

**МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СИСТЕМАТИКИ
 I. ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ,
 ОСНОВНЫЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ШКОЛЫ**

Ю. А. Песенко

Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

СОДЕРЖАНИЕ

1. Современное состояние систематики	9
1.1. Возникновение школ „объективной“ систематики	9
Об источниках стремления к объективизации систематики (9). Выявление непроверяемых утверждений (10). Отсталая систематика? (11). Основные школы „объективной“ систематики (11). Активность новых школ (12). Источники привлекательности новых школ (12).	
1.2. О современном состоянии эволюционной систематики	13
Основные методологические проблемы (13). Неоднородность эволюционной систематики (13). Кастовая замкнутость (14). Недостатки основных руководств (15). Дискуссии: успехи и новые ошибки (16). Смесь разных методологических платформ (17). О современном состоянии практики систематики (18).	
1.3. Цели и характер работы	19
Основной вопрос (19). Другие задачи и научная новизна (19). Особенности цитирования (20). Об объеме и подразделениях систематики (21). О компетенции автора (22).	
2. Реконструкция филогении и классификация организмов — составные части эволюционной систематики	22
2.1. Две концептуально-графические модели таксономической процедуры	22
О реализации основной цели систематики (22). Плоскостная модель (23). Модель рубки филогенетического дерева (24). Филогения и ее компоненты (26). Филограмма и кладограмма (27).	
2.2. Монофилия и естественные таксоны	29
О „естественной“ классификации (29). Монофилия: теоретическая дефиниция (31). Монофилия: операциональное определение (32). Таксоны — классы или индивидуумы? (34). Вид как индивидуум (36). Таксоны как исторические реальности (38).	
2.3. Постулаты эволюционной систематики	39
3. Конкуренция таксономических школ	43
3.1. Численная фенетика	43
3.2. Хеннигова кладистика	48
3.3. Паттерн-кладистика	57
3.4. Сопоставление основных таксономических школ в порядке возрастания научного оптимизма	61
4. Количественная филетика	63
4.1. Общая характеристика	63

Кладистика или филетика? (63). Концептуально-графическая основа (64). Соотношение дендритов и кладограмм (65). Равенство признаков (66). Основные совокупности методов (67).	68
4.2. Экономные деревья по признакам с дискретными состояниями, связанными паттерном	
Экономность по Вагнеру (68). Вычислительные проблемы (69). Другие варианты экономности (70).	
4.3. Совместимость признаков	71
Содержательное обоснование (71). Основная процедура (72). Вычислительные и методические проблемы (73). Последовательный анализ совместимости (74). Другие разработки и приложения анализа совместимости (76).	
4.4. Экономные деревья по непрерывным признакам и признакам с состояниями, не связанными паттерном	77
Признаки в молекулярных последовательностях (77). Генетические расхождения (78). Максимальное подобие (79). Минимальное дерево с полиморфными признаками (80). Минимальное дерево по непрерывным признакам (80). Экономность и максимальное подобие (81). Экономность и совместимость (82).	
4.5. Формализованная классификация, согласованные деревья и конгруэнтность	83
„Выпуклая фенетика“ (83). Цели сравнения деревьев (84). Измерение консистентности (84). Методы измерения сходства между деревьями (85). Согласованные (consensus) деревья (86). Конгруэнтность и стабильность (86).	
5. Экономность и равенство признаков	88
5.1. Принцип экономности и гипотетико-дедуктивный метод	88
Определение. Цели раздела (88). О гипотетико-дедуктивном методе (88). „Гипотезы“ в паттерн-кладистике (90). Критика тестирования в паттерн-кладистике (90). Экономность в процедуре гипотетико-дедуктивного метода (91). Паттерн-критерии полярности признаков (92). Практика паттерн-кладистики (92). Об онтологическом обосновании принципа экономности (92).	
5.2. Принцип экономности и равенство признаков	94
Экономность и признаки в школах „объективной“ систематики (94). О статусе признаков в систематике (95). Априорное взвешивание признаков в эволюционной систематике (97). Заключение (98).	

I. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ СИСТЕМАТИКИ

1.1. Возникновение школ „объективной“ систематики

Об источниках стремления к объективизации систематики.
 Научное знание как знание, устремленное к истине, по своей сути объективно. Объективность научного знания, т. е. его несводимость к субъективным наблюдениям и мнениям отдельных ученых и отнюдь не независимость от них, выражается в принципиальной повторяемости и интересующейся проверке научных данных. Первой из естественных наук этап объективизации прошла физика. Относительно биологии широко распространено мнение, во-первых, что ее отставание от других, более точных наук связано с большей сложностью объектов исследования биологии — живых организмов, по сравнению, например, с физическими телами; во-вторых,

что отсутствуют какие-либо принципиальные препятствия для развития (перерастания) биологии в такую же точную и объективную науку, как физика; в-третьих, что само развитие биологии подтверждает неизбежность ее полной объективизации.

Действительно, в развитии биологии, особенно XX века, одним из наиболее отчетливых ее изменений в методологическом и эпистемологическом аспектах является *объективизация* знания, сопряженная с переходом от преимущественно описательной деятельности биологов к экспериментальной, с повышением теоретичности и методического уровня исследований, с широким внедрением математических методов для обработки и анализа биологических данных. Особенно бурно этот процесс шел в генетике, физиологии и других областях функциональной биологии, а в настоящее время интенсивно набирает скорость в таких дисциплинах, ранее считавшихся преимущественно описательными, как этология, экология и биогеография.

Выявление непроверяемых утверждений. Последние 20—30 лет развития биологии охарактеризовались стремлением ученых более строго рассмотреть основные принципы и теоретические положения, лежащие в ее основе. Это привело к выявлению ряда тавтологических и непроверяемых утверждений, которые должны быть переосмыслены, переформулированы или даже отброшены.

В качестве примера выявленной тавтологии можно привести входящее в структуру эволюционного учения известное утверждение Спенсера, приведенное затем и Дарвином, о „выживании наиболее приспособленных“. В популяционно-генетических исследованиях приспособленность определяется в терминах дифференциального размножения (через число потомков, достигших репродуктивного возраста), т. е. как выживание, поэтому принцип Спенсера, сформулированный в форме „те, кто выжил, наиболее приспособлены“, идентичен тавтологической фразе „выжили те, кто выжил“. Впервые на это обратил внимание Уолдингтон (Waddington, 1969; цит. по: Brady, 1982a). Обвинения в тавтологичности и непроверяемости одного из основных постулатов дарвинизма неоднократно выдвигались разными авторами (например: Løvtrup, 1976; Peters, 1976, 1978; Platnick, 1978a; Platnick, Gaffney, 1978; Rosen, Butth, 1980; Macbeth, 1982). Однако правильное понимание принципа, понимаемому Дарвином и большинством биологов-эволюционистов более широко, а к его операциональной форме, постулирующей практически реализуемые критерии оценки приспособленности в реальных исследованиях (Lewontin, 1969; Maynard Smith, 1969; Hull, 1974; Caplan, 1977; Castoleta, 1977; Gould, 1977; Stebbins, 1977; Brady, 1980, 1982a; Ruse, 1982; Steen, 1983; Dongen, Vossen, 1984, и др.).

Примером эмпирически непроверяемых (точнее всегда подтверждаемых при желании их подтвердить) утверждений может служить так называемое правило Гаузе: „в одной экологической нише не может существовать более одного вида“. Так как ниши не определяются и не измеряются независимо от конкретных видов, всегда накладываются какие-либо (даже очень тонкие) отличия в экологии или поведении сравниваемых видов, соответствующие ожидания. Если такие отличия не выявляются, говорят, что они должны касаться параметров, еще не включенных в исследование.

Подвергнуты убедительной критике методики выявления эмпирических закономерностей и проверки описывающих их моделей, широко практикующиеся в экологии и биогеографии. Проверка выдвинутой гипотезы на соответствие данным с необходимостью должна быть сопровождается тестированием альтернативных гипотез и, прежде всего — нуль-гипотезы о случайном характере выявленных эмпирических соотношений (Simberloff et al., 1981; Connor, Simberloff, 1983, 1986;

Simberloff, 1983a, 1983b; Mungau, 1986). Сходные требования к анализу распределения частот аллелей и полиморфизма на молекулярном уровне выдвигает теория нейтральной эволюции (Кимура, 1985).

Отсталая систематика? Широко распространено мнение, что фактически последний бастион субъективизма в биологии остаются традиционная систематика и такие тесно связанные с ней дисциплины сравнительной биологии, как морфология, палеонтология, филогенетика. Считается, что, как и 200 лет назад, в систематике господствует авторитарность, производится субъективная оценка близости тех или иных организмов и их групп, существует произвол как основной способ взвешивания признаков по степени их важности в классификационной процедуре, отсутствуют четкие критерии, подающиеся формализации, но зато очень часты случаи несопадений классификаций, выдвигаемых разными авторами для одних и тех же организмов. В свете сказанного вполне естественным и даже закономерным выглядит стремление многих биологов объективизировать и систематику, которая при этом рассматривается как одна из областей или отраслей биологии, не имеющей каких-либо специфических особенностей, не позволяющих довести до успеха процесс объективизации, которому якобы мешают лишь ортодоксально мыслящие в своем большинстве систематики.

Основные школы „объективной“ систематики. Неоднократно высказывавшиеся призывы к созданию „точной и объективной“ систематики усилениями ряда ученых (необходимые ссылки приводятся в разделе 3) были оформлены в виде конкретных программ с соответствующими теоретическими обоснованиями. Это привело к появлению и развитию нескольких новых направлений в систематике, которые к настоящему времени превратились в самостоятельные таксономические школы: численную феноетику, традиционную (или хеннигову) кладистику, трансформированную (или паттерн-) кладистику, а также ряд методик, объединяемых под названием численной кладистики, или филогетики. Эти школы и направления, выступающие под флагом „научной систематики“, с разных позиций подвергают резкой критике традиционную (или, по терминологии некоторых феноетиков и кладистов, „эжлектическую“) систематику. Последнюю в настоящей работе, вслед за Майром (Mayr, 1968) и Халлом (Hull, 1970) и в соответствии с наиболее распространенной терминологией, будем называть *эволюционной*, чтобы не путать с кладистикой, называемой Хеннигом (Hennig, 1950, 1966 и др.) и многими его последователями „филогенетической систематикой“.

При этом каждая из новых школ претендует на монопольное обладание всеми ценностями „истинной“ систематики. Кладистов можно упрекнуть также в приписывании себе всех заслуг и достижений в разработке методики реконструкции филогении, основные принципы и методы которой были и раньше известны и использовались в эволюционной систематике (подробнее см. раздел 3.2).

Активность новых школ. Достойна восхищения и прозелическая активность фенетиков и кладистов. В короткое время сначала фенетика, а затем кладистика получили широкое распространение и завоевали много сторонников, особенно среди начинающих систематиков. Правда, с началом увлечения кладистикой в конце 60-х годов популярность фенетики стала резко падать. Чрезвычайно активна фенетиков и кладистов разных направлений хорошо иллюстрирует тот факт, что их публикации по теории и методам систематики как по числу, так и по объему во много раз превышают теоретические и методические работы эволюционных систематиков за последние 30 лет.

Так, помимо многих соев журнальных статей по численной фенетике (библиография см.: Moss, Hendrickson, 1973; Sneath, Sokal, 1963; Baum et al., 1984), издано несколько монографий (Sokal, Sneath, 1963; Jardine, Sibson, 1971; Sneath, Sokal, 1973; Clifford, Stephenson, 1975), а также много математических книг по кластерному анализу (например: Дюран, Оделл, 1977; Жамбю, 1988). Проведены 20 международных ежегодных конференций под названием „Numerical taxonomy“ (в большинстве которых также участвовали специалисты по количественной фенетике) с публикацией материалов отдельными книгами. Подробные отчеты об этих конференциях регулярно помещает журнал „Systematic Zoology“ (см. например: Farris, 1978a; Platnick, Marcus, 1979; McNeill, 1982a; Legendre, 1986). Организован ряд других симпозиумов и конференций, в том числе в Исследовательском институте НАТО в 1982 г. (отчет см.: Moss, 1983). Созданы специальные проекты и соответствующие фонды по развитию численной таксономии (фенетики и филетик) (см.: Fitch, 1979a, 1979b).

Представители кладистических школ, несмотря на более короткий период своей активности после английского перевода книги Хеннига в 1966 г., также успели издать сотни статей, несколько монографий (Gowson, 1979; Eldredge, Crasraft, 1980; Nelson, Platnick, 1981; Wiley, 1981; Ridley, 1986) и сборников (Funk, Brooks, 1981; Platnick, Funk, 1983; Duncan, Stuessy, 1984). В 1978 г. ими создано „Международное общество имени Вилли Хеннига“, в рамках которого проведено, по крайней мере, 3 съезда (все в США): 1980 г. — г. Лоуренс, Университет штата Канзас, 78 участников (отчет см.: Schuh, 1981); 1981 г. — г. Анн-Арбор, Университет штата Мичиган, 150 участников (отчет см.: Fink, 1982); 1982 г. — г. Балтимор, Университет штата Мэриленд, 160 участников (отчет см.: Stevens, 1983). С 1985 г. этим обществом издается ежеквартальный журнал „Cladistics“.

Помимо биологов, в разработке теории и методов этих школ и в острых дискуссиях, возникших в связи с их появлением, широкое участие приняли математики, философы и логики, роль которых в развитии традиционной систематики была просто ничтожна. Их привлечение позволило раскрыть многие ранее не обсуждавшиеся проблемы систематики, разработать ее аксиоматику и, что самое главное — ввести систематику в круг других, „нормальных“, научных дисциплин и применить к ней общенаучные критерии, законы и категории.

Источники привлекательности новых школ. Причины быстрого распространения и интенсивного развития фенетики, а затем кладистики и количественной филетик — этого интересного и во многом неожиданного феномена в истории систематики — конечно, еще должны стать предметом исследования историками науки. Сейчас можно лишь указать на некоторые из них, на взгляд автора, наиболее важные: 1) неудовлетворенность методологическим уровнем

нем традиционной систематики, рассматриваемой обычно как некоторая помесь ремесла с искусством; 2) привлекательность лозунгов „объективности“ и „научности“, провозглашенных основателями фенетики, кладистики и особенно паттерн-кладистики, положения которой объявлены соответствующими гипотетико-дедуктивному методу; 3) особенно привлекательные для начинающих систематиков видимости легкости таксономической работы и иллюзия малой личной ответственности систематики за создаваемые классификации, которые якобы „научны“ и „объективны“ за счет формализации, математизации и логической разработанности процедур в фенетике, паттерн-кладистике и количественной филетике. Например, используя методы количественной филетик, с помощью ЭВМ можно автоматически „реконструировать“ филогению любой группы организмов и по любым признакам. Таким образом, задача ранее по общему признанию, доступная лишь систематикам и сравнительным морфологам самой высокой квалификации, являющаяся венцом таксономической работы, теперь якобы может решаться простым нажатием кнопки.

1.2. О современном состоянии эволюционной систематики

Основные методологические проблемы. Изучение обширной современной литературы по теории и методам систематики (в карточке автора по этой теме насчитывается более 3 тыс. работ) выявило крупные пробелы в теории и методологии эволюционной систематики. Неполнота и нечеткость теоретических определений многих ее понятий и неразработанность ее методологических принципов отмечают и другие исследователи (например: Ashlock, 1980; Chagig, 1982; Mayr, 1982). Фактически отсутствует адекватное определение „таксона“ — основного понятия в любой таксономической школе. Это мешает правильной ориентации даже непредвзятым настроенным биологам и дает очевидный повод для критики эволюционной систематики со стороны фенетиков и кладистов. Так, Макнейлл (McNeill, 1980, p. 478) прямо пишет, что „несомненная, главная проблема — это узнать, к чему стремится эклектическая классификация“. Можно также отметить наличие существующих противоречий в высказываниях и оценках ведущих теоретиков эволюционной систематики и их неготовность к дискуссиям с фенетиками и особенно с кладистами всех мастей (см. например: Nagel, Platnick, 1978). По мнению автора, это связано со многими причинами и обстоятельствами, из которых можно выделить две следующие их группы: неоднородность и кастовая замкнутость систематиков.

Неоднородность эволюционной систематики. В ее рамках существуют многочисленные направления, отдельные оригинальные мнения и оценки, что, естественно, мешает созданию достаточно разработанной общей методологической платформы. В свою очередь, отсутствие такой платформы сдерживает консолидацию и

сближение взглядов систематиков. Различия во взглядах эволюционных систематиков и в акцентах, которые они придают разным методологическим установкам, касаются многих аспектов теории и практики систематики, в том числе предпочтения той или иной концептуально-графической модели таксономической процедуры (см. раздел 2.1) и соотношения кладогенетического и анагенетического компонентов филогении при оценке "близости" таксонов.

Помимо разных общенаучных позиций систематиков, источниками различий в их взглядах могут быть как особенности исследуемых организмов (например, наличие легко выявляемых сложных морфологических структур, гомологии и направленные эволюции которых могут убедительно интерпретированы), степень их изученности, наличие обильных ископаемых данных, так и таксономический ранг сравниваемых таксонов. Например, систематики, работающие на видовом уровне, в большей степени действуют и мыслят как феноетики, так как на этом уровне обычно преобладает комбинативная изменчивость, затрудняющая эволюционную интерпретацию признаков (Gould, Mould, 1982). Систематики, сравнивающие отряды или классы, выступают прежде всего как морфологи и филогенетики; основное направление их исследований связано с выявлением гомологий, с определением направленных эволюции органов и структур, с реконструкцией филогенетических отношений между таксонами, когда собственно классификация последних, как конечная цель, отступает на второй план. Однако даже среди сравнительных морфологов (см. например: Bigelow, 1956, 1958, 1959) и палеонтологов (например: Gingerich, 1979, 1980) встречаются феноетически мыслящие систематики. Диапазон взглядов эволюционных систематиков настолько широк, что фактически перекрывает границы этой школы с феноетикой и кладатикой, внутри которых также имеется значительное разнообразие мнений, особенно в кладистике, что уже не раз отмечалось в литературе (Charig, 1982; Hill, Crane, 1982; Saether, 1983).

Кастовая замкнутость. Вторая группа причин, обуславливающих неудовлетворительный уровень теории и методологии систематики и приводящих часто к противоречиям в высказываниях систематиков, относящих себя к эволюционной школе, связана прежде всего с определяющими во многом друг друга кастовой замкнутостью систематиков, вошедших в образ экспертов по изучаемой группе, их отношением к систематике как к ремеслу и их нежеланием (а часто и неумением) описывать и анализировать используемые подходы, методы и процедуры.

Среди систематиков широко распространены ссылки на систематику как на "искусство", но не в смысле искусства (как умения) находить нетривиальные связи между фактами или формулировать плодотворные гипотезы (например, о родстве организмов, о направлении эволюции признаков и т. п.), а как на совокупность творческих актов, не поддающихся строгому анализу и научным критериям. Эта позиция, в свою очередь, способствует рецидивам

казалось бы преодоленных подходов эссенциализма, номинализма и эмпиризма (по терминологии Майра, 1971, с. 84—89); точнее она разрушает иммунитет против таких подходов, которые служат питательной средой для феноетики и кладистики. До сих пор у некоторых практических систематиков встречаются высказывания о филогенетике как о "конгломерате умозрительных спекуляций", в отличие от "строго научной" классификации, утверждения типа "систему не строят, а ищут в природе" (см. например: Vogtmeier, 1957).

Часто оценки признаков по их "важности" не связываются с их надежностью как указателей синапоморфий. Не учитывается, что адекватную классификацию группы организмов нельзя сделать без выяснения родственных отношений в более обширной группе. Продолжается неразличение "определений" понятий как их теоретических дефиниций и "определений" как методов и критериев установления явлений, соответствующих этим понятиям (например: Maze, Hughes, 1973). Такая путаница может приводить к ошибкам эпистемологического (гносеологического) характера, например, к признанию замкнутого логического круга в определении гомологии и филогении (родства) (Inglis, 1966), за что, в частности, еще 23 года назад Гизелин (Ghiselin, 1966a, 1966b) справедливо критиковал Ремане (Remane, 1956).

Недостатки основных руководств. Критика эволюционной систематики ее противниками основана прежде всего на анализе известных книг Симпсона (Simpson, 1961) и Майра (Mayr, 1969; рус. перевод: Майр, 1971). К сожалению, обе книги действительно содержат много "темных" мест, неудачных высказываний и формулировок, противоречий, что уже само по себе дает повод для критики и ставит под сомнение всю отстаиваемую в них концепцию. Особенно этим страдает работа Майра, которая опубликована уже после оформления численной феноетики и хенниговой кладистики в качестве самостоятельных школ и содержит их разбор. В ней постоянно путается индуктивное и дедуктивное (этот недостаток в такой же мере свойствен и Симпсону). Например, объявляется, что "процедура... классификации индуктивна" (Майр, 1971, с. 85) и что классификация "представляет собой научную теорию" (с. 100). Лишь на с. 267 можно найти более адекватную характеристику: "каждая классификация является компромиссом между разными требованиями, часть которых порой противоречат друг другу".

Нечетко, противоречиво и отчасти неверно (она необоснованно принижена) обрисована Майром роль реконструкции филогении в процедуре классификации (с. 97—99, 119). Путается "определение" (как дефиниция) монофилии с ее "определением" как критерием (с. 95) и здесь же ошибочно объявляется, что понимание монофилии Хеннигом "противоречит здравому смыслу", а не просто является более узким, чем это принято эволюционными систематиками. Вообще в этой книге, в отличие от более поздних

работ Майра (например: Мауг, 1982), постулаты кладистики и следствия их применения в классификации критируются не как неудобные (делающие классификации громоздкими, дестабилизирующие их и т. п.) и трудно реализуемые на практике, а как "неверные" и "абсурдные", например: "в таком случае млекопитающих следовало бы назвать отрядом... Абсурдность такого предположения очевидна" (с. 93).

Явно недооценены Майром усилия Хеннига по упорядочению и приведению в строгую логическую систему методологии выявления родственных отношений между таксонами, приведенные, как известно, к резкому возрастанию интереса к реконструированию филогений. С другой стороны, им переоцениваются возможности фенетики, в частности, ей даже отводится роль верховного судьи; например: "Фенетический анализ может внести ясность при наличии нескольких конкурирующих классификаций" (Майр, 1971, с. 241). Именно благодаря Майру кладисты, начиная с Хеннига (Hennig, 1950, 1957, 1965, 1966) и Кирьякова (Kirjakoff, 1960, 1982; Funk, 1983), приписывают эволюционной систематике фенетические принципы построения классификаций и считают, что в отличие от численной фенетики (школы Сокэла—Снитта) эволюционные классификации основаны на интуитивных и субъективных оценках сходства.

Дискуссии: успехи и новые ошибки. В дискуссиях с представителями других таксономических школ выступил целый ряд эволюционных систематиков (Мауг, 1965а, 1965b, 1968, 1969, 1974, 1981, 1982; Ghiselin, 1966b, 1969c, 1975; Tuomikoski, 1967; Schindewolf, 1968; Bock, 1969b, 1974, 1977b, 1978, 1981; Darlington, 1970, 1971, 1972; Johnson, 1970; Michener, 1970; Ashlock, 1971, 1972, 1974, 1980, 1984; Anderson, 1974; Harper, 1976; Hecht, 1976; Edwards, 1976, 1977; Thorne, 1976; Szalay, 1977, 1981; Brothers, 1978; Harper in: Harper, Platnick, 1978; Boucot, 1979; Bretsky, 1979; Gingerich, 1979, 1980; McGinley, Michener, 1980; Bottjer, 1981; Cartmill, 1981; Charig, 1982; Forey, 1982; Halstead, 1982; Panchen, 1982; Gosliner, Ghiselin, 1984; Neff, 1986). Им удалось развить или, по крайней мере, уточнить некоторые методологические принципы (например, углубить понятие монофилии; см.: Ashlock, 1971, 1972, 1984; см. раздел 2.1) и отчасти отстоять позиции эволюционной систематики. Попытки же снять упреки в ее "ненаучности" и "эклектичности" оказались в целом менее успешными. Не наблюдается и сближение взглядов разных авторов.

Кроме того, допущены некоторые новые неточности и сделаны неверные прогнозы. Например, Эшлок (Ashlock, 1974, 1980) утверждает возможность формулирования и тестирования "гипотез" о величине гиагусов между "естественными" таксонами и даже обещает разработать "объективные" методы взвешивания признаков и оценивания анагенетического компонента филогении ("относительного количества эволюции на каждой филогетической

линии") в русле подхода, реализованного Братерсом (Brothers, 1975); сходное мнение о такой "теоретической" возможности высказывает и Чариг (Charig, 1982, р. 426). Нельза признать удачной и новую формулировку Эшлоком (Ashlock, 1980) целей классификации, которая, согласно этому автору, должна отвечать сразу на два вопроса: "что на что похоже?" и "что из чего происходит?". Палеонтолог Харпер (Harper, 1980) настаивает на необходимости вероятностной процедуры тестирования филогенетических гипотез (в терминах теоремы Байеса), несмотря на очевидное отсутствие какой-либо объективной основы для рациональных количественных оценок вероятностей "истинности" таких гипотез и несмотря на давно доказанную несостоятельность логического позитивизма и такого его "достижения", как индуктивная вероятность правдоподобия утверждений (см.: Поппер, 1983; Швырев, 1988).

Некоторые из видных эволюционных систематиков изменили свои взгляды. Так, после 15 лет выступлений в печати с позиций эволюционной систематики Гизелин (Ghiselin, 1980a) вдруг вслед за умеренным кладистом Паттерсоном (Patterson, 1978) отказывается признать за парафилиетической группой свойство индивидуальности, а, следовательно, и признать ее "естественным" таксономом.

Смесь разных методологических платформ. Для более глубокого понимания ситуации, сложившейся в современной систематике, необходимо иметь в виду, что к "эволюционным систематикам" фактически относят всех систематиков, не являющихся (или не объявивших себя) кладистами или сторонниками численной фенетики. Поэтому "эволюционная систематика" при таком положении дел и не может рассматриваться как методологически единое направление. Это обстоятельство часто не учитывается критиками эволюционной систематики, полемические стрелы которых фактически направлены не на эволюционных систематиков (имеющих целью построить классификации, отражающие сходство, основанное на родстве), а против типологистов, номиналистов и так называемых "эмпирических таксономистов" (систематиков со взглядами интуитивных фенетиков), не включающих в рассмотрение филогенетические отношения между таксонами. По этой же причине некоторые авторы объявляют себя кладистами ("филогенетическими систематиками"), хотя их позиции в действительности вполне соответствуют эволюционной систематике.

В ряде публикаций (например: Nelson, Platnick, 1981, р. 131—135) отдельно от эволюционной систематики в качестве самостоятельной школы рассматривается "практическая таксономия" со ссылкой на руководство Блэкуэлдера (Blackwelder, 1967) и Бойдена (Boydén, 1973), как освещающие ее принципы и методы. Однако выделить "практическую систематику" в особое направление в действительности нельзя. Во-первых, интуитивные фенетики, работающие в духе систематиков додарвиновского периода, не

имеют какой-либо своей теории. Во-вторых, многие работы (прежде всего таксономические ревизии на видовом уровне) даже систематиков, мыслящих вплоть эволюционно, также не являются эволюционно-таксономическими в строгом понимании. Такие работы действительно не включают ни эволюционной интерпретации признаков, ни выявления родства, но происходит это не потому, что авторы многих ревизий суть "интуитивные фенетики", признающие лишь возможность познания общего сходства, а вследствие недостатка данных для каких-либо эволюционных интерпретаций признаков, в том числе из-за низкого ранга исследуемых таксонов. Однако такие работы могут служить основой для последующих собственно эволюционно-таксономических исследований. Кроме того, в них эволюционные интерпретации часто присутствуют в неявном виде, например, в придании большего "веса" признакам, которые надежнее отражают родство.

О современном состоянии практики систематики. Основным результатом продолжавшихся более четверти века дискуссий между разными таксономическими школами стал не переход систематиков на позиции фенетиков или кладистов, как неоднократно предсказывали их апологеты, а углубление методологии и расширение диапазона методов эволюционной систематики. При этом происходит это обычно не путем активного использования теоретических достижений противостоящих школ для решения различных частных задач. Прежде всего это касается фенетических методов для разграничения близких видов и для изучения внутривидовой изменчивости, а также методов реконструкции филогении, в работу которых много полезного привнесли Хенниг и другие кладисты.

Несмотря на огромное количество теоретических и методических публикаций фенетиков и кладистов, конкретных таксономических работ, где были бы последовательно воплощены принципы этих школ, очень мало. Так, практически отсутствуют классификации организмов, построенные в строгом соответствии с принципами как кладистики (полное отражение кладыграммы в классификации, что достигается фиксированием всех дихотомий, приданием равных рангов сестринским группам, признанием лишь голофилетических таксонов), так и фенетики (априорное равенство всех признаков, выведение классификации исключительно из фенограммы с полным игнорированием отношений родства).

Фактически всех практикующих систематиков можно разделить провизорно на три группы, в общем не соответствующие основным теоретическим таксономическим школам. Во-первых, это упомянутые выше интуитивные фенетики, процедура которых характеризуется следующими особенностями: филогения не реконструируется, признаки априорно взвешиваются по "важности", но без эволюционной интерпретации. Ко второй, наибольшей, группе относятся сторонники собственно эволюционной система-

тики, принципы которой подробно рассматриваются в следующем разделе. Третья группа объединяет систематиков, называющих себя кладистами, но в действительности отличающихся от эволюционных систематиков только непризнанием парафилетических таксонов, что часто их вынуждает принимать даже сомнительное "синопоморфий", чтобы сохранить признанные традиционные таксоны.

1.3. Цели и характер работы

Основной вопрос. Возможна ли объективная и точная, т. е. строго научная систематика, или она, принципиально отличаясь в рассматриваемом аспекте от других дисциплин естественного знания, как уникальная область исследовательской деятельности необъективизируема (полностью или частично) по своей сути и должна, следовательно, отвечать каким-то иным критериям, чем истинность? Этот вопрос фактически является развитием старой проблемы о соотношении "науки" и "искусства" в систематике. Его обсуждение в разных аспектах на основе методологического анализа современной систематики, представленной целым рядом конкурирующих школ, которые активно полемизируют между собой на страницах ведущих международных изданий, и составляет основное содержание настоящей работы.

