

Серія «Бібліотека журналу "Біологія"»

КОД: ББК051



II Серія «Бібліотека журналу "Біологія"»

Дмитро Леонтьєв

СИСТЕМА

ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

історія та сучасність



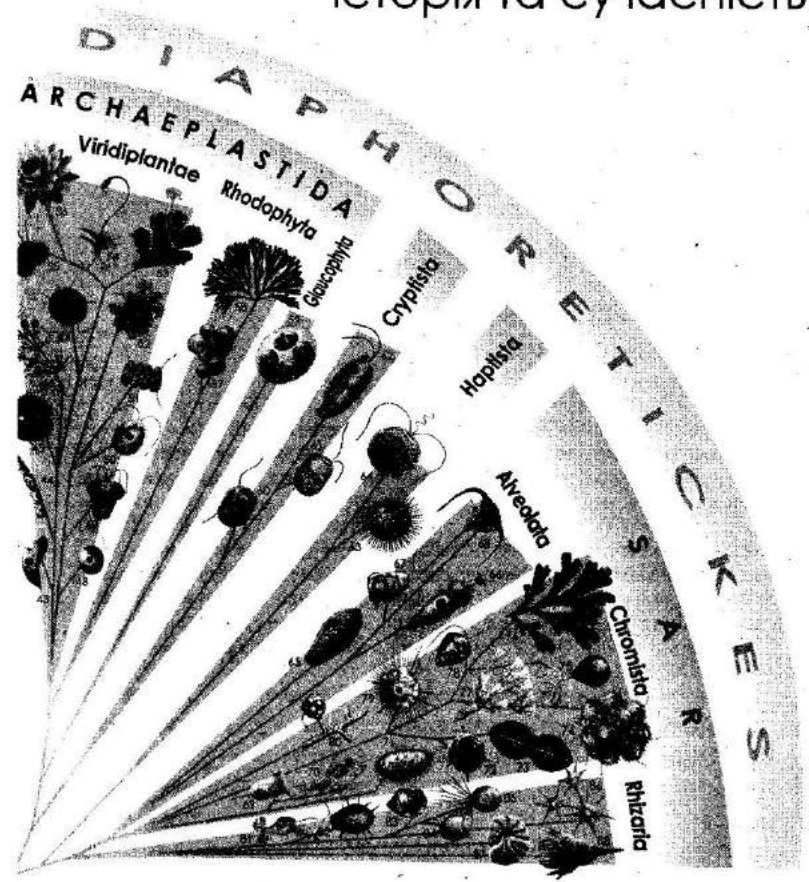
ОСНОВА
БІОЛОГІЧНА ТЕРИТА

II Серія «Біологія» журналу «Біологія»

Дмитро
Леонтьєв

СИСТЕМА ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

історія та сучасність



Харків
Видавнича група «Основа»
2018

Автор:

Леонтьєв Д. В.,

доктор біологічних наук, завідувач кафедри ботаніки Харківського національного педагогічного університету імені Г. С. Сковороди

Рецензенти:

Дудка І. О., член-кореспондент НАН України, доктор біологічних наук, професор, заслужений діяч науки і техніки України, завідувач відділу мікології Інституту ботаніки імені М. Г. Холодного НАН України;
Змитрович І. В., доктор біологічних наук, старший науковий співробітник лабораторії систематики і географії грибів Ботанічного інституту імені В. Л. Комарова РАН

Леонтьєв Д. В.

Л47 Система органічного світу. Історія та сучасність. — Х. : Вид. група «Основа», 2018. — 112 с. : іл., схеми, табл. — (Б-ка журн. «Біологія»; Вип. 2 (182)).

ISBN 978-617-00-3263-8.

У навчальному посібнику розглядаються основні етапи становлення системи органічного світу від найдавніших часів до сьогодення. Описується становлення, розквіт та занепад класичної «шкільної» систематики, обґрунтовується неминучість переходу від неї до сучасних філогенетичних систем, які відображають відношення спорідненості між групами організмів. У другому розділі посібника описується сучасна структура системи органічного світу до рівня відділів та типів. Третій розділ присвячений принципам найменування організмів та їхніх груп, у т. ч. правилам вимови латинських назв таксонів. Метою навчального посібника є формування цілісного уявлення про історію та сучасний стан систематики як науки та розділу шкільного курсу біології.

Посібник призначений для студентів ВНЗ біологічного профілю та вчителів біології.

УДК 57.065

ПЕРЕДМОВА

Революційні зміни, що відбулися в біології протягом останніх десятиліть, залишилися поза увагою української школи. Це й не дивно, адже біологія стає дедалі складнішою і вимогливішою наукою, а рівень підготовки працюючих учителів у найкращому випадку залишається незмінним. До того ж, кількість наукової інформації лавиноподібно збільшується, а час, відведений на навчання, ні, так само як і обсяг інформації, яку здатен засвоїти учень. У цих умовах серед педагогів поширюється пасивно-консервативна позиція: «Сучасним школярам ледве вдається вкласти у голову базові уявлення. Тут уже не до новин, дай боже навчити їх хоча б класики».

Ця відмовка дуже зручна: вона звільняє вчителя від потреби у самоосвіті, дозволяючи рік від року повторювати одні й ті ж слова, відточуючи лише форму, але не зміст. Але біологія — не мистецтво, де класика має неперехідну цінність. Біологія — наука, а наука полягає у створенні незалежно відтвореного знання про реальність. Наукові ідеї, що не проходять випробування на відтворюваність, невідворотно застарівають. Те знання, що може здаватися «класичним», найчастіше є просто неповним, неточним, а то й хибним описом дійсності, тож викладання «класики» у біології означає відверту дезінформацію. Можна сперечатися про те, наскільки потрібні пересічному випускникові сучасні наукові дані, але ж застарілі дані йому точно ні до чого.

Ось перелік випадковим чином обраних тверджень, що можуть здивувати вітчизняного вчителя:

- сутністю клітинного імунітету не є фагоцитоз;
- вольвокс — не колонія;
- мікротрубочки веретена не «розтягують» хромосоми — вони взагалі не здатні нікого «тягнути»;
- РНК часто утворює подвійну спіраль;
- рамапітек — помилка палеонтологів;
- деякі хлоропласти мають власне ядро;
- виникнення життя з коацерватів неможливе;
- «світлочутливе вічко» хламідомонади не відчуває світла;
- членистоногі не походять від кільчастих черв'яків;

- евглена не має глотки;
- прокаріоти бувають багатоклітинними...

Якщо хоча б одне з цих тверджень вас дивує, настав час знайомитися із сучасною літературою і поступово перевчатися, хоча б для того, щоб не розповідати на уроці неправду.

Втім, окремою проблемою є те, що знайти сучасну українську біологічну літературу, адаптовану для вчителя чи учня середньої школи, дуже складно. І, що ще гірше, «свіжий» рік видання у вітчизняних умовах не гарантує сучасності викладеної інформації. Водночас, наївно було б чекати від учителя, щоб він самостійно опрацьовував оригінальні англійські статті з усіх розділів біології — це неможливо навіть для практикуючого вченого. До того ж необхідність додавання нової інформації тягне за собою виключення з програми інших тем, якими доводиться жертвувати на користь більш важливої інформації — і прийняття подібних рішень може бути покладене лише на фахових науковців. Учитель має отримати готовий, систематизований матеріал, вже адаптований для шкільного рівня освіти. І в цьому йому повинні допомагати державні інституції, відповідальні за своєчасне оновлення програм та підручників і залучення експертів міжнародного рівня до проведення семінарів та курсів підвищення кваліфікації.

Певні кроки в цьому напрямку вже зроблені. Програми з біології за останні 3–4 роки радикально змінилися на краще. Були виправлені численні традиційні недоліки, ліквідовані помилки, що відтворювалися десятиліттями. Втім, для того, щоб зміни у програмах перетворилися на зміни у свідомості педагогів та знаннях учнів, потрібні величезні зусилля, і важливою часткою таких зусиль є підготовка літератури для вчителя.

Книга, яку ви тримаєте у руках, покликана викоринити один із наймасштабніших анахронізмів шкільної біологічної освіти — традиційну систему чотирьох царств живої природи, що є фундаментом ботанічного, зоологічного, мікробіологічного та цитологічного розділів шкільної біології. Ця система, збудована на основі давно відкинутих аргументів і спростованих тверджень, сповнена неприпустимих спрощень і внутрішніх протиріч, давно вже стала деструктивною догмою, що лише заважає сприймати різноманіття видів таким, яким воно є. Радикальні зміни, що відбулися у систематиці ще в 1990-ті рр., змусили назавжди покинути цю та інші подібні до неї системи. Що ж прийшло їм на зміну? Про це ви дізнаєтеся у нашій книзі.

ВСТУП

Однією зі специфічних властивостей життя є різноманіття, яке проявляється на всіх його рівнях, від молекул до екосистем. На організмовому рівні організації життя елементарною одиницею різноманіття є біологічний вид.

До кінця 2011 р. біологами було описано 1 244 360 біологічних видів, але це лише одна шоста частка від їхнього реального різноманіття. Згідно з даними математичного моделювання, приблизна кількість видів, які живуть на Землі сьогодні, становить 8 750 000 (Mora et al., 2011).

Різноманіття форм, з якими стикається біолог, не обмежується навіть цими величезними цифрами. Кожний вид може бути представлений кількома підвидами, різновидами, формами й расами. Не слід також забувати і про вимерлі види, кількість яких у десятки разів перевершує нині існуючі.

Окремі групи живих організмів значно відрізняються як за своїм видовим різноманіттям, так і за ступенем його вивченості (табл. 1.1). Найчисленнішою групою є тварини, найменшою і, як не парадоксально, найбільш вивченою групою — прокаріоти. Найменш вивченими організмами наразі є гриби: вченими описано лише 7 % їхнього різноманіття (табл. 1.1).

Табл. 1.1. Видове різноманіття у різних групах організмів за даними 2011 р.

| Група організмів | Кількість описаних видів | Ймовірна кількість видів | Ступінь вивченості |
|------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------|
| Багатоклітинні тварини | 953 434 | 7 770 000 | 12 % |
| Зелені рослини | 215 644 | 298 000 | 72 % |
| Справжні гриби | 43 271 | 611 000 | 7 % |
| Нижчі еукаріоти | 21 151 | 63 900 | 32 % |
| Прокаріоти | 10 860 | 10 100* | 99 % |

* Екстраполяція для прокаріотів показує меншу кількість видів, ніж уже описано. Ймовірно, частина таксонів, охарактеризованих як окремі види, не заслуговують видового статусу.

Біологічне різноманіття здається хаотичним, однак у дійсності воно детерміноване спорідненістю між організмами й обмеженістю напрямків адаптації. Реконструкція еволюційних подій, а також визначення шляхів пристосування до середовища існування дозволяють не тільки описати, але й пояснити різноманіття живої природи, підпорядкувати його об'єктивним закономірностям. Науку, яка розв'язує ці завдання, називають біологічною систематикою.

Систематика (від грецьк. *systema* — упорядкування) — наука про різноманіття живих організмів, закономірності його виникнення й методи його опису.

Перед систематикою стоять три фундаментальні завдання: 1) розподіл живих істот по групах, 2) найменування й опис цих груп, 3) побудова із цих груп узагальнюючої класифікації живих організмів. Відповідно до цих завдань, систематика ділиться на три розділи:

Таксономія (від грецьк. *taxis* — розташування й *nomos* — закон) — наука про об'єднання живих істот у групи на підставі аналізу властивих їм ознак; комплекс методів класифікації.

Номенклатура (від лат. *nomen* — ім'я й *clarere* — називати) — система правил опису живих істот і присвоєння їм назв.

Система органічного світу — єдина ієрархічна класифікація, яка об'єднує всі живі істоти на основі специфічного комплексу критеріїв.

Таксономія й номенклатура — службові дисципліни. Їхньою метою є упорядкування правил і принципів побудови системи органічного світу, яке, у свою чергу, є основною метою систематики як такої.

Система органічного світу — це не просто класифікація. Її структура не випадкова, вона не може залежати від світогляду окремих учених і спиратися на практичну зручність, легкість запам'ятовування або упізнання організмів. Система має оперувати науковими фактами і сама мати статус факту або закону (як періодична система хімічних елементів). А оскільки фактом є лише така інформація, яку кожний учений може одержати самостійно, незалежно від інших, науковою буде лише та система, яку декілька спеціалістів зможуть побудувати незалежно один від одного.

На жаль, систематика лише на початку XXI століття наблизилася до виконання цієї вимоги. Весь попередній період характеризувався протиставленням епіморфологічних систем або епіморфем (Змитрович, 2010), які спиралися на різноманіття форм зовнішньої й внутрішньої будови, функціональні особливості й хімічний склад організмів. Подібні ознаки воістину незліченні, тож кожний

учений змушений, керуючись своєю суб'єктивною думкою, обирати серед них «найбільш значущі» — і далі використовувати ці відібрані ознаки для побудови класифікації. Цієї однієї особливості достатньо, щоб автори епіморфем у принципі не змогли дійти консенсусу. Наприклад, поділ живих організмів на царства можна робити на основі рухливості, способу живлення, типу ростових процесів, одно- або багатоклітинної будови тіла, про- або еукаріотичного типу клітини тощо. Який із цих критеріїв «правильний»? Суперечки про це точилися століттями.

Але навіть якщо вдалося обрати по-справжньому значущий критерій, це не означає, що його можна буде застосовувати для всіх живих істот. Справжнім прокляттям традиційної систематики стали так звані перехідні форми — організми, що мають проміжний або мінливий стан певної ознаки. Якщо ми розділяємо царства на основі способу живлення, то що робити з евгленою та багатьма іншими міксотрфами, які здатні як до авто-, так і до гетеротрофного живлення? А якщо розділяємо організми на одно- та багатоклітинні, то де мають опинитися колоніальні, плазмодіальні, міцеліальні форми?

У результаті накопичення подібних проблем кількість класифікацій-епіморфем фактично дорівнювала кількості їхніх авторів. Про жодну однозначність наукового факту, про жодну відтворюваність результату досліджень у систематиці протягом тривалого часу не було й мови.

Принциповою альтернативою епіморфемі є філогенетична система (філема) — класифікація, заснована на реконструкції філогенезу, тобто перебігу еволюційних подій. Філема описує генеалогію організмів, систему родинних зв'язків між ними; простіше кажучи, вона розповідає, «хто від кого походить». На відміну від епіморфем, яка оперує масою неоднозначних і взаємно-суперечливих ознак, філема ґрунтується на єдиному й однозначному критерії і не допускає сутнісних протиріч.

Чому серед тисяч різноманітних ознак саме походження може стати єдиним фундаментом для створення системи? Тому, що все різноманіття організмів є наслідком одного-єдиного процесу — відтворення з одночасним накопиченнями змін. Усе, що необхідно знати про певний вид або клас для того, щоб вичерпно його охарактеризувати — це від кого він походить і які зміни накопичив у процесі утворення. Система, яка оперує цими даними, є найбільш природною, бо наближається до самої суті еволюційних подій. Окрім цього, походження — єдина ознака, яка не підлягає змінам, просто тому, що описує минуле. Скажімо, якась

одноклітинна водорість може втратити хлорофіл. Для традиційної класифікації це означатиме її перехід з царства рослин до царства тварин. Але для філеми нічого не зміниться, бо історія походження цього виду залишиться незмінною.

Сама ідея філогенетичної системи має 150-річну історію. Однак її практична реалізація була неможливою доти, поки не були розроблені методи надійного встановлення родинних зв'язків шляхом порівняння структури біополімерів, у першу чергу ДНК. До цього моменту припущення про походження й спорідненість робилися на підставі викопних решток, які для багатьох груп просто відсутні, а також даних про подібність зовнішньої й внутрішньої будови. Але подібність аж ніяк не означає спорідненості! Досить згадати китів й дельфінів, які схожі на риб, а споріднені з непарнокопитними ссавцями.

У зв'язку з відсутністю однозначних даних про спорідненість систематика д. п. XIX–XX ст. лише проголошувала себе філогенетичною (або, частіше, «еволюційною»), однак у дійсності такою не була. Еволюційні дерева, які можна побачити в університетських посібниках двадцятирічної давнини (а також, на жаль, у найсвіжіших шкільних підручниках), багато в чому не відповідають дійсності й на початку XXI ст. визнані помилковими. Їхнє місце зайняли системи, побудовані на основі порівняння геномів, — методу, надійність якого визнається навіть юристами: згадаємо, що генетичні дані використовуються для визначення ступеня спорідненості між людьми.

Все це, однак, не означає, що морфологічні, анатомічні, фізіологічні й інші ознаки виключені з розгляду систематиків. Зовсім ні! Просто раніше біологи намагалися встановити спорідненість, порівнюючи між собою будову організмів, а тепер — аналізують еволюцію будови на основі твердо встановленої спорідненості. Кожна група, від виду до царства, створена на основі філогенетичних даних, забезпечується як морфологічним описом, так і генетичною характеристикою, і в останні роки наявність обох складових стає обов'язковою.

* * *

Реконструкція еволюційних подій дозволила довести, що багато груп організмів незалежно одна від одної пройшли одним і тим самим еволюційним шляхом і сформували на різній основі одні й ті самі структури. Тим самим підтвердилося, що спрямованість еволюційних подій не є настільки хаотичною, як вважалося раніше. Моделювання й прогнозування еволюційних подій, розкриття механізмів виникнення на різній основі однакових форм і структур є одним із головних завдань систематики майбутнього.

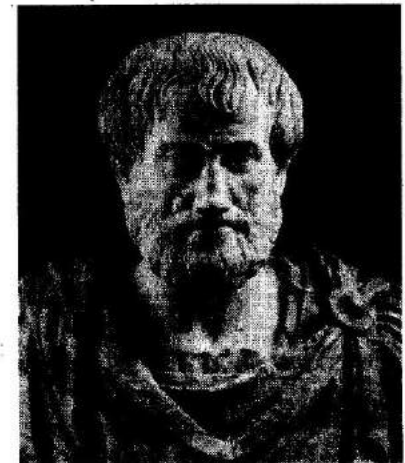
РОЗДІЛ 1. ІСТОРІЯ СИСТЕМИ ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

1.1. ПЕРШІ СПРОБИ КЛАСИФІКАЦІЇ ОРГАНІЗМІВ

Протягом тисячоліть усі народи світу ділили живі істоти на дві групи, згодом названі царствами: рослини й тварини. Ця класифікація, заснована на побутових спостереженнях, одержала наукове оформлення у працях Аристотеля (IV ст. до н. е.) і з тих пір не зазнавала істотних змін протягом двох тисяч років.

Для Аристотеля рослини й тварини являли собою дві основні сходинки величких «сходів істот», які ведуть від примітивних форм до досконалих. Третю, найвищу, сходинку займає людина. Кожну зі сходинок Аристотель охарактеризував певним набором ознак, причому по мірі сходження по «сходах істот» кількість цих ознак збільшувалася (рис. 1.1).

Система, запропонована Аристотелем, мала єдиний логічний фундамент, відрізнялася цілісністю й простотою. У той же час, уже її автор зіткнувся з проблемою, яка згодом зруйнувала «логічну» систематику. Ця проблема називається парадоксом перехідних форм і полягає в тому, що в будь-якій класифікації майже завжди є організми, які займають проміжне положення між виділеними групами. Так, у систему Аристотеля не вдалося існування коралів і губок: ці істоти нерухомі (згідно з античними уявленнями), але живляться на зразок тварин. Не знайшовши іншого виходу, учений створив для них проміжну групу, яку його послідовники-неоплатоніки назвали «зоофіти» — рослини-тварини.



Аристотель
384–322 рр. до н. е.

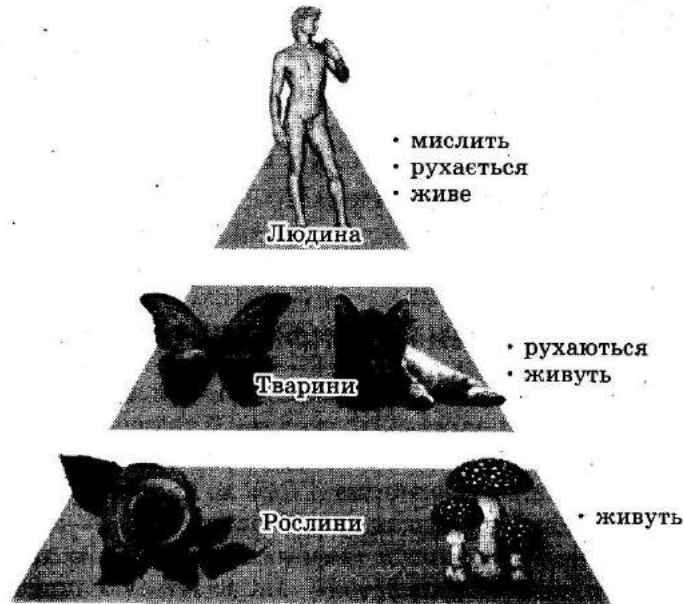


Рис. 1.1. Система Аристотеля, IV ст. до н. е.

Пізня античність і середньовіччя не додали до аристотелівської системи нічого істотного: далася взнаки їхня опора на книжкові авторитети й пристрасть до легенд про фантастичні істоти, яка витісняла вдумливе дослідження реальності. Втім, слід пам'ятати, що всупереч устояній думці середньовічні вчені не були байдужі до природи: вони бачили в ній уособлення мудрості Творця й щиро прагнули осягти цю мудрість. У цей період були зроблені видатні відкриття в галузі математики, логіки, астрономії, хімії. Однак у галузі біології досягнень і справді майже не було.

Епоха Відродження (кін. XV — п. п. XVII ст.) — час зародження науки у сучасному змісті цього слова. Різноманіття живої природи зацікавило у цей період цілу плеяду дослідників, які зробили значний внесок у розвиток систематики. 1551 р. Конрад Гесснер опублікував першу ієрархічну, тобто багатоступінчасту класифікацію тварин. Незабаром 1583 р. Андреа Чезальпіно створив ієрархічну класифікацію рослин. 1683 р. Антоні ван Левенгук відкрив світ мікроскопічних істот і описав бактерії, найпростіших та дріжджові гриби. Щоправда, і він сам, і його послідовники аж до XIX ст. вважали всіх цих істот «дрібними тваринками».

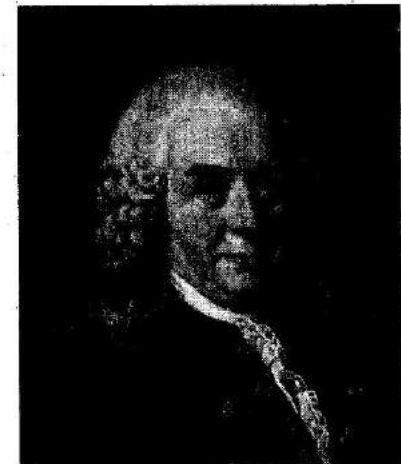
У XVII ст. перед ученими постала проблема впорядкування найменувань організмів. 1623 р. Каспар Баугін розробив поліномінальну номенклатуру організмів, згідно з якою назва повинна була являти собою точний опис організму (такі «назви» могли займати сторінку). Розуміючи недолік цієї системи, Баугін запропонував її скорочений варіант, згодом названий бінарною номенклатурою. Відповідно до неї, назва виду складається із двох слів, перше з яких відносить вид до роду (тобто групи подібних видів), а друге — указує на відмінність даного виду від інших представників роду.

Саме поняття «вид» із філософсько-логічної категорії поступово перемістилося у галузь науки. 1686 р. Джон Рей створив біологічну концепцію виду, згідно з якою до одного виду належать всі особини, подібні за більшістю ознак, здатні схрещуватися й давати плідне потомство.

1.2. МОРФОЛОГІЧНІ СИСТЕМИ (XVIII — поч. XIX ст.)

Настання нової епохи в систематиці традиційно пов'язують з ім'ям Карла Ліннея. Цей учений не здійснив революційних відкриттів, однак зробив неоціненний внесок у накопичення і впорядкування знань про різноманіття природи. Лінней описав близько 3500 видів живих істот, уточнив поняття біологічного виду, закріпив бінарну номенклатуру і встановив строге підпорядкування між рівнями біологічної класифікації. Базуючись на ліннейівській традиції, систематики дотепер об'єднують види в роди, роди — в родини, родини — в ряди, а ряди — у класи (*докладніше див. у Розділі 3*). Нарешті, саме Лінней уперше зважився приєднати людину до системи тварин.

Аналізуючи можливі шляхи опису різноманіття живих істот, К. Лінней дійшов висновку, що всі класифікації можуть бути розділені на штучні й природні. До першої групи він відніс системи, побудовані на основі єдиної, довільно обраної ознаки, до другої — засновані на комплексі сутнісних, значущих ознак. Однак які саме ознаки

Карл Лінней
1707–1778

варто вважати найбільш значущими? Загальної відповіді на це питання ані Лінней, ані його найближчі послідовники не дали, у результаті чого кожна нова система претендувала на звання природної, а через незначний час визнавалася штучною. Наприкінці ХХ ст. ліннеєвський підхід до визначення «природності» систем взагалі втратив своє значення. Класифікації ХХІ ст. ґрунтуються на єдиній ознаці — ступені спорідненості та, за визначенням Ліннея, є штучними.

У системі Ліннея, опублікованій у 1735–1758 рр., рослини й тварини набули офіційного статусу царств. Були перебудовані й «сходи істот». В їх основі розташувалися елементи (вогню, вода, земля й повітря) — абстрактні категорії, запозичені з фізики Аристотеля. Над елементами стояли натуралії — будь-які комбінації елементів, тобто об'єкти живої і неживої природи. Серед натуралій, нижчу сходинку зайняло царство Мінерали, причому Лінней уже знав про ріст кристалів і вважав його зачатком життя. За мінералами розмістилися рослини, а за ними — тварини, включаючи людину (рис. 1.2).

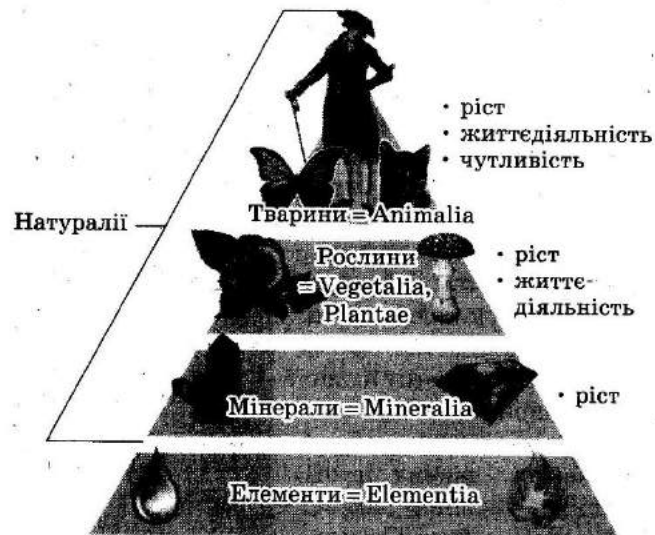
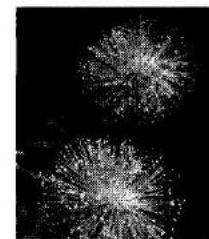


Рис. 1.2. Система Ліннея, 1758 р.

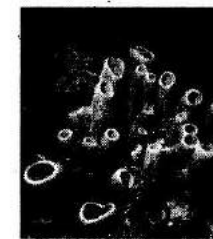
Лінней був добре знайомий із проблемою «зоофітів», яка спантеличила Аристотеля. Тому він не став розглядати рух як ознаку, що відділяє рослини від тварин; натомість він увів ознаку «чутливості» (ми би сказали — «активної реакції на подразнення»), яка

дозволила віднести до тварин корали і не звертати увагу на пасивні й ростові рухи рослин. На жаль, розв'язати в такий спосіб парадокс перехідних форм не вдалося. Уже в XVIII ст. були відомі як мінімум три групи організмів, які не вписувалися у стрункий порядок системи Ліннея (рис. 1.3):

1. **«Чутливі» рослини:** мімоза (*Mimosa pudica*), росичка (*Drosera rotundifolia*), Венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*). Ці організми мають ліннеєвську «чутливість», тобто рухаються у відповідь на подразнення; росичка й мухоловка ще й здатні живитися як хижаки, полюючи на комах.
2. **«Нечутливі» тварини:** губки (Porifera) у дорослому стані не здатні реагувати на подразнення зміною форми тіла, тобто, згідно з Ліннеєм, мають вважатися рослинами. У той же час відсутність листків, квітів, насіння і плодів явно виключала губки зі світу рослин. Це ж, хоча й у меншому ступені, стосується коралів: хоча індивідуальні поліпи рухливі й «чутливі», корал у цілому до переміщення в просторі не здатний і, до того ж, гілкується як рослина.
3. **Гриби (Fungi).** Відомі Ліннею гриби не мали рухливості, а отже, повинні були бути віднесені до рослин. Однак учений розумів, що відсутність розгалуження* й типових рослинних органів (листок, квіток, плодів) виділяють гриби зі світу рослин. Лінней тривалий час коливався, і в одній із ранніх систем відніс гриби до тварин, однак, прочитавши роботу П'єтро Мікелі про відкриття спор у грибів (1729 р.), відніс ці організми до рослин.



«Чутливі» рослини:
мімоза



«Нечутливі» тварини:
губки

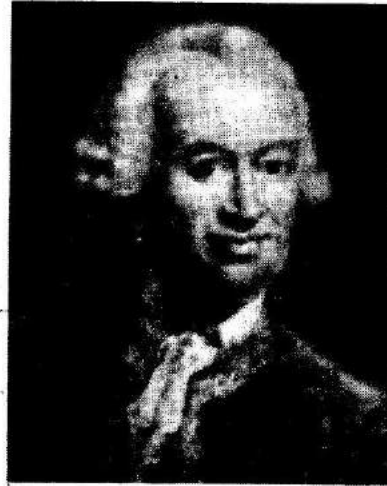


«Рослини» без
розгалуження, квітів
і насіння: гриби

Рис. 1.3. Проблеми систематики у XVIII ст.

* Зараз ми знаємо, що тіло більшості грибів представлено міцелієм, який гілкується. Однак у часи Ліннея «грибом» уважалося плодове тіло, яке, за рідкісним винятком, не розгалужене.

Перші спроби розв'язати проблему вищезгаданих перехідних форм здійснили сучасники Ліннея. 1763 р. **Отто фон Мюнхгаузен** запропонував створити **Проміжне царство** — *Regnum Intermedium*, яке об'єднало гриби й «поліпи» (корали й губки) (рис. 1.4).



Отто фон Мюнхгаузен
1716–1774

1783 р. **Ноель Жозеф де Неккер** запропонував виділити гриби у самостійне царство; поліпи, на відміну від Мюнхгаузена, він помістив до складу тварин (рис. 1.5). У 1816 р. аналогічну ідею висловив **Християн Неес фон Езенбек**; близьких переконань дотримувався й «батько мікології» **Еліас Магнус Фріз**.

На жаль, системи Мюнхгаузена, Неккера й Езенбека, які значно випередили свій час, були забуті на багато десятиріч і не мали значного впливу на наступний розвиток науки.

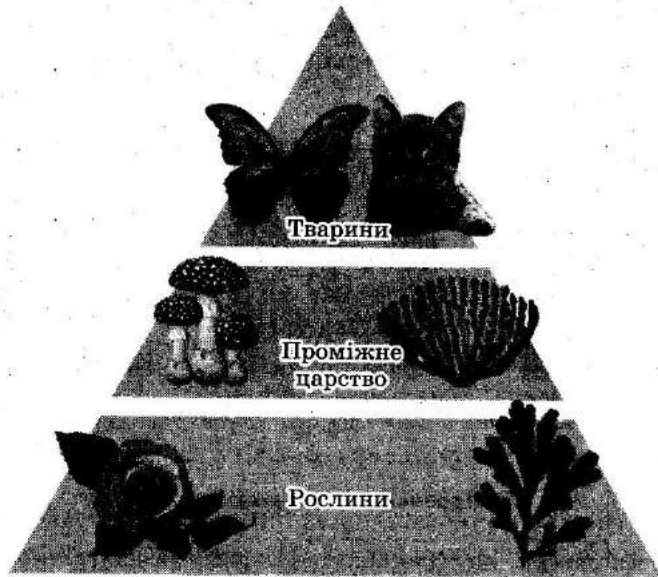


Рис. 1.4. Система Мюнхгаузена, 1763 р.

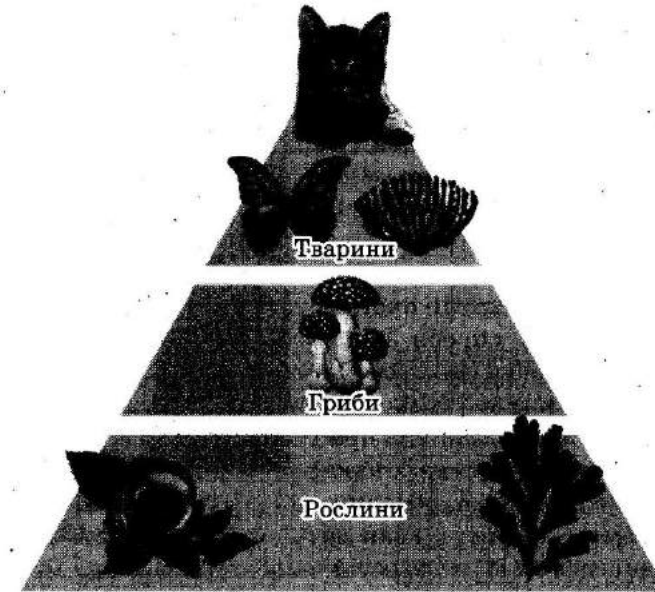


Рис. 1.5. Система Неккера, 1783 р.

1.3. МОРФО-ФІЗІОЛОГІЧНІ СИСТЕМИ (XIX ст.)

Усі системи, розглянуті нами вище, були морфологічними, тобто базувалися на ознаках зовнішньої будови організмів. Але у п. п. XIX ст. біологів привабила життєдіяльність організмів, їхні фізіологія й біохімія. 1772 р. **Джозеф Пристлі** описав процеси газообміну у тварин і рослин, показавши глибокі відмінності між рослинним і тваринним типами обміну речовин.

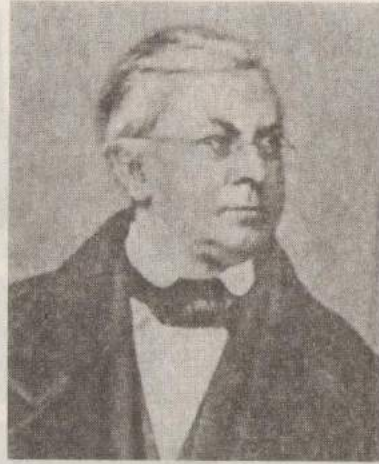
Нові дані незабаром знайшли відбиття у систематиці. 1848 р. **Карл Зібольд** заявив, що в основі відмінностей між тваринами й рослинами лежить спосіб живлення: у рослин він автотрофний, а у тварин — гетеротрофний (звичайно,



Ноель Жозеф де Неккер
1730–1793

Зібольд користувався іншими термінами). Оскільки зв'язок між наявністю хлорофілу й здатністю до фотосинтезу вже був встановлений, стало зрозуміло, що наявність хлорофілу (простіше кажучи, зелене забарвлення тіла) — це основна ознака рослини.

