

Express-issue

1999 № 79

CONTENTS

-
-
- 3-21 Linnaean and post-Linnaean taxonomy of supraspecific taxa and new principles for nomenclature.
N.Ju.KLUGE
- 22 Unusual behaviour of the common tern *Sterna hirundo* in the suburban area of Irkut River valley.
I.V.FEFELOV, S.G.KHOROSHEVA
-
-

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
S.Petersburg University
S.Petersburg 199034 Russia

Линнеевская и постлиннеевская систематика надвидовых таксонов и новые принципы номенклатуры

Н.Ю.Клюге

Кафедра энтомологии, Биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, д. 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Поступила в редакцию 15 июля 1999

Предлагаемая статья посвящена общим вопросам систематики. Поскольку я энтомолог, большинство примеров взяты из области энтомологии. Публикацию статьи именно в орнитологическом журнале следует рассматривать как дань уважения орнитологам, внёсшим огромный вклад в развитие теории систематики.

В процессе работы над монографиями "Ревизия надвидовых таксонов Ephemeroptera" и "Современная систематика насекомых", ещё не законченными (Клюге, публикация в Интернете 1998; в печати), мне удалось разработать некоторые новые принципы изложения таксономического материала и номенклатуры таксонов, позволяющие сделать таксономическую работу заметно более плодотворной. В данной статье излагаются эти новые принципы, а также рассматриваются те общие положения систематики, которые, вероятно, многим систематикам хорошо известны, но неясны некоторым из авторов многочисленных публикаций о принципах кладистической, филогенетической, эволюционной, традиционалистической и некоторых других систематических школ.

Филогения и систематика

Фактически классификация живых организмов всегда строилась и строится как отражение представлений об их филогении. Те авторы, которые не высказывали прямо свою приверженность эволюционной теории (в частности, К.Линней), строили классификацию как отражение некой "естественной системы", подразумевая объективно существующую в природе закономерность распределения общих признаков у живых организмов, которую исследователям надлежит описать, изучить и объяснить (но не выдумать). Эволюционная теория представляет собой один из путей объяснения этой закономерности. Таким образом, классификация, описывающая филогенетические связи видов, успешно создавалась ещё до появления эволюционной теории, которая объясняет эти связи как филогенетические. В связи с этим те принципы систематики, которые развивались Линнеем в доэволюционистический период развития биологии, смогли пережить появление теории Ламарка, теории Дарвина, почти без изменений дошли до нашего времени и продолжают использоваться многими авторами и сейчас.

Однако принципы систематики, сформулированные в XVIII в. и соответствующие тогдашнему уровню развития биологии, должны быть приведены в соответствие с современными представлениями. Несмотря на то, что на протяжении столетия после появления работ Ч. Дарвина систематики строили классификации, тесно увязывая их с эволюционной теорией, эволюционистические принципы построения классификации не были ясно сформулированы. Принципы реконструирования филогении и построения классификации на основе филогении стали широко известны лишь после работ В. Хеннига. Здесь следует оговориться, что под положительным вкладом В. Хеннига я имею в виду собственно филогенетическую систематику Хеннига и его последователей, а не ту нумерическую (по большей части компьютерную) систематику, которую по недоразумению называют хенниговской, филогенетической или кладистической. Принципиальная разница состоит в следующем. Истинно Хенниговская систематика основывается только на эволюционной теории, а именно на представлении о том, что эволюционный процесс случаен, уникален и неповторим; на этом основаны хенниговский кладистический анализ (анализ уникальных апоморфий) и хенниговская филогенетическая систематика (классификация филогенетических ветвей). В противоположность этому, компьютерный псевдокладизм не основывается ни на каких биологических теориях и зиждется на принципе экономности, согласно которому эволюция должна идти по наиболее рациональному (т.е. экономному) пути. Этот принцип был бы оправдан только в том случае, если эволюционный процесс был бы закономерным, предопределённым и воспроизводимым (подробнее о этом см.: Песенко 1989).

По мнению многих авторов, существует глубокое различие между кладистической (филогенетической, или хенниговской) систематикой и традиционалистической (или эволюционной) систематикой, поскольку кладизм допускает существование только голофилетических таксонов, а традиционализм — и голофилетических, и парафилетических (Майр 1971 и др.). В действительности различия здесь могут быть только в декларируемых принципах, но не в результатах построения системы. Каждый кладистический таксон (который по определению должен быть голофилетическим, т.е. представлять собой филогенетическую ветвь) на самом деле может представлять собой не любую филогенетическую ветвь, а лишь такую, которая нам известна. Нам может быть известна только та ветвь, которую удалось реконструировать с помощью кладистического анализа (поскольку других методов анализа филогении пока никто не предложил); кладистический анализ (истинный, а не компьютерный) обязательно предполагает наличие у реконструируемой ветви аутапоморфии, т.е. вполне определённого признака.

Таким образом, в кладистической систематике каждый таксон обязательно характеризуется признаком, тогда как в природе далеко не каждая филогенетическая ветвь характеризуется признаком. Там, где не удаётся реконструировать филогению и образовать голофилетические таксоны, характеризующиеся аутапоморфиями, создают временные таксоны, характеризующиеся лишь плезиоморфиями; такой таксон может оказаться

парафилетическим или голофилетическим. Если впоследствии доказывают парафилию таксона, его расформируют, если доказывают его голофилию — сохраняют.

Так же на практике поступают и приверженцы традиционалистической систематики: признают существование парафилетического таксона, но только до тех пор, пока его парафилия не доказана. При этом традиционалисты декларируют, что должны существовать и голофилетические, и парафилетические таксоны — т.е. и синапоморфии, и симплезиоморфии являются естественными признаками и достойны того, чтобы на их основе объединять виды в надвидовые таксоны.

Традиционалисты также декларируют, что кладистическая систематика ущербна, т.к. отражает только кладогенез и не отражает анагенез, называемый также филетической эволюцией, степенью дивергенции или темпами эволюции. При этом совершенно непонятно, как они представляют себе анагенез отличный от кладогенеза в поддающейся реконструкции филогении (т.е. в такой филогении, где кладогенез сопровождается возникновением апоморфий).

Например, таксон крылатые насекомые Pterygota отличается от первичнобескрылых насекомых не только наличием сложно устроенных крыльев, но и преобразованием всего строения крылоносных сегментов груди. Поэтому можно было бы сказать, что возникновение этого таксона высокого ранга сопровождалось большим анагенезом. Но в таком случае непонятно, как велики анагенезы, в результате которых возникли многочисленные вторичнобескрылые виды и внутривидовые формы, у которых не только утрачены крылья, но у грудь упрощена до неузнаваемости.

