу. Можливо, саме цією психологічною причиною пояснюється те, що кількість рядів у класах ссавців, птахів, комах та ін. коливається в межах 20-35.

Загалом зараз відомо близько 30 типів, 68 класів та 340 рядів. Останніми були обгрунтовані нові типи: погонофори Pogonophora (від *pogonos* – борода та *phoros* – нести); головохоботні черві Cephalorhyncha Malakhov, 1980, що включає класи первиннопорожнинних червів пріапулід, кіноринх та волосатиків.

Поняття про типи ввів в зоологію Ж. Кюв'є (1769-1832). Його успіхи в систематиці пов'язані з досягненнями в порівняльній анатомії. В Нормандії він анатомував викинутих морем молюсків, кишковопорожнинних і червів та дійшов висновку, що Лінней помилявся, об'єднавши таких різних тварин в один клас. У підсумку, він запропонував розбити безхребетних на класи червів, молюсків, раків і комах. Однак виявилось, що анатомічна будова цих тварин може бути настільки різною, що порівнювати їх неможливо. В 1812 році Кюв'є опублікував маленьку статтю, де розділив тварин на чотири типи: хребетних, молюсків, членистих та зоофітів. Кюв'є вважав, що між представниками цих типів немає нічого спільного. Кожен тип побудований за власним окремим планом. Тобто тип повинен відрізнятися від інших тварин планом будови. Створена ним класифікація з часом сильно змінилася. Однак метод Кюв'є,

заснований на порівняльній анатомії, принципі кореляції частин, на оцінці архітектонічних ознак – основа сучасної систематики.

Таксони надійні та сумнівні.

Традиційно в класифікації є таксони надійні (добре обґрунтовані) і сумнівні. Сумнівні таксони не мають достатньої безперервності (однородності) в ознаках всередині себе та достатнього розриву (хіатуса) із сусідніми таксонами. Надійними або сумнівними можуть бути таксони будь-якого рангу, від видів до типів. Наприклад, надійний тип – голкошкірі, сумнівний – членистоногі. Тип Членистоногі сумнівний через велику внутрішню неоднорідність і через відсутність різких меж із кільчастими червами та оніхофорами (зокрема, у всіх них єдиний план будови нервової системи). Багато зоологів (починаючи з Ж. Кюв'є) поєднують їх всіх до типу Членисті (наприклад, В.М. Беклемішев). Але за ДНК Членистоногі більше подібні до круглих червів, ніж до кільчастих!

Таксономічні ознаки.

"Тварини підрозділяються на:

- а) тих, що належать Імператору,*
 - б) бальзамованих,*
 - в) приручених,*
 - г) молочних поросят,*
 - д) сирен,*
 - е) казкових,*
 - ж) бродячих собак,*
 - з) включених до цієї класифікації,*
 - и) сказаних,*
 - к) нечислених,*
 - л) намальованих дуже тонким пензлем з верблюжої бавовни,*
 - м) та інших,*
 - н) тільки що розтроцивших глечик,*
 - о) здаля виглядаючих як мухи."*
- Х. Борхес

Класифікація без ознак не лише можлива, але і є первинною формою класифікації. Мисливці та рибалки добре розрізняють тварин, що їх цікавлять, не піклуючись про теорію. Лише в тому

випадку, коли розмаїтість об'єктів класифікації величезна, а знання про них потрібно передавати іншим людям, тоді як допоміжне знаряддя класифікації використовуються ознаки відмінності.

Ще 2300 років тому Аристотель вперше зрозумів, що тварин варто класифікувати за подібностями і відмінностями у морфології й анатомічній будові. До нього тварин класифікували за середовищем перебування. Наприклад, Пліній ділив їх на підземних, наземних, водних, повітряних.

Як Лінней і Дарвін, Аристотель – теж медик, що не відбувся. До 15 років він вчився у свого батька Нікомаха – придворного медика македонського царя Амінти Другого. В той час він грав з однолітком Пилипом Македонським – майбутнім батьком Олександра. Пізніше Аристотель був учителем Олександра Македонського, а той допоміг Аристотелю: виділив йому кілька тисяч людей по всій Азії й Греції для збору всіх тварин, "щоб ніщо живе не залишилося де-небудь йому невідомим".

Аристотель іноді все ж таки припускався помилок. Наприклад, вважав, що у жінок зубів менше, ніж у чоловіків; повідомив, що в крокодила немає язика, але пізніше виправився. Але він же помітив розвиток трутнів з незапліднених яєць, відкрив жувальний апарат морських їжаків – аристотелів ліхтар; встановив биття серця курячого ембріона на третю добу розвитку; знайшов равлика у внутрішнім вусі; виявив око в крота; плаценту в гладкої акули (над чим сміялися 2200 років, поки в XIX сторіччі Іоганн Мюллер це не підтвердив). Він анатомував дельфінів і відніс їх не до риб (як вважали до XVI сторіччя), а в особливу групу китоподібних. Кажанів – до ссавців, тому що вважав, що птахів із зубами не буває (насправді є викопні птахи, що мали зуби).

Аристотель користувався для класифікації тільки двома таксономічними категоріями – род і вид. Роди він розрізняв малі й великі. Всіх тварин ділив на ті, що із кров'ю та без неї. Він вважав, що всі кровоносні мають спинний хребет, тому дві ці згадані групи – аналог сучасних хребетних і безхребетних. Хребетних Аристотель поділив на живородних та яйцекладучих. Безкровних він поділив на м'якотілих (головонігі моллюски), м'якоскорлупових (ракоподібні), комах (у тому числі павуки й черви) та черепошкірих (червонігі, двостулкові, морські їжаки).

Аристотель був звинувачений у зневазі до богів і у віці понад 60 років втік з Афін на острів Евбей, де й помер.

Таксономічна ознака – це будь-яка особливість якого-небудь таксона, якою він відрізняється або може відрізнятись від іншого таксону. Тобто таксономічні ознаки – це ознаки, за якими існують подібності або розбіжності між таксонами.

Таблиця 16.

Таксономічні ознаки.

Таксономічні ознаки	
ненадійні, погані	надійні, добрі, ключові
- дуже мінливі - які важко спостерігати - втрати органів	- мало мінливі - легко спостережувані - добре зберігаються на фіксованому матеріалі

Ознак безліч, але в практичній роботі систематик може використати лише ті ознаки, за якими він може порівняти всі види. Саме тому перевага віддається морфологічним ознакам, які можна спостерігати на фіксованих екземплярах.

Якщо кілька ознак впливають із іншої ознаки, то їх усіх разом оцінюють як одну єдину ознаку. Наприклад, у нелітаючих метеликів укорочені крила, недорозвинені м'язи крила й тому груди іншої форми, ніж у літаючих метеликів.

Більш важливі ті ознаки, які навряд чи могли виникнути незалежно в різних групах тварин. Наприклад, укорочення крил виникає в різних груп комах; а жало виникло тільки в перетинчастокрилих. Важливими є ознаки, що мають велике еволюційне значення (пір'я птахів, особливий ротовий апарат метеликів).

Типи таксономічних ознак (за Е.Майром):

I. Морфологічні ознаки.

А – загальний вигляд (габітус), забарвлення. Проблема їхнього використання на практиці пов'язана з їхньою мінливістю та з труднощами опису їх словами. Проте, коли око набите, більшість таксонів легко впізнається за виглядом;

Б – окремі структури зовнішньої та внутрішньої будови (жилкування крил у комах; прикріпні апарати в гелмінтів; кількість лусок у бічній лінії риб; луски рептилій). Використовуються тверді

структури, що не деформуються. У багатьох тварин, особливо членистоногих, копулятивний апарат з багатьма структурними деталями є видоспецифічним. План будови копулятивного апарату характеризує роди та родини. У хребетних теж використовують деталі будови копулятивних апаратів: гоноподій деяких кісткових риб, птерігоподій акул та скатів, геміпеніс змій, бакулум звірів. Також використовують інші тверді структури: зуби; черепи; кістяки; раковини головоногих молюсків; панцири фораменіфер, радіолярій, морських їжаків; радули червононогих молюсків; жувальні шлунки короїдів.

В – ознаки ранніх стадій розвитку. Види-двійники з комплексу *Anopheles maculipennis* відрізняються будовою яєць; личинки асцидій мають хорду, що й стало підставою для розміщення їх у типі хордових.

Г – ознаки на рівні клітини. Види-двійники *Drosophila pseudoobscura* та *D. persimilis* легше розрізнити за хромосомними конфігураціями, ніж за зовнішнією морфологією. В той же час є добрі види *Drosophila*, що мають всі однакові хромосоми.

II. Фізіологічні ознаки.

А – швидкість розвитку. Сума ефективних температур, яка необхідна для завершення розвитку яйця в комарів залежить від виду; різна залежність від температури швидкості росту та розвитку існує в різних видів жаб *Rana*.

Б – серологічні та імунологічні реакції (антиген-антитіло).

В – хімічний склад секретів та екскретів.

Г – біохімічні фактори стерильності.

Д – електрофорез сироватки крові. Таким чином розрізняють види нориць, близьких до *Microtus arvalis*.

III. Екологічні ознаки.

А – місцеперебування, біотопічна приналежність;

Б – хазяї та локалізація паразитів;

В – їжа;

Г – склад паразитів та коменсалів.

IV. Етологічні ознаки.

Роль механізму репродуктивної ізоляції можуть відігравати "танці" (наприклад, у деяких павуків), пісні (наприклад, у деяких птахів), частоти спалахів (у світляків) та інші особливості поведінки, що відрізняються у різних видів. Нерідко види-двійники

простіше розрізнити за етологічними ознаками, ніж за морфологічними.

Недолік етологічних ознак полягає у тому, що їх не можна вивчити на фіксованому матеріалі, та й на живих організмах можна спостерігати не в будь-який час, а лише в період розмноження, у певний сезон.

V. Географічні ознаки.

A – ареали.

Б – сімпатричні або аллопатричні взаємини між найближчими таксонами.

ТИПОЛОГІЯ

Коли систематик-початківець звертається до більш досвідченого за порадою – що робити, щоб краще працювати, то чує дивну з погляду науки відповідь: "Дивися якнайбільше своїх об'єктів". Ще Бюффон писав: "Щоб визначити річ, треба її точно описати, а щоб це зробити, треба бачити її, бачити повторно, випробувати, порівняти.... Треба починати з того, щоб багато бачити". У цій пораді нічого не мовиться про те, на що саме дивитися, як дивитися. Неможливо отримати досвід, не знаючи, на що звертати увагу.

У типології велика увага приділяється саме цим питанням, тобто методам порівняльної та функціональної морфології. При виділенні ознак використовується їх функціональне (фізіологічне) значення. Наприклад, ознака "червона пляма на голові й 3 щетинки на нозі" повинна бути розділена на дві ознаки "червона пляма на голові" й "3 щетинки на нозі", якщо тільки не буде доведений їхній функціональний зв'язок.

Таксономічна вага різних стадій онтогенезу.

До характеристики виду входять всі форми, які він проходить у своєму онтогенезі, або в життєвому циклі, а також закон їхнього чергування. Кожна окрема стадія онтогенезу, або життєвого циклу називається меросемафоронт (семафоронт – носій ознак). Цей термін використовується не тільки в типології, але й у кладистиці Хенніга.

Кінцева стадія онтогенезу є більш стійкою, ніж шлях її досягнення. Наприклад, в одного з видів задньозябрових молосків *Acreocina insignis* гастрюляція може йти або шляхом інвагінації, або шляхом епіболії (обросання клітинами анімального полюса клітин вегетативного полюса). Різним буває число линянь, необхідних для досягнення статтевої зрілості, у різних особин в тій самій популяції павуків (наприклад, у каракурта *Latrodectus tredecimguttatus*).

На ранніх стадіях онтогенезу проявляються більш загальні риси будови, на пізніх – більше частні. Тому личинки багатьох безхребетних не визначаються до виду й, іноді, навіть до роду. Личинки асцидій мають хорду (ознака типу), якої нема у дорослих асцидій. Ранні стадії розвитку часто дозволяють наочно спостерігати "род", "родину" – бачити та торкати "кінськість" (Платон: "Я можу бачити коней, але я не бачу кінськості"). Це дуже важливий доказ того, що вищі таксони є не умовністю, а об'єктивною реальністю.

Таким чином:

1. Класифікація будується та деталізується переважно за дорослими (дифінітивними) стадіями.

2. Особливості преімагінальних стадій часто важливі для з'ясування рангу вищих таксонів.

Однак існують труднощі та винятки:

1. Неотенія – розмноження личинок. Наприклад, у складі класу амфібій підряд Meantes ряду Хвостаті (1 родина Ambystomatidae з 3 видами амбістом, личинки яких називаються аксолотлями, на південному сході Північної Америки) і підряд Proteidea (1 родина Proteidae з 2 видами: європейський і північно-американський протеї *Proteus anguinus* й *Necturus maculosus*), а також *Amphiuma means* з родини Amphiumidae підряду Salamandroidea – це все неотенічні личинки, у яких зникла доросла стадія. Бува, що слідом за стадією личинки, що розмножується, йде доросла стадія, що теж розмножується (у згаданих амфібій метаморфоз можна викликати ін'єкцією тиреодних гормонів).

2. Доросла стадія може бути ефемерна (наприклад, одноденки Ephemeroptera, міноги). Одноденки визначаються до виду за личинками, а за імаго їх можна визначити лише до роду.

3. У групах видів метеликів з родів *Cuculia*, *Acronycta*, *Deilephila*, *Somabanchus* імаго практично неможливо розрізнити, тоді як гусінь різко відрізняється.

Опис організму (меросемафоронту).

Опис морфології організму включає етапи.

1. "Розбирання на гайки". Організм розділяється на просторово обмежені частини, що несуть певну функцію. Такі більш-менш складні комплекси, що служать для тих або інших відправлень називаються органами. Розкладаючи складні органи на більше прості, підлеглі, органи або ще далі – доходимо до самих елементарних гомогенних частин організму. Гомогенними вважаються такі частини, які на всьому своєму протязі більше подібні між собою, чим з усіма частинами навкруги них.

2. Опис форми організму через форму його елементів ("гайок"):

- перерахування частин,
- опис способів і порядку з'єднання частин,
- перерахування якостей кожної частини,
- опис форми кожної частини.

Насправді це один єдиний етап. Наприклад, у поняття червеного нервового ланцюжка входить і те, що він розташований на черевній стороні, й те, що він складається з гангліїв, зв'язаних нервами попарно.

Методи опису форми умовно гомогенного тіла.

1. Знаходження його аналітичного вираження, тобто математичного рівняння, що виражає всі просторові відносини в цьому тілі й дає можливість порівняти його з іншими тілами. Цей метод реально використовується для опису форми раковин равликів, кістякових пластинок голотурій.

2. У більшості випадків форма не може бути виражена математичним рівнянням не лише через недостатність застосовуваних математичних прийомів, але й у принципі. Якщо форма тіла така, що за однією його ділянкою неможливо відобразити всі інші ділянки (як, наприклад, стілець або череп), то тоді опис форми зводиться до перерахування вимірів і співвідношень між ними (це особливо актуально в краніології, конхології).

Класифікація таксономічних ознак.

Ознаки будь-якого об'єкта			
якісні	кількісні		
зелений, зморшкуватий, гладкий, опушений і т.і.	метричні		рахункові
	виміри	індекси (співвідношення)	
Послугують для опису форми			

Виміри – це лінійні відстані між обраними характерними пунктами.

Число можливих вимірів нескінченно велике. Опис не може містити в собі нескінченну кількість вимірів. Тому існує проблема вибору тих вимірів, які можна використати в описі.

Вимір має бути вимірюваним однозначно. Тобто пункти, між якими вимірюється відстань, повинні легко та однозначно знаходитися. Наприклад, для павуків дуже незручний вимір – ширина голови. Проблема у відсутності чіткої межі між головним і грудним відділами гогогруді, що веде до неможливості однозначного виміру.

Індекси (співвідношення) – це співвідношення між вимірами. Вони набагато важливіші для систематики, ніж абсолютні значення лінійних вимірів. У морфологічних описах часто можна зустріти фрази на зразок: "довжина коліна разом з гомілкою дорівнює довжині головогруді" або "відросток гомілки пальпи у два рази довший, ніж ширина гомілки".

Методи опису взаємного розташування частин.

Строго математичний опис взаємного розташування частин на сучасному рівні застосування математики до морфології неможливий. Тому опис будови цілого зводиться до словесного опису місць розташування й способу взаємного зв'язку частин. Так, ми описуємо, які кістки черепа з якими з'єднується, не намагаючись виразити їхнє взаємне розташування ніяким іншим більш точним і загальним законом (крім двосторонньої симетрії). Наприклад, у будь-якому черепі та плоска кістка, що пов'язана з лобною, постфронтальною, лускатою та верхньопотиличною – називається тім'яною.

Для опису форми та взаємного розташування частин є незамінним малюнок.

Таблиця 18.

Порівняння об'єктів.

Порівняння об'єктів		
гомогенних		негомогенних
Проводиться безпосереднім порівнянням їх між собою.		Проводиться за допомогою порівняння їхніх частин: 1) склад частин, 2) розташування частин, 3) порівняння частин одного об'єкта із частинами іншого (див. порівняння об'єктів гомогенних у цій табл.).
якісні ознаки	кількісні ознаки (форма)	
виміри та індекси	малюнки	

Для порівняння організмів необхідно: 1) встановити, які частини у двох об'єктів повинні однаково називатися та порівнюватися між собою; 2) знайти гомологічні пункти для того, щоб виміри одного організму відповідали вимірам іншого організму.

Гомологія.

Для позначення подібності будови служить термін "гомологія", на відміну від подібності виконуваної функції – "аналогія".

Терміни гомологія та аналогія (до того ж, окрім них, ще термін гомотипія) ввів в ужиток англійський анатом, зоолог та палеонтолог Річард Оуен (1804-1892). Гомологічним Оуен називає "той самий" орган, незалежно від подібності або розбіжності в його функції у різних тварин. Аналогічними він називає "різні" органи, що несуть, однак, у різних тварин однакову функцію.

Критерії гомології.

1. Критерій Гете (критерій складових частин).

Гомологічними вважаються органи, що мають однакові частини. Наприклад, "руки" ящірок і кажанів.

2. Критерій Е.Ж. Сент-Ілера (критерій ряду). Гомологічними вважаються ті органи, між якими можна побудувати безперервний ряд перехідних форм. Наприклад, бризкальця акул та порожнина середнього вуха людини.