Ідеї Зібольда, безумовно, зіграли в розвитку біології прогресивну роль. Однак спроби використати їх для побудови системи зіштовхнулися з масою труднощів. У першу чергу, знову виникла проблема грибів: у них немає хлорофілу — значить, вони не рослини, вони нерухомі — значить, вони не тварини; винести ж їх у самостійне царство за прикладом Неккера ніхто більше не наважувався. По-друге, серед справжніх рослин також виявилися безхлорофільні види (рис. 1.6), такі як повитиця (*Cuscuta europaea*), петрів хрест (*Lathraea squamaria*), вовчок (*Orobanchae elatior*), рафлезія (*Rafflesia arnoldii*), гніздівка (*Nidularia nidus avis*).



Карл Зібольд
1804–1885



Вовчок



Рафлезія



Петрів хрест

Рис. 1.6. Проблеми систематики в середині XIX ст.:
безхлорофільні рослини

Виходило, що рослини — «це автотрофи, а також деякі гетеротрофи». Для того щоби вийти із цього незручного становища, ботаніки XIX ст. запропонували виділити ряд додаткових ознак рослин:

- розгалуження й необмежений ріст;

- осмотрфія, тобто всмоктування речовин усією поверхнею тіла;
- розмноження спорами й насінням (неактивними зачатками).

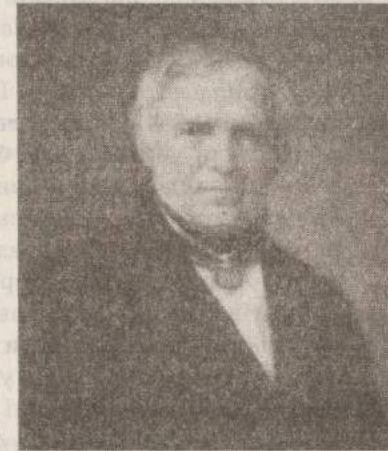
Ці критерії дозволили «зі спокійною совістю» включити до складу рослин безхлорофільні форми, а також гриби. Але тут на систематиків очікувала нова проблема — одноклітинні.

Ще 1718 р. Луї Жобле написав першу книгу, присвячену мікроорганізмам. Однак його успіхи обмежилися лише формальним описом декількох великих інфузорій (він вважав їх «рибамикомахи»). Лінней також відніс усіх відомих йому мікроскопічних істот до тварин, правда, вже не до риб, а до червів.

Лише у середині XIX ст. мікроорганізми стали об'єктом усебічного дослідження. 1838–1854 рр. побачили світ праці Крістіана Готфріда Еренберга, в яких були описані тисячі видів мікроскопічних водоростей, найпростіших і грибів. Учений описав інфузорію-туфельку, евглену, радіолярій, форамініфер, діатомей і багато інших організмів; увів поняття бактерії, бацили, коки, вібріони тощо. Завдяки Еренбергу мікроорганізми перестали, нарешті, уважатися «забавним казусом», одержали наукові назви й точні описи.

Уже знайомий нам К. Зібольд дуже зацікавився відкриттями Еренберга. Ґрунтуючись на клітинній теорії М. Шлейдена й Т. Шванна (1838 р.), він довів, що істоти, описані його колегою, здебільшого являють собою одноклітинні організми. В їхніх клітинах іноді присутні типові хлоропласти, іноді — ні, причому форми, позбавлені хлоропластів, як правило, живляться шляхом заковтування частинок. Ці спостереження призвели до розподілу світу одноклітинних на дві великі групи: фотосинтезуючі форми були об'єднані з водоростями (Algae) і віднесені до рослин, а нефотосинтезуючі одержали назву найпростіших (Protozoa) і були включені до складу царства тварин.

На жаль, елегантне наукове рішення в черговий раз виявилось не відповідним складності живої природи. Серед організмів, відкритих Еренбергом і його послідовниками, виявилася маса видів, які було неможливо однозначно віднести до тварин або рослин (рис. 1.7–1.8):



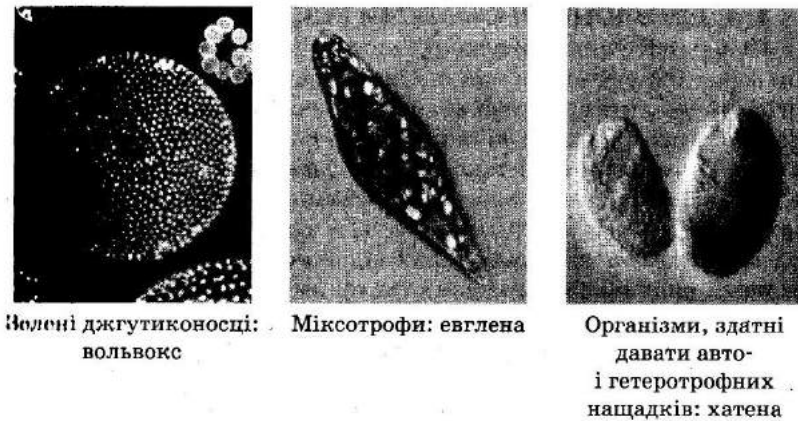
Крістіан Готфрід Еренберг
1795–1876

1. **Автотрофні джгутиконосці:** хламідомонада (*Chlamydomonas reinhardtii*), вольвокс (*Volvox globator*), пандорина (*Pandorina morum*) і тисячі інших видів. Ці організми живляться автотрофно, однак рухливі й розмножуються в активному стані, з допомогою зооспор, що зближує їх з тваринами. Ця «нерозв'язна» проблема призвела до того, що джгутиконосні водорості почали розглядатися одночасно у двох царствах: серед тварин (як «рослинні джгутиконосці» — фітомастигінні) і серед рослин (як одноклітинні водорості). У результаті виникла багаторічна плутанина, не забута ще й дотепер.

2. **Міксотрофи** — організми зі змішаним або змінним способом живлення: евглена (*Euglena gracilis*), хлорарахніум (*Chlorarachnium chlorum*), хризопіксис (*Chrysopyxis amphora*); усього — кілька сотень видів. Істоти, здатні одночасно або по черзі використовувати авто- і гетеротрофний спосіб живлення, надовго стали уособленням безсилля систематики. «Евглена зелена» (під видом якої зазвичай зображують евглену елегантну, *Euglena gracilis*) в українській шкільній програмі до недавнього часу розглядалася серед тварин, — і це при тому, що концепція Зібольда («має хлоропласти = рослина») в очах багатьох педагогів досі має статус непогрішної догми.

3. **Організми, здатні давати авто- і гетеротрофних нащадків.** Найяскравіші приклади умовності межі між авто- і гетеротрофами — одноклітинні водорості хризамеба (*Chrysoeoba radians*) і хатена (*Hatena arenicola*). Ці організми мають єдиний хлоропласт, і у випадку, якщо поділ клітини не супроводжується поділом хлоропласта, одна з дочірніх клітин виявляється безхлорофільною. Однак вона не гине, а продовжує жити, харчуючись як «найпростіша тварина». У хризамеби це відбувається зрідка, у хатени — під час кожного поділу, причому гетеротрофний нащадок здатний знову стати автотрофом, поглинувши зелену водорість і змусивши останню стати новим хлоропластом. Таким чином, у життєвому циклі одного індивіда чергуються форми із двох різних царств (рис. 1.7).

Завдяки вказаним фактам у середині XIX ст. кордон між рослинами і тваринами остаточно «розплився»; численні перехідні форми довели ненадійність ліннеєвського та зібольдівського підходів до розмежування царств. Водночас виникло питання: що взагалі являють собою царства живої природи? Частини Божого задуму, створені у різні дні творіння? Штучні групи, які існують лише задля нашої зручності і не описують жодну фундаментальну закономірність? На це питання спробувала відповісти еволюційна систематика.



Зелені джгутиконосці: вольвокс

Міксотрофи: евглена

Організми, здатні давати авто- і гетеротрофних нащадків: хатена

Рис. 1.6. Проблеми систематики у середині XIX століття: організми зі змішаними ознаками

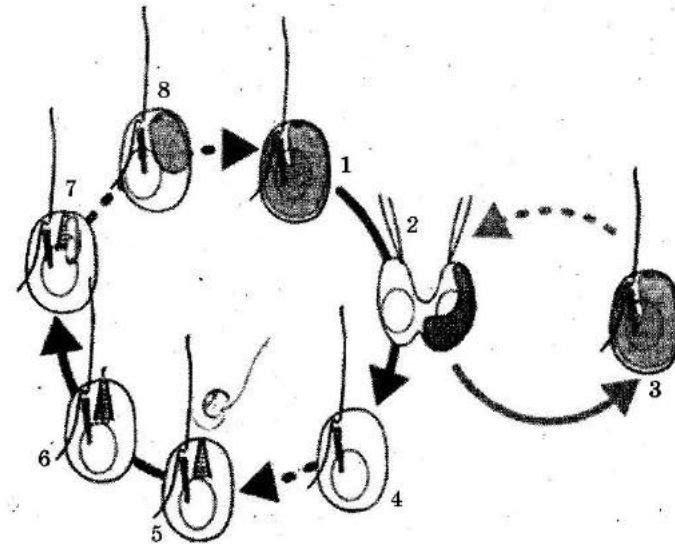


Рис. 1.7. *Hatena arenicola* — організм, здатний давати авто- і гетеротрофних нащадків: 1 — автотрофна клітина; 2 — поділ клітини без поділу хлоропласта; 3 — автотрофна дочірня клітина; 4 — гетеротрофна дочірня клітина; 5–6 — поглинання зеленої водорості *Nephroselmis*; 7–8 — перетворення клітини *Nephroselmis* на вторинний хлоропласт

1.4. ЕВОЛЮЦІЙНІ СИСТЕМИ (1860–1970-ті рр.)

1859 р. побачила світ праця Чарльза Дарвіна «Походження видів», яка безпрецедентно вплинула на всі без винятку галузі біології. Систематика не стала винятком: через кілька років після публікації книги Дарвіна німецький зоолог Ернст Геккель створив концепцію еволюційної таксономії. У ліннеєвське поняття «природної системи» він вклав нове розуміння: природною слід вважати систему, яка описує хід еволюції. Ця точка зору була напрочуд перспективною. Однак шлях від самої ідеї до її практичного втілення виявився неочікувано тривалим, і самому Геккелю було призначено зробити на ньому лише перші кроки.

Концепція еволюційної таксономії негайно дозволила розв'язати назрілу в середині XIX ст. проблему нижчих організмів із проміжними ознаками (див. вище). 1860 р. Джон Хогг запропонував створити для таких організмів окреме царство *Protoctista* (Протоктісти). Розвинувши цю ідею, Е. Геккель 1866 р. установив царство *Protista* (Протісти), яке об'єднало всі відомі на той момент одноклітинні й колоніальні організми, у т. ч. бактерії, водорості й найпростіші (рис. 1.8).

Обґрунтовуючи необхідність установлення нового царства, Геккель міркував таким чином: чим примітивніше організми, тим ближче вони до спільного предка всіх живих істот. Цей спільний предок, у свою чергу, повинен був мати зачаткові ознаки як рослин, так і тварин. Отже, найдавніші й найпримітивніші організми неможливо однозначно віднести ані до рослин, ані до тварин: вони являють собою третє, проміжне, царство.

Пропозиція Геккеля благотворно вплинула на систему органічного світу: тварини й рослини «очистилися» від маси примітивних форм, які порушували чіткість кордонів цих царств. Крім цього, існування протистів виявилось вагомим аргументом на користь еволюціонізму.

На межі XIX–XX сторіч у працях Л. Пастера, Р. Коха, С. М. Виноградського була встановлена своєрідність бактерій. 1925 р. Едуард Шаттон запропонував створити для цих істот окреме царство *Monera* (Дроб'янки) і відокремити його від протистів.



Ернст Геккель
1834–1919



Рис. 1.8. Система Геккеля, 1866 р.:
а — оригінальне зображення; б — сучасна схема

1938 р. Герберт Копланд, скориставшись пропозицією Шаттона, розробив систему органічного світу, в яку ввійшли чотири царства: *Monera* (дроб'янки), *Protoctista* (протісти), *Metaphyta* (рослини) і *Metazoa* (тварини). Царство *Protoctista*, запозичене Копландом із робіт Хогга, дещо відрізнялося від *Protista* Геккеля: воно включало не лише одноклітинні, а й примітивні багатоклітинні форми, зокрема гриби, які Геккель уважав рослинами.



Едуард Шаттон
1883–1947



Герберт Копланд
1902–1968

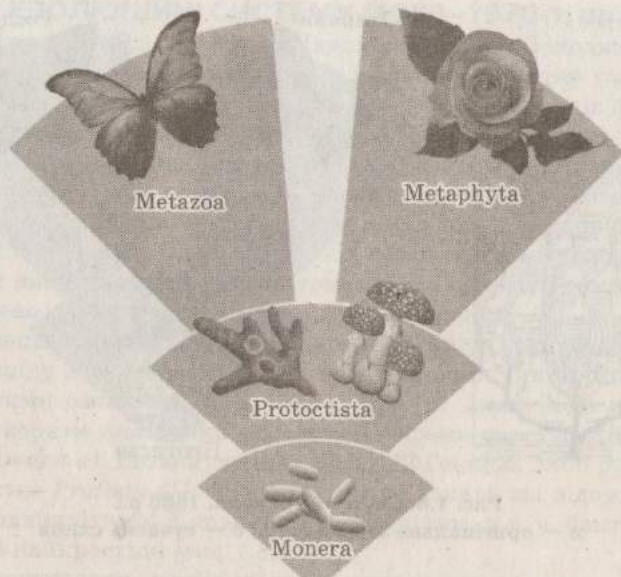


Рис. 1.9. Система Копланда, 1938 р.

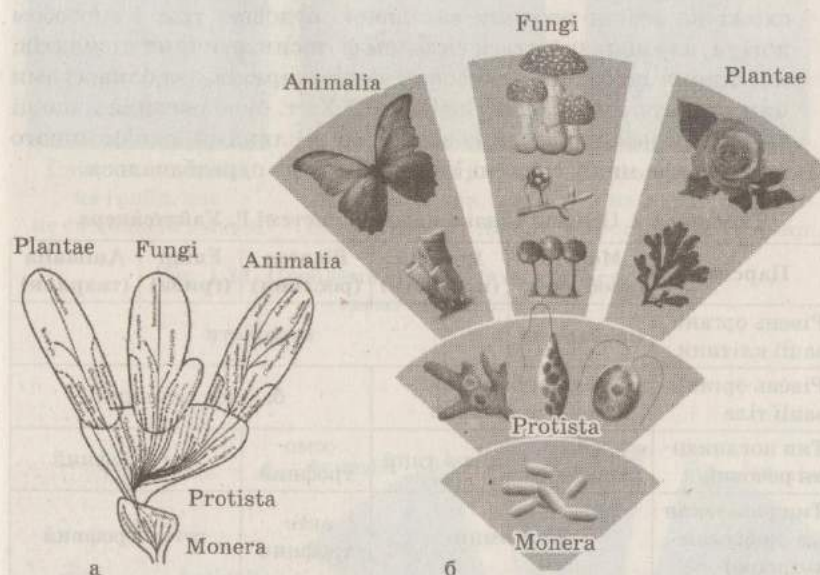
У 1959–1965 рр. відомий американський еколог **Роберт Уайттейкер** (Віттекер) привів систему Копланда до логічного завершення, виділивши гриби в самостійне царство живої природи. У його системі до дроб'янок були віднесені організми з прокаріотичною будовою клітини, до протистів — найпростіші та численні групи водоростей, до грибів — власне гриби й слизивики, до рослин — зелені, червоні й бурі водорості, а також вищі рослини, до тварин — тільки багатоклітинні форми.

Уайттейкер спробував дати встановленим царствам усебічну характеристику, причому не тільки морфо-фізіологічну, але й екологічну (табл. 1.2).

Сучасники Роберта Уайттейкера доповнили його систему декількома таксонами найвищого рівня.

Роберт Уайттейкер
1920–1980

1960 р. Роджер Станієр і Корнеліус ван Ніл запропонували об'єднати протистів, рослини, гриби й тварини у надцарство *Ядерні*, або *Еукаріоти* (*Eukarya*), а для дроб'янок створити надцарство *Доядерні*, або *Прокаріоти* (*Prokarya*). 1965 р. Микола Воронцов об'єднав усі царства Уайттейкера в імперію *Клітинні* (*Cellulata*), а для вірусів створив імперію *Неклітинні* (*Acellulata*). До початку 1970-х рр. система Уайттейкера, збагачена цими доповненнями, одержала всевітнє поширення й на якийсь час стала майже загальноприйнятною.

Рис. 1.10. Система Уайттейкера, 1959–1965 р.:
а — оригінальне зображення; б — сучасна схема

Однак незабаром виявилися недоліки нової системи. З'ясувалося, що межі між царствами багато в чому не відповідають межам між групами споріднених організмів, як їх бачили в середині ХХ століття. Виникла проблема «схожих неродичів» — ситуація, коли в межах одного царства траплялися явно неспоріднені форми (рис. 1.11):

1. **Слизивики й несправжні гриби** — організми, які мають поверхневу подібність зі справжніми грибами, однак не споріднені з ними. Уже у ХІХ ст. було відомо, що слизивики не утворюють грибниці і здатні до фаготрофного (тваринного) живлення, тобто не відповідають поняттю «гриби» навіть за формальними ознаками Уайттейкера.

Несправжні ж гриби, хоча часто й мають типово «грибну» будову, містять у клітинній стінці целюлозу, а не хітин, не запасують глікоген, мають сліди втрати хлоропластів. Їхні зооспори близькі за структурою до рухливих клітин хромофітових водоростей (бурих, жовтозелених, золотистих). Усе це вказувало на те, що несправжні гриби — це, по суті, вторинно безхлорофільні водорості, а зовсім не гриби.

2. Червоні й бурі водорості — фотосинтезуючі еукаріоти, які в основному мають складну багатоклітинну будову. Вони дуже схожі на зелені рослини загальною будовою тіла і способом життя, але відрізняються складом фотосинтетичних пігментів, клітинних покривів і запасних полісахаридів, особливостями цитоскелету тощо. Уже у середині ХХ ст. було очевидно, що ці організми не споріднені із зеленими рослинами, однак іншого царства для них у системі Уайттейкера не передбачалося.

Таблиця 1.2. Основні ознаки царств у системі Р. Уайттейкера

| Царство | Monera (дроб'янки) | Protista (протисти) | Plantae (рослини) | Fungi (гриби) | Animalia (тварини) |
|------------------------------------|------------------------------|---------------------|-------------------|---------------|--------------------|
| Рівень організації клітини | прокаріоти | еукаріоти | | | |
| Рівень організації тіла | одноклітинний і колоніальний | | багатоклітинний | | |
| Тип поглинання речовин | осмотрофний | різні типи | осмотрофний | фаготрофний | |
| Тип живлення (за джерелом вуглецю) | різні типи | | авто-трофний | гетеротрофний | |
| Екологічна роль | різні типи | | продуценти | редуценти | консументи |

Вищеописані проблеми змусили вченого 1969 р. заявити, що царства його системи об'єднують не родичів, а власників схожих адаптацій. Створилася парадоксальна ситуація: нова система, покликана відобразити спорідненість між групами організмів, насправді відображала лише деякі загальні тенденції еволюції органічного світу.

Цю тупикову ситуацію спробувала розв'язати Лінн Маргуліс, створювачка сучасної теорії ендосимбіогенезу. Вона перенесла «схожих неродичів» у розширене царство протистів, перейменоване, за аналогією із системами Хогга і Копланда, в *Protoctista* — *Протоктисти* (рис. 1.12). Використання цієї назви дозволяло

включити у склад царства нижчих еукаріотів не лише одноклітинні й колоніальні, але й примітивні багатоклітинні форми, як це раніше зробив Копланд.



Слизивики: схожі на гриби, але не споріднені з ними



Несправжні гриби: схожі на гриби, але не споріднені з ними



Бурі водорості: схожі на рослини, але не споріднені з ними

Рис. 1.11. Проблеми систематики у ХХ столітті: «схожі неродичі»

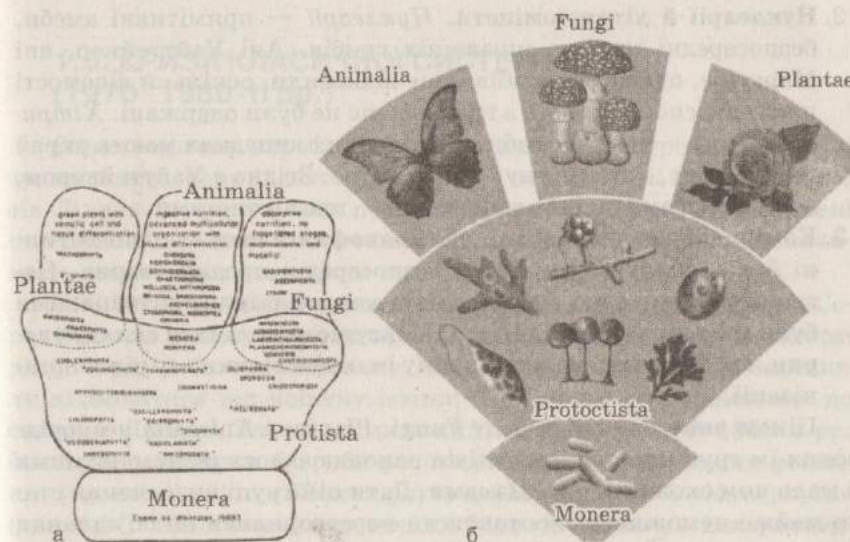


Рис. 1.12. Система Маргуліс, 1971 р.: а — оригінальне зображення; б — сучасна схема

За такого розуміння обсягу Protoctista із царств Fungi, Plantae і Animalia виключалися вищезгадані неспоріднені групи (червоні водорості, слизиви тощо), у результаті чого ці царства здобували цілісності та природності.

Однак, позбувшись однієї проблеми, Маргуліс породила іншу — «проблему несхожих родичів», тобто споріднених організмів, які опинилися в різних царствах (рис. 1.13):

1. **Зелені водорості** — одноклітинні, колоніальні й примітивні багатоклітинні організми, які є безпосередніми предками вищих рослин.



Лінн Маргуліс
(1938–2011)

2. **Нуклеарії й хітридіоміцети.** Нуклеарії — примітивні амеби, безпосередні предки справжніх грибів. Ані Уайттейкер, ані Маргуліс, однак, до грибів їх не відносили, оскільки відомості про їхню спорідненість з грибами ще не були одержані. Хітридіоміцети — нижчі гриби, які у деяких випадках мають украй примітивну, «протистну» організацію. Згідно з Уайттейкером, вони є грибами, згідно з Маргуліс — протоктистами.
3. **Комірцеві джгутиконосці, або хоанофлагеляти** — одноклітинні й колоніальні організми, безпосередні предки тварин. Незважаючи на те що спорідненість хоанофлагелят із тваринами була зрозуміла вже у XIX ст., Маргуліс вивела їх зі складу тварин, ґрунтуючись на властивому їм одноклітинному рівні організації.

Ціною винесення зі складу Fungi, Plantae і Animalia неспоріднених їм груп царство Protoctista наповнювалося різноманітними й мало чим схожими організмами. Дати цій групі визначення стало майже неможливо: протоктисти перетворилися на об'єднання істот, які не вписувалися в інші царства. Навіть сама Маргуліс 1981 р. визнала, що «царство Protoctista стає схожим на смітник». Таким чином, домігшись у своїй системі очищення грибів, рослин

і тварин від неспоріднених форм, Маргуліс водночас створила царство, у штучності якого навіть у неї не було сумнівів.



Рис. 1.13. Проблеми систематики у XX столітті: «несхожі родичі»

1.5. КРИЗА КЛАСИЧНОЇ СИСТЕМАТИКИ (1970–1980-ті рр.)

Отже, чергова спроба розв'язати проблему перехідних форм еукаріотів зазнала фіаско. Двісті років шукань, які пройшли з часів Ліннея, не увінчалися переконливими успіхами. Нескінченні перестановки одних і тих самих груп, марні дискусії про значимість ознак і сутність царств закінчилися провалом.

У 1970-ті рр. світову систематику спіткала глибока криза. Серед біологів запанував скептичний погляд на цю науку як застарілу, марну й безперспективну. Частина фахівців узагалі вирішили відмовитися від пошуку істини й повернулися, фактично, до системи Ліннея. Так, у вітчизняній літературі 1970–1980-х рр. бактерії, слизиви й гриби розглядалися в основному як рослини, у ранзі відділів «Bacteriophyta», «Mycophyta» і «Mycophyta» (рис. 1.14). Ціле покоління вчених було виховано на цих уявленнях, морально застарілих уже в той час. Саме слово систематика у 1970–1980-ті рр. ледь не втратило сенс, перетворившись, фактично, на синонім ботаніки та зоології.

| Нижчі, або сланеві рослини | |
|-------------------------------------|------------------------------------|
| здатні до фотосинтезу | не здатні до фотосинтезу |
| Cyanophyta (синьо-зелені водорості) | Bacteriophyta (бактерії) |
| Euglenophyta (евгленові водорості) | Mycophyta (міксоміцети, слизивики) |
| Pyrrhophyta (пірофітові водорості) | Mycophyta (гриби) |
| Chrysophyta (золотаві водорості) | Lichenophyta (лишайники) |
| ... | ... |

Рис. 1.14. Фрагмент таблиці з підручника ботаніки Н. А. Комарницького (1976 р.). Бактерії й гриби розглядаються в царстві Рослини

У цих умовах автори, налаштовані більш прогресивно, запропонували компроміс: вони відмовилися лише від царства Protista / Protoctista, яке не виправдало покладених на нього сподівань, але зберегли в ранзі царства бактерії й гриби. Зразком подібного рішення є класифікація, запропонована колективом авторів під керівництвом О. О. Федорова (для бактерій, грибів і рослин) і Л. О. Зенкевича (для тварин) у 1968–1975 рр. і заснована на роботах В. О. Догеля, О. В. Топачевского, А. Л. Тахтаджяна й ряду інших авторів. У цій системі царство протистів було розсічено на три частини — «рослинну», «грибну» і «тваринну», які далі були приєднані до трьох відповідних царств вищих еукаріотів. Фотосинтезуючі протисти (водорості) утворили підцарство Нижчі рослини в царстві Рослини, фаготрофні гетеротрофи утворили підцарство Найпростіші в царстві Тварини, а слизивики й несправжні гриби зайняли відокремлене місце в царстві Гриби, у ранзі підцарств або рядових відділів (рис. 1.15).

На жаль, відмова від царства протистів повернула систему Федорова-Зенкевича до ситуації початку XIX століття, знову поставивши вчених перед «нерозв'язною» проблемою евглени. Проявлялися в цій системі й інші ретроградні елементи: численні групи авто- і гетеротрофних джгутиконосців фігурували у двох царствах одночасно, плазмодіальні паразити тварин (споровики) вважалися тваринами, у той час як аналогічні паразити рослин (плазмодіофорида) — грибами, і т. п. Всі ці зміни являли собою лише поступову деградацію системи Уайттейкера.

Незважаючи на очевидні недоліки, на початку 1980-х рр. системи, подібні до класифікації Федорова-Зенкевича, поширилися в російськомовному середовищі й незабаром перетворилися на радянський освітній стандарт. З 1991 р. і по середину 2010-х шкільні

підручники України без жодних вагань відтворювали цю невдалу й морально застарілу класифікацію, яка повертала нас мало не у XVIII століття.

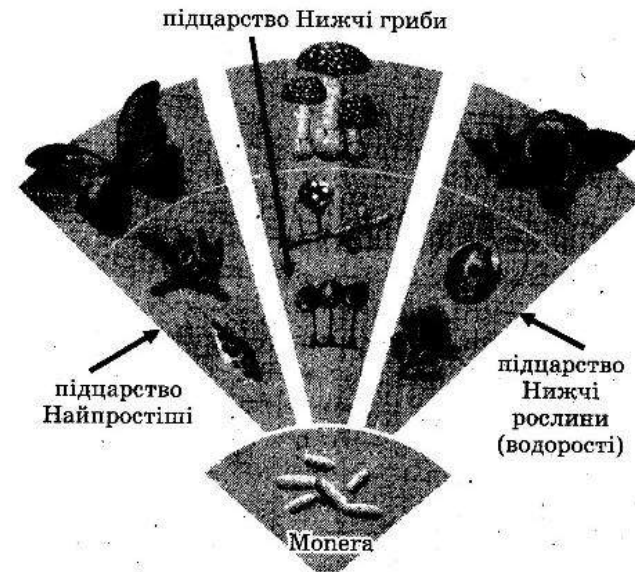


Рис. 1.15. Система О. О. Федорова й Л. О. Зенкевича, 1968–1975 рр.

* * *

Крах традиційної систематики був викликаний цілком конкретною причиною: невдалим вибором критеріїв розмежування царств живої природи. Тип зовнішньої й внутрішньої будови, способу живлення й обміну речовин обумовлений пристосуванням організму до конкретних умов існування, тобто є його екологічною стратегією. Кожна екологічна стратегія в ході еволюції могла виникати неодноразово, у результаті змін середовища існування. Так, риби, іхтіозаври, дельфіни й навіть пінгвіни в умовах водного способу життя набули обтічної форми тіла, а зелені рослини, червоні й бурі водорості, незалежно одна від одної, — розгалуження й листоподібні органи (рис. 1.16).

Подночас, кожна група споріднених істот у ході еволюції могла багаторазово змінювати екологічні стратегії, у тому числі й спосіб живлення, і рівень організації. Спроби втиснути динамічнозмінливі організми у рамки царств, для яких ці ознаки вважаються незмінними, призводить до накопичення умовностей і натяжок.

Класифікація, заснована на подібності, не в змозі адекватно відобразити філогенез, а будь-які групи, засновані на подібності екологічних адаптацій, виявляються штучними.

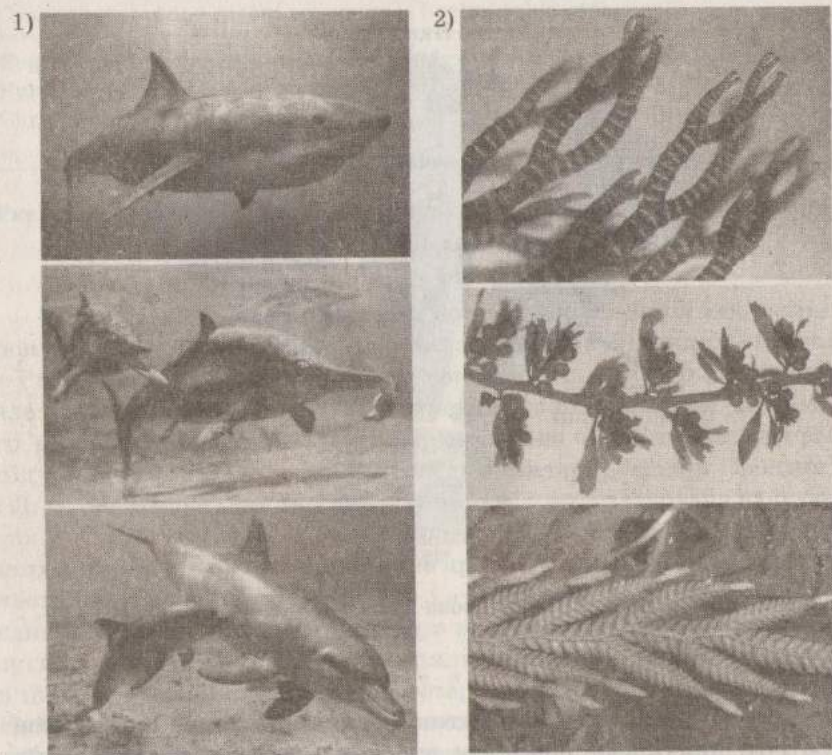


Рис. 1.16. Приклади конвергентної подібності, не обумовленої спорідненістю:

1) водні хребетні: акула, іхтіозавр і дельфін — класичний зразок конвергенції, установлений у XIX ст.; 2) фотосинтезуючі еукаріоти: червоні водорості, бурі водорості й зелені рослини — конвергентна природа їх подібності остаточно підтвердилася лише наприкінці XX ст.

Але поки систематики-традиціоналісти сперечалися про те, до якого царства належить евлена, фахівці з інших галузей біології, самі того не усвідомлюючи, заклали фундамент нової систематики, якій призначено було радикально змінити наші уявлення про різноманіття живої природи.

Майбутня реформа була обумовлена трьома групами досягнень:

- виникненням кладистики;

- успіхами цитології;
- успіхами молекулярної біології.

1.6. ВИНИКНЕННЯ КЛАДИСТИКИ (1950–1960-ті рр.)

1950 р. побачила світ книга німецького ентомолога Віллі Хенніга, в якій проголошувалося створення науки про реконструкцію філогенезу — кладистики (від лат. *clados* — гілка; малася на увазі гілка еволюційного дерева). Основним змістом цієї науки стало розв'язання філогенетичних проблем з допомогою строгих логічних алгоритмів. Згодом ці алгоритми «обросли» складним математичним апаратом і на сьогодні вимагають використання спеціального програмного забезпечення.

Хенніг вніс у систематику кілька нових вимог, покликаних позбавити цю науку довільності та суб'єктивізму у прийнятті рішень. Головною з них стала вимога взаємодозначної відповідності між реконструйованою філогенією й ієрархічною класифікацією. Відтепер учений не мав права створювати клас, не будучи впевнений у походженні всіх його представників від спільного предка.

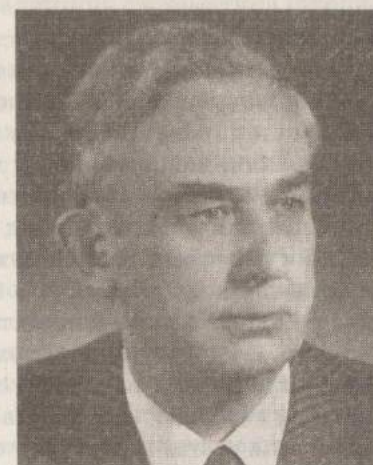
Нова парадигма, запропонована Хеннігом, була заснована на таких теоретичних принципах:

- принцип строгої монофілії;
- принцип синапоморфії;
- принцип парсимонії.

1) **Принцип строгої монофілії** — найбільш важливий із постулатів Хенніга. Він полягає в такому: у біологічній класифікації можуть використовуватися лише таксони, які об'єднують усіх нащадків одного предка.

Хенніг розрізняв три типи груп (рис. 1.17):

- *монофілетичні групи* включають усіх нащадків одного предка, і тільки їх;
- *парафілетичні групи* утворюються з монофілетичної групи шляхом виключення з неї однієї монофілетичної підгрупи;
- *поліфілетичні групи* утворюються з монофілетичної групи шляхом виключення з неї двох і більше монофілетичних підгруп.