В традиционалистической систематике вместо объективного измерения "анагенетической составляющей" используется субъективное понятие "вес признака", но при этом принцип взвешивания признаков не объясняется. На деле наиболее весомым из изученных на данный момент признаков считают, как правило, наиболее древнюю из апоморфий, свойственную наиболее крупной группе. Например, если можно выбирать между классификациями Б и В (рис. 1), выбирают ту из них, в которой таксону наиболее высокого ранга соответствует наиболее древняя из апоморфий. В данном случае это классификация В, где наиболее высокому по рангу таксону *Amyosegata* соответствует наиболее древняя из известных апоморфий — редукция антенн до двух активно-подвижных члеников (признак сам по себе малозаметный) (признак 2), а не классификация Б, где наиболее высокому по рангу таксону Pterygota соответствует менее древняя апоморфия — возникновение крыльев (признак 1). Классификация В стала общепризнанной, в том числе среди авторов, считающих себя традиционалистами. Здесь, как и во всех остальных случаях, "вес признака" определяется не свойствами самого признака, а местом признака на кладограмме.

Таким образом, понятие анагенез в рассуждениях систематиков представляет собой лишь производное понятия кладогенез, а не особую объективную реальность. Я не буду обсуждать здесь попытки некоторых авторов оценить анагенетическую составляющую путём подсчёта призна-

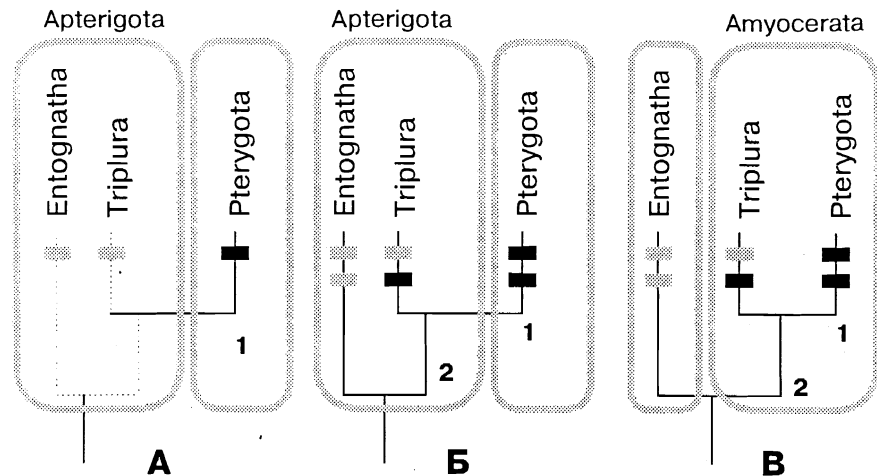


Рис. 1. Изменение классификации Нехарода по мере обнаружения новых признаков и реконструирования филогении.

Чёрный прямоугольник - апоморфия: 1 - наличие крыльев; 2 - наличие мышц лишь в первом членике антенны. В случае "А" известен лишь признак 1, поэтому филогения внутри таксона Apterygota не поддаётся реконструкции (показана прерывистой линией), парафилия этого таксона не доказана, и возможен лишь один вариант классификации. В случаях "Б" и "В" известны признаки 1 и 2, благодаря чему филогения реконструирована (показана сплошной линией), парафилия Apterygota доказана. Большинство систематиков отдадут предпочтение классификации "В".

ков. Эти попытки явно бессмысленны, т.к. морфологические признаки не дискретны и подсчитаны быть не могут.

В результате действий как кладистов, так и традиционалистов классификация всё время меняется так, что отношение суммарного объёма (т.е. суммы видов) всех голофилетических таксонов к суммарному объёму всех парафилетических увеличивается (под суммарным объёмом понимается суммарное число всех, в т.ч. вложенных друг в друга, таксонов). В итоге суммарное количество всех надвидовых таксонов в несколько раз больше, чем число всех видов. Этот процесс хорошо прослеживается на примере изменения классификации в любой группе животных за любой период времени, как в доэволюционистический, так и в эволюционистический периоды развития систематики.

Различие между кладизмом и традиционализмом часто иллюстрируют примером с классификацией рептилий и птиц (этот пример почему-то особенно любят обсуждать энтомологи, которые, как и я, имеют лишь смутное представление о позвоночных; приводя этот пример, я заранее приношу извинения за возможные неточности). Хенниг предложил отказаться от таксона Reptilia и рассматривать в качестве таксонов одинако-

вых рангов черепах Testudines, чешуйчатых Lepidosauria и таксон, включающий в качестве подчинённых таксонов птиц Aves и крокодилов Crocodylia. Разные авторы, выказывая приверженность традиционализму, протестовали против расформирования таксона Reptilia, совершенно забыв о том, что расформирование парафилетического таксона, объединяющего крокодилов, черепах и прочих, началось очень давно, при этом даже название Reptilia переходит от одного расформировываемого таксона к другому (рис. 2). В данном случае предложение Хеннига является лишь одним из этапов последовательного изменения системы, совершаемого множеством авторов на протяжении веков. Здесь, как и в других подобных случаях, следует спорить не о принципах систематики, а об обоснованности филогенетической гипотезы. Если бы существовал такой общий признак крокодилов и птиц, который можно было бы уверенно истолковать как синапоморфию, целесообразность объединения крокодилов с птицами не вызвала бы никаких возражений ни у каких традиционалистов, как у них не вызывает возражений отторжение Reptilia sensu stricto от прочих Reptilia sensu Linnaeus и объединение их с птицами и млекопитающими в таксон Amniota. Если же такой бесспорной синапоморфии нет, то возникает сомнение в правильности изображённой здесь филогенетической реконструкции, и именно это (а не особое мнение о принципах систематики) заставляет многих авторов воздержаться от признания новой классификации.

Можно сказать, что классификация всё время приближается к кладистическому идеалу, но никогда его не достигает и не достигнет. Под кладистическим идеалом я имею в виду такую классификацию, в которой все современные и сохранившиеся ископаемые виды объединены только в голофилетические таксоны. Оговорка насчёт только современных и ископаемых видов сделана потому, что все существовавшие в природе организмы не могут быть объединены в дискретные иерархически соподчиненные таксоны ни по кладистическому, ни по какому-либо иному принципу. Непрерывное изменение классификации может прекратиться лишь тогда, когда классификация достигнет кладистического идеала. Достичь же кладистического идеала можно только полностью реконструировав всю филогению. Филогения, будучи уникальным явлением, не может быть реконструирована прямыми методами. Поэтому она реконструируется косвенным (кладистическим анализом), для чего необходимо привлекать все поддающиеся сравнению сведения об организмах. Работа биологов сводится к тому, чтобы добывать всё новые и новые сведения об организмах. Изменение классификации прекратится и будет создана идеальная и стабильная кладистическая классификация только тогда, когда будут выявлены все свойства всех организмов и биология полностью исчерпает себя как наука (что нам в обозримом будущем не грозит). Когда это произойдёт, и биологи перестанут работать, классификация станет мало кому нужна. Таким образом, биология обречена существовать в условиях постоянно меняющейся классификации, и формальные составляющие систематики, в том числе номенклатура таксонов, должны быть к этому приспособлены.