3. Критерій Лоренца Окена (критерій розташування). Гомологічними вважаються ті частини цілого, які мають однакове розташування відносно інших частин. Наприклад, у будь-якому черепі та плоска кістка, що перебуває біля потиличного отвору, називається потиличною.

Абсолютних критеріїв гомології немає. Гомологія може бути встановлена або спростована лише з урахуванням подібностей та розбіжностей у всіх властивостях, серед яких й фізіологічні. Іноді фізіологічні ознаки на диво постійні й, отже, мають велике таксономічне значення. Наприклад, травна функція ентодерми у всіх Metazoa (у яких вона є).

Таблиця 19.

Гомологія.

Гомологія		
повна	неповна	
	дефективна	аугментативна
В гомологічних органах немає втрати частин чи додаткових частин (наприклад, ноги ящірки та білки).	Якщо частина органа зникла (наприклад, у серці кісткової риби зазвичай немає артеріального конуса, а в хрящової – є; у нозі коня немає пальців, (крім середнього).	До органу додалися частини (наприклад, до вуха ссавців, в порівнянні з нижчими тетраподами, додалися ще дві слухові кісточки та вушна раковина).

Розрізняють також гомойологію – конвергенції та паралелізми в розвитку гомологічних органів. Наприклад, гомойологічними органами є ласти іхтіозавра, плезіозавра та кита. Крім гомології (між органами різних тварин) розрізняють також гомонію (гомотипію за термінологією Оуена) – це морфологічна подібність між органами тієї самої тварини.

Гомономія.

Гомономія		
гомотипія	гомодінамія (серіальна гомологія)	гомономія у вузькому сенсі
Симетрично розташовані частини й органи – антимери (права й ліва рука, правий і лівий яєчники).	Органи або частини, розташовані послідовно вздовж головної осі тіла – метамери (сегменти й кінцівки членистоногих, хребці, передні й задні ноги).	Одноіменні повторювані органи (пальці кінцівок, промені плавців).

Наприклад, у протeya та верблюда по двоє пальців на ногах (у протeya на передніх кінцівках 3 пальці, на задніх – 2), але в протeya це пальці IV та V, а у верблюда – III та IV. Пальці IV у протeya й верблюда гомологічні, а III та V – гомономні.

Закон Сент-Ілера.

Е.Ж. Сент-Ілер (1772-1844) – французький зоолог, сучасник Ж. Кюв'є. В 1818 р. сформулював закон: органи змінюються, зникають, але не переміщуються один щодо одного. У вільному трактуванні цей закон іноді формулюється так: *"органи не можуть переповзати"*.

У сучасному формулюванні (В.М. Беклемішев) закон Сент-Ілера звучить так: гомологічними та одноіменними вважаються органи з однаковими зв'язками та розташуванням, хоча б вони відрізнялися формою, розмірами та іншими особливостями.

Тобто органічні зв'язки частин визнаються найзначущими в таксономії та порівняльній морфології. Наприклад, плавальний міхур у двоякодіаючих риб розташований дорсально від кишечника (як в інших риб), але ductus pneumaticus відкривається на вентральній стороні кишечника, а не на дорсальній, як в інших риб. Тобто плавальний міхур двоякодіаючих – це гомолог легенів тетрапод, а не плавального міхура інших риб.

Ранг.

Проблема надання рангу – одна з найважливіших в таксономії. В 1880 році Альфонс Декандоль писав: *"Настане день, коли наука почне тлумачити елементи виду як елементи роду, як елементи родини, і всі ці групи будуть координовані за певною однородною системою"*.

У визначенні рангу таксонів склалася невизначеність. *"Коли яка-небудь група одержує таксономічну назву і стає тим, що науковою мовою називають таксоном, то судження про те, чи є ця група родом, підродиною, родиною або таксоном будь-якого іншого рангу, не можна розглядати як "вірне" або "невірне". Хоча для визначення рангу таксонів запропоновані досить конкретні критерії, жоден з них не може використовуватись як непорушне правило. Звичайно на вирішення цього питання впливає стала практика або традиції, але в кожному окремому випадку воно залежить загалом від особистої думки, смаку та судження автора про те, наскільки це зручно, гармонійно і ясно"* (Симпсон, 1983). Тобто потрібна об'єктивізація рангу.

Пропонувалися різні критерії для визначення рангу таксона.

1. Лінней поставив ранг в залежність від конкретної ознаки.

Види виділяються за наявності найменшої постійної відмінності – хіатуса. Ряди комах Лінней виділяв за будовою крил. Система Ліннея виявилася напрочуд стійкою. Однак метод, що дозволяв би з'ясувати, які ж ознаки визначають кожний з рангів, Лінней не запропонував. Незрозуміло, як Лінней з'ясував, що ряди комах варто розрізняти саме за будовою крил, а не за будовою вусиків, наприклад.

2. Ч. Дарвін вважав, що ранг таксона має визначатися за величиною хіатуса, що відокремлює його від найближчих таксонів. Однак дотепер не існує методу для вимірювання величини хіатуса (Старобогатов, 1990).

3. Ж. Кюв'є встановив правило, що Тип виділяється за наявністю особливого, лише йому властивого, плану будови.

4. Хенніг (Hennig, 1966) поставив ранг таксона в залежність від його геологічного віку. Однак для перебудови класифікації відповідно такому підходу довелося б поміняти ранг більшості таксонів.

5. Правило мінімізації таксономічного рангу (емпіричне). Ранг нової групи прирівнюється до рангу найближчої до неї відомої

групи. Ранг вимерлої групи прирівнюється до рангу найближчої до неї рецентної групи.

Сімпсон (1983: 71): *"Саме так визначаються роди й родовий ранг: для кожного роду характерно своє особливе сполучення ознак, які зустрічаються незалежно в різних сполученнях то там, то тут у межах родини. Такі міркування застосовуються й до інших випадків встановлення рангу в систематиці"*.

Внаслідок широкого застосування саме такого підходу до визначення рангу таксонів зоологічна класифікація сьогодні дуже нагадує вивіску на крамниці трунаря з анекдоту: "труни російські, німецькі, католицькі та металеві".

МОРФОЛОГІЧНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ В СИСТЕМАТИЦІ.

*"—За яким законом ви мене вішаєте?
— Як і всіх — за законом всесвітнього тяжіння!"*
Анекдот

Закон порівняльної мінливості Уолша.

Ентомолог Б.Д. Уолш (Walsh, 1863) помітив, що коли яка-небудь ознака дуже мінлива в одного виду, то так само буде і у найближчого виду, і, навпаки, стійкі ознаки залишаються настільки ж стійкими у найближчих видів. Цю закономірність Уолш охрестив "законом зрівняльної мінливості".

Уолш сформулював закон у статті з систематики сітчастокрилих (Neuroptera) і дав кілька прикладів його застосування, але надалі своє узагальнення не розвивав. Цей закон не був забутий лише тому, що Ч. Дарвін посилається на нього в "Походженні видів...". Проте, це найважливіше узагальнення, що коли-небудь було зроблено в систематиці! Саме цією закономірністю пояснюється важливість для роботи систематика досвіду і вивчення багатьох тисяч екземплярів. І саме ця закономірність дозволяє інколи описувати нові види за одним єдиним екземпляром.

Закон гомологічних рядів у спадкоємній мінливості М.І. Вавілова.

Робота М.І. Вавілова "Закон гомологічних рядів у спадкоємній мінливості" була надрукована в 1920 році в Працях 3-го Всеросійського з'їзду з рослинництва, що відбувся у Саратові, а в 1922 році – на англійській. Встановлення закону супроводжувалося відкриттям передбаченої на його підставі форми жита (без язичка, ligula, у основі листа) на Памірі. Тому Закон гомологічних рядів порівнювали з періодичною системою Д.І. Менделєєва, що дозволила передбачати відкриття нових хімічних елементів. Одразу ж після публікації закону відбувалося велике пожвавлення в біології. З'явилося багато праць, що доводили придатність закону до різних груп рослин та тварин.

Закон гомологічних рядів у спадкоємній мінливості М.І. Вавілова формулюється так:

1. Види й роди, генетично близькі, характеризуються подібними рядами спадкоємної мінливості з такою правильністю, що, знаючи ряд форм у межах одного виду, можна передбачати знаходження паралельних форм в інших видів цього роду. Чим ближче розташовані в загальній системі роди та види, тим повніше подібність у рядах їхньої мінливості.

2. Цілі родини характеризуються певним циклом мінливості, що проходить через всі роди та види, що становлять родину.

Із окремими проявами закону гомологічних рядів зіштовхується будь-хто, хто користується діхотомічними визначальними таблицями. Часто зовсім однакові ознаки розглядаються в обох розгалуженнях діхотомічної таблиці. Тому все більше поширення одержують політомічені визначальні таблиці (Lehtinen, 1967; Определитель паразитов..., 1984). Крім того, паралелізми явно спостерігаються також і у вищих таксонах, однак не з такою правильністю, як у таксонах групи виду, роду та родини.

Приклади:

1. Риб родини коропових Cyprinidae можна поділити на 3 групи: (1) із глотковими зубами однорядними, (2) із дворядними, (3) із трирядними. У кожній з цих груп повторюються однакові пари ознак: луски великі або дрібні, вусики є чи ні, анальний плавець довгий або короткий, тіло високе або низьке, колючка в спинному плавці є або відсутня. В родині Characinidae з того ж ряду, яка

заміщає Cyprinidae у ріках Південної Америки, повторюються ті самі комбінації ознак, що і в родах Cyprinidae (Л.С. Берг, 1977).

2. Кінцівки у вигляді складного ножа зустрічаються у богомолів (*Mantis*), сітчастокрилих (Mantispidae), мух (*Ochthera mantis*), клопів, ракоподібних (Crangonidae).

3. Клішні зустрічаються у ракоподібних – на "ходних" ногах, у павукоподібних (у скорпіонів та псевдоскорпіонів на педіпальпах, у косариків на хеліцерах), у клопів родини Phymatidae (*Carcinocoris*, *Carcinochelis*).

4. У Старому Світі род *Carabus* не виходить за межі Палеарктики, а род *Calosoma* розповсюджений набагато ширше. У горах Абіссинії, на Каліманджаро, у горах Мексики види *Calosoma* за габітусом такі самі, як представники роду *Carabus*.

Пояснення закону гомологічних рядів. Ознаки, на яких будується класифікація, – спадкові. Багато фактів доводять подібність основних генів у близьких видів і родів. Для близьких видів і родів характерні однакові мутації. Томас Хант Морган (1866-1945) зі співробітниками встановив цей факт для різних видів дрозофіл. Дослідами по схрещуванню та картуванню генів у хромосомах доведена наявність у *Drosophila melanogaster* та *D. simulans* не менш 26 гомологічних однаково розташованих генів. Детлефзен знайшов 7 ідентичних генів у двох видів морських свинок (*Cavia porcellus* та *C. rufescens*).

Межі рядів мінливості часто визначаються фізичними межами. Наприклад, забарвлення може бути від білого до чорного. Відростки копулятивних апаратів на пальпах самців павуків варіюють більше, ніж форма копулятивного апарату (епігіни) їх самок. Часто зустрічається подібна форма епігіни у представників різних родин павуків (однакова форма пальп самців практично не зустрічається): вочевидь, набір конструктивно припустимих варіантів будови епігіни обмежений (епігіна може мінятися в 2-мірному просторі, пальпа – в 3-мірному).

Після відкриття закону гомологічних рядів опис нових таксонів став мати великий сенс: нові форми заповнюють відсутні ланки в системі. Однак багато видів і родів виявляють унікальні ознаки, які не мають гомологій у видів з інших родів.

Це перегукується з ідеями К. Ліннея, що писав: "*Система сама по собі вказує навіть на пропущені рослини, каталожний же список – ніколи*".

Кондиціональні ознаки.

Закон гомологічних рядів пояснює існування кондиціональних таксономічних ознак. Група може характеризуватися не наявністю ознаки у всіх її представників, а здатністю проявляти яку-небудь ознаку. Наприклад, для ряду прямокрилих (Orthoptera або Saltatoria) кондиціональна ознака – здатність утворювати стридуляційні органи (які можуть бути зовсім різними за будовою й перебувати в різних місцях).

Існування кондиціональних ознак стало причиною для введення поняття рефрен (С.В. Мейен). Наприклад, у хребетних кінцівки можуть редукуватися. Але редукція іде за правилом: першими редукуються задні кінцівки, потім – передні. Такий ряд стадій редукції утворює рефрен.

Існування рефренів не завжди можна виділити, ще важче їх пояснити. Але не виключено, що саме тут криється шлях до об'єднання ієрархічної та періодичної форм класифікації.

Мімікрія.

Мімікрія (від греч. *mimikos* – повторювальний) – захисне пристосування рослин і тварин, що полягає в їхній подібності з предметами навколишньої природи або ж з іншими тваринами чи рослинами. Піонером у вивченні мімікрії був англійський натураліст і мандрівник Генрі Уолтер Бейтс (1825-1892). Він працював шкільним вчителем. В 1848 році разом з іншим вчителем тієї ж школи, А. Уоллесом, відправився до Бразилії. Бейтс зібрав величезну колекцію комах (близько 8000 нових видів). Повернувшись до Англії, він в 1861 році прочитав в Ліннеєвському товаристві доповідь про мімікрію – феномен, що його Бейтс знайшов, спостерігаючи за великими зграями метеликів в тропічних лісах. Він помітив, що серед метеликів одного виду (модель) трапляються метелики іншого виду (імітатор), зовнішньо дуже подібні з моделлю але дуже відмінні від своїх найближчих родичів. Бейтс виказав думку, що модель має неприємний смак для потенційних хижаків, а імітатор, який має смак придатний для хижаків, забезпечує собі захист завдяки подібності до моделі. Такий тип мімікрії отримав назву бейтсовської.

В 1863 році була надрукована популярна книга Бейтса "Подорож натураліста річкою Амазонка" (The Naturalist on the River Amazon). В подальшому Г. Бейтс був помічником секретаря

Королівського географічного товариства, займався видавництвом та дослідженнями комах.

Нерідко випадки мімікрії являють собою прояв циклів гомологічної мінливості в близьких родин і родах. (У той же час, уподібнення організмів формі листя, кори, лишайників, імовірно, не має відношення до закону гомологічних рядів!). Види родини чорнотілок Tenebrionidae бувають дуже габітуально подібні до представників родин Carabidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Scarabeidae, Lucanidae. Серед земляних блошек (Halticinae) є види, що разюче нагадують турунів триби Vembidiini, довгоносіків Curculionidae (Любищев, 1982).

Біологічний стиль і географічні паралелізми.

"Характерні риси в кожній фауні, ... які ... полягають у повторенні певних морфологічних особливостей, ... створюють те, що можна називати стилем у природі" (Семенов, 1900).

Приклади:

1. Чіпкохвостість багатьох ссавців у Південній Америці (сумчастих, неповнозубих, гризунів, комахоїдних, хижих, приматів). В Індонезії, подібній до Південної Америки екологічними умовами та історією, немає чіпкохвостості, але є схильність до ширяння (летяги, хутрокриллі, ящірка-дракон, змії, що ширяють, жаби з величезними перетинками між пальцями).

2. Характерні типи забарвлення в жуків-листоїдів Cassidinae: глазчаста пляма в Південній Америці, плямистість у Південно-Східній Азії.

3. Жуки Cryptophagidae у Палеарктиці мають два центри родової й видової розмаїтості – Європейсько-Кавказський та Сіно-Японський. Обидва центри населені приблизно однаковою кількістю видів і родів. Найбільш звичайні види Сіно-Японського регіону (80-90% екземплярів у зборах, хоча всього близько 15% видового складу) – волохаті, тобто, покриті волосками двох типів (короткими прилягаючими й довгими відстовбурченими). У Європі й на Кавказі таких видів усього близько 5% і вони рідкісні. Більшість видів у Європі та на Кавказі – гладенькі.

Вид *Atomaria lewisi* Retter, 1877 (Cryptophagidae) за останнє сторіччя поширився з Далекого Сходу на захід і став майже космополітом (у Середній Азії з'явився в 1905 р.; у Європі – в 1950-х рр.; у Північній Америці, Південній Африці, Австралії, Новій

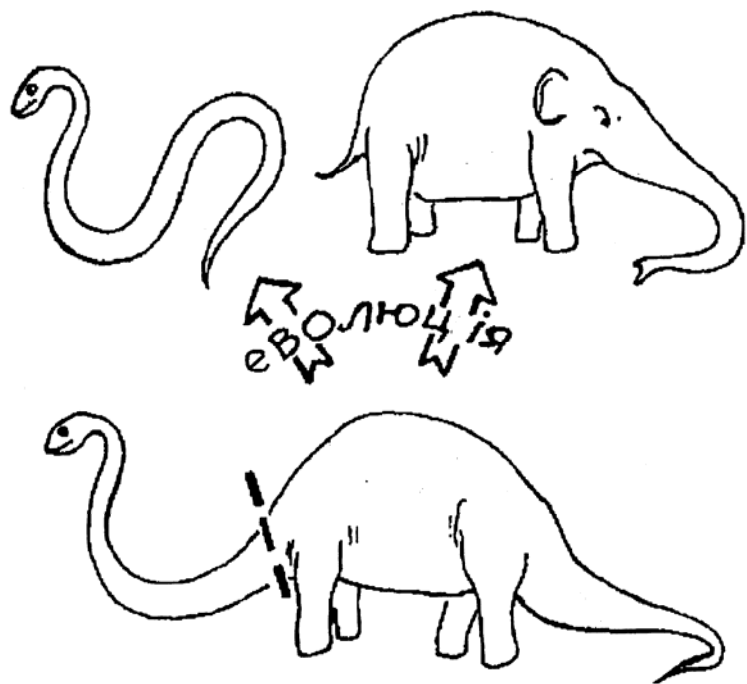
Зеландії – наприкінці ХХ - початку ХХІ ст.). За межами Сіно-Японського регіону цей вид втрачає характерний для нього "волохатий" вигляд. Те ж саме відбувається й з *Cryptophagus cellaris*, розповсюдженим по всій Голарктиці (Любарский, 1996).

Зазвичай Cryptophagidae одноколірні (жовті, бурі або чорні). Набагато рідше вони мають малюнок – чорний на жовтому тлі або жовтий на чорному. Двоколірне забарвлення зустрічається лише в Сіно-Японському регіоні. *Atomaria lewisi* всюди одноколірна жовта, а в Центральному Китаї – з чорною прищитковою плямою.