Хотя в работе критически рассмотрены постулаты и претензии разных школ, противостоящих эволюционной систематике, ее задача видится автору все же не столько в их критике, сколько в озитивном доказательстве того, что именно эволюционная систематика в наибольшей степени отвечает всем выдвинутым методологическим критериям, а создаваемые в ее рамках системы организмов наиболее адекватны всем общим задачам, которые призваны решать таксономические классификации. Предпринятый методологический анализ систематики направлен прежде всего на выявление в ее структуре процедур следующих типов: 1) непосредственно основанных на формулировании и тестировании научных гипотез (в соответствии с гипотетико-дедуктивным методом, разработанным Карлом Поппером и его последователями), 2) преимущественно связанных с индуктивными заключениями (дескриптивно-индуктивным подходом — описанием и нанесением "фактов", выявлением закономерностей), 3) имеющих характер компромиссных решений и конвенций. Важность выделения этих типов процедур обусловлена их принципиальными различиями в эпистемологическом отношении, а следовательно, в целях, критериях, схемах реализации. По мнению автора, именно такой новый подход школ в систематике как для оценки постулатов и методов разных школ ее развития.

Другие задачи и научная новизна. Помимо продвижения в решении поставленного выше вопроса, автор ставит перед собой так-

же задачу отчасти восполнить некоторые другие проблемы в теории и методологии современной эволюционной систематики. Делается попытка дать адекватное определение "естественного" таксона в эволюционной систематике. Формируются две главные концептуально-графические модели ее процедуры. Уточняется определение монофилетической группы, которую в действительности нельзя установить изолированно от других группировок. Выявляются некоторые логические противоречия в кладистике, в том числе "скрытые парафилии". Устанавливается последовательность основных таксономических школ в ряду "возрастания научного оптимизма". Формулируются постулаты, исчерпывающие содержание различных школ. Доказывается, что лишь эволюционная систематика и хеннигова кладистика включают выдвижение и тестирование научных гипотез (о родстве), в то время как паттерн-кладистика и фенетика являются чисто индуктивными процедурами. Обнажается глубокая противоречия между принципа паттерн-кладистикой и количественной филетикой принципа экономности в качестве единственного решающего правила и с необходимостью взятой ими же установкой на априорное равенство признаков. Показываются принципиальная бесперспективность математических направлений в систематике, результаты применения которых могут иметь лишь локальное и временное значение, за исключением некоторых вспомогательных задач.

Предлагаемая статья является 1-й частью работы о методологии систематики. Готовящиеся к печати части посвящены: 2-я — проблемам реконструкции филогении, 3-я — собственно классификации организмов.

Особенности цитирования. В настоящей работе автор опирается прежде всего на анализ публикаций ведущих представителей разных таксономических школ, подавляющее большинство которых составляют зарубежные ученые. Однако в современных дискуссиях о принципах и методах систематики приняли участие и некоторые советские биологи, стоящие на разных методологических позициях (Красилов, 1969, 1973, 1975, 1977, 1986; Расницын, 1969, 1980, 1983, 1988; Пономаренко, Расницын, 1971; Шаталкин, 1978, 1981, 1983, 1986, 1988; Мейен, 1983, 1984, 1988; Татарин, 1984; Павлинов, 1987; Тахтаджян, 1987 и др.).

Как уже отмечалось выше (раздел 1.2), внутри каждой таксономической школы, и особенно среди эволюционных систематиков, существуют значительные различия, касающиеся определения понятий, оценки разных критериев и методов и т. п. Форма и меры статьи не дают возможности остановиться подробно на всем спектре мнений сотен систематиков, высказанных ими даже за последние 20—30 лет, или хотя бы распределить их по некоторым категориям "правверных" сторонников определенной школы или занимающих промежуточные позиции. Поэтому при характеристике и сравнительном анализе основных таксономических школ автор будет основываться главным образом на наиболее после-

довательно и четко выраженных представлениях, отвечающих основным постулатам каждой школы, прежде всего принадлежащих их основоположникам.

Большинство работ, обсуждаемых в статье, написаны зоологами или опубликованы в зоологических изданиях, однако это не должно привести к заметной неполноте обсуждаемых проблем, так как основателями и лидерами всех таксономических школ, как правило, были (и являются) именно зоологи, и именно в зоологических журналах (особенно в "Systematic Zoology") опубликованы все главные дискуссии между сторонниками разных школ. **Об объеме и подразделении систематики.** В отличие, например, от Майра (1971, с. 16), термины "систематика" и "таксономия" в данной работе рассматриваются как синонимы, что соответствует наиболее распространенной практике их использования как в "домайровский" период, так и в настоящее время. Как и у любой другой научной дисциплины, у систематики—таксономии есть свои практика, методика (методы, приемы и правила, включая кодексы номенклатуры), теория и методология (принципы, постулаты, концепции, теоретические дефиниции понятий, критерии выявления соответствующих последним явлений, аксиоматика и т. п.).

В эволюционной систематике теория, методы и процедуры существующих различны в двух ее основных подразделениях, соответствующих видовому (и инфравидовому) и надвидовому уровням. Систематика видового уровня, главной задачей которой является дискриминация и идентификация видов, в общем соответствует, по терминологии Майра (1971, с. 30), "альфа-таксономии" (выделение и описание видов, выполняемые в основном на музейных материалах, и предварительное разнесение их по крупным родам) и "гамма-таксономии" (систематика с проведением генетико-популяционных наблюдений и экспериментов). Главная цель систематики надвидового уровня — построение "естественной" иерархической классификации видов, т. е. системы таксонов различного ранга на основе реконструированной филогении. Она при желании может быть, в свою очередь, подразделена, во-первых, на систематику групп, полностью или преимущественно представляемых рецентными организмами (в целом соответствует "бета-таксономии" Майра), и, во-вторых, на систематику ископаемых организмов. Последняя, хотя и связана с систематикой рецентных видов разнообразными переходами, существенно отличается от нее не только резко ограниченными и ущербным набором признаков и обычно отсутствием данных о внутривидовой изменчивости, но также по акцентированию цели именно на реконструкции филогении, по введению временной шкалы, по необходимости установления филетических отношений не столько между гипотезируемыми предками рецентных форм, сколько между реально найденными ископаемыми организмами, включая отношение предок — потомок.

О компетенции автора. Из всего вышесказанного ясно, что автор статьи принадлежит к сторонникам эволюционной систематики. Автор — энтомолог, опубликовавший более 20 работ с таксономическими ревизиями пчел (надсемейство Apoidea, Нупе-порта), а также имеющий некоторый опыт реконструирования филетических отношений между трибами, родами и подродами семейств Halictidae (Песенко, 1983, 1984) и Anthophoridae (Песенко, Ситдииков, 1988; Ситдииков, Песенко, 1988), но исключительно по рецентным видам, поэтому специальные вопросы, связанные с систематикой ископаемых форм, в настоящей статье не обсуждаются. Основные ее результаты докладывались на заседании методологического семинара Зоологического института АН СССР в марте 1987 г. Автор выражает глубокую признательность И. М. Кержнеру, во время многочисленных товарищеских бесед с которым были обсуждены многие положения работы.

2. РЕКОНСТРУКЦИЯ ФИЛОГЕНИИ И КЛАССИФИКАЦИЯ ОРГАНИЗМОВ — СОСТАВНЫЕ ЧАСТИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ СИСТЕМАТИКИ

2.1. Две концептуально-графические модели таксономической процедуры

О реализации основной цели систематики. Несмотря на имеющиеся различия во взглядах среди сторонников эволюционной систематики и наличие существенных пробелов в ее методологии (см. раздел 1.2), она может рассматриваться как цельное направление в систематике, четко отграниченное от других школ, если последователем опираться на принятое или подразумеваемое большинством авторов определение ее цели: построить систему организмов, отражающую отношения сходства между ними, основанного на родстве. Создание эволюционной классификации какой-либо группы организмов поэтому неизбежно связано с необходимостью реконструировать их филогению, поскольку только при выяснении филетических отношений между организмами можно из общего сходства вычленить то сходство, которое основано на родстве, т. е. гомологичное (патристичное) сходство. Минимально допустимой глубиной филетического анализа, обеспечивающей квалификацию таксономической работы как принадлежащей к эволюционной систематике, можно считать такой его уровень, который позволяет доказать монофилетичность (неполифилетичность) всех выделенных таксонов.

Процедуры выделенных филетических отношений (элементы реконструкции филогении) и формирования таксонов разного ранга (собственно классификация) в реальных таксономических работах не разделены хронологически. Они проводятся обычно параллельно, т. е. взаимно проникают друг в друга, причем исследование достаточно большой группы организмов развивается с неоднократными возвращениями к уже первоначально выделен-

ным таксонам и установленным филетическим связям с целью их пересмотра или корректировки по мере обнаружения сделанных неточностей и противоречивых заключений, а также при распылении способов „улучшения“ создаваемой классификации. Эти вопросы подробнее будут рассмотрены в последующих публикациях автора по методологии систематики, посвященных тестированию филогенетических гипотез к критериям оптимальности „естественной“ классификации. Однако по своим принципам и методам реконструкция филогении и классификация существенно различаются, поэтому в дидактических целях, а также для более углубленного методологического анализа эти процедуры удобно рассматривать по отдельности.

Логическая последовательность „филогенетического“ и „классификационного“ этапов, а также преобладание того или иного из соответствующих им аспектов варьируют в разных таксономических работах. Такое различие наиболее четко можно проиллюстрировать двумя концептуально-графическими моделями, имеющими разную методологическую основу. Назовем их „плоскостной моделью“ и „моделью рубки филогенетического дерева“.

Плоскостная модель. В этой концептуально-графической модели преобладает феноетический подход, а в логическом и, отчасти, временном отношениях классификационная процедура предшествует филетическому анализу. Сначала из множества первичных таксонов (например, видов) исследуемых организмов выделяются группы наиболее сходных. Затем проводится анализ признаков, определяющих сходство тех или иных таксонов. Группы, образованные на основе гомопластичного сходства (конвергенций, паралелизмов или реверсий), исключаются путем их разделения, слияния или периформирования. Группы, установленные как монофилетические, получают статус таксонов более высокого ранга.

Эта концептуальная модель хорошо графически иллюстрируется расположением точек-таксонов на плоскости (рис. 1). Выявление родственных (здесь генеалогических) отношений между таксонами в плоскостной модели проводится на 2-м этапе, и оно может быть неполным. Основное направление построения системы — от таксонов низшего ранга к более крупным. Плоскостная модель имеет минимально возможную связь с филогенией — только чтобы избежать сборных (полифилетических) таксонов. Она является основным, а часто и единственным возможным концептуальным образом, который используется практически систематиками (особенно неонтологами), исследующими обширные и слабо изученные группы организмов, т. е. в весьма обычной ситуации, когда о филетических отношениях организмов известно очень мало. Поэтому уже сама возможность применения плоскостной модели является важным преимуществом эволюционной систематики перед кладистикой, где отсутствует даже аналог такой модели, так как отношения сходства игнорируются (учитываются лишь генеалогические отношения, см. раздел 3.2).

Если в рамках эволюционной систематики рассматривать два направления — майрову и симпсонову таксономию, как это делают некоторые авторы (например: Нечт, Edwards, 1977), то плоскостная модель будет характеризовать майрово направление, так как именно к ней явно или косвенно обращается на протяжении всей своей книги Майр (1971). Из этой таксономической модели исходят и авторы, стоящие на промежуточной позиции между фенетикой и эволюционной систематикой (например: Cain, Nagel, 1960; James, 1963; Eades, 1970), а также некоторые сторонники количественной систематики, стремящиеся сблизить фенетику и кладистику (см.: Jepsen, 1983; McNeill, 1983). Однако в целом для школы эволюционных систематиков плоскостная модель является лишь первым и грубым (см.: Priesch, 1979) приближением к описанию ее процедуры и явно недостаточна для целей всестороннего анализа ее методологии.

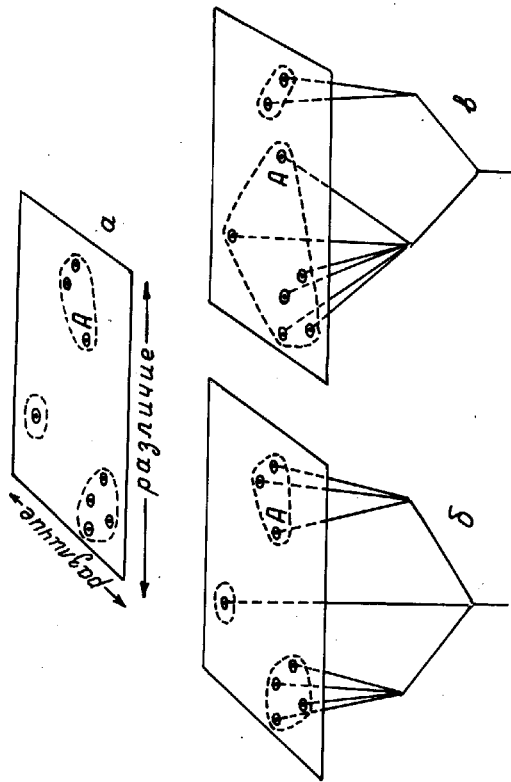


Рис. 1. Плоскостная концептуально-графическая модель таксономической процедуры (на примере 8 видов или таксонов более высокого ранга, образующих монофилетическую группу):

а — отношения общего сходства и соответствующая фенетическая классификация; положение таксонов относительно друг друга условно, так как в двумерном пространстве (на плоскости) его можно показать (при числе таксонов $N \geq 3$) только для 2 признаков; б и в — родственные отношения, совмещенные с отношениями общего сходства, и соответствующие эволюционные классификации. Эволюционная классификация может совпадать с фенетической (ср. а и б), когда отношения общего сходства основаны на родстве, т. е. на гомологичных признаках. Но они могут не совпадать (ср. а и в), когда общее сходство основано преимущественно на гомоплазиях (параллелизмах, конвергенциях или реверсиях) и поэтому противоречит родственным отношениям (см. положение таксона А).

Модель рубки филогенетического дерева. Эта концептуально-графическая модель глубже отражает методологические принципы эволюционной систематики и будет служить основой дальнейшего анализа. Она соответствует взглядам Симпсона (Simpson, 1961; см. также: Huil, 1970; Ashlock, 1974, 1980, и др.) на последователь-

ность таксономической процедуры. Сначала на основе эволюционной интерпретации признаков, включающей установление их гомологии и направления изменений, с привлечением всех данных классической триады (сравнительная морфология, палеонтология

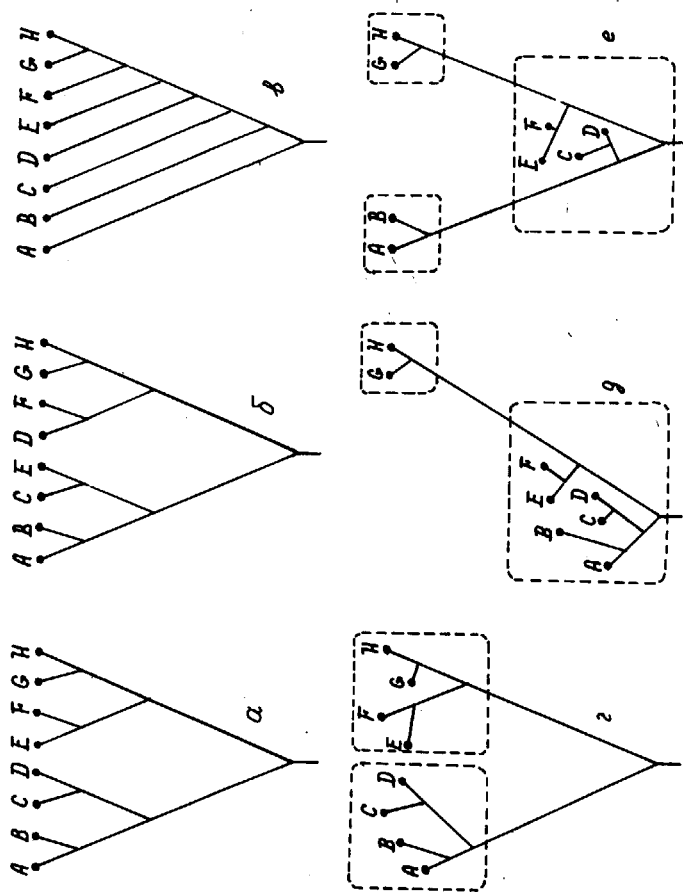


Рис. 2. Кладистический и анагенетический компоненты филогении, таксономическая модель "рубки" филогенетического дерева (на примере 8 видов или таксонов более высокого ранга, образующих монофилетическую группу):

а-в — кладограммы (с одинаковой топологией), с разным положением не-существующих таксонов (см. D и E); г — крайне асимметричная (гребневидная); з — е — идентичные по паттерну ветвления (кладогенетическому компоненту филогении) и отличающиеся по интенсивности эволюции разных ветвей (анагенетический компонент филогении), что отображено в их даме. Гомофилетические группы (помимо моно-типных) на схемах з-е: AB, CD, EF, GH, ABCD, EFGH; примеры парафилетических групп: ABCDEF (см. схему д) и CDEF (см. схему е). Прерывистыми линиями очерчены наиболее очевидные таксоны (более высокого ранга, чем первичные, например роды для 8 видов) соответствующей эволюционной классификации; лишь на схеме з они не противоречат кладистической классификации

и эмбриология), проводится реконструкция филогении исследуемой группы организмов. Затем выделяются таксоны разного ранга путем мысленного расчленения (рубки) полученного филогенетического дерева на *цельные* сегменты с учетом величины эволюционных дивергенций (рис. 2). Модель рубки дерева предполагает более полное выявление родственных отношений, чем плоскостная модель, особенно на уровне главных ветвлений внутри исследуемой группы. Обычно она может быть реализована при более высоком ранге первичных таксонов, чем виды.

Филогения и ее компоненты. Под *филогений* (термин введен Геккелем в 1887 г.), или филогенезом, группы организмов обычно понимают пути, направления и особенности ее исторического развития. Тракуемая так широко филогения включает много параметров, которые можно установить только при наличии, во-первых, большого количества оставленных ею разнообразных "следов" в виде современных видов и, особенно, богатых и хорошо датированных ископаемых остатков, во-вторых, обширных и глубоких знаний о палеоэкологической и палеогеографической обстановке на всех основных этапах развития группы. Поэтому предпочтительнее более узкое определение филогении, которое более адекватно именно таксономическим целям и, кроме того, точнее отражает первоначальный смысл греческих слов, составляющих это понятие ("происхождение ствол"). При таком понимании филогения включает лишь два компонента: 1) *кладогенетический*, или геонеологический, т. е. паттерн ветвления филетических линий, или родословных, отражающий разделение предковых видов на дочерние; 2) *анагенетический*, отражающий интенсивность, или "количество", эволюции внутри (вдоль) каждой ветви (ствола), или степень дивергенции потомков каждого предкового (стволового) вида. Автором обоих терминов (кладогенез и анагенез) является Хаксли (Huxley, 1957, 1958). Сразу укажем на относительность разделения этих компонентов: при реконструкции любой филогении многие ветвления остаются неизвестными (из-за вымирания и несомнения ветвления), поэтому изменения, связанные с ними, при каждом ветвлении) и, следовательно, связанные с ними, также рассматриваются как анагенетические. Отметим, что термин "анагенез" предпочтительнее для целей таксономической интерпретации филогенетических схем, чем термин "дивергенция", который означает "расхождение групп в процессе эволюции" и удобен прежде всего при противопоставлении с "конвергенцией".

Введение абсолютной хронологической шкалы, соотношение с ней основных событий исторического развития группы организмов, характеристика богатства формами в ее разных филетических линиях и в разное время, описание адаптаций и переходов предков разных уровней в другие адаптивные зоны, включение географической истории и других особенностей группы составляют так называемое *историческое повествование* (historical narrative; Hull, 1975; Platnick, 1978b), или *эволюционный сценарий* (evolutionary scenario; Eldredge, 1979a; Eldredge, Cracraft, 1980; Hull, 1980). Эволюционный сценарий — это объект изучения многих биологических дисциплин. Он лежит уже вне задач собственно систематики. Хотя, с другой стороны, эволюционный сценарий может также рассматриваться как общий тест на совместимость выдвинутой филогенетической гипотезы всему комплексу биологических (а также стратиграфических, географических и др.) знаний.

В методологическом аспекте важно подчеркнуть, что каждая группа организмов имела одну единственную филогению. Эта фи-

логения является *исторической реальностью*, и цель филогенетики — реконструировать ее. Вместе с тем схемы филогенетических отношений между организмами, создаваемые систематиками и являющиеся некоторым приближением к истинной филогении, могут рассматриваться (см. например: Presh, 1979) как упрощенные интеллектуальные конструкции. Они могут отражать только те ветвления и дивергенции, которые относятся к известным рецентным и ископаемым формам.

Выявление паттерна ветвления родословных (кладогенетический компонент филогении) и установление степени их дивергенции (анагенетический компонент), вопреки мнению некоторых паттерн-кладистов (Cracraft, 1979; Eldredge, 1979a, 1979b; Gaffney, 1979; Eldredge, Cracraft, 1980; Gould, 1982), не нуждается в знании конкретных эволюционных механизмов, лежащих в основе филетических событий (появление, изменение и вымирание видов), в подразумевании таких определенных механизмов или в выдвигании гипотез о них (см.: Boucot, 1979). Филогенетические реконструкции, в свою очередь, не могут служить тестами для проверки гипотез о сим- или аллопатрическом видообразовании, о постепенной ("градуальной" или "филетической", по: Simpson, 1944, 1953) эволюции или быстрой ("квантовой", по: Simpson, 1944, 1953; или "прерывисто-равновесной", по: Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977), об особенностях размножения эволюирующих организмов, о других механизмах и модулах эволюции.

Филограмма и кладограмма. Эти 2 типа графиков целесообразно рассмотреть вместе, чтобы путем их сопоставления было удобнее обсудить способы графического отображения филогений. Отметим сразу, что термин "филограмма" (предложен: Мауг, 1969, p. 255, fig. 10-18) предпочтительнее "филогенетического дерева". Широко распространенное в литературе по теории и методам систематики противопоставление "деревьев" и "кладограмм", как справедливо отмечают Хенди и Пенни (Hendy, Penny, 1984), неверно. Кладограмма также является деревом, согласно его определению, принятому в теории графов: *дерево* — это связный ветвящийся граф, не имеющий циклов. Причем и филограмма, и кладограмма являются ориентированными деревьями, т. е. имеющими корень и вершины, в отличие от неориентированных деревьев, или *дендритов* (см. раздел 4.1).

Филограмма как тип графа имеет 3 параметра (степени свободы): паттерн ветвления, направление и анагенетический параметр. Последний иногда изображается на филогенетических схемах (особенно сопряженных с абсолютной хронологической шкалой) в виде "угла дивергенции", т. е. чем быстрее шла эволюция в родословной, тем под большим углом к вертикали соответствующая ей линия проводится на схеме (см., например: Майр, 1971, с. 292, рис. 63). Однако удобнее анагенетический компонент филогении отражать *длиной* соответствующей линии: чем интенсивнее прохо-

дила эволюция в родословной, т. е. чем больше изменений претерпели организмы вдоль линии, тем длиннее она показана на графике. Такая филограмма адекватно отражает эволюционно-таксономические отношения между организмами, так как длина линий в ней пропорциональна патристическим различиям, а в качестве кандидатов в «естественные» таксоны выступают сгущения на схеме (рис. 2, *г-е*), которая поэтому соответствует концептуально-графической модели «рубка филогенетического дерева». Стремление совместить на одном графике кладогенез, анагенез и хронологию фактически мешает достижению главной цели — построению графической основы для классификации, поэтому схемы, в которых основные филогенетические события соотносятся с абсолютной хронологической шкалой, целесообразно строить отдельно (дополнительно к собственно филограмме).

Кладограмма имеет только 2 параметра: паттерн ветвления и направление. В отличие от филограммы, представляющей собой упрощенную схему филогении, в которой интерноды (ребра) соответствуют родословным линиям, а узлы (внутренние ноды) — предковым видам, кладограмма фактически является схемой синпоморфий — совокупностью линий, соединяющих попарно сестринские виды и сестринские группы видов. Так как анагенетический компонент филогении, выражаемый в отношениях патристического сходства и различия, не отображается в кладограмме,

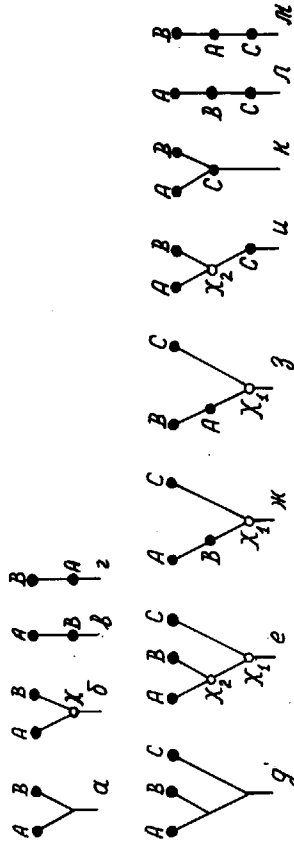


Рис. 3. Соотношение кладограмм и филограмм:
а—г — кладограмма 2 видов (а) и соответствующая ей филограмма (б—г), отличающаяся идентификацией одного из видов как предка другого; д—м — одна из возможных кладограмм 3 видов (д) и соответствующая ей филограмма (е—м), отличающаяся идентификацией одного (ж—и) или двух видов (к—м) как предка другого (других). А, В и С — виды; X₁ и X₂ — гипотетизированные предки

отношения «предок—потомок» не специфицируются и изображаются так же, как отношения сестринских групп. Поэтому узлы кладограммы рассматриваются как гипотетизированные предки (набор симплезиоморфий данного уровня), которые не могут быть идентифицированы среди каких-либо рецентных или анцестральных видов.

Формально кладограмма представляет собой графическое изображение более общей филогенетической гипотезы, чем та, что

соответствует филограмме. Даже только путем спецификации одной или нескольких пар конечных сестринских таксонов как пар «предок—потомок» из каждой кладограммы можно получить несколько соответствующих ей филограмм, что иллюстрируется для нескольких простых случаев на рис. 3. Согласно расчетам Фельзенштейна (Felsenstein, 1978), для 3 таксонов может быть построено 4 разных кладограммы (включая схемы с мультипликациями; формула, связывающая число таксонов с числом возможных строго дихотомических кладограмм, приводится в разделе 4.1) и 22 разных филограммы, для 4 таксонов — 15 кладограмм и 262 филограммы, для 5 таксонов — соответственно 105 и 4336, для 10 таксонов — более $3,4 \times 10^7$ и более 10^{10} . Если же учесть не только качественное выражение анагенетического компонента филогении (есть изменения вдоль ветви — отношение сестринских групп, нет изменений — отношение «предок—потомок»), но и количественное, то из любой кладограммы теоретически можно вывести бесконечное количество филограмм. Однако для практических целей их количество ограничено числом возможных различных классификаций. Например, для 3 видов возможно 5 разных классификаций с 1, 2 или 3 родами, (АВС, АВС, АВ-С, АС-В, А-В-С), а для 4 видов — 20 классификаций.

2.2. Монофилия и естественные таксоны

О «естественной» классификации. Как известно, классификация организмов (как результат) представляет собой иерархическую систему соподчиненных и поименованных таксонов различного ранга, по которым, как по неперекрывающимся множествам, распределены все виды. Принципиальная позиция эволюционных систематиков заключается в том, что системы организмов как таковой в природе не существует, поэтому задача систематики состоит не в том, чтобы «открыть», «выявить» или «найти» систему, а в том, чтобы ее построить, создать. Эволюционные систематики при построении классификации стремятся, с одной стороны, полнее отразить в ней оба компонента реально существующей (происходившей) филогении, что отличает их от фенетиков и кладистов, а с другой — создать удобные для пользования и компактные системы. При этом предполагается, что такие классификации являются и наиболее информативными, диагностическими, стабильными и прогностическими (как в отношении новых признаков, так и новых таксонов).

Перечисленные 4 свойства классификации обычно связывают с так называемой «естественной» системой, т. е. такой, где все таксоны и отношения между ними «естественны». Концепция «естественной классификации» исторически возникла раньше концепций о филогении и эволюции, однако к настоящему времени этикет «естественный» в отношении системы и таксона оказался дискре-

дтированным, так как в разных таксономических школах он понимается по-разному и приписывается системам, выводимым по очень несходным принципам. Первоначальный смысл "естественности" классификации заключался в ее соответствии той системе и порядку, которые существуют в природе. Он был свален как рецидив маткам додарвиновского периода, иногда встречался как рецидив эссенциализма в систематике (см.: Майр, 1971, с. 85) и позже, наконец, недавно принят на вооружение современными паттерн-кладистами (см. раздел 3.3). Близкое понимание "естественной системы" имеют Хенниг и его последователи, которые, хотя и отрицают существование "системы" в природе, но хотят построить "истинно научные" (и поэтому единственно возможные) классификации организмов, являющиеся полным отражением кладограмм (см. раздел 3.2).

Другое понимание "естественности" классификации исходит из следующего определения, данного английским философом и логиком Джоном Ст. Миллем (Mill, 1872, 1874; цит. по: Ghiselin, 1969с; Faggis, 1980; Rapchen, 1982): "Результаты научной классификации наиболее приемлемы, когда объекты объединены в группы, относительно которых может быть сделано наибольшее число общих (general) утверждений (prepositions), причем эти предположения более важны, чем те, которые могли быть сделаны в отношении любых других группировок, по которым распределены те же вещи... Классификация, образованная таким образом, является, строго говоря, научной или философской и обычно называется Естественной, в противоположность Технической или Искусственной...". Близкое определение Джилмура (Gilmour, 1940, 1961; Gilmour, Walters, 1964) делает упор уже не столько на "важные утверждения или предположения", сколько на "важные свойства": "...Естественные" классификации отличаются от "искусственных" тем, что они основаны на более важных свойствах и на большем их числе... Здесь имеет значение, конечно, и понимание целей классификации.»

Определение Милля—Джилмура делает упор на общую "полезность" классификации, которая, как и "важность" ученых свойств, существенно зависит от поставленных перед классификацией целей. Это определение никак не указывает на способы получения "естественной" классификации и даже не различает классификации живых и неживых объектов, о чем прямо пишет Джилмур. Оно не только стало основным теоретическим обоснованием феноетики (см. раздел 3.1), но положительно оценено также лидерами количественной филетики (Faggis, 1977с, 1980, 1981а, 1983а), некоторыми сторонниками эволюционной систематики (например: Simpson, 1961, р. 25; Rapchen, 1982, р. 317) и кладистики (например: Griffiths, 1974b).

Таким образом, определение "естественной" системы организмов Милля—Джилмура, выделяя такие желательные свойства классификации, как максимально широкая цель, прогностичность,

привлечение большого числа свойств организмов, причем свойства "важных", т. е. адекватных поставленной цели классификации, в принципе не противоречат ни одной из основных таксономических школ. Доказательство того, что именно эволюционная классификация в наибольшей степени отвечает этому определению, будет приведено в готовящейся к печати 3-й части настоящей работы. В данном разделе мы ограничимся интерпретацией "естественности" классификации в терминах таксономической процедуры. В рамках эволюционной таксономии "естественность" классификации означает, во-первых, монофилию всех составляющих ее таксонов и, во-вторых, что величина, состав и ранг каждого таксона определяется его феноетической (точнее патристической) компактностью и величиной гнатуса с соседними таксонами.