Линнеевские и постлинеевские принципы систематики

Линнеевские принципы систематики представляют собой свод правил, которые были в своё время чётко сформулированы, но не сопровождались ясным научным обоснованием. В постлинеевской систематике используются правила линеивской систематики только в той мере, в какой они обосновываются с позиций современной биологии. Те положения линеивской систематики, которые не поддаются обоснованию, в постлинеевской систематике отвергаются.

Согласно линеивским правилам, классификация таксонов должна быть строго иерархической (в то время как в других областях естествознания классификации объектов, как правило, не являются строго иерархическими). В постлинеевской систематике иерархичность классификации обосновывается тем, что классификация отражает филогению, а филогения обычно представляется в виде иерархически ветвящегося древа. В линеивской систематике существует понятие дискретного вида. В постлинеевской систематике дискретность вида обосновывается наличием репродуктивной изоляции между видами и отсутствием репродуктивной изоляции внутри вида. Соответственно, в тех случаях, когда этого нет, поднимается вопрос о целесообразности использования категории вид.

В линеивской систематике существует понятие абсолютного ранга: кроме ранга вида, имеется ранг рода с особым статусом, другие основные (обязательные) надвидовые ранги (у Линнея — отряд, класс и царство, позже были добавлены семейство и тип) и дополнительные (необязательные) ранги. С позиций современной биологии наличие абсолютных рангов и их неравноценность никак не обоснованы, поэтому многие современные исследователи избегают использования рангов. При этом они сталкиваются со следующей трудностью: существующие ныне правила номенклатуры таксонов рассчитаны только на линеивскую систематику и непригодны для постлинеевской. В частности, согласно этим правилам, таксон может иметь название только в том случае, если ему присвоен какой-либо абсолютный ранг. В преамбуле каждого из международных кодексов номенклатуры сказано, что положения кодекса не ограничивают свободу мысли и действий в области таксономии. В действительности же правила кодексов не во всём обеспечивают соблюдение этого чрезвычайно важного положения, так как требование устанавливать ранги является ограничением свободы в области таксономии.

В последнее время мне удалось разработать такие принципы номенклатуры зоологических таксонов, которые позволяют в значительной степени приблизиться к соблюдению требования невмешательства номенклатуры в научные проблемы систематики, при этом никак не нарушая стабильности и универсальности зоологической номенклатуры, достигае-

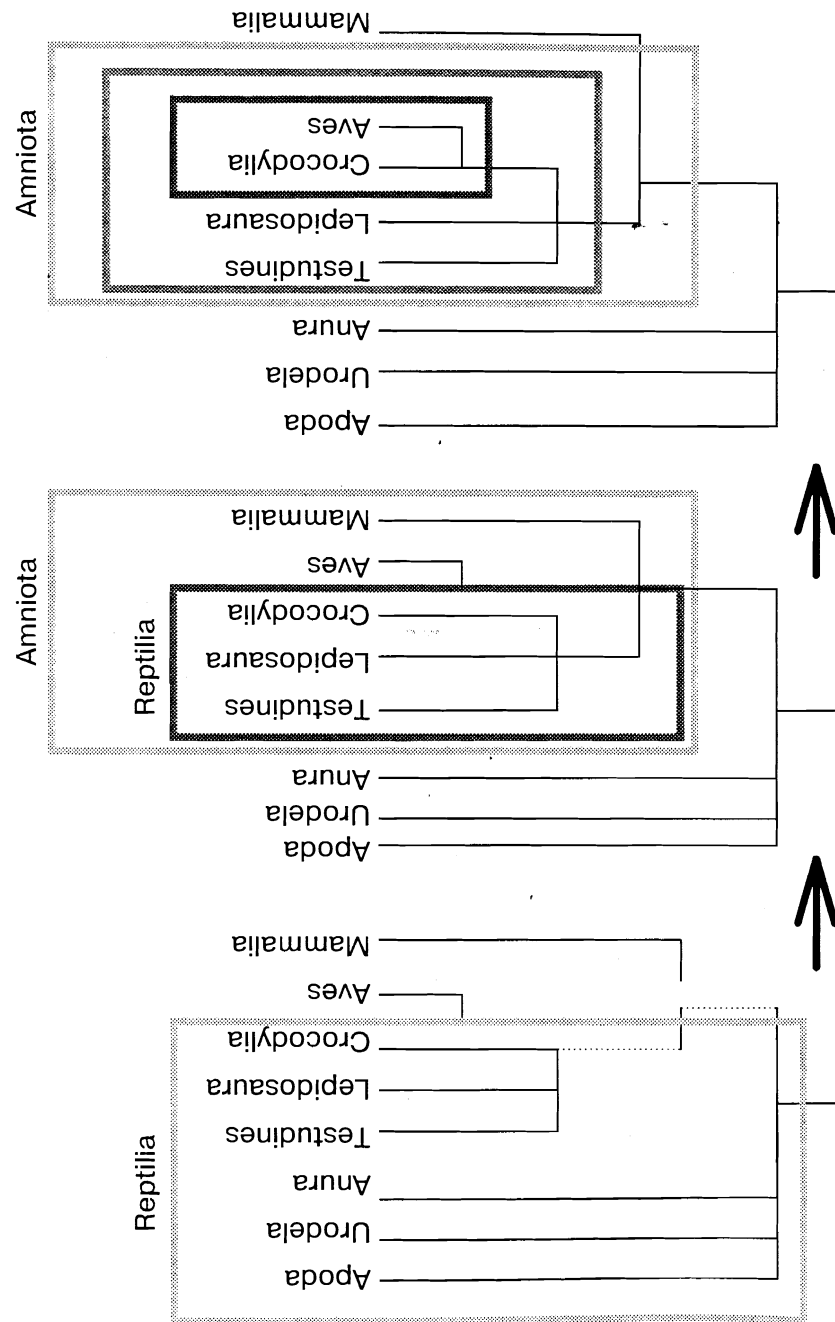


Рис. 2. Изменение классификации Tetrapoda по мере реконструирования филогении.

Прерывистой линией показана неизвестная филогения, сплошной - реконструированная.

мой действием Международного кодекса зоологической номенклатуры (МКЗН). Эти же принципы могут стать приемлемыми не только для зоологических, но и для всех биологических таксонов, если с необходимыми доработками будет принят Биокодекс, основанный на МКЗН (см. Проект Биокодекса 1997 и другие версии этого проекта).

Типы номенклатур

Проблемы номенклатуры таксонов рассматриваются нами в нескольких статьях (Клюге 1996, 1998, 1999; Kluge, Krivokhatsky, 1998).

В связи с постоянным изменением классификации (неизбежность этого изменения показана выше), номенклатура таксонов должна быть приспособлена к этому изменению, а значит, название может быть жёстко связано только с каким-либо одним атрибутом таксона. Если бы существовала стабильная классификация, не нужны были бы правила номенклатуры — достаточно было бы раз и навсегда утвердить названия для всех таксонов этой стабильной классификации. Именно невозможность создать стабильную классификацию заставляет создавать универсальные правила международных кодексов номенклатур. Однако в этих международных кодексах отсутствует вразумительное объяснение, с каким именно атрибутом таксона следует связывать название и почему.

