

УДК 57.065

## ЭКОМОРФЕМА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА: ОПЫТ ПОСТРОЕНИЯ

© 2004 г. Д. В. Леонтьев, А. Ю. Акулов

Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина, кафедра микологии и фитоиммунологии  
61077 Украина, Харьков, пл. Свободы, 4  
e-mail: Alexander.Yu.Akulov@univer.kharkov.ua

Поступила в редакцию 10.12.2003 г.

Современная таксономия нуждается в создании прогностической системы органического мира, но в рамках популярного ныне филогенетического подхода такая система невозможна. Потенциалом прогностичности обладает экоморфема – система, построенная на критериях сходства и учитывающая общие закономерности развития живой природы. В традиционной системе, использовавшейся до 1980-х годов, смешивались филогенетические и экоморфологические критерии, что не позволяло построить исчерпывающую прогностическую экоморфему. Мегатаксономическая “революция” 1990-х годов очистила филогенетическую систему от экоморфологических критериев и “вернула” их экоморфеме, которая теперь может приобрести силу прогностичности.

Критерии для построения такой прогностической экоморфемы следует выбирать в соответствии с основными свойствами живого (самоподдержание, самовоспроизведение, саморазвитие). Такими критериями являются тип репродукции, тип питания и уровень организации. Оптимальным графическим оформлением экоморфемы является таблица, построенная по принципу “кольца Кандлера”. Номенклатура экоморфемы должна строиться на нововведенных категориях, описательных названиях и описательных окончаниях. Построенная на этих принципах система имеет следующий вид. Живой мир разделен на две империи, Acellulata и Cellulata. Первая делится на союзы Preonalia (белок), Viroidalia (ДНК), Rhiboviralia (РНК + белок) и Desoxyrhyboviralia (ДНК + белок). Вторая империя подразделяется на три основных (Animalia, Vegetalia, Mucetalia) и три “миксотрофных” (Euglenalia, Viscalia, Physaralia) союзов. Каждый союз в свою очередь разделен на три отделения в соответствии с уровнем организации (прото-, мезо- и метабионтный), каждое отделение – на сословия в соответствии с критерием подвижности/прикрепленности (монадо-, плано-, стило- и базотрофный) и, наконец, каждое сословие – на когорты по типу системы роста (открытая или закрытая).

### ТИПОЛОГИЯ СИСТЕМ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

#### Системы прогностические и непредсказуемые

Идея построения естественной системы органического мира исходит из древнейшей философской мечты о постижении разумного миропорядка. Уже философы Античности и Возрождения пытались за беспорядочным разнообразием живой природы увидеть логические, структурные закономерности, наподобие тех, которые лежат в основе классификации геометрических фигур. Эти мыслители исходили из того, что разнообразие живого мира подчиняется логике Божественного замысла, и его “разгадывание” позволит получить идеальную симметричную систему, основанную на таких простых и строгих логических моделях, как бинарные оппозиции и градуальные серии. Однако создавая вполне изящные и цельные классификации, креационисты оказались не в состоянии разгадать единый принцип, стоящий за разнообразием жизни, и соответственно не создали той закономерной естественной системы, необходимость

построения которой они так убедительно обосновывали.

Несмотря на крах креационистской систематики, ее первые противники, ранние эволюционисты, ни в коей мере не разочаровались в идее формализованной системы, основанной на некоей внутренней логике. Более того, эта идея обрела в раннем эволюционизме “второе рождение” благодаря появлению в XVII в. телеологической концепции, согласно которой пути эволюционного развития заранее предопределены и направлены на достижение предсуществующей конечной цели (causa finalis). Ж.Л. Бюффон и Э. Дарвин придали идее формализованной системы новый смысл: она должна была распределить организмы с точки зрения ступени, которую они занимают на грандиозной эволюционной “лестнице”, восходящей к далекой causa finalis. Ранние эволюционные системы по-своему даже превзошли креационистские по степени логической ясности. Необычайно строгими и закономерными выглядели такие градуальные серии, как “безсемядольные → однодольные → → двудольные → многодольные” (система рас-

тений Б. Жюссье, 1765 г.) или “бесплодные → → открытоплодные → закрытоплодные” (система грибов Х. Персона, 1801 г.). Они словно подтверждали разумную направленность эволюции, ее последовательность и целеустремленность (Joussier, 1765, цит. по: Жуковский, 1982; Persoon, 1801). Казалось, еще шаг и законы эволюционного развития будут раскрыты, а это позволит систематике обрести прогностическую силу – научиться описывать формы жизни, еще не успевшие возникнуть.

Значительный исторический парадокс следует видеть в том, что раскрытие Ч. Дарвином закономерностей эволюции не только не обеспечило систематике ожидаемой поддержки, но и на долгое время лишило ее даже надежды на обретение прогностичности. Выяснилось, что эволюционный процесс подчиняется случайностям, а случайность непредсказуема. Так был сделан вывод, что симметричной, закономерной и предсказуемой системы органического мира нет и не может быть.

Впрочем, систематика вынесла этот удар, и, смирившись с утратой своей главной мечты, таксономисты приступили к разработке новой системы целевых ориентиров. В 1866 г. Э. Геккель вернулся к мысли о том, что естественная система может и должна быть построена, но вложил в само это понятие совершенно иной смысл. Естественная система по Э. Геккелю – это родословная живых организмов, которая наиболее точно отражает родственные связи между ними. Э. Геккель, таким образом, поставил перед систематикой новую грандиозную задачу – реконструировать генеалогию органического мира (Haeckel, 1866).

Этот подход, позднее названный филогенетическим, был встречен биологами с воодушевлением и формально признан официальной парадигмой дарвинистской систематики (Abel, 1911; Козо-Полянский, 1922). Однако путь от его теоретического признания до практической реализации оказался неожиданно долгим. Камнем преткновения, на десятилетия повергшим таксономию в глубокий кризис, стал простой, казалось бы, вопрос: как определить степень родства между организмами? Совершенно очевидно, что родство следует определить по сходству, но столь же очевидно, что сходство само по себе еще не означает родства. Отсюда следовало, что одни критерии сходства пригодны для использования в определении родства, а другие – нет. Вот здесь-то и обнаруживала себя фатальная проблема: объективных, строго научных параметров, позволяющих оценивать таксономическую “пригодность” критериев, попросту не существовало. Поэтому каждый автор получал возможность вводить собственную иерархию критериев и соответственно перестраивать систему по своему вкусу.

Неразрешенность этой проблемы привела к тому, что к середине XX в. в теории систематики проявились некоторые черты упадка. Многие таксономисты пришли к выводу, что “...единственная строго объективная, строго научная система не реализуема на практике” (Kiriakoff, 1962, p. 324). Разочарование в результатах филогенетического подхода охватило широчайшие круги биологов, и многие специалисты стали искать выход в частичном отказе от этого принципа. В 1960-е–1980-е годы значительную популярность приобрел так называемый дистанционализм (“новая систематика”), предшественники которого добились значительных успехов в области внутривидовой систематики. Странники этого направления создали концепцию новой, “эволюционной” системы, которая была призвана наиболее полно отразить всё разнообразие живых организмов, а стало быть, использовать все возможные критерии, среди которых родство – лишь один из многих (Simpson, 1961; Майр, 1971; Красилов, 1975). Один из основателей этой школы, Дж. Симпсон писал: “...эволюционная (...) классификация не выражает филогению, а основана на филогенетической интерпретации данных” (Simpson, 1959, p. 412).

Несмотря на заманчивость такого “комплексного” подхода, его последовательная реализация была, по сути, неосуществима. Построение всеохватывающей системы было бы возможно только при условии, что все признаки организмов коррелируют между собой. А это, разумеется, не так: используя различные таксономические критерии, мы почти всегда получим разные классификации. Поэтому перед “эволюционной” таксономией встала старинная проблема иерархии критериев, которая решалась здесь крайне неудачно. Если в распоряжении классиков филогенетической систематики был хотя бы один организующий принцип (родство организмов), то теперь таксономист мог игнорировать даже этот параметр. Фактически исследователь получал право в каждом конкретном случае использовать те критерии, которые подтверждали его взгляды, и исключать данные, им противоречащие. Ненаучность такого подхода вскоре была осознана и самими “эволюционными” таксономистами. Неслучайно именно в среде сторонников этого учения появились такие пугающие идеи, как совершенно серьезное и уверенное сравнение систематики с искусством, и утверждение, что система, построенная путем “интуитивного прозрения”, может обладать научной достоверностью (Чеховская, 1980, с. 112).

Не менее тупиковым оказалось и еще одно направление середины XX в. – номотетическая систематика, попытавшаяся вернуться к давней мечте о построении симметричной, упорядоченной и предсказуемой системы. Надежда на возможность ее построения воскресла благодаря эталону “естественной классификации” – Периодической

таблице элементов Д.И. Менделеева, созданной через шесть лет после того, как Ч. Дарвин развеял систематиков в возможности сделать что-либо подобное. Система Менделеева имеет важную особенность: элементы в ней располагаются независимо от путей ядерного синтеза и тождественные атомы, полученные различными путями, занимают одну ячейку. По аналогии и биологам следовало "...строить систему, отрешившись от эволюционного подхода" (Любищев, 1982, с. 35). На основе этой идеи возникло новое направление – номотетическая систематика, поставившая своей целью построение закономерной системы, игнорирующей ход филогенеза (Любищев, 1982). Если филогенетики считали, что таксон, для которого доказана полифилия, теряет право на существование (Abel, 1911), то номотетики, напротив, видели в конвергентном сходстве "синтез" одного таксона различными путями, и воспринимали такой таксон как естественный (Мейен, 1974). Но увы, все попытки построить на этих принципах биологическую систему ограничились лишь общими рассуждениями, ибо в распоряжении номотетиков были все те же взаимопротиворечащие критерии сходства, упорядочить которые не представлялось возможным.

Таким образом, ни гипотетические построения номотетиков, ни комплексный подход дистанционалистов не обеспечили построения естественной системы органического мира. К 1970-м годам биологическая систематика оказалась в глубочайшем кризисе.

Радикальный выход из сложившегося положения был найден в середине 1980-х годов. Достижения в области цитологии и молекулярной биологии, а также разработка Хеннигом (Hennig, 1950) кладистического метода оценки данных позволили на новом уровне возродить концепцию филогенетической системы. Благодаря развитию методов расшифровки и анализа последовательностей нуклеотидов ДНК систематика (по крайней мере – мегатаксономия) обрела надежный критерий определения степени родства между организмами. Появилась реальная возможность реконструировать последовательность основных этапов эволюции живого мира на основании объективных данных. А это означало, что отныне таксономия может претендовать на статус точной науки. В 1990-е годы в систематике произошла настоящая революция. Система органического мира изменилась до неузнаваемости – ведь не только крупнейшие таксоны, но и сами критерии их описания стали совершенно иными (Леонтьев, Акулов, 2002).

Итак, пережив вековой период упадка, филогенетическая таксономия, наконец, восторжествовала. Теперь, казалось бы, система органического мира приобрела всё, о чем мечтали поколения

систематиков, – объективность, точность и единый организующий принцип. На этом фоне мечта о прогностической системе выглядит наивно и неактуальной, как мечта о крыльях в эпоху аэропланов. Но стоит ли смириться с невозможностью построить такую систему, которую можно не только выучить, но и понять?

Мы утверждаем, что не стоит. Более того, уже сейчас есть все предпосылки для создания подобной системы. И главное – именно таксономическая "революция", утвердившая торжество непредсказуемой системы, сделала возможным построение системы прогностической.

### Какой должна быть прогностическая система?

Предположим, что построение прогностической системы все-таки возможно. Какой в этом случае она должна быть? На каких критериях строиться? Для того чтобы ответить на эти вопросы, выясним вначале, какими критериями вообще располагает систематика.

Организм традиционно описывается (Реймерс, 1991) как единство генотипа и фенотипа<sup>1</sup>. Соответственно признаки, которыми он обладает, можно разделить на генотипические и фенотипические. Таксономическая значимость этих параметров абсолютно различна, поскольку различна сама их природа.

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

Итак, структура генотипа является надежным критерием родства. Но этот критерий не позволяет выявить закономерности эволюционного процесса, поскольку само по себе изменение генотипа подчиняется исключительно случайностям. Соответственно ни генотипические данные, ни филогенетический подход в целом не могут быть использованы для построения прогностической системы.

В свою очередь фенотип является непосредственным объектом естественного отбора. Его изменение обусловлено комплексом внешних воз-

<sup>1</sup> Взаимоисключающий характер этих феноменов давно ставится под сомнение (см., например, Шишкин, 1988). Однако в рамках настоящей работы антиномия "генотип-фенотип" представляется вполне адекватным средством отражения различий, лежащих между закономерностями генетической и анатомо-морфологической эволюции.

действий и стратегий ответа популяции на эти воздействия. Сходство этих стратегий порождает сходство фенотипов, которое может достигаться на различной генетической основе, т.е. носить конвергентный характер. Таким образом, фенотип не может служить надежным критерием родства между организмами, и его структура является лишь *критерием сходства*.

Но при этом изучение разнообразия фенотипов обеспечивает изучение разнообразия экологических стратегий. А это разнообразие *ограничено*, в отличие от теоретически бесконечного разнообразия геномов. Оно ограничено самими свойствами жизни, условиями Земли, элементарными логическими закономерностями (тут уместно вспомнить концепцию Г.А. Заварзина (1973), согласно которой направления эволюции определяются системой “логических возможностей”). Так, на данной стадии жизненного цикла организмы могут быть либо авто-, либо гетеротрофными, либо одно-, либо многоклеточными, обладать открытой либо закрытой системой роста. Во всех этих случаях третья позиция, качественная альтернатива двум существующим состояниям, принципиально невозможна. Существование же переходных форм (миксотрофия, колониальность и т.п.) лишь подтверждает фундаментальность названных антиномий.

Именно ограничение фенотипического разнообразия жизни обеспечивает возможность прогнозирования фенотипов. Для этого, в сущности, достаточно выбрать все значимые параметры и рассчитать все возможные их сочетания. Часть этих сочетаний окажется существующими в природе, часть – гипотетическими, потенциально возможными, часть – взаимоисключающими и маловероятными. И эта элементарная процедура может стать основой построения прогностической системы!

Но подобный подход, часто называемый комбинативным (Беклемишев, 1994), известен уже многие десятилетия, да и критерий фенотипического сходства веками используется в систематике. Однако создать на этой основе прогностическую систему так и не удалось. Каковы же причины этой неудачи?

### Филема, экоморфема и гибридема

Напомним, что вплоть до 1960-х годов система органического мира строилась как раз на критериях фенотипического сходства, таких, как тип питания, подвижность, характер роста и распространения, структура морфологической дифференциации. Эти параметры легли в основу традиционного деления организмов на царства, подцарства и, отчасти, отделы (типы), т.е. всецело определили структуру системы. Только в 1960-е

годы стало очевидно, что подобные признаки имеют экологическую природу, и вскоре последовал полный отказ от их использования – таксономическая “революция”, переориентировавшая систематику на цитологические и молекулярно-генетические данные. В ходе “революции” система органического мира, долго считавшаяся филогенетической, наконец стала таковой, и на уровне мегатаксонов полностью очистилась от экоморфологической компоненты.