Віллі Хенніг
1913–1976

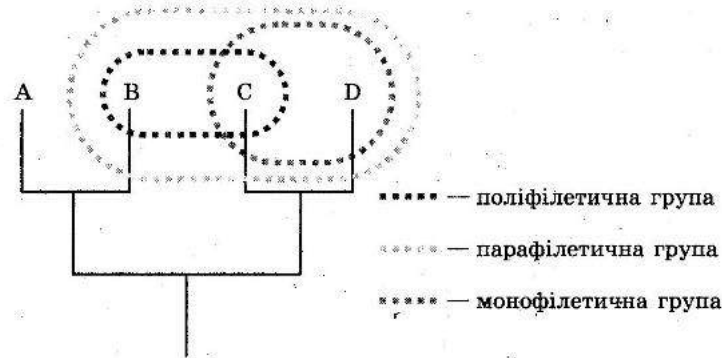


Рис. 1.17. Три типи таксономічних груп, за В. Хеннігом

Відповідно до принципу строгої монофілії, у систематиці допускається використання винятково монофілетичних груп.

Але звідки взялися групи інших типів? Вони були створені тими систематиками, які або неправильно уявляли хід еволюції, або вважали, що подібність у деяких випадках важливіше за спорідненість. Пара- і поліфілетичних таксонів досить багато; вони дісталися нам у спадщину від дохенніговської систематики. Прикладами парафілетичних таксонів є: відділ Зелених водорості, який не включає вищі рослини — безпосередніх нащадків цієї групи; клас Ракоподібні, який не включає їхніх нащадків — комах; клас Рептилії, який у традиційному трактуванні не включає птахів. В усіх випадках з нащадків спільного предка виділена одна, як правило, особливо «просунута» підгрупа, що робить неможливим об'єднання решти нащадків у один таксон.

До поліфілетичних груп можна віднести царства Рослини, Гриби і Тварини (у традиційному сенсі), підцарства Нижчі рослини й Найпростіші, відділ Папоротеподібні, типи Саркодові, Джгутикові, Споровики, Круглі черви тощо, оскільки всі ці таксони об'єднують організми, не пов'язані спільним безпосередньо походженням (або ж є великими монофілетичними групами, з яких довільно виключені численні підгрупи). Так, відділ папоротеподібних можна вважати великою гілкою еволюційного дерева, з якої виключені окремі гілочки (хвоці та псилюти), а інші, рівнозначні з ними гілочки — залишені (вужачкові, мараттієві, багатоніжкові).

2) **Принцип синапоморфії** говорить: таксономічні групи варто створювати на підставі синапоморфних, тобто спільних прогресивних ознак.

Всі ознаки організму Хенніг розділив на примітивні (плезіоморфні) і прогресивні (апоморфні). Важливо підкреслити, що йдеться не про «прогрес» як такий, а про те, що нові, «молоді» ознаки виділяють групу із числа її родичів. Апоморфність — це, по суті, унікальність ознаки, її наявність тільки в межах досліджуваної групи, а плезіоморфність — присутність ознаки як у межах, так і за межами досліджуваної групи. Існує ще одна форма спільності ознак — не пов'язана зі спорідненістю й обумовлена конвергенцією. Її кладисти називають гомоплазією.

Якщо декілька таксонів об'єднані наявністю однієї апоморфної ознаки, то говорять про синапоморфію; прояв у двох і більше таксонів загальної плезіоморфної ознаки йменується симплезіоморфією. З погляду кладистики, групи, створені на основі синплезіоморфії, неприйнятні. А от традиційна систематика створила безліч таких груп! Це всі таксони, які відрізняються відсутністю якої-небудь риси. Прикладами синплезіоморфних груп є забуті об'єднання Безхребетних (немає хребта) і Темношлюбних (немає насіння), а також іще недавно вживані Нижчі рослини, Водорості (немає органів і тканин), Найпростіші й Протисти (немає багатоклітинності), Спорові рослини (немає насіння), Нижчі гриби (немає септ) і т. п.

Слід мати на увазі, що кладистичний статус ознаки змінюється вилежно від розглянутого ієрархічного рівня. Так, апоморфна ознака на певному рівні розгляду може виявитися синплезіоморфною. Наприклад, п'ятипалі кінцівки людини, ящірки й жаби в разі порівняння із плавцями риб є синапоморфною ознакою та є свідченням того, що ці тварини пов'язані спільним походженням. Однак у деяких інших наземних хребетних задні кінцівки мають не п'ять пальців, а чотири (птахи), два (парнокопитні) або один (коні). При в'ясуванні філогенетичних відносин між людьми, жабами й кінями з'являється можливість помилково протиставити п'ятипаліх людей і жаб однопалім коням. Однак цього не відбудеться, якщо додержуватися принципу синапоморфії. Справа в тому, що однопалість є вторинною модифікацією п'ятипалого стану, тобто апоморфна по відношенню до нього. Отже, присутність п'яти пальців у людей і жаб на даному рівні розгляду є вже синплезіоморфією і не повинна враховуватися під час побудови класифікації.

3) **Принцип парсимонії, або економії** — найбільш спірний із постулатів Хенніга. Він стверджує, що формування подібних ознак у результаті конвергенції не має допускатися апріорно; якщо відсутні свідчення конвергенції або паралелізму, варто висувати гіпотезу про єдине походження подібних ознак у різних організмів.

Припущення, що еволюція прагне йти по найкоротшому шляху, ґрунтується на класичному постулаті, відомому як бритва Оккама: «Не слід помножувати сутності понад необхідність». Наприклад, якщо у двох рослин наявні квітки, «економна» інтерпретація цього факту полягатиме в тому, що квітки виникли у ході еволюції один раз, і обидві наші рослини є нащадками спільного предка, власника перших квіток. Менш «економною» є гіпотеза, згідно з якою квітки виникали неодноразово і їх наявність не є свідченням спорідненості.

Цей простий і переконливий спосіб міркування, однак, абсолютно ігнорує явище конвергенції, яке дуже поширене у природі. Наприклад, якщо спробувати використати принцип парсимонії для крил хребетних тварин, доведеться розглядати як найбільш економну гіпотезу походження птахів і кажанів від спільного літаючого предка. У зв'язку із цим принцип парсимонії зазнав справедливої критики, і лише після появи методів аналізу ДНК і теорії Мотоо Кімури (див. нижче) він одержав друге народження.

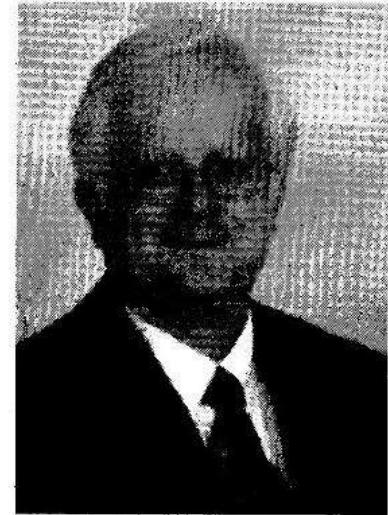
* * *

Хенніг ніколи не використовував запропоновані ним принципи для побудови класифікацій усіх живих організмів. Але уявімо, яких би змін мала зазнати популярна у середині ХХ ст. система Уайттейкера, якщо привести її у відповідність до вимог Хенніга. По-перше, усі «схожі неродичі», на кшталт бурих водоростей, мали бути відділені від рослин, грибів і тварин і стати самостійними царствами. По-друге, поліфілетичне царство Протисти, утворене «віялом» еволюційних гілок, що розходяться від спільного предка еукаріотів (див. рис. 1.10), мало розпастися на стільки царств, скільки самостійних гілок нараховується у його складі. Саме таке вражаюче сміливе перетворення вперше наважився зробити британський альголог Гордон Лідейл. 1974 р. він опублікував першу систему органічного світу, засновану на принципах кладистики. Лідейл стверджував, що кількість царств еукаріотів має відповідати кількості еволюційних гілок, які відходять від предка цієї групи. Згідно з уявленнями 1970-х рр., таких ліній було мінімум 18, у зв'язку із чим Лідейл і розділив еукаріотів на 18 царств: Animalia (Тварини), Sponges (Губки), Mesozoans (Мезозої), Sporozoans (Споровики), Ciliates (Інфузорії), Sarcodines (Амеби), Zooflagellates (Тваринні джгутиконосці), Euglenoids (Евгленові), Mxomycetes (Міксоміцети), Fungi (Гриби), Chytrids (Хітридієві), Dinoflagellates (Дінофітові водорості), Cryptomonads (Криптофітові водорості), Haptophytes (Галтофітові водорості),

Kinship (Евстигматофітові водорості), Heteroconts (Різноджгутикові водорості), Red Algae (Червоні водорості) і Plantae (Рослини, включаючи зелени водорості) (рис. 1.18).

Таким чином, у системі Лідейла нижчі еукаріоти більше не були розподілені по царствах рослин, тварин і грибів, але, у той же час, не утворювали і єдине царство Protista/Protoctista. Замість цього нижня група водоростей, найпростіших і нижчих грибів розглядалася як окреме царство, положення якого визначалося винятково його родинними зв'язками.

Звичайно, із сучасних позицій багато рішень Лідейла виглядають помилковими. Так, він не наважився реформувати систему прокаріотів, залишивши їх хибне розділення на бактерій та ціанобактерій. Лідейл зберіг штучні групи амеб, тваринних джгутиконосців і споровиків, невиправдано відокремив губки й мезозоїв від багатоклітинних тварин, а евстигмонні водорості — від різноджгутикових. До того ж, у графічному зображенні системи відчувається бажання автора зосередити всі фотосинтезуючі групи поблизу рослин, а фаготрофні — недалеко від тварин (ймовірно, це зроблено для того, щоб якось примирити нову систему із традиційною і зменшити шок від ознайомлення з нею). Тим не менше, попри зрозумілі недоліки, система Лідейла явилася собою точне прозріння, яке значно випередило свій час. Багато ідей ученого знайшли переконливе підтвердження лише після виникнення 1990 рр. нового наукового напрямку — молекулярної філогенетики (див. розділ 1.8).



Гордон Лідейл
нар. 1932

1.7. УСПІХИ ЦИТОЛОГІЇ (1930–1980-ті рр.)

1931 р. Ернст Руска винайшов електронний мікроскоп, який найшвидше став основним інструментом вивчення тонкої структури клітини. У 1940–1950-х рр. були виявлені глибокі відмінності між клітинами багатоклітинних тварин, вищих рослин і бактерій. Проведені в той же період біохімічні дослідження доповнили

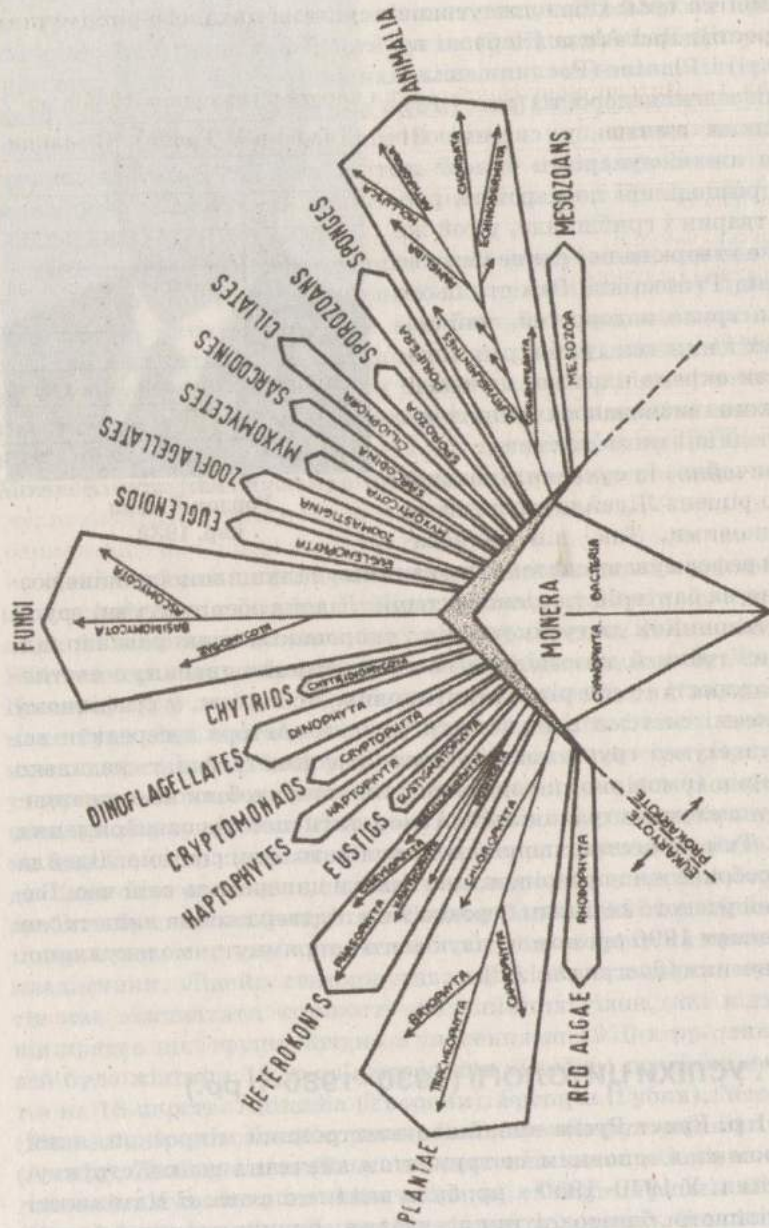


Рис. 1.18. Система Г. Лідейла, 1974 р. (оригінальне зображення)

спостереження мікроскопістів новими даними, у результаті чого на початку 1960-х рр. установилася система цитолого-біохімічних критеріїв царств (табл. 1.3).

Табл. 1.3. Цитолого-біохімічні ознаки царств в уявленнях 1960-х рр.

| Структури | Бактерії | Тварини | Гриби | Рослини |
|------------------------------|----------|----------|----------|----------|
| Ядро | - | + | + | + |
| Хлоропласти | - | - | - | + |
| Гігантські вакуолі | - | - | + | + |
| Полісахарид клітинної стінки | муреїн | - | хітин | целюлоза |
| Центріолі | - | + | - | - |
| Запасна речовина | глікоген | глікоген | глікоген | крохмаль |
| Утворення сечовини | - | + | + | - |

На жаль, під час розробки цих критеріїв було допущено фатальну помилку. Віра в традиційні царства стала настільки всеохоплюючою, що властивості їх окремих представників були помилково екстрапольовані на всі інші види. Тим часом, детальне вивчення нижчих еукаріотів, а потім і окремих груп прокаріотів показало, що різноманіття клітинної будови й хімічного складу є на порядок вищим, ніж думали раніше. А отже, і кількість царств, установлюваних на цитолого-біохімічному принципі, має бути набагато більшою!

На початку 1990-х рр. було доведено, що хлоропласти мають різну будову й походження, тож їхня присутність не може вважатися критерієм для об'єднання організмів у групи. Приміром, у зелених водоростей хлоропласти являють собою симбіотичну ціанобактерію, а в евглен вони самі є симбіотичними зеленими водорістями. Зрозуміло, що подібність у будові й хімічному складі хлоропластів у хламідомонади й евглени аж ніяк не свідчить про спорідненість цих організмів: хламідомонада споріднена не з евгленою, а з її хлоропластами! І це не виняток, а скоріше, правило: прокаріотичні хлоропласти є, крім зелених рослин, ще лише в червоних і глаукофітових водоростей, а всі інші фотосинтезуючі еукаріоти використовують як хлоропласти колись захоплені ними клітини інших (причому різних!) еукаріотів.

Клітинні покриви настільки різноманітні, що будувати на їх основі класифікацію — вкрай невдячна справа. В одних тільки прокаріотів відомо 14 типів клітинного покриву, причому типова муреїнова стінка — лише один із них. В еукаріотів можна

нарахувати принаймні 12 типів клітинного покриття, причому, знов-таки, клітинна стінка — лише один із них і, до того ж, має понад 10 варіантів хімічного складу. Хітин у справжніх грибів може бути відсутнім (зигоміцети), а в несправжніх грибів і слизовиків він відсутній завжди.

Центріолі є в безлічі рослин, включаючи зелені водорості, а також нижчих грибів, як несправжніх, так і справжніх. Запасних речовин у прокариотів 4–5, а в еукаріотів — кілька десятків. На фоні цього різноманіття канонічні крохмаль і глікоген виявляються, по суті, однією речовиною, варіанти якої відрізняються лише ступенем розгалуження полісахаридного ланцюга, так що представляти цю пару як критерій царств щонайменше несерйозно. Нарешті, сечовину не утворюють численні групи тварин (амфібії, рептилії, птахи), несправжні гриби й слизовики; у той же час вона відома в багатьох рослин, де використовується як резерв нітрогену.

У середині 1980-х рр. перераховані факти призвели до перегляду значення окремих цитологічних критеріїв. Найбільш інформативними серед них виявилися зовсім не хлоропласти й клітинні покриття, а мітохондрії й джгутики. З'ясувалося, що кількість і розміщення джгутиків, а також устрій пов'язаного з ними цитоскелета, кількість і форма мітохондрій і, головне, форма крист (складок внутрішньої мембрани мітохондрій) дозволяють об'єднати організми в групи, які радикально відрізняються від традиційних царств. Першим це запропонував зробити видатний російський протистолог **Я. І. Старобогатов** 1986 р.

Чому саме ці ознаки виявилися дороговказами на шляху побудови природної системи? Справа в тому, що в сучасних умовах будова мітохондрій і джгутикових корінців є індаптивною, тобто не несе пристосувального навантаження. Наприклад, на взаємини між корою та хвощем ніяк не впливає той факт, що у сперматозоїда корови один джгутик, а у сперматозоїда хвоща — багато. Водночас, скажімо, наявність у хвоща хлоропластів і клітинних стінок та їхня відсутність у корови критично впливають на взаємини цих організмів. Індаптивні ознаки, на відміну від адаптивних, не відчувають тиску добору і не піддаються змінам у ході формування пристосувань до конкретних умов середовища. Грунтуючись на цьому міркуванні, 1988 р. **В. Ф. Машанський** і **А. Л. Дроздов** запропонували *принцип консерватизму клітинних структур*, згідно з яким деталі ультраструктури клітин, у першу чергу будова цитоскелета й мітохондрій, указують на походження організму надійніше, ніж анатомія й фізіологія.

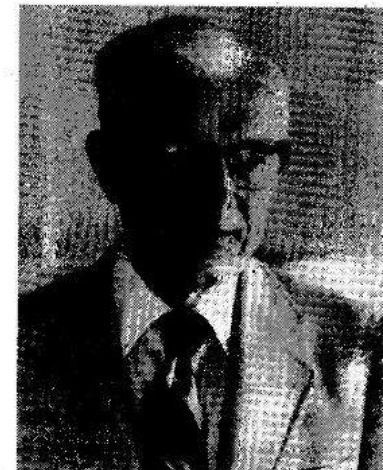
1.8. УСПІХИ МОЛЕКУЛЯРНОЇ БІОЛОГІЇ (1950–1970-ті рр.)

1951 р. Лайнус Полінг установив вторинну структуру білків, а 1957 р. Джон Кендрю й Макс Перуц описали третинну структуру цих біополімерів. Стало зрозуміло, що амінокислотний склад білків повністю визначає їхню будову й функції; залишалось дізнатися, чим визначається сама амінокислотна послідовність.

Чекати відповіді на це питання довелося недовго. 1953 р. **Джеймс Уотсон** і **Френкіс Крік** описали структуру ДНК, а вже 1958 р. майбутній лауреат Нобелівської премії Френкіс Крік сформулював центральну догму молекулярної біології, згідно з якою послідовність амінокислот (і, отже, структура й функції білків) надається послідовністю нуклеотидів ДНК. Це відкриття, мабуть, найважливіше за всю історію біології, незабаром дістало застосування в усіх її галузях, включаючи й систематику.



Лайнус Полінг
1901–1994

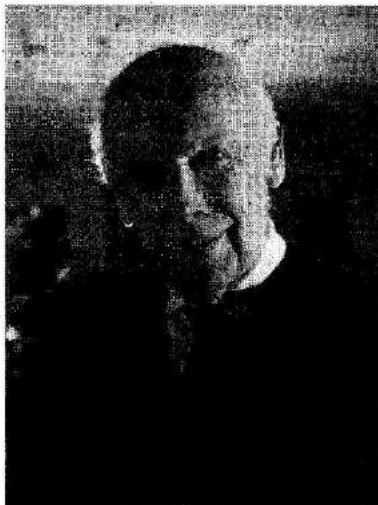


Джон Кендрю
1917–1997

У ці самі роки почав свою роботу **Фредерік Сенгер**, єдиний в історії дворазовий лауреат Нобелівської премії з хімії. Розуміючи, яке значення мають конкретні послідовності мономерів у складі білків і нуклеїнових кислот, Сенгер задався метою розробити надійний метод їх визначення. 1954 р. йому це вдалося для білків, і тільки 1977 р. — для ДНК.

Розроблений Сенгером метод одержав назву секвенування (від англ. *sequence* — послідовність). Він дозволив запуснути

грандіозний процес вивчення структури геному всіх біологічних видів планети. Перші ж отримані дані (їх опублікували Еміль Цуркандл і Лайнус Полінг у 1960–1965 рр.) показали, що близькоспоріднені організми мають схожі амінокислотні й нуклеотидні послідовності, а значить, порівняння цих послідовностей можна використовувати для визначення спорідненості. Але чи не буде структура гена так само залежати від адаптацій, як і структура самого організму?



Джеймс Уотсон
нар. 1928

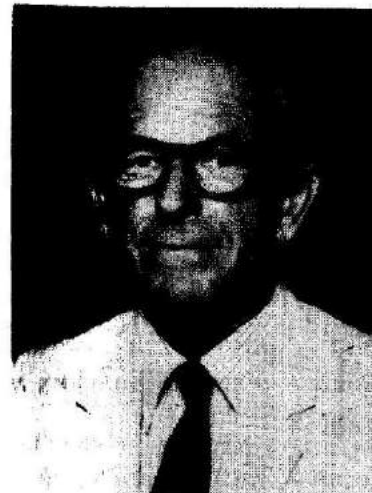


Френсіс Крік
1916–2004

1968 р. японський біохімік і Нобелівський лауреат Мотоо Кімура висунув *Нейтральну теорію молекулярної еволюції*. Згідно з цією теорією, переважна більшість мутацій на молекулярному рівні є нейтральною стосовно природного добору, тобто не призводить до появи первинно корисних або шкідливих ознак. Незалежність генних мутацій від дії добору робить їх незалежними від адаптацій. У зв'язку з цим генотипи практично невіддільні адаптивній конвергенції, тож їхня подібність, на відміну від подібності фенотипів, надійно вказує на спорідненість. Порівнюючи гени різних організмів, можна об'єктивно оцінити ступінь їх спорідненості і навіть хронологічні рамки їхнього виникнення у процесі еволюції.

Кімура не тільки обґрунтував використання нуклеотидних послідовностей ДНК для реконструкції філогенезу, але й розробив перші математичні моделі, які дозволили з високою надійністю визначати ступінь спорідненості в кожному конкретному

випадку. Незабаром виявилось, що для оцінювання ймовірності молекулярно-філогенетичних гіпотез можуть виявитися корисними методи, розроблені Віллі Хеннігом для аналізу фенотипів, зокрема, принцип парсимонії (див. розділ 1.6). На основі інтеграції ідей Хенніга й Кімури була створена молекулярна філогенетика, впровадження якої призвело до таксономічної революції.



Фредерік Сенгер
1918–2013



Мотоо Кімура
1924–1994

1.9. ТАКСОНОМІЧНА РЕВОЛЮЦІЯ Й СТАНОВЛЕННЯ СУЧАСНОЇ СИСТЕМИ (1990–2010-ті рр.)

Роботи М. Кімури заклали теоретичні основи реконструкції філогенезу шляхом порівняння нуклеотидних послідовностей. Однак для переходу від теорії до практики було потрібно обрати гени, порівняння яких могло б слугувати маркером еволюційних подій. Звичайно, оптимальним рішенням було б порівняння цілих геномів, однак це не тільки дуже складно (хоча й стає дедалі простішим), але й нераціонально, адже геном кожного індивіда містить масу інформації про індивідуальну мінливість особин. Ця інформація абсолютно не потрібна для з'ясування родинних зв'язків між царствами. Для вивчення макроеволюції актуальні гени, які присутні в усіх клітинних організмів і при цьому не є занадто мінливими, тобто не змінювалися до невпізнанності, тому що в цьому випадку порівняння стає неможливим.

Перші ділянки ДНК, які відповідають цим вимогам, відшукав 1977 р. Карл Воуз (Вьозе, С. Woese). Ними виявилися гени, які кодують структуру рибосомальної РНК (16S у прокаріотів, мітохондрій і хлоропластів, 18S — в еукаріотів) — найбільш консервативної частини геному, яка виникла, ймовірно, ще до появи клітин і не змінювала функцію протягом трьох мільярдів років. Гени рРНК задіяні в базових життєзабезпечувальних процесах і прямо не пов'язані з морфогенезом, що вивело їх з-під тиску природного добору. Всі відмінності у структурі цих генів носять неспрямований характер і викликані переважно накопиченням нейтральних мутацій — у повній відповідності до теорії М. Кімури.

Скориставшись своїм відкриттям, Воуз вирішив побудувати першу в історії *молекулярно-філогенетичну систему* живої природи. Він відібрав ряд мікроорганізмів, зразки рослин, тварин і грибів, і секвенував їхній ген 16/18S рРНК. І хоча у розпорядженні вченого було лише півтора десятка зразків, він зробив одне із найпомітніших відкриттів в історії систематики. Воуз виявив, що частина вивчених ним прокаріотів настільки глибоко відокремлена від основної маси бактерій, що ніяк не може розглядатися у складі одного царства з ними. Уважно придивившись до цих дивних бактерій, мікробіологи виявили, що вони мають винятково рідкісні властивості, які виділяють їх з усієї маси відомих організмів: їхня клітинна мембрана може бути одношаровою (!) і складається не з фосфоліпідів (!), а метаболізм містить унікальні реакції, наприклад родопсиновий фотосинтез. Крім того, ці істоти живуть в умовах екстремально високої температури (до +123 °С), тиску, кислотності, лужності, солоності й т. п., що вказує на адаптацію до умов, які переважали на Землі 1,5–2,5 мільярди років тому.

Нова група організмів одержала назву *архебактерій*; згодом, підкреслюючи, що йдеться не про «особливі бактерії», а про окрему групу організмів, їх перейменували в *археї*. Унікальні властивості, поряд із доказами генетичної відособленості, спонукали Воуза виділити археї із царства дроб'янок і створити для відображення



Карл Воуз (Вьозе)
1928–2012

їйного статусу новий таксономічний ранг — *домен (домініон)*. У системі, опублікованій 1985 р., було встановлено три домени — *Археї*, *Бактерії* й *Еукаріоти* (рис. 1.19).

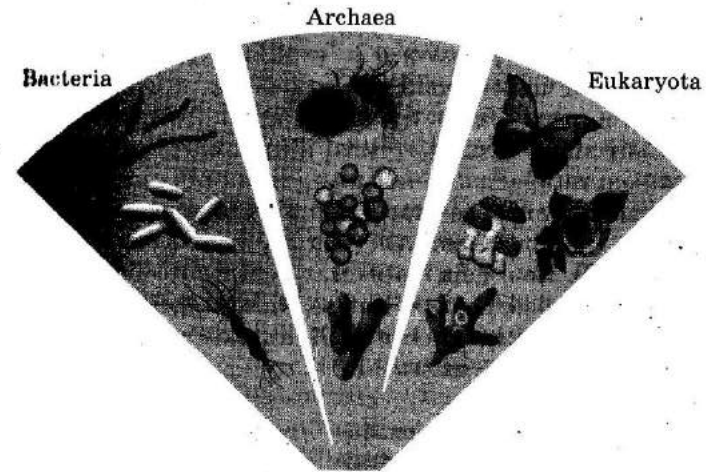
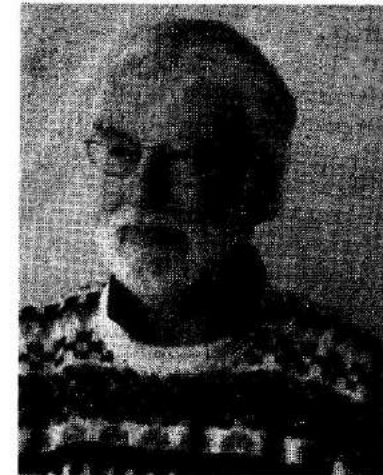


Рис. 1.19. Система трьох доменів Карла Воуза, 1990 р.

Іступним кроком стало з'ясування родинних зв'язків у межах кожного з доменів. Те, що отримані при цьому дані принципово відрізнялися від класичних систем, уже нікого не здивувало. Виявляло цікавішим було те, що за багатьма важливими пунктами молекулярні системи збіглися з раніше одержаними цитологічними даними, наприклад з уявленнями Скоробогатова. Це не тільки підтвердило таксономічну значимість структури цитоскелета й мітохондріальних крист, але й дозволило окласти для нових царств цитологічні описи. Радикальний перегляд систематичної структури органічного світу, який відбувся за цим, М. Соджин (М. Sogin) 1995 р. називав *таксономічною революцією*.

До однієї з перших спроб побудувати «революційну» молекулярно-генетичну систему еукаріотів



Томас Кавальє-Сміт
нар. 1942

удалися Дж. Уолтерс і В. А. Ердман (J. Walters & V.A. Erdmann) 1988 р. Слідом за ними найвидатніший систематик сучасності Томас Кавальє-Сміт (T. Cavalier-Smith) у серії робіт 1993, 1998 і 2003 рр. опублікував нові системи еукаріотів, де на додаток до царств рослин, тварин і грибів були встановлені царства *Archezoa* (архезої), *Chromista* (хромісти) і *Protozoa* (протозої). До складу першого з нових царств увійшли еукаріоти, позбавлені типових мітохондрій — метамонади й мікроспориїди. До царства хромістів Кавальє-Сміт відніс бурі, діатомові й інші різноджгутикові водорості, а також несправжні гриби й ряд тваринних джгутиконосців. Нарешті до складу царства протозоїв учений включив евглен, трипаносом, слизевиків і альвеолят (інфузорій, споровиків і дінофітових водоростей). Нові царства не мали спільного способу живлення або рівня організації; їх об'єднувала лише єдність походження, доведена шляхом секвенування ДНК, а також консервативні деталі ультраструктури клітин (рис. 1.20).

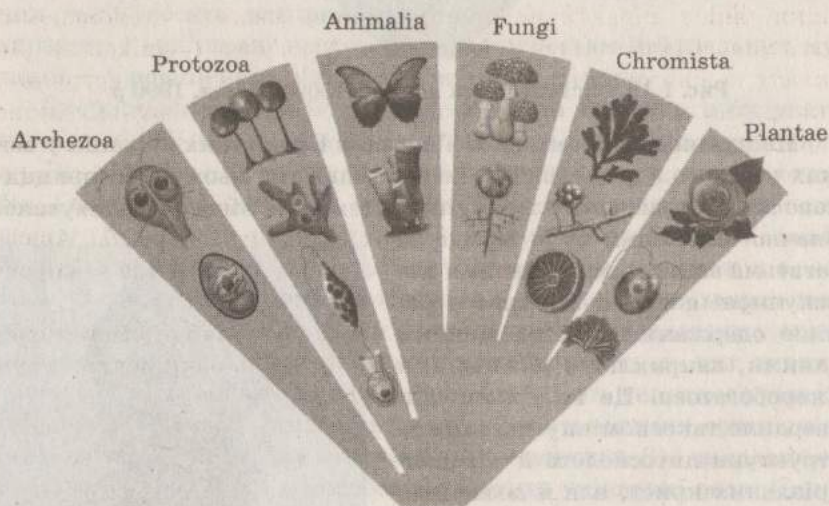


Рис. 1.20. Система еукаріотів Т. Кавальє-Сміта, 1993 р.

Нарешті, у період 2005–2008 рр. установилася сучасна система органічного світу. У неї немає єдиного автора: спорідненість між організмами — це факт, який не допускає авторських трактувань. Учені, які створили цю систему, — це не філософи, а практики, які вивчають структуру окремих генів і аналізують отримані дані математизованими методами молекулярної філогенетики.



Сайна Едл

Найбільший внесок в оформлення сучасної системи зробила міжнародна група під керівництвом голови комітету із систематики й еволюції Міжнародного протистологічного товариства Сайни Едла (S. Adl). 2005 р. ця група запропонувала першу редакцію системи еукаріотів, 2012 р. — другу, поліпшену редакцію; зараз іде робота на третью редакцію.

Система С. Едла зі співавтори 2012 р. має таку структуру. Клітинні організми (Cellulata) діляться на три домени: Archaea (археї), Bacteria (бактерії) і Eukaryota (еукаріоти або ядерні). У свою чергу, еукаріоти розділені на три гілки, які з дидактичною метою можна назвати субдоменами: Excavata, Diaphoretikes (=Bikonta) і Amorphea (=Unikonta). До складу кожного субдомена, у свою чергу, входять «супергрупи», які зручно трактувати як надцарства. У складі Excavata є лише одна однойменна супергрупа. У складі Diaphoretikes налічується три супергрупи: Sar, Nacrobia і Archaeplastida; до останнього надцарства належить, зокрема, царство Зелені рослини. Субдомен Amorphea також складається із трьох надцарств: Apusozoa, Amoebozoa і Opisthokonta. Останнє з них включає два царства — справжні тварини й справжні гриби.

За декілька років, що минули з моменту опублікування системи С. Едла в редакції 2012 р., еволюційні зв'язки деяких груп нижчих еукаріотів були уточнені, що знайшло відбиття у публікаціях Фабьєна Буркі (F. Burki) 2014–2016 р. Основними нововведеннями, внесеними в цей період, стало:

- об'єднання надцарств Opisthokonta і Apusozoa у групу Obazoa;
- розділення надцарства Nacrobia на дві самостійні групи, Naptista (гаптофітові водорості, катаблефариди, центрогелідові сонцевики) і Cryptista (криптофітові водорості);



Фабьєн Буркі

Структуру системи Едла зі співавторами (2012) із доповненнями Ф. Буркі зі співавторами (2014, 2016) показано на рис. 1.21, 1.22.

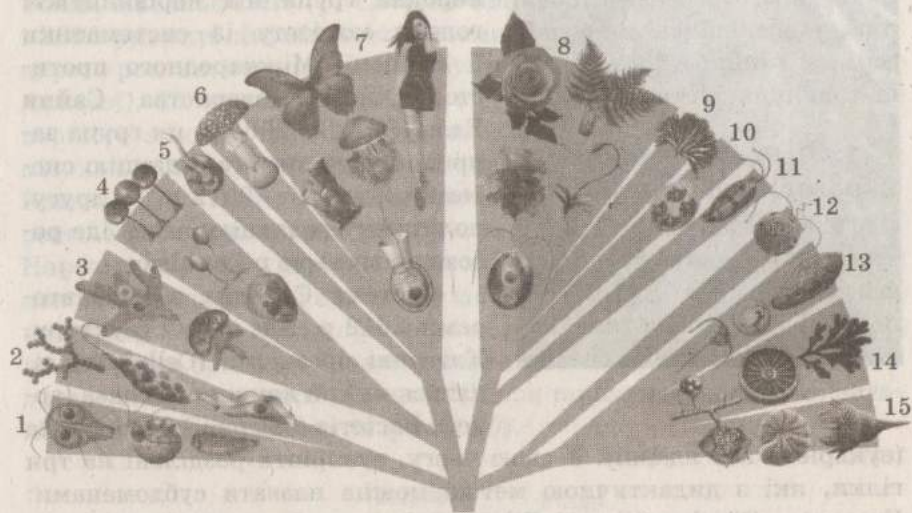


Рис. 1.21. Сучасна система еукаріотів за С. Едлом та ін., 2012 р. з доповненнями Ф. Буркі, 2016 р.