По тому, с каким атрибутом таксона связывается название, можно различить несколько принципиально разных групп номенклатур. Это, во-первых, **ранговые номенклатуры**, в которых название жёстко связано с рангом и фиксируется лишь при помощи номенклатурного типа. При изменении классификации ранговое название переходит на таксон того же ранга, независимо от его объёма и положения в системе. Таким образом, у идентичных таксонов, имеющих в разных классификациях разные ранги, названия оказываются разными, а у принципиально разных по составу (т.е. по объёму) таксонов, включающих один тот же типовой вид и имеющих одинаковый ранг, название оказывается одним и тем же. Ранговыми, в частности, являются все названия, регулируемые правилами МКЗН, Международного кодекса ботанической номенклатуры (МКБН), Международного кодекса номенклатуры бактерий (МКНБ) и др.

Во-вторых, существует **объёмная номенклатура**, в которой название связано с определенным объёмом (т.е. составом, или пределами *circumscription*) таксона. При изменении классификации название всегда сохраняется за таксоном того же объёма, при этом может измениться ранг таксона и/или его положение в системе. Объёмный принцип широко используется для названий высших таксонов (зоологические типы, классы, отряды, таксоны без рангов и др.). Нами впервые предлагаются правила, отражающие сложившиеся традиции использования объёмных названий; предварительные положения опубликованы ранее (Клюге 1996).

В-третьих, разработана и предлагается для широкого использования **иерархическая номенклатура**, где название связано с положением таксона в иерархической классификации и не зависит от ранга и объёма.

Сопоставление разных типов номенклатур проведено на рисунке 3.

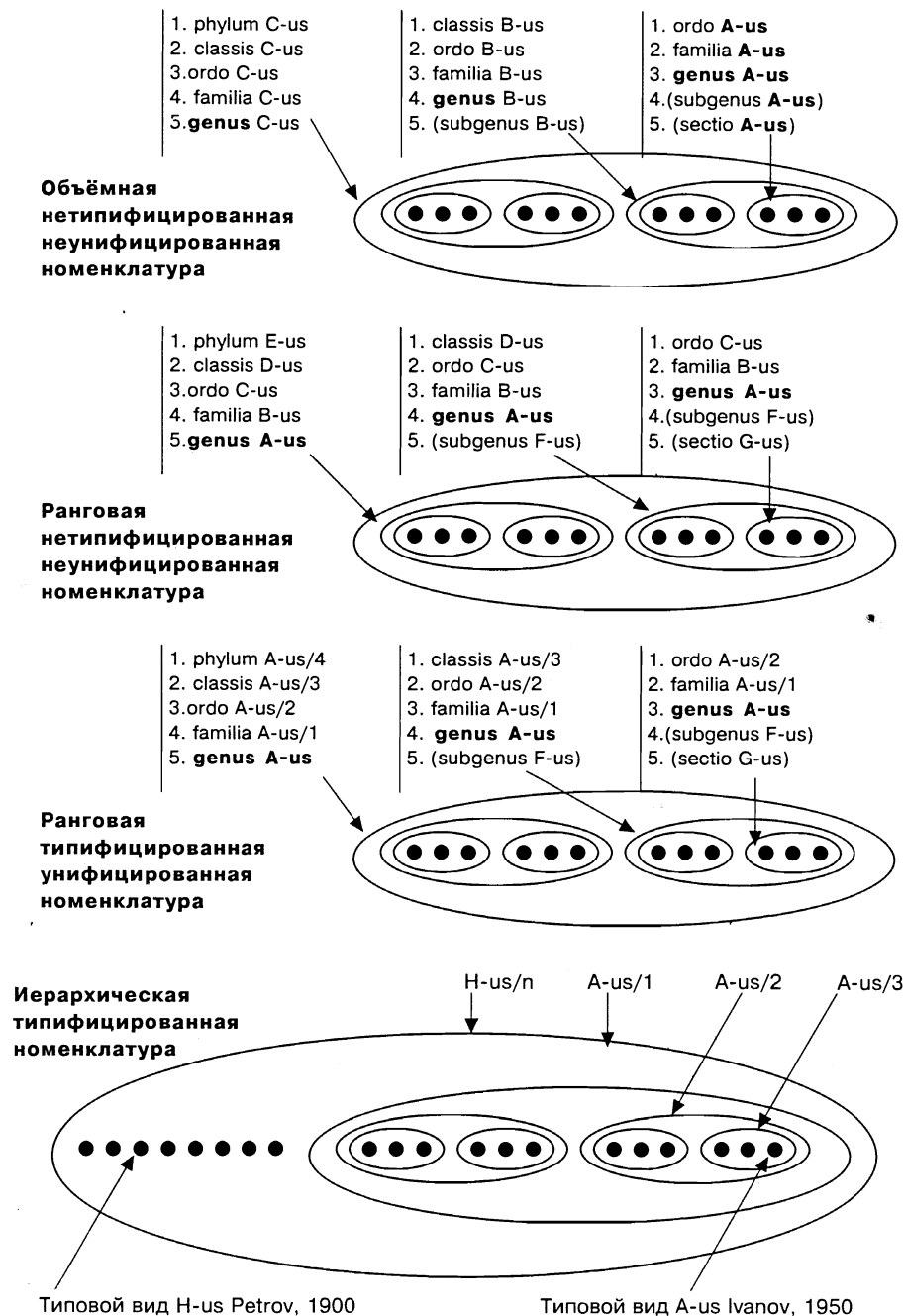
Некоторые авторы предлагали и другие номенклатуры, которые, однако, представляются неприемлемыми. В частности, предлагалась **филогенетическая номенклатура**, где название связано с определенным общим предком таксона (de Queroz, Gauthier 1994). Для этой номенклатуры не были сформулированы критерии пригодности. К тому же, в том виде, в каком она предлагалась, филогенетическая номенклатура прямо противоречит МКЗН, что совершенно недопустимо, так как это может привести лишь к номенклатурному хаосу.

Поскольку использование для одного и того же названия разных принципов номенклатуры (в частности — рангового и объёмного) невозможно, предлагается чётко разделить ранговые и объёмные названия с помощью критериев пригодности таким образом, чтобы название, пригодное в качестве рангового, не могло быть пригодным как объёмное и наоборот. Иерархические названия образуются на основе пригодных ранговых названий, но по форме записи они отличаются от ранговых, так что и здесь путаница исключается. Таким образом, предлагается система из трёх не противоречащих друг другу номенклатур: 1) ранговой, 2) объёмной и 3) иерархической. Любая из этих номенклатур в принципе может использоваться для таксонов любых рангов, но целесообразнее всего в специальной таксономической литературе для видов использовать ранговую номенклатуру, а для надвидовых таксонов — сочетание объёмной и иерархической номенклатур.