Монофилия: теоретическая дефиниция. Понятие "монофилия", введенное еще Геккелем, всегда использовалось биологами-эволюционистами в широком смысле, как происхождение группы организмов от одного предка. Напротив, в полифилетическую группу входят организмы, происходящие от разных предков. Такое широкое определение (как дефиниция) монофилии является в принципе достаточным для достижения основной цели эволюционной систематики — построения классификации, включающей только "естественные" таксоны, т. е. монофилетические, сходство членов которых основано на их родстве, и исключающей "искусственные" таксоны, т. е. полифилетические, сборные, на основе, например, конвергентного сходства. Однако появление кладистики и дальнейшего развития принципов и методов реконструкции филогении привели к необходимости уточнения концепции монофилии, более строгого ее определения; отделения теоретической дефиниции монофилии от критериев ее выявления и более глубокой разработки системы соответствующих доказательств.

По Хеннигу, «монофилетическая группа — это группа видов, произошедших от одного ("стволового") вида, и которая включает все виды произошедшие от этого стволового вида» (Hennig, 1966, р. 73) (см. группы АВ и СД на рис. 4а, б). Для группы, включающей не всех потомков предкового вида (см. группу АВС на рис. 4, в и группу ВС на рис. 4, г), Хенниг ввел понятие *парафилетической* группы, которая, по его мнению, в принципе не отличается от полифилетической и не может образовывать таксон (Hennig, 1966, р. 146). Такое уравнивание парафилетической группы "в правах" с полифилетической Хеннигом и другими кладистами, как будет показано ниже, является произвольным. Однако включение в дефиницию монофилии вместо неопределенного "предка" именно предкового (или стволового) вида оказалось очень важным и полезным. Так, Хенниг (Hennig, 1966, р. 29) пишет, что "филотенетические отношения существуют только между видами, они возникают в процессе расщепления видов". Это, в частности, означает четко отделить теоретическое определение монофилии от критериев ее выявления и операциональных определений, включающих

известное определение Симпсона (Simpson, 1961, p. 124), согласно которому группа признается монофилетической, если ее таксономический ранг не ниже ранга таксона, рассматриваемого в качестве ее предка.

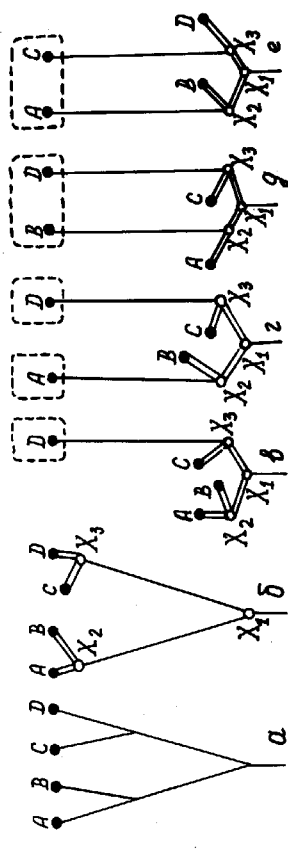


Рис. 4. Иллюстрация концепции монофилии группы как целого сегмента филогенетического дерева (на примере 4 таксонов, связанных симметричным паттерном ветвления):

a — кладограмма таксонов A, B, C и D; б—e — некоторые из соответствующих ей филограмм X_1 — X_5 и гипотетизированные предки. Двойной линией показаны целые сегменты дерева: из них A (X_2) B и C (X_3) D представляют собой голофилетические группы; A(X_2)B(A, X_3)C, A(X_2),X(X_3)C и B(X_2),X(X_3)D — парафилетические. Группа AD на схеме г, группа BD на схеме б и группа AC на схеме e — полифилетические (если другая пара таксонов объединена в группу вместе с гипотетизированными предками X_1 , X_2 и X_3)

С другой стороны, выделение в особый класс монофилетических групп в узком понимании, предложенном Хеннигом, не может вызывать возражения, так как логически следует из стремления кладистов полностью отразить кладограмму в классификации. Для таких групп Эшлок (Ashlock, 1971, 1972) предложил название „голофилетические“. В его трактовке, широко принятой теперь в эволюционной систематике, монофилетическими группами являются как группы, включающие всех потомков, т. е. голофилетические, так и группы, включающие не всех потомков, т. е. парафилетические.

Монофилия: операциональное определение. Возникла также необходимость в проведении более глубокой и четкой границы между монофилией (голо- плюс парафилией) и полифилией, чем что проведена Хеннигом: парафилия — объединение на основе симплезиоморфий, полифилия — объединение на основе конвергенций. Развитие такого подхода неизбежно приводит к рассуждениям, что по одним признакам данная группа является монофилетической, а по другим — полифилетической (см. например: Расницын, 1988, с. 486), т. е. к смешению операционального определения монофилии с критериями реконструкции филогении по результатам анализа признаков. Нельзя признать удовлетворительными и определения, введенные некоторыми последователями Хеннига. Например, по Нелсону (Nelson, 1971b), парафилетическую группу можно получить из голофилетической („монофилетической“ у Нелсона) путем исключения из последней одного вида (или одной

голофилетической группы, меньшей, чем рассматриваемая), а полифилетическую — путем исключения двух или более видов (или групп) (такой случай, но по-другому интерпретированный, показан на рис. 4, e). В качестве операциональных определений монофилии и полифилии недостаточным является и традиционное их разграничение ссылкой на одного или несколько разных предков, от которых присходят члены группы. Во-первых, в принципе можно найти общего предка для любых, как угодно удаленных видов, например для льва и муравьиного льва (Ashlock, 1972). Во-вторых, даже сестринские виды имеют разных предков на некотором производственном уровне их родословных после разделения их ближайшего общего предка. В-третьих, как отмечает Чариг (Charig, 1982), традиционное определение удобно лишь для случаев „отдаленной“ (gemote) полифилии. Для „ближней“ (proximate) полифилии, т. е. когда предки членов полифилетической группы находятся в достаточно близком родстве, оно мало подходит и явно недостаточно в качестве общего, но строгого и формализованного критерия разграничения пара- и полифилии групп непосредственно на филограмме.

Можно считать, что такой критерий приводится в следующем определении Эшлока (Ashlock, 1971, 1972, 1984): „монофилетическая группа — это группа, ближайший общий предок которой кладистически является ее членом“; соответственно у полифилетической группы такой предок не входит в ее состав. Ниже мы попытаемся обосновать более адекватную формулировку этого критерия, которая заключается в рассмотрении монофилетической группы как целого сегмента филогенетического дерева.

Определение монофилии Эшлоком, естественно, вызвало резкие возражения со стороны кладистов (например: Nelson, 1971b, 1973a; Platnick, 1976, 1977c), но не только из-за его широкого понимания монофилии. В основе неприятия кладистами этого определения лежит их установка на принципиальную невозможность идентификации каких-либо анцестральных или рецентных видов в качестве предков. Предок, устанавливаемый как исключительно гипотетизированный узел кладограммы, даже теоретически не может включаться в какую-либо группу организмов, поэтому включение (или невключение) предка в группу не может быть критерием ее монофилии.

Критика кладистами определения Эшлока тем не менее в основном была связана с попытками довести его до логического абсурда путем введения в рассуждения цепи из предков данного предка. Как один из побочных эффектов этой дискуссии даже возникла проблема о законности монотипических родов (см.: Platnick, 1976, 1977c; Wiley, 1977).

Паттерн-кладисты (например: Platnick, 1977c) приняли операциональное определение Фарриса (Farris, 1975), который для целей количественной филогенетики стремился избежать ссылки на предков: группа является монофилетической, если членство в ней определено уникально продвинутыми (uniquely derived) признаками, без реверсий (возвратов); парафилетическая, — если имеется, по крайней мере, одна реверсия; полифилетическая, — если определяющие ее признаки „non-uniquely derived“. Эшлок (Ashlock, 1984) считает, что определение Фарриса лишь другими словами излагает его собственное. Для такой идентификации, на наш взгляд, не имеется достаточных оснований.

Приведенное выше определение Эшлока нуждается в следующих комментариях. Во-первых, в него совершенно излишне вве-

дено уточнение именно о «кладистическом» характере членства ближайшего общего предка в монофилетической группе. В действительности, если такой предок неизвестен, что является наиболее частым случаем, то можно говорить лишь о потенциальном или концептуальном членстве. Если ближайший общий предок известен (как определенный ископаемый или ныне живущий вид), то он входит в группу на обычных основаниях. В обоих случаях основным следствием включения предка в группу должно быть соответствующее оформление ее диагноза.

Во-вторых, спецификация в качестве пара- или полифилетической какой-либо группы, не являющейся голофилетической, существенно зависит от того, как сгруппированы остальные таксоны, не включенные в данную группу, но входящие в ту обширную группу, которая изучается. Судя по схемам, которые Эшлок повторяет в своих публикациях (Ashlock, 1971, 1972, 1974, 1980, 1984), он не обратил внимания на различные ситуации, которые показаны мною на рис. 4, г и 4, д, е. Здесь на упрощенной схеме для 4 таксонов не голофилетическая группа (например, *BC* на рис. 4, г) может быть парафилетической и соответственно включать X_1 — общего ближайшего предка ее членов, если прочие таксоны (*A* и *D* в нашем примере) не объединены в отдельную группу и, следовательно, не претендуют для обоснования своего объединения на присоединение к себе того же предка X_1 . Если «прочие» таксоны также объединить, то только какая-либо одна из полученных групп (*BD* или *AC* на рис. 4, д, е) может быть монофилетической (парафилетической) и рассматриваться как законный предок X_1 с соответствующим ограничением в ее диагнозе. Это ограничение в таксономической процедуре можно сформулировать как новое правило: нельзя проводить спецификацию неголофилетической группы в отношении ее пара- или полифилетии, а следовательно, выделять ее в качестве таксона и изолировать от группировок других классов фицерируемых таксонов.

Таксоны — классы или индивидуумы? Предпринятое обсуждение известных теоретических и операциональных определений «естественности» таксонов и монофилии, однако, остается незавершенным и не приведет к окончательным формулировкам, пока не будет объяснено, почему собственно только монофилетические группы могут претендовать на право считаться «естественными» таксонами. Дальнейшая аргументация будет направлена на доказательство того, что только монофилетические таксоны представляют собой онтологически реальные и индивидуальные природные объекты, т. е. существуют в пространстве—времени, обладающие целостностью, уникальностью и автономностью. Для надвидовых таксонов речь может идти, лишь об «исторической реальности».

Разное понимание «естественности» таксонов выражено в диалогме: «признаки определяют род» или «род определяет призна-

ки». Она обсуждается логиками и философами начиная с античности. Как известно, Карл Линней в свое время в явном виде предпочел вторую альтернативу. Суть проблемы еще лучше проявляется в следующей развернутой и конкретизированной формулировке.

Если таксон является *классом*, т. е. представляет собой множество составляющих элементов — таксонов более низкого ранга, то, как и любое другое множество, таксон полностью определяется экстенционально, т. е. своими *объектом* — путем перечисления принадлежших к нему элементов или, что то же самое, путем указания свойств, отличающих эти элементы от элементов всех других множеств. Такое понимание класса-множества широко принято как в логике, так и в математике (в теории множеств).

Если таксон является *индивидуумом*, состоящим уже не из элементов, а из взаимосвязанных частей, то он может быть определен только интенционально, т. е. через свое *содержание*, хотя, конечно, для отличия данного индивидуума от других могут использоваться те или иные признаки. Но отличительные признаки не определяют таксон-индивидуум, они являются лишь следствием и отражением его индивидуальной природы. Попутно отметим, что, вопреки мнению некоторых авторов, применение понятия «интенционал» в работах Р. Карнапа, от которого пошло использование этого термина в советской литературе, очень близко к классическому и означает «содержание», или «сущность», «смысл» (см., например: Пятницын, Демина, 1987).

Очевидно, что проблема «естественности» таксона, выясняемая через решение дилеммы класс/индивидуум, обращена к конкретным таксонам, таким, как например, род *Apis* или семейство *Servidae*, хотя и без их спецификации каждый раз, поэтому рассмотрение этой проблемы Красиловым (1986, с. 47—48) в терминах «универсалий» и «сингулярий» неадекватно. Соотношение универсалий/сингулярий может быть связано совсем с другим вопросом, выходящим из логической структуры классификации: о соотношении таксонов как категорий (например, категория «вид», категория «род» и т. п.), т. е. *универсалий*, с конкретными таксонами соответствующих рангов, т. е. *сингулярий* в этом аспекте. Кстати, это соотношение решается весьма тривиально. Отметим также, что попытка Паттерсона (Patterson, 1978) представить монофилетические таксоны в качестве «индивидуалий», а парафилетические — в качестве «универсалий» лишена оснований не только по смыслу (см. ниже), но и чисто терминологически.

Значительные трудности возникли у Бака и Халла (Buck, Hull, 1966, 1968) из-за принятых ими неудачных формулировок экстенционального определения таксона через его состав и интенционального — через его признаки (а не через «содержание», как следовало бы; см. критику также: Ruse, 1971) при создании логической модели классификации. Эти формулировки, поддержанные недавно Шаталкиным (1988, с. 155), фактически интерпретируют таксоны только как классы. Поэтому позднее при обсуждении индивидуальности таксонов Халл (Hull, 1984), отвечая на критику Киттсом (Kitts, 1983) своей предыдущей работы (Hull, 1976), вынужден свойства таксона разделить на 2 части: одни свойства делают таксон индивидуумом, а другие — отличают данный таксон от других.

Отношение к проблеме об онтологической сущности таксона является одним из основных пунктов, разделяющих современные таксономические школы. Так, представители численной филетрики (например: Jardine, 1969; Sneath, Sokal, 1973) и паттерн-кладистики (например: Nelson, Platnick, 1981) отстаивают представле-

ние о таксоне как о классе, полностью определяемом признаками, отличающими его членов от членов других таксонов. Сходная точка зрения высказывалась и некоторыми „практическими систематиками“ (Blackwelder, 1967; Boyden, 1973; Maze, Hughes, 1973). Однако даже на уровне чисто логического анализа биологической классификации такой подход к таксону оказывается недостаточным. В частности, соответствующая ему теоретико-множественная модель приводит к так называемому парадоксу Грегга (Gregg, 1954), согласно которому монотипный таксон тождествен (равен, одинаков) своему единственному члену. Это противоречит интуитивному пониманию систематиками иерархической классификации и уже само по себе требует интенционального определения таксонов. Однако аргументация в пользу принятия таксонов как индивидумов имеет более глубокие основания. Рассмотрим это применительно к виду, где обсуждаемые проблемы фокусируются наиболее отчетливо. Из них главная — выяснить, в чем же заключается „содержание“ таксонов, определяющее их индивидуальность.

Вид как индивидум. Проблема индивидуальности в приложении к виду имеет, на наш взгляд, в рамках методологии эволюционной систематики два аспекта: актуализированный и исторический. **Актуализированный** аспект, означающий условно внеисторический подход к существующим видам, соответствует таксономической процедуре видового уровня (т. е. дискриминации и идентификации видов; см. раздел 1.2), в которой за основу берется определение биологического вида, принятое в современной эволюционной теории. **Целостность** и **единство** биологического вида как совокупности потенциально скрещивающихся между собой особей поддерживается интегрирующим генным потоком. **Дискретность** и **автономность** вида обеспечивается изолированностью его генофонда от генофондов других видов. Эта изолированность, наряду с особенностями истории каждого вида, служит причиной его **уникальности** (отличий от всех других). Вид представляет собой весьма рыхлую и слабоинтегрированную систему, легко распадающуюся на отдельные части, и имеет несравненно меньшую целостность, чем организм. Тем не менее вид обладает основными свойствами (как „содержанием“) индивидуальности (уникальность, актуализированная реальность, единство, дискретность, автономность, особенность и, наконец, собственное имя) и справедливо признается естественной единицей живой материи. Однако все это относится лишь к бисексуальным видам. Агамные и партеногенетические виды (так же, как и надвидовые таксоны) в актуализированном аспекте не обладают индивидуальностью, так как интегрирующие взаимодействия между одновременно живущими их членами отсутствуют.

Еще более отчетливо индивидуальная природа вида выражена в историческом аспекте, которому соответствует подход, связанный с процедурой надвидовой классификации. Основная аргументация в пользу индивидуальности видов в этом аспекте изложена

в целом ряде работ (Simpson, 1961; Ghiselin, 1966b, 1966c, 1975, 1984; Hennig, 1966; Griffiths, 1974b; Hull, 1976, 1984; Wiley, 1978, 1979c, 1980, 1981; Beatty, 1982; Ball, 1983), хотя она во многом не совпадает с логических и операциональных позиций см.: Sokal, 1973; Kitts, 1983, 1984; Begnier, 1984). Вид, независимо от способа размножения организмов, — это одиночная родословная линия, представляющая собой строго непрерывную последовательность сменяющих друг друга поколений. Организмы „создают“ целостную родословную благодаря отношению „предок — потомок“ и, как правило, благодаря скрещиванию. Они образуют вид не потому, что обладают общими признаками, а потому, что являются частями автономного временного потока. Каждый вид имеет уникальное происхождение и *уникальную* историческую судьбу, его родословная не зависит от родословных линий других видов. Любые эволюционные изменения признаков, отличающих данный вид от других в любой момент времени, позволяют виду оставаться самим собой, т. е. той же самой родословной. Следовательно, вид *определяется* не экстенционально, т. е. отличительными (диагностическими) признаками, а интенционально, т. е. описанными выше свойствами, выражающими его индивидуальность.

Некоторой особенностью видов как индивидумов в историческом аспекте является то, что родословные строго отделены друг от друга только горизонтально, т. е. на любом временном срезе каждая из них легко отделима по признакам, отличающим данный вид от всех других. Вертикально такая естественная дискретность отсутствует, кроме, может быть, случаев „квантовой“ эволюции, например, в результате полиплоидии.

Решение Хеннига (Hennig, 1966, p. 58) и его последователей считать видом отрезок родословной между 2 делениями (от момента „возникновения“ в результате деления его родительского вида до момента „исчезновения“ вида при его разделении на 2 дочерних) носит конвенциональный и искусственный характер. Этот подход не годится ни в качестве теоретической дефиниции вида, ни в качестве операционального критерия для выявления видов.

Во-первых, как указывают многие биологи-эволюционисты, „разделение“ вида на дочерние в действительности обычно представляет собой отщепление некой периферической популяции в качестве потенциально нового вида. При этом „предковый“ остается тем же самым, сохраняя аутентичность с одним из своих „потомков“.

Во-вторых, подавляющее, по-видимому, большинство подобных отщеплений не приводит к сколько-нибудь длинным родословным вследствие быстрого вымирания отщепившихся популяций. Поэтому даже теоретически неясно, что принимать за акт видообразования (за разделение родословной), а что нет.

В-третьих, кладисты включают в анализ только рецентные виды или только виды, существовавшие одновременно на каком-либо временном срезе в прошлом. Тем самым они сознательно игнорируют все акты образования видов, которые вымерли ранее. Это удобно для интерпретации формальных кладистических схем, но не имеет никакого объективного основания.

В-четвертых, учитывая колоссальную неполноту палеонтологической летописи на видовом уровне, невозможно даже представить, на сколько порядков уменьшается число таких „кладистических“ стволовых видов за счет удлинения якобы неветвящихся родословных из-за того, что не известны, да и не могут быть известны все вымершие виды.

Тем не менее отсутствие объективных временных границ у видовых родословных не лишает сами родословные и их части индивидуальности и реальности. Оно указывает лишь на то, что надвидовые таксоны не являются операциональными единицами. Дискретность родословных необходима фактически лишь для возможности классифицирования их известных коротких отрезков, рассматриваемых в качестве отдельных анцестральных или рецентных видов. Такая дискретность задается постоянно идущими процессами вымирания видов и палеонтологической неполнотой. Именно благодаря этим факторам обеспечивается вообще адекватность классифицирования как способа описания разнообразия, который применим к действительно непрерывным процессам, не имеющим критических точек. (Проблему адекватности автор полагает подробнее рассмотреть в отдельной работе). Сейчас же отметим лишь следующее. При наличии обильных ископаемых остатков, относящихся в какой-либо последовательности организмов, эволюционные систематики при разделении ее на "виды" исходят из "стандартов" внутривидовой изменчивости, известной для родственных рецентных видов.

Таксоны как исторические реальности. Осознание возможности рассматривать таксоны не только как классы в формальной классификации, но прежде всего как индивидуумы, является важным шагом вперед в обосновании "естественности" эволюционной классификации. Как индивидуумы виды — это и актуализированные системы, и одиночные линии родословных, а таксоны более высокого ранга — пучки родословных, "связанные" общим предком. Онтологическая основа "естественности" монофилетических таксонов заключается в их исторической реальности, которая выражается в их индивидуальности и существовании во времени. В принятой графической интерпретации филогении "естественные" таксоны как пучки родословных отображаются целыми сегментами филогенетического дерева.

Фенетики, как известно, понимают (и создают) таксоны любого ранга лишь как классы сходных организмов, поэтому фенетические классификации не направлены на отражение филогении, а следователи, кроме немногих авторов (например: Löfgren, 1979), принимают вид только как родословную линию, что лишает кладистический вид актуализированной реальности. Признание двойственной природы видов (как индивидуумов в актуализированном и историческом аспектах) и исторической реальности таксонов всех рангов соответствует методологической платформе лишь эволюционной систематики, но пока, к сожалению, такое понимание таксонов не получило достаточного распространения среди сторонников этой школы. Так, Гизелин (Ghiselin, 1966b, 1969c и др.) настаивает на интерпретации вида только как родословной. Напротив, Майр ни в своем известном руководстве (Майр, 1971, с. 19, 108), ни позднее (например, Мауг, 1982, р. 208) не призна-

вал за таксонами исторической реальности, что постоянно служит для кладистов (см. например: Bonde, 1977; Funk, 1983) поводом рассматривать эволюционную систематику как фенетическое направление.

Очевидно, что целыми сегментами филогенетического дерева, которые соответствуют пучкам родословных, "связанных" общим предком, являются как **голофилетические группы** (см. на рис. 2, 2-е группы *AB, ABCD, EFGH* и *GH*; на рис. 4, *a, б* группы *AB* и *CD*), так и парафилетические (см. на рис. 2, *д* группу *ABCDEF*, на рис. 2, *e* группу *CDEF*, на рис. 4, *в* группу *ABC*, на рис. 4, *г* группу *BC*, на рис. 4, *д* группу *AC* и на рис. 4, *e* группу *BD*), включающие своих непосредственных общих предков, что и создает их непрерывность. Поэтому признание кладистами лишь голофилетических групп индивидуальными и исторически реальными (Hennig, 1966, р. 146—147) является совершенно произвольным, хотя оно и по-нятно с позиции их стремления полностью отразить кладограмму в классификации.

Итак, таксон описывается признаками, но они не определяют его сущности. Таксоны исторически реальны и представимы как целые сегменты филогенетического дерева, но их величина, состав и ранг не имеют однозначного онтологического обоснования и во многом произвольны, так как в непрерывной филогении отсутствует дискретность. На основе вышесказанного можно дать следующие предварительные и поясняющие определения таксона в эволюционной систематике: **естественный таксон** — это монофилетическая (голо- или парафилетическая) группа видов, отделенная гиатусом от других групп (Ashlock, 1980); это пучок родословных, более тесно связанных друг с другом, чем с другими пучками; это сгущение видов в пространстве гомологических признаков; наконец, это компактный цельный сегмент филогенетического дерева, длина ветвей которого отражает анагенетический компонент филогении (гомологичное, или патристичное, различие). Понятие "цельный сегмент дерева" тождествен понятию "выпуклый набор видов", введенному Истабруком (Estabrook, 1978, 1986; см. раздел 4.5).

2.3. Постулаты эволюционной систематики

Для эффективного сравнения разных таксономических школ мною сформулированы 8 следующих *постулатов* таким образом, чтобы максимально выявить различия между школами: 1) тип отношений между таксонами, включение/невключение эволюционных представлений; 2) принципы и методы выделения и фиксации видов; 3) концептуально-графическая основа классификации, процедура ее построения; 4) теоретические и операциональные определения понятий, основной научный метод; 5) соотношение концептуально-графической основы и классификации; 6) определение "естественности" таксонов; 7) взвешивание признаков; 8) критерии и факторы, учитываемые в классификационной процедуре.

Необходимо подчеркнуть, что эти постулаты не могут служить в качестве аксиом и потому не претендуют на самостоятельное значение вне сравнительного аспекта. Они имеют описательный характер и разную степень общности и важности, не являясь полностью независимыми друг от друга; некоторые из них представляют собой лишь детализацию, развитие или уточнение других. По мнению автора, для характеристики каждой школы нужна только одна аксиома. Таким необходимым и достаточным утверждением, из которого дедуктивно могут быть выведены все принципы, методы, правила и процедуры каждой школы, является утверждение на тип отношений между видами, принимаемый данной школой (см. 1-й постулат), или определение «естественного» таксона (см. 6-й постулат).

Приводимые ниже постулаты эволюционной систематики частично обобщают предыдущие разделы статьи, частично предваряют результаты ее следующих разделов, а также готовящихся к печати продолжений статьи.

1. Тип отношений между видами, на котором построены их классификации, — *сходство, основанное на родстве*, т. е. гомологичное (пагристичное; термин по: Cain, Nagrison, 1960) сходство, включая как синапноморфии, так и плезиоморфии. Гомопластичное (термин по: Simpson, 1961) сходство, возникшее в результате конвергенций, параллелизмов и реверсий, исключается. Все этапы таксономической процедуры *требуют* эволюционных представлений, все понятия и критерии — эволюционных интерпретаций.

2. Теоретическая основа классификации на видовом уровне — *концепция биологического вида* как репродуктивно замкнутой совокупности организмов. Наличие общего генофонда придает биологическому виду статус *актуализированной* реальности и целостности, наряду с его *исторической* реальностью как одиночной родо-словной. Выделение и фиксация видов проводится путем тестирования на эмпирических данных (схему тестирования, например, см.: Douep, Slobodchikoff, 1974) критериев и следствий, выводимых из теоретического определения вида, включая как прямые (наличие естественной скрещиваемости, выживание и фертильность потомства), так и косвенные (наличие морфологического гиагуса, перекрывание ареалов и т. п.). Основные проблемы на видовом уровне имеют следующие причины: 1) отсутствие, как правило, популяционно-генетических экспериментов по скрещиваемости и недостаток данных об изменчивости; эти трудности несут временный характер и не изменяются в принципе процедуру тестирования; сюда же относятся сложные случаи изменчивости, изучение которых требует применения методов многомерного дискриминантного анализа; 2) отсутствие дискретности у популяций, еще находящихся в процессе становления в качестве самостоятельных видов, а также у популяций гибридного происхождения; 3) неприложимость концепции биологического вида к органам, размножающимся без перекрестного оплодотворения

(Hauser, 1987). Агамные и партеногенетические виды лишены актуализированной реальности. Они выделяются на основе генетических отношений между клонами и фенетических критериев об однородности и степени различий, введенных при исследовании близких групп бисексуальных видов.

3. Концептуально-графическая основа классификации — филогенетическое дерево; изображается в виде *филограмм*, показывающей характер ветвления филетических (родословных) линий (*кладогенетический* компонент филогении) и интенсивность эволюции в филетических линиях (степень дивергенции, *анагенетический* компонент филогении). Реконструкция филогении осуществляется на основе определения гомологий и направления изменений (т. е. полярности) признаков; выявляются как отношения стринских групп (по наличию синапноморфий), так и отношения «предок—потомок» (по отсутствию аутопоморфий у предка) при идентификации некоторых рецентных или анцестральных видов с гипотетическими предками, находящимися в нодах (узлах ветвления) или на интернодах; естественно, допускается одновременное существование предкового вида и его потомка и возможность их спецификации в качестве таковых. Все эволюционные изменения признаков, их состояния на всех участках филограммы, как и характеристики промежуточных (гипотетических) предков всех уровней могут быть показаны и «читаны». Вымершие таксоны могут непосредственно вводиться как в филогенетическое дерево, так и в собственно классификацию в принципе тем же способом, что и современные таксоны.

4. Все понятия о явлениях и отношениях, входящих в реконструкцию филогении, — гомология, паттерн состояний и полярность признака (морфолины), синапноморфия, стринские группы, предок, потомок, монофилия и др. — имеют *теоретические определения* (дефиниции), основанные на эволюционной интерпретации. *Монофилия* понимается широко — как голо- и парафилия. Выявление этих явлений и отношений осуществляется на основе *гипотетико-дедуктивного метода* — путем тестирования следствий, выводимых из теоретических определений и соответствующих гипотез, с привлечением всех имеющихся данных — сравнительно-морфологических, функционально-структурных, биомимических, палеонтологических, онтогенетических, биогеографических. Используются также индуктивные и логические критерии — принцип экономности (минимизация числа гомоплазий — параллелизмов и реверсий) и критерий внешней группы (для установления полярности признаков).

5. Системы организмов в природе не существует. Цель систематики — создать «естественную» классификацию видов, основанную на их филогении. Это означает непротиворечивость классификации филограмме, что выражается фактически в единственном строгом условии — *запрещении полифилетических таксонов*. Точное взаимное соответствие между филогенией и классификацией

не обязательно: из одного и того же паттерна ветвления кладограммы могут быть выведены разные классификации, одна и та же классификация может иметь источником разные кладограммы. Поэтому, во-первых, филограмма и кладограмма могут быть восстановимы из классификации в разной степени подробности и обычно лишь частично; во-вторых, для построения классификации нет необходимости в реконструированной во всех деталях филогении; в-третьих, филограмма и основанная на ней классификация отчасти содержат разную информацию, они взаимно дополняют друг друга и обе нужны для полной и иллюстративной характеристики таксономических отношений в исследуемой группе организмов.

6. "Естественность" надвидового таксона, во-первых, означает его *историческую реальность*, понимаемую как индивидуальность и существование во времени; таксоном может быть только *монологическая* группа видов; такая группа представляет собой единичную родословную или пучок родословных, "связанных" общим предком, и отображается на филограмме цельным сегментом филогенетического дерева; таксоны как родословные вертикально не отграничены и поэтому не являются операциональными единицами. Во-вторых, "естественный" таксон — это *компактный* сегмент дерева, т. е. такая монофилетическая группа видов, которая отделена достаточным гиатусом от других групп.