Царства: 1 — Metamonada. 2 — Discoba. 3 — Lobosa. 4 — Conosa. 5 — Apusozoa. 6 — Holomycota. 7 — Holozoa. 8 — Viridiplantae. 9 — Rhodophyta. 10 — Glaucophyta. 11 — Cryptista. 12 — Haptista. 13 — Alveolata. 14 — Chromista. 15 — Rhizaria.

Більшість еукаріотичних надцарств і царств сучасної системи утворена колишніми протистами, тобто різними групами нижчих еукаріотів. При цьому майже в кожному з надцарств є «рослинні» (автотрофні), «грибні» (осмогетеротрофні) і «тваринні» (фагогетеротрофні) представники. Наприклад, до складу надцарства Sar входять колишні рослини (бурі, діатомові, золотаві та інші водорості), колишні гриби (ооміцети, гіфохітриди, лабіринтули) і колишні тварини (інфузорії, споровики, бікосециди).

Особливо складним є сучасне систематичне положення колишнього підцарства Нижчі рослини (Водорості). У силу того, що здатність до фотосинтезу в еукаріотів пов'язана з актом ендосимбіозу (поглинання фотосинтезуючої клітини, яка згодом перетворюється на хлоропласт), а сам цей акт відбувався неодноразово, про протиставлення «еукаріотів із хлоропластами» і «еукаріотів без хлоропластів» у систематиці не може бути й мови. Більше того, навіть подібність пігментного складу хлоропластів не завжди говорить про спорідненість: наприклад, золотисті й гаптофітові водорості

незалежно одні від одних одержали жовті хлоропласти, які містять хлорофіл *c* і специфічні ксантофіли.

Що ж стосується «типових» рослин, тварин і грибів, то ці царства, очистившись від засвітлювального вантажу неспоріднених форм, знайшли в системі місце, обумовлене не способом живлення, а спорідненістю з іншими групами.

1.10. Розпад тридоменної системи й проблема походження еукаріотів (2010-ті рр.)

1984 р. Дж. Лейк (J. Lake) виявив, що в деяких архей у складі гена одного давнього білка, відповідального за процес трансляції (фактор елонгації EF1 α), є інсерція, характерна також для еукаріотів. Грунтуючись на цьому, Лейк висунув еоцитну гіпотезу, згідно з якою археї є безпосередніми предками еукаріотів, тобто «еукаріотами, які ще не винайшли ядра». Незважаючи на переконливі аргументи, ця гіпотеза тривалий час не привертала уваги широкого загалу. Лише у період 2008–2015 рр. припущення Лейка було підтверджено повногеномним філогенетичним аналізом, а також даними метагеномних (тобто основаних на аналізі ДНК із природних субстратів) досліджень.

2015 р. група під керівництвом Аньї Спанг (A. Spang) виявила у Північному Льодовитому океані сліди ДНК невідомого раніше організму із домену архей, який був названий *Lokiarchaeum* і віднесений до самостійного відділу *Lokiarchaeota*. Виявилося, що *Lokiarchaeum* утворює монофілетичну групу з доменом еукаріотів, тобто, фактично, є нині існуючим предком ядерних організмів. У геномі *Lokiarchaeum* були виявлені гени, відповідальні за синтез білків динамічного цитоскелета, а це — найхарактерніша риса еукаріотів.

До 2017 р. були знайдені сліди існування ще трьох відділів, споріднених з *Lokiarchaeota*: *Thorarchaeota*, *Odinarchaeota* і *Heimdalararchaeota*. Всі чотири відділи були об'єднані в надвідділ *Asgardarchaea* (легко помітити, що назви всіх згаданих відділів утворені від імен богів скандинавської міфології, а об'єднуюча їх назва *Asgardarchaea* виведена від Асгарду — скандинавського Олімпу). Найближчим родичем еукаріотів на даний момент вважають відділ *Heimdalararchaeota*.

Формальним наслідком цього відкриття є те, що домен *Archaea*, який не включає еукаріотів, виявився парафілетичною групою, тож, за принципами Хеніга, він підлягає ліквідації. Найближчим часом очікується перехід до нової, дводоменної системи, в якій археї та еукаріоти належатимуть до одного домену. Цей

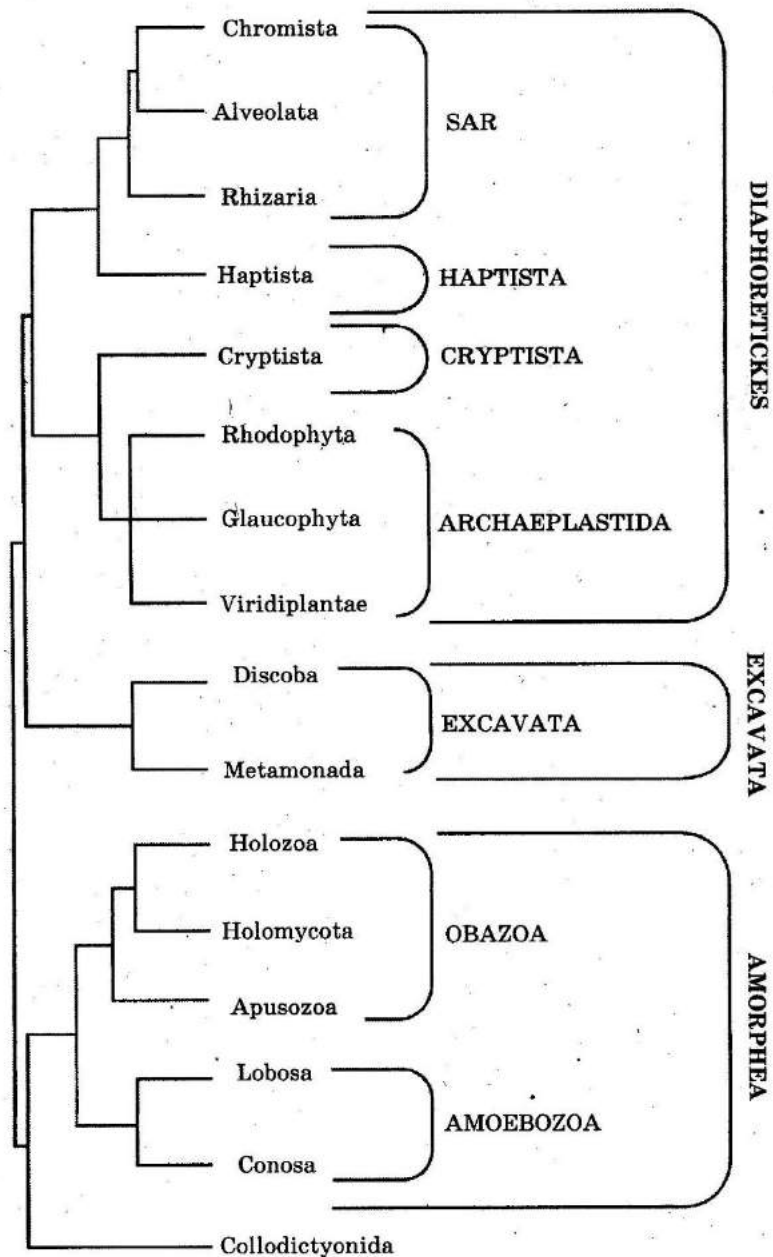


Рис. 1.22. Філогенетичні зв'язки між основними групами еукаріотів за Burki et al., 2016 (спрощено)

новий домен може бути названий Arkarya (рис. 1.23), Neomura, або просто Archaea sensu lato.

LUCA — останній загальний предок клітинних організмів (Last Unicellular Common Ancestor). Пунктирні лінії показують походження мітохондрій і первинних хлоропластів. На схемі показане виникнення двох доменів, Bacteria і Arkarya, причому останній складається з декількох груп прокаріотичних архей та еукаріотів.

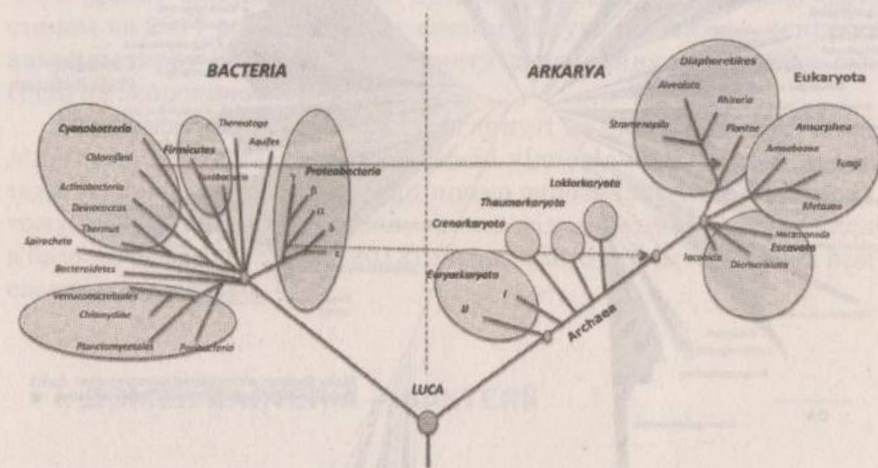


Рис. 1.23. Дводоменна система (за Forterre, 2015)

2016 р. було зроблено ще одне велике відкриття, яке проливає світло на філогенію найбільших таксонів. Метагеномний аналіз, проведений Лорою Хаг (L. Hug) зі співавторами, дозволяє припустити існування нового третього домену, утвореного маловивченими некультивованими мікроорганізмами, які, ймовірно, мають прокаріотичну будову (рис. 1.24).

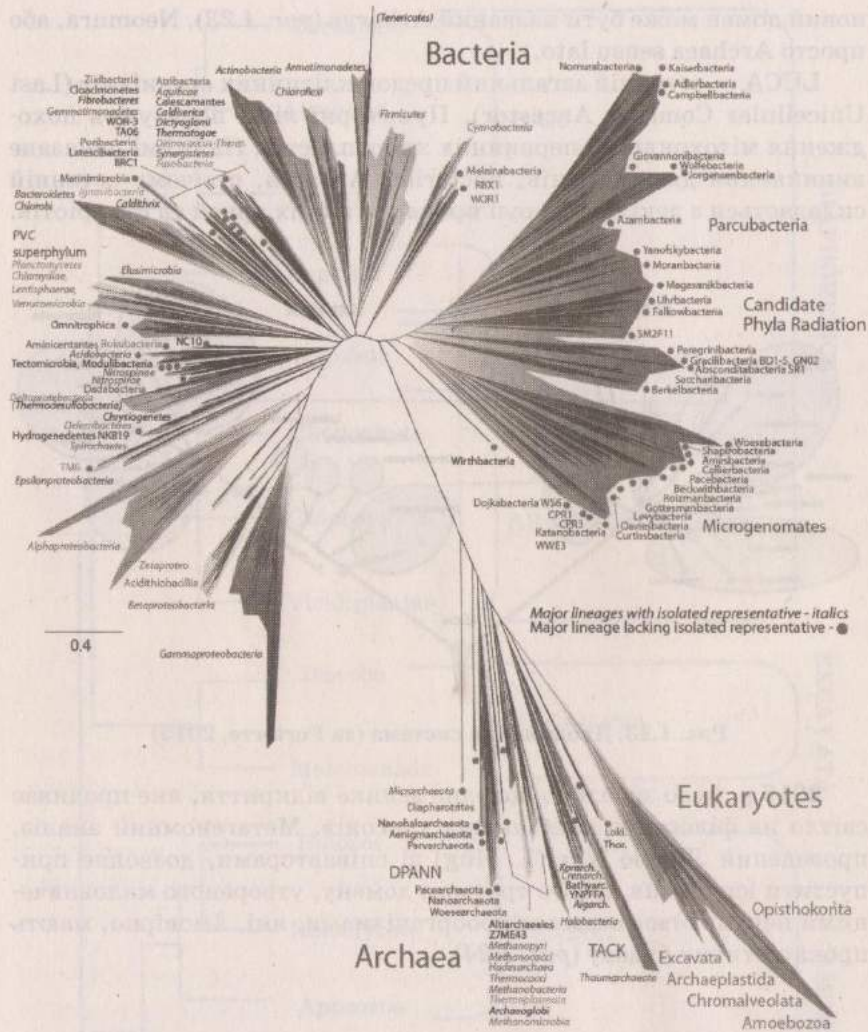


Рис. 1.24. Філогенетичні зв'язки між основними групами клітинних організмів (за Hug et al., 2016). Схема наочно демонструє, що археї й еукаріоти утворюють єдину філогенетичну групу. Прокаріотичні археї не мають загального предка, який не був би одночасно предком еукаріотів, тобто є парафілетичною групою. Крім домену Archaea і Bacteria, на еволюційному дереві виділяється велика група «Candidate Phyla» («відділи-кандидати»), яка поки не може бути віднесена ані до бактерій, ані до архей. Ця група цілком складається з некультивованих мікроорганізмів, про які невідомо нічого, крім будови їхньої ДНК

РОЗДІЛ 2. СУЧАСНА СИСТЕМА

У цьому розділі описано сучасну систему органічного світу станом на 2017 р. Тридоменну систему Воуза збережено, оскільки альтернативну їй загальноприйнятую дводоменну систему до сьогодні не запропоновано.

Таксони живих організмів розглянуті до рівня основних відділів/типів. Ранги таксонам присвоєні відповідно до усталеної системи ієрархії, однак не завжди прямо запозичені з першоджерел, тому що в літературі з молекулярної філогенетики (у тому числі в базовій роботі Adl. et al. 2012) автори часто утримуються від присвоєння рангів.

І. ДОМЕН BACTERIA — БАКТЕРІЇ

Загальна характеристика

Найбільша група прокаріотів, яка частково збігається із класичними дроб'янками й включає як «типових» бактерій (одноклітинних гетеротрофів, схильних до паразитизму), так і безліч своєрідних груп, яких протягом XX ст. неодноразово намагалися відокремити від власне бактерій: ціанобактерії («синьо-зелені водорості»), актиноміцети («променисті грибки»), рикетсії, хламідії, мікоплазми, міксобактерії тощо.

Класифікація бактерій тривалий час базувалася на ознаці структури клітинної стінки. У системі визначника Берджі 1984–1987 рр. бактерії розділялися на чотири відділи: Грампозитивні, Грамнегативні, Мікоплазми й Мендозикути. Остання група виявилася синонімом архей; що ж стосується інших трьох, то грампозитивні бактерії зберегли статус відділу, мікоплазми стали одним із класів у складі цього ж відділу, а грамнегативні бактерії розпалися на мінімум 22 відділи, ніяк не пов'язаних один з одним. Це гарний приклад штучності таксона, заснованого на плезіоморфній ознаці — відсутності забарвлення за Грамом.

Бактерії — найдавніші клітинні організми, які існують на Землі (раніше на це звання претендували археї). Проблема

виникнення життя, таким чином, зводиться до проблеми виникнення бактерій. Більше того, оскільки клітинне життя виникло на нашій планеті лише одноразово, саме бактерії можуть уважатися предками інших доменів — архей і, опосередковано, еукаріотів. На сьогоднішній день найбільш імовірними предками архей вважаються актинобактерії (Кавальє-Сміт, 2006).

Основні ознаки

- Одноклітинні, колоніальні й навіть багатоклітинні організми, у тому числі з початковою диференціацією клітин (аж до чотирьох функціональних типів клітин в одному багатоклітинному тілі).
- Геномна ДНК міститься у цитоплазмі й не оточена внутрішніми мембранами. Єдиний виняток становлять бактерії з відділу *Planctomycetes*, в яких нуклеоїд оточений власною мембраною, не гомологічною ядерній оболонці еукаріотів.
- Геном утворений переважно кільцевими хромосомами, які містяться у цитоплазмі й не оточені внутрішніми мембранами. Лінійні хромосоми відомі у *Borrelia*, *Streptomyces*, *Agrobacterium*.
- Геномна ДНК не пов'язана з гістоноподібними білками.
- У клітині присутній єдиний функціональний тип РНК-полімераза.
- Мембрани складаються з фосфоліпідів.
- Мембрани завжди двошарові; присутня додаткова, периплазматична мембрана, розташована зовні від клітинної стінки; у деяких груп вона вдруге втрачена.
- Клітинна стінка складається з муреїну та/або S-протеїнів; часто присутні додаткові шари з міколових кислот, арабанів, маннанів, галактанів та ін.
- Джгутик являє собою порожню білкову нитку, утворену субодиницями флагелліну А. Він рухається шляхом обертання навколо власної осі з використанням протонного градієнта. Формування джгутика відбувається від його кінчика.
- Цитоскелет зачатковий, не здатен до виконання складних динамічних функцій.
- Мембранні органели можуть бути цілковито відсутні, однак у багатьох видів вони є і добре розвинені. Це тилакоїди, хроматофори, хлоросоми, каротиносоми, азотфіксуючі й хемосинтетичні ламели, магнітосоми, піреллюлосоми тощо. Особливу групу утворюють порожнисті органели, стінка яких утворена не ліпідами, а білками: газові вакуолі та карбоксисоми.

- Унікальні метаболічні процеси: більшість типів бродіння, азотфіксація, анаеробне дихання на основі відновлення сполук Сульфуру, Феруму, Мангану, Хлору, Стибію, Арсену.
- Живуть у всіх біотопах Землі, переважають в умовах нормальної температури, тиску й оксигенації.

Ранги, розташовані між рівнями домену й відділу, у сучасній системі бактерій майже не використовуються. Система царств, наведена нижче, має обмежене застосування, у той час як система відділів є, фактично, загальноприйнятою (рис. 2.1). Деякі представники бактерій наведені на рис. 2.2.

Класифікація бактерій

Група царств «Давні бактерії»

- Відділ Aquificae — Аквафікси, водневі бактерії
- Відділ Thermotogae — Термотоги
- Відділ «Deinococcus-Thermus» — «Дейнококкус-Термус»
- Відділ Dictyoglomus — Диктіогльомуси
- Відділ Fusobacteria — Фузобактерії

Царство Terrobacteria — Терробактерії

- Відділ Cyanobacteria — Ціанобактерії
- Відділ Firmicutes — Грампозитивні бактерії
- Відділ Chloroflexi — Зелені несірчані бактерії
- Відділ Thermomicrobii — Термомікробіуми
- Відділ Actinobacteria — Актинобактерії

Царство Hydrobacteria

Кластер I (FCB)

- Відділ Chlorobi — Зелені сіркобактерії
- Відділ Bacteroidetes — Бактероїди
- Відділ Fibrobacteres — Фібробактери

Кластер II (PVC)

- Відділ Planctomycetes — Планктоміцети
- Відділ Verrucomicrobia — Веррукомікробіуми
- Відділ Chlamydiae — Хламідії

Кластер III

- Відділ Nitrospira — Нітроспіри
- Відділ Thermodesulfobacteria — Термодесульфобактерії
- Відділ Acidobacteria — Ацидобактерії
- Відділ Chrysiogenetes — Хризогенети

- Відділ Deferribacteres — Деферрібактери
- Відділ Proteobacteria — Протеобактерії
- Відділ Spirochaetes — Спірохети

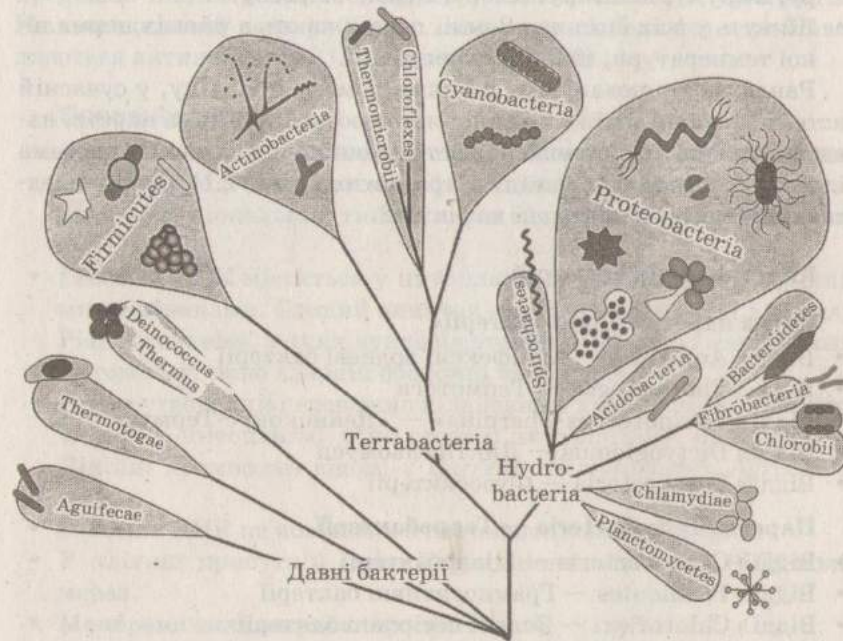


Рис. 2.1. Філогенетичні зв'язки між основними відділами бактерій (спрощено)

Рис. 2.2. 1 — воднева бактерія *Aquifex pyrophilus*; 2 — термотога *Thermotoga maritima*; 3 — термофільна десульфобактерія *Thermodesulfobacterium commune*; 4 — дейнокок *Deinococcus radiodurans*; 5 — хризогенета *Chrysiogenes arsenatis*; 6 — нітроспіра *Nitrospira marina*; 7 — деферрібактер *Deferribacter desulfuricans*; 8 — зелена несірчана бактерія *Chloroflexus aurantiacus*; 9 — термомікробіум *Thermomicrobium roseum*; 10 — зелена сіркобактерія *Chlorobium tepidum*; 11 — ціанобактерія *Spirulina platensis*; 12 — протеобактерія *Vibrio cholerae* (холерний вібрион); 13 — грамозитивна бактерія *Clostridium botulinum* (збудник ботулізму); 14 — грибоподібна актинобактерія (актиноміцет) *Streptomyces coelicolor*; 15 — планктоміцет *Planctomyces berkefii*; 16 — хламідія *Chlamydia trachomatis* (збудник хламідіозу); 17 — спірохета *Treponema pallidum* (збудник сифілісу); 18 — фіробактерія *Fibrobacter succinogenes*; 19 — ацидобактерія *Acidobacterium*; 20 — бактероїд *Bacteroides fragilis*; 21 — фузобактер *Fusobacterium nucleatum*; 22 — веррукобактерія *Verrucomicrobium spinosum*; 23 — диктіогломус *Dictyoglomus turgidus* →

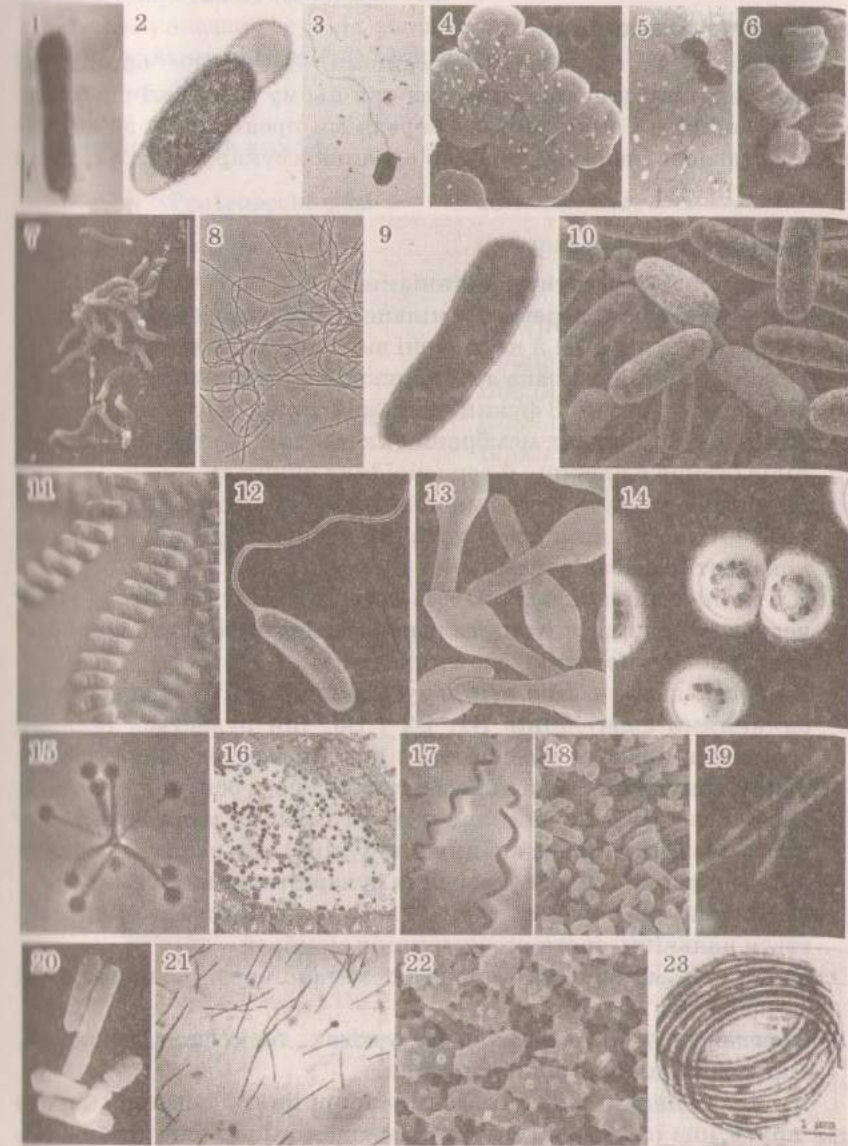


Рис. 2.2. Представники відділів бактерій (підписи на попередній сторінці)

II. ДОМЕН ARCHAEA – АРХЕЇ

Загальна характеристика

Реліктові екстремофільні організми. За рівнем організації є примітивними прокаріотами, але при цьому генеалогічно ближчі до еукаріотів і є їхніми безпосередніми предками, у зв'язку із чим поставлене питання про їх об'єднання з еукаріотами в єдиний домен.

Основні ознаки

- Винятково одноклітинні організми.
- Геном утворений переважно кільцевими хромосомами, які містяться у цитоплазмі й не оточені внутрішніми мембранами.
- Геномна ДНК пов'язана з гістоноподібними білками.
- У клітині присутні 3 функціональних типи РНК-полімераз.
- Ліпідний компонент мембрани складається з терпеноїдних ліпідів (естерів гліцерину й терпеноїдних спиртів).
- Мембрани можуть бути одношаровими (у цьому випадку гідروفобні хвости двох розташованих навпроти молекул з'єднані ковалентними зв'язками).
- Клітинна стінка складається із псевдомуреїну (полімеру із поперечних залишків N-ацетилглюкозаміну й N-ацетилгаллозамінуранової кислоти) і/або S-протеїнів.
- Джгутик являє собою суцільну білкову нитку, утворену субодиницями флагеллінів B1, B2 і B3. Він рухається шляхом обертання навколо власної осі з використанням енергії АТФ. Формування джгутика відбувається від його основи.
- Цитоскелет зачатковий, але у Asgardarchaea він набуває значного розвитку (поява актину й тубуліну), що вважається важливим підґрунтям для утворення еукаріотичної клітини.
- Мембранні органели відсутні, але у Asgardarchaea припускається наявність системи внутрішніх мембран.
- Унікальні метаболічні процеси: метаногенез, родопсиновий фотосинтез.
- Переважають в екстремальних умовах: термофіли, галофіли, ацидофіли, алкалофіли, барофіли.

Як і у випадку бактерій, загальноприйняту систему царств для архей іще не розроблено. Однак відомо, що вони утворюють два великих філогенетичних кластери, які 2014 р. запропоновано розглядати як царства: Euryarchaeota і Proteoarchaeota. До складу царства Proteoarchaeota входить гілка Asgardarchaea, яка дає початок еукаріотам. Це створює термінологічну колізію,

оскільки з хенніговських позицій вимагає перенесення всіх еукаріотів до царства Proteoarchaeota.

Нижче наведено перелік відділів архей і схему філогенетичних взаємин між ними (рис. 2.3). Деяких представників бактерій наведено на рис. 2.4.

Класифікація архей

Царство Proteoarchaeota

Супергрупа TACK

- Відділ Crenarchaeota
- Відділ Aigarchaeota
- Відділ Korarchaeota
- Відділ Thaumarchaeota

Супергрупа Asgardarchaea

- Відділ Lokiarchaeota
- Відділ Thorarchaeota
- Відділ Odinararchaeota
- Відділ Heimdalarchaeota

Царство Euryarchaeota

Супергрупа Euryarchaeota

- Відділ Euryarchaeota

Супергрупа DPANN

- Відділ Diapherotrites
- Відділ Pacearchaeota
- Відділ Aenigmarchaeota
- Відділ Nanoarchaeota
- Відділ Nanohaloarchaeota

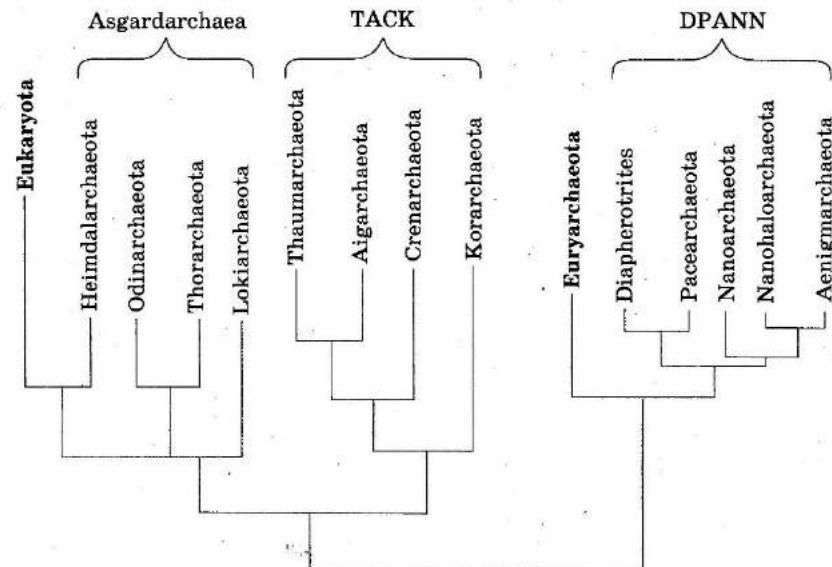


Рис. 2.3. Філогенетичні зв'язки між відділами архей

Назви супергруп є абрєвіатурами назв відділів, які входять до їхнього складу.

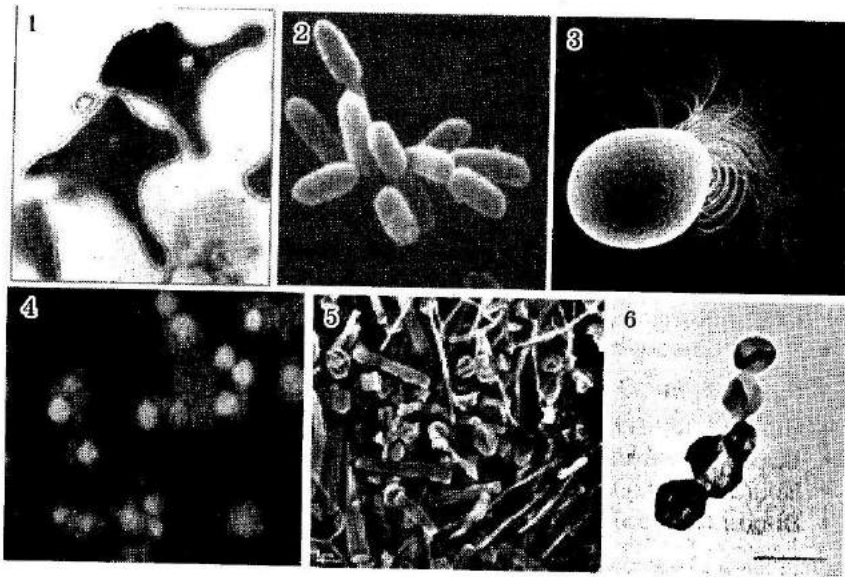


Рис. 2.4. Представники відділів архей:

1 — кренархеот *Sulfolobus acidocaldarius*; 2 — евриархеот *Halobacterium halobium*; 3 — евриархеот *Pyrococcus furiosus*; 7 — наноархеот *Nanoarchaeum equitans*; 8 — корархеот *Korarchaeum cryptofilum*; 9 — таумархеот *Nitrososphaera viennensis*

III. ДОМЕН EUKARYA (EUKARYOTA) — ЕУКАРІОТИ, ЯДЕРНІ

Загальна характеристика

Найбільш різноманітна група живих організмів, яка домінує в більшості екосистем, за винятком анаеробних зон. Виникли 1,5–2 млрд років тому. Еукаріоти мають монофілетичне походження, тобто виникнення цього домену було єдиним еволюційним актом, і всі представники цієї великої групи — протисти, рослини, гриби, тварини — мають спільного предка. Однак питання, яким є походження цього предка, тривалий час залишалося відкритим, і лише декілька років тому на нього було дано переконливу, хоча й недостатньо докладну відповідь: еукаріоти пішли від архей, конкретно — від представників надвідділу Asgardarchaea.

На сьогодні встановлено, що за будовою клітин еукаріоти також значно ближче до архей, ніж до бактерій. Найбільш істотними є такі ознаки подібності двох груп:

- первинна відсутність периплазматичної мембрани (у бактерій вона первинно присутня і вторинно втрачена лише у грампозитивних і мікоплазм);
- наявність динамічного цитоскелета (його гени присутні в асгардархей та всіх еукаріотів);
- гістони або гістоноподібні білки в геномі;
- декілька типів РНК-полімерази;
- мембранний світлочутливий білок родопсин.

У той же час у структурі еукаріотичної клітини є деякі риси, які зближують її з бактеріальною:

- переважання фосфоліпідів у мембранах;
- лінійна структура генома (зрідка трапляється в бактерій, але не в архей);
- будова ферментів гліколізу та синтезу ліпідів; структура киназ і G-білків;
- здатність до «ковзного» руху з допомогою білків плазмалеми, в якому можна вбачати передвістя амебоїдного руху еукаріотів.

Отже, еукаріоти подібні як до архей, так і до бактерій. Цей парадокс знайшов своє розв'язання у **синтрофній гіпотезі Д. Моррейри та П. Лопес-Гарсії (1998 р.)**, згідно з якою загальний предок еукаріотів є результатом стійкого симбіозу бактерії й архей, причому перша утворила цитоплазму, а друга — ядро. Геном цієї гібридної клітини походить від геному архей (про це свідчить спорідненість геномів еукаріотів та асгардархей), але цей геном був суттєво збагачений бактеріальними генами, що надійшли з деградуючого бактеріального нуклеоїда. Ця гіпотеза має декілька альтернатив. По-перше, цитоплазма могла утворитися не з єдиної бактерії, що поглинула архею, а з асоціації бактерій на поверхні архейної клітини. По-друге, гібридизації могло не бути взагалі, а джерелом бактеріальних генів в еукаріотному геномі міг бути їх горизонтальний перенос між вільноживучими бактеріями і археями. По-третє, бактеріальні гени могли потрапити до ядерного геному з бактеріальних ендосимбіонтів (переважно мітохондрій).