Однако эта очистка заметно обеднила систему. Развернутый теоретический аппарат, ранее обслуживавший ее, – принципы номенклатуры, изящные и продуманные классификационные подходы – оказался отвергнутым, ведь найти применение этим достижениям в новой филогенетической систематике было совершенно невозможно. Кроме того, традиционные систематические науки (ботаника, зоология, микология) утрачивали единство и целостность, поскольку их объекты (растения, животные и грибы) объявлялись искусственными сборными группами. Стремясь найти выход из этого досадного положения, Барр (Barr, 1992) высказал идею о сохранении традиционных экоморфологических царств путем их превращения во внесистемные категории – союзы. Барр обосновал необходимость создания “союза Грибы”, являющегося объектом микологии и объединяющего все гириподобные организмы вне зависимости от их происхождения. Микология при этом сохраняла за собой целостный объект исследования, а царство грибов обретало второе рождение. Стало ясно, что подобным образом царства растений и животных также могут быть превращены в “союзы”. Наметилась альтернативная “внесистемная” классификация живого мира. Основываясь на этом, в 1995 г. О.Г. Кусакин выдвинул концепцию сосуществования двух независимых систем органического мира – *филемы* и *экоморфемы*. Филема (термин принадлежит А.Я. Ваге (1952)) – филогенетическая система, основанная на цитолого-генетических данных (т.е. критериях родства) и направленная на реконструкцию генеалогии органического мира. Экоморфема же – система, построенная на привычных экоморфологических параметрах (т.е. критериях сходства) и описывающая общие направления эволюционного развития. Обе системы эволюционны (каждая – по-своему), но абсолютно независимы друг от друга и призваны решать свои собственные задачи (Кусакин, 1995).

Собственно идея пары альтернативных систем далеко не нова и основывается, вероятно, на дискуссии Платона и Аристотеля – первый, утверждавший приоритет идеальных форм, может считаться предтечей экоморфологического подхода, а второй, сторонник материальных причин, – предвестником филогенетического. В XIX – первой половине XX вв. о наличии этих двух подхо-

дов писали К.Э. Бер (в его терминах – “кровная” и “идеальная” системы), О. Абель (“ряды предков” и “ряды ступеней”), В. Хенниг (филогенетическая и типологическая системы), Дж. Хаксли (“clade” и “grade”) и др. (Baer, 1886; Abel, 1911; Hennig, 1950; Huxley, 1958 – цит. по: Любищев, 1982). Но все эти авторы рассматривали дуализм филемы и экоморфемы как антагонистическое противоречие, отдавая явное предпочтение одной из систем.

Первая попытка сознательного конструирования экоморфемы как *дополнения*, а не *альтернативы* филемы, принадлежит Гумбольдту (Humboldt, 1806). Гумбольдт считал, что естественная система растений уже построена. Однако его беспокоило, что в этой системе не находят отражения такие очевидные и ясно очерченные группы растений, как деревья, травы, лианы, суккуленты. Понимая сборность и экологическую обусловленность этих групп, позднее названных *жизненными формами* (Warming, 1884), Гумбольдт создал их классификацию как дополнение к современной ему системе растений.

К началу XX в. классификация жизненных форм выросла в самостоятельную область знаний, но так и осталась “младшей сестрой” систематики, не претендуя на общебиологическое значение. Большинство работ в этой области касалось отдельных таксонов (от растений до сумчатых млекопитающих) и не охватывало всего разнообразия жизни. За всю историю было создано всего три (!) развернутые экоморфемы органического мира (Gams, 1918; Friederichs, 1930; Алеев, 1986), в то время как число систем филогенетического типа исчислялось сотнями.

Существуют вполне определенные причины такого положения. Традиционная система органического мира не была филемой. В ней смешивались экоморфологические критерии и филогенетические устремления, и в итоге получалась внутренне противоречивая смешанная конструкция, которую можно условно назвать *гибридемой*. Существовая с гибридемой, системы жизненных форм естественно не могли оперировать теми критериями, которые считались филогенетическими и лежали в основе гибридемы – тип питания, одно/многоклеточность и т.п. А это были важнейшие критерии экоморфемы, без которых она теряла основное содержание! Таким образом, системы жизненных форм длительное время строились на второстепенных параметрах, за ненадобностью не задействованных в гибридеме, и, естественно, оставались в тени.

Здесь мы подходим к важнейшему выводу. Таксономическая реформа 1990-х годов позволила четко разграничить филогенетические и экоморфологические критерии. Это означает не только появление истинной филемы органического мира. Это означает также и возвращение экоморфемы

законно принадлежащего ей комплекса критериев. С использованием этих критериев возможности экоморфологической систематики значительно расширяются. В новых условиях она, наконец, приобретает возможность реализовать свой прогностический потенциал.

Подведем итог вышесказанному. Таксономия нуждается в прогностической системе. В рамках филогенетического подхода такая система невозможна. Потенциалом прогностичности обладает экоморфема – система, построенная на критериях сходства. Традиционная система смешивала критерии и не позволяла построить исчерпывающую прогностическую экоморфему. Мегатаксономическая “революция” очистила филему от экоморфологических критериев и вернула их экоморфеме. Теперь экоморфема может объединить в себе все признаки морфофизиологического сходства; такая исчерпывающая экоморфема в состоянии приобрести элементы прогностичности.

## КРИТЕРИИ И ИХ ОБЪЕДИНЕНИЕ В СИСТЕМУ

### Критерии в прогностической системе

Построение прогностической системы живых организмов, вероятно, следует начать с выбора критериев. Для этого обратимся к самому понятию “жизнь”. Обычно жизнь определяется как самоподдержание, самовоспроизведение и саморазвитие специфической структуры (Медников, 1982; Реймерс, 1991). Итак, жизнь есть: а) поддержание, б) воспроизведение, в) развитие. Перед нами три важнейших свойства и соответственно три основных таксономических критерия. К сожалению, действуя в рамках экоморфологического подхода, мы не сможем избежать не слишком обоснованных рассуждений относительно главенства одного критерия над другим. Однако, как мы увидим дальше, предлагаемый способ построения экоморфемы позволяет в большой степени справиться с этой проблемой.

Начнем с критерия самовоспроизведения, ибо только он является неперенным свойством жизни. Воспроизведение живых организмов, как известно, осуществляется по формуле “основной догмы молекулярной биологии” – ДНК → РНК → Белок (Медников, 1982). Организмы, в полном объеме обладающие этой системой воспроизведения, известны как клеточные (Cellulata), а те из них, которые хотя бы один из элементов этой системы заимствуют у другого организма, – как неклеточные (Acellulata); оба таксона обычно наделяются рангом “империи” (Воронцов, 1965). Здесь уместно отметить, что как минимум одна из двух империй, а именно Acellulata, не является монофилетическим таксоном, и соответственно подразделение организмов на империи может иметь

только экоморфологический статус (см. Алеев, 1986).

В рамках разрабатываемого подхода возможно дальнейшее разделение неклеточных форм жизни. Теоретически вероятно существование шести групп таких организмов, содержащих 1) только ДНК, 2) только РНК, 3) только белок, 4) ДНК и РНК, 5) ДНК и белок и 6) РНК и белок. Первая группа известна как вириды (*viroids*), третья – как прионы (*prions*), пятая – ДНК-вирусы (*DNA virae*), шестая – РНК-вирусы (*RNA virae*). Вторая и четвертая группы неизвестны, или по крайней мере не рассматриваются как самостоятельные формы жизни. Их существование маловероятно, но полностью исключить его мы не вправе и потому будем исходить из деления неклеточных организмов на шесть равнозначных групп. Клеточные формы с точки зрения первого критерия являются единым, неделимым таксоном.

Второй критерий (самоподдержание), напротив, применим только к клеточным организмам, поскольку неклеточные к самоподдержанию не способны. Поддержание процессов жизнедеятельности в первую очередь подразумевает наличие трофической активности. Следовательно, классифицирование клеточных форм по этому критерию целесообразно провести на основании *типологии питания*. Способы классификации типов питания разнообразны, и мы остановимся лишь на двух важнейших. По источнику органического вещества (собственное или чужеродное) живые существа подразделяются на автотрофные и гетеротрофные, в соответствии же со способом поглощения пищи (всасывание поверхностью в растворенном виде или поглощение твердых частиц во внутреннюю полость) их разделяют на осмотротрофные и фаготрофные. Выбрать из этих двух классификаций более значимую трудно, да и нет необходимости. Их легко объединить, образуя четыре группы – осмоавтотрофов, осмогетеротрофов, фагогетеротрофов и фагоавтотрофов. Четвертая группа внутренне противоречива (авто- и фаготрофия взаимоисключают друг друга) и поэтому ее можно исключить из списка. Остается три группы клеточных организмов, в которых легко узнаются Растения (осмоавтотрофы), Грибы (осмогетеротрофы) и Животные (фагогетеротрофы).

Перед нами логическое обоснование существования трех царств живой природы. Разумеется, оно отнюдь не ново. Теоретический базис трехцарственного деления создал еще Уайттейкер (*Whittaker*, 1959), добавив к трофическому критерию экологический (растения – продуценты, животные – консументы, грибы – редуценты). Однако эту классификацию Уайттейкер поместил не по адресу: в филогенетическую систему, а не в экоморфему. И ясная, лаконичная триада тут же начала давать сбои. Если Животные – монофиле-

тический таксон, то должны ли рассматриваться в его рамках вторично-гетеротрофные растения – бесцветные эвглени, хризамебы? Если нет, то получается, что не все растения автотрофны? А тогда, что такое растение? Каково положение миксотрофных форм – эвглени, омелы, венеринной мухоловки? Это самостоятельные, промежуточные филумы, т.е. отдельные царства? Или “отклонения” от типичных растений, т.е. опять-таки растения, не соответствующие своему определению?

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

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

Впрочем, есть ли смысл в таком шокирующем реформировании традиционных взглядов? Смысл есть: он состоит в соблюдении требования минимальной научной строгости, совершенно не выполнявшегося традиционной систематикой. Так, если вслед за классиками давать строгое определение жизненной формы “растение”, то необходимо выполнять его строго и рассматривать в качестве растений *всех* осмоавтотрофов и *только* их. Если это определение условно, лишено прагматического смысла, то условно и непрактично традиционное понятие растения, неясное и внутренне противоречивое, включающее повилику на основании родства, бурую водоросль на основании сходства, а бесцветную эвглену – вообще неведомо почему!

Аналогично размещению форм, вторично изменивших тип питания, применение трофического критерия в экоморфеме позволит ясно определить систематическое положение миксотрофов. Существование трех типов питания обуславливает наличие трех переходов между ними: авто-гетеротрофная осмотрофия (переход между растениями и грибами, например омела белая, *Viscum album*), осмофаготрофная гетеротрофия (переход между грибами и животными, например слизевик физарум многоголовый (*Physarum polycephalum*) и авто-гетеротрофия (переход между животными и растениями, например эвглена стройная, *Euglena gracilis*). Эти переходы не могли рассматриваться как отдельные таксоны филемы, ведь очевидна их полифилетичность. Однако они могут и должны рассматриваться как самостоятельные таксоны экоморфемы, поскольку образуют очерченные и своеобразные жизненные формы. И все же ранг этих таксонов вряд ли может быть тождественным рангу основных трех состояний. Здесь уместнее применить понятие “междарства”, введенное С.В. Мейеном для подобных случаев (см. Чайковский, 1989). Чтобы избежать привязки к понятию “царство”, введем более общее понятие “интра-таксон” и определим его как экоморфологический таксон данного ранга, занимающий промежуточное положение между основными таксонами и обладающий промежуточными диагностическими признаками.

Итак, в соответствии с критерием самоподдержания мы можем разделить клеточные организмы на три цвета (или, лучше, союза) – Животные (*Animalia*), Растения (*Vegetalia* или *Plantae*), Грибы (*Mycetalia* или *Fungi*), и три междарства (межсоюза) – Растения – грибы, Грибы – животные и Животные – растения. Для удобства сразу же введем краткие латинские названия междарств соответственно *Viscacia* (от *Viscum* – омела), *Physaralia* (от *Physarum* – слизевик физарум) и *Euglenalia* (от *Euglena* – эвглена). Этим пока и ограничим классификацию живых организмов по второму критерию.

С третьим свойством жизни, саморазвитием, целесообразно связать третий фундаментальный таксономический параметр, *уровень организации*. Этот градуальный критерий широко применяется для разделения клеточных организмов на группы Прокариотов и Эукариотов в соответствии с внутренней организацией клетки. Однако такое членение не может быть использовано в построении экоморфемы, так как всецело относится к сфере компетенции филемы: убедительно показано, что про- и эукариоты наряду с архебактериями являются монофилетическими группами, весьма разнообразными экоморфологически и не образующими с этой позиции единых очерченных таксонов.

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

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

Разумеется, подобное положение не соответствует целям построения прогностической системы, ведь применение каждого критерия в ней должно быть строго унифицировано. При этом, в сущности, безразлично, как именно мы разделяем организмы на группы по данному параметру. Важно лишь, чтобы такому разделению подчинились все рассматриваемые таксоны. В данном случае нам представляется целесообразным выделить для клеточных организмов три уровня организации: 1) физиологически-одноклеточный (т.е. одноклеточные, ценобиальные и колониальные), 2) недифференцированно-многоклеточный (включая и ложно-многоклеточные, сифональные формы) и 3) дифференцированно-многоклеточный (опять же включая сифональные организмы, но на этот раз – имеющие ткани-плектенхимы и слагаемые ими органы). Для краткости, как и в предыдущем случае, присвоим образованным таксонам названия, например *Protobionta*, *Mesobionta* и *Metabionta* соответственно. Триаду корней *Proto-*, *Meso-* и *Meta-* мы применяем фактически в том же смысле, в котором она использовалась в классической системе животных (ср. *Protozoa*, *Mesozoa*, *Metazoa* у Л.А. Зенкевича (1968)), а также, отчасти, грибов (ср. *Mesomycetes* у Брефельда (*Brefeld*, 1872–1889)). Окончание “-bionta” для конкретных трофических форм можно будет заменить на

“-zoa”, “-phyta”, “-mycota”, “-euglenata”, “-physarata” и “-viscata” соответственно. Так мы получим названия типа Protozoa, Mesophyta, Metaphysarata.

Краткий обзор разнообразия экоморфологических критериев привел нас к построению трех альтернативных классификационных рядов:

I. Репродуктивный ряд: Cellulata – Acellulata: DNA virae – RNA virae – Viroids – Prions – (?) – (?);

II. Трофический ряд: Animalia–Euglenalia–Veg-etalia–Viscacia–Mycetalia–Physaralia–(Animalia);

III. Градуальный ряд: Protobionta → Mesobionta → Metabionta.

Первые два представляют собой комплексы бинарных оппозиций, а третий – градуальную серию. Таким образом, мы располагаем ясными логическими закономерностями, подобными тем, которые пытались отыскать и использовать в таксономии еще креационисты. Создается впечатление, что для построения фундамента новой экоморфемы остался лишь один шаг: объединить наши классификационные ряды в единую систему. Однако вопрос о том, как это сделать, совсем не прост. Именно он и оказывается ключевой проблемой прогностической систематики.

В первую очередь, конечно же, напрашивается классическое решение: расставить критерии в порядке соподчинения и построить иерархическую систему. Однако сам принцип иерархии, столь привычный в филогенетической систематике, оказывается малоприменимым в построении экоморфемы. Дело в том, что филема базируется, в сущности, на *одном* критерии – степени родства, и иерархия однозначно определяется здесь характером родственных связей между таксонами. Что же касается экоморфемы, то она опирается на *комплекс* критериев, и иерархия таксонов здесь определяется иерархией этих критериев (см. выше). Критерии же, как таковые, абсолютно равнозначны, и соответственно любая иерархия таксонов будет строиться на произвольном предпочтении той или иной иерархии признаков. Такая построенная на субъективных аргументах система вряд ли будет прогностической. Так что в наших интересах пока что избежать иерархических построений.