7. Признакам придается *разный вес* в зависимости от представлений об их *надежности* (в отражении родственных отношений между таксонами) и *важности* (в оценках сходства между организмами). Взвешивание признаков производится как *априорно* (до начала собственно таксономической процедуры, на основе предшествующего опыта систематики), так и *апостериорно* (после получения предварительных результатов). Оно осуществляется как в неявном (имплицитно), так и в явном (эксплицитно), хотя и неформализованном виде, во-первых, при отборе и формулировке признаков (определении степени их подробности); во-вторых, при разделении каждого признака (как морфологии) на те или иные дискретные состояния; в-третьих, в предпочтении одних и "дезаирований" других признаков при выявлении конфликтов между ними в указании синапоморфий; в-четвертых, в придании большего или меньшего значения разным признакам при разграничении таксонов и придании им ранга.

8. Границы и объем таксонов (и, следовательно, их число на разном таксономическом уровне), их ранги и число рангов, использованных для создания иерархической классификации исследуемой группы организмов, зависят, помимо особенностей филограммы этой группы, также от многих других, слабо формализуемых и часто противоречивых факторов и требований, основанных на представлениях об удобной и компактной системе и на некоторых конвенциях (включая кодексы таксономической номенклатуры). Различные факторы, которые нужно учесть в классификации,

имеют разную эпистемологическую основу: монофилия таксонов устанавливается гипотетико-дедуктивным методом, их компактность и величина гиатусов между ними оценивается индуктивно, представления об удобстве классификации имеют интуитивный и конвенциональный характер. Все это неизбежно вводит элемент субъективизма и компромисса в процедуру построения системы. Талант, компетентность и искусство систематика проявляются как способность и умение учесть все факторы и требования и создать такую классификацию, которая была бы максимально информативна, стабильна, прогностична и диагностична, а также компактна, хорошо запоминаема, согласована с классификациями соседних групп и преемственна с прежними классификациями, т. е. была бы *удобна* в самом широком смысле слова: как общая ссылочная система и как система хранения и извлечения информации.

3. КОНКУРЕНТНЫЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ШКОЛЫ

3.1. Численная фенетика

Уходящая своими идейными корнями в глубокое прошлое систематики численная, или количественная, фенетика возникла с появлением мощных ЭВМ после публикации пионерских работ, независимо выполненных группами американских (Michener, Sokal, 1957; Sokal, Michener, 1958) и английских (Sneath, 1957; Cain, Hattison, 1958) исследователей. После выхода в свет известной книги Сокэла и Сниты "Принципы численной таксономии" (Sokal, Sneath, 1963) она оформилась в виде самостоятельной таксономической школы, провозгласившей своей целью построение "строго научных" и эмпирических классификаций и активно противопоставившей себя традиционной (эволюционной) систематике.

Термин "фенетика" предложен Кейном и Харрисоном (Cain, Hattison, 1960). Первоначальное название этого направления — "численная таксономия" — данное его основателями, оказалось неточным (особенно после появления количественных филетических методов; см. раздел 4), так как и раньше систематики использовали некоторые количественные приемы, а многие количественные методы, применяемые в систематике, не являются фенетическими. В советской литературе при ссылках на "литературную фенетику" часто использовались слова "числовая" или "нумерическая", таксономия. Применение термина "численная" лучше передает суть дела (сравни "числовой ряд") и полностью соответствует терминологии, принятой в математике (например: "literetical methods" — численные методы).

Численная фенетика иногда называется также "неоадансоновой систематикой" по имени французского ботаника 2-й половины XVIII века Мишеля Адансона (Michel Adanson), разработавшего такую процедуру классификации, в которой используются много признаков с априорно равным весом (подробности, например, см.: Maug, 1982, p. 194).

Для достижения научности (объективности и повторяемости) классификаций фенетики ("идеологическое" обоснование фенетики см.: Daly, 1961; Sneath, 1961; Sokal, Sneath, 1963; Sokal, Camin, 1965; Sokal et al., 1965; Sokal, 1966, 1974, 1977, 1983e; Colless, 1967a, 1970, 1971, 1972, 1981, 1985b; Jardine, 1967, 1969, 1970, 1971;

McNeill, 1980, 1982b; Kropenfeld, 1985; некоторые статьи переизданы на русском языке: Сокэл, 1967, 1968) избрали следующий путь: 1) учитывается только общее сходство между организмами, что снимает проблему сложной и неоднозначной зависимости классификации от отношений как сходства, так и родства; 2) исключается введение каких-либо эволюционных представлений и интерпретаций (направление изменений признаков, эволюционная история таксонов), что позволяет избавиться от гипотетических элементов в классификациях; 3) субъективизм при отборе и взвешивании признаков минимизируется привлечением очень большого числа признаков и приданием им априорно равных весов; 4) все процедуры построения классификации формализуются и автоматизируются, чтобы сделать их сугубо математическими операциями.

Ранние публикации по фенетическим методам обобщены в монографии Снита и Сокэла (Sneath, Sokal, 1973); из более новых публикаций наиболее важны следующие: Gower, 1974; Hartigan, 1975; Lefkovich, 1976a, 1976b, 1980; Hansell, Sneath, 1983; Colless, 1984, 1985a. По своей философии фенетики относятся к "экзистенциалистам" (по: Smith, 1965), "номиналистам" (по: Майр, 1971, с. 87) и "позитивистам" (по: Settle, 1980), т. е. признают реальными только индивидуальными организмами. Проведем последовательную характеристику численной фенетики в порядке 8 *постулатов*, выделенных в разделе 2.3.

1. Сравнимые группировки организмов рассматриваются как "*операциональные таксономические единицы*" (ОТЕ; термин по: Sokal, Sneath, 1963), т. е. далее неделимые в данной процедуре. Тип отношений между ОТЕ, на котором построены их классификации, — *общее сходство* (overall similarity), т. е. сходство по максимуму возможному числу признаков, без различия причин сходства (гомология или гомоплазия; см.: Sokal, Samin, 1965). Все этапы таксономической процедуры, все используемые понятия и критерии *не включают* какие-либо эволюционные интерпретации. Реконструкция филогении и связанные с ней гипотезы, утверждения и представления о признаках и таксонах объявляются спекуляциями, не имеющими ничего общего со "строгим научным" методом (Colless, 1967b, 1969a, 1969d; и др.). Вместе с тем, фенограммы выдвигаются как лучшие (в статистическом смысле) из возможных оценок филогений (Colless, 1969e, 1970, 1980; Sneath, Sokal, 1973; Rohlf, Sokal, 1980; Rohlf et al., 1983a, 1983b; Sokal, 1983b, 1983d, 1983f; Rohlf, 1984; Sokal et al., 1984).

2. Концепция биологического вида отвергается как неоперациональная (Jardine, 1969; Sokal, Crovello, 1970; Colless, 1972; Sneath, Sokal, 1973; Sokal, 1973; Sneath, 1976). Вид — это *фенон* одного из низших рангов, включающий организмы, более сходные друг с другом, чем с организмами какого-либо другого фенона. Фенетический вид (как класс, множество) ничем принципиально не отличается от таксонов более высокого ранга.

3. Концептуально-графическая основа классификации — *фенограмма* (авторы термина: Maug, 1965a; Samin, Sokal, 1965), т. е. древовидная структура, показывающая отношения сходства между ОТЕ и их группами. Фенограмма строится на основе *кластерного* (от английского cluster — гроздь, скопление) анализа сравнимых ОТЕ — математической процедурой, применение которой определяет специфический подход и метод численной фенетики (Farris, 1977c, 1983a). Эта процедура включает: 1) стандартизацию и формализацию описаний всех ОТЕ и составление *первичной матрицы* данных "объектов признаков"; 2) попарное сравнение всех ОТЕ, вычисление значений сходства (или различия) между ними с помощью соответствующей меры (коэффициента) и составление *матрицы сходства* (или различия) "объектов объектов"; 3) построение фенограммы одним из кластерных алгоритмов по матрице сходства. Фенограмма, как тип графа, имеет один параметр и представляет собой *ультраметрическое* (см.: McNeill, 1980) преобразование матрицы сходства. Кластерный анализ производит свертывание (конвертирование) информации о сходстве (и различии) по многим признакам между каждыми двумя ОТЕ в единичную, численно выражающую оценку, причем в фенограмме показана лишь небольшая часть таких оценок сходства, а именно тех, которые характеризуют наиболее сходные ОТЕ и их группы. Поэтому никакой информации о признаках, в том числе определяющих отношения сходства, которые показаны на фенограмме, нельзя из нее извлечь. Качество (оптимальность) фенограммы определяется по степени их соответствия матрице сходства с помощью метода кофенетической корреляции (см. раздел 4.5). Предложены и некоторые другие критерии, например по предсказательной ценности (Ardie, 1984; Colless, 1984). Вымершие таксоны в принципе могут непосредственно вводиться в анализ наравне с современными (пример на модельных организмах см.: Sokal, 1983c). Степень совпадения фенограммы с филограммой для одной и той же группы организмов тем больше, чем более равны скорости эволюции во всех ветвях группы и чем меньше на оценке общего сходства влияют гомопластичные признаки, т. е. чем меньше их доля. Эта зависимость, легко доказуемая теоретически, получила подтверждение и на данных по имитационному моделированию (Fiala, 1983; Fiala, Sokal, 1985).

Из нескольких десятков показателей, индексов и коэффициентов, предложенных для измерения сходства и различия, чаще других применяется предложенный Сокэлом и Миченером (Sokal, Michener, 1958) "индекс простого совпадения", представляющий собой отношение числа положительных и отрицательных совпадений бинарных признаков, состояния которых сформулированы как "имеется, да" (+) и "отсутствует, нет" (-), к общему числу проверенных признаков. Для измерения сходства или различия по количественным признакам обычно используются хемингово и евклидово расстояния, рассчитанные на один признак, и коэффициент линейной корреляции. Собственно кластерный анализ, т. е. получение неперекрывающихся групп ОТЕ, обычно проводится последовательными объединительными методами, задающими иерархию групп. Из них наиболее популярны методы попарного соединения групп по среднеарифметическому не-

взвешенному сходству между группами (алгоритм UPGMA) и по сходству, взвешенному пропорционально объему присоединяемых групп (алгоритм WPGMA) (см.: Sneath, Sokal, 1973).

Основное направление развития численной фенетики связано с совершенствованием используемых математических методов и исследованиями их эффективности (McNeill, 1980; Fiala, 1983; Hansell, Sneath, 1983; Kropenfeld, 1985). Возникший как основной метод численной фенетики кластерный анализ стал фактически самостоятельной математической субдисциплиной (в рамках многомерных статистических методов и методов распознавания образов) и в настоящее время широко применяется в разнообразных областях науки и техники. Другое важное направление ее развития — привлечение широкого круга методов ординации, включая неметрическое шкалирование и факторный анализ (Hill, Smith, 1976; Sampbell, Achley, 1981; Rippenal, 1981; Kropenfeld, 1985; Willig et al., 1986). Эти методы позволяют более глубоко и всесторонне исследовать фенетические отношения между ОТЕ, но они не приводят к установлению иерархической структуры. К ним вплотную примыкают методы дискриминантного анализа (из новых подходов см.: Owen, Chmielewski, 1985), помогающие в сложных случаях находить способ разделения близких изменчивых видов. Эти методы безусловно полезны, но использовались они задолго до появления численной фенетики (см. например: Fisher, 1936), в принципе не зависят от ее теоретических посылок (в частности, они вполне соответствуют критериям, выводимым из концепции биологического вида) и не должны рассматриваться в качестве специфического метода этой таксономической школы.

4. Все таксономические понятия определяются только *операционально*: таксон (в том числе и вид) — как ОТЕ, признак — как одиночное свойство, различающее ОТЕ (Colless, 1967a; Sneath, Sokal, 1973, p. 74), гомология — как топологическое (по отношению к местоположению) (Jardine, 1967, 1970; Jardine, Sibson, 1971) или композиционное (по составу) и структурное (по упорядочению частей) сходство (Sneath, Sokal, 1973, p. 77—82; Cain, 1982), и т. д. Разработано много методов кодирования и шкалирования переменных для выделения признаков и их состояний (из новых работ, например, см.: Archie, 1985), а также методов формулированного описания формы (Yunker, Ehrlich, 1977; Humphries et al., 1981; Ferson et al., 1985). Состояния немеристических признаков (для признаков с 3 и более состояниями) не сопоставимы друг с другом в определенном паттерне (альтернативный подход см.: Colless, 1985a).

5. Классификации как таковой в природе не существует, существуют лишь организмы и отношения сходства между ними, отображаемые фенограммой, из которой непосредственно классификация и выводится. В зависимости от числа используемых таксономических рангов (фиксируемых уровней сходства) классификация полностью или частично отражает фенограмму (первичную или консенсус-фенограмму как результат «согласования» нескольких первичных фенограмм, основанных на разных наборах признаков). Соответственно, фенограмма может быть полностью или в основных узлах восстановлена из классификации.

6. Методологической основой численной фенетики служит сформулированное ранее Джилмуром определение «естественной» классификации, как «такой группировки рассматриваемых инди-

видуальных объектов, которая стремится использовать все их свойства и, следовательно, полезна для очень широкого круга целей» (Gilmour, 1940, p. 472; см. также раздел 2.2). «Естественные» таксоны — это *классы*, члены которых больше сходны друг с другом, чем с членами других классов. На основе определения Джилмура выведена фенетическая мера «естественности» классификации (McNeill, 1982b). Фенетики, будучи эмпиристами-феноменалистами, признают реальными только организмы и вслед за Джилмуром не видят принципиальных различий между системами организмов и классификациями неживых объектов.

7. *Априорно* всем признакам придается *равный вес*, чтобы избежать субъективизма при их взвешивании. Основной содержательной посылкой для онтологического обоснования фенетического подхода служит предположение о «неспецифичности» признаков, оправдывающей придание им одинакового значения: «не существуют какие-либо отчетливые большие классы генов, определяющие исключительно один тип признаков... или отдельные части организмов» (Sneath, Sokal, 1973, p. 97). Другой посылкой, в неявном виде входящей в методологию фенетики, является рассмотрение организмов как композиций из множества неких единичных независимых признаков-кирпичиков, элементов мозаики, из которых составлены организмы и которыми они полностью определяются (критику см. в разделе 5.2). Нереалистичность этих посылок (см. также: Faggis, 1971) доказана и в рамках численной фенетики — как причина инконгруэнтности (несовпадения) фенограмм одних и тех же организмов, построенных по разным наборам признаков (например, относящихся к разным частям тела, см.: Michener, Sokal, 1966; признаков разных стадий насекомых с полным превращением, см.: Rohlf, 1963, 1965; Michener, 1977), или изменения фенограммы при добавлении (или изъятии) некоторых признаков (например: Gilmartin, 1976; Sokal, Shao, 1985). Для разрешения этой проблемы разработано несколько методов сравнения первичных фенограмм и вычисления «согласованной» (consensus) фенограммы (см. раздел 4.5), где показаны лишь такские группировки ОТЕ, которые не противоречат первичным фенограммам (Sokal, Rohlf, 1962; Williams, Clifford, 1971; Adams, 1972; Sneath, Sokal, 1973; Rohlf, 1974, 1982b; Shao, Rohlf, 1983; Rodani, Dickinson, 1984; Smith, Phipps, 1984; и др.). Методы выведения согласованных фенограмм, а также некоторые методы кластерного анализа фактически включают (обычно в неявном виде) *апостериорное* взвешивание признаков; в частности, большее значение приобретают признаки, входящие в большие группы тесно статистически коррелированных признаков. Используется постериорное итеративное взвешивание признаков и в явном виде с целью усиления и подкрепления полученных на первом этапе кластеров (Silvestri, Hill, 1964; Eades, 1970; Hansell, Chant, 1973; Hansell, Ewing, 1973; Legendre, 1975; Hogeweg, 1976; McNeill, 1980, 1983; и др.).

8. Вся процедура выведения классификации из фенограммы максимально *формализуется* и *автоматизируется*, чтобы минимизировать элемент субъективности и сделать процедуру сугубо математической операцией. В качестве таксонов выделяются „феноны“ определенного (заданного) уровня сходства или с помощью некоторых оптимизирующих процедур (например: Gower, 1974) находятся наиболее феноетически компактные группы ОТЕ, отделенные от других групп максимальным феноетическим разрывом. Полная реализация программ численной феноетики требует пересмотра многих правил и соглашений, принятых в современной систематике, включая и кодексы номенклатуры. В частности, неадекватной для нее принцип дискретных таксономических рангов и их номинальную шкалу необходимо заменить на численно выраженные уровни сходства выделенных фенонов (Sneath, Sokal, 1973, p. 12, 409—416).

Методологические принципы, постулаты и практика численной феноетики были подвергнуты всесторонней и разгромной критике с позиций как эволюционной систематики (Simpson, 1961; Maug, 1965a, 1968, 1969, 1982; Ghiselin, 1966a, 1966b, 1969b; Hull, 1967, 1968, 1970; Steyskal, 1968; Johnson, 1970; Ruse, 1980; и др.) и кладистики (Kiriakoff, 1962, 1963, 1965; Hennig, 1966; Margulis, Margulis, 1968; Settle, 1980), так и количественной феноетики (Farris, 1967, 1971, 1977c, 1979b, 1980, 1981a, 1981c, 1983a; Micevich, Johnson, 1976; Micevich, 1978a, 1980; Schuh, Polhemus, 1980; Micevich, Farris, 1981; Schuh, Farris, 1981; Penny, 1982a). Эта критика, приведшая к заметному снижению популярности феноетики, подробно будет проанализирована в отдельной работе автора (о классификациях). Сейчас отметим один, преимущественно практический, недостаток феноетики. Претензии феноетиков на создание единственных, подлинно „научных“ (в смысле объективных и эмпирических) классификаций не оправдались. Их классификации, как оказалось в действительности, существенно зависят не только от характера использованных признаков, их числа и способа трансформации их значений, но даже от примененных мер сходства/различия и кластерного метода. Теперь и некоторым лидерам численной феноетики (например: McNeill, 1983) ясно, что „абсолютно объективной феноетики“ не существует.

3.2. Хеннигова кладистика

В отличие от феноетики кладистика появилась как акт творения одного человека — немецкого зоолога Вилли Хеннига (Willi Hennig, 1913—1976). Датой ее возникновения считается 1966 г., когда вышел в свет английский перевод его книги „Филогенетическая систематика“ (Hennig, 1966; о неточностях перевода см.: Farris, 1983b; Dupuis, 1984), опубликованной на немецком языке

еще в 1950 г. Кладистика была сразу представлена Хеннигом как вполне законченная и логически стройная концепция с глубоко разработанной теорией и методикой. Согласно основной идее Хеннига, научная и объективная классификация организмов может быть получена только в том случае, когда она отражает лишь один из компонентов филогении, а именно кладогенетические отношения, которые Хеннигом признавались как единственные, собственно филогенетические. Из авторов, публиковавшихся до 1966 г., к последовательным кладистам можно отнести только Кирьякова (Kiriakoff, 1960, 1962, 1966), который стал первым пропагандистом идей Хеннига. Однако еще раньше четкое различие между эволюционной и строго монофилетической (т. е. кладистической) классификацией независимо провел Бейджелю (Bigelow, 1956, 1958, 1959). Он же и первым показал неприемлемость последней.

Сам Хенниг ни до 1966 г. (Hennig, 1950, 1953, 1957, 1965), ни после (Hennig, 1971, 1974, 1975, 1981) не использовал терминов „кладистика“ и „кладограмма“. Кладограмму он называл „филогенетическим деревом“, или „схемой, представляющей филогенетические отношения“, и не дал ее четкого определения. Поэтому приведенные выше (см. раздел 2.1) принципиальные отличия кладограммы от филогенетического дерева (в обычном понимании, т. е. как филограммы) не учитываются некоторыми систематиками (например: Майр, 1971, с. 292, рис. 62; Griffiths, 1974a, 1974b; Расницян, 1988). Эти отличия сформулированы в виде определения кладограммы многими последователями Хеннига (например: Nelson, 1971b, 1972c, 1974; Løvtrup, 1973, 1975, 1977; Cracraft, 1974; Bond, 1982) и при Platnick, 1977d; Wiley, 1979a, 1979c, 1981; Rieppel, 1980a; Hill, Crane, 1982) и приняты большинством современных эволюционных систематиков (Sharig, 1982; Maug, 1982, p. 229; Rancipen, 1982, и многие другие из цитированных в разделе 1.2). Однако свойства кладограммы легко устанавливаются и по явным указаниям Хеннига на характер отношений, которые фиксируются на его „филогенетическом дереве“ (а именно — отношения сестринских групп) и которые не могут быть на нем показаны (количество эволюционных изменений вдоль ветвей, т. е. анагенетические компоненты филогении, и отношения „предок—потомок“). Кроме того, более прямые указания на особенности кладограмм (стволовые виды как точки ветвления, дочерние виды как терминальные точки, линии, точнее стрелки, как генеалогические связи) имеются на некоторых иллюстрациях Хеннига (Hennig, 1966, fig. 14, 15).

Использование Хеннигом названия „филогенетическая систематика“ для своей концепции вносит путаницу и неверно по существу: в этой таксономической школе учитывается только кладогенетический компонент филогении (об относительности разделения филогении на 2 компонента см. раздел 2.1, а также: De Jong, 1980). Это послужило причиной переименования этого подхода другими авторами, прежде всего эволюционными систематиками, в кладистику или кладизм. Термин „кладистика“ предложен Реншем (Rensch, 1960) и вошел в употребление в современном понимании (на основе определения „клады“ (clade) по: Huxley, 1957, 1958) после работ Кэйна и Харрисона (Cain, Harrison, 1960) и Майра (Maug, 1965b) (о некоторых смысловых расхождениях у этих авторов см.: Dupuis, 1984).

Активность некоторых последователей Хеннига по развитию кладистики в сторону формализации ее процедуры привела к возникновению самостоятельных таксономических школ — паттерн-кладистики, отказавшейся от привлечения каких-либо эволюционных представлений (см. раздел 3.3.), и численной кладистики (количественной феноетики, см. раздел 4). Для отличия первоначальной (традиционной или эволюционной) версии кладистики от этих новых направлений будем использовать для ее обозначения, вслед за Чарнигом (Charig, 1982), термин „хеннигова кладистика“.

Вскоре после 1966 г. некоторые систематики, в основном американские, воодушевленные идеями Хеннига, создали ему ореол

первооткрывателя методов научной филогенетики. В действительности, начиная с Геккеля, очень многие сравнительные морфологи, палеонтологи и систематики рецентных групп успешно реконструировали филогению исследуемых ими организмов, используя при этом фактически все известные к настоящему времени методы и критерии, хотя называли их другими словами и не формулировали четко свои принципы. "Тщательное сравнение видов и родов, включенных в более крупный таксон, и анализ всех свойств для определения того, являются ли они истинно гомологичными, конечно, было сделано до 1950 г., когда большинство известных таксонов животных (это в меньшей степени относится к растениям) были уже установлены как монофилетические" (Mayr, 1982, p. 227).

До Хеннига существовала и достаточно разработанная для целей реконструкции филогении терминология. Например, "генерализованный", "примитивный", или "анцестральный" признак противопоставлялся "производному", "прогрессивному", или "продвинутому" гомологу (хотя эти термины имеют разную этимологию, в настоящее время они используются как синонимы, соответственно, понятиям "плезиоморфный" и "апоморфный", введенным Хеннигом). Даже особенно популярный сейчас критерий "сравнения с внешней группой" (out-group comparison) для установления направления эволюционного изменения признаков в явном виде и под специальным названием "ex-group comparison", приведен еще Россом (Ross, 1937; цит. по: Morse, White, 1979). В качестве блестящего примера реконструкции филогении рецентных организмов, сделанной задолго до 1-го издания работы Хеннига (Hennig, 1950), можно сослаться на широко известную и, в частности, специально отмеченную в руководстве по систематике Майра (1971, с. 109) работу Миченера (Michener, 1944) по морфологии, филогении и классификации пчел (надсемейство *Apoidea*).

Заслуга Хеннига, которую не следует умалять, состоит в логически строгом приведении, обосновании и упорядочении методов и критериев анализа признаков и выявления сестринских групп, в методологическом обосновании филогенетического анализа. Много Хенниг внес полезного и в методику реконструкции филогении. В частности, оказалось важным сделанное им строгое разделение отношений родства и сходства, доказательство того, что предком может выступать только вид, а не надвидовой таксон. Получили распространение и некоторые отсутствовавшие ранее термины, например "*синопоморфия*" (наличие у таксонов продвинутого признака, который унаследован ими от их непосредственного общего предка) и "*сестринские группы*" (2 группы, имеющие друг с другом более недавнего общего предка, чем с какой-либо 3-й группой, и поэтому обладающие хотя бы 1 синапоморфией, которой нет у них с какой-либо 3-й группой).

Характеристика хенниговой кладистики, приводимая ниже в виде 8 постулатов, составлена на основе позиции, приво-димая ниже и,

как правило (кроме постулата 4), без указания на отличия во взглядах многих его последователей; к некоторым из них мы вернемся в конце раздела.

1. Отношения между видами, на которых построены их классификации, — *кладогенетические* (генеалогические), т. е. отношения, отражающие относительную недавность, современность (по числу имевших место ветвлений) общего происхождения и выявляемые по наличию синапоморфий у родственных видов. Лишь кладогенетические отношения дают строгую научную основу для объективной классификации. Изучение сходства необходимо только для выявления родства. Оценка степени сходства (и различия как дивергенции) ненаучна из-за невозможности создания соответствующих объективных мер (Hennig, 1966, p. 23). Кроме того, игнорирование степени сходства между видами и их группами при их классификации позволяет избежать двусмысленности, неизбежной при использовании двух различных типов отношений. Все этапы построения схемы кладогенетических отношений *требуют* эволюционных представлений, все понятия и критерии — эволюционной интерпретации.

2. Концепция биологического вида как таковая не отвергается, но она не является необходимой в кладистике. Кладистический вид — это минимальная группировка организмов ("семафоронтов" — носителей признаков; Hennig, 1966, p. 6), отличающаяся от ближайшей (сестринской) группировки по наличию хотя бы одной аутапоморфии хотя бы у одной из этих сестринских группировок (см. также: Wiley, 1978, 1979s, 1980, 1981; Crasraft, Eldredge, 1980; Crasraft, 1983b; Donoghue, 1985; иной взгляд: Løvtrup, 1979). Вид является исторической реальностью как *единичная родословная линия* и имеет следующие временные пределы: "границы вида в продолжном сечении должны, следовательно, определяться двумя процессами видообразования: один — благодаря которому этот вид возник как независимое репродуктивное сообщество, другой — вследствие которого потомки этой начальной популяции прекратили существование в качестве гомогенного репродуктивного сообщества" (Hennig, 1966, p. 58).

3. Концептуально-графическая основа классификации — *кладограмма* (авторы термина: Sainp, Sokal, 1965; Mayr, 1965b), т. е. древовидная структура, показывающая характер ветвления родословных (паттерн и направление). В отличие от филограммы кладограмма представляет собой не упрощенную схему исторического развития группы, а лишь совокупность условных линий, соединяющих попарно сестринские виды и сестринские группы видов (подробнее см. раздел 2.2 и начало данного раздела). Сестринские группы выявляются на основе синапоморфий, для чего определяются гомологии и направления эволюционного изменения признаков (обсуждение различных критериев в рамках кладистики см.: Mayr, Rabb, 1970, 1972; Nelson, 1973b; Bonde, 1977; De Jong, 1980; Arnold, 1981; Fortey, Jeffries, 1982 и др.) Иными сло-

вами, кладограмма — это *схема синиломорфий*. Так как данные о степени сходства и различия принципиально не привлекаются, отношения „предок—потомок“ объясняются невыясняемыми. Следовательно, узлы (ноды) кладограммы, условно рассматриваемые как гипотетизированные предки, не могут быть идентифицированы среди каких-либо рецентных или анцестральных видов (см. также: Engelman, Wiley, 1977). Линии (интерноды), ведущие к конечным таксонам кладограммы не специфицируются как родословные (Hennig, 1966, fig. 14, 15), т. е. сестринскими считаются и виды, фактически находящиеся в отношении „предок—потомок“, так как одновременное существование материнского и дочерного видов не допускается (Hennig, 1966, p. 44, 72; см. постулат 2 выше).

В связи с этим возникает следующее логическое противоречие. Как правило, в качестве конечных таксонов в кладистическом анализе выступают не виды, а надвидовые таксоны, так как из-за комбинативной изменчивости видов, особенно распространенной в крупных родах, выявление родственных отношений между видами сталкивается с большими, часто непреодолимыми трудностями. Если среди конечных надвидовых таксонов (например родов, установленных традиционными методами) имеются парафилетические, то они будут изображены на реконструированной кладограмме как голофилетические. На рис. 5 показано схематически, как

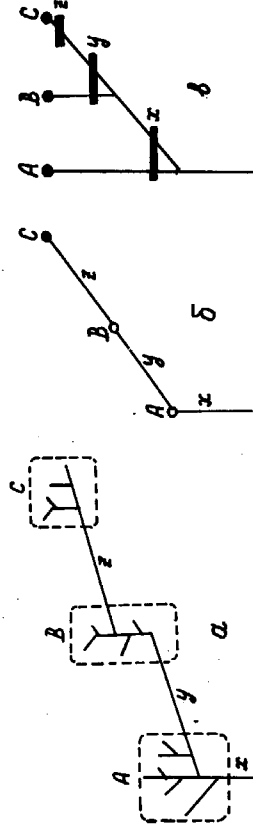


Рис. 5. Иллюстрация появления псевдокладистических таксонов на кладограмме (на примере 3 родов, взятых для кладистического анализа в качестве конечных таксонов):

а — истинная (неизвестная) филограмма на видовом уровне, б — филограмма на родовом уровне (парафилетические роды А и В показаны в качестве предковых таксонов), в — кладограмма на родовом уровне (все 3 рода показаны как голофилетические таксоны. А и В — парафилетические роды, С — голофилетический род, х — признак, который дает синиломорфию для группы АВС, у — то же для группы ВС, z — то же для видов рода С. Черные прямоугольники — синиломорфии на кладограмме в, здесь z выступает как аутапоморфия

это может получаться. Рисунки, аналогичные рис. 5в, приведены Хеннигом (Hennig, 1966, fig. 24—27) для иллюстрации скоррелированности двух трансформационных рядов признаков (морфоклин). Комментируя их различные варианты, Хенниг (Hennig, 1966, p. 97—99) подчеркивал, что такие группы, как А и В на рис. 5в не могут считаться монофилетическими (в смысле голофилетические) без дополнительных признаков, которые бы указывали на наличие аутапоморфий для каждой из них (или синиломорфий для их членов). Но как поступать иначе, чем это показано на рис. 5, в, когда таких аутапоморфий нет в действительности или они неизвестны, Хенниг, естественно, не сообщил. Все дело в том, что для изображения реально существующего предкового вида или „предкового“ надвидового таксона, из недр которого произошли другие, в рамках кладистического подхода нет иного способа, чем как в форме сестринской группы по отношению к своему потомку.