Подальша еволюція еукаріотичної клітини пов'язана, у першу чергу, з наявністю динамічного цитоскелета, успадкованого від асгардархей. Саме такий цитоскелет міг забезпечити, по-перше, формування системи внутрішніх мембран (що утворили ядерну оболонку, ЕПР, комплекс Гольджі, вакуолі, лізосоми тощо) і, по-друге, надав клітині здатності до фагоцитозу, яка призвела до захоплення

симбіотичних органел — мітохондрій та численних типів хлоропластів. Похідним цитоскелета є також еукаріотичний джгутик, за своєю будовою принципіально складніший за прокаріотичний. Як же виглядала клітина, яка щойно набула всі ці ознаки?

На початку 2012 р. С. Чжао (S. Zhao) зі співавторами повідомили про виявлення найдавнішого серед існуючих еукаріотів. Ним виявився морський одноклітинний джгутиконосець *Collodictyon triciliatum* (рис. 2.5). Цей організм був відомий більше ста років, однак його виняткова роль в еволюції органічного світу з'ясувалася лише зараз. Згідно з результатами аналізу структури генів 18S і 28S рРНК, *Collodictyon* не належить ні до однієї з описаних на сьогодні супергруп еукаріотів і займає на їх еволюційному дереві положення аутгрупи, тобто найбільш відособленого представника. При цьому він має ознаки двох найстарших супергруп — Excavata і Amoebozoa: з першими його зближує структура джгутикового апарата й наявність черевної ротової борозенки, а з другими — утворення великих псевдоподій, з допомогою яких він здійснює фагоцитоз, а також будова джгутикових корінців.

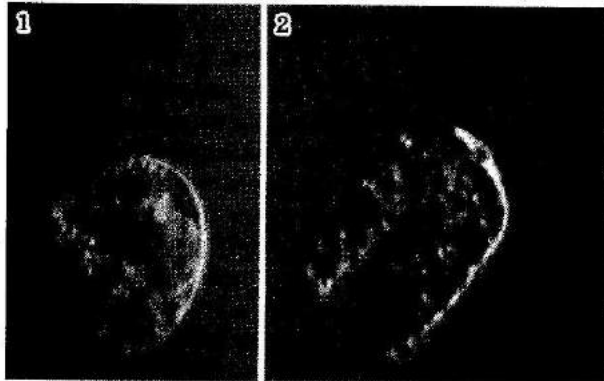


Рис. 2.5. *Collodictyon triciliatum* — найдавніший серед сучасних еукаріотів: 1 — у момент активного пересування; 2 — у момент поглинання їжі

Цікавою особливістю *Collodictyon* є стратегія живлення: він захоплює великі клітини і навіть колонії фотосинтезуючих еукаріотів, і потім дуже повільно їх перетравлює, причому в процесі перетравлення не харчується. Фактично, джгутиконосець «поневолює» фагоцитовані клітини і використовує їх як тимчасові хлоропласти, аж поки вони не гинуть. Саме така поведінка давніх еукаріотів і повинна була призвести до перетворення захоплених ціанобактерій на хлоропласти. У той же час у *Collodictyon*

є мітохондрії, що вказує на спільність цих органел для всіх еукаріотів і вторинність відомої в деяких анаеробних еукаріотів відсутності типових мітохондрій. Тож, незважаючи на виняткову стародавність цього реліктового виду (ймовірний вік родини, до якої належить *Collodictyon*, — 1 млрд років), він є цілком сформованим еукаріотом.

Основні ознаки

- Одноклітинні, колоніальні й багатоклітинні організми, у тому числі з глибокою диференціацією клітин, наявністю тканин і органів.
- Геном утворений лінійними хромосомами, що в інтерфазі оточені двома мембранами ядерної оболонки.
- Геномна ДНК пов'язана з гістонами.
- У клітині присутні 3 функціональних типи РНК-полімераз.
- Мембрани складаються з фосфоліпідів.
- Мембрани завжди двошарові; розвинена система внутрішніх мембран.
- Клітинна стінка, в разі її наявності, найчастіше складається з полімерів глюкози: β -1,4-глюкана (целюлози), β -1,3-глюкана (скізофілану) тощо; до її складу також можуть входити хітин, хітозан, нігеран, пектини, маннани, галактани і т. п.
- Джгутик являє собою оточену мембраною аксонему — комплекс із двох вільних мікротрубочок і дев'яти мікротрубочкових дуплетів. Він рухається хвилеподібно, використовуючи енергію АТФ. Формування джгутика відбувається від його основи.
- Набір цитоплазматичних органел включає ендоплазматичний ретикулум, апарат Гольджі, вакуолі, лізосоми, пероксисоми, гліоксисоми, сферосоми. У більшості еукаріотів є мітохондрії, які, однак, можуть бути вторинно спрощені до гідрогеносом (трихомонади, мастігамеби, неокалімастигові гриби) або мітосом (лейшманії, ентамеби, споровики). Єдиний відомий наразі випадок повної втрати мітохондрій — гетеротрофний джгутиконосець *Monocercomonoides globus*. У багатьох ліній еукаріотів відомі представники з хлоропластами, що утворені ціанобактеріями (глаукофіти, червоні та зелені водорості, вищі рослини) або еукаріотними симбіонтами з ціанобактерією всередині (бурі, діатомові, евгленові та інші водорості).
- Унікальні процеси: біосинтез багатьох біологічно активних речовин (гормонів, алкалоїдів, глікозидів тощо).
- Живуть у всіх біотопах Землі, переважають в умовах нормальної температури, тиску й оксигенації.

Класифікація еукаріотів

Класифікація, наведена нижче, заснована на результатах роботи міжнародної групи під керівництвом С. Едла (2012) з доповненнями Ф. Буркі (2014, 2016). Різноманіття еукаріотів розглянуте на рівні субдоменів, надцарств, царств і типів/відділів; таксономічна структура деяких складних груп наведена спрощено. Ще раз підкреслимо, що загально визнані найменування для рівнів ієрархії вище відділу в сучасній системі відсутні, і наведені в цьому посібнику ранги є дидактичною адаптацією.

I. СУБДОМЕН EXCAVATA — ЕКСКАВАТИ

1. Надцарство Excavata — екскавати

Походження назви: *ex* — зовнішній, *cava* — порожнина, борозна (мається на увазі ротова борозенка).

Місце в еволюції: найдавніша група еукаріотів, імовірно нащадки *Colloidiyon*.

Рівень організації: тільки одноклітинні мікроскопічні форми.

Екологія: вільні мешканці водойм; паразити й симбіонти багатоклітинних тварин.

Джгутиковий апарат: 3, 4, 6, 8, рідше 1, 2, ∞ рівних передніх або бічних джгутиків, часто розташованих білатерально або утворюючих віночок, спрямований уздовж живильної борозенки (рис. 2.6). У дипломонад і гіпермастигін відбувається полімеризація ядер, яка супроводжується полімеризацією джгутикових апаратів.

Мітохондрії: відсутні або вторинно спрощені; якщо є, то мають дископодібні кристи; у трипаносом форма крист змінюється в ході індивідуального розвитку.

Хлоропласти: присутні лише в деяких евглен, мають еукаріотичне походження (це симбіотичні зелені водорості), містять хлорофіли *a* і *b*. Серед евглен відомі авто-, міксо- і гетеротрофні форми, причому останні можуть бути первинно позбавлені хлоропластів (*Heteronema*) або вдруге їх утратити зі збереженням (*Parastasia*) або редукцією (*Astasia*) стигми.

Інші особливості клітини: у більшості видів є черевна ротова борозенка, через яку клітина заковтує їжу; часто присутні: аксо-стидь — осьовий мікротрубочковий стрижень, кінетоласт — похідне мітохондрії, пов'язане з кінетосою (базальним тілом джгутика); ундулююча мембрана — мембрана, яка пов'язує джгутик

з поверхнею клітини. У багатьох видів ядро міцно асоційоване з кінетосою й утворює єдину структуру — каріомастигонт.

Статевий процес: первинно відсутній.

Філогенетичні зв'язки в межах надцарства показані на рис. 2.7.

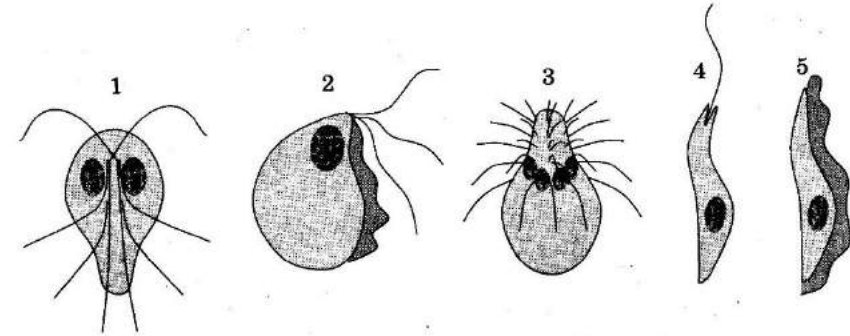


Рис. 2.6. Джгутиконосні клітини Excavata:

1 — дипломонада; 2 — трихомонада; 3 — гіпермастигіна; 4 — евглена, 5 — кінетоластида

1.1. Царство Metamonada — метамонади

Мітохондрії перетворені на не здатні до дихання гідрогеносоми або мітосоми; в одному випадку (*Monocercomonoides globus*) втрачені. Анаероби, виключно гетеротрофи. Джгутиків 3–4 і більше.

1.1.1. Тип Fornicata — форнікати: дипломонади (*Giardia*, =*Lambia*, збудник лямбліозу; *Hexamita* — водний джгутиконосець); ретортамонади (*Retortamonas* — водний джгутиконосець).

1.1.2. Тип Parabasalia — парабазалії: трихомонади (*Trichomonas* — збудник трихомонозу); гіпермастигіни (*Trichonympha* — симбіонт кишечнику термітів).

1.1.3. Тип Preaxostyla — преаксостилі: оксимонади (*Oxymonas* — паразит кишечнику членистоногих); тримастигіни (*Trimastix* — водний джгутиконосець).

1.1.4. Тип Malawimonadida — Малавімонади (*Malawimonas* — водний джгутиконосець).

1.2. Царство Discoba — дискоби

Мітохондрії функціональні. Аероби, авто- або гетеротрофи. Джгутиків 1–2.

1.2.1. Тип Jakobida — якобіди (*Jakoba* — водний джгутиконосець).

1.2.2. Тип Discicristata — дисцикрістати, дискокрістати: гетеролобозні амеби (*Naegleria* — амеба, яка викликає набряк мозку);

акразиди — підгрупа гетеролобозних амеб, здатних до агрегації й утворення плодових тіл (*Acrasis* — несправжній слизивик з деревоподібними або головчастими плодовими тілами); *евглени* (*Facus* — автотрофний джгутиконосець, *Euglena* — міксотрофний джгутиконосець, *Colacium* — автотрофне сидяче одноклітинне, *Urceolus* — гетеротрофний джгутиконосець); *кінетопластиди* — джгутиконосці, які мають кінетопласт і ундолоючу мембрану (*Tripanosoma* — збудник сонної хвороби, *Leishmania* — збудник лейшманіозу).

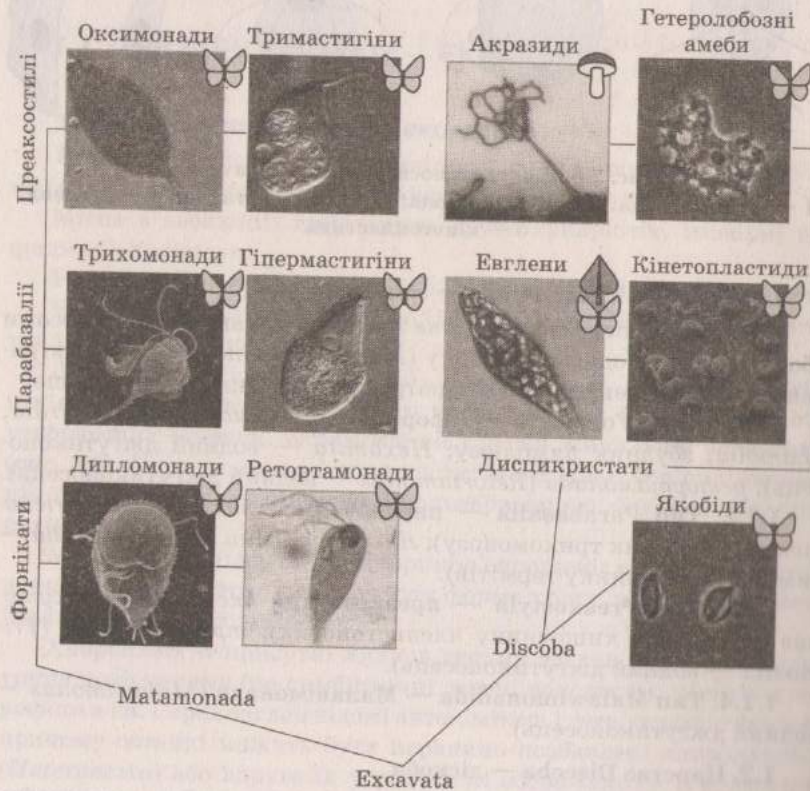


Рис. 2.7. Представники Excavata і філогенетичні зв'язки між ними

Тут і далі значки біля зображень означають приналежність таксона до царств Тварини, Рослини й Гриби в традиційних системах.

II. СУБДОМЕН DIAPHORETIKES (=BIKONTA) — ДІАФОРÉТИКИ, БІКОНТИ

Назва в перекладі з грецької означає «різноманітні». Велика супергрупа, яка об'єднує більшість автотрофних еукаріотів та їх численних гетеротрофних родичів. На відміну від Excavata, більшість Diaphoretikes мають два джгутики, і саме така структура вважається для цієї групи первинною (звідси друга назва субдомени, Bikonta — дводжгутикові).

2. Надцарство Sar (=Harosa) — sar

Походження назви: назва Sar — це аббревіатура, яка вказує на назви трьох царств, що складають це надцарство: Stramenopiles, Alveolata, Rhizaria.

Місце в еволюції: молода й перспективна група еукаріотів, яка ще не досягла розквіту. Третя за різноманітністю група після Obazoa і Archaeplastida.

Рівень організації: одноклітинні, колоніальні й багатоклітинні форми, у т. ч. макроорганізми з тканинами й органами (бурі водорості).

Екологія: мешканці прісних і солоних водойм, паразити; на суші трапляються лише паразитичні форми.

Джгутиковий апарат: два різних за довжиною, будовою і типом руху субверхівкових або бічних джгутика, з яких як мінімум передній несе трубчасті мастигонеми (волоски), зазвичай розташовані у два ряди; задній джгутик може охоплювати клітину кільцем; у декількох груп він редукується (рис. 2.8).

Мітохондрії: мають трубчасті кристи.

Хлоропласти: еукаріотичного походження, вторинні або третинні (!), містять хлорофіли a і c; у динофіта *Lepidodinium* і хлораракнієвої водорості *Chlorarachnium* хлоропласти містять хлорофіли a і b. Унікальний випадок являє собою філозна амеба *Paulinella cyanophora*, яка незалежно від інших еукаріотів установила первинний хлоропластний симбіоз із ціанобактеріями. У хлоропласті *Paulinella* присутній тільки хлорофіл a. У хлоропластах *Chlorarachnium* зберігся нуклеоморф (залишок ядра симбіотичної зеленої водорості).

Додаткові особливості клітини: у межах групи спостерігається різноманіття покривних структур: трапляються лорики, або будиночки (золотисті водорості), мінералізовані лусочки (синурові водорості), двостулкові кремнеземові панцири (діатомові водорості), ендоскелети (радіолярії, диктіохові водорості), теки (динофітові водорості).

Статевий процес: регулярний.

Філогенетичні зв'язки в межах надцарства показані на рис. 2.9, 2.10, 2.12.

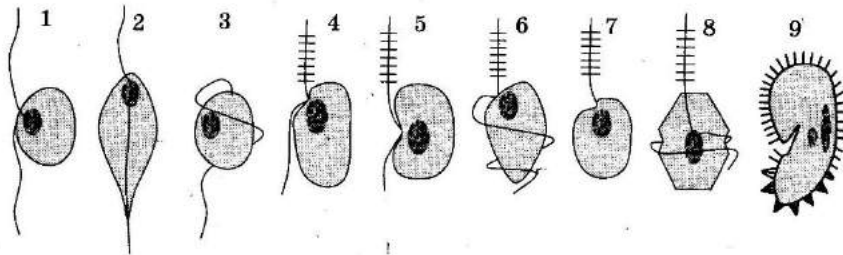


Рис. 2.8. Джгутиконосні клітини Sarc:

1 — плазмодіофориди; 2 — церкомонада; 3 — хлорарахнієва водорість; 4 — окрофітова водорість; 5 — несправжній гриб (вторинна зооспора ооміцета); 6 — лабіринтула; 7 — несправжній гриб (гіфохітріоміцет); 8 — дінофітова водорість; 9 — інфузорія

2.1. Царство Rhizaria — ризарії

Кортикальні пухирці відсутні, ризоподії утворюються часто.

2.1.1. Тип Cercozoa — церкозії: велика група авто- і гетеротрофних організмів, схильних до утворення ризоподій (нитковидних псевдоподій) або ретикулоподій (сітчастих псевдоподій).

- **церкомонади** — вільні джгутиконосці (*Cercomonas* — прісноводний джгутиконосець, який утворює мікроскопічні плазмодії);
- **голі філозні амеби** — збірна група амебоїдних організмів, які утворюють ризоподії та позбавлені твердих покривів (*Vampyrella* — амеба, яка висмоктує протопласт нитчастих водоростей; *Ebria* — планктонна амеба із внутрішнім скелетом);
- **раковинні філозні амеби** — збірна група амебоїдних організмів, які утворюють ризоподії та мають покриви, представлені лусочками або лорикою (*Euglypha* — амеба, покрита лусочками; *Gromia* — амеба, вкрита органічною лорикою; *Paulinella* — раковинна амеба, єдиний відомий організм, який незалежно від інших освоїв фотосинтетичний ендосимбіоз із ціанобактеріями);
- **плазмодіофориди**, або **паразитичні слизовики** — паразити водоростей і вищих рослин (*Plasmodiophora* — внутрішньоклітинний паразит коренів капусти; *Spongospora* — збудник парші картоплі);
- **асцетоспореї**, включаючи **параміксій** і **гаплоспоридій** — внутрішньоклітинні паразити безхребетних, риби, людини (*Harpalosporidium* — паразит устриць);

- **хлорарахнієві водорості** — одноклітинні й колоніальні фотосинтетики (*Chlorarachnion* — колоніальний амебоїд із зеленими хлоропластами);
- **десмоторацидові сонцевики** — планктонні або сидячі хижакі, представники збірної групи сонцевиків (*Heliozoa*), до якої також належать актинофріді з надцарства Chromista, центрогеліди з Hartista та деякі дрібні групи. Аксоподії утворені мікротрубочками, які утворюють 4-гранні пучки; часто мають перфоровані лорики (*Clathrulina* — прісноводний планктонний хижак).

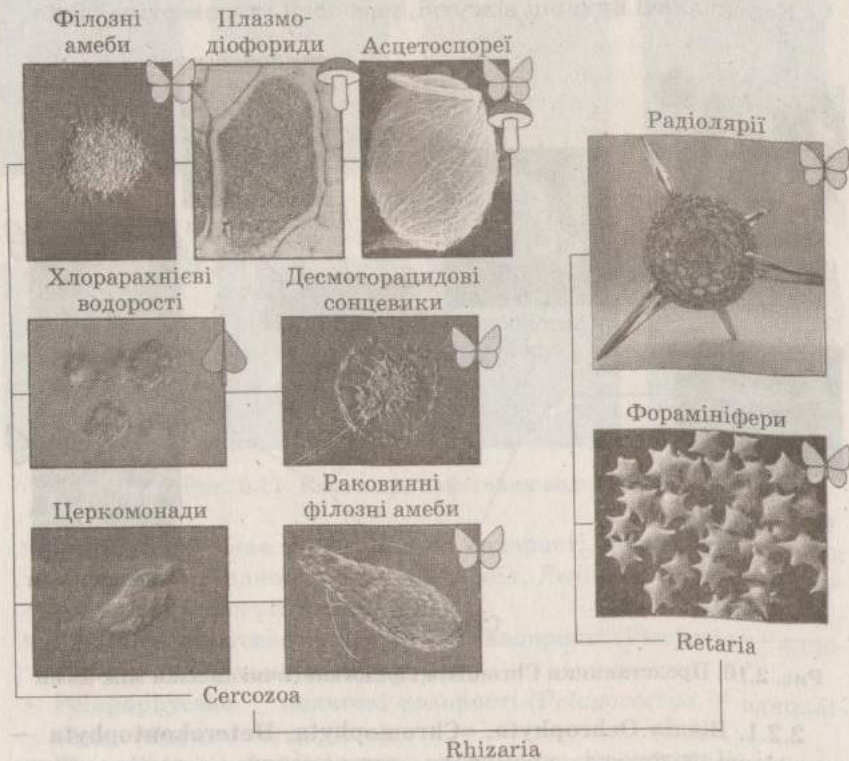


Рис. 2.9. Представники Rhizaria і філогенетичні зв'язки між ними

2.1.2. Тип Retaria — ретарії: **форамініфери** — великі морські амеби, які часто мають одно- або багатокамерну вапняну раковину (*Nummulites* — вимерла форамініфера зі спіральним кістяком до 5 см; *Reticulomyxa* — сидяча глибоководна форамініфера

кораловидної форми, із групи так званих *ксенофіофорей*, до 30 см (!); *Quinqueloculina* — дрібна форамініфера з листоподібною раковиною); *радіолярії* (крім *Phaeodaria*, які належать до *Cercoszoa*) — дрібні морські амеби, які мають складний ендоскелет, що складається із кремнезему, вапна або стронцій сульфату (*Acanthocolla* — радіолярія з багатопрорізним скелетом; *Euchitonia* — радіолярія із трилопатею скелетом; *Eucyrtidium* — радіолярія з куполоподібним скелетом).

2.2. Царство Chromista (=Stramenopiles) — хромісти, страменопіли, різноджгутикові

Кортикальні пухирці відсутні, ризоподії утворюються рідко.

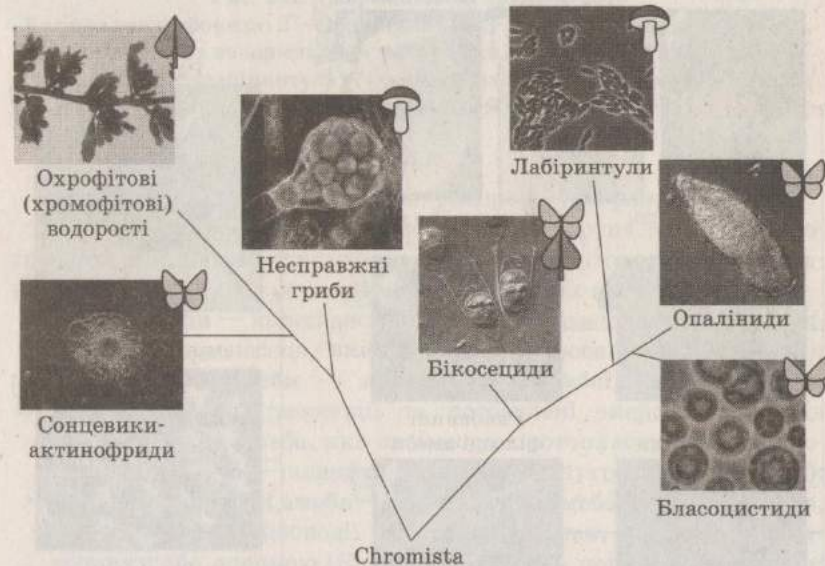


Рис. 2.10. Представники Chromista і філогенетичні зв'язки між ними

2.2.1. Відділ Ochrophyta, =Chromophyta, Heterokontophyta — охрофітові водорості, хромофіти, гетероконти — велика група фотосинтезуючих хромістів, яка відрізняється різноманітним складом хлоропластів, типів структури талому й особливостей клітинних покривів (рис. 2.11):

- **Chrysophyceae** — золотисті водорості (*Chromulina* — одноклітинний джгутиконосець, *Chrysamoeba* — одноклітинний амебоїд);

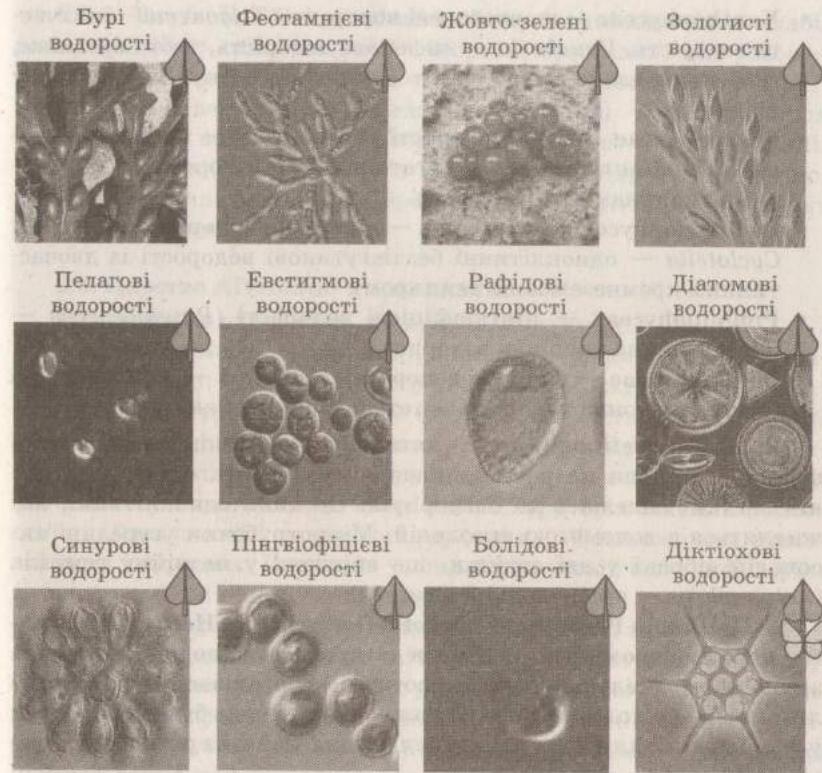


Рис. 2.11. Класи хромофітових водоростей

- **Dictyochophyceae** — диктіхові водорості, = силікофлагелляти (*Dictyocha* — одноклітинний амебоїд, *Pedinella* — сидячий колоніальний джгутиконосець);
- **Eustigmatophyceae** — евстигмові водорості (*Vischeria* — одноклітинна нерухома водорість);
- **Pelagophyceae** — пелагові водорості (*Pelagococcus* — одноклітинна нерухома водорість);
- **Phaeothamniophyceae** — феотамнієві водорості (*Phaeothamniopsis* — нитчаста водорість);
- **Raphidophyceae** — рафідові водорості (*Vacuolaria* — одноклітинний джгутиконосець);
- **Synurophyceae** — синурові водорості (*Mallomonas* — одноклітинний джгутиконосець, *Synura* — сферична колонія джгутиконосців);

- **Xanthophyceae** — жовтозелені водорості (*Tribonema* — нитчаста водорість, *Vaucheria* — сифонова водорість, тобто організм, тіло якого являє собою гігантську розгалужену, багатоядерну клітину);
- **Phaeophyceae** — бурі водорості (*Ectocarpus* — нитчаста водорість; *Laminaria*, *Fucus* — багатоклітинні водорості із зародковими тканинами й органами);
- **Bacillariophyceae**, = **Diatomea** — діатомові водорості (*Navicula*, *Cyclotella* — одноклітинні безджгутикові водорості із двочастинним кремнеземовим панциром);
- **Pinguiphyciae** — пінгвіофіцієві водорості (*Pinguicoccus* — одноклітинна кокоїдна водорість);
- **Bolidophyceae** — болідові водорості (*Triparma* — одноклітинна нанопланктонна водорість із тетраедричним панциром).

2.2.2. Тип Actinophryida — актинофридові сонцевики, актинофриди — ніколи не розглядалися як водорості, однак у сучасній системі належать до Ochrophyta. Це хижі одноклітинні, які живляться з допомогою аксоподій. Мікротрубочки усередині аксоподій зібрані у дві стрічки, що скручені у подвійну спіраль (*Actynophrys* — прісноводний сонцевик).

2.2.3. Відділ Peronosporomycota, Oomycota — Несправжні гриби, пероноспоромікоти, оомікоти — організми, подібні до грибів за способом живлення (осмогетеротрофи) і організацією тіла (міцелій, моно- або поліцентричний талом), але не перебувають із ними у спорідненні; клітинна стінка целюлозна, запасна речовина — ламінарин.

- **Oomycota**, = **Peronosporomycota** — ооміцети, пероноспороміцети — зооспори мають два джгутики (*Saprolegnia* — міцеліальний гриб, паразит риб, *Peronospora*, *Phytophthora*, *Plasmopara* — міцеліальні гриби, паразити наземних рослин).
- **Hyphochytriomycota** — гіфохітріоміцети, гіфохітриди — зооспори мають один джгутик (*Hyphochytrium* — сапротрофний гриб з поліцентричним таломом).

2.2.4. Тип Bicosoecida — бікосеціди, бікосеки — одноклітинні або колоніальні джгутиконосці, які часто мають келихоподібну лоріку (*Bicosoeca* — прісноводний джгутиконосець).

2.2.5. Тип Opalinata — опаліни — багатоджгутикові гетеротрофи, подібні до інфузорій, але позбавлені ротового апарата і синхронного руху джгутиків (*Opalina* — ендобіонти амфібій і риб). До цієї ж групи, очевидно, слід віднести маловивчених паразитів людини й тварин — **бластицистид** (*Blastocystis* — збудник бластоцистозу людини).

2.2.6. Тип/відділ Labyrinthulida, Labyrinthulomycetes — лабіринтуломіцети: **лабірінтули** — морські організми, які утворюють рухливі колонії із клітин, пов'язаних з допомогою позаклітинної ектоплазматичної мережі (*Labyrinthula* — розвивається на зануреній у воду деревині); **траустохітриди** — одноклітинні, покриті лусочками організми з живильними відростками — похідними ектоплазматичної мережі (*Traustochytrium* — паразит молюсків і плоских червів).

2.3. Царство Alveolata — альвеоляти

Ризоподій не утворюють. Кортикальні пухирці є.

2.3.1. Тип Ciliata — інфузорії, війчасті — одноклітинні й колоніальні хижакі; клітина покрита численними джгутиками — «війками» (цей термін підкреслює не їхню кількість, а синхронний рух), ядро розділене на вегетативну й генеративну частини — макронуклеус і мікронуклеус; є рудиментарні пластиди; поширені фотосинтезуючі симбіонти, яких кожна інфузорія захоплює самостійно (*Paramecium*, = інфузорія-туфелька — планктонна рівновійчаста інфузорія; *Vorticella* — сидяча круговійчаста інфузорія; *Ephelota* — безвійчаста сисна інфузорія).

2.3.2. Тип Apicomplexa — справжні споровики, апікокомплекси — високоспеціалізовані паразитичні організми; у життєвому циклі відбувається чергування нестатевого розмноження (шизогонія, спорогонія) і статевого процесу (гаметогонія); є рудиментарні пластиди — апікопласти; присутній так званий апікальний комплекс — досконале пристосування для проникнення в клітину хазяїна або закріплення на ній: **гемоспоридії** (*Plasmodium*, = малярійний плазмодій — збудник малярії); **кокцидії** (*Toxoplasma* — збудник токсоплазмозу котичих і людини); **грегарини** (*Gregarina* — паразит безхребетних).

2.3.3. Тип Protalveolata — протальвеоляти — одноклітинні джгутиконосці із двома джгутиками, один з яких частково занурений у зародкову борозну; гетеротрофи: **кольподелліди** (*Colpodella* — морський хижак, який висмоктує вміст одноклітинних); **перкінзиди** (*Perkinsus* — паразит морських молюсків); **оксирриди** (*Oxyrhis* — морський планктонний хижак).

2.3.4. Тип/відділ Dinoflagellata, = Dinophyta — динофлагеляти, динофітові водорості — одноклітинні, в основному рухливі, фотосинтезуючі або гетеротрофні організми; клітини покриті пелікулою або текою; є стигми складної будови; хлоропласти можуть бути вторинними або третинними (*Ceratium* — планктонна фотосинтезуюча динофлагелята; *Noctiluca*, = ночесвітка — гетеротрофна динофлагелята, яка викликає біоломінесценцію морської води).

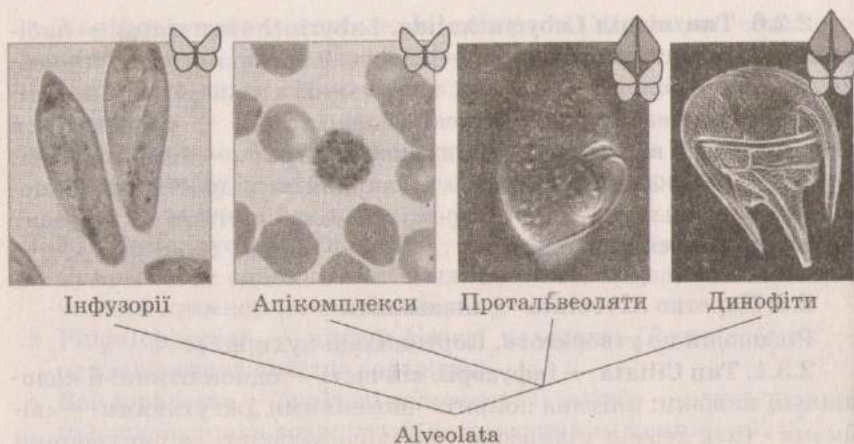
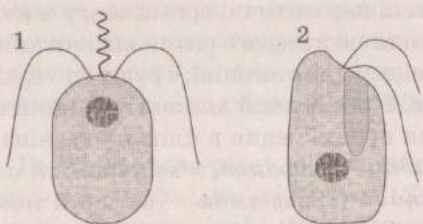


Рис. 2.12. Представники Alveolata і філогенетичні зв'язки між ними

3. Надцарство Haptista — гаптісти

Походження назви: від *hapto* — прикріплювати (назва вказує на наявність *гаптонема*, див. нижче).

Рис. 2.13. Джгутиковосні клітини Haptista і Cryptista
1 — гаптофітові водорості; 2 — криптофітові водорості.

Місце в еволюції: «двійники» хромістів, які мають подібний фотосинтезуючий апарат, але інший цитоскелет. Віддалені родичі Sar. У системі Едла та ін. 2012 р. разом із Cryptista об'єднуються у надцарство Haptobionta.

Рівень організації: одноклітинні та колоніальні форми.

Екологія: мешкають у прісних і солоних водоймах.