1. Ранговая номенклатура

К ранговым названиям относятся названия группы вида, группы рода и группы семейства в смысле МКЗН. При этом, в соответствии с предложениями некоторых авторов (Родендорф 1977 и др.), целесообразно расширить группу семейства таким образом, чтобы включить в неё все типифицированные названия независимо от рангов. Тогда следует считать относящимся к группе семейства (и, соответственно, подпадающим под правило координации в группе семейства) любое название, образованное от названия типового рода путём добавления суффикса, окончания и/или корня "-morph-" или "-form-" (но не каких-либо других корней).

Желательно также упростить правила МКЗН, а именно: упразднить отдельную координацию в группе семейства и распространить на эту группу координацию группы рода — т.е. сделать единую координацию названий всех надвидовых ранговых таксонов. В этом случае основа рангового названия не ставится в зависимость от искусственных надвидовых рангов и оказывается поэтому более стабильной. Это предложение рассматривалось до создания ныне действующего кодекса (Kirkaldy 1909), однако было отвергнуто из-за того, что некоторые названия, образованные по этому правилу, противоречили бы традиционно установившимся названиям. На самом же деле любое правило противоречит тем или иным традициям, сложившимся до принятия этого правила, и единственным разумным способом разрешения этого противоречия является не попытка подогнать правила под традиции (что сделать невозможно), а принятие специального решения об отвержении или консервации того или иного



конкретного названия. Пригодные названия группы рода и группы семейства могут быть использованы либо в качестве ранговых (согласно правилам МКЗН), либо в качестве иерархических (см. ниже), но не могут использоваться как объёмные.

2. Объёмная номенклатура надвидовых таксонов

Чтобы принять решение об использовании объёмного названия, его следует оценить последовательно по трем критериям: 1) пригодность, 2) соответствие по объёму, 3) валидность (в отличие от ранговых названий, которые оцениваются только по двум критериям — пригодности и валидности).

Пригодными объёмными названиями следует считать все латинские названия, опубликованные начиная с 1758 года и непригодные в качестве ранговых (см. выше), т.е. не относящиеся к группе вида, группе рода и не являющиеся типифицированными названиями, образованными от родового названия с добавлением только суффикса, окончания и/или корней "-morph-" или "-form-".

Соответствие по объёму определяется сравнением объёма данного таксона с первоначальным допускаемым объёмом данного названия. Первоначальный допускаемый объём названия можно кратко определить так: это любой набор видов, включающий все виды, прямо или косвенно указанные в первоначальной публикации названия как принадлежащие этому таксону, и не включающий ни одного вида, прямо или косвенно указанного за пределами таксона в той же первоначальной публикации названия (более подробное определение этого понятия см.: Клюге 1996).

В отношении соответствия по объёму определённому таксону каждое объёмное название попадает в одну из трёх категорий. 1) Названия, не соответствующие по объёму данному таксону. Сюда относятся названия, у которых первоначальный допускаемый объём противоречит объёму данного таксона. Такое название не может быть валидным для данного таксона. 2) Названия, неоднозначно соответствующие по объёму данному таксону. Сюда относятся названия, у которых первоначальный допускаемый объём не противоречит объёму данного таксона, но в то же время не противоречит объёму другого таксона (или нескольких других таксонов) в той же классификации. 3) Названия, однозначно соответствующие по объёму данному таксону. Сюда относятся названия, у которых первоначальный допускаемый объём не противоречит объёму данного таксона и в то же время противоречит объёму любого другого таксона в той же

Рис. 3. Четыре различных номенклатуры в применении к одной и той же классификации.

Чёрными кружками обозначены виды, овалами - надвидовые таксоны. Номера 1-5 соответствуют пяти способам присвоения рангов для этих таксонов (в действительности таких способов бесконечно много). Полу жирным шрифтом выделено одно и то же название ("A-us") и один и тот же ранг ("genus"). В схеме ранговой типифицированной унифицированной номенклатуры унифицированные окончания -idae, -ida и др. заменены на -us/1, us/2 и др.

классификации. В разных классификациях одно и то же название для одного и того же объёмного номенклатурного таксона может оказаться неоднозначно или однозначно соответствующим по объёму.

В качестве валидного объёмного названия для конкретного таксона выбирается наиболее старое среди названий, однозначно и неоднозначно соответствующих по объёму. Если это название оказывается однозначно соответствующим по объёму, оно является единственным валидным названием данного таксона. Если это название оказывается лишь неоднозначно соответствующим по объёму, помимо него выбирается второе валидное название — наиболее старое среди названий, однозначно соответствующих по объёму. Таким образом, в отличие от правил для ранговых названий, правила для объёмных допускают существование у одного таксона более чем одного валидного объёмного названия. В некоторых случаях, чтобы выбор названия не вступал в резкое противоречие со сложившимися традициями, допускается в виде исключения использовать в качестве валидного не самое старое из соответствующих по объёму названий (как это сделано в примере на рис. 1).

3. Иерархическая номенклатура надвидовых таксонов на основе МКЗН

Помимо ранговой и объёмной, возможно существование иерархической номенклатуры, хотя до настоящего времени такой тип номенклатуры не использовался. В иерархической номенклатуре, в отличие от ранговой, название не связано с каким-либо определенным абсолютным рангом (таким как род, семейство и т.п.), а связано с относительным рангом — т.е. с числом вышестоящих иерархически соподчинённых таксонов.

Иерархическое название состоит из пригодного названия родовой группы (в смысле МКЗН), буквы g или f (отделённой от названия косой чертой) и номера от 1 и более. Образуются иерархические названия следующим образом. Представим себе, что мы присвоили интересующему нас надвидовому таксону ранг рода (поскольку никаких писанных ограничений в присвоении рангов не существует, мы, в принципе, можем присвоить ранг рода любому сколь угодно большому или сколь угодно малому таксону, лишь бы он включал не менее одного формального вида). Далее, на основании правил МКЗН для группы рода определим, какое родовое название должно быть валидным для этого таксона (название *Habrophlebia* на рис. 4). Это название становится основой для иерархического названия. После него ставится косая черта и буква "g" (от слова genus), означающая, что использовались правила приоритета для группы рода (в нашем примере *Habrophlebia/g*). В конкретной классификации может быть несколько иерархически соподчинённых таксонов, каждый из которых в случае придания ему родового ранга должен иметь одно и то же название (в данном случае — *Habrophlebia*), эти названия должны различаться номерами. Для начала нумерации следует найти самый высший (т.е. самый крупный) таксон, которому в принципе может быть присвоено родовое название *Habrophlebia*. Этому таксону присваивается первый номер, т.е. его иерархическое название пишется как *Habrophlebia/g1*.