Но как же иначе можно оформить систему органического мира? Какие вообще существуют способы представления классификаций? Для того чтобы ответить на этот вопрос, нам придется обратиться к проблеме графического оформления системы органического мира.

### Графическое оформление

Вопрос об оформлении системы органического мира отнюдь не является второстепенным. Графическое изображение системы (*графема*) могло бы быть важнейшим инструментом систе-

матики, будь оно в состоянии наглядно демонстрировать весь спектр признаков и взаимосвязей между таксонами. Если бы из положения таксона в графеме следовала его развернутая характеристика, таксономия приобрела бы новый эффективный способ анализа и обучения, подобный системе Менделеева.

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

### Ступенчатый список и блок-схема

Со времен Дж. Рея таксономисты изображают систему в виде ступенчатого списка, в котором ранг таксона и его положение определяются, по сути, лишь шириной абзачного отступа (рис. 1, А). Более структурированным вариантом такого списка является блок-схема, в которой членение таксона на подгруппы изображается расходящимися стрелками (рис. 1, Б). Несмотря на практическое удобство подобных списков и схем, они информируют ученого лишь о структуре системы. Никаких данных об организме как таковом ступенчатый список сам по себе не несет. Кроме того, это графическое решение является сугубо иерархическим, что само по себе ограничивает его применение в экоморфологической таксономии.

### Классическая дендрограмма

С утверждением в биологии эволюционизма появилась идея изображать ход эволюции в виде “родословного древа” – кладограммы (рис. 1, В). Это решение, впервые предложенное И. Рюлингом в 1763 г. (Воронцов, 1987), в XX в. приобрело широкое распространение и стало повсеместно использоваться систематиками-эволюционистами.

Дендрограммы не только избавлены от градуальной последовательности ступенчатых списков, но и превосходят их по информативности. Они детально изображают эволюционные связи между организмами, наполняя систематическое положение таксона филогенетическим содержанием. Однако ничего, кроме происхождения и родственных связей организма, классические дендрограммы также не сообщают. Поэтому, оставаясь эффективным и полезным инструментом, они не решили проблему информативности графемы.

В середине XX в. предпринимались попытки создания объемных дендрограмм, располагаемых в “пространстве критериев” и характеризующих близость организмов с точки зрения разных аспектов фенотипа (Сокэл, 1967). Такие дендро-

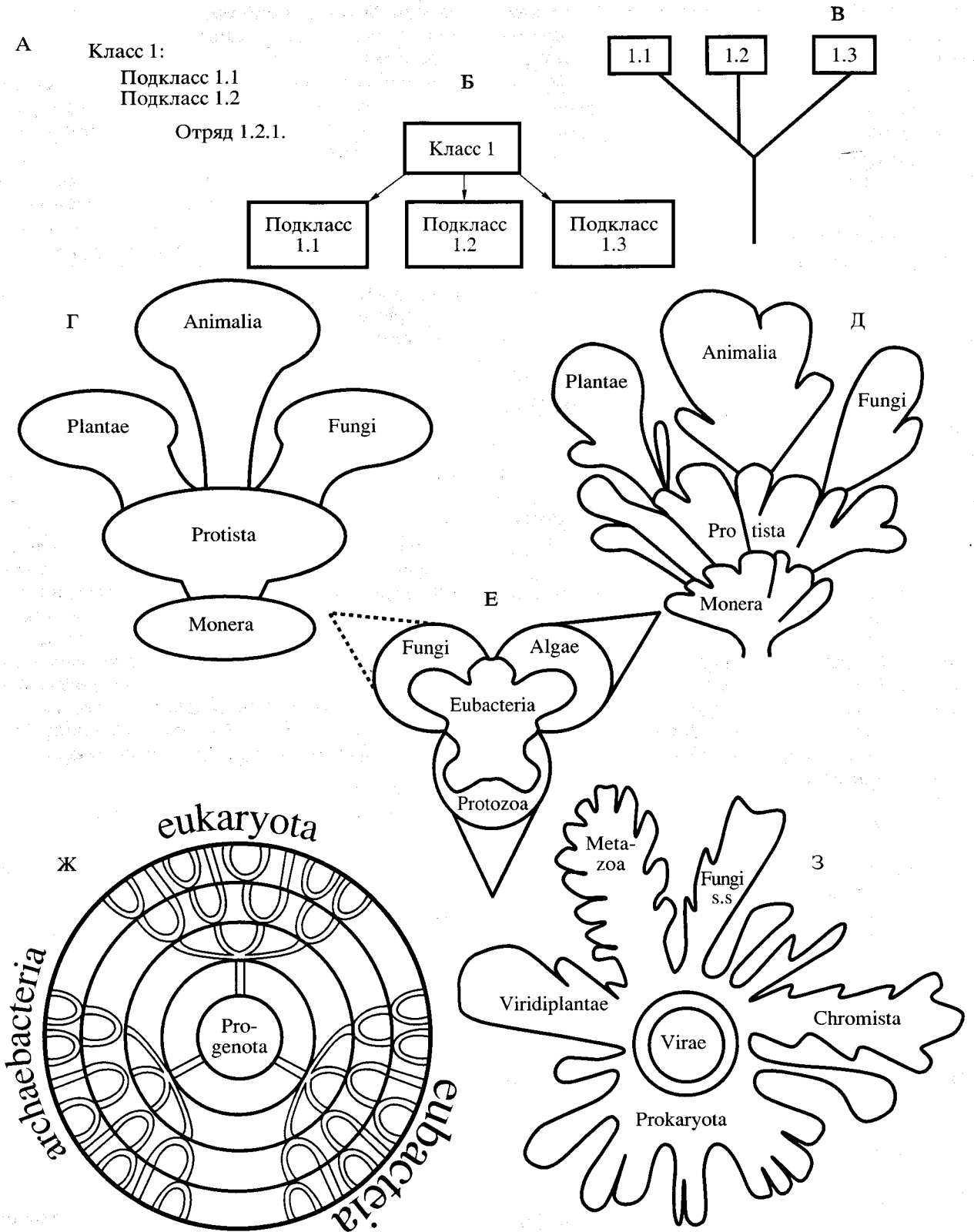


Рис. 1. Графемы органического мира (пояснения в тексте).

граммы были, безусловно, информативнее традиционных. Но их построение велось по принципу сходства-различия, и поэтому они напоминали скорее математические “дендриты сходства”, чем эволюционные деревья. Соответственно такие дендрограммы не могли претендовать на описание естественного хода филогенеза и были отвергнуты таксономистами-филогенетиками.

### *Симметричная дендрограмма*

Попытку преодоления беспорядочности и неинформативности классических дендрограмм впервые предпринял Р. Уайттейкер. В 1959 г. он представил свою пятицарственную систему в виде “пузырчатой” дендрограммы (ее ветви выглядели как вздутые-пузыри, символизирующие объем группы) и ввел эту графему в широкое обращение. Система органического мира изображалась Р. Уайттейкером в виде нарочито симметричной конструкции (рис. 1, Г), создававший впечатление закономерности. Эта графема впервые демонстрировала признаки таксонов – уровень эволюционного развития (прокариоты, протисты и высшие эукариоты) и тип питания (осмоавтотрофы, осмогетеротрофы, фагогетеротрофы). Однако эти параметры носили явно полифилетический характер, а эволюционная дендрограмма, по определению, должна базироваться на принципе монофилии. Возникло противоречие, в котором победил эволюционизм, и последователи Р. Уайттейкера принялись уточнять филогенетическое наполнение его системы, разумеется, в ущерб симметричности (Margulis, 1971, 1974). В итоге графема Р. Уайттейкера расплылась в бесформенную “кляксу”, которая полностью утратила изначальную информативность (рис. 1, Д). Так еще раз подтвердился тезис о невозможности построения симметричных графем в филогенетической таксономии.

### *Лопастные и круговые схемы*

Оригинальным графическим решением, основанным на ряде философских моделей XIX в., стала лопастная схема, предложенная Г.А. Заварзиным. Будучи представителем школы эволюционной таксономии, Заварзин тем не менее осознал, что устремленность вверх, присущая всем дендрограммам, является не более чем условностью, пережитком градуалистического подхода ранних эволюционистов. На самом деле эволюционное развитие представляет собой скорее радиальное расхождение филумов во все стороны относительно общего предка. В соответствии с этим он изобразил систему органического мира в виде “бабочки” или “цветка” (рис. 1, Е), лепестки которого символизировали основные направления эволюции (Заварзин, 1973).

Развитием этой идеи, хотя и не совершенно иной основе, стало “кольцо Кандлера”, опубликованное в 1985 г. Строя молекулярно-генетическую филему, бактериолог О. Кандлер направил ее ветви радиально, замкнув дендрограмму в кольцо (рис. 1, Ж). Ветви-филумы в “кольце” древовидно ветвились, демонстрируя дивергенцию. При этом удаленность точек дивергенции от предкового центра обозначала степень генотипического сходства между дивергирующими линиями (Kandler, 1985; см. также: Воронцов, 1987).

Вслед за О. Кандлером идею филогенетического круга использовали О.Г. Кусакин и А.Л. Дроздов (1994). В первом томе своей монографии “Филема органического мира” они оформили систему живых организмов в виде круга-звезды, но отказались от числового указания степени родства и поместили в центр не общего предка, а отделенную двойной границей империю Неклеточных (рис. 1, З).

Эти свежие графические решения вызвали интерес таксономистов, но не получили широкого распространения. Дело в том, что и “бабочка” Заварзина, и “кольцо” Кандлера, и “звезда” Кусакина – Дроздова по сути так и остались дендрограммами, только свернутыми в кольцо. А дендрограмма, как ее ни изображай, описывает все тот же непредсказуемый ход филогенеза, и ожидать от нее графической информативности совершенно не приходится. Между тем идея Кандлера оказывается необычайно плодотворной, если использовать ее не для описания филемы (или, как в случае Заварзина, гибридемы), а для построения экоморфемы. Но об этом чуть позже.

В поисках графического оформления прогностической системы легко прийти к выводу, что идеальной для этих целей графической конструкцией является таблица. Упорядоченность, присущая таблице, обеспечивает ей высокий прогностический потенциал и возможность охарактеризовать объект на основе его положения. Это делает таблицу исключительно информативной графемой, существенно превосходящей другие способы оформления классификации. Наконец, воодушевляет и то, что два наиболее знаменитых образца естественных систем – Периодическая система Менделеева и классификация кристаллических решеток Федорова – Шенфлиса представлены как раз в виде таблиц. Однако попытка тривиального подхода к табличному описанию системы органического мира в силу многих причин обречена на провал.

В первую очередь обращает на себя внимание двуфакторность таблицы на фоне многофакторности системы органического мира. Классическая таблица может описывать разнообразие явлений с точки зрения лишь двух критериев, один из которых обуславливает ее разделение на столбцы, а другой – на строки. Однако многофакторная

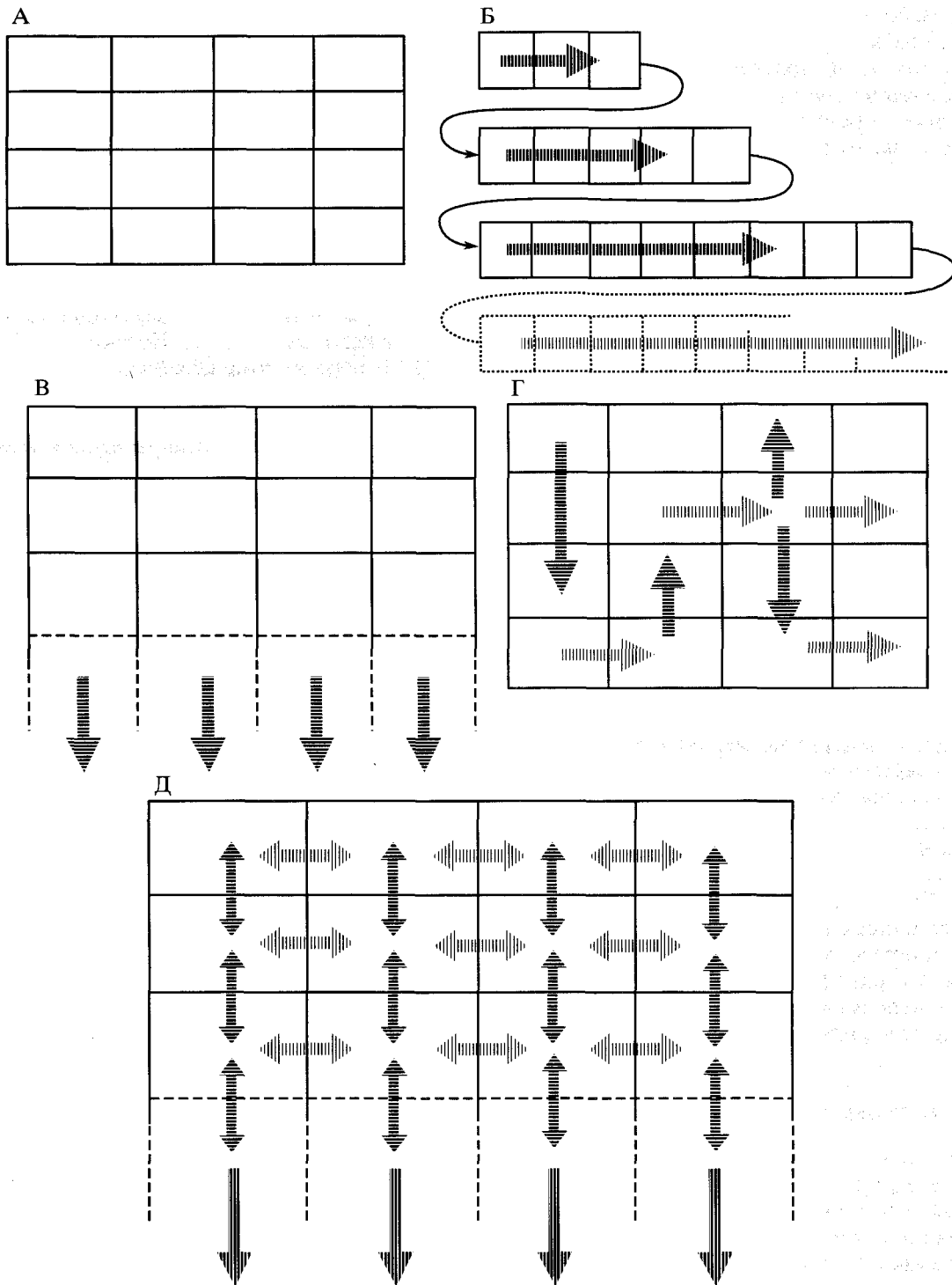


Рис. 2. Типы таблиц (пояснения в тексте).

таблица в принципе возможна: во-первых, если несколько критериев коррелируют между собой, а во-вторых, если каждый столбец (строка) подразделяется на подстолбцы (подстроки) на основании дополнительных критериев.

Значительно более серьезным барьером для применения таблиц в систематике является их за-

крытость. Это свойство подразумевает отсутствие у табличной графемы способности к достраиванию, расширению (рис. 2, А). К примеру, в рамках таблицы Федорова – Шенфлиса достраивание новых ячеек совершенно невозможно, так как эта классификация изначально исчерпывает все возможные типы кристаллов и не описывает никакой

	Animalia	Euglenalia	Vegetalia	Viscacia	Mycetalia	Physaralia
Proto-bionta	Protozoa	Protoeuglenata	Protophyta	Protoviscata	Protomycota	Protophysarata
Meso-bionta	Mesozoa	Mesoëuglenata	Mesophyta	Mesoviscata	Mesomycota	Mesophysarata
Meta-bionta	Metazoa	Metaëuglenata	Metaphyta	Metaviscata	Metamycota	Metaphysarata

Рис. 3. Таблица, объединяющая трофический и градуальный критерии (пояснения в тексте).