Джгутиковий апарат: два однакових або трохи різних джгутика з фібрилярними мастигоненами; часто присутня гаптонема — особлива джгутикоподібна органела, здатна скручуватися у спіраль та прикріплюватися до субстрату або частинки їжі (рис. 2.13).

Мітохондрії: мають трубчасті кристи.

Хлоропласти: еукаріотичного походження, містять хлорофіли *a* і *c*.

Статевий процес: регулярний.

Філогенетичні зв'язки в межах надцарства показані на рис. 2.14.

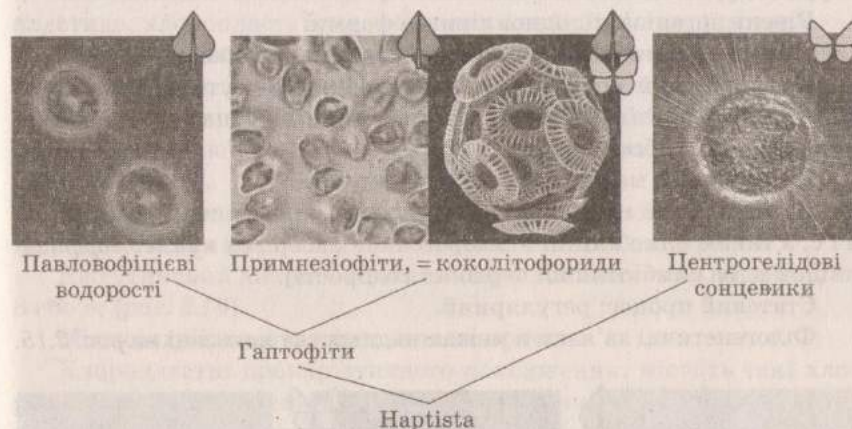


Рис. 2.14. Представники Haptista і філогенетичні зв'язки між ними

3.1. Царство Haptista — гаптісти

Єдине царство у складі надцарства.

3.1.1. Відділ Haptophyta — гаптофітові водорості, гаптофіти — одноклітинні, в основному рухливі, фотосинтезуючі організми; хлоропласти золотисті, не містять фікобілінів, клітини покриті органічними або великими вапняними лусочками складної будови — коколітами: *примнезіофіти*, = *коколітофориди* (*Primnesium* — прісноводна одноклітинна водорість, *Emiliana* — морська одноклітинна водорість); *павловофіцієві водорості* (*Pavlova* — морська одноклітинна водорість).

3.1.2. Тип Centrohelida — центрогелідові сонцевики, центрогеліди — планктонні хижаки, представники збірної групи сонцевиків (Heliozoa); мікротрубочки всередині аксоподій утворюють 3- або 6-гранні пучки; крім аксоподій, клітину оточують кремнеземові шипи, є лусочки й елементи екзоскелета; відомі сидячі форми (*Acanthocystis* — прісноводний сонцевик).

4. Надцарство Cryptista — криптісти

Походження назви: від *cryptos* — схований, таємний (систематичне положення групи тривалий час залишалося загадкою).

Місце в еволюції: група займає проміжне положення між *Sar* і *Archaeplastida* як за своїми філогенетичними зв'язками, так і за особливостями будови (хлоропласти одночасно містять хлорофіл *c* і фікобіліни). У системі Едла та ін. 2012 р. разом із *Haptista* об'єднуються у надцарство *Nasrobria*. Деякі автори розглядають *Cryptista* у складі *Archaeplastida*.

Рівень організації: одноклітинні форми.

Екологія: мешкають у прісних і солоних водоймах.

Джгутиковий апарат: два дещо різних джгутики (рис. 2.13) з трубчастими та/або фібрилярними мастигоненами, які розташовані в один або два ряди.

Мітохондрії: мають пластинчасті кристи.

Хлоропласти: еукаріотичного походження, містять хлорофіли *a* і *c*, а також фікобіліни. У хлоропластах зберігся *нуклеоморф* (запішок ядра симбіотичної червоної водорості).

Статевий процес: регулярний.

Філогенетичні зв'язки в межах надцарства показані на рис. 2.15.

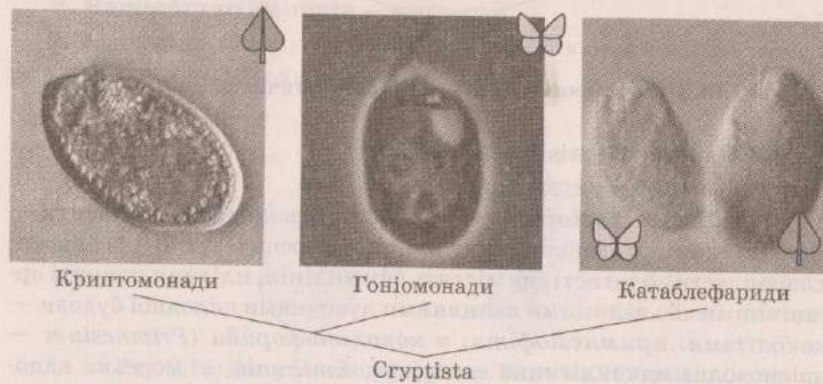


Рис. 2.15. Представники *Cryptista* і філогенетичні зв'язки між ними.

4.1. Царство *Cryptista* — криптоїсти

Єдине царство в складі надцарства.

4.1. Відділ *Cryptophyta* — криптофітові водорості, криптофіти — одноклітинні, рухливі, фотосинтезуючі, рідше гетеротрофні організми; хлоропласти оливкові, оранжеві, рожеві, лілові, сині, містять фікобіліни: *криptomonáди* — фотосинтезуючі прісноводні джгутиконосці (*Cryptomonas* — мешканець забруднених прісних вод); *гоніомона́ди* — гетеротрофні, морські й прісноводні джгутиконосці (*Goniomonas* — прісноводний джгутиконосець);

катаблефаріди — гетеротрофні, рідше автотрофні, морські й прісноводні джгутиконосці (*Hatena* — організм, здатний давати під час поділу авто- і гетеротрофного нащадка).

5. Надцарство *Archaeplastida* — архепластиди

Походження назви: від грецьк. *archaeo* — давній, *plastida* — пластида, хлоропласт; букв. «власники найдавніших пластид».

Місце в еволюції: «винахідники» еукаріотичного фотосинтезу: уперше використали ціанобактерії як хлоропласти.

Рівень організації: одноклітинні, колоніальні й багатоклітинні форми, включаючи макроорганізми із тканинами й органами (судинні рослини).

Екологія: мешкають у прісних і солоних водоймах; освоїли суходіл, де стали єдиною групою багатоклітинних автотрофів.

Джгутиковий апарат: 2 рівних передніх джгутика, рідше 1, 4, 8 або ∞ (рис. 2.16).

Мітохондрії: мають пластинчасті кристи.

Хлоропласти: прокаріотичного походження, містять такі хлорофіли: *a* (глаукофіти), *a* і *b* (зелені рослини), *a* і *d* (червоні водорості); у червоних і глаукофітових водоростей є фікобіліни.

Статевий процес: регулярний.

Філогенетичні зв'язки у межах надцарства показані на рис. 2.17.

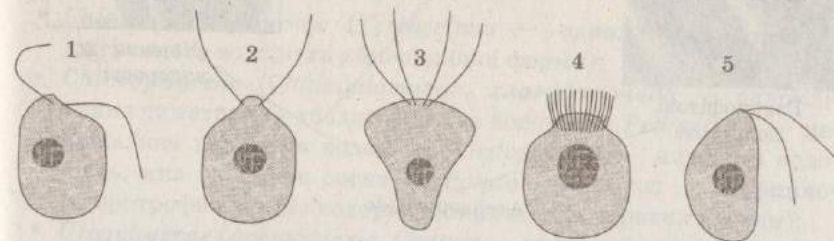


Рис. 2.16. Джгутикові клітини *Archaeplastida*: 1 — глаукофіти; 2–3 — хлорофіти; 4–5 — стрептофіти

5.1. Царство *Glaucophyta* — глаукофіти

Хлоропласти синьо-зеленого забарвлення, містять хлорофіл *a*, присутні фікобіліни; єдині еукаріоти, в яких хлоропласти зберегли власну муреїнову клітинну стінку (!) — рудимент їхнього бактеріального минулого. Найдавніші фотосинтезуючі еукаріоти.

Варто зауважити, що фотосинтез є в супергрупах, більш давніх, ніж *Archaeplastida* — зокрема, в *Excavata* (*Euglena*). Однак для того, щоб евгена одержала фотосинтез, повинні були відбутися

такі події: 1) глаукофітова водорість вступила в симбіоз із ціано-бактерією, 2) від глаукофітових водоростей відділилися зелені водорості, 3) зелена водорість була поглинена евгленою і перетворилася на її хлоропласт. Таким чином, хоча Excavata і давніша, ніж Archaeplastida, фотосинтез вони одержали порівняно недавно. Саме цим і пояснюється вміння евглен жити без хлоропластів, яке спантеличило систематиків XIX–XX ст.

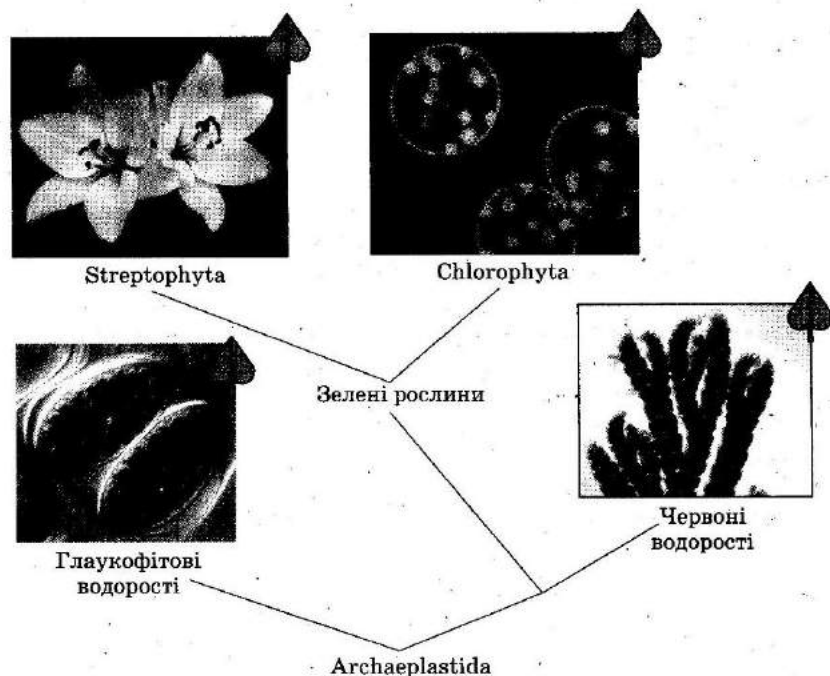


Рис. 2.17. Представники Archaeplastida і філогенетичні зв'язки між ними

5.1.1. Відділ Glaucophyta — глаукофіти, глаукофітові водорості — одноклітинні водорості (*Glaucocystis* — нерухома прісноводна водорість; *Cyanophora* — джгутиконосна прісноводна водорість).

5.2. Царство Rhodophyta — червоні водорості, багрянки

Хлоропласти мають пурпурно-червоне, рідше блакитне, синьо-зелене або навіть жовте забарвлення, містять хлорофіли а і d; присутні фікобіліни; джгутики й кінетосоми повністю втрачені.

5.2.1. Відділ Rhodophyta — червоні водорості, багрянки — одноклітинні, колоніальні або багатоклітинні, переважно морські

організми, у тому числі з початковим диференціюванням тканин. Життєвий цикл включає до трьох поколінь (гаметофіт, карпоспорофіт, тетраспорофіт). Найбільш глибоководні з фотосинтезуючих організмів: досягають глибини близько 350 м (*Cyanidium* — одноклітинна водорість із синьо-зеленими хлоропластами; *Porphyra* — пластинчаста морська водорість; *Ceramium* — різнонитчаста морська водорість; *Phyllophora* — псевдопаренхіматозна морська водорість).

5.3. Царство Viridiplantae, = Chloroplastida, Plantae sensu stricto — зелені рослини, рослини у вузькому сенсі

Хлоропласти мають яскраво-зелене забарвлення, містять хлорофіли а і b; фікобіліни відсутні.

Підцарство Chlorophyta — хлорофіти: джгутиковий апарат переважно симетричний; фрагмопласт відсутній (рис. 2.18);

5.3.1. Відділ Chlorophyta — зелені водорості.

Єдиний відділ у складі підцарства.

- *Nephroselmidophyceae* (*Nephroselmis* — одноклітинна водорість із двома нерівними джгутиками);
- *Pyramimonadophyceae* (*Pyramimonas* — одноклітинна чотириджгутикова водорість оборотно-пірамідальної форми, покрита органічними лусочками);
- *Mamiellophyceae* (*Micromonas* — у край дрібна одноджгутикова водорість);
- *Chlorodendrophyceae* (*Tetraselmis* — одноклітинна чотириджгутикова водорість яйцеподібної форми);
- *Chlorophyceae* (*Chlamydomonas*, *хламідомонада* — одноклітинна симетрична дводжгутикова водорість; *Pediastrum* — ценобіальна нерухома водорість; *Oedogonium* — нитчаста водорість, яка здійснює оогамію; *Polytomella parva* — вторинно-гетеротрофна зелена водорість; її пластиди втратили геном);
- *Ulvophyceae* (*Acetabularia*, *Codium* — сифонові водорості, тобто організми, тіло яких являє собою гігантську одно- або багатоядерну клітину; *Ulva* — багатоклітинна пластинчаста водорість);
- *Trebouxiophyceae* (*Chlorella* — одноклітинна нерухома водорість; *Trebouxia* — одноклітинна нерухома водорість, основний фікобіонт лишайників; *Prasiola* — багатоклітинна пластинчаста водорість).

Підцарство Streptophyta — стрептофіти: джгутиковий апарат переважно асиметричний; у більшості видів відомий фрагмопласт — перегородка, що утворюється з пухирців ендоплазматичного ретикулуму і розділяє клітини в ході поділу (рис. 2.19);

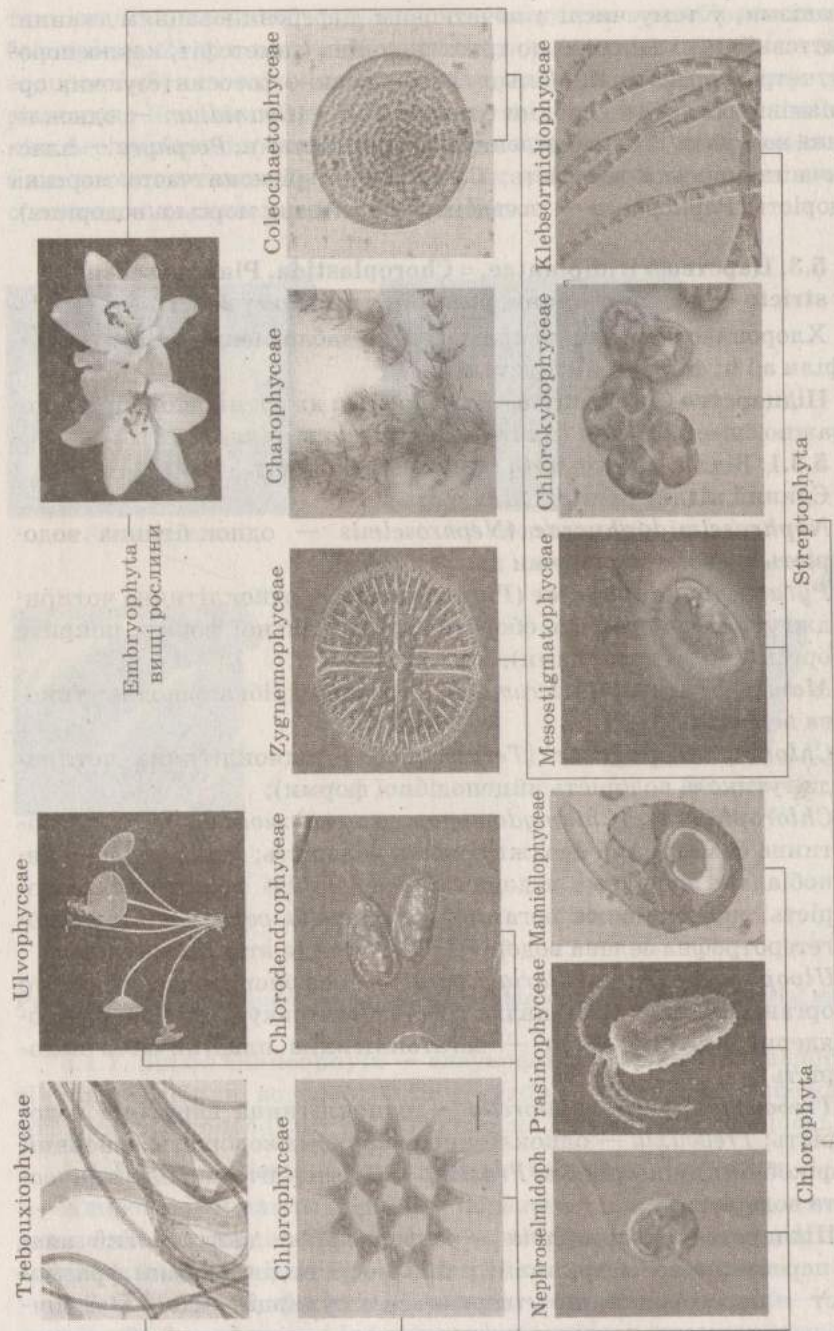


Рис. 2.18. Представники Viridiplantae і філогенетичні зв'язки між ними

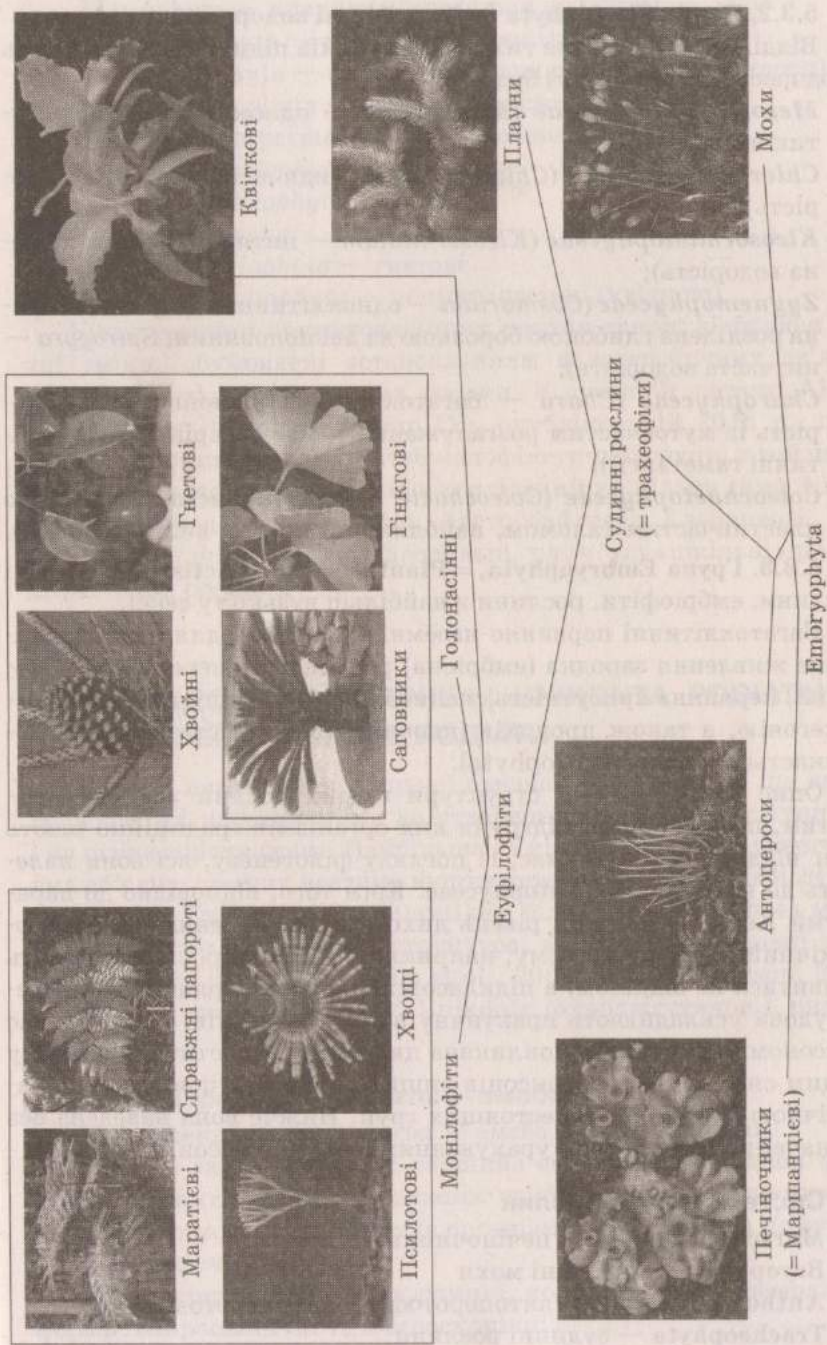


Рис. 2.19. Представники Вищих рослин і філогенетичні зв'язки між ними

5.3.2. Відділ Charophyta — Харофітові водорості, харофіти.

Відділ об'єднує лише тих представників підцарства, які мають «водоростеву» (таломну) будову.

- *Mesostigmatophyceae* (*Mesostigma* — одноклітинна дводжгутикова водорість);
- *Chlorokybophyceae* (*Chlorokybus* — сидяча колоніальна водорість);
- *Klebsormidiophyceae* (*Klebsormidium* — нитчаста нерозгалужена водорість);
- *Zygnemorphyceae* (*Cosmarium* — одноклітинна водорість, клітина розділена глибокою борозною на дві половинки; *Spirogyra* — нитчаста водорість);
- *Charophyceae* (*Chara* — багатоклітинна різнонитчаста водорість із мутовчастим розгалуженням; має своєрідні багатоклітинні гаметангії);
- *Coleochaetophyceae* (*Coleochaete* — пластинчаста водорість із пластинчастим таломом, найближчий предок вищих рослин).

5.3.3. Група Embryophyta, = Plantae sensu strictissimo — вищі рослини, ембріофіти, рослини в найбільш вузькому сенсі.

Багатоклітинні первинно-наземні організми, для яких характерне живлення зародка (ембріона) рослиною попереднього покоління, первинна присутність специфічного жіночого гаметангія — архегонію, а також продихів (первинна відсутність останніх допускається в Marschantiophyta).

Опис систематичної структури вищих рослин ускладнюється тим, що найбільші підгрупи цих організмів традиційно мають ранг відділу; у той же час, із погляду філогенезу, всі вони належать до класу Coleochaetophyceae. Крім того, відповідно до парадигми Хенніга, кожний рівень дихотомії має зменшувати таксономічний ранг групи, тому, наприклад, квіткові рослини можуть виявитися не відділом, а підкласом або навіть порядком. Такі перебудови ускладнюють практичну роботу ботаніків; у той же час таксономічна ієрархія покликана цю роботу спростити. У зв'язку із цим система рангів таксонів вищих рослин не пов'язана з аналогічною системою вищестоящих груп. Нижче вона наведена без зазначення рангів, але з урахуванням ієрархії таксонів.

Система вищих рослин

Marschantiophyta — печіночники

Bryophyta — справжні мохи

Anthocerotophyta — антоцеротофіти, антоцеротові мохи

Tracheophyta — судинні рослини

Lycophyta — плауни (мікрофільні рослини)

Euphyllophyta — макрофільні рослини

Monilophyta — монілофіти (папороті, хвощі, псилоти)

Spermatophyta — насінні рослини

Gymnospermatophyta — голонасінні

Cycadophyta — саговники

Ginkgophyta — гінкгові

Pinophyta — хвойні

Gnetophyta — гнетові

Magnoliophyta — покритонасінні (квіткові)

У систематиці покритонасінних рослин також відбулися значні зміни, обумовлені встановленням філогенетичних зв'язків між основними групами цих рослин. У сучасній системі APGIV (Angiosperm Phylogeny Group IV), опублікованій 2016 р., однодольні рослини зберегли статус монофілетичної групи, у той час як колишній клас дводольних був розділений на кілька самостійних груп: Амбореллови, Німфейні, Австробайлесві, Хлорантови, Магноліїди й Еудикоти (власне дводольні, у т. ч. усі «шкільні» родини дводольних рослин).

III. СУБДОМЕН AMORPHEA (=UNIKONTA, PODIATA) — АМОРФЕЇ, УНІКОНТИ, ПОДІАТИ

Назва в перекладі з грецької означає «безформні», що вказує водночас як на схильність до утворення амебоїдних клітин, так і на різноманіття форм. Найбільша за кількістю видів супергрупа, яка об'єднує значну частину вищих гетеротрофних еукаріотів. На відміну від Excavata і Diaphoretikes, більшість Amorphea мають один джгутик. Однак така структура, як показали недавні дослідження, не є первинною (Kim et al., 2006; Rogen, Simpson, 2009), тому друга назва субдомену, Unikonta (одноджгутикові), визнана невдалою.

6. Надцарство Amoebozoa — амебозої

Походження назви: *амеба* — амеба, *зоо* — тварина.

Місце в еволюції групи: вершина еволюції амебоїдних форм; окрім зелених рослин, справжніх грибів і багатоклітинних тварин, Amoebozoa — єдина група організмів, яка вийшла на суходіл у вільноживучому стані.

Рівень організації: одноклітинні, колоніальні й плазмодіальні форми, мікроскопічні та макроскопічні.

Екологія: мешкають у прісних і солоних водоймах, у ґрунті та на суходолі, а також у тілі організмів-господарів.

Джгутиковий апарат: два нерівних передніх джгутика; зазвичай на трофічній стадії відсутні, клітина пересувається з допомогою широких несправжніх псевдоподій (рис. 2.20).

Мітохондрії: мають трубчасті або гіллясті кристи; іноді мітохондрії вторинно втрачені.

Хлоропласти: відсутні.

Статевий процес: у деяких видів первинно відсутній, в інших видів нерегулярний (без мейозу) або регулярний.

Філогенетичні зв'язки в межах надцарства показані на рис. 2.21.



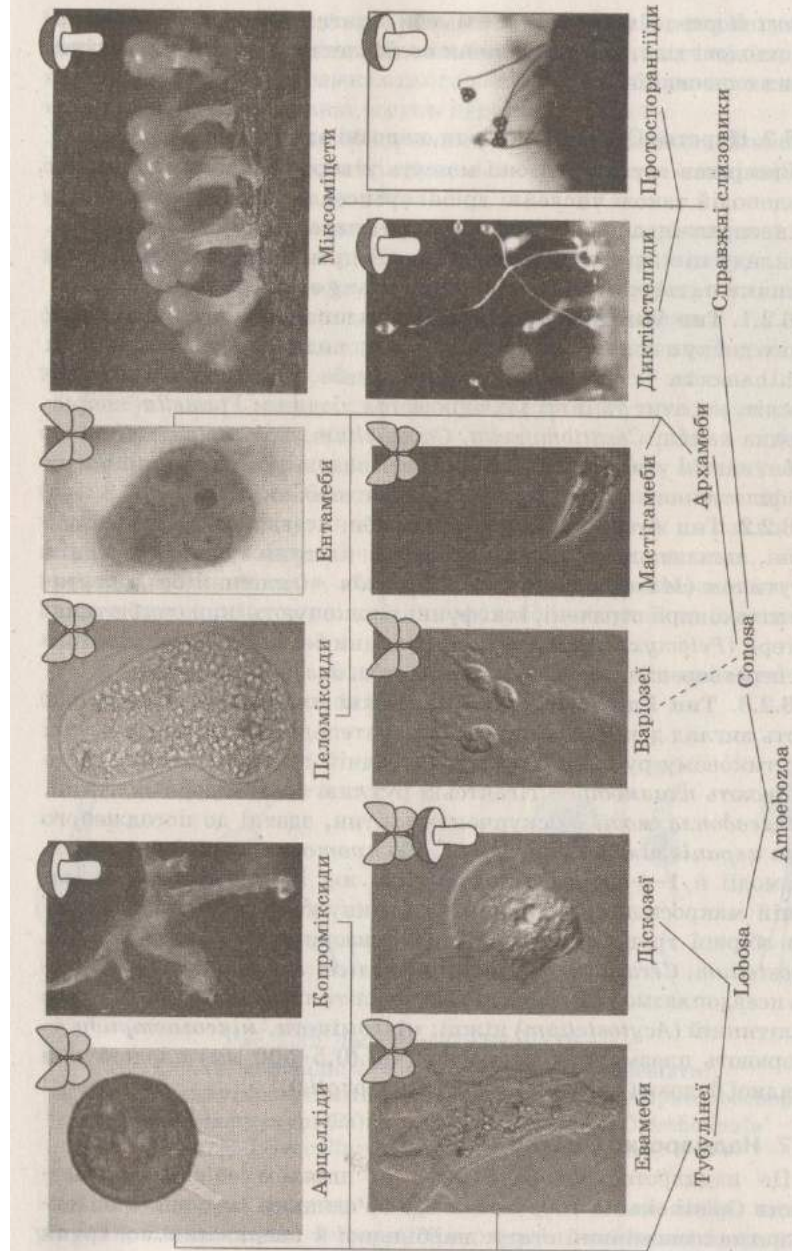
Рис. 2.20. Джгутикова клітина Амобеозоа

6.1. Царство Lobosa — лобози, лобозні амеби

Класичні амеби, що мають однотипні широкі псевдоподії. У публікації Kang et al. (2017) запропонована реформа цієї супергрупи шляхом відокремлення від неї Tubulinea та приєднання останніх до Conosa з утворенням нової супергрупи — Tevosea. Якщо у складі групи залишаться лише Discosea, вони дадуть свою назву всьому царству.

6.1.1. Тип Tubulinea — тубуліней: псевдоподії пальцеподібної форми (лобоподії): *евамеби* — голі одноядерні амеби (*Амеба* — класична *амеба-протей*); *арцелліди*, =*раковинні лобозні амеби* — одноядерні амеби з органічною лорикою, іноді інкрустованою часточками детриту (*Arcella*, *Diffugia*); *копроміксиди* — невелика група «клітинних» слизивиків: утворюють псевдоплазмодії й деревоподібні плодові тіла.

6.1.2. Тип Discosea — дискозеї: псевдоподії переважно мають вигляд широкого, віялоподібного фронту на передньому кінці клітини (ламелоподії): *Vannella* — ґрунтова й прісноводна амеба,



Protosteliopsis, *Endostelium* — амеби, здатні утворювати односпорові плодові тіла, колишні члени поліфілетичного класу протостелієвих слизовиків.

6.2. Царство Cnosa — конози, конозні амеби

Своєрідна група амеб, які можуть утворювати окрім головних псевдоподій також численні дрібні субпсевдоподії, або не утворюють несправжньоніжок узагалі й мають червоподібну форму. Втім, до складу цієї групи скоріше за все будуть внесені *Tubulinea* — власники пальцеподібних лобоподій (Kang et al., 2017).

6.2.1. Тип Variosea — варіозеї: псевдоподії мають вигляд широкого диску з контуром із тонких волосоподібних субпсевдоподій: *Acanthamoeba* — поширена ґрунтова амеба, здатна викликати енцефаліт, кератит та інші захворювання людини; *Flamella* — прісноводна амеба; *Ceratiomyxella*, *Cavostelium*, *Schizoplasmodium* — амеби, здатні утворювати односпорові плодові тіла, колишні члени поліфілетичного класу протостелієвих слизовиків.

6.2.2. Тип Archamoebae — архамеби: псевдоподії відсутні або дрібні, пальцеподібні: *мастигамеби* — клітини з одним переднім джгутиком (*Mastigamoeba*); *пеломіксиди* — клітини без джгутиків, мітохондрії втрачені, їхні функції виконують інші симбіотичні бактерії (*Pelomyxa*); *ентамеби* — клітини без джгутиків, мітохондрії перетворені на мітосоми (*Entamoeba*, *дизентерійна амеба*).

6.2.3. Тип Eumycetozoa — справжні слизовики: псевдоподії мають вигляд декількох широких лопатеподібних відростків, при джгутиковому русі змінюються на задній кінець клітини; часто утворюють *плазмодії* — гігантські рухливі багатоядерні клітини, або *псевдоплазмодії* — скупчення клітин, здатні до погодженого руху: *цераціоміксові слизовики*, або *протоспорангіїди* — мають плазмодії й 1–4-спорові плодові тіла, які іноді скупчені на масивній макроскопічній підложці, в минулому вважалися частиною збірної групи протостелієвих слизовиків (*Protosporangium*, *Cavostelium*, *Ceratiomyxa*); *диктіостелієві слизовики* — утворюють псевдоплазмодії й плодові тіла на клітинній (*Dictyostelium*) або неклітинній (*Acytostelium*) ніжці; міксоміцети, *міксогастриди* — утворюють плазмодії й макроскопічні (0,5–500 мм) плодові тіла складної будови (*Lycogala*, *Fuligo*, *Stemonotis*).

7. Надцарство Obazoa — обазої

Це надцарство створене 2013 р. шляхом об'єднання надцарств Opisthokonta і Arusozoa. Це об'єднання порушило питання про таксономічний статус найбільшої й найважливішої групи

Opisthokonta, до складу якої, зокрема, входять тварини й гриби. Оскільки загальноприйнятий таксономічний ранг для цієї групи не запропонований, у рамках цього посібника ми будемо розглядати її в несистемному ранзі «групи царств».

Походження назви: об'єднання назв Opisthokonta, Breviatea і Arusomonadida (дві останні групи в системі Едла зі співавторами утворюють надцарство Arusozoa).

Місце в еволюції: нащадки Amoebozoa, володарі найскладнішого рівня організації й найбільшого видового різноманіття.

Рівень організації: одноклітинні, колоніальні й багатоклітинні форми, у т. ч. макроорганізми із тканинами й органами.

Екологія: мешкають в усіх середовищах — прісних й солоних водах, ґрунті, суші, або ведуть паразитичний спосіб життя.

Джгутиковий апарат: два субапикальних джгутика (Arusozoa), один задній джгутик (більшість Opisthokonta), зрідка — багато задніх джгутиків (гриб *Neocallymastix*; терміт *Mastotermes*) (рис. 2.22). Більшість багатоклітинних форм, за винятком вищих грибів, зберегли джгутиконосні клітини. У людини до таких належать сперматозоїди, в'їчасті клітини дихальних шляхів, яйцепроводів, сім'япроводів, шлуночків мозку й спинномозкового каналу, а також рецепторні клітини нюхового, слухового й вестибулярного аналізаторів.

Мітохондрії: мають пластинчасті кристи (окрім найархаїчніших форм, де трапляються інші типи).