4. Забарвлення черевця (дорсально та вентрально) дорослих самок каракуртів *Latrodectus mactans* та *L. curacaviensis* сильно варіює географічно, однак є однаковим в обох видів у кожному окремому регіоні на Американському континенті (Levi, 1959).

Аналогічні закономірності відзначені й у рослин. У роботі М.І. Вавілова (1935) "Ботаніко-географічні основи селекції" є розділ "Правильності географічного розподілу сортової розмаїтості культурних рослин", де наведені приклади стилю у рослин. У Китаї акумулюється світова розмаїтість голозерних (не плівчастих) ячменів *Hordeum* і проса *Panicum*, крупнозерних овсів *Avena*. Лише на Памірі знайдені безъязичкові (безлігульні) форми жита *Secale*, м'якої й карликової пшениці *Triticum*.

Явище географічного паралелізму є доказом того, що в мінливості існують закономірності. Але конкретного й, головне, доведеного пояснення поки немає. Передбачається зв'язок цих явищ із гомологічними рядами в спадкоємній мінливості, мімікрією або ще невідомими біогеохімічними закономірностями.



ФІЛОГЕНЕТИЧНА СИСТЕМАТИКА, АБО КЛАДИСТИКА ВІЛЛІ ХЕННІГА

"Дослід, якому не передують теорія, тобто ідея, має таке саме відношення до природознавства, як стукіт дитячого брязкальця до музики"

Ю. Лібіх

Філогенетика Геккеля.

Німецький зоолог Ернст Геккель (1834-1919), розвиваючи ідеї Ч. Дарвіна, вважав, що класифікація має повністю відповідати філогенії. Основні його постулати:

1. Єдність таксона обумовлена походженням всіх його представників від загального предка.
2. Замість ознак подібних або різних, на перший план виходять ознаки просунуті та примітивні.

3. Гіпотетично, зібравши в одному організмі всі разом примітивні ознаки, можна реконструювати загального предка.

4. Таксономічно вагомішими вважаються примітивні ознаки. Вони не могли, нібито, виникнути багаторазово і характеризують монофілетичні таксони.

5. Аналізуючи розподіл ознак по таксонах, можна побудувати філогенетичне древо. Гіпотетичне філогенетичне древо – це і є зображення ієрархічної класифікації.

Філогенетична систематика Віллі Хенніга (кладистика).

Німецький діптеролог Віллі Хенніг (W. Hennig, 1913-1976) в 1950 році надрукував німецькою мовою книгу "Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik", яка, втім, залишилася непоміченою. У цій роботі він зробив спробу чітко формалізувати реконструювання філогенії нині живучих тварин і дати алгоритм перетворення філогенетичного древа в класифікацію. Лише через 15 років (в 1965 р.) Хенніг надрукував короткий нарис своєї теорії в щорічнику Annual Review of Entomology у США. Ще через рік у США опубліковано англійський переклад раніше надрукованої книги, повністю переробленої автором – "Phylogenetic systematics" (1966). Ця книга стала сенсацією, викликала дискусію, що триває дотепер, і стала поштовхом для розвитку нового напрямку в систематиці – кладистики.

Сам Хенніг – визначний діптеролог. Він вивчав Diptera в обсязі всієї світової фауни, багато уваги приділяв личинкам і викопним формам. Він опублікував більше 150 праць, серед яких багато монографій. Він автор кількох герпетологічних досліджень, написав підручник по зоології безхребетних і монографію з філогенії хордових.

Головний постулат кладистики: подібність ознак у різних тварин пояснюється тим, що ці ознаки мав їхній загальний предок (а зовсім не випадковими збігами обставин, конвергенцією, паралелізмом або закономірностями в утворенні морфологічних структур). Тому таксономічний аналіз дозволяє з'ясувати, коли відбувалися еволюційні зміни і які саме. Метод побудови філогенетичного древа та класифікації на підставі таксономічного аналізу за Хеннігом називається кладистичним аналізом (від греч. clados – гілка).

Тобто Хенніг формалізував підхід Геккеля. Однак, на відміну від Геккеля, таксономічно вагомими він вважав не найдревніші та примітивні ознаки, а навпаки – молоді та похідні.

Апоморфії та плезіоморфії.

Плезіоморфія та апоморфія – це альтернативні стани ознаки, відповідно до та після еволюційної зміни, що відбулася з ознакою. Це поняття відносні. Наприклад, якщо еволюція ознаки йде від стану А до Б й далі до В, то стан Б – це апоморфія стосовно А та плезіоморфія стосовно В. Наприклад, п'ятипалі кінцівки людини, ящірки та жаби є сінапоморфною ознакою у порівнянні з плавцями риб. Ця сінапоморфія свідчить, що людина, ящірка та жаба пов'язані загальним походженням. Але в деяких наземних хребетних задні кінцівки несуть не 5 пальців, а 4 (птахи) чи 1 (коні). Чотирьохпалість та однопалість походять від 5-палості, тобто апоморфні по відношенню до 5-палості.

Замість термінів апо- і плезіоморфія можна було б застосовувати терміни "прогресивний" та "примітивний", але останні часто збігаються з поняттями "більш чи менш прогресивний" або "більш чи менш складний", що може внести плутанину.

Таблиця 22.

Апоморфії та плезіоморфії.

Альтернативні стани ознаки		
апоморфія		плезіоморфія
греч. аро- – від.		греч. plesios- – близький
Просунута, похідна, вторинна ознака.		Вихідна, первинна, предкова ознака.
Прогресивна (від лат. pro- – вперед, gressus- – рух)		Примітивна (від лат. primus, primitivus – перший, первинний)
аутапоморфія	сінапоморфія	сімплезіоморфія
Апоморфія, що характерна лише для одного таксона.	Апоморфія, загальна для кількох таксонів.	Плезіоморфія, загальна для кількох таксонів.

Проблема полярності ознак.

Практичне визначення того, яку з двох ознак варто вважати апоморфною, а яку – плезіоморфною, є важливою методичною проблемою в кладистиці.

Хенніг (1966) запропонував для цього такі критерії:

1. Критерій геологічної послідовності ознак. Ознаки, які у викопних знахідках з'являються раніше, найбільше імовірно, – плезіоморфні. Недолік цього критерію: неповнота палеонтологічних даних.

2. Критерій хорологічної прогресії. Ознаки таксонів, що збереглися в районі, де жили предки, найбільш імовірно, – плезіоморфні. Недолік критерію: необхідність враховувати дрейф континентів, зміни клімату та рельєфу та безліч інших моментів.

3. Критерій онтогенетичного випередження. Ознаки, які в онтогенезі з'являються раніше, імовірно, – плезіоморфні відносно ознак, які з'являються пізніше. Недолік критерію: його низька придатність для організмів, яким властивий метаморфоз або неотенія, тому що в їхньому онтогенезі можуть з'являтися або зникати личинкові органи та структури.

4. Критерій кореляції трансформаційних серій. Якщо полярність однієї з трансформаційних серій достеменно відома, то тоді полярність інших скорельованих з нею серій, може бути перенесена з неї. Недолік: критерій надійний лише в тому випадку, якщо є генетична або функціональна кореляція між ознаками.

Послідовники Хенніга (але не сам Хенніг) розробили так звані критерії паттерна (малюнка) розподілу ознак (pattern criteria), що не потребують посилань на геологію, хорологію або онтогенію. Застосування паттерн-критеріїв вимагає, щоб межі груп (таксонів) були визначені заздалегідь. Плезіоморфними вважають ті стани ознак, які зустрічаються за межами даної групи. Апоморфіями, відповідно, вважають ті стани ознак, які за межами даної групи ні в кого не зустрічаються. Якби було навпаки, то довелось б припустити, що ознака може виникати два рази незалежно.

Наприклад, у представників класу Insecta антени можуть мати м'язи лише в першому членику або ж у всіх члениках, крім останнього. За межами класу Insecta ні в кого немає антен з м'язами тільки в першому членику. Антени з м'язами у всіх члениках, крім останнього, зустрічаються у багатьох членистоногих, а не лише у комах. Тому антени з м'язами тільки в першому членику – це

апоморфія; вони з'явилися в одного з таксонів у класі Insecta. Але з іншого боку така апоморфія могла виникнути у різних таксонів комах незалежно внаслідок редукції.

Зяброві щілини є у ембріонів всіх хребетних, а також у дорослих риб, але відсутні у дорослих тетрапод. Звідси випливає, що більш расповсюджений стан ознаки (наявність зябр) – це плезіоморфний стан ознаки, а перетворення зябр на інші структури у дорослих особин – апоморфія.

Реконструкція філогенії на підставі синапоморфій.

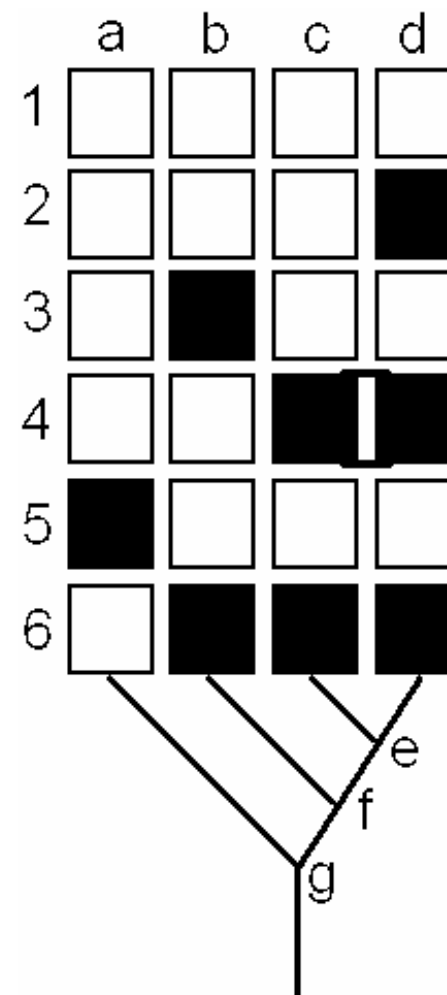
Закон Луї Долло (1893): "еволюція необоротна" – еволюційні перетворення неповторні й необоротні. Тобто вважається: імовірність того, що та сама зміна в генотипі може відбутися незалежно кілька разів, настільки мала, що її можна вважати рівною нулю. Проте, відомі приклади, які суперечать закону Долло, наприклад трахеї в павукоподібних виникали неодноразово і в різних частинах тіла.

Проте, в кладистиці постулюється, що кожна апоморфія виникає одного єдиного разу та успадковується всіма нащадками того виду, в якого вона виникла.

Тому вважається, що якщо два таксони мають одну загальну апоморфію (тобто синапоморфію), то вони успадкували її від їхнього загального предка та утворюють єдину філогенетичну гілку. Наявність сімплезіоморфій, однак, не свідчить про наявність у декількох таксонів загального предка.

Виходячи з таких міркувань і будується кладограма – філогенетичне древо, побудоване внаслідок кладистичного аналізу.

На малюнку 1 показаний приклад реконструкції філогенетичних відносин 4 таксонів (а, в, с, d) на підставі аналізу розподілу 6 ознак (1-6). Апоморфія 3 є синапоморфією для таксонів с й d та аутапоморфією гілки с+d. Наявність цієї синапоморфії доводить реальне існування гілки с+d та її походження від загального гіпотетичного предка е, у якого виникла апоморфія 3. Плезіоморфія 3 не дозволяє нічого сказати про філогенетичні відносини таксонів а й в, крім того, що вони не зв'язані з гілкою с+d.



Малюнок 1.

Приклад реконструкції філогенетичних відносин 4-х таксонів (а, в, с, d) на підставі аналізу розподілу 6-и ознак (1-6). Плезіоморфний стан ознак показаний світлими квадратиками, апоморфний – темними; е, f й g – гіпотетичні предкові таксони.

Область застосування кладистического аналізу.

Для кладистичного аналізу використовуються всі спадкові ознаки будь-яких стадій онтогенезу (анатомічні, гістологічні, біохімічні, фізіологічні, етологічні тощо).

Кладистичний аналіз можна застосовувати лише в тому випадку, якщо еволюція йшла шляхом дивергенції, тобто, коли філогенетична схема має вигляд дерева, що розгалужується. Причому постулюється, що з кожного вузла кладограми може йти лише дві гілки! Якщо еволюція протікає шляхом гібридизації, то філогенетичне древо має вигляд сітки – тоді кладистика не може застосовуватися (див. приклад скельних ящірок на Кавказі).

Ранг таксонів, використовуваних для кладистичного аналізу, має бути не нижче видового. Еволюційні відносини підвидів дуже часто мають вигляд сітки.

За допомогою кладистики перетасовують таксони, але, як показує практика, нових не описують.

Поняття моно-, полі-, пара- і голофілії.

Терміни моно- і поліфілія ввів Е. Геккель в XIX сторіччі. Але чітких визначень він не дав.

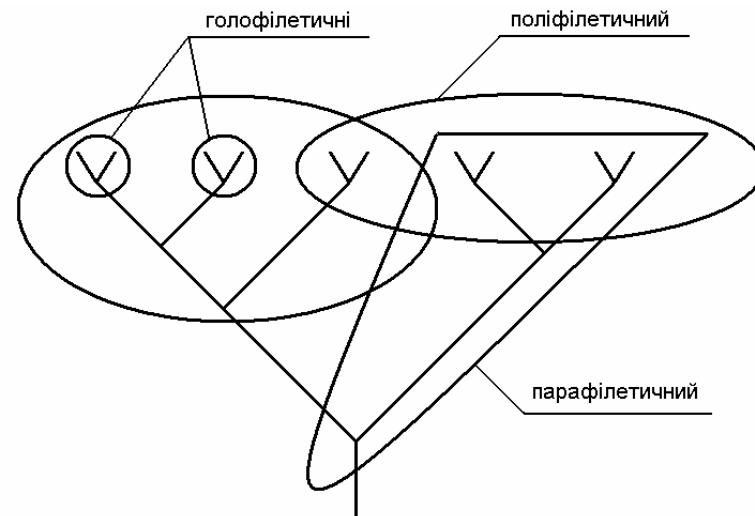
Таблиця 23.

Таксони в кладистиці.

Таксони		
монофілетичні		поліфілетичні
Таксон, що включає загального предка всіх членів цього таксону (або предок не відомий, але задовольняє діагнозу даного таксона).		Таксон, що не включає в себе загального предка всіх його членів (тобто ознаки, на яких заснований діагноз даного таксона, виникли в ході еволюції незалежно кілька разів).
голофілетичні	парафілетичні	
Таксон, що включає не тільки загального предка, але й всіх його нащадків.	Таксон, що включає загального предка й не всіх його нащадків.	Таксон може включати або не включати всіх нащадків загального предка.

В кладистиці таксони згідно з їх філогенетичними особливостями діляться на моно-, полі-, пара- і голофілетичні.

З огляду на те, що в кладистиці допускається поділ кожної гілки в кладограмі тільки на дві (а не на три або більше гілок), ці поняття можна ілюструвати схемою, показаною на малюнку 2.



Малюнок 2.

Голофілетичні, парафілетичні та поліфілетичні таксони.

Кладисти вважають, що в класифікації мають існувати винятково голофілетичні таксони. Система, що складається тільки з голофілетичних таксонів, влаштовує не лише кладистів, але й типологів, тому що наявність апоморфій дозволяє кожному голофілетичному таксону дати чіткий діагноз. Але така класифікація – ідеальна. В існуючій зараз системі більшість таксонів поліфілетичні. Слідом за появою нових палеонтологічних даних філогенетичне древо все більше перетворюється в чагарникові зарості. Немає загального предка у різних груп риб, плазунів, ссавців. Серед риб незалежне походження мають не тільки класи хрящових та кісткових риб, але також осетроподібні, двоякодихаючі (це було доведено дослідями з гібридизацією ДНК у лаб. МДУ під керівництвом д.б.н. А.С. Антонова). Качкодзьоб та східна утворилися від зовсім інших груп плазунів, ніж інші ссавці.

Сумчасті – теж від іншої – третьої групи плазунів. Це з'ясував акад. Л.П. Татаринов. За винятком класу птахів, всі класи хребетних мають кілька різних предків. Клас Павукоподібні теж є збірним і поєднує всіх хеліцерових, що живуть на суші, хоча їхній вихід на сушу відбувалися багато разів й предки різні. Клас Плазунів це парафілетичний таксон, який включає не всіх нащадків загального предка, тобто не містить птахів.

Таблиця 24.

Голофілетичні, парафілетичні та поліфілетичні таксони.

Таксон	включає всіх нащадків загального предка	включає не всіх нащадків загального предка
включає загального предка	голофілетичний	парафілетичний
не включає загального предка	поліфілетичний	

Загальний предок.

Загальним предком таксона у двостатевих організмів є вид або більш дрібна сукупність особин (підвид, раса, популяція). В організмів, що не мають статевого розмноження, загальним предком може бути одна єдина особина.

Як правило, предкові види рецентних таксонів вже вимерли і невідомі у викопному стані. Теоретично реконструювати загального предка можна лише з точністю до ознак роду або таксона більш високого рангу. У таких випадках кажуть про предковий род, родину, ряд. Але в дійсності не весь предковий таксон є предковим, а лише один єдиний невідомий нам вид. Це треба враховувати при читанні праць кладистів.

Критерій складності ознак.

Кладистичний аналіз може бути застосований лише до попередньо окреслених груп таксонів. Спочатку групи виділяють, використовуючи критерій складності ознак. Для кладистичного

аналізу беруть групи, які характеризуються придбанням нових органів або таких складних модифікацій, присутність яких у всіх членів групи може бути пояснена лише наявністю у них загального предка. Наприклад, Diptera легко розпізнаються як монофілетична група за наявністю в них дзижчалець – унікальних гіроскопічних органів, утворених за рахунок модифікації задніх крил. Всі інші тварини не володіють дзижчальцями. Звідси робиться висновок про синапоморфність дзижчалець та монофілію Diptera.

Встановлення рангу таксонів.

За Хеннігом, ранг таксона визначається його віком. Історію Землі Хенніг поділив на періоди, межі яких збігаються з посиленнями вимирання і формоутворенням у тварин. Зараз ці періоди називають "періодами Хенніга". Наприклад, в період від кембрію до кінця девону (570-367 млн. років тому), за Хеннігом, утворилися класи; з девону до кінця пермі (367-253 млн. років тому) – ряди, у тріасі та ранній крейді (253-144 млн. років тому) – родини, у період від крейди до кінця олігоцену (144-30 млн. років тому) – триби.