последовательности формообразования (Любичев, 1982). Система же органического мира, даже в ее экоморфологической версии, должна отражать последовательность эволюционного развития экоморф и быть открытой для достраивания в соответствии с возможностями возникновения принципиально новых жизненных форм.

Впрочем, таблица может быть и открытой, как, например (не избежать нам ее постоянного упоминания), таблица Менделеева: ведь в ней число химических элементов не ограничено известными, а открыто для дополнения вновь синтезируемыми сверхтяжелыми атомами. Но и открытости таблицы оказывается недостаточно для ее применения в биологической систематике. Открытые табличные графемы, подобные системе Менделеева, являются *однолинейными*, т.е. описывают цепочку последовательно сменяющихся форм, находящихся на одной оси. В таблице Менделеева эта цепочка элементов с постепенно возрастающей массой уложена в “змейку” повторяющихся периодов, но так или иначе, она является одной неветвящейся линией (рис. 2, Б). Ясно, что в рамках биосистематики такие однолинейные таблицы могут иметь очень ограниченное применение и годятся только для описания монофилетической эволюции, последовательной смены форм в одном неветвящемся эволюционном ряду.

Из вышесказанного ясно, что табличная графема органического мира должна быть многолинейной. Многолинейность таблицы может быть двойкой: во-первых, все ее столбцы (и/или все строки) могут быть открытыми (рис. 2, В), а во-вторых, между соседними ячейками может суще-

ствовать возможность разнонаправленных взаимных переходов (рис. 2, Г). Вполне целесообразно и объединение обоих типов многолинейности (рис. 2, Д).

### Построение графемы

Для оценки практической применимости этих общих рассуждений попробуем объединить в форме открытой многолинейной таблицы два созданных нами ранее классификационных ряда: трофический и градуальный. Предположим, строки будут соответствовать трем ступеням уровня организации, а столбцы – шести трофическим группам. Все “трофические” столбцы мы оставим открытыми снизу, так как для каждого из них можно предположить приобретение новых, более высоких ступеней организации (рис. 3).

Полученная графема фактически является трансформированной дендрограммой, которая представляет независимый выход шести трофических групп на те или иные уровни организации. Это решение близко к симметричной кладограмме Уайттейкера, но намного экономнее и структурированнее. Кроме того, здесь отсутствует дезориентирующий эффект отражения филогенеза, и поэтому представленная графема намного корректнее уайттейкерской.

Однако несмотря на преимущества у построенной нами системы есть и явный недостаток. Если последовательность расположения строк в ней очевидна (градуальное восхождение от простого к сложному, т.е. Protobionta → Mesobionta → Metabionta), то последовательность столбцов вызывает определенные вопросы. Общий поря-

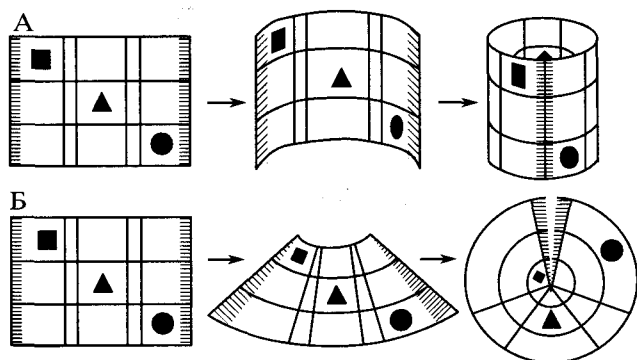


Рис. 4. Способы "сворачивания" таблицы (пояснения в тексте).

док здесь ясен: между тремя основными союзами (*Animalia*, *Vegetalia*, *Mycetalia*) должны располагаться соответствующие переходные межсоюзы (*Euglenalia*, *Viscacia*, *Physaralia*). Однако какой из столбцов должен быть первым, ведь все они, в сущности, равноценны? И главное, какие столбцы будут располагаться на краях таблицы? Ведь каждый союз должен быть с двух сторон окружен межсоюзами, а каждый межсоюз в свою очередь – располагаться между двумя союзами. И если межсоюзы *Euglenalia* и *Viscacia* в приведенной таблице занимают свое естественное положение между основными союзами, то *Physaralia* как бы "повисает в воздухе", гранича одним краем с *Mycetalia*, а другим – не с *Animalia*, как следовало ожидать, а с пустым пространством.

Любопытным выходом из этого положения могло бы стать превращение нашей таблицы в цилиндр, в котором края *Animalia* и *Physaralia* (или любые другие) сомкнулись бы, образовав непрерывный ряд-кольцо (рис. 4, А). Но много более экономичную и прагматичную графему мы получим, если воспользуемся, наконец, идеей "филогенетического кольца". Действительно, если круг-звезда является более адекватной, чем дендрограмма, формой отражения хода эволюции, а наша таблица является, по сути, дендрограммой, то почему бы не превратить ее в круг? Сделав это, мы получим графему, в которой бывшие столбцы превратятся в секторы круга, а бывшие строки – в концентрические кольца (рис. 4, Б). Эту достаточно оригинальную конструкцию мы и положим в основу нашей экспериментальной системы органического мира.

Рассмотрим подробнее получившуюся графему (рис. 5). Все разнообразие жизненных форм представлено в ней в виде круга. Он символизирует спектр возможных направлений развития, расходящихся по радиусам из предкового центра (последнему соответствует условная неспециализированная жизненная форма). Эти радиальные направления разделены на шесть групп – секто-

ров круга, среди которых можно выделить три основные (трофические царства) и расположенные между ними три промежуточные (трофические межцарства). По мере удаления от условного общего предка представители каждого из радиальных направлений последовательно проходят три стадии развития, обозначенные концентрическими кольцами – прото-, мезо- и метабионтный уровни организации. На пересечении радиальных направлений и концентрических уровней образуются отдельные ячейки, каждая из которых соответствует наименьшему (при данном уровне детализации) подразделению жизненных форм. Графема открыта как для развития во вне (путем достраивания четвертого уровня организации), так и для разнонаправленных внутренних переходов (переходы теоретически возможны между любыми соседними ячейками).

Если воспользоваться графическим решением "звезды" Кусакина – Дроздова, то центральное, изолированное, положение в графеме займут неклеточные формы жизни, отделенные от клеточных двойной границей. Так мы введем в предложенную конструкцию третий критерий – репродукционный, чем и завершим предварительный этап построения графического "каркаса" экоморфемы.

Настоящее решение не только суммирует основные преимущества классических графем, но и обладает некоторыми новыми свойствами. Предлагаемая графема высоко упорядочена и соответственно характеризует объект на основе его положения (свойство таблиц), описывая при этом многофакторные отношения сходства-различия между таксонами (свойство объемных дендрограмм и графемы Уайттейкера). Одновременно наша графема является открытой и многолинейной, т.е. может эффективно отразить ход дивергентной эволюции живой природы (свойство дендрограмм). Она демонстрирует иерархические отношения объема и взаимовключения таксонов (подобно блок-схеме), но при этом снимает проблему взвешивания признаков, так как представляет все критерии равноправными способами членения объема (свойство таблицы), а все направления развития – эквивалентными путями радиального расхождения от предкового центра (свойство филогенетического круга). Кроме того, эта графема решает проблему таксономического положения переходных трофических форм, находя им ясное место среди основных таксонов. Наконец, она оформлена в виде несложной, плоскостной и симметричной конструкции, и поэтому может служить удобным, доступным и дидактически приемлемым средством представления и изучения разнообразия живой природы.

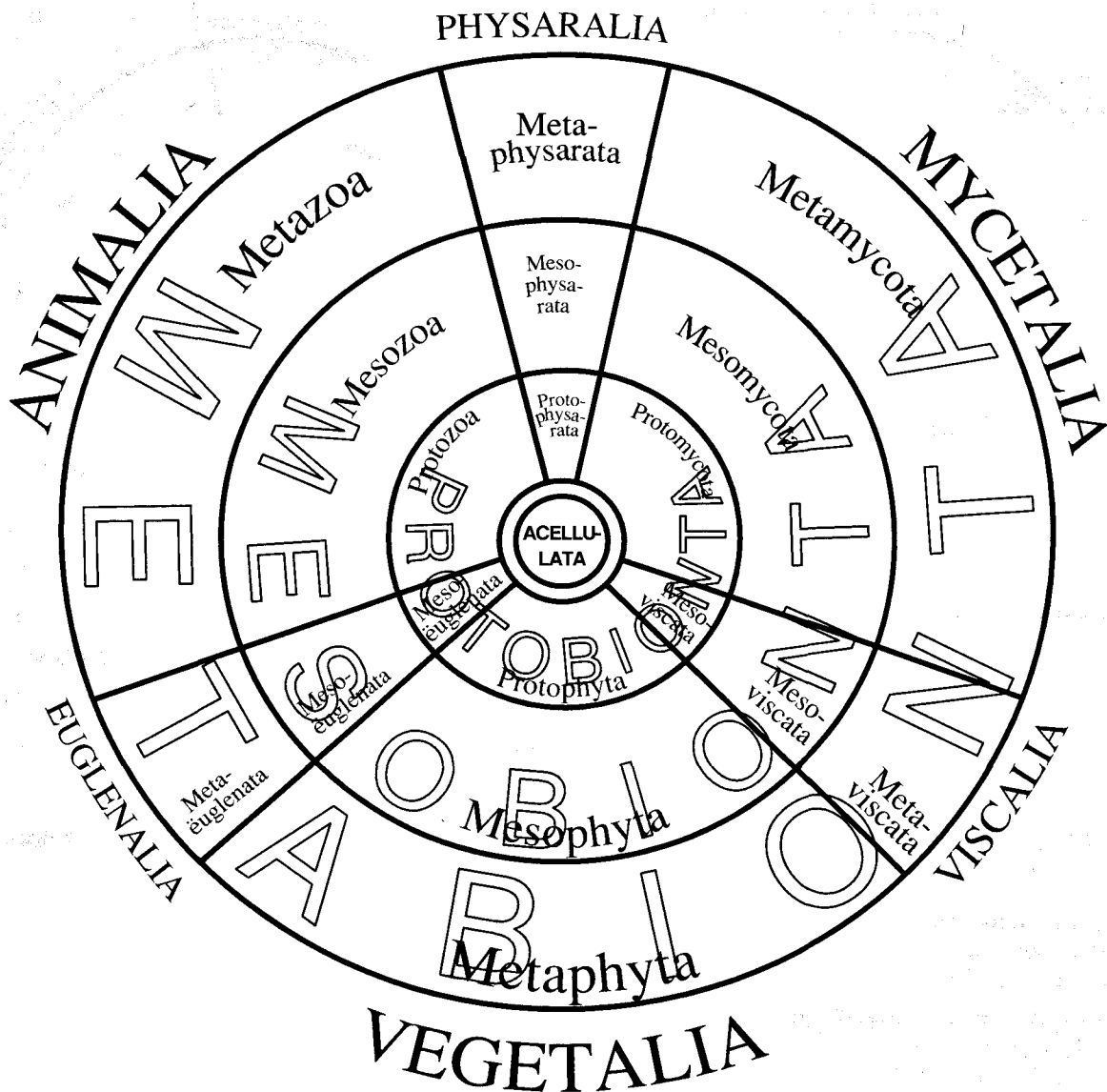


Рис. 5. Оригинальная графема: общий вид (пояснения в тексте).

**Второстепенные критерии**

Итак, главное сделано. Мы разработали графему, вполне отвечающую нашим целям. Но приступить к наполнению этого “каркаса” конкретным содержанием еще рано: ведь даже наименьшие ячейки нашей системы, пожалуй, еще слишком велики. Нам следует разработать хотя бы несколько дополнительных универсальных критериев и на их основе провести более глубокое подразделение жизненных форм.

Поскольку основные критерии, рассмотренные нами выше, были выведены из всеобъемлющих свойств жизни, они, вероятно, исчерпывают

возможности поиска самостоятельных экоморфологических параметров. Поэтому второстепенные критерии мы будем искать не вовне, а внутри основных. Мы акцентируем внимание в основном на клеточных формах, и соответственно из трех основных критериев в нашем распоряжении остаются два – трофический и градуальный. В их пределах мы рассмотрим четыре параметра, традиционно используемые в систематике высших таксонов: подвижность (есть/нет), прикрепленность (есть/нет), источник питания (гигротрофность – питание в основной среде обитания/базотрофность – питание в дополнительной среде) и система роста (открытая/закрытая).

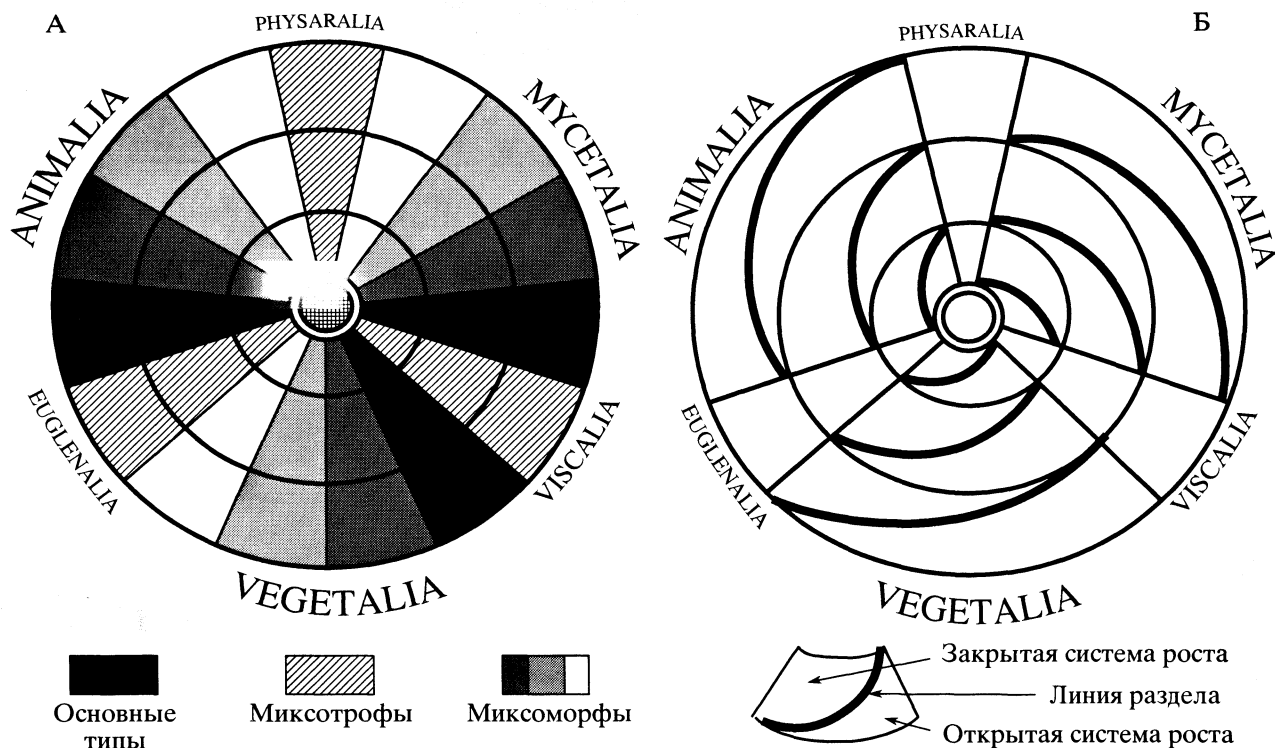


Рис. 6. Оригинальная графема: отражение дополнительных критериев (пояснения в тексте).