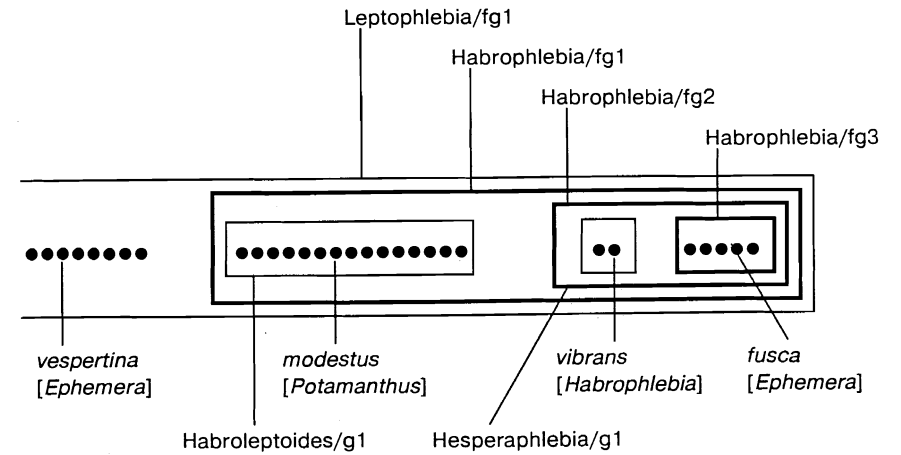


Рис. 4. Иерархическая номенклатура нескольких таксонов подёнок.

Чёрными кружками показаны виды, рамками — наювидовые таксоны. Толстые рамки и названия, выделенные жирным шрифтом, соответствуют таксонам, названия которых образуются от родового названия *Habrophlebia* Eaton, 1881 (с типовым видом *Ephemera fusca* Curtis). Тонкие рамки соответствуют таксонам, названия которых образуются от других родовых названий — *Leptophlebia* Westwood, 1840 (с типовым видом *Ephemera vespertina* L.), *Habroleptoides* Schoenemund, 1928 (с типовым видом *Habrophlebia vibrans* Needham).

Таксон ещё более высокого ранга, чем *Habrophlebia/g1*, не может носить названия *Habrophlebia*, т.к. помимо типового вида *Habrophlebia* Eaton, 1881 (каковым является *Ephemera fusca* Curtis, 1834) в этот таксон попадает типовой вид более старого родового названия *Leptophlebia* Westwood, 1840 (каковым является *Ephemera vespertina* Linnaeus, 1767) и, следовательно, этот таксон в случае придания ему родового ранга должен называться не *Habrophlebia*, а *Leptophlebia*. Все соподчинённые таксоны с одним и тем же родовым названием нумеруются по порядку (начиная от самого высшего из них) так, что чем больше номер, тем ниже ранг. В нашем примере *Habrophlebia/g1* делится на *Habrophlebia/g2* и *Habroleptoides/g1*; *Habrophlebia/g2* делится на *Habrophlebia/g3* и *Hesperaphlebia/g1* (названия *Habroleptoides* Schoenemund, 1929 и *Hesperaphlebia* Peters, 1979 младшие названия *Habrophlebia*). Таким способом можно обеспечить однозначными названиями все таксоны в конкретной классификации.

Однако в связи с тем, что по правилам ныне действующего кодекса существует отдельный приоритет в группе семейства, иерархические названия, образованные по правилам для группы рода, не дают представления о том, как должны называться эти таксоны в ранговой номенклатуре в случае придания им рангов группы семейства. Целесообразно давать иерархические названия в такой форме, чтобы любой желающий мог без привлечения дополнительной информации превратить непривычные для

него иерархические названия в привычные ранговые (когда иерархическая номенклатура станет привычной, эта процедура потеряет смысл). Чтобы сделать иерархическое название удобоприводимым в ранговое, достаточно добавить к нему спереди через знак равенства (без пробелов) иерархическое название, образованное на основе приоритета для группы семейства. При этом основа названия пишется в исходной форме (т.е. как родовое название, без суффиксов и окончаний, свойственных названиям группы семейства), а вместо буквы *g* пишется буква *f* (от слова *familia*). Чаще всего родовое название и номер, определённый по правилам для группы рода и группы семейства, совпадают, тогда пишется одно родовое название с буквами *fg* и номером, например *Habrophlebia/fg1*, *Habrophlebia/fg2*, *Habrophlebia/fg3* (в данном случае старшее название группы семейства, образованное от родового названия *Habrophlebia* — *Habrophlebiinae* Kluge, 1994 младше, чем старшее название, образованное от родового названия *Leptophlebia* — *Leptophlebini* Banks, 1900, а названий группы семейства, образованных от родовых названий *Habroleptoides* и *Hesperaphlebia*, не существует). Если совпадает родовое название, но не совпадает номер, иерархическое название пишется в такой форме: *Caenis/f3=g1*. Если не совпадает родовое название, иерархическое название пишется в такой форме: *Caenis/f1=Brachycercus/g1*. Это значит, что по правилам МКЗН, при придании этому таксону ранга группы рода, он должен называться *Brachycercus*, а при придании ему ранга группы семейства его название должно образовываться от родового названия *Caenis*.

При изменении классификации нумерация иерархических названий смещается, так что в разных классификациях таксоны одного и того же объёма могут оказаться под разными названиями, а таксоны разного объёма — под идентичными названиями. Это общий недостаток иерархической и ранговой номенклатуры, его лишена только объёмная номенклатура. Принципиальная разница здесь между иерархической и ранговой номенклатурой состоит в том, что при ранговой номенклатуре названия смещаются не только при изменении самой классификации, но и при изменении одних лишь рангов, тогда как при иерархической номенклатуре названия смещаются только при изменении самой классификации, т.е. порядка иерархического соподчинения таксонов. В отличие от изменения рангов, которое делается произвольно и никак не аргументируется, изменение самой классификации всегда обосновано какими-либо аргументами и обсуждается. При использовании иерархического названия бывает полезно пояснить, что означает его номер — т.е. какая именно иерархическая классификация имеется в виду в данном случае. Для этого при первом упоминании названия следует указать в скобках родовые названия ближайших исключённых таксонов (через слово *sine* — без) и родовые названия непосредственно подчинённых таксонов (через слово *incl.* или *incluso* — включая), например: *Habrophlebia/fg2* (*sine Habroleptoides*; *incl. Hesperaphlebia*) или *Leptophlebia/fg1* (*incl. Calliarcys, Habrophlebia, Atalophlebia*).

В некоторых случаях иерархическая номенклатура позволяет обойтись без создания новых названий родовой группы. Например, таксон *Cloeon/fg3* можно разделить на *Cloeon/fg4* (представляющий собой группу

близкородственных видов с конкретным диагнозом) и *Cloeon/fg3/non/4* (куда входит один изученный вид и, возможно, другие виды, не относящиеся к *Cloeon/fg4*, но относящиеся к *Cloeon/fg3*).