При такому підході ранг таксонів безхребетних має бути підвищений, а хребетних – знижений. Загони плацентарних ссавців (виникли наприкінці крейди) і родини мух повинні мати ранг триб; підкласи сумчасті й плацентарні ссавці – родин; клас ссавці – ряду; роди ракоподібних Ostracoda (відомі з ордовіка) – класів. Очевидно, це відповідає дійсному ступеню розходжень між таксонами (ранг таксонів хребетних взагалі не виправдано завищений, у порівнянні з безхребетними). Підхід Хенніга дозволив би уніфікувати ранги у всій зоологічній класифікації.

Однак такий підхід суперечить традиційній класифікації. Тому Хенніг запропонував застосовувати різні масштаби часу для різних груп тварин. Наприклад, періодом утворення рядів для ссавців вважати пізню крейду – початок олігоцену, а рядів комах – кінець девону – початок пермі. Але, в такому випадку губляться всі переваги визначення рангів таксонів за часом їхнього виникнення.

Незручність у застосуванні підходу Хенніга полягає ще й у тому, що палеонтологічний літопис далеко не повний. Тому, по-перше, ранг багатьох таксонів залишився б невідомим та, по-друге, з появою нових палеонтологічних знахідок довелось б кожного разу

переглядати ранги таксонів, що порушило б стабільність номенклатури.

Етапи кладистичного аналізу морфологічних даних.

1. Вибір групи, яку варто вивчити. Ця група має задовольняти критерію складності ознак або бути добре обґрунтованою попередніми дослідженнями.

2. Визначення основи для зовнішньогрупового порівняння – одна сестрина група або кілька можливих сестриних груп. Наприклад, для Insecta сестрині групи – Crustacea, Onychophora, Anellida.

3. Вибір об'єктів для внутрішньогрупового порівняння з числа підлеглих груп, що теж задовольняють критерію складності ознак або вважаються добре обґрунтованими попередніми дослідженнями. Наприклад, серед Diptera група Schizophora задовольняє критерію складності ознак за рахунок наявності лобового міхура.

4. Виявлення, які з ознак, імовірно, більш надійні, які – менш надійні. Для цього треба знати мінливість у даній групі тварин. Складні розходження, що відбивають зміни багатьох генів, що вимагають декількох послідовних еволюційних кроків або такі що торкаються більш, ніж одного органа, найменш імовірно виникали незалежно в різних філогенетичних лініях. Наприклад, в Diptera Polyneura мандібули личинок косо вдаряють по виступу голови. Ця ознака пов'язана зі змінами в будові і мандібул, і голови. Вона є складною і навряд чи могла виникнути неодноразово. Навпаки, редукція кількості сперматек у Diptera з 3 до 2 могла відбуватися неодноразово, тому що такі редукції виявлялися в лабораторних популяціях *Drosophila*.

5. Вивчення розподілу найбільш надійних ознак в таблиці таксонів й ознак, оцінка їхньої полярності та виділення угруповань за кожною синапоморфією.

6. Перевірка, наскільки отримані угруповання сумісні між собою та з раніше запропонованими класифікаціями. Несумісність може вказувати на помилку. Виявлення помилки та виправлення її.

Встановлення, які з отриманих груп найбільш обґрунтовані, приєднання їх до списку груп, що використовуються для внутригрупового порівняння.

7. Ті ж операції (5-6) виконуються відносно менш надійних ознак, для яких допускається ймовірність виникнення шляхом конвергенцій і паралелізмів.

В цілому це "метод перевірки, корекції та повторної перевірки" (checking, correcting and rechecking) (Hennig, 1966).

Основні причини розбіжностей між кладистами та іншими систематиками.

Кладисти вважають, що природна система (у їхньому розумінні – це класифікація, побудована з голофілетичних таксонів) має бути зроблена одразу й негайно. Тому вони іноді проявляють екстремізм і міняють класифікацію різко та радикально. Якщо нова класифікація необґрунтована, то опоненти її відкидають. Подальша робота будується навколо з'ясування конкретних питань – деталей будови, кордонів між таксонами тощо.

Однак в арсеналі кладистів є два способи, як запропонувати незаперечну класифікацію:

1. Будують кладограму й класифікацію за допомогою не зрозуміло як працюючої комп'ютерної програми. Автор публікації в такому випадку посилається на кимось іншим написану програму. Щоб спростувати класифікацію, треба знати, чому вона вийшла саме такою, а про це безпосередньо в публікації звичайно не пишуть. До загальноживаних програм, як правило, додається детальний опис. Але розібратися з ним, як правило, не дуже то вдається людині, яка не дуже розуміється на кладистиці та часто просто не знає де той опис шукати. І тоді опоненти заявляють, що вони взагалі не згодні з кладистикою.

2. Досліджують нову ознаку, важку для спостереження (наприклад, послідовності амінокислот у білках, нуклеотидів у ДНК). Сама по собі ця справа шляхетна – наука отримує нові факти. На вивчення такої ознаки витрачається безліч сил, часу та коштів. Тому вивчити її можна лише в поодиноких представників величезних таксонів. Далі отримані дані екстраполюються на всіх невивчених членів цих таксонів, будується кладограма й радикально міняється класифікація.

Наприклад, якби люди не мали кольорового зору, то визначали б колір предметів за допомогою малодоступних і коштовних спектрометрів. Тоді який-небудь зоолог, одержавши рідкісну можливість попрацювати на такому спектрометрі, з'ясував

би, що кімнатна муха – сіра, а жук-бронзівка та бабка-красуня – сині. Якщо синє забарвлення розцінити як сінапоморфію (синій колір рідкісний у тварин), то жуків і бабок можна об'єднати в один таксон, протиставлений двокрилим.

Щоб спростувати цю нову класифікацію, треба вивчити ту ж саму ознаку в інших членів обговорюваних таксонів. Але на це в опонентів немає ані часу (коли треба описувати багато нових для науки таксонів або визначати багато неопрацьованого матеріалу), ані засобів. І тоді опоненти також заявляють, що не згодні з кладистикою.

Неодноразово прихильники ознак, новітніх для свого часу, пророкували їхню універсальність і всемогутність у побудові класифікації. В 1920-30-х роках надії покладали на фізичну й хімічну подібність білків, температурну стійкість ДНК; пізніше – на гібридизацію ДНК, електрофорез білків. Останнім часом розвивається геносистематика: створення класифікацій на підставі порівняння частот зустрічальності подібних комбінацій нуклеотидов. Однак навіть така ознака як будова молекули ДНК принципово нічим не відрізняється від звичайних морфологічних ознак. Адже молекула ДНК – це є не сама спадкоємна програма, а лише її носій. Послідовність нуклеотидів у ДНК зараз дехто розглядає як таку, що містить сотні ознак, вважаючи, що кожний сайт є ознакою з чотирма станами. Це те саме, що ознаку "наявність чи відсутність зубів" розглядати як багато ознак, на зразок таких: "наявність чи відсутність дентину", "наявність чи відсутність емалі", "наявність чи відсутність цементу" і так далі. Тому ознаки ДНК доцільно використовувати лише для таких таксонів, які неможливо порівняти класичними морфологічними методами через брак "нормальних" ознак.

Крім того, існує ще одна проблема – експериментально доведений латеральний перенос фрагментів ДНК. Наприклад, елемент "maginer" з генома дрозофіли виявлений у геномі лейшманії (Антонов, 1999). Щоправда, тварини, вочевидь, обмінюються генами значно рідше, ніж бактерії.

Нумеричні методи в кладистиці.

Ясні принципи кладистики дозволили формалізувати побудову кладограмм і використовувати для цього комп'ютери. Створено програми для побудови кладограмм по заздалегідь

(вручну) складених таблицях ознак. Спочатку робиться звичайний таксономічний аналіз – будується таблиця таксонів й ознак. Потім, виходячи із припущення, що всі загальні апоморфії є сінапоморфіями (успадковані від загального предка), будується кладограма. Однак зустрічаються нерозв'язувані комбінації ознак. Наприклад, нехай x_1 та y_1 – плезіоморфії, а x_2 та y_2 – апоморфії і ці ознаки розподіляються в такий спосіб як на таблиці 25.

Тоді одержуємо нерозв'язану комбінацію, з якої витікає, що одна з апоморфій (або x_2 , або y_2) виникла незалежно два рази.

Якщо змінити полярність одієї з ознак на протилежну, то можна побудувати не суперечливе дерево. Якщо x_1 – апоморфія, x_2 – плезіоморфія, y_1 – плезіоморфія, y_2 – апоморфія, то кладограма виходить.

Таблиця 25.

Комбінація ознак,
що не розв'язується без зміни їхньої полярності.

	Таксони		
	А	В	С
Ознаки			
x	x_1	x_2	x_2
y	y_2	y_1	y_2

Через такі випадки полярність ознак у програмах задається не спочатку, а виявляється в ході побудови кладограмми. Правильною вважається та полярність, яка дозволяє будувати несуперечливу і найкоротшу кладограмму.

Однак на практиці часто зустрічаються взагалі не розв'язувані сполучення ознак. Наприклад, такі, як показано в таблиці 26.

Таблиця 26.

Комбінація ознак,
не розв'язувана при будь-якій полярності цих ознак.

	А	В	С	Д
x	x_1	x_2	x_2	x_1
y	y_2	y_1	y_2	y_1

Можливі причини таких нерозв'язуваних сполучень:

1). Дійсно незалежне виникнення подібностей, що мають різну генетичну основу, – конвергенція.

2). Дійсно незалежне виникнення подібностей, що мають однакову генетичну основу, відповідно до закону гомологічних рядів у спадкоємній мінливості М.І. Вавилова.

3). Помилка при формулюванні ознак.

При виконанні кладистического аналізу вручну систематик у таких випадках передосліджує ознаки та виявляє помилку. Комп'ютер же вирішує цю проблему інакше: до програми вводиться припущення, що еволюція може бути оборотною або повторюваною. В результаті з однієї таблиці таксонів і ознак будується безліч різних кладограмм. Із цієї безлічі кладограмм вибирається та, де найрідше порушується принцип необоротності й неповторності еволюції. Це і є принцип ощадливості в кладистиці.

Незалежно виникаючі гомологічні ознаки.



Удав, що проковтнув носорога



Удав, що проковтнув Аю-Даг



Удав, що проковтнув маленького принца



Маленький принц,
що проковтнув удава

Проблема полягає в тому, як відрізнити сінапоморфії (успадковані від загального предка) від гомологічних, але незалежно виникаючих ознак? Адже від загального предка може бути успадкована не фенотипічна ознака, а лише гени, що кодують її. Така "схована" ознака може виявитися в пліні еволюції значно пізніше, ніж була успадкована, незалежно в різних філогенетичних гілках. Тоді така ознака може бути помилково прийнята за

сінапоморфію, що призведе до помилкових результатів кладистичного аналізу.

Проблема ця вирішується звичайно так: очікується, що такі сховані ознаки таксона повинні неодмінно виявитися у якихось з його підтаксонів. Саме тому, чим вище ранг та обсяг кожного з таксонів, що їх включають до аналізу, тим вище достовірність такого аналізу. Найменш достовірний кладистичний аналіз таксонів видового рангу.

Коли завважують, що ознаки з'являються незалежно, їх, здавалося б, мають викидати з тих ознак, що використовуються для аналізу. Але в сучасних кладистичних побудованнях (на відміну від підходу В. Хенніга) їх не викреслюють, а все одно використовують для побудови кладограми та класифікації! Це суперечить вихідному принципу кладистики, що сінапоморфії виникають лише раз у загального предка носіїв цієї апоморфії, і є нововведенням сучасних "комп'ютерних" кладистів. Щоб обійти цю проблему використовується принцип ощадливості.

Принцип ощадливості (парсимонії).

Принцип ощадливості не має а ні біологічного, а ні логічного змісту. У природі не виявлено механізму, що змушував би тварин вибирати найбільш ощадливий або оптимальний шлях еволюції.

У науці є загальноприйнятий принцип ощадливості, інакше називаний "бритвою Оккама". Загалом в науці принцип ощадливості пов'язаний з необхідністю перевіряти гіпотези. Щоб спростувати гіпотезу, досить знайти єдиний факт, що їй суперечить. Тому будь-яка гіпотеза має бути сформульована так, щоб було зрозуміло, які саме факти могли б їй суперечити. Для пояснення будь-якого явища можна вигадати безліч гіпотез. В якості робочої гіпотези обирають найпростішу з можливих (в цьому й полягає ощадливість), а у випадку її спростування – найпростішу з тих що залишилися й так доти, доки не попадеться гіпотеза, що не спростовується. Тобто, у науці взагалі принцип ощадливості визначає послідовність спростування робочих гіпотез. У кладистиці ж принцип з такою назвою служить для вибору гіпотези, схожої на правильну, серед безлічі вже спростованих!

Проте, кладисти вважають, що принцип ощадливості дозволяє зупинитися на тій кладограмі, яка найкраще погоджується

з даними (тобто ознаками). Вони вважають, що лише вибирають найпростішу гіпотезу для подальшого аналізу. Звісно, вона може бути спростованою, якщо, наприклад, будуть додані нові ознаки.

У Америці та Європі найбільше визнання одержали програми Hennig86, McClade, NONA, PAUP, PHYLIP, PHYSYS, SYNAP. Серед них PHYLIP поширюється вільно (доступна за адресою <<http://evolution.genetics.washington.edu/phylip.html>>).

НУМЕРОЛОГІЯ

"Універсальний метод" Адансона (1763).

В 1763 р. французький ботанік Мішель Адансон (1727-1806) запропонував *methode universale* для побудови класифікації:

1). Вивчити організми, що класифікуються, за максимальною кількістю ознак;

2). За кожною з цих ознак побудувати діхотомічну систему, тобто зробити окрему класифікацію за кожною з ознак;

3). Організми, які в класифікаціях за кожною з цих ознак потрапили в одну групу (разом), поєднуються в один таксон.

Метод Адансона припускає, що: 1) всі ознаки рівноцінні; 2) всі ознаки (їхні варіанти) можуть комбінуватися в організмах у будь-яких сполученнях. Виходячи з таких постулатів, система повинна бути комбінативною і виглядати як таблиця Пеннета.

Сучасні нумеричні систематики вважають, що для угруповання треба підрахувати коефіцієнти подібності між таксонами, а потім побудувати "дерево подібностей", або дендрограму.

Таблиця 27.

Таблиця ознак гіпотетичних таксонів.

Ознаки	Стан ознаки у різних видів		
	вид А	вид Б	вид В
довжина	3 см	4 см	3 см
колір	білий	жовтий	жовтий
метаморфоз	є	немає	немає

За коефіцієнт подібності можна прийняти долю кількості ознак, за якими подібність є, від кількості всіх ознак. На дендрограмі разом розташовують спочатку ті таксони, між якими цей коефіцієнт більше, а потім ті, у яких він менше.

У нашому прикладі коефіцієнти подібності представлені в таблиці 28.

Таблиця 28.

Коефіцієнти подібності між гіпотетичними таксонами.

	вид А	вид Б	вид В
вид А	...	0	0,5
вид Б	0	...	2
вид В	0,5	2	...

Отримана дендрограма буде виглядати так: (А 0,2 (2 БВ)).

Тому при угрупованні цих видів, наприклад, у роди, до одного роду повинен бути віднесений вид А, а до іншого – Б та В.

Якщо аналізується багато таксонів й ознак, то обчислення зручніше виконувати за допомогою статистичних програм SPSS, STATISTICA, R. Програма R доступна в мережі Інтернет за адресою: <<http://www.r-project.org>>.

Однак з факту існування кореляцій між ознаками впливає: 1) нерівноцінність ознак; 2) можливість побудови ієрархічної системи.

Тому в наш час "універсальний" метод Адансона в чистому вигляді не застосовують. Однак цей підхід – прообраз сучасних нумеричних методів у таксономії.

Кореляції.

Доведено існування кореляцій, тобто закономірної взаємозалежності між ознаками у тварин. Наприклад, роди комарів *Culex* й *Anopheles*, виділені за морфологічними ознаками, різко відрізняються за годувальниками (птахи й ссавці, відповідно), та за здатністю передавати збудників малярії до людини.

Вважається, що великий Жорж Кюв'є (1769-1832) за єдиною кісткою уявляв вигляд вимерлої тварини. Ж. Кюв'є працював в галузі порівняльної анатомії, палеонтології та систематики тварин. Він відкрив принцип "кореляції частин організму": частини

тваринного організму взаємно відповідають одна одній будовою та функціями; причому зміна однієї частини неминує спричиняє відповідну зміну іншої частини організму. Таким чином, знайомство з однією частиною дозволяє судити про цілий організм. Однак, на практиці будь-який палеонтолог, у тому числі й Кюв'є, реконструює вигляд вимерлої тварини, користуючись як зразком сучасною твариною, близькою до викопної. Приміром, якщо якась тварина за будовою зубів віднесена до класу ссавців, те можна з великою впевненістю вважати, що вона вигодовувала дітей молоком, хоча а ні молока, а ні дитинчат у цієї тварини дотепер ніхто не бачив.

Сучасне вчення про кореляції створив акад. І.І. Шмальгаузен. Відомі кореляції поділяються на індивідуальні (що проявляються в індивідуальному розвитку – онтогенезі) і філогенетичні (що проявляються в еволюції – філогенезі).

Кореляції онтогенетичні (індивідуальні).

1). Геномні: засновані на взаємодії генів. Наприклад, кішки з повністю білим хутром часто бувають глухими із блакитними очами й не відчувають запахів. Меланоцити розвиваються з меланобластів. Меланобласти утворюються в нервовій трубці зародка та мігрують до зачатків волосяних сумок. Міграція меланобластів пов'язана з геном White. Якщо в цьому гені відбувається мутація, то пігментні клітини не надходять до зростаючого волосся. Та сама мутація в гомозіготному стані порушує міграцію також й інших клітин з нервової трубки. Це і є причиною неправильного розвитку очей та вух у кішок-"блондинок".

2). Морфогенетичні: результат взаємодії частин організму під час морфогенезу. Розвиток хорди та мезодерми стимулює розвиток мозку та очей, розвиток ока ініціює розвиток кришталика, розвиток кришталика ініціює розвиток рогівки й так далі. Порушення на будь-якому ранньому етапі веде до порушень на всіх наступних етапах морфогенезу.

3). Функціональні (ергонтичні): між працюючими органами. На кістках спортсменів утворюються бугри в місцях прикріплення сухожилів посилено працюючих м'язів.