Первые три критерия легко объединяются в один, что позволяет избежать их иерархизации. Выяснив, что только неподвижные формы могут быть прикрепленными и только прикрепленные – базотрофными, мы получим компактный ряд: 1) подвижные (всегда неприкрепленные и гигротрофные)<sup>2</sup>, 2) неподвижные неприкрепленные (всегда гигротрофные), 3) прикрепленные гигротрофные, 4) прикрепленные базотрофные; назовем их соответственно *Monadobionta*, *Planobionta*, *Stylobionta* и *Basobionta* (от греч. “monas” (здесь) – монада, “plano” – висеть, “stylus” – стебель, “basa” – основание) с уже знакомой заменой “-bionta” на описательные окончания. В целях максимального приближения используемой номенклатуры к классической названия подвижных организмов (*Monadobionta*) на прото-уровне мы снабдим корнем *Monado-*, на мезо-уровне – *Polymonado-* и на мета-уровне – *Kineto-*; названия же неподвижных организмов (*Plano-*, *Stylo-* и *Basobionta*) на прото-уровне получают корень *Cocco-*, на мезо-уровне – *Tricho-* и на мета-уровне – *Stato-* (от греч. “poly” – много, “trichon” – нить, “kinesis” – (здесь) движение многоклеточного организма и “stato” – стоять на месте).

Полученный нами ряд *Monadobionta* → *Planobionta* → *Stylobionta* → *Basobionta* имеет любо-

<sup>2</sup> Под подвижностью мы здесь понимаем способность *всего* организма перемещаться в пространстве.

пытную особенность: он характеризует постепенный переход от фаготрофной к осмотрофной морфологии, т.е. от “животных” к “растительным” и “грибным” формам. Нетрудно заметить, что “типичные” растения и грибы являются базобийонтами, а “типичные” животные – монадобийонтами. В то же время в каждом из этих союзов царств представлены все четыре морфологических типа: вспомним, что подвижные растения и “укореняющиеся” животные в свое время ставили в тупик классиков таксономии. Такие “нетипичные” для данного царства типы морфологии можно назвать “миксоморфами” – формами со смешанным строением. Переход между царствами живой природы при этом можно будет описать в виде следующей градации: типичная форма царства 1 → миксоморфы царства 1 → миксотроф 1/2 → миксоморфы царства 2 → типичная форма царства 2. Графическое оформление таких отношений очевидно: каждый из основных секторов нашей графемы (*Animalia*, *Vegetalia*, *Mycetalia*) мы разделим на четыре подсектора, соответствующих четырем типам строения – основному и трем миксоморфным (рис. 6, А).

Легко обнаружить, что между растениями и грабами отсутствуют миксоморфные переходы, так как типичные представители обоих этих союзов являются базотрофами. Соответственно, миксоморфные ряды этих осмотрофных царств оказываются направлены к союзу животных.

Миксоморфы животных же могут быть ориентированы в обоих направлениях, что создает некоторую неопределенность в вопросе графического решения. Мы ориентируем миксоморфы животных в направлении союза грибов (см. рис. 6), так как полагаем, что переход от животных к растениям заключается в первую очередь в изменении трофики, а не морфологии.

Если только что рассмотренные морфологические критерии легко связываются с трофическим параметром, то критерий № 2 (система роста) столь же легко объединяется с параметром градуальным. Формы с закрытой системой роста (одноклеточные, ценобиальные, некоторые многоклеточные и сифональные) являются градуально-первичными, а представителей с открытой системой (колонияльных, остальных многоклеточных и сифональных) – градуально-вторичными. Первую группу мы назовем *Cladobionta*, а вторую – *Acladobionta* (от греч. *clados* – ветвь). Обе они могут быть представлены на всех трех уровнях организации и во всех союзах органического мира. Поэтому каждая ячейка нашей графемы может быть разделена на кладо- и акладобионтную подъячейки. Графическое решение здесь выбрать непросто: ни горизонтальное, ни вертикальное членение не подходят, так как заняты другими критериями. Поэтому оптимальным представляется диагональное подразделение (рис. 6, Б).

Итак, мы добавили к фундаментальным критериям, составляющим нашу систему, еще два второстепенных, которые позволят нам производить более глубокие подразделения и детализировать существующее разнообразие экоморф. Дальнейшее членение, вполне возможное даже на универсальных началах, мы отложим на будущее, поскольку в рамках одной статьи будет непросто оперировать даже тем комплексом классификационных рядов, который мы уже построили.

## ТАКСОНЫ И ПРЕДСТАВИТЕЛИ

### Прогностичность

Все вышеописанные рассуждения и выводы были практически оторваны от конкретики, и, предлагая различные способы классификации живых организмов, мы, по сути, не рассматривали представителей создаваемых нами таксонов. Это делалось сознательно: мы пытались придать нашим рассуждениям известную теоретическую самостоятельность, отделив их по возможности от эмпирических фактов. Это было необходимо для избежания распространенного в традиционной систематике способа рассуждения наподобие: "...эта группа делится на две подгруппы, потому что третья нам неизвестна". Очевидно, что подобный образ мыслей не соответствует задачам прогностической системы, которая должна

*заранее* предугадывать, на сколько подгрупп *может* делиться данная группа. В соответствии с этим мы старались построить систему, которая бы никак не изменилась, если бы мы ничего не знали о существовании эвгленовых водорослей или высших растений, либо, наоборот, были знакомы с большим разнообразием форм.

Теперь же, приступив к наполнению нашей системы конкретным содержанием, мы обнаружим, что некоторые из созданных нами таксонов в природе попросту не существуют. Собственно, здесь мы и можем с удовлетворением заявить, что эти таксоны нами спрогнозированы и что они, вероятно, или существовали в прошлом, или могут возникнуть в будущем. Однако если трезво взглянуть на эти "прогнозируемые" экоморфы, выяснится, что действительное их существование представляется маловероятным ввиду присущей им внутренней противоречивости, а соответственно – эволюционной "нестабильности". Если такие формы и возникали когда-то, они быстро меняли экоморфологическую ориентацию, а соответственно – положение в экоморфеме. Поэтому прогностичность нашей системы мы видим в первую очередь не в предсказании несуществующих таксонов, а в "предсказании" (т.е. теоретическом выведении) таксонов существующих. Избавив систему от груза традиционных условностей, мы добились от нее достаточной для таких прогнозов строгости и закономерности.

### Иерархия и номенклатура

Будучи противниками иерархизации экоморф, мы все же считаем целесообразным описать полученную нами экоморфему не только в виде графемы, но и в иерархическом порядке. Подобно тому как в филогеме иерархический список служит разъясняющим дополнением к кладограмме, в экоморфеме он послужит дополнением к рассматриваемой круговой схеме, позволяя сжато и ясно описать ее структуру и наполнение. Мы лишь еще раз подчеркнем, что сами считаем предлагаемые ниже иерархические решения формальными и сугубо прагматическими, а саму иерархическую версию системы – лишь инструктирующим приложением к графеме.

Вводя в нашу систему иерархический порядок, мы обязаны остановиться на проблеме номенклатуры, поскольку от выбранной номенклатурной концепции принципиально зависит форма создаваемой системы. В качестве основополагающей номенклатурной концепции мы выберем принцип "две таксономии – две номенклатуры", введенный О.Г. Кусакиным (1995). Этот принцип подразумевает, что существование двух независимых систем органического мира (филемы и экоморфемы) требует разработки для каждой из них своей совокупности номенклатурных подходов. Соглас-

но О.Г. Кусакину, отличие между этими подходами должно залегать в сфере таксономических категорий, образования названий и стандартных окончаний.

### Таксономические категории

Во избежание недоразумений целесообразно, чтобы филема и экоморфема оперировали альтернативными комплексами таксономических категорий. Поскольку традиционные категории (царство, тип, класс, отряд...) нашли повсеместное применение в филогенетической системе, для экоморфемы должны быть разработаны новые, отдельные категории. Такие категории уже неоднократно предлагались, а некоторые из них даже стали общепринятыми, как например, “империя” (выше отмечалось, что это – не филогенетическое понятие) и “союз”. В рамках настоящей работы мы нуждаемся в категориях пяти иерархических уровней. Стремясь избежать лишних терминологических нововведений, мы воспользуемся уже существующими понятиями: *Империя – Imperia* (Воронцов, 1965), *Союз – Unio* (Варт, 1992; соответствует “царству” филемы), *Отделение – Divisio* (в понимании Кусакина, 1995; соответствует “отделу” или “типу” филемы), *Сословие – Collegium* (Кусакин, 1995; соответствует “классу” филемы) и *Когорта – Cogorta* (Алеев, 1986; соответствует “отряду” или “порядку” филемы).

Вообще разработать для экоморфемы альтернативную систему таксономических категорий совсем не просто. Большинство понятий, подходящих по смыслу, либо заняты в филеме, хотя бы как внесистемные единицы (раздел, группа, серия), либо имеют отчетливую филогенетическую окраску (линия, ветвь). Любопытным выходом могло бы стать использование уже существующей системы ранжированных понятий, например системы воинских подразделений (древнеримские “легион”, “когорта”, “манипул”, “центурия”, “децима” прекрасно для этого подходят). Однако это вопрос не научный, а скорее практический, и детальнее останавливаться на нем мы не будем.

### Стандартные окончания для категорий экоморфемы

Категория	Растения	Грибы	Животные
Союз		-alia	
Подсоюз	-phytida	-mycotida	-zoontida
Отделение	-phyta	-mycota	-zoa
Подотделение	-phytina	-mycotina	-zoontina
Сословие	-phyceae	-mycetes	-zoontes
Когорта	-phytales	-mycetales	-zoontales

### Образование названий

Названия высших таксонов могут быть разделены на две группы: описательные и типифицированные. Описательное название соответствует важнейшему диагностическому признаку таксона (такими являются названия Жгутиконосцы, Крестоцветные, Членистоногие). Типифицированные же названия основаны на наименовании типового представителя группы, т.е. младшего таксона, на основании которого создан старший таксон (например, названия Сыроежковые, Капустные, Кошачьи). Согласно О.Г. Кусакину, названия первого типа не должны применяться в филогенетической систематике, так как таксоны филемы могут быть неомогенны относительно даже самых важных диагностических признаков – так появляются “хвойные” без хвои (подокарпы), “позвоночные” без позвонков (круглоротые), “брюхоногие” без брюшной ноги (птероподы) и т.п. Во избежание подобных недоразумений в филеме целесообразно использовать типифицированные названия. Что же касается экоморфемы, то в ней, наоборот, предпочтительным является применение описательных названий, так как сами экоморфологические таксоны построены на сходстве по описываемым названиями признакам. Такие популярные, но исключенные из филемы наименования, как “растения”, “монады”, “простейшие”, могут теперь найти достойное применение в экоморфеме. Поэтому мы приложили все усилия, чтобы подобрать для таксонов нашей системы существующие традиционные названия. В тех же случаях, когда это не удавалось, мы использовали принцип описательных названий Ю.Г. Алеева (1986).

### Стандартные окончания

В ботанической и, в меньшей степени, в зоологической номенклатуре создана система стандартных окончаний названия, которые указывают на ранг таксона. Так, окончание “-idae” всегда сопровождает семейства животных, а “-phyceae” – классы водорослей. Однако, согласно концепции О.Г. Кусакина, в филогенетической таксономии использование таких окончаний недопустимо, так как они указывают на “животную” или “растительную” природу объекта (т.е. на параметры сходства, а не родства). Для филогенетической системы были разработаны нейтральные окончания, не несущие описательной окраски и указывающие только на ранг таксона, но не на его систематическое положение (Старобогатов, 1986). В то же время описательные окончания оказываются очень полезны в экоморфологической системе: здесь они в полной мере смогут проявить свою информативность. В нашей системе мы будем использовать оригинальную унифицированную систему стандартных окончаний, показанную на таблице. Итак, номенклатура филемы должна быть построена на традиционных категориях, типовых

названиях и нейтральных окончаниях, а номенклатура экоморфемы – на новых категориях, описательных названиях и описательных окончаниях.

Ниже представлена иерархическая версия нашей экспериментальной экоморфемы, построенная в соответствии с этими принципами, а также результирующая графема (рис. 7). Типичные представители каждого таксона выбраны в соответствии с литературными данными (Menninger, 1967; Urania..., 1974; Алеев, 1986; Margulis et al., 1990; Левушкин, Шилов, 1994; Mucota..., 2001). В целях упрощения материала русские названия групп даны в соответствии с традиционной системой.

## 1. ИМПЕРИЯ КЛЕТОЧНЫЕ – CELLULATA.

Имеют клеточное строение, собственную систему репродукции и собственный обмен веществ.

### 1.1. СОЮЗ РАСТЕНИЯ – VEGETALIA (PLANTAE). Автотрофы.

#### 1.1. А. ПОДСОЮЗ НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ (ВОДРОСЛИ) – THALLOPHYTIDA (ALGAE). Автотрофы, не расчлененные на ткани и органы.

##### 1.1.1. ОТДЕЛЕНИЕ ПРОТОФИТЫ (НИЗШИЕ ВОДРОСЛИ) – PROTORHYTA. Протобионтные (одноклеточные, ценобиальные, колониальные) автотрофы.

###### 1.1.1.а. Подотделение Подвижные протофиты (монадные водоросли) – Monadophytina. Подвижные протобионтные автотрофы.

###### 1.1.1.1. Сословие Монадные водоросли – Monadophyceae. Подвижные протобионтные автотрофы.

1.1.1.1.1. Когорта Acladomonadophytales. Подвижные протобионтные автотрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: фотосинтезирующие серобактерии (*Rhodospirillum*), хемосинтезирующие бактерии (некоторые виды *Nitrosomonas*), зеленые водоросли (*Chlamydomonas*), золотистые водоросли (*Ochromonas*), синуровые водоросли (*Mallomonas*), желтозеленые водоросли (*Chlorokardion*), диатомовые водоросли (*Navicula*), рафидофиты (*Gonyostomum*), криптофиты (*Cryptomonas*), гаптофиты (*Hyphenomonas*), динофиты (*Gymnodinium*), инфузории (*Paramecium bursaria*).

1.1.1.1.2. Когорта Cladomonadophytales. Подвижные протобионтные автотрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: зеленые водоросли (*Ulva*), золотистые водоросли (*Dinobryon*), диатомовые водоросли (*Bacillaria*), динофиты (*Ceracium triops*).

1.1.1.б. Подотделение Неподвижные протофиты (коккоидные водоросли) – Coccophytina. Неподвижные протобионтные автотрофы.

1.1.1.2. Сословие Планакоккоидные водоросли – Planococcophyceae. Неподвижные неприкрепленные протобионтные автотрофы.

1.1.1.2.1. Когорта Acladoplanococcophytales. Неподвижные неприкрепленные протобионтные автотрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: прохлороновые бактерии (*Prochloron*), цианобактерии (*Synechococcus*), зеленые водоросли (*Chlorella*), золотистые водоросли (*Ochromonas*), желтозеленые водоросли (*Goniochloris*), эвстигмовые водоросли (*Ellipsoidion*), диатомовые водоросли (*Cyclotella*), криптофиты (*Tetragonidium*), динофиты (*Cystodinium*).

1.1.1.2.2. Когорта Cladoplanococcophytales. Неподвижные неприкрепленные протобионтные автотрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: фотосинтезирующие серобактерии (*Pelodyction*), цианобактерии (*Microcystis*), золотистые водоросли (*Heimiochrysis*), синуровые водоросли (*Synura petersenii*), желтозеленые водоросли (*Gloeobotrys*), динофиты (*Gloeodinium*).