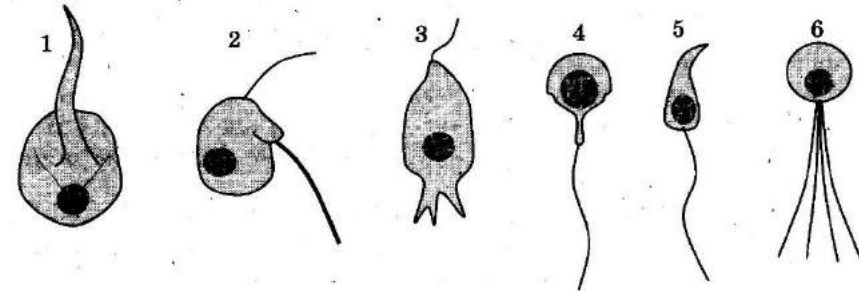


Рис. 2.22. Джгутикові клітини Обазоа:

- 1 — апузомонади; 2 — анкiромонади; 3 — брeвіати;
4, 5 — однокджгутикові Opisthokonta (сперматозоїди тварин, зооспори й гамети нижчих грибів); 6 — багатоджгутикові Opisthokonta (гриб *Neocallymastix*; терміт *Mastotermes*)

Хлоропласти: відсутні в переважній більшості видів, однак у грибів (лишайники) і тварин (ряд червів, молюсків і асцидій)

поширений стійкий симбіоз із водоростями й ціанобактеріями, який дозволяє повністю відмовитися від поглинання органічної їжі ззовні (рис. 2.28; див. також с. 85).

Статевий процес: регулярний (крім деяких одноклітинних форм).

Філогенетичні зв'язки в межах надцарства показані на рис. 2.23–24.

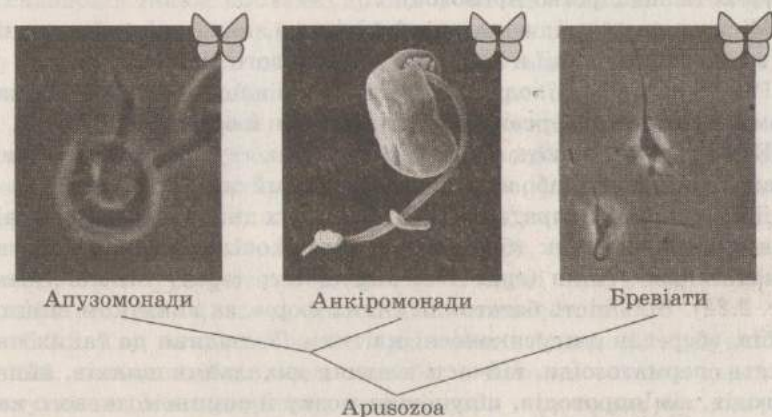


Рис. 2.23. Представники Apusozoa і філогенетичні зв'язки між ними

7.1. Царство Apusozoa — апузозої

Група найдавніших Amorphea, яка зберігає окремі ознаки інших субдомнів. Назва походить від грецьк. *apus* — безногий, *zoon* — тварина, букв. «безногі тварини».

7.1.1. Тип Apusomonadida — апузомонади: передній джгутик товстий, оточений своєрідною муфтою, задній знаходиться у межах червної борозни; кристи трубчасті (*Apusomonas* — водний джгутиконосець).

7.1.2. Тип Ancyromonadida — анкіромонади: передній джгутик тонкий і короткий, задній — товстий, оточений чохлам; кристи плоскі або дископодібні (!) (*Ancyromonas* — водний джгутиконосець).

7.1.3. Тип Breviatea — бревіати: єдиний джгутик спрямований уперед; є псевдоподії; кристи не розвинені, мітохондрії зі зміненими функціями (*Breviata* — водна амеба).

Група царств Opisthokonta — опістоконти

Група вищих Obazoa, яка об'єднує високорозвинені гетеротрофні форми — тварин і грибів, а також їхніх одноклітинних предків. Найбагатша видами група живих організмів. Назва

походить від грецьк. *opisthos* — задній, *kontos* — джгутик; літерально: «задньоджгутикові».

Опістоконти розділяються на два царства, Holomycota і Holozoa. Саме до цих царств належать усі багатоклітинні тварини й значна частина міцеліальних грибів. Для зручності до зазначених царств застосовують традиційні назви «Тварини» і «Гриби», однак, щоб уникнути змішування цих монофілетичних таксонів із традиційними поняттями тварин і грибів, заснованими на типі живлення й рівні організації, доцільно говорити про «справжні гриби» і «справжні тварини».

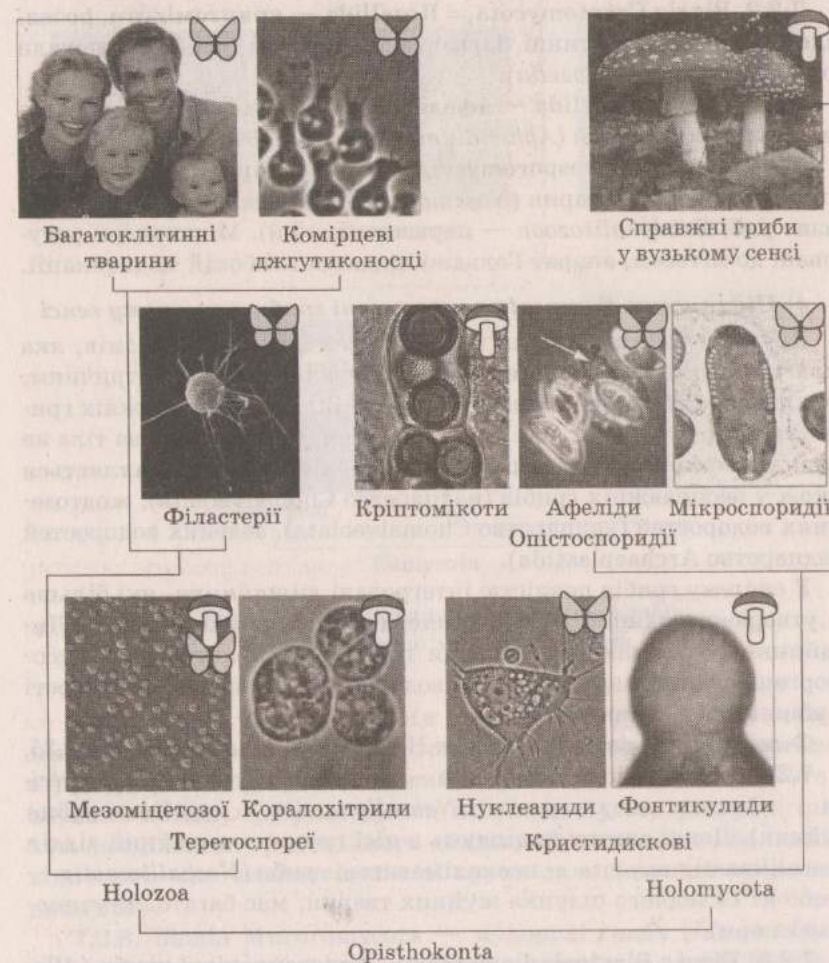


Рис. 2.24. Представники Opisthokonta і філогенетичні зв'язки між ними

7.2. Царство Holomycota, = Nucletmycea — справжні гриби

а) Підцарство Cristidiscoidea — Кристидискові

7.2.1. Відділ Cristidiscoidea — кристидискові: *нуклеаріїди* — одноядерні амеби з тонкими ризоподіями; предки справжніх грибів (*Nuclearia*), *фонтикуліди*, або «порожнистоніжкові слизовики» — амеби, які утворюють псевдоплазмодії та плодові тіла на порожній неклітинній ніжці (*Fonticula*).

б) Підцарство Opisthosporida — Оністоспоридії

7.2.2. Відділ Cryptomycota, = Rozellida — криптомікоти, розеліди: внутрішньоклітинні паразити грибів, які раніше належали до хітридіоміцетів (*Rozella*).

7.2.3. Відділ Aphelida — афеліди: внутрішньоклітинні паразити зелених водоростей (*Aphelidium*). Мають трубчасті кристи.

7.2.4. Відділ Microsporomycota — мікроспоридії: внутрішньоклітинні паразити тварин (*Nosema* — паразит бджіл; *Glugea* — паразит риб; *Encephalitozoon* — паразит людини). Мітохондрії редуковані до мітосом, апарат Гольджі піддався глибокій модифікації.

в) Підцарство Eumycota — справжні гриби у вузькому сенсі

Друга за розміром після тварин група живих організмів, яка включає форми з амебоїдним, моноцентричним, поліцентричним, дріжджовим або міцеліальним таломом. Більшість справжніх грибів утворюють міцелій, але слід пам'ятати, що така будова тіла не є унікальною рисою цих організмів: подібний тип тіла трапляється також у несправжніх грибів (надцарство Chomalveolata), жовтозелених водоростей (надцарство Chomalveolata), зелених водоростей (надцарство Archaeplastida).

У систему грибів повністю інтегровані *лишайники*, які більше не утворюють єдиної систематичної групи будь-якого рангу. Лишайники розглядаються як види грибів, що практикують високоорганізований паразитизм на водоростях, за рівнем складності порівняний з агрикультурою.

Філогенетичні зв'язки в межах Holomycota показано на *рис. 2.25*.

7.2.5. Відділ Chytridiomycota — хітридієві гриби (*Synchytrium* — збудник раку картоплі; *Neocallymastix* — симбіонт рубця жуйних). Деякі автори виділяють з цієї групи самостійний відділ Neocallimastigomycota — неокаліматигові гриби (*Neocallimastix* — симбіонт складного шлунка жуйних тварин, має багатоджгутикові зооспори).

7.2.6. Відділ Blastocladiomycota — бластокладієві гриби (*Allomyces* — водний міцеліальний гриб із чергуванням поколінь).

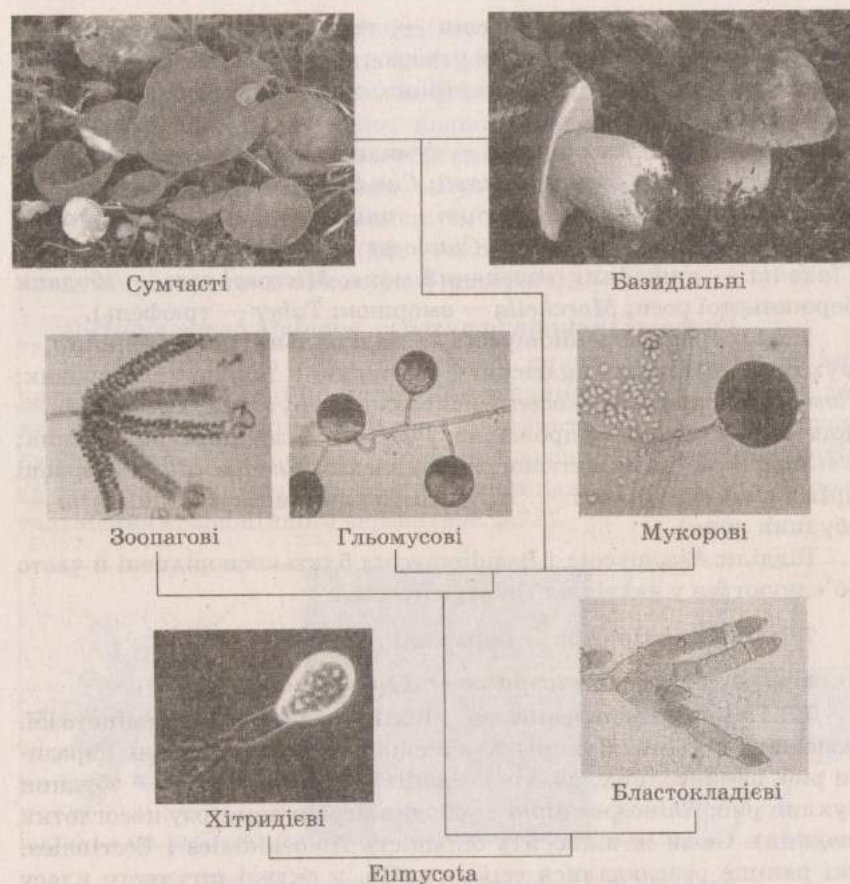


Рис. 2.25. Представники Справжніх грибів і філогенетичні зв'язки між ними

7.2.7. Відділ Zoopagomycota — зоопáгові гриби (*Kickxella* — міцеліальний сапротрофний гриб зі складними спороносними структурами; *Zoopagus* — хижий водний гриб; *Entomophthora* — паразит комах). *Zoopagomycota* и *Mucoromycota* утворені шляхом розділення традиційного відділу *Zygomycota*; еволюційні відносини між складовими цієї групи залишаються предметом дискусій.

7.2.8. Відділ Mucoromycota — мұкорові гриби (*Mucor*, *Rhizopus* — головчасті цвілі, які уражають харчові продукти; *Mortierella* — поширений ґрунтовий сапротроф).

7.2.9. Відділ Glomeromycota — гльомероміцети, гльомусові гриби (*Gigaspora* — гриб, який утворює арбускулярно-везикулярну мікоризу; *Geosiphon* — має внутрішньоклітинні симбіонти — ціанобактерії).

7.2.10. Відділ Ascomycota — сумчасті гриби (*Saccharomyces* — пекарські, пивні, винні дріжджі; *Candida* — збудник молочниці; *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium* — цвілеві гриби; *Trichophyton* — збудник стригучого лишая; *Claviceps* — збудник ріжків злаків; *Cladonia* — лишайник «оленячий мох», *Microsphaera* — збудник борошнистої роси; *Morchella* — зморшок; *Tuber* — трюфель).

7.2.11. Відділ Basidiomycota — базидіальні гриби (*Amanita* — мухомор, поганка; *Agaricus* — печериця; *Boletus* — боровик; *Russula* — сиріжка; *Fomes* — справжній трутовик; *Lycoperdon* — дощовик; *Tremella* — дрожалка; *Puccinia* — збудник іржі рослин; *Ustilago* — збудник летючої сажки злаків; *Rhodotorula* — червоні дріжджі; *Cryptococcus* — збудник пухлин мозку; *Malassezia* — збудник лупи).

Відділи Ascomycota і Basidiomycota близькоспоріднені й часто об'єднуються у надвідділ Dikaryomycota.

7.3. Царство Holozoa — справжні тварини

а) Підцарство Teretosporea — Теретоспорей

7.3.1. Тип Mesomycetozoea, Ichthyosporea — мезомицетозої, іхтіоспорей: Одноклітинні, плазмодіальні й міцеліальні паразити риб, земноводних, птахів і ссавців (*Dermocystidium* — збудник пухлин риб; *Rhinosporidium* — збудник грануломатозу носоглотки людини). Сюди ж відносять більшість Amoebidiales і Eccrinales, які раніше розглядалися серед грибів, у складі штучного класу Trichomycetes.

7.3.2. Тип Corallochytrida — Коралохітриди: одноклітинні вільні морські гетеротрофи, які утворюють амебоїдні спори й кулясті трофічні стадії.

б) Підцарство Filasterea — Філастерії

7.3.3. Тип Filasterea — філастерії: одноядерні амеби з нерозгалуженими шиловидними псевдоподіями; віддалені предки справжніх тварин (*Ministeria*).

в) Підцарство Choanozoa — Хоанозої

7.3.4. Тип Choanozoa — комірцеві джгутиконосці, хоанофлагелати: вільні, одноклітинні або колоніальні джгутиконосці, навколо джгутика яких розташований комірцеві, утворений із тісно розташованих мікроросинок. Порожністі сферичні колонії

хоанофлагелат є безпосередніми предками багатоклітинних тварин (але ж замість цих цікавих об'єктів шкільний підручник вперто ілюструє колоніальну стадію еволюції тварин прикладом вольвокса, який не має до тварин жодного стосунку, і до того ж є не колоніальним, а ценобіальним організмом).

У деяких багатоклітинних, зокрема в губок, дотепер збереглися комірцеві клітини — хоаноцити, в інших, у том числі й людини, є клітини з кіноцілією (джгутиком) і стереоціліями (редукованими мікроросинками комірця) (рис. 2.26).

г) Підцарство Metazoa — багатоклітинні тварини

Найбільша група живих організмів, до якої входять усі без винятку багатоклітинні представники тваринного світу, а також деякі вторинноодноклітинні форми. Систематична структура групи дуже складна; у ній, як і у світі вищих зелених рослин, виділяється декілька «безіменних» рангів, покликаних відбити етапи розгалуження еволюційного дерева (рис. 2.27).

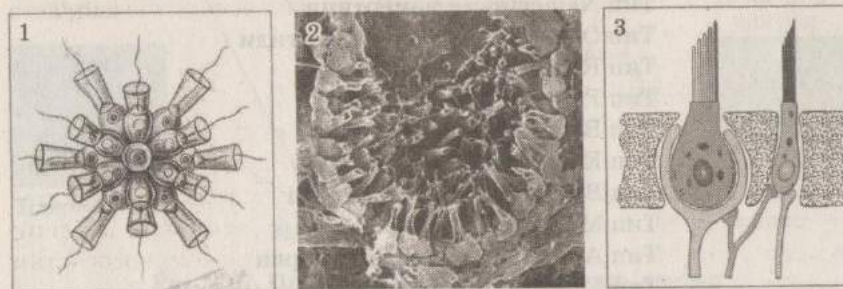


Рис. 2.26. Комірцеві джгутиконосці та їхні пащадки:

1 — колоніальний комірцевий джгутиконосець *Sphaeroeca*; 2 — комірцеві клітини в тілі губки; 3 — видозмінені комірцеві клітини в тілі людини — волоскові клітини слухового аналізатора (жовтим виділений комірцеві, червоним — джгутик)

Система багатоклітинних тварин

Надрозділ Placozoa — плакозої

Тип Placozoa — пластинчасті

Надрозділ Parazoa — паразої

Тип Porifera — губки

Надрозділ Eumetazoa — еуметазої

Розділ Radiata — радіальні, променеві

Тип Ctenophora — реброплави

Тип Cnidaria, =Coelenterata — кишквопорожнинні

Розділ Bilateria — білатеральні, двобічносиметричні

(без рангу) *Xenacoelomorpha* — ксенацеломорфи

Тип Acoelomorpha — ацеломорфи, безкишкові турбеларії

Тип Xenoturbellida — ксенотурбеліди

(без рангу) *Nephrozoa* — нефрозії

Підрозділ Protostomia — первиннороті

Надтип Platyzoa — платизої, «плоскі»

Тип Platyhelminthes — плоскі черви

Тип Gastrotricha — гастротрихи

Тип Rotifera — коловертки

Тип Acanthocephala — скреблики

Тип Gnathostomulida — гнатостомуліди

Тип Micrognathozoa — мікрогнатозої

Тип Cycliophora — цикліофори

Надтип Lophotrochozoa — лопотрохозої, «спіральні»

Тип Sipuncula — сипункуліди

Тип Nemertea — немертини

Тип Orthonectida — ортонектиди

Тип Rhombozoa — ромбозої

Тип Phoronida — фороніди

Тип Bryozoa — мохуватки

Тип Entoprocta — камптозої

Тип Brachiopoda — плечоногі

Тип Mollusca — моллюски

Тип Annelida — кільчасті черви

Тип Echiura — ехіуриди

Надтип Ecdysozoa — екдизозої, «линяючі»

Тип Kinorhyncha — кіноринхи

Тип Loricifera — лоріцифери

Тип Priapulida — пріапуліди

Тип Nematoda — нематоли

Тип Nematomorpha — волосатики

Тип Onychophora — оніхофори

Тип Tardigrada — тихоходи

Тип Arthropoda — членистоногі

(підрозділ не встановлений)

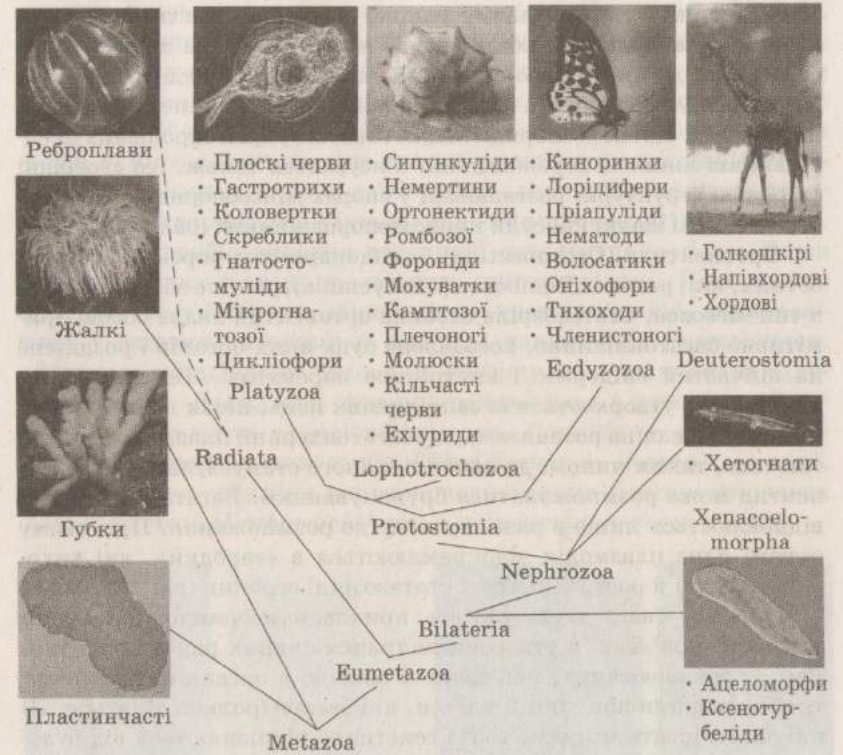
Тип Chaetognatha — щетинкоцелепні, хетогнати

Підрозділ Deuterostomia — вториннороті

Тип Echinodermata — голкошкірі

Тип Hemichordata — напівхордові

Тип Chordata — хордові



Вторинна одноклітинність у Metazoa і Eumycota

У світі багатоклітинних тварин відомі численні приклади вторинного спрощення, обумовленого паразитичним способом життя. Однак наскільки далеко може зайти подібне спрощення? Чи не може воно спричинити повернення до одноклітинного стану? Донедавна вчені вважали, що настільки глибока деградація неможлива. Однак недавно були виявлені мінімум два приклади вторинної одноклітинності, тобто, користуючись мовою традиційної систематики, повернення від багатоклітинних тварин до найпростіших.

Мухоспореа (= Мухозоа, міксоспоридії, слизуваті споровики) — група паразитичних організмів, які уражають переважно риб і земноводних (представники: *Muxidium*, *Muxobolus*, *Enteromuxum* та ін.). Спори міксоспоридій складаються із 1–4 клітин. Після

проникнення в тіло організму-хазяїна спора розвивається у багатоядерний плазмодій. Подібний спосіб життя дозволив віднести міксоспоридій до нині розформованого типу Кнідоспоридій (він також включав мікроспоридій). Однак молекулярно-філогенетичний аналіз показав, що міксоспоридії являють собою край спрощених представників кишковопорожнинних. З'ясувалося також, що своєрідні спіральні структури, розташовані у спорах міксоспоридій, являють собою типові жалкі капсули кишковопорожнинних (рис. 2.28а).

Ортонектиди (Orthonectida) — ендопаразити морських безхребетних, які, разом із Rombozoa (= Dicyemida), раніше об'єднувалися в тип Mesozoa. Статевозріла особина ортонектид являє собою примітивне багатоклітинне, позбавлене будь-яких органів і розділене на війчастий епідерміс і внутрішню паренхіму. Личинки ортонектид, які утворюються із запліднених яєць, після проникнення в тканини хазяїна розвиваються у багатоядерний плазмодій, повертаючись, таким чином, до одноклітинного стану. Плазмодій ортонектид може розмножуватися брунькуванням. Багатоклітинність відновлюється лише в разі переходу до розмноження. При цьому окремі ядра плазмодія відокремлюються в «зародки», які виходять назовні й розвиваються у статевозрілі особини (рис. 2.28б).

Окремої уваги заслуговують приклади вторинної багатоклітинності, пов'язані з утворенням трансмісивних ракових клітин. Рак — захворювання, пов'язане з появою в організмі багатоклітинної тварини популяцій клітин, які неконтрольно діляться. Ці клітини містять мутації, тобто генетично відрізняються від будь-яких інших клітин материнського організму, що технічно робить їх представниками іншого виду живих організмів. Звичайно, у більшості випадків строк існування такого «виду» невеликий: ракові клітини замкнені у межах одного багатоклітинного індивіда й гинуть разом із ним. Однак в окремих випадках раковим клітинам вдається заразити інший індивід. Так з'являються трансмісивні («заразні») пухлинні клітини, які по суті являють собою самостійні одноклітинні організми, які ведуть паразитичний спосіб життя. Їхній геном відмінний від генома хазяїна, вони мають специфічну морфологію, життєвий цикл і навіть ареал, тобто відповідають усім критеріям виду (рис. 2.28в).

Прикладом таких вторинноодноклітинних організмів є збудники лицьової пухлини хижого сумчастого — тасманійського диявола (*Sarcophilus harrisi*), які передаються від однієї особини до іншої через укуси, а також збудника трансмісивної венеричної саркоми собаки, яка передається статевим шляхом. Але найбільш вражаючим прикладом біологічної самостійності трансмісивних

пухлин є клітини, які виникли в молюска *Venerupis corrugata*, але зараз виявляються в іншого виду, *Polititapes aureus*. Імовірно, якийсь час тому *V. corrugata* отримали стійкість до цього захворювання, і воно б зникло, якби свого часу не заразило популяцію *P. aureus*. У цьому випадку клітини пухлини, які виявляються у тілі *P. aureus*, уже ніяк не можуть уважатися патологічним варіантом її власних клітин: адже даний одноклітинний патоген виник на базі генома зовсім іншого виду (Murchison, 2016).

У світі грибів випадки вторинної одноклітинності ще більш численні й, на відміну від тварин, широко відомі. Йдеться про дріжджі (рис. 2.28г) — збірну групу організмів, які, розвиваючись у багатих на органіку рідких і напіврідких середовищах, утратили міцеліальну будову й повернулися до типової одноклітинності. Дріжджові форми трапляються в сумчастих грибах (*Saccharomyces* — хлібні дріжджі, *Candida* — збудник молочниці), базидіальних грибів (*Rhodotorula* — червоні дріжджі, *Cryptococcus* — збудник криптококозу людини) і ентомофторових Zoopagomycota (*Entomophthora* — поширений патоген комах).

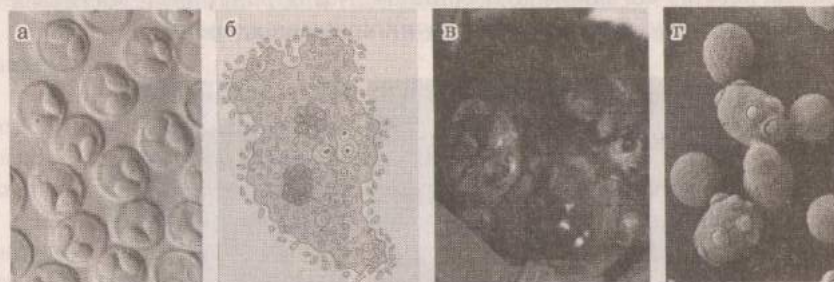


Рис. 2.28. Вторинноодноклітинні організми

а — міксоспоридія; б — ортонектида (у стані плазмодію);
в — трансмісивна лицьова саркома тасманійського диявола;
г — дріжджі *Saccharomyces cerevisiae*.

Фотосинтез у Metazoa і Eumycota

Тварини й гриби здебільшого є класичними гетеротрофами, однак навіть серед них відомі винятки, які ще раз підтверджують, що розмежування царств за способом живлення є штучним. Нижче наводяться деякі приклади пристосування багатоклітинних тварин і вищих грибів до живлення з допомогою тісно інтегрованих фотосинтезуючих ендосимбіонтів (рис. 2.29).

Безкишкова турбелярія (ацеломорф) *Convoluta convoluta* не має ротового отвору і харчується винятково за рахунок симбіотичної

зеленої водорості *Platymonas convolutae*; поведінка тварини підпорядкована цілям фотосинтезу: черв'як шукає освітлені ділянки, приймає «сонячні ванни» і т. п.

Асцидія *Didemnum molle* «вирослує» в атріальній порожнині ціанобактерію *Prochloron didemni*. Це єдина сучасна ціанобактерія, яка не містить фікобілінів і синтезує хлорофіл *b*, що надає їй найглибшої подібності з хлоропластом зелених рослин.

Морський моллюск *Elysia chlorotica* поглинає клітини жовтозеленої водорості *Vaucheria litorea*, вилучає з них хлоропласти й передає у власні клітини. Хлоропласти функціонують у клітинах моллюска до 8 місяців. Звичайно, ці хлоропласти йому «чужі», але не слід забувати, що й для водорості вони «не свої», тому що є генетично чужорідними ендосімбіонтами.

Гриб *Geosiphon pyriformis* із відділу Glomeromycota. Міцелій формує сифональні міхури, у цитоплазмі яких розвиваються ціанобактерії *Nostoc punctiforme*. Ціанобактерії постачають грибу продукти фотосинтезу й азотфіксації, одержуючи натомість воду й мінеральні речовини. Дана асоціація має певну подібність із лишайниками, але, на відміну від фікобіонтів останніх, *Nostoc punctiforme* міститься всередині грибною клітини, тобто функціонує як хлоропласт.

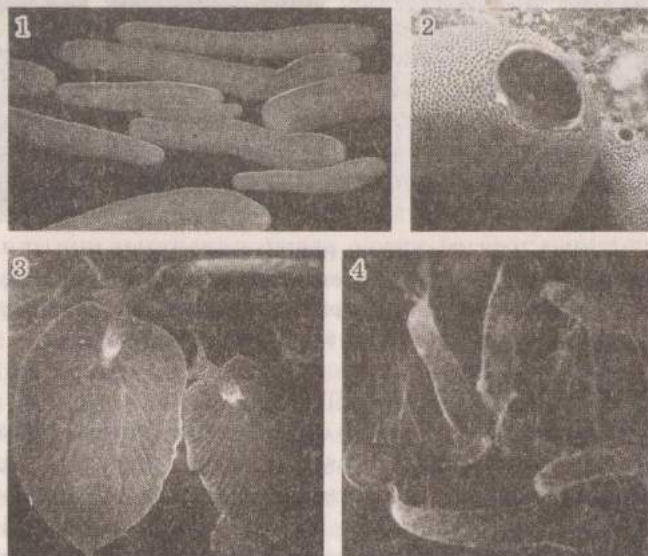


Рис. 2.29. Фотосинтезуючі тварини (1–3) і гриби (4):
1 — *Convoluta convoluta*; 2 — *Didemnum molle*; 3 — *Elysia chlorotica*;
4 — *Geosiphon pyriformis*

РОЗДІЛ 3. БІОЛОГІЧНА НОМЕНКЛАТУРА

3.1. ОСНОВНІ ТЕРМІНИ

Класифікування — розподіл об'єктів по групах відповідно до властивих їм ознак.

Класифікація — система упорядковано згрупованих об'єктів.

Критерій — ознака, відповідно до якої здійснюється класифікування.

Таксон, або **таксономічна одиниця** — група індивідуумів, створювана у процесі класифікування живих організмів.

Ієрархія — розташування груп об'єктів у порядку супідрядності, тобто включення одних груп до складу інших.

Таксономічна категорія — рівень ієрархії таксонів (вид, рід, клас...).

Ранг таксона — це властивий таксону рівень ієрархії, тобто сходинка, на якій перебуває таксон в ієрархічній системі. Наприклад, у словосполученні «родина Rosaceae» слово «Rosaceae» є назвою таксона, а слово «родина» вказує на ранг цього таксона.

Поняття таксономічної категорії й рангу таксона майже синонімічні, однак про ранг зазвичай говорять відносно конкретного таксона, а про категорію — відносно рівня ієрархії в цілому.

Систематичне положення — положення організму в системі органічного світу, описуване у формі низхідного (рідше висхідного) переліку таксонів різного рангу, до складу яких входить організм.

3.2. ПРИНЦИПИ БІОЛОГІЧНОЇ НОМЕНКЛАТУРИ

В основу найменування таксонів покладено принципи, порушення яких спричиняє відмову в опублікуванні назви й введення його у науковий вжиток. Ці принципи викладено в **номенклатурних кодексах** — міжнародних зводах правил і норм біологічної номенклатури. Кодекси видаються за результатами обговорення проблем номенклатури на профільних міжнародних конгресах, які проводяться раз на 5 років.

1. Принцип незалежності номенклатур: ботанічна, зоологічна й бактеріологічна номенклатури незалежні одна від одної й дотримуються різних, хоча й близьких правил.

2. Принцип типіфікації: таксони описуються на підставі еталонних (типових) зразків, які дозволяють безпосередньо зіставити назву й описуваний нею організм.

Типом роду є один із видів, що входять до його складу. Типіфікація категорій рангом вище роду здійснюється аналогічним чином, але з тією важливою особливістю, що тут номенклатурний тип визначає ще й назву таксона. Для родини, порядку, класу, і відділу корінь назви, як правило, визначається типовим родом. Наприклад, назва класу *Liliopsida* заснована на назві роду *Lilia* — лілія.

3. Принцип пріоритету: якщо таксон має декілька рівнозначних назв, перевага віддається тій із них, яку було обнародовано раніше за інших. Для того щоб назва вважалася обнародованою, її слід ефективно обнародувати, тобто опублікувати у доступному читачам науковому виданні (останнім часом це англomовний журнал із високим критерієм престижності — імпаکت-фактором). Із 1 січня 2012 р. електронні матеріали, опубліковані онлайн у форматі pdf із серійним номером ISSN або ISBN, теж вважаються обнародованими. Для так званого дійсного обнародування необхідно супроводити назву такими елементами:

- повним науковим описом однією із міжнародних мов (дондавна обов'язковим уважався опис латиною, однак тепер цю вимогу знято);
- вказівкою на типовий зразок (або типовий нижчий таксон);
- зазначенням місцезнаходження типових та інших зразків.

Для принципу пріоритету має численні обмеження. Так, наприклад, деякі непріоритетні, але широко вживані назви розглядаються як *nomina conservanda* — «законсервовані» імена. Їх застосування визнане доцільним заради забезпечення стабільності номенклатури.

Всі ефективно обнародовані назви таксона визнаються *синонімами*. Синоніми, засновані на одному типовому зразку, називаються гомотипічними й позначаються знаком тотожності (\equiv), а засновані на різних типах — *гетеротипічними* й позначаються знаком рівності ($=$). У спеціальній літературі для одного таксона можуть наводитися десятки синонімів.

4. Принцип унікальності назв: кожний таксон із певними межами, положенням і рангом може мати лише одну правильну назву.

Назви, використані для найменування різних організмів, іменують *гомонімами*. Вони з'являються у зв'язку з глибокою

спеціалізацією таксономічних досліджень: учений може бути не обізнаним про те, що пропонує ним назва вже використана в зовсім іншому розділі біології. Існування гомонімів допускається лише в тому випадку, якщо організми з однаковими назвами підпорядковуються двом різним номенклатурним традиціям, наприклад зоологічній і ботанічній.

5. Принцип універсальності назв: наукові назви розглядаються як слова латинської мови, незалежно від походження, і відмінюються відповідним чином. Латинська назва є єдиною науковою назвою таксона; національні назви наводяться лише поряд із нею і не підлягають суворій регуляції. Національні назви навіть не зобов'язані слідувати принципу бінарності номенклатури: так, українська назва «Тигр», що складається з одного слова, є, тим не менше, назвою виду, який латиною має бінарну назву *Panthera tigris*.