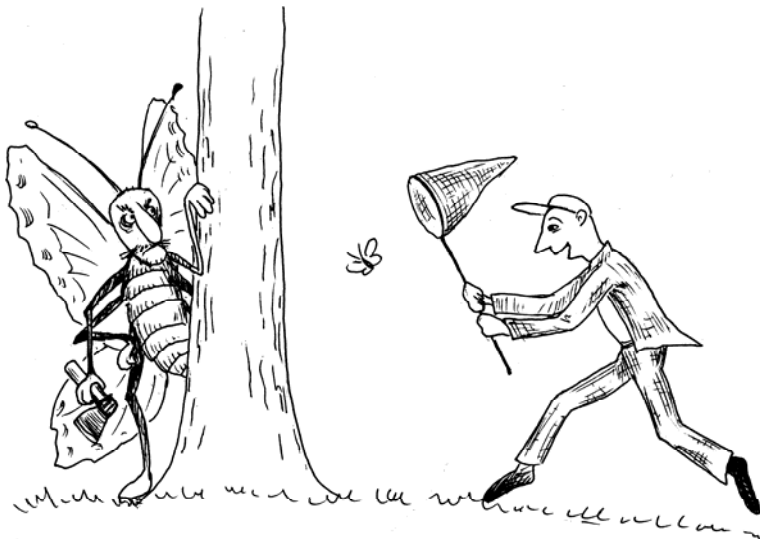
Кореляції філогенетичні (координації).

1. Топографічні. Це взаємна обумовленість між органами, не пов'язаними функціонально, але пов'язаними топографічно. Наприклад, розмір черепної коробки та головного мозку, розмір

очей та форма черепа, розвиток середніх і редукція крайніх пальців (у копитних).

2. Динамічні (конструктивні). Це функціональна залежність. Великі нюхові частки мозку та розвинений нюх у ссавців. Розвиток крил, грудних м'язів та кіля у птахів. Координація між вагою голови та розвитком остистих відростків в хребцях передньої частини хребта (зубри). Розміри тіла та величина гіпофіза в динозаврів (гіпофіз секретує гормон росту).

3. Біологічні координації. Це сполучені зміни органів, не пов'язаних топографічно або функціонально. Зв'язок між довжиною шиї та довжиною ніг у травоядних, між хвостовим плавцем (ластами) і шаром підшкірного жиру.



Частина 3.

ПРАКТИЧНІ ПРИЙОМИ В СИСТЕМАТИЦІ.

"Практикою вивчення тваринного світу – життя тварин, їхнього географічного поширення та ін. – давно вже встановлено, що найбільш плідні періоди таких робіт відбуваються після виходу з друку керівництв, що містять у собі загальнодоступні таблиці для визначення тварин..."

Зап. Кавказск. Муз., серія А. № 1.

Ссавці кавказького краю.

Т. 1. Від редакції.

Вивчення кожної групи тварин проходить по етапах: 1) численні описи окремих видів; 2) складання підсумкових робіт з визначальними таблицями та малюнками; 3) вивчення подробиць поширення, екології, поведінки; 4) практичне використання отриманих знань. Тобто, жодного практичного використання тварин певної групи не може бути, поки не досліджено їх біологію та екологію; але екологічні дослідження неможливі, поки не створені загальнодоступні визначники.

Планування збору матеріалу.

"Немає в цілому світі спорту кращого, ніж складання колекцій!"

Ч. Дарвін з приводу "Малайського архіпелагу" А. Уоллеса

Збирання матеріалу для фауністичних і таксономічних досліджень бажано проводити по можливості не шляхом випадкових зборів, а плановірно. Це саме та ситуація, коли навіть поганий план роботи краще, ніж повна його відсутність.

На будь-якій досліджуваній території існує розмаїтість екологічних умов, що, в свою чергу, відбивається на розмаїтості тварин. Тому для інвентаризації окремих груп тварин на обмеженій території необхідне визначення так званих ключових ділянок, де проводити збори. Крім того, існує неоднорідність тваринного світу в часі. Приміром, багато видів комах у статевозрілому (придатному для визначення) стані зустрічаються протягом 1-2 тижнів на рік. Тому збори необхідно проводити рівномірно протягом усього року. Врахування сезонних особливостей та екологічної неоднорідності території дозволяє одержувати порівняно повний матеріал по досліджуваній групі тварин з мінімальними витратами енергії.

Будується таблиця, де по горизонталі розміщують перелік біотопів, а по вертикалі – сезонні особливості досліджуваних об'єктів. Наприклад, сезонні та біотичні особливості Центрального Копетдагу (по: Кузнецов, 1986) показані в таблиці 29.

Так можна одержати уявлення про просторово-часову вивченість регіону по конкретній групі тварин. Наприклад, для характеристики ґрунтових членистоногих по висотних поясах з урахуванням 5 виділених сезонів, необхідно провести 30 обліків (6 висотних поясів помножити на 5 сезонів). При роботі на рівні рослинних формацій кількість обліків зростає до 75: по 5 обліків в 15 формаціях.

Крім того, за таблицею можна розрахувати репрезентативність зібраного матеріалу стосовно до всієї території або до одного висотного пояса. Якщо протягом року проведено 9 обліків в 1 висотному поясі (як показано в таблиці), то по рослинних формаціях з урахуванням сезонів вивченість складе: 1 – 20%; 2 – 80%; 3 – 80%, а по всьому поясі 1 – 60%. (За рік проводиться 5 обліків у кожній рослинній формації, а їх 3; усього необхідно провести 15 обліків, а проведено 9, що й становить 60%). Якщо

проводити кілька обліків у кожній формації в один сезон, то ступінь вивченості пояса від цього не збільшується, тому що фактично дублюються ті самі дані.

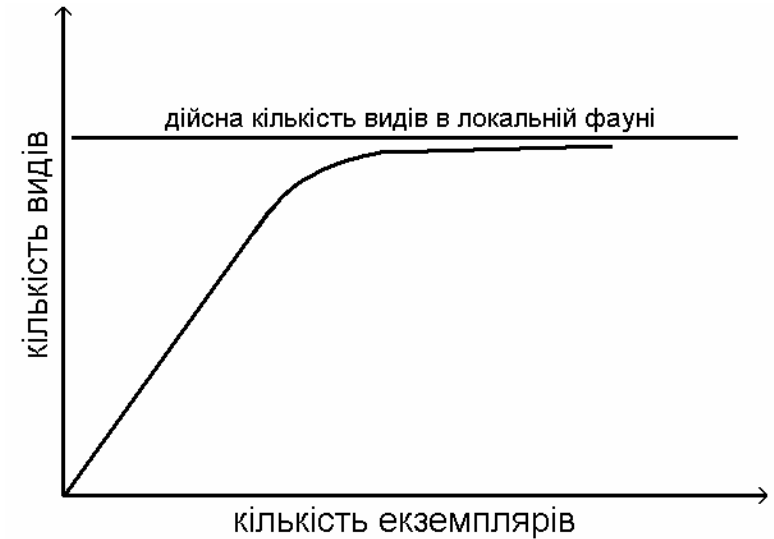
Таблиця 29.
Сезонні та біотичні особливості Центрального Копетдагу
(по: Кузнецов, 1986).

Сезонні особливості (у часі)		Біотичні відмінності (у просторі)														Загалом, %		
сезони	місяці	Висотні пояси														сезони	місяць	
		I		II		III		IV		V		VI						
		Формації																
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	1	2	3	1		
1	I			*					*			*			*		60	33,3
	II					*			*	*				*				
	III		*												*			
2	IV			*														
	V		*															
3	VI		*	*														
	VII	*																
4	VIII			*														
	IX		*															
	X																	
5	XI																	
	XII																	
Всього, %	за формацією за поясом	20	80	80														
		60																

Примітка до таблиці. Сезони: 1 – переривчаста зимова вегетація; 2 – весняна вегетація та розквітання ефемерів; 3 – період максимального нагромадження фітомаси; 4 – період літнього спокою; 5 – період вегетації лишайників та осіннє відростання трав. Висотні пояси: I – верхній пояс гір; II – середній пояс гір; III – нижній пояс гір; IV – пояс високих передгір'їв; V – пояс низьких передгір'їв; VI – підгірська рівнина; знак "*" – наявність обліків.

Аналогічним чином, позначаючи місця та строки роботи, можна одержати уявлення про ступінь вивченості району для літературного огляду.

Ступінь фауністичної вивченості будь-якого географічного місця (локальної фауни) неважко визначити за швидкістю зростання кількості видів, відомих звідти. Існує проста залежність: чим більше зібрано та ідентифіковано екземплярів, тим більше видів у колекції. Але так триває доти, доки кількість видів у колекції не наблизиться до тієї кількості видів, що реально зустрічається в даній місцевості. Ця залежність показана на малюнку 3.



Малюнок 3.
Залежність між кількістю зібраних екземплярів та кількістю зареєстрованих видів.

Важливо не лише де і коли збирати, але й як збирати. Якщо збирати нестандартним методом, то значно зростають шанси знайти щось нове та додаткове для регіону дослідження. Коли навіть на добре досліджену територію приїздить людина з новим методом збору, то часто знаходить багато нових таксонів. Найкращі збори можна зробити використовуючі всі відомі методи збирання та винаходячі свої власні методи. Якщо існує чимало файних методів збору якихось об'єктів, то ступінь вивченості території у просторі та часі розраховують для кожного методу окремо.

Коли працюєш з незнайомою (невивченою) фауною або регіоном (за межами середньої та північної Європи) треба підходити до кожного виду (проби) з презумпцією «винуватості» (що це окремий вид), а не підганяти силою до відомого виду. Тоді ймовірність знахідки нового виду зростає.

Розподіл видів за рясністю.

У першій половині ХХ ст. Стенлі Гартсайд (США) захистив дисертацію, що залишилася, на жаль, неопублікованою (Халіфман: передмова до: Шовен, 1970). В одному пункті за допомогою пастки

з медовим розчином він зібрав 5186 екземплярів 399 видів комах, а за допомогою сачка 5665 екземплярів 488 видів. Аналіз цього матеріалу показав, що приблизно половина всіх видів у зборах була представлена менш, ніж 5 екземплярами.



Малюнок 4.
Розподіл видів за кількістю екземплярів.

В подальшому інші дослідники на самих різних об'єктах (метелики, двокрилі, перетинчастокрилі, жуки, птахи, водорості) підтвердили загальну закономірність: в обліках, зборах та уловах найбільша кількість видів, як правило, представлена найменшою кількістю особин. К. Вільямс (Williams, 1964) за допомогою чотирьох світлових пасток за 16 років зібрав близько 90 000 екземплярів нічних метеликів 346 видів. Один вид виявився представленим більш ніж 30 000 екземплярів, проте 38 видів – по 5-13 екземплярів, 47 – по 2-4, 37 – в одному екземплярі. Якщо відкласти на осі абсцис кількість особин кожного виду, а на осі ординат – кількість видів, представлених у зборах кожною кількістю особин, то вийде гіпербола. Тобто видів, що регулярно зустрічаються, має бути більше, ніж дуже рідкісних або надзвичайно численних. Цей розподіл видів за кількістю екземплярів показано на малюнку 4. В той же час, для дуже

багатьох видів бути рідкісними – нормальний стан. На цій ідеї засновані існуючі методи визначення повної кількості видів у локальній фауні (Песенко, 1974, 1982; Суханов, 1991).

Зберігання та обробка матеріалу.

Всі зібрані екземпляри обов'язково етикетуються. Етикетки бувають географічні, екологічні та визначальні. Етикетки не можна викидати ніколи й ні при яких умовах. Ентомологи іноді напівжартівливо кажуть, що етикетка важливіша, ніж сам екземпляр.

Колекція забезпечує науковість роботи систематика. Це об'єктивна складова дослідження, що дозволяє при необхідності провести перевірку отриманих результатів. Будь-яка колекція може бути неодноразово використана в різних дослідженнях.

Колекції бувають особисті та музейні. Матеріал після опрацювання краще передавати на зберігання до відомих музеїв зі старими традиціями. Порядок у колекції може бути хронологічний, систематичний, географічний, алфавітний. Хронологічний порядок має сенс, якщо колекція не велика та не дуже різноманітна по охопленій території та по таксонах. Недолік хронологічного порядку: весь матеріал зберігається в купі, і, коли треба вибрати представників одного з таксонів або матеріал з одного географічного пункту, то треба перекопувати всю колекцію. Систематичний порядок дуже зручний для колекцій по різноманітних групах тварин, зібраних на невеликій території. Недолік систематичного порядку в тому, що при зміні класифікації треба міняти весь порядок у всій колекції або ж тримати в голові всі старі класифікації. Географічний порядок зручний для колекцій, не дуже великих по таксонах, але охоплюючих великі території. Недолік їх у тому, що якщо треба відібрати представників одного з таксонів, то треба перекопувати всю колекцію від початку й до кінця. Алфавітний порядок зручний для будь-яких колекцій. Недолік його в тому, що при зміні класифікації треба міняти весь порядок у всій колекції або ж тримати в голові всі старі класифікації та, крім того, всі старі назви географічних пунктів. Загалом, порядок в особистій колекції кожний вибирає зручний особисто для себе, а в музейних колекціях зазвичай зберігається споконвічно заведений порядок.

Звичайно проби й екземпляри в колекції нумеруються. Частіше застосовується наскрізна нумерація всього матеріалу в порядку його надходження. Так, перший екземпляр або проба в колекції одержує номер №1, другий – №2 і так далі. Нумерація наскрізь не залежить від систематичного положення екземплярів. Вкрай незручно використовувати окрему нумерацію для різних таксонів (через нестабільність номенклатури) і складні індекси в номерах. Колекції звичайно збираються десятиріччями, а іноді сторіччями; з часом стає зовсім неможливо з'ясувати, що ж позначає номер зі складними індексами, на зразок такого "№ А1935/15-Х182-Р".

Звичайно інформація про екземпляри дублюється як мінімум у трьох джерелах – у польовому щоденнику, картотеці та у лабораторному журналі (у державних закладах він іменується протоколами камеральної обробки матеріалу). Це необхідно для надійності. Наприклад, якщо будуть втрачені польовий щоденник і картотека, всі дані можна відновити з лабораторного журналу.

У будь-якій колекції типові екземпляри повинні зберігатися окремо від іншого матеріалу. Ці екземпляри – найкоштовніша частина будь-якої колекції. Етикетки для типового матеріалу звичайно робляться на червоному папері. У закордонних колекціях типовий матеріал звичайно зберігається в підвальних приміщеннях за міцними герметичними дверима або ж у вогнетривких сейфах.

Часто фахівцям з певної групи тварин передають матеріал для обробки. Умови при цьому можуть бути дуже різними. Іноді весь оброблений матеріал потрібно повернути назад. Але звичайно систематик залишає за собою право вилучити у власну колекцію частину обробленого матеріалу. Іноді весь оброблений матеріал залишається в колекції, а джерелу матеріалу передаються тільки результати.

Широко використовується обмін матеріалом. Це природно: жодна людина не має можливість особисто провести інтенсивний збір матеріалу у всіх куточках світу, де зустрічаються досліджувані нею тварини. Як правило, отриманий для вивчення матеріал потрібно повернути назад через деякий час, звичайно один рік. При виконанні великих ревізій буває необхідність затримати матеріал і на більш тривалий строк. Те ж саме стосується й типових екземплярів, з тим лише застереженням, що з ними поводяться найобережніше. Якщо ти молодий та ще мало відомий дослідник, то

щоб отримати типи треба, щоб тебе порекомендував відомий фахівець і взяв на себе відповідальність за повернення матеріалу. Типи треба повернути в стані кращому, ніж був до отримання. Наприклад, колеоптерологи (фахівці з жуків) часто ретельно відмивають типові екземпляри від пилу в мильному розчині.

Безпосередньо передача та повернення матеріалу, як правило, виконується через колег з okazіями. Користуватися для пересилання матеріалу звичайною поштою на території колишнього Радянського Союзу дотепер – справа дуже ризиківана. Такі посилки часто пропадають, а якщо й досягають адресата, то часто вже без вкладеного матеріалу (перлюстрація квітне). Шанси дійти до адресата без втрат є лише в посилку, відправлених офіційно із центральних закордонних зоологічних установ.

Збирання літератури.

Для того, щоб описати новий таксон чи вирішити таксономічну або номенклатурну проблему, необхідно знати всю літературу по відповідній групі. Наприклад, не можна описати новий вид і бути впевненим у тім, що він дійсно новий, якщо не знаєш (не бачив хоча б описи) всіх уже відомих видів цього роду. При цьому особливо важливо мати описи видів з території дослідження та з сусідніх регіонів. Наприклад, коли працюєш в Криму, то шукати праці по ендемічному виду з Португалії мало сенсу, а з Америки – ще менше, але обов'язково треба знати види, відомі з Кавказу, Туреччини, Балкан, степової зони Євразії. Тому для систематика гостро стоїть проблема збору необхідної літератури.

Треба мати на увазі ще й таке: якщо знайшли новий вид близький до розповсюдженного, перед тим як описувати треба подивитися список синонімів. Може з вашого регіону вже описували цей вид, але звели в синоніми! Те ж саме з родом: обов'язково треба передивитися список синонімів і які в них типові види.

Загальноприйнятий метод пошуку потрібних літературних джерел – перегляд Реферативного журналу (РЖ). З 1952 р. РЖ видавався Всесоюзним інститутом наукової й технічної інформації (ВІНІТІ), що зараз іменується всеросійським (ВІНІТІ РАН, <http://www.viniti.ru>) і розташований за адресою: Росія, Москва 125190, вул. Усиевича 20, ВІНІТІ РАН. Щорічно в РЖ фіксується

близько 1 млн. документів (статей з періодичних видань, збірників, монографій, довідників, патентів, авторефератів дисертацій, депонованих рукописів). Перегляд РЖ починають звичайно з томів, що вийшли в останні роки, і поступово просуваються в хронологічному порядку назад. РЖ, однак, не зручний для систематиків тим, що в ньому посилання на статті по систематиці перемішані з безліччю посилань на статті з фізіології, біохімії, поведінці, екології та іншим темам. Крім того, зовсім не всі статті, що виходять у світі, реферуються в РЖ.

Більш спеціалізоване видання – це Zoological Record. Проблема лише в тому, що переглянути цей журнал на території колишнього Союзу можна лише в книгарні Зоологічного інституту РАН у Санкт-Петербурзі.

Для багатьох груп тварин існують таксономічні та фауністичні каталоги й бібліографії. Які саме видання такого типу існують по кожній конкретній групі тварин, можна дізнатися в діючих фахівців із цієї групи.