1.1.1.3. Сословие Стилококковые водоросли – Stylococcophyceae. Прикрепленные гигротрофные протобионтные автотрофы.

1.1.1.3.1. Когорта Acladostylococcophytales. Прикрепленные гигротрофные протобионтные автотрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: зеленые водоросли (*Characium*), золотистые водоросли (*Koinopodion*), пединелловые водоросли (*Cyrtophora*), желтозеленые водоросли (*Stipitococcus*), динофиты (*Tetradinium*), эвгленовые (*Colacium*).

1.1.1.3.2. Когорта Cladostylococcophytales. Прикрепленные гигротрофные протобионтные автотрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: зеленые водоросли (*Apiocystis*), золотистые водоросли (*Hydrurus*), пединелловые водоросли (*Pedinella*), желтозеленые водоросли (*Helmintogloea*), диатомовые водоросли (*Licmophora*).

1.1.1.4. Сословие Базококковые водоросли – Basococcophyceae. Базотрофные протобионтные автотрофы.

1.1.1.4.1. Когорта Acladobasococcophytales. Базотрофные протобионтные автотрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: неизвестны.

1.1.1.4.2. Когорта Cladobasococcophytales. Базотрофные протобионтные автотрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: неизвестны.

1.1.2. ОТДЕЛЕНИЕ МЕЗОФИТЫ (ВЫСШИЕ ВОДРОСЛИ) – MESORHYTA. Мезобионтные (многоклеточные и сифональные, не расчлененные на органы и ткани) автотрофы.

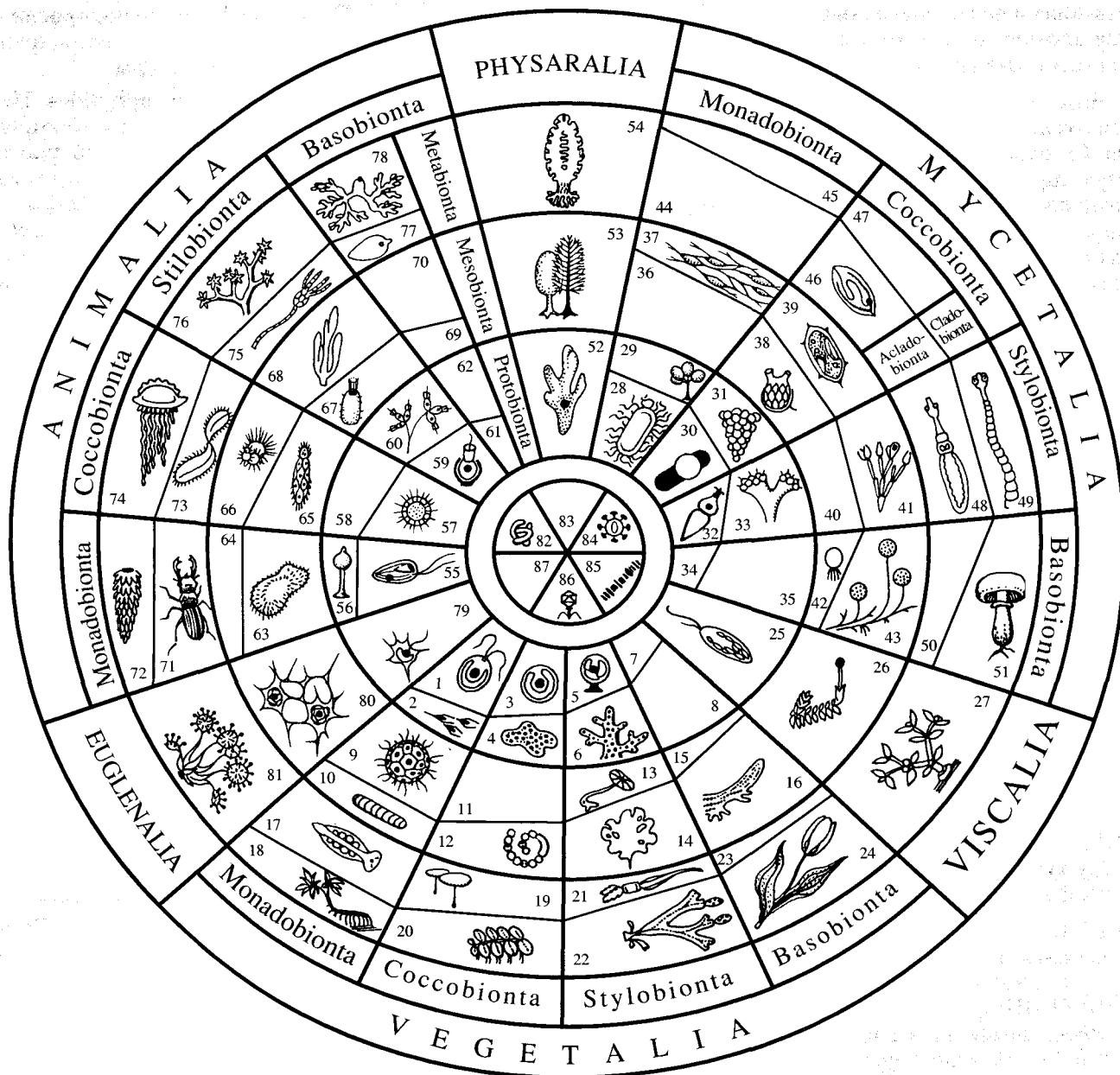


Рис. 7. Оригинальная графема: наполнение.

Империи: 1–81. Cellulata. 82–87. Acellulata.

Союзы: 1–24. Vegetalia. 25–27. Viscalia. 28–51. Mycetalia. 52–54. Physaralia. 55–78. Animalia. 79–81. Euglenalia. 82. Prlonalia. 83. Viroidalia. 84. Rhiboviralia. 85. Desoxyrhiboviralia. 86. ДНК-РНК-организмы. 87. РНК-организмы. Подсоюзы: 1–16. Thalphytida. 17–24. Telophytida.

Отделения: 1–8. Protophyta. 9–16. Mesophyta. 17–24. Metaphyta. 25. Protoviscata. 26. Mesoviscata. 27. Metaviscata. 28–35. Protomycota. 36–43. Mesomycota. 44–51. Metamycota. 52. Protophysarada. 53. Mesophysarata. 54. Metaphysarata. 55–62. Protozoa. 63–70. Mesozoa. 71–78. Metazoa. 79–79. Protoeuglenata. 80. Mesoeuglenata. 81. Metaeuglenata.

Подотделения: 1–2. Monodophytina. 3–8. Coccophytina. 9–10. Polymonadophytina. 11–16. Trichophytina. 17–18. Kinetophytina. 19–24. Statophytina. 28–29. Monodomycotina. 30–35. Cocomycotina. 36–37. Polymonadomycotina. 38–43. Trichomycotina. 44–45. Kinetomycotina. 46–51. Sta-tomycotina. 55–56. Monadozoontina. 57–62. Coccozoontina. 63–64. Polymonadozoontina. 65–70. Trichozoontina. 71–72. Kinetozoontina. 73–78. Statozoontina.

Сословия: 1–2. Monadophyceae. 3–4. Planococcophyceae. 5–6. Stylococcophyceae. 7–8. Basococcophyceae. 9–10. Polymonadophyceae. 11–12. Planotrichophyceae. 13–14. Stylotrichophyceae. 15–16. Basotrichophyceae. 17–18. Kinetophyceae. 19–20. Planostatophyceae. 21–22. Stylostatophyceae. 23–24. Basostatophyceae. 32–33. Stylococcaprotomycetes. 28–29. Monodomycetes. 30–31. Planococcaprotomycetes. 34–35. Basococcaprotomycetes. 36–37. Polymonadomycetes. 38–39. Statotrichomycetes. 40–41. Stylotrichomycetes. 42–43. Basotrichomycetes. 44–45. Kinetomycetes. 46–47. Planostatomycetes. 48–49. Stylostatomycetes. 50–51. Basostatomycetes. 55–56. Monadoprotozoontes. 57–58. Planococcozoontes. 59–60. Stylococcozoontes. 61–62. Basococcozoontes. 63–64. Polymonadozoontes. 65–66. Statotrichozoontes. 67–68. Stylotrichozoontes. 69–70. Basotrichozoontes. 71–72. Kinetozoontes. 73–74. Pla-nostatozoontes. 75–76. Stylostatozoontes. 77–78. Basotrichometazoontes.

- 1.1.2.а. Подотделение Подвижные мезофиты** (полимонадные водоросли) – **Polymonadophytina**. Подвижные мезобионтные автотрофы.
- 1.1.2.1. Сословие Полимонадные водоросли** – **Polymonadophyceae**. Подвижные мезобионтные автотрофы.
- 1.1.2.1.1. Когорта Acladopolymonadophytales**. Подвижные мезобионтные автотрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: Зеленые водоросли (*Volvox*).
- 1.1.2.1.2. Когорта Cladopolymonadophytales**. Подвижные мезобионтные автотрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: цианобактерии (*Oscillatoria*), хемосинтезирующие бактерии (некоторые штаммы *Beggiatoa*).
- 1.1.2.б. Подотделение Трихальные водоросли** (неподвижные мезофиты) – **Trichophytina**. Неподвижные мезобионтные автотрофы.
- 1.1.2.2. Сословие Планотрихальные водоросли** – **Planotrichophyceae**. Неподвижные неприкрепленные мезобионтные автотрофы.
- 1.1.2.2.1. Когорта Acladoplanotrichophytales**. Неподвижные неприкрепленные мезобионтные автотрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: неизвестны.
- 1.1.2.2.2. Когорта Cladoplanotrichophytales**. Неподвижные неприкрепленные мезобионтные автотрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: зеленые несерные бактерии (*Chloronema*), цианобактерии (*Anabaena*), зеленые водоросли (*Spirogyra*), водоросли-хромифиты (*Tribonema*), мохообразные (*Riccia*).
- 1.1.2.3. Сословие Стилотриховые водоросли** – **Stylotrichophyceae**. Прикрепленные гигротрофные мезобионтные автотрофы.
- 1.1.2.3.1. Когорта Acladostylotrichophytales**. Прикрепленные гигротрофные мезобионтные автотрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: зеленые водоросли (*Ulva*), золотистые водоросли (*Phaeothamnion*), желтозеленые водоросли (*Heterococcus*), гаптофиты (*Apistonema*), мохообразные (*Aneuria*).
- 1.1.2.3.2. Когорта Cladostylotrichophytales**. Прикрепленные гигротрофные мезобионтные автотрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: цианобактерии (*Stigonema*), зеленые водоросли (*Ulva*), золотистые водоросли (*Phaeothamnion*), желтозеленые водоросли (*Heterococcus*), гаптофиты (*Apistonema*), мохообразные (*Aneuria*).
- 1.1.2.4. Сословие Базотриховые водоросли** – **Vasotrichophyceae**. Базотрофные мезобионтные автотрофы.
- 1.1.2.4.1. Когорта Achadobasotrichophytales**. Базотрофные мезобионтные автотрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: неизвестны.
- 1.1.2.4.2. Когорта Cladobasotrichophytales**. Базотрофные мезобионтные автотрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: лишайники (*Collema*).
- 1.1. В. ПОДСОЮЗ ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ – ТЕЛОРНУТИДА**. Метабионтные (расчлененные на органы и ткани) автотрофы.
- 1.1.3. ОТДЕЛЕНИЕ ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ (МЕТАФИТЫ) – МЕТАРНУТА**. Метабионтные (расчлененные на органы и ткани) автотрофы.
- 1.1.3.а. Подотделение Подвижные (кинетоидные) метафиты** – **Kinetophytina**. Подвижные метабионтные автотрофы.
- 1.1.3.1. Сословие Кинетоидные метафиты** – **Kinetophyceae**. Подвижные метабионтные автотрофы.
- 1.1.3.1.1. Когорта Acladokinetophytales**. Подвижные метабионтные автотрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: бескишечные турбеллярии (*Convoluta*).

Когорты: 1. Acladomonadophytales. 2. Cladomonadophytales. 3. Acladoplanococcophytales. 4. Cladoplanococcophytales. 5. Acladostylococcophytales. 6. Cladostylococcophytales. 7. Acladobasococcophytales. 8. Cladobasococcophytales. 9. Acladopolymonadophytales. 10. Cladopolymonadophytales. 11. Acladoplanotrichophytales. 12. Cladoplanotrichophytales. 13. Acladostylotrichophytales. 14. Cladostylotrichophytales. 15. Acladobasotrichophytales. 16. Cladobasotrichophytales. 17. Acladokinetophytales. 18. Cladokinetophytales. 19. Acladoplanostatophytales. 20. Cladoplanostatophytales. 21. Acladostylostatoophytales. 22. Cladostylostatoophytales. 23. Acladobasostatophytales. 24. Cladobasostatophytales. 28. Acladomonadomycetales. 29. Cladomonadomycetales. 30. Acladoplanococcomycetales. 31. Cladoplanococcomycetales. 32. Acladostylococcomycetales. 33. Cladostylococcomycetales. 34. Acladobasococcomycetales. 35. Cladobasococcomycetales. 36. Acladopolymonadomycetales. 37. Cladopolymonadomycetales. 38. Acladostatotrichomycetales. 39. Cladostatotrichomycetales. 40. Acladostylotrichomycetales. 41. Cladostylotrichomycetales. 42. Acladobasotrichomycetales. 43. Cladobasotrichomycetales. 44. Acladokinetomycetales. 45. Cladokinetomycetales. 46. Acladoplanostatomycetales. 47. Cladoplanostatomycetales. 48. Acladostylostatomycetales. 49. Cladostylostatomycetales. 50. Acladobasostatomycetales. 51. Cladobasostatomycetales. 55. Acladomonadozoontales. 56. Cladomonadozoontales. 57. Acladoplanococcozoontales. 58. Cladoplanococcozoontales. 59. Acladostylococcozoontales. 60. Cladostylococcozoontales. 61. Acladobasococcozoontales. 62. Cladobasococcozoontales. 63. Acladopolymonadozoontales. 64. Cladopolymonadozoontales. 65. Acladostatotrichozoontales. 66. Cladostatotrichozoontales. 67. Acladostylotrichozoontales. 68. Cladostylotrichozoontales. 69. Acladobasotrichozoontales. 70. Cladobasotrichozoontales. 71. Acladokinetozoontales. 72. Cladokinetozoontales. 73. Acladoplanostatozoontales. 74. Cladoplanostatozoontales. 75. Acladostylostatozoontales. 76. Cladostylostatozoontales. 77. Acladobasostatozoontales. 78. Cladobasostatozoontales.