Такими (назовем их псевдоголофилетическими) группами, т. е. изображенными как голофилетические, но не подкрепленными синиломорфиями, изобилуют очень многие из опубликованных кладограмм, причем в классификациях они рассматриваются так же, как и кладистически законные таксоны. В качестве особенно яркого примера сошлемся на кладистическую классификацию 10 родов антилоп (Bovidae: Aelaphini), разработанную Урба (Urba, 1979, fig. 1). В ней псевдоголофилетическими оказались 5 родов, из которых 3 образовали таксоны более высокого ранга: „supergenus“, „hyregenus“ и „subtribe“.

На кладограмме могут быть показаны (и „считаны“) те измененные признаки, которые образуют синиломорфию. Вымершие таксоны не могут вводиться в кладограмму и классификацию рецентных организмов, точнее кладограммы и классификации строятся только для *одновременно живущих* или живших организмов, в том числе и для ископаемых одного стратиграфического слоя (возраста).

4. Все понятия о явлениях и отношениях, входящих в процедуру выявления кладогенетических отношений — гомология, паттерн состояний и полярность признака (морфоклины), синиломорфия, точка ветвления, сестринские группы, монофилетическая группа — имеют *теоретические определения* (дефиниции), основанные на эволюционной интерпретации. *Монофилетическая группа* понимается в узком смысле — как *голофилетическая* (см. раздел 2.2), т. е. включающая всех потомков предкового вида (Hennig, 1966, p. 73). Выявление этих явлений и отношений осуществляется так же, как и в эволюционной систематике.

Хенниг скептически относился к логическим и индуктивным критериям (таким, как принцип экономности и критерий „сравнения с внешней группой“), которые к тому времени еще не были достаточно четко сформулированы. Вместе с тем он верно писал: „чем больше признаков, определенно интерпретируемых как синиломорфные, присутствует у ряда различных видов, тем более обоснованным является допущение, что эти виды образуют монофилетическую группу“ (Hennig, 1966, p. 121). Не придают особого значения принципу экономности и последовательные сторонники Хеннига (например: Agnold, 1981), как и эволюционные систематики. Выдвижение этого принципа на первый план и его использование в качестве решающего правила (см. раздел 5) характеризуют паттерн-кладистику (раздел 3.3) и количественную филетику (раздел 4). Поэтому позиция многих кладистов (ссылки см. во введении раздела 3.3), которые придают принципу экономности важное значение, но признают (в отличие от паттерн-кладистов) необходимость эволюционной интерпретации кладогенетических отношений, может быть расценена как промежуточная между хенниговской кладистикой и паттерн-кладистикой.

5. Классификации как таковой в природе не существует, но существуют отношения родства между видами, отображаемые кладограммой, из которой непосредственно выводится классификация как единственная и объективная. Кладограмма полностью *отражена* в классификации, являясь фактически ее графическим изображением, и поэтому полностью *восстановима* из классификации: „система есть средство для представлений филогенетических [кладогенетических, — Ю. П.] отношений видов (преимущественно ныне живущих видов) так точно и ясно, как это возможно“ (Hennig, 1966, p. 44); „оба типа представления [т. е. кладограмма и иерархическая классификация, — Ю. П.] точно эквивалентны и конвертируемы“ (Hennig, 1974, p. 294; 1975, p. 256).

6. „Естественный“, таксон — это голофилетическая группа видов: „виды, включенные в каждый таксон, должны быть выведены из общего стволового вида и... ни один вид, произошедший от этого стволового вида не может быть помещен вне этого таксона“ (Hennig, 1966, p. 71; см. также определение монофилии Хеннигом в разделе 2.2); „парафилетические группы... не обладают реальностью, ни индивидуальностью“ (Hennig, 1966, p. 146). При этом „естественность“ таксона не зависит ни от его фенетической компактности, ни от величины гиауса с соседними таксонами — отношений, не имеющих объективной меры и не включаемых в процедуру выведения кладистической классификации (Hennig, 1966, p. 156). Таким образом, „естественность“ классификации означает, во-первых, *историческую реальность* таксонов, которой, по мнению Хеннига обладают лишь голофилетические группы (в действительности, исторически реальными, как целые сегменты филогенетического дерева, являются и парафилетические группы, поэтому их „поражение в правах“ носит произвольный характер; см. раздел 2.2.); во-вторых, что относительные ранги таксонов прямо указывают *относительную давность* (по числу имевших место делений) их общего предка (в действительности такое соотнесение рангов мало что отражает, учитывая условность разделения изменений признаков, связанных и не связанных с влечением, см. раздел 2.1).

7. Анализ признаков ограничивается установлением синапморфий для выявленной систематике, важно устранить ложные указания на кладистические связи, даваемые параллельной изменчивостью, конвергенциями и реверсиями (Hennig, 1966, p. 93, 117—132 и др.). И хотя Хенниг справедливо пишет, что „филогенетическая систематика пытается добиться соответствия со всеми имеющимися признаками“ (Hennig, 1966, p. 132), особое доверие получают более „надежные“ признаки (Hennig, 1966, p. 116), в том числе те, которые подкрепляют друг друга (Hennig, 1966, p. 121, 122). Иными словами, признакам *априорно* (и апостериорно) придается разный вес в кладистическом анализе, особенно при наличии конфликта в их указаниях на отношения сестринских групп (см. также: Arnold, 1981).

8. Классификация является *зеркальным отражением* кладогаммы, а следовательно, в такой же степени научной и объективной (как научная гипотеза), как и кладогамма. Поэтому построенные классификации представляют собой рутинную процедуру, не допускающую ни субъективизма, ни компромиссов. „Искусство“ систематика, таким образом, ограничивается формулированием плодотворных гипотез о кладогенетических отношениях (Hennig, 1966, p. 130). „Задачей филогенетической систематики является конструирование системы, которая содержит только монофилетические [здесь и далее — голофилетические, — Ю. П.] группы, в то же время — представляет все выявленные сестринские группы...“

ее задачей является выражение отношений между всеми сестринскими группами: каждая монофилетическая группа вместе со своей сестринской группой (или группами) образует (и образует только с ними) монофилетическую группу более высокого ранга“ (Hennig, 1966, p. 139). Полное отражение кладогаммы в классификации достигается приданием сестринским группам одинакового таксономического ранга и фиксированием каждого ветвления в виде таксона более высокого ранга, чем ранг пары сестринских групп, образовавшихся в результате этого ветвления (разделения стволового вида). Такой порядок придания относительных рангов получил название правила *субординации*. Абсолютный ранг крупных таксонов необходимо связать только с их возрастом, „чтобы отказать от последнего типологического компонента филогенетической системы“ (Hennig, 1966, p. 190).

Критическому анализу кладистики посвящено много публикаций. При этом основные ее недостатки были вскрыты финским энтомологом Туомикоски (Tuomikoski, 1967) уже через год после появления английского издания книги Хеннига. С позиций эволюционной систематики в дискуссиях приняли участие почти все авторы, указанные в разделе 1.2 (в качестве наиболее важных работ можно назвать следующие: Hull, 1970, 1980; Johnson, 1970; Ashlock, 1974, 1980; Mayr, 1974; Hecht, 1976; Szalay, 1977; Chaffig, 1982; Rapchen, 1982). С резкой критикой кладистики выступили и фенетики (Colless, 1967b; Sokal, Sneath, 1973; Sokal, 1975, 1983e; McNeill, 1980, 1982b; Sneath, 1983, и др.). В данном разделе мы ограничимся кратким обсуждением одного из практических недостатков кладистики.

Для полного отражения кладогаммы в классификации требуется огромное число рангов и названий таксонов (некоторые подсчеты см.: Sokal, 1975; Nelson, 1978b; Rapchen, 1982). Так, при выведении классификации из строго симметричной кладогаммы (см. рис. 2а, б) с N конечными таксонами требуемое число рангов равно $\log_2 N$, а из крайне асимметричной (гребневидной; рис. 2, в) — $N-1$. Учитывая, что частоты типологических типов кладогамм (и филогамм) соответствуют модели простого марковского процесса дихотомического ветвления (Savage, 1983; об ожидаемой асимметрии деревьев см. также: Harding, 1971, 1974; Farris, 1976a), за оценку числа рангов для больших реальных (умеренно асимметричных) кладогамм можно принять среднюю геометрическую приведенных выше формул. Тогда, например, для отображения в классификации всех кладогенетических отношений только известных видов животных (около 1 млн видов) потребуется не менее 1000 рангов. Число необходимых надвидовых таксонов для фиксирования дихотомической иерархии N видов не зависит от топологии кладогаммы равно $N-1$.

Все это ведет не только к громоздкости классификаций [даже если вместо названий рангов применять цифровые коды, как это сделал, например, Хенниг (Hennig, 1981) в системе насекомых], но и к трудности их запоминания и необходимости введения массы новых названий. Не менее серьезным недостатком кладистических классификаций является ее нестабильность. Даже небольшие изменения в кладограмме (в том числе включение новых видов), особенно касающиеся основных ветвлений, могут потребовать переименования и изменения рангов многих таксонов в классификации, которая построена строго по правилу субординации, введенному Хеннигом (см. постулат 8).

Чтобы избежать этих недостатков, многие кладисты (Nelson, 1972b, 1974, 1978b; Løvtrup, 1973, 1975, 1977; Crasraft, 1974; Griffiths, 1974a, 1974b, 1976; Farris, 1976b; Schlee, 1976, 1981; Wiley, 1976, 1979b, 1981; Bonde, 1977; Patterson, Rosen, 1977; Patterson, 1978, 1980, 1981, 1982a, 1982b; Vrba, 1979; Rieppel, 1980a; Hill, Stape, 1982, и мн. др.), легко отказываясь от субординации рангов сестринских групп, рекомендуют для оформления классификаций использовать правило *следования* (sequencing), согласно которому одинаковый ранг можно присваивать не только двум сестринским группам, но и многим другим, последовательно к ним присоединяющимся на кладограмме. Используя это правило (например, для 8 таксонов, кладогенетические отношения которых показаны на рис. 2, в), вместо 7 рангов, необходимых для классификации по правилу субординации, можно ограничиться всего одним. Возраст групп также оказался неудобным для определения их абсолютного таксономического ранга; кроме того, он обычно неизвестен.

Однако эти авторы продолжают писать о „научности“ и „объективности“ кладистических классификаций (по сравнению с эволюционными), хотя не могут не отдавать себе отчета в том, что изменение правила следования вводит существенный субъективный элемент при решении, какие ветвления отражать в классификации, а какие нет. При этом для принятия подобных решений ими привлекается в неявном (точнее неакцентированном) виде анагетический компонент филогении. По таким классификациям уже нельзя восстановить те кладограммы, которые были их источником, и из каждой кладограммы с помощью правила следования можно получить несколько разных классификаций.

Следующий шаг на пути сближения с эволюционной систематикой, который делает большинство авторов, перечисленных двумя абзацами выше (кроме Нелсона, Крэкграфта и Лёвтрупа), — это включение ископаемых форм в кладистический анализ наравне с рецентными, причем Бонд (Bonde, 1977, р. 771) и Уайли (Wiley, 1979b), продолжая считать себя кладистами, даже утверждают возможность их идентификации в качестве предков, которые по определению являются парафилиетическими группами. Таким образом, развитие кладистики, связанное с практическим применением

провозглашенных ею принципов, естественно привело в большинстве работ к откату от многих постулатов Хеннига, относящихся к классификации. Фактически единственным отличием „стыдливо эволюционных“ классификаций современных кладистов от собственно эволюционных является непризнание парафилиетических групп в качестве таксонов. Однако это направление кладистов носит, скорее, декларативный характер и направлено больше на то, чтобы подчеркнуть свое отличие от сторонников „субъективной“ и „эжлектичной“ (в общем, совсем „плохой“) эволюционной систематики. На практике же кладисты при решении трудных узлов в кладограммах и для обоснования традиционно принятых монофилиетических таксонов часто вынуждены привлекать весьма сомнительные синапоморфии: от чего свободны эволюционные систематики.

3.3. Паттерн-кладистика

Как логическое развитие идей Хеннига о строго научной классификации организмов в конце 70-х годов „группой кладистов — как пишет Битти (Beatty, 1982, р. 33), — разочарованных в эволюционных теоретизированиях“, была создана фактически новая таксономическая школа.

Она получила название „трансформированной“ (Patterson, 1980) и „методологической“ (Hill, Stape, 1982) кладистики, „систематики естественного порядка“ (Sharig, 1982) или „паттерн-кладистики“ (Beatty, 1982). Мы предпочтем последний термин по следующим причинам. Во-первых, он лучше других отражает основную цель этой школы — поиск естественного иерархического паттерна видов и их групп. Во-вторых, он прямо указывает на основной метод — операциональные паттерн-критерии (вместо гипотетико-дедуктивного метода хенниговой кладистики). В-третьих, он короток и удобен в эволюционном смысле, позволяя легко выводить производные понятия, такие как паттерн-кладограмма, паттерн-кладист и др.

Предтечей паттерн-кладистики можно считать Эрлиха (Ehrlich, 1964), который, проанализировав такие задачи систематики, как описание разнообразия жизни, выявление генетических и филогенетических отношений между организмами, способствование пониманию эволюционных процессов, пришел к выводу об их неустойчивости. Поэтому Эрлих считал, что „будущее таксономии“ — в поиске паттернов структуры в многомерных системах, как биологических, так и небиологических“. Сходные мысли еще раньше высказывал Любишев (1923, 1968; см. также: Lubischew, 1963, 1969), но он, кроме того, отрицал естественность именно иерархической системы.

Становление паттерн-кладистики в качестве самостоятельного направления обычно связывают с выходом в свет статьи Платника (Platnick, 1980) „Философия и трансформация кладистики“. Однако основные принципы паттерн-кладистики провозглашены ее лидерами несколько ранее (Crasraft, 1978, 1979; Nelson, 1978a, 1978b, 1978d, 1979; Platnick, 1978b; Platnick, Gaffney, 1978;

Eldredge, 1979a; Gaffney, 1979). Позднее позиция паттерн-кладистики излагалась в 2 книгах (Eldredge, Stasraft, 1980; Nelson, Platnick, 1981) и нескольких важных статьях (Stasraft, 1981, 1983a; Brady, 1982b; Platnick, 1982; Jeffrey, 1983; Sober, 1983a, 1983b и др.).

Кроме того, ряд авторов (Andersen, 1978; Patterson, 1978, 1980, 1981, 1982a; Wiley, 1979a; Rieppel, 1980a, 1980b; Crisci, 1982, 1983, 1984; Friday, 1982; Dupuis, 1984 и др.) занимает позицию, промежуточную между хенниговой и паттерн-кладистикой. Они не отказываются от необходимости привлечения эволюционных данных и интерпретаций, как это делают паттерн-кладисты, но в отличие от хеннигистов считают основным методом установления кладистических отношений применение принципа экономности.

Охарактеризуем паттерн-кладистику по 8 *постулатам*, выделенным с целью сравнения основных таксономических школ (см. раздел 2.3).

1. Тип отношений между видами и надвидовыми таксонами, на котором построены их классификации, — *сходство по уникальным* для данной группы организмов признакам. Все этапы таксономической процедуры, все используемые понятия и критерии принципиально *не включают* какие-либо эволюционные представления и интерпретации, которые, по мнению паттерн-кладистов, не могут быть тестированы в соответствии с гипотетико-дедуктивным методом и лишь привносятся в систематику элементы субъективизма и произвола. Поэтому всем терминам, введенным Хеннигом, в паттерн-кладистике придается иной смысл, и мы их будем по возможности избегать при ее характеристике.

2. Концепция биологического вида отвергается как требующая привлечения эволюционных механизмов. Эволюционное представление о виде как о родословной также не привлекается, поэтому определение вида носит чисто *операциональный* характер: вид — это минимальная совокупность организмов, обладающих хотя бы одним уникальным признаком, внутри которой нет какого-либо паттерна более дробных единиц.

3. Концептуально-графическая основа классификации — специального вида кладограмма, которую назовем *паттерн-кладограммой* ("suparatomphogram"; по: Sneath, 1982). Она показывает "естественный иерархический паттерн вложенных (nested) друг в друга пар сестринских видов и их групп", отражающий "естественный паттерн вложенных уникальных признаков", называемых также "новшествами" (novelties). Сестринские виды и их группы выявляются по совместноному обладанию ими одними и теми же уникальными признаками. Уникальным состоянием считается более редкое по сравнению с альтернативным (генерализованным) состоянием признака, не встречающееся во внешней (на каждом уровне анализа) группе или менее распространенное в онтогенезе (подробнее о критериях полярности признака в паттерн-клади-

стике см. в разделе 5.1). При этом обладание уникальным состоянием ("синапоморфия") интерпретируется как наличие признака (появление "новшества"), а обладание более генерализованным состоянием ("симплезиоморфия") — как отсутствие признака. В случаях противоречий в указаниях на сестринские группы со стороны разных "уникальных" признаков принимается то группирование, в пользу которого "высказывается" больше признаков. Противоречия им "синапоморфии" объясняются ложными, являющимися следствием параллелизмов. Из нескольких конкурирующих паттерн-кладограмм предпочитается наиболее "экономная", т. е. такая, которая содержит меньше всего параллелизмов и других гомоплазий. Таким образом, паттерн-кладограмма является *схемой расположения "новшества"*. Ее линии не интерпретируются как родословные, а узлы не обозначают гипотетизированных предков. Как и в обычной кладограмме, отношение "предок—потомок" не изображается, и вышерние таксоны не рассматриваются на одной схеме вместе с речетными.

4. Все понятия о явлениях и отношениях, входящих в процедуру построения паттерн-кладограммы, лишь *формально* имеют теоретические определения. Вне эволюционной интерпретации эти понятия лишлись своего содержания и самостоятельного значения. Так, ключевые понятия "гомологии", "синапоморфии" и "монофилии" (принимается в узком смысле, как голофилия) в паттерн-кладистике полностью *составляют*, так как без привлечения широкого круга эволюционно интерпретируемых данных они определяются посредством друг друга: "гомология" — как идентичность уникального признака, которым обладают члены монофилической группы (напомним, что обладание "неуникальным" признаком интерпретируется как отсутствие признака, см. 3-й постулат; поэтому проблемы выяснения гомологии между "признаком" и его "отсутствием" просто не существует); "синапоморфия" — как обладание гомологичным признаком членами монофилической группы; "монофилия" — как свойство группы, члены которой обладают гомологичным признаком. Фактически "тестирование" гипотез сводится к применению таких *логических* и *индуктивных* критериев, как паттерн-критерий "сравнение с внешней группой" и аналогичный онтогенетический критерий Нелсона — для выявления уникальных признаков, и принцип экономности в своей примитивной форме (как "голосование большинством голосов") — для установления сестринских групп (см. 3-й постулат).

5. Иерархическая система (как паттерн структуры) организмов *существует* в природе, она отображается в паттерн-кладограмме. Однако для построения "удобных" классификаций допускается отражать в них не все ветвления и в паттерн-кладограммах, т. е. отношение между кладограммой и классификацией *может не быть* взаимно однозначным. Принципы принятия решения о том, какие пары сестринских групп оформлять созданием таксона, а какие — нет, лидерами паттерн-кладистики не конкретизируются.

6. "Естественность" таксона (как голофилетической группы видов, находящейся на паттерн-кладограмме чисто топологически) основана на его *существовании* в "естественном паттерне структуры организмов". "Естественность" таксона не связана ни с его исторической реальностью как родословной (хотя такая интерпретация не исключается в принципе), ни его фенетической компактностью и величиной гиауса с соседними таксонами. Таксоны являются *классами*, которые полностью определяются признаками, характеризующими их члены. Парафилетическая группа не может образовывать таксон, так как ее члены характеризуются отсутствием признака (см. 3-й постулат).

7. Априорно всем признакам придается *равный вес*, чтобы избежать субъективизма при их взвешивании и нестерилизуемых представлений об эволюционных механизмах. *Апостериорно* взвешивание осуществляется в неявном виде, когда принимаются те гипотезы о сестринских группах, которым противостоит наименьшее число противоречащих "синопоморфий". При этом признакам, указывающие на такие "синопоморфии", отбрасываются, т. е. больший вес придается признакам, входящим в крупные плеяды совместимых и скоррелированных признаков. Другой способ апостериорного взвешивания — элиминирование несовместимых признаков при выведении согласованной паттерн-кладограммы из нескольких первичных, построенных по разным наборам признаков (подробности см.: Nelson, Platnick, 1981, p. 305—323).

8. Процедура перевода паттерн-кладограммы в классификацию соответствует подходу Хеннига, но возможны и послабления (см. 5-й постулат). Кроме того, выведение классификации в рамках паттерн-кладистики можно упрощенно описать, минуя этап построения концептуально-графической основы, непосредственно в понятиях известной в индуктивной логике дихотомии *a*-группы и *ā*-группы ("ā" читается "не-а"). При этом совокупность классифицируемых объектов разбивается на 2 группы, одна из которых состоит из объектов, обладающих некоторым признаком *a*, а другая — из объектов без этого признака. Затем каждая из полученных групп разбивается на 2 подгруппы по присутствию/отсутствию других признаков и т. д. При этом *ā*-группы на всех уровнях автоматически становятся парафилетическими по определению. Поэтому основную свою задачу паттерн-кладисты видят в том, чтобы *ā*-группы превратить в *a*-группы как путем нахождения новых признаков, так и с помощью такой формулировки известных признаков, чтобы они одним из своих состояний характеризовали членов *ā*-группы как бы присутствием уникального признака (подробнее см.: Eldredge, Cracraft, 1980, p. 158—165).

Паттерн-кладисты, стремясь получить "строго научные" классификации отказались от всяких "эволюционных и филогенетических спекуляций". При этом они лишились не только возмож-

ности привлекать широчайший круг биологических данных об организмах — данных, которые имеют смысл, только будучи проанализированы эволюционной идеей, но и потеряли тот необходимый гипотетический элемент, вокруг которого только и возможно нормальное развитие научной мысли в русле гипотетико-дедуктивного метода. С этим методом, вопреки претензиям паттерн-кладистов, не имеет ничего общего разработанная ими процедура принятия решений на основе принципа экономности, что будет специально обсуждаться в разделе 5.

3.4. Сопоставления таксономических школ в порядке возрастания научного оптимизма

Соотношение между основными таксономическими школами часто представляется в виде частично вписанных кругов Эйлера: в центральный круг, изображающий эволюционную систематику, с разных сторон заходят круги "фенетика" и "кладистика". В такой схеме подчеркивается синтетический или промежуточный характер эволюционной систематики, учитывающей и сходство между видами (как и фенетика), так и их родство (как и кладистика).

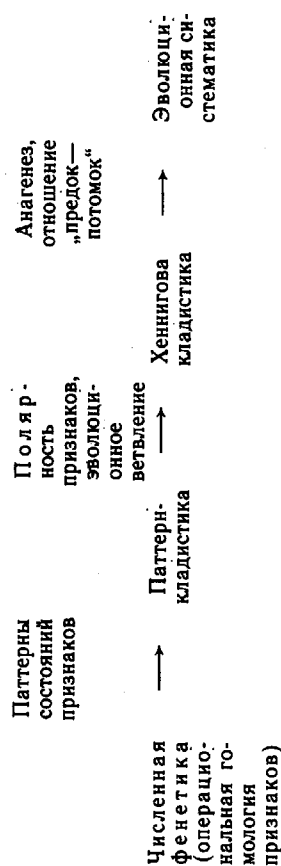
Однако более эффективным представлением отношений между основными школами систематики, по крайней мере для целей их методологического анализа, является соотношение, которое можно условно назвать "*линейным порядком возрастания научного оптимизма*". Такой порядок, намеченный Халлом (Hull, 1980) для 3 школ, разбивается здесь для всех 4, с расширением числа привлекаемых для его иллюстрации параметров. Он исходит из обобщенного в предыдущих разделах утверждения, что постулаты каждой школы строго логически увязаны друг с другом и закономерно вытекают из принятого за основу каждой школой типа отношений между таксонами. В этом смысле нельзя согласиться с мнением Майра (Mayr, 1982, p. 229) о том, что такие положения кладистики, как принцип дихотомии, отрицание возможности одновременного существования предкового и дочернего видов, придание сестринским группам одинакового ранга являются произвольными. В действительности все они выступают в качестве методологических принципов, последовательно отражающих процедуру построения такой классификации, которая бы включала только кладогенетический компонент филогении. Многие критики численной фенетики также не понимают, что априорное равенство признаков — это не произвольный и преодолимый ее прием, а логически необходимый принцип реализаций всей программы этой школы (см. раздел 5.2).

Как было показано в разделе 2.1, необходимым этапом и компонентом эволюционной систематики является реконструкция филогении. Она основана на выявлении целого ряда явлений и отношений, из которых для адекватности сопоставления разных школ выделим 6 следующих: 1) гомология признаков; 2) паттерн

состояний признака, т. е. отношения между его состояниями (когда их больше двух), которые могут быть показаны на графике типа неориентированного дерева — дендрита (определение см. в разделе 4.1); 3) направление эволюционного изменения признака, т. е. его полярность; 4) паттерн ветвления как кладогенетический компонент филогении; 5) анагенетический компонент филогении, т. е. количество изменений признаков вдоль ветвей филограммы с учетом их „важности“ для отражения характера и темпов соответствующих эволюционных изменений; 6) как следствие предыдущего пункта — отношение „предок—потомок“, со спецификацией предков из числа известных вымерших или рецентных видов в нодах (узлах) или на интернодах (родословных линиях) филограммы.

Сторонники хенниговой кладистики основываются на выявлении первых 4 типов отношений; возможность объективной оценки анагенетического компонента филогении и выявления отношения „предок—потомок“ ими отвергается. Паттерн-кладистика идет еще дальше: в ней отвергаются все эволюционные данные и интерпретация, а следовательно, возможность выявления направлений эволюционных изменений признаков и эволюционных актов разделения видов, обозначаемых точками ветвления; для достижения ее основной цели (выяснение „естественного порядка“ таксонов, соответствующего наиболее экономному распределению признаков по таксонам) достаточно знать лишь паттерны гомологичных признаков. Наконец, в численной фенетике достаточно лишь подразумевать формальную (или операциональную) гомологию мелких и обычных количественных признаков, по которым сравниваются виды для получения оценок сходства между ними; прочие отношения рассматриваются как субъективные и спекулятивные.

Результаты такого сопоставления основных таксономических школ по 6 параметрам можно выразить следующим рядом в порядке возрастания „научного оптимизма“:



Естественно, что возрастание числа параметров, которые необходимо выявить, делает концептуально-графические схемы соответствующих школ более неопределенными и труднее создаваемыми. Так, филограммы наиболее неопределенны, но именно они содержат больше всего информации. Как будет показано в гото-

вящихся к печати частях II и III данной работы и отчасти ниже в разделе 5, основные таксономические школы в общем располагаются в такой же последовательности и в отношении их соответствия научному методу, под которым я подразумеваю гипотетико-дедуктивный метод.

4. КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ФИЛЕТИКА

4.1. Общая характеристика

Кладистика или филетика? Другим (помимо паттерн-кладистики) направлением логического развития хенниговой кладистики, связанным с ее формализацией и „объективизацией“, стала разработка нескольких математических методов автоматизированных процедур построения кладограмм, но в отличие от паттерн-кладистики это направление не ставит перед собой цели выявить „новшества“ (т. е. определить направление эволюции признаков) и не выдвигает соответствующих методов — при необходимости данные о полярности признаков могут быть введены в процедуру, но они задаются извне. Другое отличие от паттерн-кладистики заключается в том, что все методы рассматриваемого направления, даже если при их реализации различаются плезио- и апоморфные состояния признаков, все состояния включают на равных основаниях в процедуру построения дендрограммы. В структуру методов направления не входят также ни выявление гомологии признаков, ни определение и формулировка их состояний — они вводятся в его процедуру в готовом виде (на основе традиционных подходов).

Большинство авторов называет это направление „численной кладистикой“ (numerical cladistics). Такое мнение поддерживается также недвусмысленными заявлениями о своей приверженности кладистическим принципам классификации (чаще всего принципам паттерн-кладистики), высказываемыми некоторыми лидерами направления. Например, взгляды Фарриса (Farris, 1968, 1976b и др.) о парафилетических таксонах соответствуют Хеннигу (хотя отношение Фарриса к рангам такое же, как у эволюционных систематиков). Вместе с тем многие исследователи (например: Farris, 1967, 1968; Kluge, Farris, 1969; Eades, 1970; Schlee, 1975; Penny, 1976, 1982b; Maddisson et al., 1984) используют термин „численная, или количественная, филетика“ (quantitative phyletics), который предпочитает и автор настоящей статьи. Действительно, это направление значительно ближе к эволюционной систематике (и филогенетике), чем к кладистике. Обсудим этот вопрос подробнее.

В основе всех методов количественной филетики лежит в том или ином виде *принцип экономности*, который хотя и реализуется разными методами неодинаково, означает стремление связать анализируемые таксоны таким образом, чтобы минимизировать число необходимых для этого изменений признаков, т. е. построить схему, отображающую минимальную эволюцию вдоль всех ветвей.

В общем случае экономность (обсуждение и критику применения принципа экономности см. в разделе 5) достигается минимизацией числа параллелизмов, конвергенций и реверсий на дереве, т. е. гомоплазий, которые некоторые авторы называют также дубликациями (Реппу, 1976, 1982b) и дискорданциями (Fitch, 1977с). Однако «число изменений признаков» и «эволюция вдоль ветвей дерева» — понятия, непосредственно обозначающие анагнетический компонент филогении, который полностью игнорируется кладистами. Так, Фаррис (Farris, 1980, р. 513—514), полемизируя с Платником (Platnick, 1978b), в явном виде отрезкается от платформы кладистики, настаивая на том, что плезиоморфии наравне с апоморфиями должны включаться в наиболее экономную структуру и предсказываться в классификациях.

Создатели многих методов количественной филогении не без основания полагают, что их методы являются формализациями процедур эволюционных систематиков по реконструкции филогении и классификации. Прежде всего это касается Лекена (LeQuesne, 1968, 1972, 1982) и Штрауха (Strauch, 1984) — авторов методов, основанных на совместности признаков (см. раздел 4.3), а также Истабрука (Estabrook, 1978, 1986) — создателя классификационной процедуры, названной им «выпуклой фенетикой» (см. раздел 4.5). Основное достоинство процедур количественной филогении заключается в том, что в отличие от численной фенетики при их реализации и графическом воплощении результатов не происходит утери информации о признаках.