Багато потрібної інформації можна знайти в мережі Інтернет. Щоб не потонути в непотрібній інформації, користуються пошуковими системами: Яндекс (<http://www.yandex.ru/>), Рамблер (<http://www.rambler.ru/>), Google (<http://www.google.com/>), Yahoo (<http://www.yahoo.com/>), AltaVista (<http://www.altavista.com/>). Для пошуку бібліографічної інформації існують спеціальні пошукові системи: Scirus (<http://www.scirus.com/srsapp/>), ISI (<http://wos.elibrary.ru/wos/ciw.cgi/>). Є декілька спеціалізованих Інтернетних пошукових програм, наприклад, <http://darwin.zoology.gla.ac.uk/~rpage/portal/>. Останнім часом в Інтернеті трапляється все більше і більше джерел з файлами статей в форматі PDF.

Ефективність пошуку залежить від того, наскільки правильно обрані ключові слова. У всіх пошукових системах є так званий "розширений пошук", що дозволяє поступово звужувати коло відібраної інформації. Його використання дозволяє уникнути перегляду сотень випадково відібраних сторінок.

Один з ефективних способів пошуку інформації, особливо на перших етапах роботи в галузі систематики – це пряме спілкування з більш досвідченими діючими колегами. В них можна довідатися про останні оглядові роботи та про основні журнали, що друкують статті з систематики цих тварин. Звичайно таксономічні

роботи з кожної групи тварин розсіяні в безлічі видань, але при цьому є деякі журнали, де такі публікації з'являються частіше. Дуже корисна для пошуку інформації участь у спеціалізованих конференціях, особливо міжнародних. На них є можливість познайомитися з колегами та одержати консультації від активно діючих фахівців.

Після того, як по РЖ, Zoological Record, каталогам і бібліографіям удалося з'ясувати, які ж саме публікації необхідні, їх ще треба знайти. Якщо автори потрібних статей живі, то можна попросити відбиток або копію в них. Журнали звичайні (паперові та електронні) і реферативні друкують інформацію про місце роботи авторів публікації і їхні електронні адреси. Крім того, адреси можна спробувати з'ясувати в колег або пошукати в мережі Internet. Всякому фахівцеві буває приємно, що його працями цікавляться. Але можуть бути труднощі: міжнародні пересилання коштовні, людина може бути дуже заклопотаною.

Обов'язкові елементи офіційного листа або листа зі зверненням до незнайомого адресата наступні: заголовок (ім'я, прізвище й адреса відправника у верхній частині аркуша або офіційний бланк організації), дата складання листа, звернення, текст, підпис. У листах по електронній пошті не всі ці елементи реалізуються, однак елементи "звернення", "текст" та "підпис" залишаються обов'язковими. Для звертання до закордонних колег існує більш-менш устояна стандартна форма запиту літератури: "Dear Dr. Ivanoff, We would like appreciate receiving a copy of your reprint(s): ... as well as others on related topic. Yours sincerely, M.M. Kovblyuk. Mailing address:....". Не забувайте вказати свою поштову адресу!

Користування таким шляхом збору інформації зобов'язує Вас до того, щоб і самому висилати відбитки або копії своїх публікацій колегам.

Як правило, систематики, що працюють по тій самій групі тварин, знайомі один з одним якщо не особисто, те за публікаціями та за листуванням – обов'язково. Тому багато зоологів після виходу з друку чергової своєї статті відразу ж розсилають відбитки зацікавленим колегам. Так забезпечується швидкий обмін новою інформацією. Зараз стало ще зручніше: можна відсилати не паперові відбитки статей звичайною поштою, що досить коштовно, а файли в форматі pdf електронною поштою.

Опис і перепис таксонів.

*"Описи становлять основу систематики,
тому що лише друковане слово вічне"*

Е. Майр

Публікація – це основний, а в систематиці – практично єдиний (окрім створення колекції) результат діяльності фахівця. Відповідно, підготовка й написання публікацій – основне заняття систематика. З погляду автора головна мета публікації – зробити свою роботу надбанням інших дослідників і позначити свій пріоритет. З погляду читача мета публікації – короткий, але докладний звіт про проведене дослідження, який дозволяє перевірити отримані результати та використати їх у власній роботі.

В останні десятиріччя міжнародною мовою спілкування науковців стала англійська. Це може кому-небудь подобатися чи не подобатися, але це так. Зараз англійська виконує ту саму функцію, що минулими сторіччями виконувала латинська мова. Друкувати свої праці англійською – це єдиний спосіб довести свої дослідження до світової спільноти. Публікації в міжнародних широко відомих журналах до того ж дають можливість претендувати на міжнародні гранти та користуватися повагою колег у всьому світі. Крім того, публікувати таксономічні праці з першоописами нових таксонів національними мовами, а не англійською, це є прояв зневаги до колег та до всієї систематики загалом. Неможливість прочитати описи може загальмувати та навіть цілком зупинити дослідження групи тварин, тому що ретельні дослідники зупиняють роботу, коли не мають доступу до типового матеріалу та не можуть скористатися описами та діагнозами. Важко уявити, як можна було б досліджувати систематику тварин Південно-Китайського моря, якби всі описи з того моря були б надруковані китайською.

Національними мовами мають друкуватися дисертації, підручники, монографії, які можуть бути в подальшому перекладені на інші мови. Що стосується суто наукових статей, то національними мовами можуть друкуватися лише узагальнюючі праці та огляди.

Найвідоміші журнали з систематики рецентних тварин – це “Journal of Natural History”, “Zoologica Scripta” та “Zoological Journal of the Linnean Society”. Їх правила для авторів можна знайти в Інтернеті. Більше існує журналів доброго середнього рівня, які

беруть ґрунтовні серйозні праці, які не несуть багато загально наукової новизни, але вносять вагомий внесок до систематики. Щоб вибрати журнал, в якому друкуватися, може допомогти вислів одного з моїх колег: “Друкуватися треба в тих журналах, які сам читаєш”.

Існує більш-менш стандартний і загальноприйнятий порядок побудови статті з описом таксонів:

1. Вступ. Тут можна окреслити кількість видів у складі таксону чи в регіоні, ступінь вивченості таксону чи регіону дослідження, проблеми, які виникають при визначенні чи розрізненні близьких таксонів. У вступі треба пояснити читачу, що саме спонукало виконати цю роботу: існування невирішеної таксономічної проблеми, погана вивченість якоїсь групи, невірогідність старих відомостей щодо досліджуваних таксонів, суперечності у поглядах різних авторів, поява нового цікавого чи унікального матеріалу, новий погляд на наявні відомості, чи перевірка нової гіпотези. У вступі треба запевнити читача в актуальності поставленої мети дослідження. Чому тема роботи важлива та цікава? У вступі обов’язково мають бути посилання на попередників.

2. Скорочення. Зазвичай тут наводяться скорочення назв музеїв, де зберігається матеріал, прізвищ тих, хто збирав матеріал, та скорочення, що вжиті в тексті опису та в позначеннях на малюнку.

3. Опис таксону.

- назва та її автор;
- довідка про першоопис та переписи;
- синоніміка;
- матеріал: голотип та паратипи, місце їхнього зберігання;
- діагноз або диференціальний діагноз;
- опис;
- виміри;
- географічна область поширення;
- екологія (біотопічна приналежність, фенологія);
- обговорення,
- зауваження,
- етимологія;
- список вивченого матеріалу або порівняльний матеріал;
- діагностичні малюнки.

При описі вищих таксонів обов'язково вказується номенклатурний тип (типовий вид або род) та список нижчих таксонів, що включені до вищого таксона.

4. Список використаної літератури.

Процес публікації наукової статті є довгим та складається з кількох етапів. Звичайно, спочатку статтю треба зробити. Коли перша версія зроблена, дуже бажано відіслати її комусь з файних фахівців з досліджуваної групи організмів для критицизму. Якщо знайомих добрих фахівців ще немає, то можна розшукати в Інтернеті e-mail відомих фахівців, кому може бути цікава ваша стаття. Хтось відмовиться, хтось взагалі не відповість, але обов'язково хоч один з колег згодиться передивитися роботу. Це дуже корисно: і мову можуть підправити, і дати поради з приводу праці, і (якщо попросите) порадять, куди статтю відправити. Треба бути готовим і до повного розгрому. Якщо хтось з відомих фахівців повністю розбив статтю, то можна не сумніватися – вона навряд чи пройшла б рецензентів. Якщо внесок колеги у виправлення вашої статті дуже великий, то треба спитати його дозволу бути співавтором. В іншому випадку цього колегу треба обов'язково подякувати у розділі «подяки».

Далі настає етап доопрацювання статті. Інколи треба знайти матеріал та зробити описи та малюнки по ще кільком видам, чи відпрацювати ще один польовий сезон, чи ще щось. Після цього потрібна кількість примірників роздруковки та електронних версій відсилається до редакції журналу.

Після того настає довге очікування – кілька місяців. Відповіді з редакції можуть бути такими.

1. Стаття не приймається. Відмова обґрунтовується відгуками рецензентів. Рецензенти – це ведучі фахівці у даній галузі, і їх навіть розгромні рецензії можуть бути дуже корисними для подальшої роботи.

2. Запрошення вислати статтю повторно після доопрацювання. Тоді треба швидко допрацювати та відсилати знову.

3. Стаття приймається після невеликого доопрацювання. Часто незначні доопрацювання насправді потребують багато часу.

Виправлений варіант статті відсилається до редакції разом з детальним листом, де чітко описано що і де було чи не було виправлено, змінено, додано, виключено. Тепер редактор журналу

або повідомляє вас, що стаття прийнята до друку, або вона відіслана на додаткову рецензію. Якщо стаття прийнята до друку, то вона вважається “in press” і на неї вже можна посилатися. До цього моменту на неї можна посилатися лише як на ненадруковані відомості “unpublished”.

Через деякий час ви отримаєте коректуру. Її треба уважно прочитати та зробити необхідну правку, хоча редактори просять, щоб правка була мінімальна. Найчастіше у коректурі виявляються опечатки, іноді – помилики верстальника. Відсилаєте до редакції ваші зауваження по коректурі і чекаєте далі. Через деякий час отримаєте поштою авторські відбитки.

Таким чином, на публікацію однієї статті витрачається не менше одного року. Через це активно діючі фахівці намагаються одночасно працювати над кількома темами та подавати кілька статей (які, звичайно, не дублюються).

Виконання малюнків.

Малюнок служить ілюстрацією до таксономічного або морфологічного опису. Переваги малюнка перед фотографією у тому, що він дозволяє показувати істотні риси та не показувати другорядні, а також відбивати деталі будови, які на фотографії не можуть потрапити до різкості, або невидимі (тому що, наприклад, знаходяться з іншого боку).

Головне – достовірність: зберігання всіх пропорцій і взаєморосташувань. Тут діє принцип "малюю лише те, що бачу". Всі лінії повинні щось позначати. Наприклад, межі тіла повинні бути замкнутими лініями.

Використовується папір для креслення або ватман (А4, рідше А3). Звичайно одна сторона паперу гладка, інша – шорсткувата. Малюють на гладкій стороні.

Малюнок повинен бути великим – на весь аркуш. Звичайна помилка початківців – вони "дрібнять", а на маленькому малюнку неможливо показати всі необхідні деталі. Звичайно довгу сторону об'єкта розташовують уздовж довгої сторони аркуша.

Починають малюнок тонкими лініями: зовнішні контури й пропорції основних частин. Пропорції вимірюють лінійкою, окуляром-мікрометром, окулярною сіточкою. Корисний прийом – визначення співвідношень між частинами тіла (наприклад, вусики довші за груди, але не досягають кінця черевця; груди в

найширшому місці приблизно в 2 рази ширші за голову). Після розмітки пропорцій промальовують деталі. При цьому буває корисно перемінити збільшення мікроскопа або бінокюляра на більше. Завершальний етап – надання лініям різної товщини та нанесення крапкового або лінійного штрихування. Переведення малюнка в туш: слабко обвести олівцем контурні лінії, після чого весь малюнок повторити тушшю.

Малюють спочатку простим олівцем середньої твердості (М або ТМ, за європейською системою позначень – В або НВ). Олівець має бути гостро заточений (під кутом приблизно 20 градусів). Годяться автоматичні олівці з діаметром стрижня 0,5 або 0,3 мм. Краща туш – спеціальна туш для рапідографів. Корисно використовувати два пера різної товщини: для зовнішніх контурів і для внутрішніх ліній. Зараз все більше поширюються ручки з певними діаметрами стрижня (0,1 мм та товщі), написи якими не розпливаються у воді та алкоголі. Це так звані "лінери" (від англ. liner). Малювати лінерами навіть зручніше ніж пером.

Зараз дуже великі можливості для обробки малюнків надають графічні редактори Corel, Photoshop. Комп'ютерна обробка малюнків зараз є нагальною необхідністю. Вона дозволяє виправити огріхи малювання, добре розташувати малюнки в таблиці, пронумерувати їх, зробити позначення окремих деталей будови. До редкції відсилаються не оригінали малюнків, а вже згруповані таблиці малюнків з нумерацією та усіма позначеннями. Але треба мати на увазі, що деякі журнали не приймають комп'ютерні мікрофотографії через побоювання, що цифрова обробка фотографій може бути засобом фальсифікації.

Існує кілька різних методів виконання малюнків для зоологічної систематики з використанням бінокюляра та мікроскопа:

1. За допомогою малювального апарата.

Принцип дії малювального апарата такий: на окуляр мікроскопа або бінокюляра встановлюється призма, що не лише пропускає промені прямо, але й переломлює їх убік. Ті промені, що йдуть убік, направляються на дзеркало, розташоване під кутом в 45° стосовно площини лінз окуляра. Дзеркало спрямоване на малювальний столик, на якому закріплений аркуш паперу. Малювальний столик також має бути паралельним до площини лінз окуляра. Дивлячись у мікроскоп, малювальник бачить

одночасно об'єкт дослідження та аркуш паперу. Залишається лише обвести зображення, видиме на папері.

Вважається, що за допомогою малювального апарата зручніше малювати не на звичайному папері, а на кальці. Для виконання чистового малюнка, зображення з кальки копіюють на звичайний папір за допомогою нехитрого пристрою – "дралоскопа", що являє собою ящик з електричними лампочками в середині та зі скляною верхньою стінкою. Папір кладуть на кальку з малюнком та обводять зображення на просвіт.

2. За допомогою окулярної сітки.

Для окулярів існують не лише мікрометри ("лінійка"), але й сіточки. І сітка й лінійка нанесені на скельці, що поміщається в окуляр-мікромір. На зображення малювальник може дивитися крізь сітку. Залишається тільки намалювати об'єкт "по клітинках" на міліметровому папері. Якщо малюнок добре зроблений на міліметровці, його сканують та чистять і правлять вже в електронному вигляді.

3. За допомогою фотографування.

За допомогою фотоприставки до мікроскопа або бінокюляру виконуються фотографії. Фотографії копіюються за допомогою "дралоскопа" на звичайний папір, і виконується малюнок. Сучасні цифрові фотокамери дають величезні можливості для фотографування таксономічних ознак.

За допомогою сіточки зручніше замальовувати об'ємні об'єкти, а за допомогою малювального апарата або фотографування – плоскі.

Часто близькі види дуже подібні один до одного й дуже важко зрозуміло описати словами їх відмінності. Тут і стають у пригоді малюнки. Найкорисніше давати поряд малюнки однакових частин у близьких видів, щоб наочно можна було бачити відмінності. Такі порівняльні малюнки особливо потрібні, якщо один з видів – новий для науки.

Масштаб.

На будь-якому малюнку обов'язково повинна бути масштабна лінійка. Іноді зустрічаються дуже подібні види, які добре відрізняються розмірами.

Якщо малюнок робиться з бінокюляра, одночасно з об'єктом замальовують лінійку окулярного мікрометра. Знаючи довжину

відтинку між двома рисками, показують на малюнку масштабну лінійку. Для біокулярів МБС (виробництва ЛОМО) вартість відтинку між рисками лінійки окуляра-мікрометра така: при збільшенні окуляра $0,6^x - 0,17$ мм; $1^x - 0,1$; $2^x - 0,05$; $4^x - 0,025$; $7^x - 0,015$.

Компаративний метод.

Метод розроблений Я.І. Старобогатовим (Анистратенко, Анистратенко, 2001):

"Раковину черевоногого моллюска встановлюють на пластинці із пластиліном на столику стереоскопічного мікроскопа, що має малювальний апарат типу "camera lucida", так, щоб її вісь розташовувалася паралельно до столика (площини майбутнього малюнка). Потім цю раковину або її привершинну частину замальовують, використовуючи малювальний апарат таким чином, щоб розмір малюнка був близько 10-15 см. Малюнок варто далі обвести фломастером, тушшю або чорнилом, щоб він був добре видний крізь малювальний апарат.

Далі беруть іншу раковину, поміщають у тім же положенні на столик мікроскопа й, повертаючи її навколо осі закручування, домагаються сполучення одного з обертів (при тім же збільшенні) з одним з обертів на заготовленому заздалегідь малюнку. Після цього дивляться, наскільки збіглися інші оберти. Розбіжність обертів або неможливість сполучення хоча б одного оберту каже про істотні розходження в геометрії раковин. Це змушує робити малюнок раковини, що відрізняється, і порівнювати інші вже не з одним, а з двома малюнками і т.д." (Старобогатов, Толстикова, 1986: 157-158. – цит. по: Анистратенко, Анистратенко, 2001).

При використанні цього методу важливо пам'ятати про необхідність дотримання масштабу й про те, що малювальний апарат може давати перекручування, які треба щораз усувати перед роботою; кожен раковину порівнювати неодноразово до 3-кратного повторення однозначного результату.

Метод не годиться для деяких груп черевоногих і двостулкових моллюсків, а також для розрізнення видів-двійників і гомеоморфних видів (результат конвергенцій і паралелізмів).

Теоретичне обґрунтування методу: розуміючи сталість геометричних характеристик раковин моллюсків та й інших тварин, у яких ріст екзоскелету – крайовий. Лінія, утворена межею між

обертими раковини, може бути точно описана відрізком логарифмічної спіралі. Характеристики цієї спіралі можна описати математичними рівняннями, які на практиці виявилися вкрай складними (Raup, Michelson, 1965; Stone, 1996). Компаративний метод теж дозволяє чітко описувати особливості форми раковини, але набагато простішим та зручнішим способом, ніж рівняння.