Применение разных номенклатур

Для надвидовых таксонов иерархическая номенклатура более оправдана, чем ранговая, поскольку иерархическая номенклатура опирается на существующую в природе иерархию филогенетического древа, тогда как ранговая номенклатура опирается на абсолютные надвидовые ранги, которых в природе не существует. Для видов и внутривидовых таксонов картина обратная: здесь ранговая номенклатура более оправдана, поскольку опирается на биологически обоснованное определение вида, тогда как для существования строгой иерархии внутривидовых таксонов (между которыми происходит обмен генами) нет убедительного объяснения.

Таким образом, для надвидовых таксонов целесообразно заменить ранговую номенклатуру на иерархическую, а для названий видовой группы сохранить ранговую номенклатуру. В то же время иерархическая номенклатура в меньшей степени удовлетворяет нуждам систематики, чем объёмная номенклатура, поэтому если есть возможность выбирать между иерархической и объёмной номенклатурами, следует предпочесть последнюю. Иерархическая номенклатура имеет единственное, но немаловажное преимущество перед объёмной: если для упорядочения объёмной номенклатуры нужно утверждать новые правила (в частности, правила омонимии, не рассматриваемые в настоящей статье — см.: Клюге 1999), каталогизировать опубликованные названия и создавать много новых названий, то для введения иерархической номенклатуры достаточно взять уже готовые правила МКЗН и уже имеющиеся названия родовой группы и группы семейства (которые являются ранговыми) и изменить лишь способ записи названий, сделав их из ранговых иерархическими.

Написание видового названия в постлинеевской систематике

Если для надвидовых таксонов устраняются все абсолютные ранги, то устраняется, соответственно, и ранг рода. Однако, согласно правилам МКЗН (а также МКБН и МКНБ), название вида может существовать только как биномен, т.е. только в сочетании с названием рода (но не с названием таксона какого-либо иного ранга). Употреблять видовой эпитет без родового названия нельзя, т.к. в пределах одной номенклатуры одни и те же видовые эпитеты многократно повторяются. Нельзя также в биомемене заменить родовое название названием надвидового таксона произвольного ранга, ибо тогда возникнет неопределённость омонимии.

В безранговой номенклатуре видовое название может быть записано следующим образом: вначале пишется видовой эпитет, затем автор и год (всегда без скобок, поскольку здесь нет биномена и, следовательно, не может быть вторичного биномена), затем в квадратных скобках первоначальное родовое название (независимо от того, соответствует ли оно современному представлению о систематическом положении этого вида);

если первоначальная комбинация включала название подрода, оно может быть записано в круглых скобках позади родового названия внутри квадратных скобок. Чтобы указать современное систематическое положение вида, впереди видового эпитета можно написать иерархическое название любого из надвидовых таксонов (благодаря особой форме записи, свойственной иерархической номенклатуре, это название не будет принято за родовое название в биномене).

Такая форма записи имеет явные преимущества перед традиционной. В традиционной записи видового биомена родовое название призвано выполнять сразу две противоречивые функции: 1) сделать видовое название уникальным и 2) указать нынешнее мнение автора о систематическом положении вида. Каждая из этих задач достаточно сложна сама по себе, и пытаться решать их одновременно часто бывает нецелесообразным. При изменении систематического положения вида нередко возникает или исчезает омонимия, что влечет за собой переименование видового эпитета; иногда в результате этого картина настолько запутывается, что бывает трудно понять, о каком виде идет речь, и это приводит к недоразумениям. С другой стороны, в разных случаях бывает целесообразно указывать систематическое положение с разной точностью, и единственное родовое название для этого мало подходит.

Скользкие биомены и полиномены

Для того, чтобы в краткой форме показать иерархическую соподчинённость, названия таксонов можно приводить в форме биоменов и полиноменов. Для этого друг за другом пишутся названия двух или нескольких таксонов от более высокого к более низкому. Это могут быть названия объёмной, иерархической и/или ранговой номенклатуры. Эти названия пишутся без знаков препинания между ними, подобно тому, как в бинарной номенклатуре отсутствуют знаки препинания между словами биомена. Например, названия видов и надвидовых таксонов в работе по региональной фауне могут выглядеть так:

Ephemeroptera Anteritorna Bidentiseta Branchitergaliae;
Branchitergaliae Eusetisura;
Eusetisura Isonychia/fg1;
Isonychia/fg1 *ignotus* Walker, 1853 [*Baetis*];
Isonychia/fg1 *japonicus* Ulmer, 1919 [*Chironomus*];
Isonychia/fg1 *ussurica* Bajkova, 1970 [*Isonychia*];
Eusetisura Oligoneuria/f3=g4 Oligoneuriella/g2;
Oligoneuriella/g2 *pallida* Hagen, 1855 [*Oligoneuria*];
Branchitergaliae Pentamerotarsata Radulapalpa;
Radulapalpa Heptagenia/f6=g5;
Heptagenia/f6=g5 Kageronia/g1;
Kageronia/g1 *fuscogrisea* Retzius, 1783 [*Ephemerella*];
Kageronia/g1 *orbiticola* Kluge, 1987 [*Heptagenia (Kageronia)*].

План изложения таксономической работы

В современной литературе линеевского типа принято давать для каждого таксона отдельно диагноз, описание и дифференциальный диагноз (называемый также сравнением или обсуждением). Такое повторение одних и тех же признаков совершенно не оправдано, поскольку нет никакой принципиальной разницы между описанием, диагнозом и дифференциальным диагнозом. Описание отличается от диагноза только тем, что оно длиннее, а диагноз короче (при этом неясно, насколько длинным должен быть текст, чтобы считать его описанием и насколько коротким, чтобы считать его диагнозом). В обоих случаях текст включает в себя не все признаки таксона, поскольку число признаков любого таксона бесконечно (в отличие от генофонда таксона, который очень велик, но не бесконечен). И описание, и диагноз включают только систематически значимые признаки, и в обоих случаях понятие "систематически значимые" более точно не определено. Считают, что дифференциальный диагноз отличается тем, что в нём признаки даются не просто так, а в сравнении с признаками других таксонов. Однако любой признак является систематически значимым только в том случае, если он рассматривается в сравнении. Поэтому дифференциальный диагноз может отличаться от описания и диагноза только тем, что в нём сравнение дается в явной форме, тогда как в описании и диагнозе это же сравнение дается в скрытой форме. На самом деле в научной работе ничто не должно даваться в скрытой форме, поскольку цель научной работы — открыть взгляды автора читателю. Поэтому в любом систематическом тексте, как бы он ни назывался (описание, диагноз или дифференциальный диагноз) должно присутствовать сравнение в явной форме или ясная ссылка на такое сравнение.

В линеевской систематике принято давать диагнозы таксонов по плану, единому для каждого конкретного ранга и разному для разных рангов. Такой способ изложения позволяет облегчить поиск признака, интересующего читателя, и в то же время избежать чрезмерно большого числа повторов одних и тех же признаков в диагнозах разных подчинённых друг другу таксонов. В то же время при таком плане изложения диагнозы таксонов (которые призваны быть естественными составляющими системы) ставятся в зависимость от абсолютных рангов (которые являются чисто искусственными составляющими системы), что заметно уменьшает естественность всей системы.