- 1.1.3.1.2. Когорта Cladokinetophytales.** Подвижные метабионтные автотрофы с открытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** цветковые растения ("шагающие" формы *Pandanus*).
- 1.1.3.1.b. Подотделение Неподвижные (статоидные) метафиты – Statophytina.** Неподвижные мезобионтные автотрофы.
- 1.1.3.2. Сословие Планостатоидные метафиты – Planostatophyceae.** Неподвижные неприкрепленные метабионтные автотрофы.
- 1.1.3.2.1. Когорта Acladoplanostatophytales.** Неподвижные неприкрепленные метабионтные автотрофы с закрытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** цветковые растения (*Lemna*).
- 1.1.3.2.2. Когорта Cladoplanostatophytales.** Неподвижные неприкрепленные метабионтные автотрофы с открытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** папортники (*Slavinia*), лишайники (*Aspicilia esculenta*).
- 1.1.3.3. Сословие Стилостатоидные метафиты – Stylostatophyceae.** Прикрепленные гигротрофные метабионтные автотрофы.
- 1.1.3.3.1. Когорта Acladostylostatophytales.** Прикрепленные гигротрофные метабионтные автотрофы с закрытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** вестимениферы.
- 1.1.3.3.2. Когорта Cladostylostatophytales.** Прикрепленные гигротрофные метабионтные автотрофы с открытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** водоросли-хромофиты (*Fucus*), багрянки (*Phyllophora*), лишайники (*Usnea*).
- 1.1.3.4. Сословие Базостатоидные метафиты – Basostatophyceae.** Базотрофные метабионтные автотрофы.
- 1.1.3.4.1. Когорта Acladobasostatophytales.** Базотрофные метабионтные автотрофы с закрытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** неизвестны.
- 1.1.3.4.2. Когорта Cladobasostatophytales.** Базотрофные метабионтные автотрофы с открытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** мохообразные (*Fucus*), сосудистые растения (*Quercus*), лишайники (*Cladonia*).
- 1.2. МЕЖСОЮЗ РАСТЕНИЯ-ГРИБЫ – VISCALIA.** Авто-гетеротрофные осмотрофы.
- 1.2.1. ОТДЕЛЕНИЕ PROTOVISCATA.** Протобионтные авто-гетеротрофные осмотрофы. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ<sup>3</sup>:** эвгленовые (*Euglena viridis*).
- 1.2.2. ОТДЕЛЕНИЕ MESOVISCATA.** Мезобионтные авто-гетеротрофные осмотрофы. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** мохообразные (некоторые облиственные печеночники).
- 1.2.3. ОТДЕЛЕНИЕ METAVISCATA.** Метабионтные авто-гетеротрофные осмотрофы. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** цветковые растения (*Viscum*), лишайники (*Arthonia*).
- 1.3. СОЮЗ ГРИБЫ – MYCETALIA (FUNGI, MYCOTA).** Осмогетеротрофы.
- 1.3.1. ОТДЕЛЕНИЕ ПРОТОМИЦЕТЫ – PROTOMYCOTA.** Протобионтные (одноклеточные, ценобиальные, колониальные) осмогетеротрофы.
- 1.3.1.a. Подотделение Подвижные (монадные) протомицеты – Monadomycotina.** Подвижные протобионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.1.1. Сословие Монадомицеты – Monadomycetes.** Подвижные протобионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.1.1.1. Когорта Acladomonadomycetales.** Подвижные протобионтные осмогетеротрофы с закрытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** гетеротрофные бактерии (*Vibrio*), зеленые водоросли (*Collodiction*), бесцветные жгутиконосцы (*Trypanosoma*), инфузории (*Mesniella*).
- 1.3.1.1.2. Когорта Cladomonadomycetales.** Подвижные протобионтные осмогетеротрофы с открытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** миксобактерии (*Chondromyces*).
- 1.3.1.b. Подотделение Неподвижные (коккоидные) протомицеты – Socomycotina.** Неподвижные протобионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.1.2. Сословие Планакоккоидные протомицеты – Planococcoprotomycetes.** Неподвижные неприкрепленные протобионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.1.2.1. Когорта Acladoplanococcomycetales.** Неподвижные неприкрепленные протобионтные осмогетеротрофы с закрытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** архебактерии (*Halobacterium*), гетеротрофные бактерии (*Bacillus*), микроспоридии (*Nosema*), аскомицеты (*Sacharomyces*).
- 1.3.1.2.2. Когорта Cladoplanococcomycetales.** Неподвижные неприкрепленные протобионтные осмогетеротрофы с открытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** гетеротрофные бактерии (*Staphylococcus*), аскомицеты (*Candida*).
- 1.3.1.3. Сословие Стилококковые протомицеты – Stylococcoprotomycetes.** Прикрепленные гигротрофные протобионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.1.3.1. Когорта Acladostylococcomycetales.** Прикрепленные гигротрофные протобионтные осмогетеротрофы с закрытой системой роста.

<sup>3</sup> Ввиду малочисленности представителей межсоюзов в настоящей работе эти категории, в отличие от основных союзов, рассматриваются не глубже уровня отделений.

- ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: каулобактерии (*Caulobacter*), споровики (*Corycella*).
- 1.3.1.3.2. Когорта Cladostylococcomycetales.** Прикрепленные гигротрофные протобионтные осмогетеротрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: бактерии (*Nevskia*), бесцветные жгутиконосцы (*Anthophysa*).
- 1.3.1.4. Сословие Базококковые протомицеты – Basococcomycetes.** Базотрофные протобионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.1.4.1. Когорта Acladobasococcomycetales.** Базотрофные протобионтные осмогетеротрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: неизвестны.
- 1.3.1.4.2. Когорта Cladobasococcomycetales.** Базотрофные протобионтные осмогетеротрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: неизвестны.
- 1.3.2. ОТДЕЛЕНИЕ МЕЗОМИЦЕТЫ – MESOMYCOTA.** Мезобионтные (многоклеточные и сифональные, не расчлененные на органы и ткани) осмогетеротрофы.
- 1.3.2.a. Подотделение Подвижные (полимонадные) мезомицеты – Polymonadomycotina.** Подвижные мезобионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.2.1. Сословие Полимонадные мезомицеты – Polymonadomycetes.** Подвижные мезобионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.2.1.1. Когорта Acladopolymonadomycetales.** Подвижные мезобионтные осмогетеротрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: неизвестны.
- 1.3.2.1.2. Когорта Cladopolymonadomycetales.** Подвижные мезобионтные осмогетеротрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: кариофановые бактерии (*Caryophanon*), скользкие бактерии (*Vitreoscilla*), лабиринтулы (*Labyrinthula*), хитридиомицеты (*Polypagus*), миксоспоридии (*Leptotheca*).
- 1.3.2.b. Подотделение Трихальные (неподвижные) мезомицеты – Trichomycotina.** Неподвижные мезобионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.2.2. Сословие Статотрихальные мезомицеты – Statotrichomycetes.** Неподвижные неприкрепленные мезобионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.2.2.1. Когорта Acladostatotrichomycetales.** Неподвижные неприкрепленные мезобионтные осмогетеротрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: плазмодиофориды (*Tetramyxa*), хитридиомицеты (*Olpidium*), гифохитриомицеты (*Anisolpidium*), оомицеты (*Lagena*).
- 1.3.2.2.2. Когорта Cladostatotrichomycetales.** Неподвижные неприкрепленные мезобионтные осмогетеротрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: актиномицеты, плазмодиофориды (*Plasmodiophora*), оомицеты (*Lagenidium*), споровики (*Plasmodium*), миксоспоридии (*Muxosoma*).
- 1.3.2.3. Сословие Стилотриховые мезомицеты – Stylotrichomycetes.** Прикрепленные гигротрофные мезобионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.2.3.1. Когорта Acladostylotrichomycetales.** Прикрепленные гигротрофные мезобионтные осмогетеротрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: неизвестны.
- 1.3.2.3.2. Когорта Cladostylotrichomycetales.** Прикрепленные гигротрофные мезобионтные осмогетеротрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: стебельчатые бактерии (некоторые штаммы *Rhodocrobium*), скользкие бактерии (*Leucothrix*), оомицеты (*Sapromyces*), энтеромицеты (*Amoebidium*).
- 1.3.2.4. Сословие Базотриховые мезомицеты – Basotrichomycetes.** Базотрофные мезобионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.2.4.1. Когорта Acladobasotrichomycetales.** Базотрофные мезобионтные осмогетеротрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: хитридиомицеты (*Chitridium*), гифохитриомицеты (*Latrostium*), траустохитриды (*Traustochytrium*).
- 1.3.2.4.2. Когорта Cladobasotrichomycetales.** Базотрофные мезобионтные осмогетеротрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: хитридиомицеты (*Monoblepharis*), гифохитриомицеты (*Hyphochytrium*), оомицеты (*Saprolegnia*), зигомицеты (*Mucor*), аскомицеты (*Aspergillus*).
- 1.3.3. ОТДЕЛЕНИЕ ВЫСШИЕ ГРИБЫ (МЕТАМИЦЕТЫ) – МЕТАМУСОТА.** Метабионтные (расчлененные на органы и ткани) осмогетеротрофы.
- 1.3.3.a. Подотделение Подвижные (кинетоидные) метамицеты – Kinetomycotina.** Подвижные метабионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.3.1. Сословие Кинетоидные метамицеты – Kinetomycetes.** Подвижные метабионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.3.1.1. Когорта Acladokinetomycetales.** Подвижные метабионтные осмогетеротрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: неизвестны.
- 1.3.3.1.2. Когорта Cladokinetomycetales.** Подвижные метабионтные осмогетеротрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: неизвестны.
- 1.3.3.b. Подотделение Неподвижные (статоидные) метамицеты – Statomycotina.**
- 1.3.3.2. Сословие Планостатоидные метамицеты – Planostatomycetes.** Неподвижные неприкрепленные метабионтные осмогетеротрофы.

- 1.3.3.2.1. Коробка Acladoplanostatomycetales.** Неподвижные неприкрепленные метабионтные осмогетеротрофы с закрытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** цестоды (*Amphilina*).
- 1.3.3.2.2. Коробка Cladoplanostatomycetales.** Неподвижные неприкрепленные метабионтные осмогетеротрофы с открытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** неизвестны.
- 1.3.3.3. Сословие Стилостатоидные метамицеты – Stylostatomycetes.** Прикрепленные гигротрофные метабионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.3.3.1. Коробка Acladostylostatomycetales.** Прикрепленные гигротрофные метабионтные осмогетеротрофы с закрытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** аскомицеты (*Labulbenia*), цестоды (*Echinococcus*).
- 1.3.3.3.2. Коробка Cladostylostatomycetales.** Прикрепленные гигротрофные метабионтные осмогетеротрофы с открытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** цестоды (*Taenia*).
- 1.3.3.4. Сословие Базотриховые метамицеты – Basostatomycetes.** Базотрофные метабионтные осмогетеротрофы.
- 1.3.3.4.1. Коробка Acladobasostatomycetales.** Базотрофные метабионтные осмогетеротрофы с закрытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** неизвестны.
- 1.3.3.4.2. Коробка Acladobasostatomycetales.** Базотрофные метабионтные осмогетеротрофы с открытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** аскомицеты (*Morchella*), базидиомицеты (*Agaricus*), цветковые растения (*Cuscuta*).
- 1.4. МЕЖСОЮЗ ГРИБЫ-ЖИВОТНЫЕ – PHYSA-  
RALIA.** Осмо-фаготрофные гетеротрофы.
- 1.4.1. ОТДЕЛЕНИЕ ПРОТОРНЫСАРАТА.** Протобионтные осмо-фаготрофные гетеротрофы. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** лобозные амёбы (*Acanthamoeba*).
- 1.4.2. ОТДЕЛЕНИЕ МЕСОРНЫСАРАТА.** Мезобионтные осмо-фаготрофные гетеротрофы. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** миксомицеты (*Physarum*).
- 1.4.3. ОТДЕЛЕНИЕ МЕТАРНЫСАРАТА.** Метабионтные осмо-фаготрофные гетеротрофы. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** гирокотилы (*Gyrocotyle*).
- 1.5. СОЮЗ ЖИВОТНЫЕ – ANIMALIA.** Фагогетеротрофы.
- 1.5.1. ОТДЕЛЕНИЕ ПРОСТЕЙШИЕ – PROTO-  
ZOA.** Протобионтные (одноклеточные, ценобиальные, колониальные) фагогетеротрофы.
- 1.5.1.а. Подотделение Подвижные (монадные) простейшие – Monadozoontina.** Подвижные протобионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.1.1. Сословие Монадные простейшие – Monadoprotozoontes.** Подвижные протобионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.1.1.1. Коробка Acladomonadozoontales.** Подвижные протобионтные фагогетеротрофы с закрытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** эвгленовые (*Peranema*), кинетопластиды (*Bodo*), лобозные амёбы (*Amoeba*).
- 1.5.1.1.2. Коробка Cladomonadozoontales.** Подвижные протобионтные фагогетеротрофы с открытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** клеточные слизевики (*Dictyostelium*).
- 1.5.1.б. Подотделение Неподвижные (коккоидные) простейшие – Coccozoontina.** Неподвижные протобионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.1.2. Сословие Планоккоккоидные простейшие – Planococcozoontes.** Неподвижные неприкрепленные протобионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.1.2.1. Коробка Acladoplanococcozoontales.** Неподвижные неприкрепленные протобионтные фагогетеротрофы с закрытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** радиолярии (*Acanthometra*), солнечники (*Actinosphaerium*), инфузории (*Actinobolus*).
- 1.5.1.2.2. Коробка Cladoplanococcozoontales.** Неподвижные неприкрепленные протобионтные фагогетеротрофы с открытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** неизвестны.
- 1.5.1.3. Сословие Стилококковые простейшие – Stylococcozoontes.** Прикрепленные гигротрофные протобионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.1.3.1. Коробка Acladostylococcozoontales.** Прикрепленные гигротрофные протобионтные фагогетеротрофы с закрытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** воротничковые жгутиконосцы (*Salpingoeca*), фораминиферы (*Haliphysema*), инфузории (*Vortycella*).
- 1.5.1.3.2. Коробка Cladostylococcozoontales.** Прикрепленные гигротрофные протобионтные фагогетеротрофы с открытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** воротничковые жгутиконосцы (*Codosiga*).
- 1.5.1.4. Сословие Базококковые простейшие – Basococcozoontes.** Базотрофные протобионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.1.4.1. Коробка Acladobasococcozoontales.** Базотрофные протобионтные фагогетеротрофы с закрытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** неизвестны.
- 1.5.1.4.2. Коробка Cladobasococcozoontales.** Базотрофные протобионтные фагогетеротрофы с

- открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: неизвестны.
- 1.5.2. ОТДЕЛЕНИЕ МЕЗОЗОИ – MESOZOA.** Мезобионтные (многоклеточные и сифональные, не расчлененные на органы и ткани) фагогетеротрофы.
- 1.5.2.a. Подотделение Подвижные** (полимонадные) мезозои – *Polymonadozoontina*. Подвижные мезобионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.2.1. Сословие Полимонадные мезозои – Polymonadozoontes.** Подвижные мезобионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.2.1.1. Коропра Acladopolymonadozoontales.** Подвижные мезобионтные фагогетеротрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: пластинчатые (*Trichoplax*), “фагоцителла”.
- 1.5.2.1.2. Коропра Cladopolymonadozoontales.** Подвижные мезобионтные фагогетеротрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: неизвестны.
- 1.5.2.b. Подотделение Неподвижные** (трихальные) мезозои – *Trichozoontina*. Неподвижные мезобионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.2.2. Сословие Статотрихальные мезозои – Statotrichozoontes.** Неподвижные неприкрепленные мезобионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.2.2.1. Коропра Acladostatotrichozoontales.** Неподвижные неприкрепленные мезобионтные фагогетеротрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: мезозои (*Rhopalura*).
- 1.5.2.2.2. Коропра Cladostatotrichozoontales.** Неподвижные неприкрепленные мезобионтные фагогетеротрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: фораминиферы (*Globigerina*).
- 1.5.2.3. Сословие Стилотриховые мезозои – Stylotrichozoontes.** Прикрепленные гигротрофные мезобионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.2.3.1. Коропра Acladostylotrichozoontales.** Прикрепленные гигротрофные мезобионтные фагогетеротрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: губки (*Clathrina*).
- 1.5.2.3.2. Коропра Cladostylotrichozoontales.** Прикрепленные гигротрофные мезобионтные фагогетеротрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: фораминиферы (*Spiroloculina*), губки (*Lubomirskia*).
- 1.5.2.4. Сословие Базотриховые мезозои – Basotrichozoontes.** Базотрофные мезобионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.2.4.1. Коропра Acladobasotrichozoontales.** Базотрофные мезобионтные фагогетеротрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: неизвестны.
- 1.5.2.4.2. Коропра Cladobasotrichozoontales.** Базотрофные мезобионтные фагогетеротрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: неизвестны.
- 1.5.3. ОТДЕЛЕНИЕ ВЫСШИЕ ЖИВОТНЫЕ (МЕТАЗОИ) – METAZOA.** Метабионтные (расчлененные на органы и ткани) фагогетеротрофы.
- 1.5.3.a. Подотделение Подвижные** (кинетоидные) метазои – *Kinetozoontina*.
- 1.5.3.1. Сословие Кинетоидные метазои – Kinetozoontes.** Подвижные метабионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.3.1.1. Коропра Acladokinetozoontales.** Подвижные метабионтные фагогетеротрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: кишечнополостные (*Aurelia*), гребневки (*Beroë*), турбеллярии (*Dendrocoelum*), нематоды (*Ascaris*), аннелиды (*Lumbricus*), моллюски (*Limnea*), членистоногие (*Blatta*), иглокожие (*Asterias*), хордовые (*Homo*).
- 1.5.3.1.2. Коропра Cladokinetozoontales.** Подвижные метабионтные фагогетеротрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: пирсомы (*Pyrosoma*).
- 1.5.3.2.b. Подотделение Неподвижные** (статоидные) метазои – *Statozoontina*.
- 1.5.3.2. Сословие Планостатоидные метазои – Planostatozoontes.** Неподвижные неприкрепленные метабионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.3.2.1. Коропра Acladoplanostatozoontales.** Неподвижные неприкрепленные метабионтные фагогетеротрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: гребневки (*Cestus*).
- 1.5.3.2.2. Коропра Cladoplanostatozoontales.** Неподвижные неприкрепленные метабионтные фагогетеротрофы с открытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: кишечнополостные (*Physalia*), сальпы (*Thalia*).
- 1.5.3.3. Сословие Стилостатоидные метазои – Stylostatozoontes.** Прикрепленные гигротрофные метабионтные фагогетеротрофы.
- 1.5.3.3.1. Коропра Acladostylostatozoontales.** Прикрепленные гигротрофные метабионтные фагогетеротрофы с закрытой системой роста. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ: кишечнополостные (*Actinia*), коловратки (*Floscularia*), аннелиды (*Serpula*), моллюски (*Mytilus*), членистоногие (*Balanus*), форониды (*Phoronis*), погонофоры (*Spirobrachia*), иглокожие (*Holopus*), полухордовые (*Cephalodiscus*), асцидии (*Holocynthia*).
- 1.5.3.3.2. Коропра Cladostylostatozoontales.** Прикрепленные гигротрофные метабионтные фа-

гогетеротрофы с открытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** кишечно-полостные (*Corallium*), камптозои (*Pedicelina*), мшанки (*Fredericella*), асцидии (*Botryllus*).

**1.5.3.4. Сословие Базостатоидные метазои – Basotrichometazoontes.** Базотрофные метабионтные фагогетеротрофы.

**1.5.3.4.1. Когорта Acladobasostatozoontales.** Базотрофные метабионтные фагогетеротрофы с закрытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** трематоды (*Fasciola*), нематоды (*Trichocephalus*), щитовки (*Coccus*).

**1.5.3.4.2. Когорта Cladobasostatozoontales.** Базотрофные метабионтные фагогетеротрофы с открытой системой роста. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** мешкогрудые ракообразные (*Dendrogaster*).

**1.6. МЕЖСОЮЗ ЖИВОТНЫЕ-РАСТЕНИЯ – EUGLENALIA.** Авто-гетеротрофы.

**1.6.1. ОТДЕЛЕНИЕ PROTOEUGLENATA.** Протобионтные авто-гетеротрофы. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** золотистые водоросли (*Chrysamoeba*), пединелловые водоросли (*Platinella*), желтозеленые водоросли (*Rhizochloris*), динофиты (*Dinamoebidium*), эвгленовые (*Euglena gracilis*).

**1.6.2. ОТДЕЛЕНИЕ MESOEUGLENATA.** Мезобионтные авто-гетеротрофы. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** золотистые водоросли (*Chrysarachnion*), хлорарахниевоы водоросли (*Chlorarachnion*).

**1.6.3. ОТДЕЛЕНИЕ METAЕUGLENATA.** Метабионтные авто-гетеротрофы. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** цветковые растения (*Drosera*).

**2. ИМПЕРИЯ НЕКЛЕТОЧНЫЕ – ACELLULATA.** Не имеют клеточного строения, собственной системы репродукции и собственного обмена веществ.

**2.1. СОЮЗ ПРИОНЫ – PRIONALIA.** Образованы белковыми молекулами, информация об аминокислотных последовательностях которых находится в геноме организма-хозяина. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** возбудитель синдрома губчатой энцефалопатии крупного рогатого скота.

**2.2. СОЮЗ ВИРОИДЫ – VIROIDALIA.** Образованы молекулы ДНК, репликация которых осуществляется средствами организма-хозяина. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** вириод веретеновидности клубней картофеля.

**2.3. СОЮЗ РНК-ВИРУСЫ – RNIVIRALIA.** Образованы молекулами РНК и белковой оболочкой, иногда также покрыты липидной мембраной чужеродного происхождения; репликация и экспрессия осуществляются средствами организма-хозяина. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕД-**

**СТАВИТЕЛИ:** вирус иммунодефицита человека.

**2.4. СОЮЗ ДНК-ВИРУСЫ – DESOXYRNIBOVIRALIA.** Образованы молекулами ДНК и белковой оболочкой, иногда также покрыты липидной мембраной чужеродного происхождения; репликация и экспрессия осуществляются средствами организма-хозяина. **ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** вирус табачной мозаики.

**2.5. СОЮЗ ДНК-РНК-ОРГАНИЗМЫ. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** неизвестны.

**2.6. СОЮЗ РНК-ОРГАНИЗМЫ. ТИПИЧНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ:** неизвестны.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные выше результаты во многом основаны на общеизвестных фактах и идеях. В связи с этим многие разделы работы могут произвести впечатление не вполне оригинального обзора, а некоторые приведенные рассуждения – показаться самоочевидными. Поэтому в заключение мы кратко перечислим те подходы и результаты, которые представляются нам наиболее оригинальными и соответствуют вкладу настоящего исследования в разработку проблемы построения естественной системы органического мира.

1. В практике построения экоморфемы впервые использованы принципы размежевания филогенетических и экоморфологических критериев.

2. Выдвинуто положение о реализации принципа прогностичности в ходе разработки расширенной экоморфемы.

3. В масштабах системы органического мира выбор таксономических критериев осуществлен на основании анализа общих свойств жизни, без привлечения конкретных данных о разнообразии форм.

4. В оформлении системы органического мира использовано оригинальное графическое решение (открытая концентрическая таблица), интегрирующее преимущества практически всех графем, созданных ранее.

5. Предложен способ адекватного отражения в системе органического мира статуса переходных экоморф.

6. Для экоморфемы предложен способ снятия проблемы искусственной иерархии критериев.

7. Введено несколько новых понятий (гибридема, интертаксон, миксоморф и др.), которые характеризуют достаточно распространенные явления и могут найти применение в теории биологической систематики.

Авторы выражают глубокую благодарность преподавателям кафедры зоологии и экологии животных ХНУ – Шабанову Д.А., за сочетание суровой критики с искренней доброжелательнос-

тью, и Утевскому С.Ю., за поддержку наших идей и ценные замечания к тексту работы.

Особая благодарность выражается также рецензентам "Журнала общей биологии", внесшим в текст работы существенные исправления и уточнения.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г., 1986. Экоморфология. Киев: Наук. думка. 424 с.
- Беклемишев В.Н., 1994. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press. 250 с.
- Вага А.Я., 1952. Филема органического мира // Ботан. журн. Т. 37. № 5. С. 639–658.
- Воронцов Н.Н., 1965. Происхождение жизни и многообразие ее форм. Новосибирск. Изд. НГПИ. 55 с.
- Воронцов Н.Н., 1987. Системы органического мира и положение животных в них // Зоол. журн. Т. LXVI. Вып. 11–12. С. 1668–1684, 1765–1774.
- Догель В.А., 1975. Зоология беспозвоночных. М.: Высш. шк. 560 с.
- Заварзин Г.А., 1973. Систематика бактерий: пространство логических возможностей // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 5. С. 706–716.
- Зенкевич Л.А., 1968. Системы животного мира // Жизнь животных: в 6-ти томах. Т. 1. М.: Просвещение. С. 8–15.
- Жуковский П.М., 1982. Ботаника. М.: Колос. 623 с.
- Козо-Полянский Б.М., 1922. Введение в филогенетическую систематику высших растений // Природа и культура. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та. 167 с.
- Красилов В.А., 1975. Современные проблемы соотношения филогении и систематики // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 7. С. 118–147.
- Кусакин О.Г., 1995. Кризис в мегатаксономии и пути его преодоления // Биология моря. Т. 51. № 1–2. С. 236–262.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л., 1994. Филема органического мира. Ч. 1. Прогленомены к построению филемы. СПб.: Наука. 282 с.
- Левушкин С.И., Шилов И.А., 1994. Общая зоология. М.: Высш. шк. 432 с.
- Леонтьев Д.В., Акулов А.Ю., 2002. Революция в мегатаксономии: предпосылки и результаты // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 2. С. 158–176.
- Любищев А.А., 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 279 с.
- Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Мейен С.В., 1974. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биологии. Т. 35. № 3. С. 353–364.
- Медников Б.М., 1982. Аксиомы биологии. М.: Знание. 136 с.
- Реймерс Н.Ф., 1991. Популярный биологический словарь. М.: Наука. 544 с.
- Сокэл Р.Р., 1967. Современные представления о теории систематики // Журн. общ. биологии. Т. 28. № 6. С. 658–673.
- Старобогатов Я.И., 1986. К вопросу о числе царств эукариотных организмов // Систематика простейших и их филогенетические связи с низшими эукариотами. Л.: Наука. С. 4–25.
- Чайковский Ю.В., 1989. Наука о разнообразии // Химия и жизнь. 1989. № 1. С. 40–48.
- Чеховская Т.П., 1980. Ошеломляющее разнообразие жизни. М.: Знание. 112 с.
- Шишкин М.А., 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология: методы, направления, проблемы, практическое приложение: Справочное пособие: в 2-х томах. Т. 2. М.: Наука. С. 142–162.
- Abel O., 1911. Die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere für die Abstammungslehre // Die Abstammungslehre. Jena: Fischer. S. 198–250.
- Baer K.E., 1886. Über Darwin's Lehre. 2. Aufl. Braunschweig. 480 S.
- Barr D.J.S., 1992. Evolution and kingdoms of organisms from the perspective of mycologist // Mycologia. V. 84. № 1. P. 1–11.
- Brefeld O., 1872–1889. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mycologie Leipzig: Münster. Bd. I–VIII.
- Clements G., Shear J., 1931. Genera of Fungi. N.Y.: Acad. Press. P. 115.
- Friederichs K., 1930. Die Grundfragen Gessetzmasseigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. Berlin: Parey. Bd. 1. 417 S. – Bd. 2. 463 S.
- Gams H., 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung // Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich. № 63. S. 293–493.
- Haeckel E., 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 2. Berlin: Reimer. 462 S.
- Hennig W., 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin: Dtsch. Zentralverl. 370 s.
- Humboldt A., 1806. Ideen zur einer Physionomik der Gewachse. Tubingen: Cotta. 28 S.
- Kandler O., 1985. Evolution of the systematics of Bacteria // Evolution of Procaryotes. L.: Acad. Press. P. 335–361.
- Kiriakoff S.G. 1962. Réalité contre réalisme // Proc. XI Congr. Entomol. Wien. 3. S. 322–325.
- Margulis L., 1971. Whittaker's five kingdoms of organisms: minor revisions, suggested by consideration of the origin of mitosis // Evolution. № 25. P. 242–245.
- Margulis L., 1974. The clasification and evolution of Prokaryotes and Eukaryotes // Handbook of genetics / Ed. King R.G. N. Y.: Plenum Press. P. 1–41.
- Margulis L., Corliss J.O., Melkonian M. et al., 1990. Handbook of Protoctista. Boston: Jones & Barnett Pub. 565 p.
- Menninger E.A., 1967. Fantastic trees. N. Y.: Viking. 360 p.
- Mycota, 2001 / Eds Esser K., Lemke P.A. 2001. V. VII: Systematics and Evolution. Pt A. Heidelberg: Springer. 367 p.

*Persoon Ch.H.*, 1801. *Synopsis methodica fungorum*. Göttingen. 355 p.

*Simpson G.G.*, 1959. Mesozoic mammals and the phylogenetic origin of mammals // *Evolution*. V. 13. P. 5–41.

*Simpson G.G.*, 1961. *Principles of animal taxonomy*. N. Y.: Columbia Univ. Press. 247 p.

*Warming E.*, 1884. Ueber perenne Gewächse // *Gelehrte Gesellschaften*. S. 184–188.

*Whittaker R.H.*, 1959. On the broad classification of organisms // *Quart. Rev. Biol.* № 34. P. 210–226.

*Urania Pflanzenreich*, 1974 / Eds Benedix E.H., Casper S.J., Danert S. et al. B. 1. *Niedere Pflanzen*. Leipzig; Jena; Berlin: Urania verl. 501 p.

## **Ecomorpheme of Organic World: Experience of Construction**

**D. V. Leont'ev, A. Yu. Akulov**

*V.N. Karazins National University of Kharkov, Microbiology and Phytoimmunology department*

*61077 Ukraine, Kharkov, pl. Svobody, 4*

*e-mail: Alexander.Yu.Akulov@univer.kharkov.ua*

Construction of prognostic system of organic world is required for modern taxonomy. However, it is impossible in the scope of the prevalent at present phylogenetic approach. Ecomorpheme is the system constructed on the basis of similarity criteria considering general rules of wild nature development and it has a prognostic potential. In traditional system (that was used up to 1980's) phylogenetic and ecomorphogenetic criteria were mixed. That did not permit the construction of exhaustive ecomorpheme. Megataxonomic "revolution" of 1990's made phylogenetic system free from ecomorphological criteria and "bring it back" to ecomorpheme. Now it could gain a prognostic power. The criteria for such prognostic ecomorpheme should be selected in compliance with the basic features of life (self-maintenance, self-reproduction and self-development). These criteria are type of reproduction, type of nutrition and organization level. The optimal graphic representation of ecomorpheme is table constructed according to "Candler ring" approach. Ecomorphemes nomenclature should be constructed with the newly defined categories, descriptive names and descriptive endings. The system constructed by this way is following: life world is divided into two expires, Acellulata and Cellulata. The first one is divided into unions: Preonalia (protein), Viroidalia (DNA), Rhiboviralia (RNA + protein) and Desoxyrhiboviralia (DNA + protein). The second one is divided into three basic (Animalia, Vegetalia, Mycetalia) and three "mixotrophic" (Euglenalia, Viscalia, Physaralia) unions. Each union is divided into three divisions corresponding to the organization level (proto-, meso- and metabiont), each division is divided into three classes in accordance to criteria of mobility/sedentarity (monado-, plano-, stylo- and basotrophic) and each class is divided into three cohorts corresponding to the growth system (open or closed).