Метод перевірявся шляхом порівняння з даними, отриманими іншими методами – експериментальним схрещуванням, каріологічним аналізом. Наприклад, показано, що *Lymnaea stagnalis* й *L. fragilis*, нерозрізнені без компаративного методу, дають при схрещуванні репродуктивно неповноцінних гібридів, та й то лише в одному сполученні із двох можливих.

Формально розходження, виявлені компаративним методом, дають не більше й не менше підстав вважати форми, що розрізняються, різними видами, ніж інші морфологічні розходження. Інша справа, якщо виявиться, що форми, помітні компаративним методом, живуть спільно без переходів. Тоді можна констатувати наявність хіатуса та відносити такі форми до різних видів.

Математична статистика в систематиці.

"Майже в кожній групі комах більшу частину іменованих видів не можна впізнати впевнено або навіть взагалі не можна впізнати на підставі існуючої літератури. Для розвитку нашої науки більш важливо переописувати такі форми, ніж описувати нові види".

Е. Майр

Математика широко проникає в біологію, однак у зоологічну систематику – дуже повільно. Практичні систематики рідко цікавляться математичними методами та добре на них розуміються, а математики – профани в систематиці й часто роблять дуже грубі помилки за суттю справи. Приміром, Є.Б. Попов (1973) під гаслом "біометричний аналіз ознак може дати систематикові об'єктивний критерій для оцінки таксономічної близькості досліджуваних груп" взявся вирішити, чи є форми павуків, що фігурують під назвами *Pardosa monticola* (Clerck, 1758) та *P. agrestis* (Westring, 1861), одним видом або ж двома близькими видами. Для цього був "проведений кореляційно-таксономічний аналіз на основі синтезу

методу кореляційних плеяд і методу профілів С.Р. Царапкіна". В результаті йому вдалося переконливо довести, що ці дві форми є одним видом. Пастка була в тому, що для порівняння Є.Б. Попов взяв матеріал з Молдавії, Татарської республіки РФ та з Таджикистану, а зовсім не з типових місцевостей, як варто було б. У підсумку він мав справу дійсно з одним широко розповсюдженим видом – *P. agrestis*, що й довів математично. Інший вид, *P. monticola* – "рідкісний та дуже локально розповсюджений бореальний європейський вид, що проникає на південь лише по гірських хребтах" (Зюзин, 1979). Але до матеріалу Є.Б. Попова екземпляри цього виду не потрапили.

В описах та визначальних таблицях зоологи уникають кількісних ознак, віддаючи перевагу якісним. Але цілком уникнути використання кількісних ознак (особливо при розмежуванні видів) неможливо. В наслідок цього з'являються такі пари тези й антитези: "тіло закруглене / тіло видовжене", "вусики порівняно товсті / порівняно тонкі". Коли перед нами лежать представники двох видів, то легко помітити, у кого вусики "порівняно товсті", у кого – "порівняно тонкі". Але, маючи справу лише з одним екземпляром одного виду – його визначити неможливо. Саме тому сучасні визначники можна використовувати для достовірного визначення видів багатьох груп (особливо комах) лише при наявності великої колекції. У групах, слабо вивчених, визначення по визначниках – взагалі безнадійна справа. Доводиться користуватися описами, бажано – першоописами.

Можливості статистичного аналізу індивідуальної мінливості кількісних ознак.

*"Треба робити те, що потрібно,
а що не потрібно – робити не потрібно."*
Вінні-Пух

Статистичний аналіз може:

1. Істотно збільшити точність опису.
2. Визначити, чи є вивчені екземпляри різномірними по якійсь ознаці або ж вони демонструють нормальний розподіл по даній ознаці.

3. Визначити таксономічну вагу ознаки. Низьку таксономічну вагу мають ознаки, за якими помічена велика індивідуальна мінливість.

Статистичний аналіз не може:

1. Поліпшити ненадійні виміри.
2. Однозначно відповісти на будь-яке таксономічне питання.
3. Відповісти, чи належать два фенона до однієї популяції або до різних; чи належать дві аллопатрічні або симпатрічні популяції до одного виду або до двох різних. Причина в тім, що морфологічні розходження не завжди свідчать про репродуктивну ізоляцію, до того ж, існують види-двійники.

Таким чином, статистичний аналіз не є панацеєю. Він лише інструмент, що дозволяє точно описувати та порівнювати мінливість кількісних (лінійних та рахункових) ознак.

Вибірка.

Термін "вибірка", прийнятий у варіаційній статистиці, відповідає терміну "серія", прийнятому в систематиці. Файна вибірка – це велика серія, що дає правильне уявлення про внутрішньопуляційну та внутрішньовидову мінливість.

Вимоги до вибірки:

1. Однорідність (за статтю, віком, місцем збору). Однак і за таких умов не можна бути повністю впевненим, що вибірка однорідна. Наприклад, в африканській саванні зустрічаються змішані череди антилоп; у нас взимку можна бачити змішані зграї синичок; в одному мурашнику можна зустріти й мурах-рабовласників і мурах-рабів.

2. Мінімальним обсягом вибірки, необхідним для застосування методів статистики, вважається 15-25 екземплярів; оптимальним – 50-100 екземплярів.

3. Всі члени популяції повинні мати однакові шанси потрапити до вибірки. Це може бути забезпечено використанням різних методів збору матеріалу.

Вимоги до вимірів.

1. Виміри мають бути стандартизовані:

А. Будь який вимір повинен бути чітко обговорений: від якого й до якого пункту вимірювати; міряти до фіксації або після;

вимірювати довжину члеників на відірваних або на не відірваних ніжках і т.ін.

Б. Виміри повинні бути загальноприйнятими, щоб можна було порівнювати з даними інших авторів.

2. Виміри повинні бути точними. Лінійка, штангенциркуль, окулярний мікрометр повинні бути перевірені за еталоном (наприклад, об'єкт-мікрометр).

3. Вимірюваний об'єкт не повинен займати більше половини діаметра поля зору мікроскопа або бінокюляра. Якщо об'єкт займає більше, то можуть бути оптичні перевертання.

4. Роблять максимальну кількість різних вимірів, тому що заздалегідь неможливо вгадати, які з них виявляться важливими (наприклад, для діагностики видів).

5. Ступінь точності вимірів повинна дорівнювати 1/20 від різниці між мінімальним і максимальним значеннями у вибірці. Наприклад, якщо розкид якого-небудь виміру від 10 до 12 мм, то вимірюють із точністю до одного знака після коми (до 0,1 мм); 70-90 мм – до 1,0 мм.

Округлення проводять до найближчого цілого числа; 0,5 – до парного. Наприклад, значення 14,45 мм – до 14,4; 14,55 – до 14,6.

Середня арифметична.

Середня арифметична – це середня величина у виборці, але не в популяції!

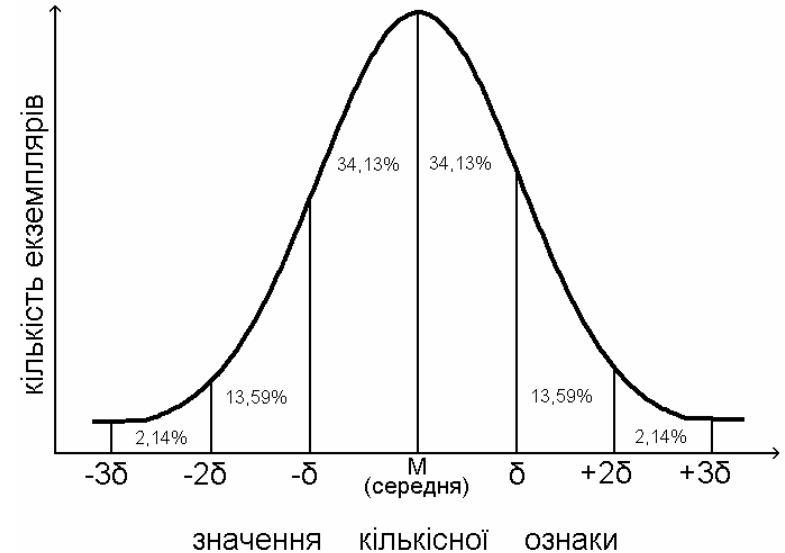
$M = x_1 + x_2 + x_3 + \dots / N$, де M – середнє арифметичне, x_1, x_2, x_3 – конкретні значення, N – кількість обмірених екземплярів (обсяг вибірки).

Межі варіювання.

Межі варіювання – це мінімальне та максимальне значення у вибірці. Спостережувані межі варіювання залежать від обсягу вибірки. Чим вибірка більша, тим більше розкид значень. Тому завжди вказують N .

Нормальна крива.

Нормальна крива показує розподіл особин в популяції за кількісною ознакою. Вона показана на малюнку 5.



Малюнок 5.

Нормальна крива.

Статистичні характеристики нормальної кривої:

1. Середня арифметична M визначає центр нормальної кривої.
2. Частота – кількість екземплярів N – визначає висоту кривої.
3. Середнє квадратичне відхилення δ показує, наскільки круто крива спускається в обидва боки від середньої.

Нормальна крива опукла біля середньої M и стає увігнутою на відстані, меншій, ніж 1/3 відстані від середньої до країв. Місце, де нормальна крива стає не опуклою, а увігнутою, відповідає значенню 1δ .

Площа, обмежена ділянками від M до $\pm 1\delta$ становить 68,27% від всієї площі, що обмежує вся крива. Тобто, в цю область попадає 68,27% особин в популяції (не у вибірці!).

Ненормальні криві розподілу.

1. Асиметричні. Мода (вища крапка кривої) лежить осторонь від середньої арифметичної M .

2. Дуже сплюснені або дуже круті.

3. Такі, що розпадаються на кілька вершин. Такі криві свідчать про неоднорідність вибірки. Цим скористався П.І. Мариковський (1947) для визначення кількості линянь в каракурті та для складання визначника вікових стадій каракурта за довжиною гомілки однієї з ніг.

Середнє квадратичне відхилення δ .

Середнє квадратичне відхилення – це міра мінливості популяції.

$$\delta = \sqrt{\frac{\sum d^2}{N}},$$

де d – відхилення конкретних значень від середньої арифметичної $d = |x - M|$.

Якщо N менше, ніж 15 екземплярів, то

$$\delta = \sqrt{\frac{\sum d^2}{N - 1}}.$$

Діапазон $M \pm 1\delta$ охоплює 68,27% особин у популяції; $M \pm 2\delta$ – 95,48%; $M \pm 3\delta$ – 99,73%.

Коефіцієнт варіації (CV).

Те саме значення δ при різному значенні середньої арифметичної M може позначати різну ступінь мінливості. Наприклад, якщо $\delta = 2$ при $M = 120$, то мінливість дуже маленька, а $\delta = 2$ при $M = 8$ – дуже велика.

CV – це δ , виражена в % від M .

CV – це міра мінливості.

$$CV = (\delta/M) \times 100\%.$$

CV показує:

- 1) ступінь мінливості ознак;
- 2) однорідність вибірки. Якщо CV даної ознаки у всіх вибірках близько 2,2, а в одній – 4,5, то виходить, у цій вибірці можуть бути два види або це вибірка із зони гібридизації.

Індекси (співвідношення).

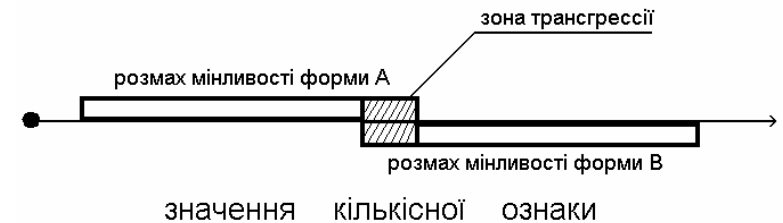
Пропорції (індекси, співвідношення) для систематики більш важливі, ніж лінійні розміри. Використання індексів дозволяє

усунути вплив мінливості лінійних розмірів та зробити більш точний опис форми. Наприклад, відношення довжини голови й тіла, хвоста й тіла, довжини й ширини.

$R = (S/L) \times 100\%$, де S – менша величина, L – більша. Якщо серед багатьох вибірок з S менше L , попадеться вибірка з S більше L , то при розрахунках їх все ж таки не слід міняти місцями.

Оцінка трансгресії (перекривання ознак) між двома серіями.

Лінійне перекривання кількісних ознак між формами А та В можна зобразити як показано на малюнку 6.



Малюнок 6.

Лінійне перекривання кількісних ознак між формами А та В.

Така спрощена схема не враховує кількість особин, що попадають по своїх ознаках до зони перекривання.

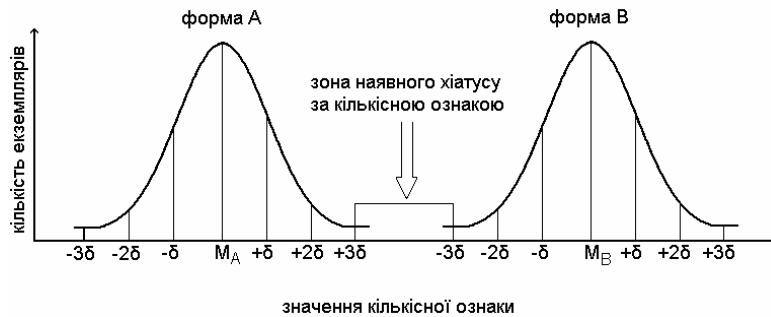
Між добрими видами має бути не трансгресія, а хіатус.

Правило 3 δ .

Надійна ознака – така, за якою немає трансгресії між видами. Для оцінки трансгресії замість амплітуди варіювання ознаки в даних конкретних серіях (мінімум-максимум) краще використовувати інтервал варіювання ознаки в популяції $M \pm 3\delta$. Тоді за межами цієї амплітуди залишиться тільки близько 0,003% особин у популяції.

Можна не вимагати абсолютної відсутності трансгресії, а задовольнитися хіатусом між амплітудами $M_1 \pm 3\delta$ і $M_2 \pm 3\delta$. Тоді можна умовно вважати, що трансгресії немає, якщо криві нормального розподілу для двох видів перетинаються на відстані

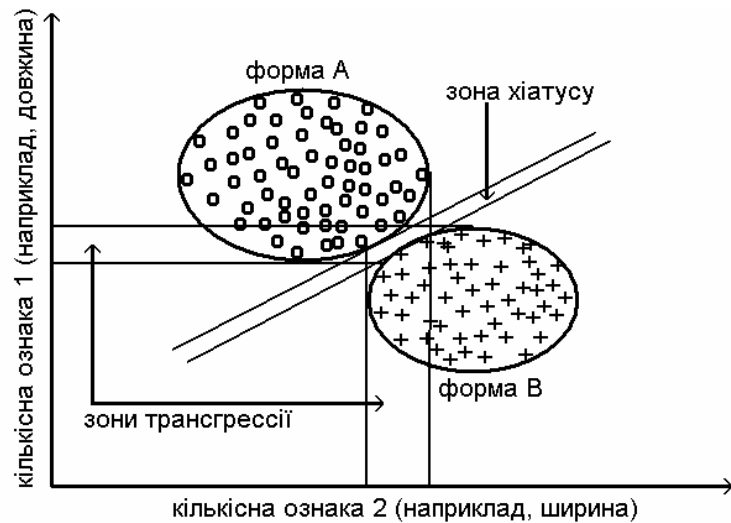
більшому, ніж 3δ від їхніх середніх. Правило 3δ проілюстровано на малюнку 7.



Малюнок 7.

Правило 3δ .

В окремих випадках надійних ознак, що не перекриваються, може взагалі не бути. В таких випадках може бути дуже корисним метод номограм. Найпростіша номограма – це координатна площина як на малюнку 8. Можна використовувати також квадратні або гексагональні номограми (для 4 або 6 ознак).



Малюнок 8.

Номограма.

ЛІТЕРАТУРА

- Анистратенко В.В.** Гомеоморфия: суть явления и его значение для систематики и филогенетики (на примере брюхоногих моллюсков) // Вестник зоологии. – 1998. – Т. 32, № 1-2. – С. 98-107.
- Анистратенко В.В., Анистратенко В.Ю.** Фауна Украины: В 40 т. Т. 29: Моллюски. Вып. 1. Кн. 1: Класс Панцирные или Хитоны, класс Брюхоногие – Cyclobranchia, Scutibranchia, Pectinibranchia (часть). – Киев: Велес, 2001. – 240 с.
- Антонов А.С.** Геномика и геносистематика // Природа. – 1999. – № 6. – С. 19-26.
- Беклемишев В.Н.** Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Тома 1, 2. – М.: Наука, 1964. – 476, 445 с.
- Беклемишев В.Н.** Методология систематики. – М.: КМК Scientific Press Ltd., 1994. – 250 с.
- Берг Л.С.** О систематических единицах. В кн. Л.С. Берг. Рыбы пресных вод Российской империи. – М., 1916. – С. 95-311.
- Берг Л.С.** Труды по теории эволюции. 1922-1930. – Л.: Наука, 1977. – 387 с.
- Вавилов Н.И.** Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система. – Л.: Наука, 1967. – 92 с.
- Гиляров М.С.** Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. – М.: Наука, 1970. – 276 с.
- Глуценко В.И., Акулов А.Ю., Леонтьев Д.В., Утевский С.Ю.** Основы общей систематики: учебное пособие. – Харьков: ХНУ, 2004. – 111 с.
- Гродницкий Д.Л.** Проблемы функциональной интерпретации некоторых одинаковых морфологических структур на крыльях насекомых и объяснения вторичного сходства организмов // Журнал общей биологии. – 1995. – Т. 56, № 4. – С. 438-449.
- Дарвин Ч.** Происхождение видов путём естественного отбора. – М.: Просвещение, 1986. – 383 с.
- Даревский И.С., Гречко В.В., Куприянова Л.А.** Ящерицы, размножающиеся без самцов // Природа. – 2000. – № 9. – С. 61-68.
- Джеффри Ч.** Биологическая номенклатура. – М.: Мир, 1980. – 119 с.