6. Принцип зворотної сили: правила номенклатури, прийняті в даний момент, поширюються на всі постанови, прийняті раніше, тобто мають зворотну силу. Цей принцип установлений для підпорядкування єдиним правилам усіх існуючих назв таксонів, незалежно від дати їх опублікування. Внесення змін у номенклатурний кодекс спричиняє переоцінку назв, заснованих на принципах попередніх кодексів.

3.3. СИСТЕМА ТАКСОНОМІЧНИХ КАТЕГОРІЙ

Основні категорії

Для відображення системи супідрядності між таксонами у XVII–XVIII ст. були розроблені назви основних рангів біологічної номенклатури — таксономічні категорії. Згодом стало очевидно, що кількість рівнів ієрархії має відбивати кількість вузлів розгалуження еволюційного дерева, що на практиці недосяжно. Тому прийнята на сьогоднішній день система категорій багато в чому умовна і зберігається в суто практичних цілях. Біологічно реальними можна вважати, ймовірно, лише вид і деякі внутрішньовидові категорії. В той же час самі таксони, незалежно від присвоєного їм рангу, безумовно є частиною об'єктивної реальності, оскільки об'єднувані ними індивіди, фізично пов'язані один з одним через безперервний процес передачі спадкової інформації.

Основні категорії розділяються на системні, обов'язкові для визначення систематичного положення кожного живого організму, і позасистемні — використовувані лише в разі потреби. Деякі

позасистемні категорії (наприклад, розділ) не мають навіть стійкого положення у таксономічній ієрархії й уводяться між тими рівнями, між якими в цьому випадку потрібний додатковий рівень ієрархії.

| Системні категорії | Позасистемні категорії |
|---------------------------------|------------------------|
| Надвидові: | |
| Dominion — домен | Imperium — Імперія |
| Regnum — царство | Divisio — Розділ |
| Phylum — відділ (у зоол. — тип) | |
| Classis — клас | Legio — легіон |
| Ordo — порядок (у зоол. — ряд) | Cohors — когорта |
| Familia — родина | Tribus — триба, коліно |
| Genus — рід | Sectio — секція |
| Species — вид | Series — серія, ряд |
| Внутрішньовидові: | |
| Varietas — різновид, варієтет | |
| Forma — форма | |

Вставні категорії

Уводяться у випадку, якщо система ієрархії в межах групи дуже складна і для її відображення основних категорій недостатньо. Вставні категорії створюються шляхом додавання до наявних найменувань категорій префіксів, найпоширеніші з яких — «*нид-*» (*sub-*) і «*над-*» (*super-*), наприклад, підцарство, надклас, субдомен і т. п. У зоології існує добре розвита система префіксів для вставних категорій:

| |
|---------------------|
| Гіга- |
| Мега- (= Магно-) |
| Гранд- (= Капаксо-) |
| Мірі- (= Гіпер-) |
| Супер- (= Над-) |
| Епі- |
| Основна категорія |
| Парв- |
| Нано- |
| Гіпо- |
| Міно- |
| Суб- (= Під-) |
| Інфра- |
| Мікро- |

3.4. НАЙМЕНУВАННЯ ТАКСОНІВ

Вид

Наукова назва виду являє собою *біномен*, тобто складається із двох слів:

- 1) назви роду, до якого належить даний вид; назва роду являє собою іменник у називному відмінку, записуваний курсивом із великої літери;
- 2) видового епітета, який указує на відмінну рису даного виду в межах роду; епітет являє собою прикметник, рідше — іменник у присвійному відмінку, записуваний курсивом з малої літери.

Наприклад, у науковій назві липи серцелистої, *Tilia cordata*, слово «*Tilia*» («липа») є назвою роду, до якого належить даний вид, а слово «*cordata*» («серцелиста») — видовим епітетом.

Внутрішньовидові категорії

Назви внутрішньовидових категорій являють собою *триномен*, тобто складаються із трьох слів:

- 1) назви роду,
- 2) видового епітета,
- 3) власне назви внутрішньовидового таксона, який являє собою записуване курсивом з малої літери слово того самого роду й відмінку, що має видовий епітет.

Для позначення рангу внутрішньовидової категорії використовують скорочення, записувані прямим шрифтом: *ssp.*, або *subsp.* — підвид (subspecies), *var.* — різновид (varietas), *f.* — форма (forma), *f. sp.* — спеціалізована форма (forma specialis; застосовується для паразитичних організмів).

Наприклад, у назві *Physarum globiferum f. flavum*, літера «*f.*» є *показчиком рангу* внутрішньовидового таксона (форма), а слово «*flavum*» — назвою цієї форми.

Рід і група роду

Назва роду завжди збігається з першим зі слів у назві виду.

Для позначення категорій, які розташовуються між родом і видом (підрід, секція, підсекція) використовують *інтеркалярні* (вставні) назви, які містяться в круглих дужках слідом за назвою роду і являють собою іменник у називному відмінку, записуваний курсивом із великої літери. Наприклад, у назві *Ornithoptera (Pryamus) lydius* слово «*Ornithoptera*» указує на рід, «*Pryamus*» — на секцію, а «*lydius*» — це видовий епітет.

Надродові категорії

Назви таксонів рангом вище роду являють собою *уніомен* — іменник, записуваний із великої літери прямим шрифтом. Для встановлення їхнього рангу прийняті стандартні закінчення, які, у силу традиції, є різними для об'єктів різних наук — ботаніки (всі окисненні фотосинтезики), мікології (справжні й несправжні гриби, а також слизовики), зоології (всі гетеротрофні еукаріоти) і мікробіології (прокаріоти).

Таким чином, стандартні закінчення 1) підкреслюють таксономічний ранг групи і 2) одночасно вказують на приналежність таксона до тієї або іншої традиційної групи. Завдяки цьому, за однією лише назвою можна точно дізнатися, що, наприклад, «Agaricomycetes» — це клас грибів, а «Bryophyta» — відділ рослин (табл. 3.1).

Табл. 3.1. Стандартні закінчення назв таксонів

| Категорія | Прокаріоти | Рослини | Гриби | Тварини |
|--------------------------------|---|--|------------|---------|
| Відділ (у тварин — тип) | -bacteria ¹ -archaeota ² | -phyta | -mycota | — |
| Підвідділ (у тварин — підтип) | -bacteriota ¹ -archaeina ² | -phytina | -mycotina | — |
| Надклас | — | — | — | -ata* |
| Клас | — | -phyceae ³ -psida ⁴ | -mycetes | -ea* |
| Підклас | -bacteridae | -phycidae ³ -idae ⁴ | -mycetidae | -inia* |
| Надпорядок (у тварин — надряд) | — | — | — | -idia* |
| Порядок (у тварин — ряд) | -ales | — | — | -ida* |
| Підпорядок (у тварин підряд) | -ineae | — | — | -ina* |
| Надродина | — | — | — | -oidea |
| Родина | -aceae | — | — | -idae |
| Підродина | -oideae | — | — | -inae |
| Триба | -eae | — | — | -ini |
| Підтриба | -inae | — | — | — |

¹ — застосовується для бактерій; ² — застосовується для архей; ³ — застосовується для водоростей; ⁴ — застосовується для вищих рослин; * — застосування не обов'язкове, існують інші варіанти (наведена система Кавальє-Сміта).

3.5. АВТОРСТВО ТАКСОНІВ

У науковій літературі, на відміну від навчальної, зазначення ім'я автора, який обнародував назву таксона, є обов'язковим. Звичайно посилання на прізвище автора стоїть відразу ж за назвою. Прізвища відомих учених, які описали безліч таксонів, указуються в скороченому вигляді; прізвища інших фахівців записуються повністю. У тих випадках, коли кілька авторів мали однакове прізвище, вдаються до їхніх ініціалів.

Наприклад:

Acer platanoides L. — автор виду Карл Лінней.

У випадку, якщо назва таксона має двох авторів, між їхніми прізвищами ставиться прийменник *et* (і) або знак &; якщо більше двох авторів — вони перераховуються через кому, і «et» ставиться перед останнім ім'ям. Зрідка в таких випадках пишеться прізвище першого автора й скорочення *et al.* (лат. *et alii*, «та інші»).

Наприклад:

Licea denudescens H. W. Keller et T. E. Brooks — вид описали Х. В. Келлер і Т. Е. Брукс.

Якщо вид переноситься в інший рід, його родова назва змінюється, а видовий епітет може змінити графічну форму. У цьому випадку прізвище автора, який дав первісну назву (базіонім), беруть у круглі дужки, а за ними пишуть прізвище автора, який дав нову назву. У зоологічній номенклатурі ім'я другого автора часто опускають.

Наприклад:

Stemonitis axifera (Bull.) T. Macbr. — вид описав Ж. Б. Булліар, надавши йому первинну назву *Trichia axifera*; далі Т. Макбрайд присвоїв цьому виду актуальну назву *Stemonitis axifera*.

Passer domesticus (L.) — вид описав К. Лінней, надавши йому первинну назву *Fringilla domestica*; далі М. Ж. Бріссон присвоїв цьому виду актуальну назву *Passer domesticus*. Зверніть увагу, що ім'я Бріссона у назві не згадується, оскільки йдеться про зоологічний об'єкт (горобець хатній).

У випадку, якщо автор обнародував назву таксона у праці іншого автора, після назви ставиться прізвище автора назви, потім прийменник *in*, і на сам кінець — прізвище автора праці, в якій була опублікована назва.

Наприклад:

Echinostelium minutum de Bary in Rostaf. — назву виду дав А. де Бари в книзі Й. Т. Ростафінського.

У тому випадку, якщо перший автор опублікував назву, але стандартним прийнято вважати опис виду, запропонований іншим, між їхніми іменами ставиться прийменник *ex* (за).

Наприклад:

Thelephora mollissima Pers. ex Fr. — назву запропонував Х. Г. Персон, але стандартним прийнято вважати опис, складений Е. М. Фрізом.

3.6. ОСОБЛИВІ ПОЗНАЧКИ В НАЗВАХ

У випадку, якщо автор уперше вживає назву описаного ним виду, ця назва супроводжується позначкою *sp. nov.* (*species nova*).

Наприклад:

Alwisia morula *sp. nov.*

Аналогічні позначення робляться й під час встановлення таксонів більш високого рангу.

Наприклад:

Reticulariales *ordo nov.* (новий порядок).

У випадку, якщо різні автори надають одній і тій самій назві різне значення, використовують слова *sensu* (у сенсі, у розумінні даного автора), *non sensu* — (не у сенсі, не в розумінні даного автора) або *nes*.

Наприклад:

Mycena filopes (Bull. ex Fr.) Quel. *sensu* Lange (1936); *sensu* Wakefield et Dennis (1950); *non sensu* Kuchner (1938) — вид розглядається нами в розумінні Ланге, Векфілда й Денніса, але не в розумінні Кюхнера.

Cylindrobasidium laeve (Pers. *nes* Fr.) Chamuris — базіонім виду трактується в розумінні Персона, але не Фріза.

У випадку, якщо назва має два значення, ширше і вужче, використовують терміни *sensu lato* = *s.l.* (у широкому сенсі) і *sensu stricto* = *s.s.* (у вузькому сенсі). Зрідка також застосовують формулювання *sensu latissimo* (у найширшому сенсі) і *sensu strictissimo* (у найвужчому сенсі).

Наприклад:

Plantae sensu stricto — рослини у вузькому сенсі.

Крім вищезгаданого, для уточнення меж таксона використовують такі позначення:

- **emend.** (*emendavit*) — опис виправлений іншим автором;
- **pro parte** = *p.p.* = *partim* — частково;
- **excluso** = *excl.* — виключаючи;
- **incluso** = *incl.* — включаючи.

Під час опису проблемних таксонів використовують такі позначення:

- **incertae sedis** — систематичне положення незрозуміло;
- **ad interim** — попередня назва;
- **nomen nudum** — назва не відповідає жодному таксону;
- **nom. inval.** (*nomen invalidum*) — назва не обнародувана за правилами;
- **nom. illeg.** (*nomen illegitimum*) — назва обнародувана, але неприйнятна, оскільки:
 - уже була використана для іншого таксона — гомонім;
 - даний таксон уже має іншу назву — *nomen superfluum*.
 При ідентифікації таксонів використовують такі позначення:
- **cf.** = *conformis* — імовірно;
- **aff.** = *affinis* — схоже;
- **cum dubit** — під сумнівом;
- **est!** — точно.

3.7. ПРАВИЛА ЧИТАННЯ ЛАТИНСЬКИХ НАЗВ

Читання букв і буквосполучень

Однозначні літери:

Більшість букв латини читаються також, як літери закритого складу англійської мови: A[A], B[б], D[д], E[е], F[ф], I[i], K[к], M[м], N[н], O[о], P[п], R[р], U[у], V[в], Z[з].

Нижченаведені літери мають особливе прочитання:

G — [г], H — [г], J — [й], L — [ль], Qu — [кв], W — [в], X — [кс], Y — [й]

Наприклад: *maximus* [ма́ксимус], *Betula* [бе́туля], *hamatus* [гама́тус], *aqua* [а́ква], *Juncus* [йункус, ю́нкус], *gutta* [гу́тта], *Quercus* [кве́ркус], *xylos* [ксі́лос], *lambda* [ля́мбда], *Ajuga* [айу́га, аю́га], *Volvox* [во́львокс].

Двозначні літери:

[ц] — перед e, i, y, а також дифтонгами, які звучать як [е]:

← *cerebrum* [церебрум], *fasciola* [фасціоля], *Acer* [ацер], *Cerasus* [церазус]. В українській традиції літера «і» після звуку [ц], зазвичай читається як [и]: *Cicas* [цикас].

[к] — в інших випадках: *caput* [ка́пут], *lactis* [ля́ктис], *Carex* [ка́рекс], *tinctura* [тінкту́ра], *Canis* [ка́ніс], *acris* [а́кріс].

Обидва випадки: *concinnum* [конци́ннум], *Cicada* [цикада́].

S → [ə] — між двома голосними, між голосною та **m, n**: *Rosa* [ро́за], *acetosa* [а́цетóза], *Mimosa* [мі́мóза], *tuberosum* [ту́берóзум].

[c] — в інших випадках: *sulfur* [су́льфур], *stella* [сте́лля], *áster* [а́стер], *sativus* [са́тієус], *robustus* [ро́бу́стус].

Обидва випадки: *organismus* [о́ргані́змус], *mensis* [ме́нзіс], *basis* [ба́зіс], *casus* [ка́зус], *curiosus* [ку́ріо́зус].

T → [ц] — у сполученні **ti** (крім **ti + приголосна**, а також **sti, xti**): *solutio* [солю́ціо], *Lutius* [Лю́ціус], *infectia* [інфе́кція], але: *combustio* [комбу́стіо], *mixtio* [мі́кстіо].

[т] — в інших випадках: *intestinum* [інтесті́нум], *tinctoria* [тінкту́ра], *Tilia* [ті́лія].

Обидва випадки: *Titian* [ті́ціан], *tristitia* [трі́стіція], *extinctia* [екстін́кція].

Голосні дифтонги

ae → [e] — *laevis* [ле́віс], *diaeta* [діе́та], *Viridae* [ві́ріде], *Hominidae* [гоміні́де].

У тому числі: **ae** → [ee] — *Rosaceae* [роза́цеє], *Liliaceae* [ліліа́цеє],

aea → [ea] — *Usnaea* [усне́а], *Archaea* [архе́а], *Aegaea* [е́ре́а].

Але із двокрапкою над **e** читається роздільно: **aë** → [ae] — *aer* [а́ер].

Не плутати з: **ea** → [ea] — *Centaurea* [центавре́а], *Achillea* [ахілле́а].

oe → [e] — *Amoeba* [аме́ба], *coeruleus* [церу́леус], *Coelenterata* [целентера́та].

Але із двокрапкою над **e**: **oë** → [oe] — *Aloe* [ало́е], *pnoe* [пно́е].

Не плутати з: **eo** → [eo] — *eocytus* [ео́цітус].

au → [ав, ау^а] — *aurum* [а́врум], *aureus* [а́врейс], *auricula* [авріку́ля]

[ев, еу^а] — *Eucalyptus* [евкалі́птус], *pneumonia* [пневмоні́а], *pleura* [пле́вра],

eu → [eu] — перед **v, f**, а також в останньому складі: *Euforbia* [еуфо́рбіа], *cinereus* [ціне́рейс].

[ей] — у грецьких коренях **leuco, neuro, neusto, deuterо**: *leucocytosis* [лейкоціто́зіс], *deuteromycetes* [де́йтероміце́тес].

Приголосні дифтонги

ch → [x] — *chamomilla* [хамомі́лля], *chininum* [хіні́нум].

ph → [ф] — *philosophia* [філосо́фіа], *chlorophyta* [хлорофо́їта].

rh → [р] — *glycyrrhiza* [гліциррі́за], *rhizoma* [різо́ма].

sh → [cx] — *shroeteri* [схре́тері].

sch → [cx] — *schola* [схо́ля]; *schizma* [схі́зма].

ngu → [нгв] — *lingua* [лінгва], *sanguis* [са́нгвіс].

su → [св] — перед голосним того самого складу: *suavis* [сва́віс], *suaveolans* [свавео́лянс].

[cy] — в інших випадках: *Suillus* [суї́ллюс], *suum* [сју́м].

Наголос

Основним наголосом латини є наголос на передостанній склад. У ряді випадків, описаних нижче, наголос може зміститися на третій від кінця склад. Інших наголосів у латині бути не може.

Наголос завжди падає на передостанній склад, якщо:

- останній склад починається на **x** або **z**: *Adóxa*, *compléxus*, *Glycyrrhiza*, *Oryza*;
- передостанній склад містить дифтонг: *Althaéa*, *Actaéa*, *amphygaeus* (але не *-ceae* — бо тут дифтонг в останньому складі!);
- передостанній склад представлений суфіксами **al, ar, at, os, ur**: *orbitális*, *articuláris*, *hamátus*, *spinósus*, *flexuósum*, *immatúrus*;
- передостанній склад містить «*muta cum liquida*» (**b, d, t, p, g + l, r**): *Botrytis*, *detritus*;
- після передостанньої голосної йдуть 2–3 приголосних (за винятком «*muta cum liquida*» — **b, d, t, p, g + l, r**): *campéster*, *canéscens*, *evanéscens*, *Pediástrum*, *Pyrethrum*;
- у двокореневих словах другий корінь — **formis, carpus, metriceus, phyllum** (але 'phylum!); **taxis**.
Винятки: *áventus*, *álcali*, *áliquot*, *anómalus*, *bálsamum*, *Cánna-bis*, *Cérasus*, *élegans*, *génesis*, *pétalus* (але *basipétalus*).

Наголос переміщається на третій від кінця склад, якщо:

- у передостанньому й останньому складах голосні стоять поряд:
 - **ea** (eae), **eus, eum**: *áureus*, *azúreus*, *brúnneus*, *calcáreus*, *castán-eus*, *ciánaea*, *cinérea*, *cinnamómeus*, *cítreus*, *coerúlea*, *lúteus*, *mélleus*, *Plúteus*, *rósea*, *stramíneus*;
у тому числі слова із суфіксом **aceae**: *Boletáceae*, *Rosáceae*;
у тому числі слова із суфіксом **idea, ideus**: *amyloideus*, *ar-chnoídea*.
- Винятки: грецьк. *Achillea*, *Centaurea*, *Dioscorea*, *Elodea*, *Juri-néa*, *giganteus*, *hyperboreus*.

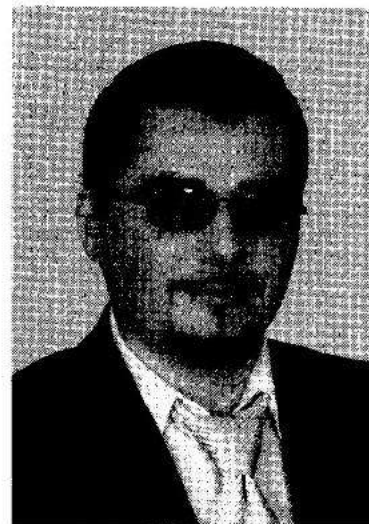
- ♦ **ia, ius, ium;** *Arcyria, arenarius, Cichorium, Cortinarius, Lactarius, opium;*
- ♦ **ies, iens:** *facies, efficiens;*
- ♦ **ior:** *elator, superior;*
- ♦ **uus, uens:** *exiguus, difluens.*
Винятки: грецьк. *Conium, Thesium*, а також слова на **ao**, **aos:** *Cacáo, protocháos;*
- слово закінчується на суфікси **ul i ol:**
 - ♦ **ula, ulus, ulum:** *auricula, Betula, Campanula, Inula, Russula, Convolvulus, Ranunculus, ebulus* (але *edulis!* — бо тут *ul* — частина кореня);
 - ♦ **ola, olus, olum:** *auréolum, basidiola, Panéolus;*
у тому числі із закінченням **cola:** *coticola, fimicola.*
- передостанній склад закінчується на **i, y** (якщо він не містить «*muta cum liquida*» — **b, d, t, p, g + l, r**):
 - ♦ **iba, ibus, ibum:** *intybus;*
 - ♦ **ica, icus, icum:** *Agaricus, concentricus, domesticá, emética, gastricus, rustica, symmetricus, thoracicus, trophycus, typicus.*
Винятки: *lorica, Urtica.*
а також *iaca, iacus, iacum:* *auranciácus, Armeniáca;*
 - ♦ **ida, idus, idum:** *aridus, ácidum* (але *acétum!*), *bifidum, candidus* (але *caninus!*), *lucidus, turidus;*
 - ♦ **ila, ilus, ilum:** *dictylus, nobilis* (але *Aspergillus* — дві приголосні після передостанньої голосної);
 - ♦ **ina, inus, inum:** *annótina, bombycina, cinnabarinus, citrinus, cristálinus, Coprinus, Fráxinus, leóninus, nómina.*
Винятки: *alpinus, caninus, cervinus, equinus, pulvinus, tabacinus* і багато ін.
 - ♦ **ima, imus, imum:** *ánimál, longíssimus, máximus, tenérrimus;*
 - ♦ **ita, itus, itum:** *compósitus, veritas, Stemonitis;*
- останній склад містить «*muta cum liquida*» (**b, d, t, p, g + l, r**): *cáthedra, Ephedra;*
- передостанній голосний стоїть перед буквою **h:** *contraho;*
- У двокореневих словах другий корінь — **bion, calyx, chtonus, cladus, color, cybe, edrus, fera, genes, graphus, gynus, ifer, iger, lepis, lobus, logus, lysis, nymum, stachys, gamus, phobus, phorus, phragmus, phylum (але *phýllum!*), *phyton, sporus* (але *spórium!*), *topus, trichus, tropus, typus, xylon:* *Clitocybe, unicolor, Tubulífera, búlbiger, Lophóphora, Trychóphyton, bisporus, porósporus, Comátricha, Hypóxylon, polyedrus, sporóphorus, typógraphus.***

ЛІТЕРАТУРА

1. Глущенко В. И., Акулов А. Ю., Леонтьев Д. В., Утевский С. Ю. Основы общей систематики. — Х.: ХНУ, 2004. — 111 с.
2. Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Часть 1. Прологомены к построению филемы. — СПб.: Наука, 1994. — 287 с.
3. Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Часть 2. Прокариоты и низшие эвкариоты. — СПб.: Наука, 1998. — 381 с.
4. Леонтьев Д. В., Акулов А. Ю. Революция в мегатаксономии: предпосылки и результаты // Журн. общ. биологии. — 2002. — Т. 63. — № 2. — С. 158–176.
5. Павлинов И. Я. Кластический анализ. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. — 158 с.
6. Протисты: Руководство по зоологии. Ч. 1 / Глав. ред А. Ф. Алимов. — СПб.: Наука, 2000. — 679 с.
7. Хаусман К., Хюльсман Н., Радек Р. Протистология. — М.: КМК, 2010. — 495 с.
8. Adl S. M., Simpson G. B., Farmer M. A. et al. (2005) The New Higher Level Classification of Eukaryotes with Emphasis on the Taxonomy of Protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 52(5): 399–451.
9. Adl S. M., Simpson A. G. B., Lane C. E. et al. (2012) The Revised Classification of Eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 59(5): 429–514.
10. Brown M. W., Sharpe S. C., Silberman J. D. et al. (2013) Phylogenomics demonstrates that breviate flagellates are related to opisthokonts and apusomonads. *Proc R Soc B* 280: 20131755.
11. Burki F., Shalchian-Tabrizi K., Minge M. et al. (2007) Phylogenomics reshuffles the eukaryotic supergroups. *PLoS ONE* 2(8): 790.
12. Burki F. (2014) The Eukaryotic Tree of Life from a Global Phylogenomic Perspective. *Cold Spring Harb Perspect Biol.* 6: a016147.
13. Burki F., Kaplan M., Tikhonenkov D.V. et al. (2016) Untangling the early diversification of eukaryotes: a phylogenomic study of the evolutionary origins of Centrohelida, Haptophyta and Cryptista. *Proc. R. Soc. B* 283:20152802.

14. Cavalier-Smith T. (2010) Origin of the cell nucleus, mitosis and sex: roles of intracellular coevolution. *Biology Direct* 5 (1): 7.
15. Cavalier-Smith T. (2010) Deep phylogeny, ancestral groups and the four ages of life. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365: 111–132.
16. Coxa C. J., Foster P. G., Hirt R. P. et al. (2008) The archaeobacterial origin of eukaryotes. *PNAS* 105(51): 20356–20361.
17. Ding He (2014) Inferring Ancestry. Mitochondrial Origins and Other Deep Branches in the Eukaryote Tree of Life. Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 1176. 48 pp.
18. Forterre P. (2015) The universal tree of life: An update. *Frontiers in Microbiology* 6:717.
19. Hug L. A., Baker B. J., Anantharaman K. et al. (2016) A new view of the tree of life. *Nature Microbiology* 1: 1–6.
20. Karpov S. A., Mamkaeva M. A., Aleoshin V. V. et al. (2014) Morphology, phylogeny, and ecology of the aphelids (Aphelidea, Opisthokonta) and proposal for the new superphylum Opisthosporidia. *Frontiers in Microbiology*. 5: 1–11.
21. Keeling P. J. (2004) Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. *American Journal of Botany* 91(10): 1481–1493.
22. Kitching I. J. et al. (2000) Cladistics: The Theory and Practice of Parsimony Analysis. 2nd ed. Oxford: University Press. 228 p.
23. Garrity G. M., ed. (2001–2011) *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. 2 ed. — Vol. I–V. — New York: Springer.
24. Mora C., Tittensor D. P., Adl S. et al. (2011) How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biol* 9(8): e1001127.
25. Okamoto N., Chantangsi C., Horák A. et al. (2009) Molecular Phylogeny and Description of the Novel Katablepharid *Roombia truncata* gen. et sp. nov., and Establishment of the Hacrobia Taxon nov. *PLoS ONE* 4(9): 7080.
26. Ruggiero M. A., Gordon D. P., Orrell T. M. et al. (2015) A Higher Level Classification of All Living Organisms. *PLoS ONE* 10(4): e0119248.
27. Spang A., Saw J. H., Jørgensen S. L. et al. (2015). Complex archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes. *Nature*. 521: 173–179.
28. Zhao S., Burki F., Bråte J. (2012) Collodictyon — an ancient lineage in the tree of eukaryotes. *Molecular Biology and Evolution* 29(6): 1557–1568.

ІНФОРМАЦІЯ ПРО АВТОРА



Леонтьєв Дмитро Вікторович, доктор біологічних наук, завідувач кафедри ботаніки Харківського національного педагогічного університету імені Г. С. Сковороди.

Автор понад 280 наукових та науково-методичних публікацій, у т. ч. 16 посібників для вищої школи, серед яких перші в Україні підручники «Основи загальної систематики» (2004), «Загальна мікологія» (2007), «Флористичний аналіз у мікології» (2008), «Медична мікологія з основами мікотоксикології» (2010), «Система органічного світу» (2013). Опублікував понад 70 статей у фахових наукових журналах, у т. ч. 17 — у міжнародних

рецензованих наукових журналах з імпаکت-фактором: *Mycologia* (США), *Mycotaxon* (США), *Nova Hedwigia* (Німеччина) тощо.

Одержав гранти Міжнародного фонду Сороса (США, 1998), Бельгійського мікологічного товариства (Бельгія, 2002), дослідницької програми «Планетарне біологічне різноманіття» (США, 2005), Німецького фонду академічних обмінів (Німеччина, 2012), Програми імені Фулбрайта (США, 2013), Програми імені Теммінка (Нідерланди, 2016), Програми RESPONSE (Німеччина, 2017). Фулбрайтівський професор (2014). Переможець Всеукраїнського конкурсу наукових фотографій фонду Wikimedia (2015). Нагороджений медаллю для педагогічних працівників «За відданість справі» (2015).

Галузь наукових інтересів — морфологія, систематика, молекулярна філогенетика, синекологія та соціологія грибів і грибоподібних протистів. Описав 12 нових для науки видів, два підвиди та одну форму живих організмів, створив п'ять нових таксономічних комбінацій. Описані Леонтьєвим Д. В. таксони визнані у міжнародних реєстрах Index Fungorum, Mycobank та Nomenclature of Eumycetozoa.

Система С. Едла та ін., 2012, з доповненнями Ф. Буркі, 2016, (наведена на обкладинці): 1. Colloidiocyon; 2. Preaxostyla; 3-4. Parabasalia (3 — трихомонади, 4 — гіпермастигінні); 5-6. Fornicata (5 — дипломонади, 6 — ретортамонади); 7. Malawimonadida; 8. Jakobida; 9-11. Discicristata (9 — кінетопластиди, 10 — евглени, 11 — акразида); 12. Discosea; 13-15. Tubulinea (13 — евамеби, 14 — арцеліди, 15 — копроміксиди); 16. Variosea; 17-19. Archamoebae (17 — пеломіксиди, 18 — мастигамеби, 19 — ентамеби); 20-22. Eumycetozoa (20 — цератіоміксові слизовики, 21 — диктіостелієві слизовики, 22 — міксоміцети); 23. Arisomonadida; 24. Ancyromonadida; 25. Breviatea; 26-27. Cristidiscoidea (26 — нуклеаріди, 27 — фонтикуліди); 28. Aphelida; 29. Microsporomycota; 30. Cryptomycota; 31. Chytridiomycota; 32. Вищі (бездугитикові) гриби; 33. Filasterea; 34. Corallochytrida; 35. Mezomycetozoea; 36. Choanozoa; 37. Placozoa; 38. Parazoa; 39. Radiata; 40-42. Bilateria (40 — ксенациеломорфи, 41 — первиннороті, 42 — вториннороті); 43-47. Streptophyta окрім вищих рослин (43 — Mesostigmatophyceae, 44 — Klebsormidiophyceae, 45 — Zygnematomphyceae, 46. Charophyceae, 47 — Coleochaetophyceae); 48-52. Chlorophyta (48 — Nephroselmidophyceae, 49 — Pyramimonadophyceae, 50 — Chlorodendrophyceae, 51 — Chlorophyceae, 52 — Ulvophyceae); 53. Marchantiophyta; 54. Bryophyta; 55. Anthocerotophyta; 56. Tracheophyta; 57-58. Rhodophyta (57 — Cyanidiophytina, 58 — Rhodophytina); 59. Glaucophyta; 60-62. Cryptophyta (60 — каталефариди, 61 — гошімонади, 62 — криптомонади); 63. Centrohelida; 64. Hartophyta; 65. Ciliata; 66. Apicomplexa; 67. Protaveolata; 68. Dinoflagellata; 69. Vicosoecida; 70. Labyrinthulomycetes; 71. Opalinata; 72-79. Ochrophyta (72 — болідові водорості, 73 — діатомові водорості, 74 — синурові водорості, 75 — жовтозелені водорості, 76 — бурі водорості, 77 — золотисті водорості, 78 — рафілові водорості); 79. Actinophryida; 80. Oomycota; 81-86. Cercozoa (81 — церкмонади, 82 — черепашкові амеби Euglyphida, 83 — паразитичні слизовики, 84 — асцетоспореї, 85 — черепашкові амеби Gromida, 86 — хлораракнієві водорості); 87-88. Retaria (87 — фораменіфери, 88 — радіолярії).

Навчальне видання

Бібліотека журналу «Біологія»
Випуск 2 (182)

ЛЕОНТЬЄВ Дмитро Вікторович

СИСТЕМА ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

Історія та сучасність

Навчально-методичний посібник

Головний редактор *К. М. Задорожний*
Редактор *Л. В. Мариненко*

Відповідальний за видання *Ю. М. Афанасенко*
Технічний редактор *С. С. Островський*
Коректор *О. М. Журенко*

Підп. до друку 09.02.2018. Формат 60×90/16. Папір газет.
Гарнітура Шкільна. Друк офсет. Ум. друк. арк. 7,0. Зам. № 18—02/12—04.

ТОВ «Видавнична група «Основа»».
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 5216 від 22.09.2016.
Україна, 61001 Харків, вул. Плеханівська, 66.
Тел. (057) 731-96-32. E-mail: bio@osnova.com.ua

Надруковано у друкарні ТОВ «ТРИАДА-ПАК».
Харків, пров. Сімферопольський, 6. Тел. (057) 703-12-21.
www.triada-pack.com, e-mail: sale@triada.kharkov.ua
ISO 9001:2015 № UA228351, FAMO TRIADA LLC (065445)

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА

ВСТУП

РОЗДІЛ 1. ІСТОРІЯ СИСТЕМИ ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

| | |
|---|----|
| 1.1. Перші спроби класифікації організмів | 9 |
| 1.2. Морфологічні системи (XVIII — поч. XIX ст.) | 11 |
| 1.3. Морфо-фізіологічні системи (XIX ст.) | 15 |
| 1.4. Еволюційні системи (1860—1970-ті рр.) | 20 |
| 1.5. Криза класичної систематики (1970—1980-ті рр.) | 27 |
| 1.6. Виникнення кладистики (1950—1960-ті рр.) | 31 |
| 1.7. Успіхи цитології (1930—1980-ті рр.) | 35 |
| 1.8. Успіхи молекулярної біології (1950—1970-ті рр.) | 39 |
| 1.9. Таксономічна революція й становлення сучасної системи (1990—2010-ті рр.) | 41 |

РОЗДІЛ 2. СУЧАСНА СИСТЕМА

| | |
|--|----|
| I. Домен Bacteria — Бактерії | 51 |
| II. Домен Archaea — Археї | 56 |
| III. Домен Eukarya (Eukaryota) — еукаріоти, ядрні | 58 |
| I. Субдомен Excavata — екскавати | 62 |
| II. Субдомен Diaphoretikes (=Vikonta) — діафоретики, біканти | 65 |
| III. Субдомен Amorphea (=Unikonta, Podiata) — аморфеї, уніканти, подіати | 81 |

РОЗДІЛ 3. БІОЛОГІЧНА НОМЕНКЛАТУРА

| | |
|--|-----|
| 3.1. Основні терміни | 97 |
| 3.2. Принципи біологічної номенклатури | 97 |
| 3.3. Система таксономічних категорій | 99 |
| 3.4. Найменування таксонів | 101 |
| 3.5. Авторство таксонів | 103 |
| 3.6. Особливі позначки в назвах | 104 |
| 3.7. Правила читання латинських назв | 105 |

ЛІТЕРАТУРА

ІНФОРМАЦІЯ ПРО АВТОРА