Концептуально-графическая основа. Если в процедуру количественной филогении вводятся данные о направлении эволюции в группе (в виде априорного указания полярности признаков или корня дерева; см.: Lundberg, 1972), то результатом применения соответствующих математических методов будет построение ориентированного (directed), или укорененного, дерева (rooted tree), т. е. *филограмм*, по форме вполне соответствующей концептуально-графической основе эволюционной классификации. Если такие данные не включаются (тогда все состояния признаков вводятся как равноценные), то строится дендрограмма более общего вида, а именно неориентированное (undirected), или бескорневое, дерево (unrooted tree), т. е. *дендрит*. Из-за широкого распространения параллелизмов и реверсий в эволюции организмов, некоторыми авторами (например: Farris, 1972, 1979a; Реппу, 1976, 1982b; Meacham, 1984) рекомендуется строить именно бескорневые деревья. Их при необходимости можно перевести в филограммы путем апостериорного введения гипотез о полярности тех признаков, которые в процедуре количественного филогенетического анализа установлены как консистентные кладистическому паттерну, или путем апостериорного указания на ту ветвь дерева, где предполагается нахождение его корня.

Дендрит часто неточно называют «сетью», или «цепью» (network), что не соответствует применению последнего термина

в теории графов (Felsenstein, 1983, р. 317); например, «сети» (графы с замкнутыми циклами) больше подходят для изображения «сетчатой эволюции», связанной с гибридизацией. Как и на филограмме, длина каждой ветви может быть поставлена в соответствие с числом изменившихся признаков и все изменения признаков на каждой ветви (интерноде) обычно (кроме группы методов, в которых измеряются «генетические расстояния») могут быть считаны с дендрита. Этим схемы, строящиеся методами количественной филогении, принципиально отличаются от финограмм.

Соотношение дендритов и кладограмм. Число возможных дендритов строго связано с числом таксонов, включенных в анализ.

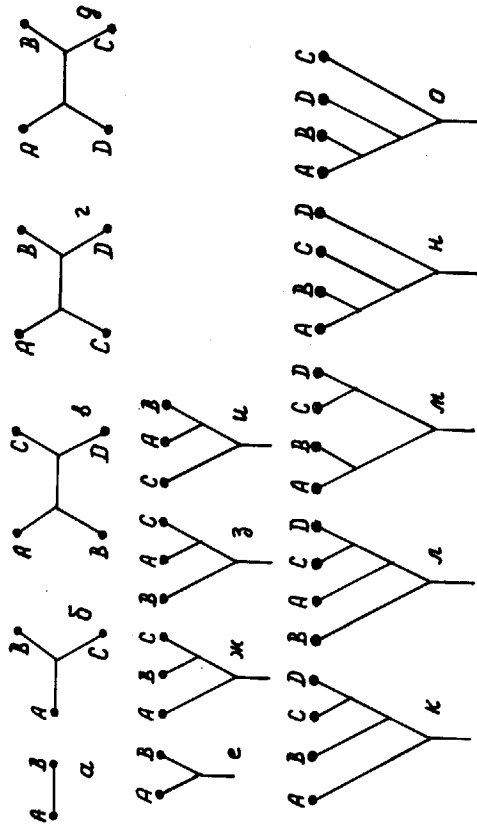


Рис. 6. Число дендритов и кладограмм
Пояснения см. в тексте

Так, для 2 таксонов возможен только 1 дендрит (рис. 6, а). 3-й таксон к нему можно присоединить только 1 способом, поэтому для 3 таксонов возможен тоже только 1 дендрит (рис. 6, б). 4-й таксон можно присоединить 3 способами (к 3 разным ребрам-интернодам), что дает 3 разных дендрита (рис. 6, в-д). 5-й таксон можно присоединить 5 способами к каждому из 3 дендритов для 4 таксонов и получить всего 15 дендритов. Число возможных разных дендритов (полностью решенных, т. е., например, без трихотомий) для N таксонов находится по следующей общей формуле (Lundberg, 1972):

$$\prod_{i=1}^{N-2} (2i-1).$$

Каждому дендриту соответствует несколько кладограмм, которые образуются идентификацией какого-либо из ребер дендрита в качестве корня. Так, для 2 таксонов возможна только 1 кладо-

грамма (рис. 6, e), для 3 таксонов — 3 кладограммы (рис. 6, ж-и), для 4 таксонов — 15 кладограмм (на рис. 6, к-о показаны в качестве примера кладограммы, выведенные из дендрита, изображенного на рис. 6, в). Число возможных кладограмм (полностью решенных, т. е., например, без трихотомий) для N таксонов находится по формуле (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967):

$$\prod_{i=1}^{N-1} (2i-1) = \prod_{i=2}^N (2i-3).$$

Сделанные выше расчеты числа дендритов касаются фактически графов с 1 компонентой — паттерна ветвления, т. е. графов, аналогичных кладограммам (но без направлений), однако в количественной филетике в основном имеют дело с дендритами, анализируемыми филограммами (но без направлений), т. е. с графами, имеющими 2 компоненты — паттерн ветвления и длину ребер (соответствующую числу измененных признаков). Число таких дендритов еще больше, даже если учитывать возможность того, что у некоторых из них длина одного или нескольких (внешних или внутренних) ребер может быть равна нулю — при идентификации некоторых из гипотетических предков видами, введенными в анализ (т. е. как и в филограммах; см. рис. 4, раздел 3.2). Точные формулы представляют собой суммы чисел разных комбинаторных сочетаний (Phipps, 1976b; Felsenstein, 1978; Foulds, Robinson, 1980).

Равенство признаков. В отличие от эволюционной систематики, где реконструкция филогении в явном виде основана на анализе прежде всего наиболее важных и надежных признаков, методы количественной филетике с жесткой необходимостью, вызванной сугубо формализованным (и нереалистичным, см. раздел 5.2) подходом, требуют придавать всем признакам и всем их сочетаниям *a priori* равный вес. Это сближает количественную филетикку с феногипотезой. Правда, в обоих направлениях провозглашение принципа априорного равенства признаков в действительности носит формальный и отчасти декларативный характер, так как остается много возможностей неявного (скрытого) взвешивания при выборе и формулировке признаков и выделении их состояний (см. раздел 3.1 и 5.2).

Ряд методов количественной филетике (впрочем, как и феногипотезы) предусматривает формализованное взвешивание признаков *a posteriori* (Silvestri, Hill, 1964; Farris, 1969b, 1980; Kluge, Farris, 1969; Hogeweg, 1976; McNeill, 1980, 1983; Schuh, Polhemus, 1980; Neff, 1986; Shaffer, 1986; Wheeler, 1986), например, пропорционально величине группы, определяемой признаком, пропорционально его консистентности с полученной филогенией, константности внутри таксонов, скоррелированности (а также совместимости — см. раздел 4.3) с другими признаками. Иногда проводится и апостериорное взвешивание отдельных состояний признаков:

например, для признаков со многими состояниями последним придается вес пропорционально числу шагов, которые ведут к данному состоянию от „анцестрального“ (Maddison et al., 1984), а в некоторых методах придается неравный вес изменению признака в том или ином направлении (см. ниже „экономность при Долло“ и др.).

Помимо априорного равенства признаков, другим методологическим принципом количественной филетике, сближающим ее с паттерн-кладистикой и резко ограничивающим ее возможности успешно и плодотворно решать задачи реконструкции филогении, является уже упомянутый выше принцип экономности (см. раздел 5.1).

Основные совокулности методов. Количественная филетика не является самостоятельной таксономической школой, так как в основном охватывает лишь математические методы построения дендритов и филограмм. Это направление в систематике не связано непосредственно с процедурами классификации (кроме „выпуклой феногетики“) и не включает в свою структуру в качестве аксиом или методологических правил большинство принципов и определений, выведенных выше в виде 8 постулатов для эволюционной систематики, количественной феногетики, хенниговой и паттерн-кладистики.

Количественной филетике посвящено огромное число публикаций, даже если не учитывать многочисленные таксономические работы, где использовались ее методы. Среди важных публикаций много сугубо специальных и математических статей, так как некоторые аспекты количественной филетике непосредственно связаны с такими интенсивно развивающимися областями математики, как комбинаторика и теория графов, от успехов которых во многом зависит и прогресс методов количественной филетике. Достаточно указать, что в процессе подготовки к написанию данного раздела автор ознакомился с почти 150 работами 63 авторов, которые лишь в небольшой части покрываются существующими обзорами (Felsenstein, 1979a, 1982, 1983; Coombs et al., 1981; Rappchen, 1982; Penny, 1982b; Davis, 1985; Пименов, 1987).

Время возникновения количественной филетике датируется 1964 г., когда вышла в свет „пионерская“ работа Эдвардса и Кавалли-Сфорцы (Edwards, Cavalli-Sforza, 1964) с описанием метода реконструкции филогении по генным частотам (см. раздел 4.4). Однако большинство работ опубликовано за последние 10—15 лет, причем каждый год, а часто и каждый выпуск таких журналов, как „Systematic Zoology“, „Taxon“, „Mathematical Biosciences“, „Theoretical Biology“ и др., приносит важные и существенно новые теоретические и методические разработки. Для всех алгоритмов составлены пакеты компьютерных программ (например: WAGNER-78, CLINCH-5, DOLLO, BLOSYS-1, NTSYS, PHYSYS, PHYLIP, PAUP, CLADON, CLIQUE, POLYM, COMPOR), которые имеются как у их создателей, так и во многих специализированных вычислительных центрах США и некоторых других стран.

Отметим, что помимо широкого понимания „экономности“, при котором все методы количественной филологии выводят „экономные“ деревья, часто к методам „экономности“ в узком смысле относят лишь некоторые методы (экономность по Вагнеру, экономность по Кэймину—Сокэлу, экономность по Долло; см. раздел 4.2), которые противопоставляют методикам совместности (см. раздел 4.3) и методам максимального подобия (см. раздел 4.4). По целям и особенностям применения в рамках количественной филологии можно выделить следующие, достаточно самостоятельные методики или совокупности методов:

- 1) выведение максимально экономных деревьев по обычным признакам, т. е. по признакам с дискретными состояниями, соединенными паттерном;
- 2) нахождение наиболее вероятного дерева по непрерывным признакам;
- 3) установление паттерна „минимальной эволюции“ по замещению в молекулярных последовательностях, т. е. по признакам, состояниям которых не упорядочены паттерном;
- 4) реконструкция филологии по совместимым признакам;
- 5) „выпуклая фенетика“ — формализованная процедура выделения таксонов из максимально экономных деревьев;
- 6) сравнение дендрограмм разного типа и выведение согласованных (consensus) деревьев.

Специальных работ по сравнительному анализу разных методов опубликовано немного. Они будут рассмотрены в конце раздела 4.5. Некоторое сопоставление методов и их критические оценки делаются в соответствующих местах. Ряд авторов (например: Dupan, 1984), исходя из существенных различий в результатах применения разных методов, считает целесообразным использовать одновременно несколько подходов для взаимной корректировки полученных реконструкций филологии. Хотя для большинства методов количественной филологии разработаны алгоритмы, работающие с признаками, представление в основном ограничивается следующими краткое обсуждение в основном ограничивается простейшим случаем, когда все признаки имеют только 2 состояния (x_1 и x_2).

4.2. Экономные деревья по признакам с дискретными состояниями, связанными паттерном

Экономность по Вагнеру. Описываемый ниже метод является наиболее распространенным из группы детерминистических методов глобальной экономности (т. е. по всему дереву сразу; см. терминологию: Rohlf, 1984), использующих признаки с дискретными состояниями, которые связаны паттерном отношений, т. е. прежде всего морфологические признаки. Идея метода восходит к работе Вагнера (Wagner, 1961) по систематике папоротников, которая появилась независимо от „филогенетического метода Хеннига“

и не включала специальных численных процедур. Соответствующие формализации и математические алгоритмы разработаны Фаррисом (Kluge, Farris, 1969; Farris, 1970; см. также: Farris et al., 1970; Lundberg, 1972), а для признаков со многими состояниями — Мицкевич (Mickey, 1976; Johnson, 1976; Mickey, 1983a).

Цель процедуры — получить дерево (филограмму или дендрит, в зависимости от введения или невведения данных о полярности признаков; см. выше), имеющие минимально возможную сумму длин всех ветвей (интернод). Длина каждой из ветвей равна числу признаков, претерпевающих изменение вдоль нее. Описываемый вариант называется „экономностью по Вагнеру“ (Wagner parsimony; см.: Felsenstein, 1983) или „простой экономностью“ (Maddison et al., 1984). Он исходит из возможности неоднократных и равновероятных изменений признака в обоих направлениях ($x_1 \rightarrow x_2$ и $x_2 \rightarrow x_1$) на одном и том же дереве, т. е. не накладывает ограничений на реверсии признаков. В этом наиболее популярном варианте получения экономных деревьев минимизируется, следовательно, как число параллелизмов и конвергенций, так и число реверсий.

Вычислительные проблемы. Наиболее экономное дерево для небольшого числа таксонов ($N \leq 5$) можно найти простым перебором всех возможных вариантов (об их числе см. раздел 4.1). Многие авторы, начиная с Вагнера (Wagner, 1961), так и поступают. В качестве одного из последних примеров можно привести работу Емельянова (1987); в ней проводятся подсчеты числа бионарных признаков, распределение которых соответствует каждой из 15 возможных кладограмм для 4 подсемейств цикадовых. Ссылки на известные алгоритмы полного перебора приведены Пенни (Penney, 1982b).

Для групп со многими таксонами используются компьютерные программы, основанные на алгоритмах Фарриса и Мицкевич (см. ссылки выше). Эти алгоритмы имеют итеративный характер и проводят ограниченный перебор вариантов с некоторыми оптимизируемыми правилами „на доказательство путем исчерпания“ (см.: Penney, 1982b), однако их реализация имеет серьезные вычислительные проблемы. Так, с помощью алгоритмов находится лишь одно из многих (при достаточно большом числе таксонов) деревьев с одинаковой (минимальной) длиной (Colless, 1980; Jepsen, 1981; Moss, 1983; Rohlf, 1984). Расчеты занимают очень много компьютерного времени, особенно в сравнении с кластерным анализом.

Как предполагал Пенни (Penney, 1982b) и недавно доказал Дэй (Day, 1983), причина этих трудностей заключается в том, что проблема нахождения экономных по Вагнеру деревьев (впрочем, это так называется NP -полным). Это указывает на то, что экономность выведения эффективных алгоритмов, по крайней мере пока не решена более общая проблема в теории графов, известная как „Steiner problem“. Нельзя применять и подход, заключающийся

4.3. Совместимость признаков

Содержательное обоснование. В отличие от описанных в предыдущем разделе методов реконструкции филогении, имеющих целью найти глобально экономное дерево с привлечением всех имеющихся признаков, совокупность методов, называемых "совместимостью признаков" (character compatibility; термин введен: Estabrook et al., 1976a), направлена на выявление и использование только филогенетически информативных признаков. Процедура, основанная на совместимости признаков, во многом совпадает с последовательностью неформализованных операций в эволюционной систематике и хенниговой кладистике при установлении филетических отношений (Dunlap, 1984). Также и паттерн-кладисты при решении 3-таксонной проблемы, хотя и ссылаются на принцип экономности (например: Platnick, 1977a; Eldredge, Stasraft, 1980; Nelson, Platnick, 1981), но фактически используют метод совместимости (см.: Strauch, 1984, p. 173). Этот метод получает все большее признание и распространение, несмотря на его критику отдельными авторами (например: Churhill et al., 1984), основанную на том, что его результаты часто не совпадают с деревьями, полученными другими методами, в частности экономностью по Вагнеру (см. также обсуждение конгруэнтности методов в разделе 4.5).

Процедура, основанная на совместимости признаков, имеет следующие содержательное и логическое обоснование, наиболее ясно выраженное Фаррисом (Farris, 1969b). Среди используемых признаков имеются филогенетически надежные, т. е. отражающие иерархический паттерн отношений родства, консистентные со структурой дерева или включающие в себя "уникально продвинутые", по терминологии Лекена (LeQuesne, 1969, 1972, 1979; критику термина см.: Colless, 1973), состояния. Даже если таких признаков меньше, именно они образуют наибольший набор, или *наибольшую клику* (термин введен Истабруком: Estabrook et al., 1977), согласованных (совместимых) друг с другом признаков. Напротив, филогенетически ненадежные, гомопластичные, т. е. склонные к параллелизмам и реверсиям, признаки изменяются в филогении по своему собственному случайному пути, и имеются очень мало шансов, что несколько таких случайных переменных дадут одинаковый псевдо-иерархический паттерн варьирования.

Очевидный недостаток формализованной процедуры, основанной на совместимости признаков, вытекает уже из приведенного выше ее содержательного обоснования. Как давно известно биологам, изменчивость многих гомопластичных признаков может носить не случайный, а отчетливый адаптивный характер, что приводит ко вторичному сходству неродственных таксонов. Такая неслучайная параллельная изменчивость создает, хотя и не отражающие филогению, но сходные и совместимые паттерны состояний гомопластичных признаков. Это, в свою очередь может при-

вести к построению дерева по частям, так как он не приводит к экономности по всему дереву, т. е. к глобальной экономности (Rohlf, 1984).

Другие варианты экономности. Помимо метода "экономности по Вагнеру", известны и некоторые другие, но значительно реже используемые методы. Метод "экономности по Кэймину—Сокэлу" (Camin, Sokal, 1965; уточненная версия: Estabrook, 1968) математически был оформлен раньше предыдущего. В нем минимизируется число параллелизмов, так как реверсии запрещаются, т. е. каждый признак на данном дереве может изменяться или только $x_1 \rightarrow x_2$, или только $x_2 \rightarrow x_1$, но неоднократно. При введении полярности признаков допускается лишь $x_1 \rightarrow x_2$, если x_1 означает плезиоморфное состояние.

Вариант "экономности по Долло" основан на следующей интерпретации Кроусона (Crowson, 1970) известного закона о необратимости эволюции (Dollo, 1896): сложные структуры редко возникают, но могут исчезать (теряться) в ходе эволюции неоднократно. Для признаков с устойчивыми плезиоморфными (x_1) и апоморфным (x_2) состояниями это означает, что изменение $x_1 \rightarrow x_2$ происходит на данном дереве лишь один раз, а изменение $x_2 \rightarrow x_1$ может встречаться много раз, т. е. любая гомоплазия объясняется реверсиями, число которых и должно быть минимизировано. Метод предложен Лекеном (LeQuesne, 1975, 1977), а Фаррис (Farris, 1977a, 1977b) провел некоторые уточнения и разработал строгий алгоритм. В дальнейшем метод был развит для признаков со многими состояниями (Felsenstein, 1979a) и для признаков с непolarизованным состоянием (для построения дендритов) (Felsenstein, 1982).

К процедурам получения экономных деревьев Фельзенштейн (Felsenstein, 1983) относит и подход "экономности по полимерфизму", однако этот подход реализуется исключительно с помощью статистического метода максимально подобия и поэтому будет рассмотрен среди других способов получения оценок "минимальной эволюции" (раздел 4.4). Известен еще ряд детерминистических по своей сути методов построения экономных деревьев, например "разделяющий алгоритм на основе критерия внешней группы" (Faith, 1983), в котором использован формализованный подход Уатроуса и Уилера (Watrous, Wheeler, 1981) для определения полярности признаков; двушаговый алгоритм "глобальной экономности" (Maddison et al., 1984; см. также: Clark, Sugrue, 1986), привлекающий подход Хартигана (Hartigan, 1973) к нахождению корня дерева, минимизирующего число необходимых "мутаций". Эти методы еще не получили должной оценки в литературе и поэтому подробнее не рассматриваются в данной работе так же, как и алгоритмы, имеющие более частный характер (см.: Shatrock, Felsenstein, 1975; Farris, 1979a).

вести к тому, что "наибольшую клику совместимых признаков" составят признаки, в действительности не консистентные с филогенией, и, следовательно, дерево, построенное по такой клике, окажется неверным. Таким образом, метод совместимости может приводить к ошибочным результатам, особенно когда в первоначальный набор исползуемых признаков попало относительно немного надежных признаков и/или при неадекватном разделении соответствующих морфоклин на состояния, вследствие чего некоторые надежные признаки окажутся несовместимыми с другими.

Тем не менее, по сравнению с другими процедурами количественной филетики, описываемая в данном разделе методика представляется наиболее полезной, хотя и не решающей все проблемы формализацией реконструкции филогенетических деревьев. Особенно это касается ранних стадий анализа признаков и выдвигения первичных филогенетических гипотез, когда для улучшения формулировок признаков и их состояний и обычно неизбежных при этом их переформулировок, необходимо иметь быстрый и удобную методику выявления совместимых и несовместимых друг с другом признаков (Estabrook, 1983).

Основная процедура. Некоторые авторы (например: Sainin, Sokal, 1965) еще раньше касались количественных аспектов совместимости признаков, а Фаррис (Farris, 1969b), обсуждая итеративное взвешивание признаков на основе принципа экономности, указал метод, который в экстремальном случае становится методом совместимости (см.: Felsenstein, 1981a). Однако собственно процедура нахождения наибольшей клики совместимых признаков предложена Лекеном (LeQuesne, 1969) под названием "концепции уникально продвинутых признаков" (см. также: LeQuesne, 1972, 1979, 1982).

Пусть все признаки имеют по 2 состояния (1 и 2) и пусть каждая пара из n анализируемых признаков проверена во всех N ($N \geq 4$) таксонов исследуемой группы организмов. Теоретически возможны 4 варианта сочетаний любых 2 бинарных признаков (x и y : x_1y_1 , x_2y_1 , x_1y_2 , x_2y_2). Признаки сравнимой пары *совместимы* в том случае, если их совместное распределение по таксонам для каждого из них может быть объяснено лишь однократным его изменением. Признаки *несовместимы*, если для объяснения их совместного распределения одному из признаков необходимо приписать, по крайней мере, двукратное изменение (дубликацию).

Если направление изменения признаков не вводится, то совместимые признаки могут сочетаться в каких-либо 3 вариантах из 4, на что впервые указал Уилсон (Wilson, 1965). Если для каждого признака установлено изменение, например, в направлении $1 \rightarrow 2$, то независимо от существования таксона с сочетанием x_1y_1 , совместимые признаки могут сочетаться только в 2 вариантах из 3 оставшихся: например, только x_1y_2 и x_2y_2 , но не x_2y_1 . Таким образом, для вывода о несовместимости поляризованных признаков может быть достаточно и 3 таксонов.

Для нахождения наибольшей клики из исходной матрицы N (таксоны) $\times n$ (признаки) строится матрица совместимости признаков (или "матрица пар признаков"; см.: LeQuesne, 1982) размером $n \times n$, в каждую ячейку которой вносятся результаты проверки совместимости соответствующей пары признаков: например, "0" для пары несовместимых признаков и "1" — для совместимых. Затем подсчитывается и выносятся в отдельный столбец для каждого признака сумма случаев его совместимости с другими признаками.

Наибольшая клика совместимых признаков находится одним из следующих 2 способов. Первый способ (см.: LeQuesne, 1969) заключается в элиминации из матрицы совместимости признака, имеющего наименьшую сумму совместимостей (т. е. образующей наибольшее число несовместимых пар с другими признаками), путем вычеркивания в матрице соответствующих ему строки и столбца. Суммы совместимостей для оставшихся ($n-1$) признаков подсчитываются вновь. Процедура повторяется, пока в матрице не останутся лишь полностью совместимые друг с другом признаками.

Второй способ был предложен Лекеном (LeQuesne, 1972) позднее. Согласно этому способу, принимается признак, наиболее совместимый со всеми другими, а из матрицы $n \times n$ элиминируются все те признаки, с которыми принятый признак не совместим. Затем производится перерасчет сумм совместимостей и элиминация признаков, несовместимых со 2-м из наиболее совместимых признаков, и т. д.

Истабрук и Макморрис с соавторами (Estabrook et al., 1975, 1976a, 1976b, 1977; McMorris, 1975, 1977; Estabrook, 1978; Estabrook, Meacham, 1979) подвели математические основания и развили строгие методы для выведения деревьев по признакам, образующим наибольшую клику совместимых признаков, на основе теории частичных порядков и теории конечных множеств. Упрощенное доказательство их центральной теоремы (набор признаков совместим, если и только если эти признаки совместимы попарно), названной Фельзенштейном (Felsenstein, 1983) "Pairwise Compatibility Theorem", представлено ими в отдельной работе (Estabrook, McMorris, 1980). Опубликована и методика построения деревьев на основе анализа совместимостей без привлечения компьютера, т. е. "вручную" (Meacham, 1981b). Таким образом, в отличие от методов выведения экономных (в узком смысле) деревьев, которые основаны на использовании данных о всех признаках (в том числе и входящих в заблуждение), процедура идентификации дерева по наибольшей клике совместимых признаков стремится учитывать распределение пусть немногих, но в определенном смысле надежных признаков, которые рассматриваются как консистентные с филогенией изучаемой группы организмов.

Вычислительные и методические проблемы. Разработанные Истабруком и Макморрисом алгоритмы рассчитаны на работу

с разными типами признаков. Однако, как показал Дэй (Day, 1983), проблема выведения деревьев по наибольшей клике совместимых признаков является *NP*-полной (так же, как и построение деревьев Вагнера; см. раздел 4.2), причем вычислительные сложности и компьютерное время увеличиваются экспоненциально в ряду: поляризованные признаки с 2 состояниями — поляризованные признаки со многими состояниями — неполяризованные признаки с 2 состояниями — неполяризованные признаки со многими состояниями (Day, Sapkoff, 1986). Как пишут эти авторы, такой обескураживающий результат говорит о том, что не существует эффективных алгоритмов для получения глобально оптимальных решений. По их мнению, лучше использовать алгоритмы локальной оптимальности или другие упрощения, в том числе ограничение числа состояний признаков двумя. На наш взгляд, подобные упрощения не должны приводить к неадекватным с содержательной стороны решениям, поэтому целесообразно не столько редуцировать число состояний признаков, сколько стремиться уже на ранних этапах анализа признаков выводить правдоподобные версии о направлении их изменений.

Другим (помимо вычислительных проблем) недостатком автоматизированной процедуры выведения дерева по наибольшей клике совместимых признаков является замкнутость этой процедуры, т. е. невозможность внесения на промежуточных этапах вычислений каких-либо коррективов в первоначальные формулировки состояний и полярностей признаков, особенно в связи с выявлением несовместимостей некоторых из них. Учитывая известный субъективизм при выделении признаков, подчас умозрительный характер постулирования определенного паттерна и направления изменений некоторых признаков, совершенно очевидно, что адекватная процедура реконструкции филогении должна включать возможность внесения таких коррективов, т. е. работать в диалоговом режиме. При этом в отличие от еще более „замкнутой“ методики построения вагнеровых деревьев (раздел 4.2) процедура, основанная на совместимости признаков, может работать пошагово, начиная с корня дерева, и поэтому в принципе допускает диалоговый режим работы.

Еще один недостаток в применении анализа совместимости по методике Лекена—Истбрука—Макморриса, уже отмечавшийся Фаррисом (Farris, 1982) и Фельзенштейном (Felsenstein, 1982), заключается в том, что даже наибольшая клика совместимых признаков может содержать лишь небольшую часть из включенных в анализ признаков, поэтому исключительно по признакам, вошедшим в наибольшую клику, часто нельзя вывести дерево, полностью решенное до конечных таксонов.

Последовательный анализ совместимости. Штраух (Strauch, 1984) предложил новый подход, направленный на преодоление последнего (а отчасти и двух предыдущих) из отмеченных выше недостатков выведения деревьев по наибольшей клике совмести-

мых признаков. Этот подход, названный Штраухом как „использование гомопластичных признаков в анализе совместимости“, более адекватно может быть определен как „*последовательный анализ совместимости*“. Он заключается в следующем. После построения дерева по наибольшей клике, которое будем называть *первичным*, каждая (из двух) основных ветвей рассматривается отдельно (в качестве самостоятельного дерева), с включением ранее отвергнутых (по причине их несовместимости с признаками наибольшей клики) признаков. Эти признаки, проявившие себя как гомопластичные для всего первичного дерева, могут оказаться консистентными с филогенией его отдельной ветви. Допускается перереформулирование их состояний и направления изменения в случаях, когда представления о них исходят из недостаточно определенных оснований. Признаки первичной клики как „доказавшие“ свою надежность вводятся в расчеты совместимостей для таксонов отдельной ветви без коррективов. По выявленной *вторичной* клике совместимых признаков, куда входят и все признаки первичной клики, производится уточнение структуры ветвления проверяемой ветви, но без изменения ее ветвления, полученного по первичной клике. Такой вторичный анализ проводится от больших ветвей ко все более мелким с привлечением все новых и новых признаков, пока не будет построено окончательное дерево. При этом некоторые из первоначально отвергнутых признаков так могут и не быть подключены к процедуре идентификации дерева.

Содержательным обоснованием методики Штрауха, помимо возможности исправления неудачных априорных формулировок состояний признаков и неверных утверждений об их полярности, служит вполне оправданное рассмотрение гомоплазий (паралелизмов, конвергентий и реверсий) в качестве нераспознаваемых апоморфий. Действительно, мы часто можем лишь отмечать сходство в состояниях признака у разных таксонов, не зная причины такого сходства. Строго говоря, гомопластичных признаков вообще не существует. Мы называем гомопластичными такие признаки, у которых не умеем различать некоторые сходные, но самостоятельно возникшие состояния. Точнее, мы не можем отличать гомопластичное сходство от гомологичного по внутренней информации этих признаков, и лишь с привлечением информации о родстве таксонов судим о том или ином типе (и причине) наблюдаемого сходства.

Чем обширнее группа организмов, тем, вероятно, будет больше случаев нераспознаваемых апоморфий и, соответственно, „гомопластичных“ признаков. И наоборот, чем меньше взята группа, тем больше из таких „гомопластичных“ признаков будут консистентны с ее филогенией, тем больше информации они могут дать для идентификации дерева.

Таким образом, последовательный анализ совместимости позволяет не только выявить части дерева, где некоторые признаки

нака, который на первом шаге процедуры вводился как бинарный, и как при анализе несовместимых признаков можно отличить параллелизмы от реверсий.

Разработан подход, позволяющий использовать концепцию совместимости для идентификации параллелизмов по данным о молекулярных последовательностях, т. е. по признакам, разные состояния которых не связаны паттерном (Suise et al., 1982). В некоторых работах учитывались, помимо наиболее, и другие клики совместимых признаков (Estabrook, Anderson, 1978; Gauld, Underwood, 1986), а также представлены иные, чем у Штрауха (Strauch, 1984), способы введения признаков, не включенных в наибольшую клику, для решения всех частей дерева (Penpu, 1982b).