В наибольшей степени задачам систематики соответствует следующий способ изложения. Для каждого надвидового таксона характеристика дается по единому плану, не зависящему от ранга (таким образом, можно не присваивать абсолютные ранги таксонам, т.е. перейти к безранговой постлинеевской классификации). Вначале указываются аутопоморфии, затем признаки неясного систематического значения, затем плезиоморфии. После плезиоморфий можно указать изменчивые признаки данного таксона (обычно это признаки нижестоящих, не рассматриваемых здесь таксонов, и эта рубрика обычно вводится для таксонов, являющихся самыми низшими в данной работе). Каждую из этих рубрик желательно

ясно озаглавить. Следует заметить, что отдельной рубрики, озаглавленной "Синапоморфий", быть не должно, т.к. все явные синапоморфии данного таксона с другим таксоном должны быть перечислены не в характеристике данного таксона, а в характеристике вышестоящего таксона в рубрике "Аутапоморфий". Все сомнительные синапоморфии указываются в рубрике "Признаки неясного систематического значения". При необходимости эта рубрика может быть подразделена на несколько, среди них — "Возможные синапоморфии с ...". Для каждого признака дается не только точное и исчерпывающее описание, но и сравнение с другими таксонами, указание на уникальность или неуникальность (в том числе следует указать, уникальной или неуникальной является каждая аутапоморфия; здесь это отмечено, т.к. некоторые авторы путают понятия "уникальный признак" и "аутапоморфия"). Если в описании признака упоминается какая-либо особенность строения, свойственная вышестоящему таксону, следует дать ясную ссылку на то место в описании вышестоящего таксона, где эта особенность строения описана. Признаки целесообразно пронумеровать. Нумерация нужна только для того, чтобы было удобнее ссылаться на соответствующие места в описании, но ни в коем случае не для подсчёта признаков. Процедура подсчёта признаков входит во все используемые сейчас компьютерные кладистические программы и тем самым делает все эти программы начисто лишёнными научного смысла, т.к. никакие признаки не являются дискретными единицами. Подсчётом морфологических признаков могут заниматься лишь люди, не понимающие ни основ биологии, ни основ математики. Под одним номером можно поместить длинное описание сложной структуры (например, описание хоботка *Rhynchosota*, включающее описание многосторонней модификации головной капсулы, верхней губы, мандибул, максилл, нижней губы, гипофаринкса и глотки, свойственной этому таксону), а можно каждую фразу считать отдельным признаком и снабдить отдельным номером. При расстановке номеров признаков можно пользоваться только искусственными соображениями удобства, так же как при разбиении текста на предложения, абзацы, главы и т.п. И, соответственно, нельзя придавать числу номеров какой-либо глубокий естественнонаучный смысл.

Помимо основного текста, содержащего характеристики таксонов, в крупной систематической работе необходимо дать общий указатель признаков. В этом указателе признаки группируются по деталям строения, к которым они относятся, а детали строения, в свою очередь, располагаются в наиболее привычном порядке, облегчающем их поиск (у большинства животных — от переднего конца тела к заднему). После каждого признака указываются названия таксонов, после каждого названия — номер, под которым этот признак описан. В этом указателе один и тот же признак может повторяться более одного раза, если это облегчает его поиск. Такой указатель признаков отдалённо напоминает список признаков и матрицу, приводимую во многих кладистических работах, но это сходство лишь внешнее. В отличие от матрицы, указатель является не основой для выводов, а лишь указателем (подобно оглавлению или алфавитному указателю). В нём приводятся все рассматриваемые в данной работе иерар-

хически соподчинённые таксоны, а не только "операциональные единицы", которые могут быть включены в матрицу (кладистическая "операциональная единица" является ранговым, а следовательно, искусственным и малоинформативным понятием). В указателе нет единой нумерации признаков, для каждого признака приводится тот номер, который использован в описании соответствующего таксона.

С практическим применением такого плана изложения можно познакомиться по черновику монографии "Ревизия подвидовых таксонов подёнок", доступному в Интернете, и по первому тому монографии "Современная систематика насекомых (Клюге, в печати).

Литература

- Клюге Н.Ю. 1996. Мифы в систематике насекомых и принципы зоологической номенклатуры // *Энтомолог. обозр.* 75, 4: 939-944.
- Клюге Н.Ю. 1999. Альтернативные принципы номенклатуры — ранговый, объёмный и иерархический, или как обойтись без рангов в таксономической работе // *Проблемы энтомологии в России*. СПб, 1: 187-188.
- Клюге Н.Ю. 1999. Система альтернативных номенклатур надвидовых таксонов // *Энтомолог. обозр.* 78, 1: 224-243.
- Клюге Н.Ю. (в печати). *Современная систематика насекомых: Часть I*. СПб. Изд-во "Лань".
- Клюге Н.Ю. [публ. Internet, 1998]. Draft revision of supra-species taxa of Ephemeroptera // *Ephemeroptera Galactica*. <http://168.223.36.3/acad/research/mayfly/kluge>
- (Клюге Н.Ю., Кривохатский В.А. 1998) Kluge N.Ju, Krivokhatsky V.A. 1998. Neuroptera, Megaloptera, Stegoptera, Planipennia, etc. — where is a true name for the lacewings (Insecta)? // *Изв. Харьков. энтомол. общ-ва* 6, 1: 5-15.
- Майр Э. 1971. *Принципы зоологической систематики*. М.: 1-454.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры*. 1988. Изд. 3-е. Л.: 1-203.
- Песенко Ю.А. 1989. Методы анализа систематики. I. Постановка проблемы, основные таксономические школы // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* 206: 8-119.
- Проект Биокдекса: будущие международные правила для научных названий организмов*. 1997. СПб.: 1-52.
- Родендорф Б.Б. 1977. О рационализации названий таксонов высокого ранга в зоологии // *Палеонтол. журн.* 2: 14-22.
- Hennig W. 1969. *Die Stammsgeschichte der Insecten*. Krammer, Frankfurt am Main.
- Hennig W. 1981. *Insect phylogeny*. (Transl. & ed. by A.C. Pont, revis. notes by D. Sclee). John Wiley & Sons, Chichester; New York; Brisbane; Toronto: 1-514.
- Kirkaldy G.W. 1909. *Catalogue of the Hemiptera (Heteroptera). Vol. 1: Cimicidae*. Berlin.
- Linnaeus C. 1758. *Systema Naturae*. T. I. A photographic facsimile of the 1st volume of the 10th edition. London, Brit. Mus. (N.H.). 1-824.
- Queroz K de, Gauthier J. 1994. Toward a phylogenetic system of biological nomenclature // *Tree* 9, 1: 27-31.