- Догель В.А.** Сравнительная анатомия беспозвоночных. – Л.: Учпедгиз, 1938. – Ч.1. – 599 с.
- Догель В.А.** Сравнительная анатомия беспозвоночных. – Л.: Учпедгиз. – 1940. – Ч. 2. – 595 с.
- Догель В.А.** Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. – Л.: Изд. ЛГУ, 1954. – 368 с.
- Емельянов А.Ф., Расницын А.П.** Систематика, филогения, кладистика // Природа. – 1991. – № 7. – С. 26-37.
- Заварзин А.А.** Параллелизм структур как основной принцип морфологии // Известия Биол. НИИ при Пермском ун-те. – 1923. – Т. 2, № 4. – С. 135-140.
- Загороднюк И.В., Покиньючерда В.В.** Унификация научных названий высших таксонов хордовых животных (Chordozoa, Animalia) // Доп. НАН України. – 1997. – № 11. – С. 160-166.
- Зюзин А.А.** Таксономическое изучение палеарктических пауков рода *Pardosa* C.L. Koch (Aranei, Lycosidae). I. Таксономическая структура рода // Энтомологическое обозрение. – 1979. – Т. 53, № 2. – С. 431-447.
- Историческое развитие класса насекомых.** – М.: Наука, 1980. – 272 с.
- Кержнер И.М.** О некоторых распространённых трудностях в зоологических работах // Зоологический журнал. – 1973. – Т. 52, № 10. – С. 1558-1565.
- Клюге Н.Ю.** Принципы систематики живых организмов: Учебное пособие. – СПб.: Изд-во С.-Петербургского университета, 1998. – 88 с.
- Клюге Н.Ю.** Систематика насекомых. Учебник в 2 частях. Часть 1. Первичнобескрылые и древнекрылые. – СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 1999. – 188 с.
- Клюге Н.Ю.** Современная систематика насекомых. Принципы систематики живых организмов и общая система насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых. – СПб.: Лань, 2000. – 336 с.
- Коробков И.А.** Палеонтологические описания (методическое пособие). – Л.: Недра, 1971. – 200 с.
- Кузин Б.С.** Проблема систематики и классификации в переписке А.А. Любищева и Б.С. Кузина // Теория и методология

- биологических классификаций. – М.: Наука, 1983. – С. 141-168.
- Кузнецов Г.Т.** Метод инвентаризации отдельных групп животных на ограниченной территории // Вестник зоологии. – 1986. – № 3. – С. 81-83.
- Летние школьные практики по пресноводной гидробиологии.** Методическое пособие. – Сост. С.М. Глаголев, М.В. Чертопруд. Под ред. М.В. Чертопруда. – М.: Добросвет, МЦНМО, 1999. – 288 с.
- Ливанов Н.А.** Пути эволюции животного мира. – М.: Советская наука, 1968. – 400 с.
- Линней К.** Философия ботаники. – М.: Наука, 1989. – 451 с.
- Любарский Г.Ю.** Объективизация категории таксономического ранга // Журнал общей биологии. – 1991. – Т. 52, № 5. – С. 613-616.
- Любарский Г.Ю.** Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. – М.: КМК Scientific Press Ltd., 1996. – 436 с.
- Любищев А.А.** О форме естественной системы организмов // Известия Биол. НИИ при Пермском ун-те. – 1923. – Т. 2., № 3. – С. 99-110.
- Любищев А.А.** Значение и будущее систематики // Природа. – 1971. – № 2. – С. 15-23.
- Любищев А.А.** О приложении математической статистики к практической систематике // Прикладная математика в биологии. – М.: Изд-во МГУ, 1979. – С. 12-28.
- Любищев А.А.** Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. – М.: Наука, 1982. – 276 с.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р.** Методы и принципы зоологической систематики. – М.: Изд-во иностранной лит., 1956. – 352 с.
- Майр Э.** Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
- Майр Э.** Принципы зоологической систематики. Пер. с англ. – М.: Мир, 1971. – 454 с.
- Малахов В.В.** Происхождение хордовых животных // Соросовский образовательный журнал. – 1996. – № 7. – С. 2-9.
- Малахов В.В.** Новые группы беспозвоночных животных // Соросовский образовательный журнал. – 2001. – № 9. – С. 24-32.

- Мамонтова В.А.** Филогенез тлей рода *Schizolachnus* и подсемейства Eulachninae семейства Lachnidae (Homoptera, Aphidoidea) // Вестник зоологии. – 2006. – Т. 40, № 5. – С. 387-396.
- Мариковский П.И.** К экологии ювенильных возрастов ядовитого паука кара-курта (*Latrodectus tredecimguttatus* R., 1790) // Зоологический журнал. – 1947. – Т. 26, № 6. – С. 531-538.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры.** Издание 4-е. Принят Международным союзом биологических наук: Пер. с англ. и фр. – СПб., 2000. – 221 с.
- Мейен С.В.** Основные аспекты типологии организмов // Журнал общей биологии. – 1978. – Т. 39, № 4. – С. 495-508.
- Мейен С.В.** Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. Ред. Ю.А. Шрейдер. – М.: Наука, 1984. – С. 7-31.
- Мейен С.В.** Принципы и методы палеонтологической систематики. Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология. Т.1. Под ред. Меннера В.В., Макридина В.П. – М.: Недра, 1988. – С. 447-466, 497-511.
- Мейен С.В.** Методы палеогеоботанических реконструкций // Современная палеонтология. Т.2. Под ред. Меннера В.В., Макридина В.П. – М.: Недра, 1988. – С. 44-57.
- Міжнародний кодекс зоологічної номенклатури.** Четверте видання. Ухвалений Міжнародним союзом біологічних наук. Пер. з англ. і фр. Ю.П. Некрутенко – Київ: Бібліотека офіційних видань, 2003. – XLIII + 175 с.
- Миничев Ю.С.** О механизмах морфогенезов низших беспозвоночных // Проблемы развития морфологии животных. – М.: Наука, 1982. – С. 163-172.
- Михайлов К.Г.** *Bicluona* Michailov, subgen n., новый подрод пауков рода *Clubiona* (Aranei, Clubionidae) из Восточной Азии // Зоологический журнал. – 1994. – Т. 73, № 11. – С. 52-56.
- Михайлов К.Г.** Выделение внутриродовых группировок у пауков рода *Clubiona* (Aranei, Clubionidae): типологическая процедура // Зоологический журнал. – 1995. – Т. 74, № 4. – С. 70-81.
- Негробов О.П.** Краткий справочник по зоологической систематике. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1988. – 112 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР.** – Л.: Наука, 1984. – Т. 1. Паразитические простейшие. – 428 с.

- Павлинов И.Я.** Кладистический анализ (методологические проблемы). – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 160 с.
- Песенко Ю.А.** Определение полного числа видов в локальной фауне (или флоре) // Зоологический журнал. – 1974. – Т. 53, № 3. – С. 449-452.
- Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
- Попов Е.Б.** Биометрический анализ изменчивости паука *Pardosa monticola* (Aranei, Lycosidae) // Зоологический журнал. – 1973. – Т. 52, № 3. – С. 439-443.
- Принципы и методы зоологической систематики.** – Л.: ЗИН АН СССР, 1989. – 233 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Т. 206).
- Расницын А.П.** Процесс эволюции и методология систематики // Труды РЭО. – 2002. – 73. – 108 с.
- Родендорф Б.Б.** О рационализации названий таксонов высшего ранга в зоологии // Палеонтологический журнал. – 1977. – № 2. – С. 14-22.
- Свиридов А.В.** Типы биодиагностических ключей и их применение. – М.: Зоологический музей МГУ, 1994. – 110 с.
- Свиридов А.В.** Ключи в биологической систематике: теория и практика. – М.: Изд-во МГУ, 1994. – 224 с.
- Северцов А.Н.** Морфологические закономерности эволюции. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – 610 с.
- Семенов Тянь-Шанский А.А.** Таксономические границы вида и его подразделений: Опыт точной категоризации низших таксономических единиц // Записки Императорской Академии наук, физ-мат. отделение. – 1910. – Т. 25, № 1. – С. 1-29.
- Семёнов А.Н.** Об одном новом роде водолюбов в связи с вопросом о морфологическом (морфоматическом) параллелизме // Труды Русского энтомологического общества в СПб. – 1900. – Т. 34. – С. 630.
- Симпсон Дж.** Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. – М.: Мир. – 1983. – 255 с.
- Советы молодому ученому.** Составители Веселкин Д.В., Хантемиров Р.М., Братцева И.В., Кшнясев И.А., Косинцев П.А. – Екатеринбург: Уральское отделение Института экологии растений и животных РАН, 2004. – 62 с.

- Старобогатов Я.И.** Практические приёмы систематики и вопрос о критерии вида // Зоологический журнал. – 1968. – Т. 47, № 6. – С. 875-886.
- Старобогатов Я.И.** О проблемах номенклатуры высших таксономических категорий // Справочник по систематике ископаемых организмов (таксоны отрядной и высших групп). Под. ред. Л.П. Татаринова, В.Н. Шиманского. – М.: Наука, 1984. – С. 174-187.
- Старобогатов Я.И.** Принципы оценки ранга высших таксонов / Систематика и филогения беспозвоночных. – М.: Наука, 1990. – С. 10-12.
- Стрюков О.О.** Акантоцефали справжніх тюленів тихоокеанського сектору Антарктики. Автореферат дис. на здобуття ... канд. біол. наук. – Київ, 2004. – 22 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.** Очерки учения о популяции. М.: Наука, 1973. – 278 с.
- Уоддингтон К.** Морфогенез и генетика. – М.: Мир, 1964. – 259 с.
- Уоллес А.Р.** Тропическая природа. – М.-Л.: Биомедгиз, 1936. – 210с.
- Урманцев Ю.А.** Что может дать биологу представление объекта как системы в системе объектов такого же рода // Журнал общей биологии. – 1978. – Т. 39, № 5. – С. 699-718.
- Чернов Ю.И.** Природная зональность и животный мир суши. – М.: Мысль, 1975. – 222 с.
- Чеховская Т.П., Щербаков Р.П.** Ошеломляющее разнообразие жизни. – М.: Знание, 1990. – 128 с.
- Шапошников Г.Х.** Становление смены хозяев и диапаузы у тлей (Aphididae) в процессе приспособления к годичным циклам их кормовых растений // Энтомологическое обозрение. – 1959. – Т.38, № 3. – С. 483-501.
- Шапошников Г.Х.** Специфичность и возникновение адаптации к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidoidea) в процессе естественного отбора. Экспериментальное исследование // Энтомологическое обозрение. – 1961. – Т.40, № 4. – С. 739-762.
- Шапошников Г.Х.** Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида // Энтомологическое обозрение. – 1966. – Т. 45, № 1. – С. 3-35.

- Шапошников Г.Х.** Образование комплексов близких форм и их изучение у тлей (Homoptera, Aphididae) // Зоологический журнал. – 1987. – Т. LXVI, № 8. – С. 1196-1208.
- Шарова И.Х.** Жизненные формы жужелиц. – М.: Наука, 1981. – 359 с.
- Шаталкин А.И.** Регуляторные гены в развитии и проблема морфотипа в систематике насекомых. Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 56 (2). – СПб., 2003. – 109 с.
- Шварц С.С.** Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 278 с.
- Шипунов А.Б.** Основы теории систематики: Учебное пособие. – М.: Открытый лицей ВЗМШ, Книжный дом «Университет», 1999. – 56 с.
- Шипунов А.Б.** Задание по систематике. – М.: Открытый лицей ВЗМШ, Книжный дом «Университет», 2001. – 35 с.
- Шмальгаузен И.И.** Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. – М.: Государственное учебно-педагогическое изд-во Наркомпроса РСФСР, 1938. – 488 с.
- Шмальгаузен И.И.** Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. – М.: Наука, 1982. – 383 с.
- Шмальгаузен И.И.** Пути и закономерности эволюционного процесса. – М.: Наука, 1983. – С. 12-276.
- Шовен Р.** Мир насекомых. – М.: Мир, 1970. – 240 с.
- Юрахно М.В.** О систематике и филогении некоторых групп цестод отряда Pseudophyllidea // Паразитология. – 1992. – Т. 26, № 6. – С. 449-460.
- Ярошенко П.Д.** Общая биогеография. – М.: Мысль, 1975. – 188 с.
- Coddington J.A.** Ontogeny and homology in the male palpus of orb-weaving spiders and their relatives, with comments on phylogeny (Araneoclada: Araneoidea, Deinopoidea). – Washington: Smithsonian Institution Press, 1990. – 52 p.
- Eberhard W.G.** Sexual selection and animal genitalia. – Cambridge, Mass and London: Harvard Univ. Press, 1985. – 244 p.
- Fischer R.A., Corbet A.S., Williams C.B.** The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population // J. Anim. Ecol. – 1943. – 12. – P. 45-58.
- Hennig W.** Phylogenetic systematic. – Urbana, 1966. – 263 p.

- Lehtinen P.T.** Classification of the Cribellate spiders and some allied families, with notes on the evolution of the suborder Araneomorpha // *Annales Zoologici Fennici*. – 1967. – № 4. – P. 199-468.
- Levi H.W.** The spider genus *Latrodectus* (Araneae, Theridiidae) // *Transactions of the American Microscopical Society*. – 1959. – Vol. LXXVIII (1). – P. 7-43.
- Nelson G., Platnick N.I.** Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. – N.Y.: Columbia Univ. Press, 1981. – 567 p.
- Papp I.** After 35 years ago: why workshop types // *Proc. 18th Int. Congr. Entomol, Vancouver*. – 1988. – P. 56.
- Platnick N.I.** The hypochiloid spiders: a cladistic analysis, with notes on the Atypoidea (Arachnida, Araneae) // *Amer. Mus. Novit.* – 1977. – № 2627. – 23 p.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R.** Numerical taxonomy: principles and practice of numerical classification. – San Francisco: Freeman & Co, 1973. – 973 p.
- Sokal R.R., Sneath P.H.A.** The principles of numerical taxonomy. – San Francisco: Freeman & Co, 1963. – 359 p.
- Starobogatov Ya.I.** Problems in the nomenclature of higher taxonomic categories // *Bull. Zool. Nomenclat.* – 1991. – 48, pt. 1. – P. 6-18.
- Williams C.B.** Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology. – London: Academic Press, 1964.
- Використані також матеріали з сайту
<<http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/index.htm>>.

ЗМІСТ

Передмова	3
Подяки	4
ВСТУП.....	5
Частина 1. НОМЕНКЛАТУРА.....	7
Навіщо потрібні правила зоологічної номенклатури?.....	7
Історія створення правил зоологічної номенклатури	8
Міжнародний кодекс зоологічної номенклатури (МКЗН)	10
Головні принципи, на яких заснований Кодекс	10
Вихідний пункт зоологічної номенклатури	11
Область застосування МКЗН	13
Таксони.....	14
Ранг	15
Назви таксонів у зоологічній номенклатурі.....	18
Критерії придатності назви	19
Критерії опублікування	20
Написання назв	22
Біномінальна номенклатура	26
Латинські позначення й скорочення, прийняті в таксономічних роботах	27
Принцип фіксації номенклатурних типів.....	32
Історія появи принципу фіксації номенклатурних типів у зоологічній номенклатурі	34
Позначення типових екземплярів	34
Типова місцевість	35
Принцип координації	36
Синоніми	39
Омоніми.....	40
Принцип пріоритету.....	42
Історія принципу пріоритету.....	42
Принцип дійсності	43
Об'єднані й роз'єднані таксони.....	44
Права першого ревізуючого	44
Назви вищих таксонів	45
Міжнародна комісія із зоологічної номенклатури	46
Правила професійної етики	47
Список придатних назв у зоології	47

Частина 2. ЗАГАЛЬНА СИСТЕМАТИКА (ТАКСОНОМІЯ)	49
Вступ.....	49
Філософія систематики.....	50
Таксономічний аналіз.....	54
"ЛІННЕЄВСЬКА" СИСТЕМАТИКА.....	55
Таксономічний аналіз за Ліннеєм.....	55
ТРАДИЦІЙНА СИСТЕМАТИКА.....	58
Поняття виду в зоології.....	58
"Потрійний критерій" виду.....	63
Внутрішньовидова мінливість.....	65
Ліннеон і жорданон.....	68
Підвиди.....	70
Род.....	71
Родина.....	72
Ряд, клас, тип.....	73
Таксони надійні та сумнівні.....	74
Таксономічні ознаки.....	74
Типи таксономічних ознак.....	76
ТИПОЛОГІЯ.....	78
Таксономічна вага різних стадій онтогенезу.....	78
Опис організму (меросемафоронта).....	80
Гомологія.....	82
Закон Сент-Ілера.....	84
Ранг.....	85
МОРФОЛОГІЧНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ В СИСТЕМАТИЦІ.....	86
Закон порівняльної мінливості Уолша.....	86
Закон гомологічних рядів у спадкоємній мінливості	
М.І. Вавілова.....	87
Кондиціональні ознаки.....	89
Мімікрія.....	89
Біологічний стиль і географічні паралелізми.....	90
ФІЛОГЕНЕТИЧНА СИСТЕМАТИКА, АБО	
КЛАДИСТИКА ВІЛЛІ ХЕННІГА.....	92
Філогенетика Геккеля.....	92
Філогенетична систематика Віллі Хенніга	
(кладистика).....	93
Апоморфії та плезіоморфії.....	94
Проблема полярності ознак.....	95
Реконструкція філогенії на підставі синапоморфій.....	96

Область застосування кладистического аналізу.....	98
Поняття моно-, полі-, пара- і голофілії.....	98
Загальний предок.....	100
Критерій складності ознак.....	100
Встановлення рангу таксонів.....	101
Етапи кладистичного аналізу морфологічних даних.....	102
Основні причини розбіжностей між кладистами	
та іншими систематиками.....	103
Нумеричні методи в кладистиці.....	104
Незалежно виникаючі гомологічні ознаки.....	106
Принцип ощадливості (парсимонії).....	107
НУМЕРОЛОГІЯ.....	108
"Універсальний метод" Адансона (1763).....	108
Кореляції.....	109
Частина 3. ПРАКТИЧНІ ПРИЙОМИ В СИСТЕМАТИЦІ	112
Планування збору матеріалу.....	113
Розподіл видів за рясністю.....	115
Зберігання та обробка матеріалу.....	117
Збирання літератури.....	119
Опис і переопис таксонів.....	122
Виконання малюнків.....	125
Масштаб.....	127
Компараторний метод.....	128
Математична статистика в систематиці.....	129
Можливості статистичного аналізу індивідуальної	
мінливості кількісних ознак.....	130
Вибірка.....	131
Вимоги до вимірів.....	131
Середня арифметична.....	132
Межі варіювання.....	132
Нормальна крива.....	132
Ненормальні криві розподілу.....	133
Середнє квадратичне відхилення δ	134
Коефіцієнт варіації (CV).....	134
Індекси (співвідношення).....	134
Оцінка трансгресії (перекривання ознак)	
між двома серіями.....	135
Правило 3 δ	135
ЛІТЕРАТУРА	137