4.4. Экономные деревья по непрерывным признакам и признакам с состояниями, не связанными паттерном

Признаки в молекулярных последовательностях. Параллельно с автоматизированными методами выведения филогений по морфологическим признакам (см. разделы 4.2 и 4.3) очень широкое развитие получили методы, работающие с биохимическими и молекулярными признаками (см. обзоры: Fitch, 1977a; Astolfi et al., 1981; Felsenstein, 1982, 1983; Жарких, 1985). К ним относятся данные о последовательностях азотистых оснований ДНК и РНК (различия "гомологичных" позиций по занимаемым их нуклеотидам), о замещении аминокислот в первичной структуре гомологичных белков (в основном изучались простейшие из них: стреоны и цитохромы-С), о гибридизации ДНК, о различиях в строении белков по данным электрофореза и хроматографии, о перекрестной серологической активности антител и т. п. (методики, связанные с генными частотами и другими непрерывными признаками, а также с хромосомными инверсиями и другими признаками с гетерозиготностью в плезиморфном состоянии, будут рассмотрены в конце раздела).

В отличие от морфологических, признаки, отражающие молекулярные последовательности, характеризуются тем, что они всегда представлены несколькими объективно выделяемыми состояниями (но с ограниченным их числом: 4 состояния для ДНК и РНК — по числу нуклеотидов; 20 состояний для белков — по числу разных аминокислот), которые не связаны в определенный паттерн отношений, т. е. не имеют определенных порядка и направления переходов из одного состояния в другое. Речь идет, конечно, о теоретических и априорных возможностях любых замен в результате мутаций, хотя в каждой конкретной филогении происходили весьма определенные замены.

Другое отличие от морфологических признаков заключается в том, что возможные состояния для всех молекулярных признаков одни и те же: 4 нуклеотида или 20 аминокислот. Признаками здесь

ведут себя как гомопластичные, указывая тем самым на данные, которые требуют нового анализа и переформулировок. Он также включает в себя процедуру для внесения как новой информации о признаках, так и соответствующих корректировок. Кроме того, по относительной величине первичной и вторичных клик, т. е. по доле входящих в них признаков от всех взятых для анализа, можно судить о качестве набора используемых признаков. В частности, если немного признаков вошло в первичную клику и мало их добавилось на следующих шагах, что не позволило разрешить все неопределенности на дереве, то это указывает на необходимость поиска новых надежных признаков.

Методика Штрауха предусматривает возможность в процессе последовательного анализа выявить и направление изменений признаков. В этом смысле она сочетает формализованный подход Уатруса и Уилера (Watrous, Wheeler, 1981) по использованию сравнения с внешней группой и анализ совместимости признаков. Одна из сестринских групп, идентифицированных на дереве, трактуется как функциональная интропа, т. е. группа, среди членов которой представлено два или более состояний анализируемого признака. Тогда все другие части дерева выступают в роли функциональной аутгруппы, т. е. условно "внешней" группы, члены которой обладают лишь одним состоянием этого признака; данное состояние и рассматривается как плезиморфное. На первичном дереве таким способом выявляется направление изменений всех признаков, входящих в первичную клику. По мере перехода на все более мелкие ветви дерева этим формальным, но исключаящим произвол способом определяется полярность всех добавляемых к первичной клике признаков. Правда, установление корня дерева и связанной с ним главной дихотомии предполагает привлечение к анализу дополнительной внешней группы (или групп), т. е. фактически требует некоторых априорных данных о направлении изменений признаков, определяющих эту главную дихотомию.

Другие разработки и приложения анализа совместимости. Из них упомянем следующие. Лекен (LeQuesne, 1972) вывел формулу для вычисления вероятности того, что 2 признака будут несовместимы при нуль-гипотезе о случайном распределении их состояний по таксонам. Он также определил "коэффициент случайности состояния признака" как отношение числа наблюдаемых несовместимостей признака к их числу, ожидаемому согласно нуль-гипотезе. Этот коэффициент служит мерой независимости распределения состояний какого-либо признака от остального набора данных. Позднее был развит вероятностный подход для оценки правдоподобности предположения о том, что клика совместимых признаков могла возникнуть случайно (Meacham, 1981a).

Интересное применение коэффициента Лекена для получения наибольших клик продемонстрировали Голд и Ундервуд (Gauld, Underwood, 1986). Эти авторы также показали, как можно восстановить и использовать в анализе все различные состояния призна-

служат фактически гомологичные положения (позиции) в последовательностях первичных структур гомологичных ДНК, РНК и пептидов (Chiselin, 1969a; Fitch, 1970, 1977b; Inglis, 1970; Rieger, Tyler, 1979; Roth, 1984). Выделение и идентификация таких признаков, часто затрудняемые делециями, инверсиями, дубликацией генов и т. п. обсуждаются во многих работах (Fitch, 1977a, 1977b, 1979c; Prager, Wilson, 1978; Goodman et al., 1979, 1983; Baba et al., 1982; Templeton, 1983; Lanyon, 1985 и др.).

Генетические расстояния. Этот метод, предложенный Фитчем и Марголиашем (Fitch, Margoliash, 1967), позднее был развит многими исследователями (Fitch, 1971, 1977a, 1977c; Fagris, 1972, 1981d; Penny, 1976, 1982a; Жарких, 1977; Waterman et al., 1977; Prager, Wilson, 1978; Foulds et al., 1979; Fitch, Smith, 1982; Hendy, 1983; Mickevich, Mitter, 1983; Nei et al., 1983; Templeton, 1983; Faith, 1985; Sneath, 1986, и др.) в целом направление и вошел в качестве стандартной процедуры эволюционной генетики и молекулярной биологии в современные руководства (например см.: Айала, 1984, с. 154—155, 172—181; Ратнер и др., 1985, с. 75—97).

Генетическое, или мутационное (по: Fitch, Margoliash, 1967), расстояние между двумя пептидами — это минимальное (см.: Malcolm, 1979) число нуклеотидов, которые должны быть заменены в гене (т. е. в соответствующей цепи ДНК), чтобы из одного пептида получился другой. Вычисляется оно путем выявления различий в последовательностях аминокислот и определения числа нуклеотидных замен (от 1 до 3), соответствующего каждому выявленному аминокислотному замещению. Затем подсчитываются суммарные различия по всем позициям между гомологичными пептидами всех сравниваемых N видов попарно. При сравнении ДНК (или РНК) для каждой пары выписывается непосредственно число гомологичных позиций с разными азотистыми основаниями.

Из полученной таким способом матрицы генетических расстояний размером $N \times N$ с $N(N-1)/2$ значениями берутся два наиболее сходные (т. е. связанные наименьшим расстоянием) вида, например, A и B . Третий вид, например C , соединяется с ними через внутреннюю ноду X (представляющую гипотетического ближайшего общего предка видов A и B) таким образом, чтобы суммарная длина дерева из 3 ветвей (интернод, или ребер соответствующего графа) была минимальна. В простейшем случае длина каждой ветви (AX , BX и CX) находится путем решения системы из 3 уравнений: $AX + BX = D_{AB}$, $AX + CX = D_{AC}$, $BX + CX = D_{BC}$, где D_{AB} , D_{AC} и D_{BC} — известные генетические расстояния между соответствующими видами. Эта процедура, реализованная в разных вариантах (в том числе когда за таксон C принимаются все остальные виды группы, кроме A и B), продолжается, пока все N таксонов не будут связаны в дендрит минимальной длины. Корень дерева обычно устанавливается на наиболее длинной интерноде или с привлечением "внешней" группы организмов (Fagris, 1972; также см.: Penny, 1976; Fitch, 1977c).

Проблема заключается в том, что приведенный выше метод вычисления длины ветвей, называемый *аддитивным* (Жарких, 1977; Waterman et al., 1977), применим только в том случае, когда все различия в молекулярных последовательностях являются следствием прямых и однократных замен. Однако, как показали многочисленные специальные исследования, в филогении любой достаточно большой группы видов имели место (и часто во множестве) неоднократные мутации в одном и том же локусе, обратные мутации, двойные и тройные замены нуклеотидов в одной и той же позиции, поэтому сумма длин всех ветвей выведенного дерева (D^*) всегда больше (или равна) сумме генетических расстояний между всеми N видами (D) в матрице $N \times N$. Одно из решений этой проблемы сводится к минимизации числа гомоплазий, т. е. уменьшения отличия D^* от D . При этом используются разные математические выражения такого отличия. Другое решение заключается в применении функций максимального подобия.

Максимальное подобие. В отличие от разнообразных методов, основанных на принципе экономности в узком смысле (раздел 4.2), на совместности признаков (раздел 4.3) или генетических расстояниях (см. выше), имеющих детерминистический характер, методы максимального подобия относятся к вероятностно-статистическим. Их применение предполагает наличие некоторой стохастической модели, включающей вероятности тех или иных эволюционных событий в историческом развитии исследуемой группы таксонов. Согласно этой модели выводятся функции максимального подобия, с помощью которых оценивается наиболее вероятное дерево. Фельзенштейн (Felsenstein, 1973a) привел список следующих параметров, которые могут быть введены в модели эволюции с дискретными признаками:

1. **Деревья состояний признаков.** Признаки включают лишь наблюдаемые состояния/содержат также состояния, предшествовавшие наблюдаемым/содержат также состояния, следующие после наблюдаемых/содержат и те, и другие. Признаки необратимы/обратимы. Деревья состояний известны/оцениваются из данных.

2. **Вероятности изменений признаков.** Одинаковы для всех признаков/различны. Постоянны в единице времени/различны. Постоянны в части дерева/различны. Известны/оцениваются из данных.

3. **Выбор признаков.** Случайный/только тех, которые изменяются не менее 1 раза в исследуемой группе таксонов/только тех, которые изменяются не менее 1 раза в некоторой большой группе/только тех, которые не одинаковы у всех видов.

Как стохастический вариант реконструкции филогений по генетическим расстояниям процедура с использованием методов максимального подобия включает прежде всего вероятности прямых, обратных и параллельных нуклеотидных замещений (мутаций) или аналогичных изменений некоторых других единичных признаков.

наков (Farris, 1973b; Felsenstein, 1973a, 1979b, 1984b, 1985b; Cavender, 1978, 1981; Penny, 1982a; Templeton, 1983). Исключительно с помощью методов максимального подобия выводятся филогении по непрерывным и полиморфным признакам (см. ниже). Эти методы применяются также для оценки вероятности выведенных деревьев и их доверительных интервалов (Farris, 1978b; Astolfi et al., 1979, 1981; Felsenstein, 1979a, 1984b, 1985; Sneath, 1986), для оценки «древесности» (treeness), т. е. степени того, насколько анализируемые данные могут быть представлены на дихотомическом ветвящемся графе (Cavalli-Sforza, Piazza, 1975; Astolfi et al., 1979; Astolfi, Zonta-Sgarattella, 1984), для оценки скоростей эволюции (Cavalli-Sforza, Piazza, 1975; Goodman et al., 1983 и многие другие), для оценки асимметрии филогенетических деревьев (Farris, 1976a).

Конечно, подход с использованием функций максимального подобия не годится для морфологических признаков, скорости (и вероятности) изменения которых очень варьируют, не могут аппроксимироваться «молекулярными часами» (Felsenstein, 1985b) или устанавливаться какими-либо разумными эволюционными моделями. Однако нет никаких оснований полностью отвергать такой подход для любых признаков, выявляя его «мистическим», как это, например, делает известная сторонница методов экономности Мицкевич (Mischevich, 1983b). Кроме того, признание существование неодинаковой вероятности изменения признаков (т. е. их разной важности и надежности) соответствует принципам эволюционной систематики.

Минимальное дерево с полиморфными признаками. Этот метод, также называемый не вполне точно «polymorphism parsimony» (Felsenstein, 1983, p. 318), предполагает существование в популяции сразу обоих состояний признака (x_1 и x_2). Он намерен в работе Трокмортон (Throckmorton, 1965), посвященной выявлению фенетических и филетических отношений в роде *Drosophila* (см. также: Inger, 1967). В этом методе максимального подобия, который, в общем, предназначен для оценки наиболее вероятной филогении популяций и близких видов, минимизируется число случаев появления полиморфизма (x_1/x_2). Соответствующие алгоритмы, позволяющие оценить (или ввести в процедуру) вероятности переходов $x_1 \rightarrow x_2$ и $x_2 \rightarrow x_1$, описаны Фаррисом (Farris, 1978b), Фельзенштейном (Felsenstein, 1979a) и Вюлкером с соавторами (Wulker et al., 1984).

Минимальное дерево по непрерывным признакам. Метод, предложенный Эдвардсом и Кавалли-Сфорцей (Edwards, Cavalli-Sforza, 1964) для генных частот (на примере частот групп крови в 15 географических популяциях человека), заключается в представлении каждого признака как координаты, а видов (популяций или надвидовых таксонов) — как точек в непрерывном евклидовом пространстве. Эти точки соединяются с помощью функций максимального подобия (их специальное обсуждение см.: Felsen-

stein, 1973b, 1981b) таким образом, чтобы вывести наиболее вероятное дерево с учетом сделанных предположений о характере процесса ветвления и скоростях изменений. Метод обсуждается и усовершенствуется во многих работах (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Edwards, 1970; Felsenstein, 1973b, 1981b, 1982, 1985c; Thompson, 1973; Rogers, 1984, 1986).

В качестве меры длины между точками и соединяющими их нодами использовались евклидово расстояние (корень квадратный из суммы квадратов различий по каждому признаку), хеммингово расстояние (сумма абсолютных различий по каждому признаку) и некоторые другие. Сравнительный анализ применения 9 разных мер по 4 критериям (метричность, способность выводить анцестральные аллели с гетерозиготностью, стабильность решения, компьютерное время) проведен Роджерсом (Rogers, 1986). Наилучшие свойства показали модифицированное евклидово расстояние и «генетическое» расстояние Роджера (Rogers, 1972).

Результаты реконструкции также зависят от принятой методики шкалирования признаков, в выборе которой принцип экономности сам по себе оказать помощь не может (Felsenstein, 1982, 1983). Из 6 сравненных Торпом (Thorpe, 1984) методов наилучшей (для морфометрических признаков) оказалась обычная статистическая нормализация $(x - \bar{x}) / \sigma^2$ и процедура «gar coding» — ранжирование значений признака по номерам разрывов между популяционными средними. Фельзенштейн (Felsenstein, 1985c) справедливо считает проблему выведения филогений по генным частотам чисто статистической.

Экономность и максимальное подобие. Соотношение методов экономности (включая детерминистический вариант метода генетических расстояний) и максимального подобия по-разному определяется такими ведущими специалистами в области количественной филетики, как Фаррис (Farris, 1973b, 1977a, 1983; см. также: Sobe, 1983a, 1985) и Фельзенштейн (Felsenstein, 1973a, 1979a, 1979b, 1984b, 1985b). Так, Фаррис считает эти методы идентичными и утверждает (см. также: Farris, 1971), что применение принципа экономности не нуждается в предположениях о равенстве скоростей эволюции (равной вероятности изменений признаков между собой и на всех частях дерева) и о редкости происходящих изменений. По Фельзенштейну, напротив, методы экономности и максимального подобия дают идентичные результаты только при таких предположениях, которые и служат собственно обоснованием использования принципа экономности.

Эти противоположные позиции не удалось сблизить даже в ходе специально организованной дискуссии (Felsenstein, Sobe, 1986). Отчасти они объясняются различиями в методах максимального подобия, развитых Фаррисом (Farris, 1973b) и Фельзенштейном (Felsenstein, 1973a). Так, метод Фарриса оценивает не только параметры дерева (характер ветвления и длины ветвей), но и состояния признаков у всех гипотетических предков (внутрен-

них под дерева). В результате число оцениваемых параметров очень быстро растет с увеличением числа видов, включенных в анализ, что приводит к потере состоятельности оценок.

Другой причиной различий во мнениях является, на наш взгляд, нежелание Фарриса и его сторонников (см. также: Miskevich, 1983b) признать, что методы экономности фактически не разрешают противоречия в распределениях признаков по таксонам, как это делают методы максимального подобия, а просто отбрасывают (не учитывают при выявлении ветвлений) некоторые признаки. Это, в свою очередь, имеет более глубокие методологические основания, заключающиеся в явной переоценке Фаррисом, Соубером и Мицкевич возможностью методов экономности в реконструкции филогений, по сравнению со скептическим и более реалистическим, на наш взгляд, отношением к ним со стороны Фельзенштейна (см. раздел 5).

Экономность и совместимость. Методы выведения глобально экономных деревьев (см. раздел 4.2), включая детерминистический вариант метода генетических расстояний, и методы, основанные на наибольшей клике совместимых признаков (см. раздел 5.3), часто по одним и тем же данным приводят к различным результатам. Это, а также различия в структуре методов, дает основание многим авторам (см. цитируемые выше работы Фарриса, Мицкевич, Соубера, Фитча, а также: Churchill et al., 1984) для их резкого противопоставления, причем предпочтение отдается методам экономности.

Фельзенштейн (Felsenstein, 1979b, 1981a, 1984a) выявил глубокие связи между методами экономности и совместимости, используя статистический каркас оценки максимального подобия для проверки взвешивания признаков при выведении филогений. Применятся простая вероятностная модель эволюции: каждый признак изменяется независимо, и разные родословные эволюционируют независимо. Когда разные признаки имеют различные известные вероятности изменения, и все эти вероятности достаточно малы, адекватный метод максимального подобия для оценивания дерева — это метод взвешенной экономности, при которой веса признаков логарифмически связаны со скоростями их изменения. Когда скорости изменений экстремально малы, веса становятся равными, что соответствует применимости методов обычной (невзвешенной) экономности. Когда известно, что немногие признаки имеют высокие скорости изменения, а остальные — очень низкие, но не известно, какие именно признаки имеют высокие скорости, то критерий максимального подобия поддерживает использование методов совместимости. По мере уменьшения доли признаков с высокой вероятностью изменения можно получить целый спектр методов, переходных от совместимости к экономности.

4.5. Формализованные классификации, согласованные деревья и конгруэнтность

В данном разделе рассматриваются некоторые методы, развитые в рамках количественной филогении (и отчасти в феноетике), но не связанные непосредственно с реконструкцией филогении.

„Выпуклая феноетика“. В конце предыдущего раздела было охарактеризовано противоречие между Фаррисом и другими „правверными“ сторонниками принципов количественной филогении (прежде всего экономности), с одной стороны, и более скептически оценивающим ее возможностью Фельзенштейном (к тому же отдающим предпочтение методам максимального подобия; см. также раздел 5), с другой. Не менее важным для понимания современного состояния количественной филогении и перспектив ее развития является расхождение во взглядах на классификацию между активно проповедующим кладистическую идеологию Фаррисом и другим лидером направления — Истабруком (Estabrook, 1978, 1986), который находится на позициях, близких к эволюционной систематике.

Истабрук поддерживает основные пункты критики кладистической классификации (большое количество необходимых категорий и названий таксонов, номенклатурная нестабильность, проблема с невымершими предковыми видами, игнорирование сходства) и формулирует цели классификации, в целом соответствующие эволюционной (Estabrook, 1986, p. 561—562). Вместе с тем, не разобравшись достаточно глубоко с понятием монофилии, он вводит новую концепцию „выпуклого набора“ (convex collection, set): „набор видов, предков и потомков, живущих и вымерших, являющихся *выпуклым*, если для любых двух видов набора все виды [находящиеся на древе] на пути пар предок—потомок, соединяющих эти два вида, также входят в набор“ (Estabrook, 1978, 1986). Как мы видим, это определение вполне соответствует понятию монофилиетической группы в рамках эволюционной систематики, т. е. как цельного сегмента филогенетического дерева (см. раздел 3.3), но оно удобно благодаря своей формализованности и операциональности.

Исходя из определения „выпуклого набора видов“, Истабрук в качестве, как он пишет (Estabrook, 1986, p. 569), „мощной операциональной методологии для эволюционной систематики“ предлагает методику, названную им „выпуклой феноетикой“. Эта методика заключается в следующем. После реконструкции максимально экономного дерева и идентификации всех признаков, претерпевающих изменения на каждой его ветви (интерноде), подсчитывают их число на всем пути, соединяющем каждую пару видов (или конечных таксонов надвидового ранга) анализируемой (монофилиетической) группы. Это число признаков (терминология по: Fagris, 1972), всегда больше (или равно) феноетического различия между этими

же видами, вычисленного при непосредственном их сравнении по тем же признакам (см. подраздел „Генетические расстояния“ в разделе 4.4). Далее с помощью кластерного анализа на дереве находятся группы наиболее сходных видов и те из них, которые представляют собой выпуклые наборы видов, выделяются в качестве возможных кандидатов в таксоны того или иного ранга. Окончательная классификация создается с учетом как эмпирических соображений (наибольшие гнатусы, четко выраженные уровни различий и т. п.), так и конвенциональных (традиционно выделяемые таксоны, желательное число рангов и т. п.).

„Выпуклая фенетика“ Истабрука в определенном смысле является реализацией прогнозов ряда авторов (James, 1963; Maug, 1981, 1982; Jepsen, 1983; McNeill, 1983 и др.), которые ошибочно видят главную перспективу развития систематики в синтезе кладистики и фенетики (несмотря на все имеющиеся между ними принципиальные различия), причем в основном на количественной основе. Методика выпуклой фенетики, как и близкий подход, названный Пенни (Penney, 1982a), имеет во многом эвристический и полуэмпирический (т. е. неполностью формализованный и автоматизированный) характер. Все же она сильно отличается от соответствующих процедур эволюционной систематики тем, что априорно рассматривает все признаки равными как при выведении деревьев, так и при классификации, хотя в принципе не исключает возможности апостериорного взвешивания признаков (см. раздел 4.1).

Цели сравнения деревьев. Измерение консистентности. В структуру количественной филетики входят также несколько методов сравнения деревьев, имеющих целью решение следующих задач (см.: Shao, Sokal, 1986): 1) сравнение деревьев, построенных на разных наборах признаков, для тестирования определенной гипотезы об эволюции (Penney et al., 1982; Rohlf et al., 1983a, 1983b); 2) сравнение деревьев, построенных по одним и тем же признакам, но разными филетическими методами (Sokal, 1983b); 3) сопоставление методов количественной филетики с методами фенетики путем сравнения стабильности и контрэнтности соответствующих дендрограмм, построенных по случайным выборкам признаков или таксонов, взятых из одного набора данных, или по разным типам признаков (см. последний подраздел данного раздела); 4) оценка точности деревьев, выведенных разными методами по тем немногим данным (в основном искусственным), когда известна истинная филология (Sokal, 1983b; Fiala, Sokal, 1985).

Прежде чем перейти к характеристике этих методов, отметим, что первым подходом к сравнению дендрограмм и оценке их качества (оптимальности) является разработанный еще в рамках фенетики метод *кофенетической корреляции*, предложенный Сокалом и Рольфом (Sokal, Rohlf, 1962; см. также: Rohlf, Fisher, 1968; Farris, 1969a; Sneath, Sokal, 1973; критику см.: Williams, Clifford, 1971). Этот метод заключается в вычислении корреляции (используется обычный коэффициент линейной корреляции Пирсона) между значениями сходства по каждой паре из N анализируемых объектов в матрице сходства $N \times N$ и соответствующими

значениями уровня сходства, на котором объединяются эти объекты в фенограмме. В количественной филетике аналогом метода кофенетической корреляции для оценки оптимальности филограмм и дендритов может служить сопоставление „фенетических“ различий (число признаков, по которым различаются таксоны анализируемой группы друг от друга в матрице различий $N \times N$ от „патристических“ (см.: Farris, 1967) различий (число признаков, которые претерпевают изменения на всех ветвях дерева, соединяющих эти таксоны). Такое сопоставление осуществляется с помощью одного из двух следующих показателей: индекса консистентности (consistency index, термин по: Wilson, 1965), предложенного Клюгом и Фаррисом (Kluge, Farris, 1969), и F -отношения Фарриса (Farris, 1972). Оба показателя служат в количественной филетике критериями экономности. Для выбора одного из двух или нескольких равноэкономных деревьев, т. е. деревьев с одинаковой минимальной длиной, недавно выведена новая мера, основанная на теории количества информации (Brooks et al., 1986).

Методы измерения сходства между деревьями. К настоящему времени известно более десятка таких методов и очень много их разных вариантов (см. обзоры: Rohlf, 1982b; Penney, Hendy, 1985; Shao, Sokal, 1986). Большинство методов основано на подсчетах числа единичных операций разного типа (включая удаление и вставление таксонов или интернод дерева, стягивание и перенос интернод, интерсекции дерева и т. п.), с помощью которых можно одно из двух сравниваемых деревьев, построенных для одной и той же группы таксонов, превратить в другое. Многие методы предусматривают возможность оперировать как с „невзвешенными“ интернодами (ветвями дерева, ребрами графа), так и с интернодами, которым придан вес по числу признаков, которые претерпевают изменения на них.

В качестве примера, рассмотрим вкратце некоторые методы сравнения деревьев, основанные на так называемых *индексах согласованности* (consensus index). Метод Уиллиамса—Клиффорда (Williams, Clifford, 1971) заключается в вычислении средней разницы между числом внутренних интернод, соединяющих каждую пару конечных таксонов в двух сравниваемых деревьях. Метод Фарриса (Farris, 1973a) оперирует с подсчетами числа фрагментов, в которых тесно связанные таксоны на одном дереве, разделены на другом. В методе Уотермана—Смита (Waterman, Smith, 1978), предназначеном для сравнения бескорневых деревьев (дендритов), подсчитывается относительное число операций по удалению и внесению внутренних интернод, которые необходимы для получения одного дендрита из другого. Метод Истабрука с соавторами (Estabrook et al., 1985), развитый Дэйем (Day, 1986), включает набор из 6 мер, в которых сопоставляется число совпадающих и несовпадающих по паттерну ветвления всех возможных кварталов (наборов 4 конечных таксонов), получающихся путем устранения каждый раз всех прочих таксонов (кроме 4 рассматриваемых) из сравниваемых дендритов.

Разные авторы предпочитают использовать различные методы и соответствующие индексы согласованности, так как достаточно глубокого теоретического анализа этих методов пока не проведено. Лишь совсем недавно в специальном исследовании, основанном на обширных компьютерных экспериментах типа Монте-Карло,

Шао и Сокэл (Shao, Sokal, 1986; см. также: Shao, Rohlf, 1983) проверили распределение значений 8 индексов согласованности, полученных для 1000 случайных деревьев 2 типов: строго дихотомических и включающих мультифуркации. В частности, ими вычислялось «отношение распознавания» (recognition ratio) — отношение численно различных значений индекса согласованности к числу различных исследованных деревьев. Оказалось, что наибольшую величину этого отношения среди проверенных индексов имеет индекс, предложенный Коллесом (Colless, 1980). Как справедливо отмечают многие авторы, целесообразно одновременно использовать несколько методов сравнения деревьев.

Согласованные (consensus) деревья. Консенсус-дерево представляет собой результат комбинирования двух или нескольких первичных деревьев, введенных для одной и той же группы таксонов, но по разным наборам признаков или с помощью разных методов реконструкции филогении. Консенсус-дерево призвано, с одной стороны, снять несоответствия в паттернах ветвления у первичных деревьев, а с другой — включить максимальное количество информации об отношениях таксонов. Чем более сходны первичные деревья, тем больше информации можно включить в консенсус-дерево, чтобы при этом не возникало противоречий в паттерне ветвлений консенсус-дерева и первичных деревьев.

Методы выведения консенсус-деревьев основаны на использовании различных индексов согласованности (см. выше), по-разному решающих проблему сочетания информативности и точности консенсус-дерева, которая определяется как степень отображения консенсус-деревом первичных деревьев. Более точный метод имеет тенденцию давать менее решенные консенсус-деревья, т. е. деревья с большим числом мультифуркаций. Из 10 методов выведения консенсус-деревьев, проанализированных Шао и Сокэлом (Shao, Sokal, 1986), наиболее точным оказался метод, разработанный Шао.

Конгруэнтность и стабильность. Одной из основных целей сравнения деревьев является изучение их конгруэнтности и стабильности. Ранее эти понятия смешивались. В новейших публикациях (например: Rohlf et al., 1983a; Sokal, 1983d; Sokal et al., 1984; Shao, Sokal, 1986) под конгруэнтностью понимают степень соответствия друг другу деревьев, построенных для одной и той же группы таксонов, но по разным типам признаков, например, морфетрических и аллозимных (Mickevich, Johnson, 1976; Colless, 1980; Mickevich, Farris, 1981; Lindenfelsger, 1984). В этом смысле конгруэнтность во многом совпадает с понятием «неспецифичность», принятым в некоторых «пионерских» работах феетиков (Rohlf, 1963, 1965; Sokal, Sneath, 1963; Michener, Sokal, 1966). Стабильность определяется как степень совпадения деревьев (или их фрагментов), основанных на разных случайных выборках признаков и/или таксонов из одного их набора (Schuh, Farris, 1981; Sokal, Shao, 1985; и др.).

Изучение конгруэнтности и стабильности филогенетических реконструкций имеет очевидное значение как для оценки достоверности выведенных реконструкций, так и для выявления надежности и скоррелированности использованных признаков. Однако главная цель большинства исследований, в которых изучалась конгруэнтность и стабильность деревьев, связана с попытками получить важные эмпирические аргументы в пользу филетических или феетических количественных методов. Известны несколько работ с подобными сопоставлениями, проведенными на реальных данных (например: Mickevich, 1978a, 1980; Colless, 1980, 1981; Rohlf, Sokal, 1980, 1981; Mickevich, Farris, 1981; Schuh, Farris, 1981; Sokal, Rohlf, 1981; Rohlf et al., 1983a, 1983b; Sokal et al., 1984; Sokal, Shao, 1985). Однако наиболее обширное и тщательное сравнительное исследование филетических и феетических методов, включая конгруэнтность и стабильность полученных с их помощью деревьев, опубликовано в серии работ Сокэла (Sokal, 1983a, 1983b, 1983c, 1983d) по искусственным данным. Объектом анализа Сокэла послужили выдуманные «организмы», названные *Samipalcales* по имени одного из лидеров феетики Кэймина (J. H. Samin). Группа *Samipalcales* состоит из 77 «видов» (из которых 48 «ископаемых») с полностью «известной» филогенией. Принципы, по которым создавались эти «организмы», вводилось распределение их признаков (всего учитывалось 85 признаков) и устанавливались филогенетические отношения между «видами», в общем соответствующим тем, что известно для реальных организмов. Впрочем, Холман (Holman, 1986) отмечает некоторое несоответствие в распределении числа «видов» по феетическим «родам» *Samipalcales* по сравнению с реальными организмами.

Проведенные многочисленные и разнообразие расчеты показали, что оценки конгруэнтности и стабильности деревьев, построенных разными феетическими и филетическими количественными методами, сильно зависят от числа взятых для анализа признаков, от формулировки их состояний, от числа введенных таксонов (например, включение или исключение «ископаемых» видов), от использованного индекса согласованности деревьев. В целом феетические методы дают более стабильные результаты, чем филетические, которые к тому же требуют несравнимо больше компьютерного времени, но филетические методы (прежде всего экономичные по Вагнеру, см. раздел 4.2) выводят деревья, более сходные по паттерну ветвления с «истинной» филогенией, т. е. показывают более высокую степень конгруэнтности с ней, особенно когда в процедуру вводится указание на истинный корень филогенетического дерева. Лишь при очень ущербном наборе данных фенограммы становятся предпочтительнее.

Вопреки мнению кладистов (см. цитированные выше работы Фэрриса и Мишкевича), стабильность фенограмм, по крайней мере, не хуже, чем кладограмм, и на данных по реальным организмам, что удалось выяснить при более тщательном статистическом ана-

лизе их результатов фенетики (см. цитированные выше работы Колесса, Рольфа и Сохзла). Такой вывод должен служить предостережением тем, кто придает методам количественной филетики слишком большое значение (общую критику этих методов см. в разделе 5), однако он не дает основания и для предпочтения фенетических методов. В отличие от количественной филетики, где конгруэнтность и стабильность выступают в качестве критериев оптимизации, ведущей к верному отражению филогении на дереве, в фенетике любое несоответствие между фенограммами вынужденно принимается как отражение реальных биологических явлений (Crisci, 1983, 1984).

5. ЭКОНОМНОСТЬ, РАВЕНСТВО ПРИЗНАКОВ

5.1. Принцип экономности и гипотетико-дедуктивный метод

Определение. Цели раздела. Принцип экономности (parsimony) широко используется в науке. Его формулировка принадлежит английскому средневековому философу и теологу Уильяму Оккаму (William of Occam in Sugrey, 1285—1349 гг.; отсюда второе название принципа — „бритва Оккама“), который писал: „не следует умножать сущности без нужды“, а также „тщеславно делать с помощью многого то, что может быть сделано малым“ (цит. по: Hill, Stape, 1982, p. 348). В определенном смысле принцип экономности в науке аналогичен „здравому смыслу“ в обыденной жизни.

Цель настоящего раздела — показать несоответствие принципа экономности гипотетико-дедуктивному научному методу (на чем настаивают паттерн-клядисты), а также его неплототворность. Этот формальный принцип, особенно когда он берется в качестве единственного „решающего правила“ при выведении филогений, фактически мешает (или, по крайней мере, не способствует) углубленному содержательному анализу признаков (их гомологии, паттерна состояний и полярности) и отношений родства между таксонами. В следующем разделе показывается неадекватность приращения принципа экономности в конъюнкции с установкой на априорное равенство признаков и, следовательно, бесперспективность всех направлений „объективной“ систематики.

О гипотетико-дедуктивном методе. Более всестороннее рассмотрение этого метода и его роли в сравнительной биологии будет сделано во 2-й части работы, посвященной тестированию филогенетических гипотез. В интересующем нас здесь (в связи с принципом экономности) аспекте суть *гипотетико-дедуктивного метода*, развитого Поппером (Popper, 1959, 1963, 1973 и др.; рус. пер. основных работ по методологии науки см.: Поппер, 1983) и его последователями (Lakatos, 1970; Лакатос, 1978; и др.), заключается в следующем.

Основной путь прогресса науки связан с заменой одних теорий

другими — более точными, строгими, содержательными, универсальными и плодотворными. Научная (эмпирическая) теория (гипотеза), в отличие от метафизических принципов (учений) и индуктивных обобщений, представляет собой по форме потенциально фальсифицируемое (опровергаемое) базисное утверждение или непротиворечивую систему нескольких утверждений. Свойство фальсифицируемости реализуется путем дедуктивного выведения из научной гипотезы (теории) следствий (предсказаний), которые могут быть проверены (тестированы) по наблюдениям, не вошедшим в том или ином виде в структуру гипотезы.

Следствия формируются таким образом, чтобы они запрещали какие-либо явления (события) или ограничивали диапазоны их проявления, а не предсказывали существование чего-либо. Непротиворечивость следствий имеющихся данным (как бы много их не было) не доказывает истинность данной гипотезы, а лишь подкрепляет ее, т. е. гипотеза, как правило (кроме случаев, когда ее базисное утверждение касается ограниченного, пусть даже очень большого числа объектов), не может быть верифицирована, но даже единственное наблюдение, противоречащее предсказаниям гипотезы (обнаружение, что запрещаемое ею явление или событие существует), опровергает ее.

Однако „научные факты“ сами по себе не являются какими-либо единичными простыми „истинами“, независимыми от теорий и наблюдателей, скорее, они представляют собой гипотезы более низкого уровня, чем тестируемая, и также должны проверяться (Поппер, 1983; Черняк, 1986), поэтому от фальсифицированной наблюдениями гипотезы следует отказываться, лишь когда имеется другая гипотеза, им не противоречащая. Далее, из двух или нескольких конкурирующих гипотез, в одинаковой степени хорошо соответствующих имеющимся данным (т. е. нефальсифицированных ими) и при прочих равных условиях (касающихся содержания, точности, точности и универсальности гипотез), предпочтение отдается наиболее простой из них. В рамках гипотетико-дедуктивного метода более простой гипотезой является та, которая включает в свою структуру (базисных утверждений) наименьшее число дополнительных (и отдельно нетестируемых) оговорок — утверждений *ad hoc* (к случаю) и поэтому имеет более широкий круг потенциальных фальсификаторов, т. е. может быть проще и строже тестируема.

Клядисты (Wiley, 1975, 1981; Bonde, 1977; Nelson, 1978c, 1978d; Patterson, 1978, 1982; Platnick, in Harper, Platnick, 1978; Platnick, Gaffney, 1978; Cracraft, 1979; Gaffney, 1979; Morse, White, 1979; Nelson, Platnick, 1981 и др.) охотно приняли и развили мнение эволюционного морфолога-адапциониста Бокка (Bock, 1974, 1977b) и начинающего клядиста Майлса (Miles, 1973), которые, по видимому, первыми и независимо друг от друга обратили внимание на то, что клядистические гипотезы (о сестринских группах) тестируются в соответствии с гипотетико-дедуктивным методом

более строго, чем утверждения эволюционной систематики, так как последние включают также и утверждения о степени сходства, о величине гнатусов и т. п., которые не могут точно и объективно измеряться. Правда, при этом кладисты ошибочно не признают возможность тестирования гипотез о предках (точнее об их идентификации с рецентными или анцестральными видами) и обвиняют эволюционных систематиков в наличии порочного круга в их рассуждениях, что будет обсуждаться в отдельной работе.

"Гипотезы" в паттерн-кладистике. При трансформации хенниговой кладистики в паттерн-кладистику (см. раздел 3.3) была выхолощена сама идея тестирования гипотез о ветвлениях (о сестринских группах, синапоморфиях). Так, Хенниг в соответствии с гипотетико-дедуктивным методом стремился путем проверок и перепроверок признаков (их гомологии, паттерна состояний, поллярности) снять все противоречия в их распределении по таксонам, чтобы выдвинуть неопровергаемую на данном уровне знаний гипотезу о сестринских группах. Паттерн-кладисты, отказавшись от каких-либо эволюционных интерпретаций в отношениях между выделенными состояниями признаков и в отношениях между таксонами, очень просто решают эту проблему исключительно на основе принципа экономности:

1) при решении так называемого 3-таксонного утверждения (three-taxon statement) из 3 возможных вариантов образования сестринских групп для таксонов *A*, *B* и *C* (т. е. кладыграммы *AB—C*, *AC—B*, *A—BC*) принимается тот вариант, которому соответствует распределение наибольшего числа признаков, т. е. который поддерживается наибольшим числом "синапоморфий" (см. например: Eldredge, 1979a; Gaffney, 1979; Eldredge, Crasraft, 1980; Wiley, 1981) или на который указывает "наибольшая клика совместимых признаков";

2) из нескольких конфликтующих кладыграмм для одних и тех же таксонов строится такая согласованная (consensus) кладыграмма, узлы (ноды) которой чаще других встречаются в исходном наборе кладыграмм (см. например: Nelson, 1978c; Nelson, Platnick, 1981; Friday, 1982; Crisci, 1983, 1984).

Однако такие "экономные" решения, являющиеся по сути дела принятыми вариантами по простому большинству равных "голов", паттерн-кладисты упорно считают "тестированием кладистических гипотез" в соответствии с гипотетико-дедуктивным методом. Логика их рассуждений такова. Например, для случая 3-таксонного утверждения "синапоморфии", противоречащие той или иной кладистической гипотезе, объявляются "утверждениями *ad hoc*"; принимается та гипотеза, которая нуждается в наименьшем числе утверждений *ad hoc*.

Критика тестирования в паттерн-кладистике. Некоторые философы (Hull, 1980; Settle, 1980, 1981; Ball, 1982, 1983; Steep, 1983), эволюционные систематики (Ghiselin, 1966b, 1981; Hecht, 1976; Cartmill, 1981; Fisher, 1981; Halstead, 1982; Johnson, 1982;

Panchen, 1982; Gosliner, Ghiselin, 1984) и феноетики (Colless, 1982; Speath, 1982) уже подвергли резкой критике способ "тестирования" гипотез, принятый паттерн-кладистами. Эти авторы (см. также: Bock, 1977b, p. 859; Rieppel, 1980a, p. 86) справедливо указывают, что никакого отношения к гипотетико-дедуктивному методу не имеет принцип, согласно которому принимается опровергнутая кладистическая гипотеза, хотя и опровергнутая наименьшим по сравнению с другими гипотезами числом противоречащих ей "синапоморфий". Да и сам Поппер (Popper, 1973, p. 294—295), критикуя принцип редукционизма, отвергает и подход "бритва Оккама" (т. е. принцип экономности) как валидный тест, с определенностью заявляя, что нельзя выбирать "лучшую" из уже фальсифицированных хотя бы один раз гипотез, нужно выдвигать новые и тестировать.

К этому необходимо также добавить несостоятельность понятия "простоты" (гипотез), принятого паттерн-кладистами в соответствии с определением Соубера (Sober, 1975, 1983a, 1983b, 1985; см. также: Fagris, 1983a), по которому она фактически совпадает с "экономностью" в описанном выше смысле как выбор большинства "голосов" (Beatty, Fink, 1980). Если оставаться на позициях гипотетико-дедуктивного метода, на чем настаивают для своей научной респектабельности паттерн-кладисты (отказывая при этом в ней другим таксономическим школам), то цели, смысл и процедура выбора наиболее простой гипотезы совсем иные.

Экономность в процедуре гипотетико-дедуктивного метода. Простая (и, можно сказать, экономная) гипотеза находится не среди фальсифицированных и тем более не среди фальсифицированных разными наборами наблюдений. В соответствии с гипотетико-дедуктивным методом предпочтение простой гипотезе может отдаваться в двух случаях. Во-первых, при определении порядка тестирования еще непроверенных гипотез, выдвинутых для объяснения одних и тех же явлений, естественно начинать с той, которую легче всего проверить, т. е. с наиболее простой. Во-вторых, более простая гипотеза принимается в качестве временного (до новых проверок) теоретического объяснения, когда после проведенного тестирования остается несколько непроверенных гипотез. Именно такую простую нефальсифицированную гипотезу следует считать "экономной", но это определение принадежит уже к иной эпистемологической системе, чем принятая паттерн-кладистами.

Кроме того, утверждения *ad hoc*, введение которых действительно усложняет гипотезу, относятся, согласно методологии Поппера, к самой базисной структуре гипотезы, а не выступают условиями выполнения выводимых из нее следствий, как считают паттерн-кладисты. Причиной искажения является смешение паттерн-кладистами гипотетико-дедуктивного метода с классическим правилом "modus tollens" логиков (если из *p* следует *q*, а наблюдается не-*q*, следовательно, истинно не-*p*), в котором утверждения *ad hoc* ограничивают неизбежность отрицания *p* при наблюдении не-*q*.

Паттерн-критерии полярности признаков. Вульгарная версия принципа экономности (как простой выбор по большинству равных "голосов"), принятая паттерн-класдистами, проникла и в их методiku определения полярности признаков. Паттерн-класдисты признают лишь два таких критерия: "сравнение с внешней группой" и "онтогенетический", причем оба интерпретируются в резко отличающемся от обычного смысле.

Критерий сравнения с внешней группой (*out-group comparison*) — идентификация плезиоморфного состояния признака с тем состоянием, которым обладают члены сестринской группы и групп, более близких (класдистически) к общему корню, чем анализируемая, — даже в эволюционной систематике и хенниговой класдистике носит во многом логический характер и основан на принципе экономности. Паттерн-класдисты (Eldredge, 1979a; Platnick, 1980; Crisci, Stuessy, 1980) и некоторые разработчики методов количественной филеттики (Kluge, Farris, 1969; Hagtigan, 1973; Kluge, 1976; Farris, 1982; а также отчасти: Maddison et al., 1984) фактически интерпретируют этот критерий как критерий общности (*commonality, commonness*), по которому плезиоморфным принимается состояние, наиболее распространенное в изучаемой или в более широкой группе (критику см.: Lundberg, 1972; Estabrook, 1977; Watrous, Wheeler, 1981; Underwood, 1982).

Аналогично критерий онтогенетического предшествования в формулировке паттерн-класдистов (Nelson, 1978d; Platnick, 1980; Nelson, Platnick, 1981) превратился в критерий распространности состояния признака в преимагинальных стадиях (критику см.: Gould, 1979; Rieppel, 1979; Voogzanger, Steep, 1982; Kluge, 1985; Queiroz, 1985).

Практика паттерн-класдистики. Облегченная и выхолащенная процедура выявления сестринских групп паттерн-класдистами, основанная исключительно на принципе экономности, причём принятого ими в очень упрощенном варианте, постоянно приводила и приводит к искушению (особенно со стороны начинающих систематиков), отвергая общепринятые, строить новые ("революционные") группировки организмов или воскрешать старые и дискредитированные. Этому способствует также легкомысленность и стремление во что бы то ни стало продемонстрировать успехи класдизма. Как отмечает Пэнчен (Rapchen, 1982, p. 320), паттерн-класдист всегда может одержать победу в голосовании на основе своей экономности путем нахождения все "новых" дополнительных "синапоморфий", чтобы пренебречь очевидными синапоморфиями (объявить их параллелизмами), которые противоречат открытым им "сестринским группам". Добавим также, что паттерн-класдистам значительно легче, чем последователям сторонникам Хеннинга, находить "синапоморфии" и с целью обоснования традиционного выделяемых таксонов, являющихся в действительности парafilетическими группами.

Об онтологическом обосновании принципа экономности. Прин-

цип экономности обосновывается индуктивными соображениями и может быть полезен как эвристический принцип, но не является тестом для проверки гипотез. Экономные деревья (в широком смысле, включая выведенные методами совместности и максимального подобия), которые строятся методами количественной филеттики (раздел 4), отражают в некотором смысле "минимальную эволюцию" в изучаемой группе организмов. Они по своей сути имеют характер формализованных индуктивных обобщений (или статистических оценок филогении) и, как преkrасно понимает большинство авторов этих методов (см. например: Fitch, 1977c; Felsenstein, 1982, 1983; Penny, 1982b), не претендуют на статус научной гипотезы, удовлетворяющей требованиям фальсификационизма Поппера. Известно несколько разных подходов и определений экономности (см. раздел 4), реализация которых может привести к существенно различным филогенетическим реконструкциям. Следовательно, применение принципа экономности в эпистемологическом отношении более обосновано в количественной филетике, чем в паттерн-класдистике.

Так как принцип экономности носит чисто эвристический характер и не связан с категорией истины, его применение не нуждается в онтологическом обосновании, вопреки мнению некоторых авторов (см. например: Wikander, 1985). В частности, возможность построения экономных филогенетических деревьев не связана с необходимостью иметь положительный ответ на вопрос типа "экономна ли эволюция" (Fitch, 1977c).

Известно много примеров, показывающих, что действительный путь эволюции значительно сложнее ("криволинейнее"), чем предписываемый ей некоторыми моделями и реконструкциями, но критика применения принципа экономности отдельными авторами (например: Friday, 1982; Rapchen, 1982), утверждающими на этом основании, что эволюция вообще неэкономна, не имеет отношения к делу. Такая критика в основном направлена на использование принципа экономности паттерн-класдистами в качестве критерия истины и на неадекватное применение принципа в количественной филетике, где эволюции приписывается экономность в виде минимизации числа одинаковых шагов изменений (см. также: Underwood, 1982), т. е. априорное равенство признаков, претерпевающих изменение, что будет подробнее обсуждено в следующем разделе.

Да, мы не знаем, шла ли эволюция от древних корней до современных видов кратчайшим путем, а если шла, то в каком смысле (в отношении каких параметров) ее путь "кратчайший" (т. е. экономный). Но отсутствие такого онтологического обоснования принципа экономности не мешает признать эвристически оправданным, в частности, рассмотрение эволюции признака x , известном нам по двум состояниям x_1 и x_2 , при прочих равных условиях как $x_1 \rightarrow x_2$ или $x_2 \rightarrow x_1$, а не как, например, $x_1 \rightarrow x_3 \rightarrow x_4 \rightarrow x_2$, где x_3 и x_4 — некоторые неизвестные состояния признака x .

Проведем следующую аналогию, которая нам будет полезна в дальнейшем. Условие: предположим, что некий путник, находясь в пункте x_1 , желает попасть в пункт x_2 , но не имея возможности заранее узнать ни о дорогах, ни о рельефе местности. Вопрос: оправдан ли планируемый им простейший маршрут $x_1 \rightarrow x_2$ по прямой линии в описанной ситуации неизвестности и при прочих равных условиях? Ответ: безусловно оправдан (опирается на здравый смысл), даже если в действительности путник встретит на своем пути горы или водоёмы, обхода которые, вынужден будет пройти через неизвестные ему ранее пункты x_3 и x_4 .

5.2. Принцип экономности и равенство признаков

Экономность и признаки в школах „объективной“ систематики. Все попытки ввести формализованные процедуры в систематику с целью ее „объективизации“ с необходимостью включали в себя установление равенства признаков. Это относится как к количественным фенетикам и их идеологическим предшественникам (см. раздел 3.1), так и к паттерн-кладистам и сторонникам количественной филетики. Речь идет, конечно, о равенстве признаков *a priori*, т. е. о постулировании их одинакового значения (важности, веса) логически до формирования группировок видов (таксонов). Уचितная возможность неоднократного пересмотра группировок (например, при наличии конфликтующих признаков), такое логическое предшествование не всегда должно быть и временным (Neff, 1986).

Проблема „взвешивания“ признаков в структуре гипотетико-дедуктивного метода — как формулирование гипотез о гомологиях, синпоморфиях и т. п., т. е. гипотез, связанных с выяснением надежности признаков для филогенетического анализа, — будет подробно рассмотрена в работе о тестировании филогенетических гипотез, вместе с обсуждением соответствующих критериев. Здесь же ограничимся изложением тех аспектов взвешивания признаков, которые необходимы для оправдания принципа экономности — эвристического принципа, имеющего отчетливую индуктивную природу. Важно понять, что этот принцип (в той или иной формулировке) является решающим именно в тех таксономических школах (в фенетике, паттерн-кладистике и количественной филетике), которые основываются на обязательном априорном равенстве признаков.

В фенетике формально отвергается принцип экономности (см. например: Colless, 1982; Sneath, 1982). Действительно, в том виде, в каком он сформулирован в паттерн-кладистике и количественной филетике (как принцип минимальной эволюции), принцип экономности в фенетике не используется, однако основная фенетическая процедура — кластерный анализ — носит такой же индуктивный характер и с очевидностью основана на принципе экономности, но в несколько ином смысле, — как минимизация общего различия. Различие между состояниями признака измеряется как минимальное (т. е. прямое) расстояние, т. е. такое, как если бы одно состояние переходило в другое кратчайшим путем. Различие же между таксонами определяется как сумма различий по отдельным признакам (раздел 4.1). Поэтому все последующие рассуждения об условиях адекватности принципа экономности в полной мере относятся и к адекватности процедуры фенетики.

Доказательство глубокого противоречия между индуктивной сущностью фенетики, количественной филетики и паттерн-клади-

стики (необоснованность претензий паттерн-кладистов на соответствие их методологии гипотетико-дедуктивному методу показана в разделе 5.1) и принятой ими же установки на равенство признаков может явиться сильнейшим аргументом против любых попыток „объективизации“ систематики на формальной основе.

О статусе признаков в систематике. Рассмотрение в качестве наиболее экономной такой филогении, в которой эволюция на каждой ветви сопряжена с минимальным количеством изменений, будет адекватно только в том случае, когда можно адекватно оценивать количество таких изменений. Как известно, морфологические структуры, иные свойства организмов и трансформации этих свойств выражаются в систематике *признаками* и их *состояниями*. В связи с этим возникают следующие взаимосвязанные вопросы: 1) могут ли признаки выделяться таким образом, чтобы число их изменений адекватно выражало „количество“ эволюции; 2) можно ли каждому признаку априорно придавать такой вес, который бы адекватно соответствовал важности отображаемого им свойства и мог входить в формализованную процедуру расчетов минимальной эволюции.

Положительный ответ на первый вопрос может исходить исключительно из представления об организме как мозаике из конечного числа равнозначных простых (далее не делимых), функционально не связанных элементов-признаков, имеющих одинаковую вероятность измениться в процессе эволюции. Однако биологам хорошо известно, что все это не так: организмы — это не множества элементов-признаков (в отличие, например, от фауны и флоры, которые при их сравнении по видовому составу вполне могут быть таковыми представлены для решения многих задач; см.: Песенко, 1982), а сложно организованные системы с подсистемами разного уровня; признаки — это не объективные и не элементарные единицы, а условные, во многом упрощенно и произвольно взятые характеристики сложных свойств организма; число признаков и способов их выделения бесконечно; свойства организма, а следовательно, и отображающие их признаки находятся в сложных и разнообразных функциональных отношениях; вероятности эволюционных изменений различных структур и отображающих их признаков существенно различны. Все сказанное в полной мере относится не только к морфологическим признакам, но и к данным о различиях в молекулярных последовательностях ДНК и протеинов (см. раздел 4.4): мутации в различных локусах через соответствующие замещения аминокислот могут иметь очень разное адаптивное значение, в том числе и быть нейтральными (Оно, 1973; Кимура, 1985), а следовательно, иметь разный вес при оценке „количества“ эволюции. Поэтому нельзя не только сделать (или принять) признаки равными (отрицательный ответ на 1-й вопрос), но нельзя и достаточно строго и объективно придавать им какие-либо численно выраженные веса (отрицательный ответ на 2-й вопрос).

Следовательно, применение принципа экономности в конъюнк-

ции с установкой на априорное равенство признаков в формализованных и количественных направлениях систематики неадекватно. А так как этот принцип является в фенетике, паттерн-кладистике и количественной филетике единственным решающим правилом, то и сами эти направления можно считать в целом бесперспективными попытками объективизировать систематику. Обоснованность (оправданность) применения принципа экономности, как и любого другого способа индуктивного вывода, зависит от того, в какой степени удалось отразить (учесть) в экономных построениях весь комплекс имеющихся данных.

Для иллюстрации этого утверждения продолжим начатую выше аналогию со здравомыслящим путником. Пусть теперь нашему путнику из пункта *A* нужно срочно попасть в пункт *C* (где, например, есть телефонная связь). Время прохождения маршрута равно отношению длины маршрута *л* (аналог числа изменяющихся признаков на филогенетической ветви) к средней скорости движения спутника, которая зависит от скорости прохождения каждого из *л* отрезков. Известно, что $л(AB) < л(AC)$ и что разные отрезки каждого из маршрутов *существенно* отличаются по трудности (и соответственно по скорости) их преодоления. Некоторые из отрезков можно охарактеризовать как трудные (важные признаки) или легкие (несущественные признаки), но строго определить скорость прохождения каждого отрезка (количественно оценить веса признаков) нельзя, например, из-за необходимости для этого учесть много неформализуемых факторов, в том числе физические и психологические особенности путника.

Ясно, что здравый смысл (аналог принципа экономности) и жизненный опыт (гарант адекватного применения принципа экономности) не позволяют путнику (в отличие от сторонников "объективных" школ систематики) игнорировать данные о горах, реках, болотах и других препятствиях (т. е. существенное неравенство отрезков-признаков), хотя они и не содержат точных оценок соответствующих задержек. Не исключено, что даже по грубым прикидкам таких задержек на разных маршрутах путник предпочтет формально более длинный, но требующий по мнению путника, меньше времени для прохождения маршрут *АС*, который и является для него более экономным. Возможно, заключение нашего путника будет поддержано и другими лицами, что зависит во многом от того, насколько сильно различаются маршруты *АВ* и *АС* по количеству трудных участков, и того, насколько резко эти участки выделяются на фоне легких.

Необходимость более широкого подхода к экономности, текущего, помимо числа эволюционных шагов, учитывать весь комплекс биологических данных о признаках, начинает осознаваться и некоторыми лидерами количественной филетики (см. например: Mücke, 1983b). Однако ничего, кроме усовершенствования методов апостериорного взвешивания признаков, они предложить не могут. Поэтому нужно согласиться с радикальным выводом Фельзенштейна (Felsenstein, 1983, p. 331): "Критерий экономности — это мера логической простоты, а принимать простейшую филетику значит просто принимать многие спорные вопросы за решенные... Почему мы должны верить, что простота связана с истиной? Как осуществлять выбор среди разных конкурирующих определений простоты? Я думаю, что взгляды, выраженные здесь, подразумеваются большинством традиционных систематиков, и они могут спокойно поставить численные методы на их законное место — относиться к ним как к прислуге, а не к господину в биологической систематике."

Априорное взвешивание признаков в эволюционной систематике. Опытный систематик оценивает некоторые признаки как более важные, чем другие, причём оценивает в общем правильно, о чем говорит, во-первых, согласие многих разных специалистов в таких оценках, во-вторых, их плодотворность для предсказания распределений других признаков. Рассмотрим подробнее вопрос об этих интуитивных, неформализуемых, но отражающих нечто объективное оценках. Напомним, что в данном случае нас интересует не столько надежность признаков в установлении филогенетических отношений (т. е. при тестировании гипотез о сестринских группах и о предках), сколько их важность в оценках количества эволюционных изменений, хотя более "надежные" признаки, как правило, и более "важные".

Прояснить концепцию "важности" признаков нам помогут статистические методы максимального подобия, применение которых для выведения филогений (в отличие от детерминистических методов получения максимального экономных деревьев) предполагает введение вероятностей изменения признаков в том или ином направлении на основе определенных эволюционных моделей (см. раздел 4.4). При общем подходе можно утверждать, что вероятности перехода данного признака из одного состояния в другое различны для разных ветвей (частей) филогенетического дерева, различны вероятности переходов для разных состояний одного и того же признака и, наконец, все эти вероятности различны для разных признаков. Попутно отметим, что невозможно создать эволюционную модель, которая бы позволила реалистически оценить все эти вероятности.

При таком подходе ту или иную степень "важности" или "существенности" необходимо приписывать уже не столько признаку (как морфоклине или трансформационному ряду состояний) или отдельному его состоянию, сколько изменению каждого признака из одного определенного состояния в другое. Чем менее возможно (вероятно) данное изменение, тем более оно важно (существенно) в общей оценке количества эволюционных изменений на данной филогенетической ветви. Чем более возможно изменение, тем чаще оно может происходить и тем малозначнее его наличие на какой-либо из ветвей. В аналитическом и содержательном смысле "возможность" (как легкость или трудность) изменения признака удобнее интерпретировать как вероятность того, что такое изменение может независимо произойти *любой* раз.

Именно так и поступают эволюционные систематики при оценке анагенетического компонента филогении для выделения группировок филогенетически близких таксонов. Процедура построения эволюционных классификаций подвергается резкой критике сторонников всех других таксономических школ за субъективизм и двусмысленность, однако именно в ней наиболее адекватно, хотя и не формализованно, применяется принцип экономности.

Заключение. Принцип экономности („бритва Оккама“) широко используется в науке. Этот эвристический принцип имеет отчетливо индуктивный характер, он аналогичен здравому смыслу обыденной жизни. На основе принципа экономности осуществляется выбор наиболее простой из двух или нескольких конкурирующих нефальсифицированных гипотез, которые одинаково хорошо объясняют некоторый круг явлений и чьи следствия не опровергнуты наблюдениями при тестировании. Но он не входит в структуру гипотетико-дедуктивного метода и не может служить критерием истины, поэтому претензии паттерн-клавистов на научную respectableность лишены основания.

Как и паттерн-клавистика, фенетика и количественная фенетика является сугубо индуктивными направлениями в систематике, но они и не претендуют на использование гипотетико-дедуктивного метода. Имеется глубокое противоречие между принятием всеми 3 школами „объективной“ систематике принципа экономности (в той или иной формулировке) в качестве единственного решающего правила и взятой ими же установки на априорное равенство признаков. Эта установка, неизбежная для формализованных методов выведения филогений и построения фенограмм, делает неадекватным применение принципа экономности, а следовательно, и сами школы — бесперспективными.

Априорные веса признаков для определения количества эволюционных изменений на ветви филогенетического дерева обратной зависимости связаны с возможностью перехода признака из одного определенного состояния в другое. Хотя оценки такой возможности неформализуемы, неточны, во многом субъективны, индуктивны по своей сути, их использование в классификационной процедуре эволюционной систематике основано на адекватном применении принципа экономности.

ЛИТЕРАТУРА

- Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику.— М., 1984.— 230 с.
- Дюрк Б., Оделл П. Кластерный анализ.— М., 1977. 128 с.
- Емельянов А. Ф. Филогения циклопов (Hyporhaga, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным // Морфологические основы филогении насекомых.— Л., 1987.— С. 19—110.
- Жамбо М. Иерархический кластер-анализ и соответствия.— М., 1988. 343 с.
- Жарких А. А. Алгоритм построения филогенетических деревьев по аминокислотным последовательностям // Математические модели эволюции и селекции.— Новосибирск, 1977.— С. 5—52.
- Жарких А. А. Методы филогенетического анализа генов и белков // Итоги науки и техники. Молекулярная биология.— М., 1985.— Вып. 21.— С. 183—157.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: Теория нейтральности.— М., 1985.— 398 с.
- Красильов В. А. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематике.— Владивосток, 1969.— С. 12—30.
- Красильов В. А. Адаптивные типы как единицы естественной классификации // Материалы эволюционного семинара.— Владивосток, 1973.— № 1.— С. 50—60.
- Красильов В. А. Современные проблемы соотношения филогении и систематике // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 7. Проблемы теории эволюции.— М., 1975.— С. 118—147.

- Красильов В. А. Эволюция и биогеография.— М., 1977.— 256 с.
- Красильов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции.— Владивосток, 1986.— 138 с.
- Лакотос И. Доказательства и опровержения: Как доказываются теоремы.— М., 1967.— 152 с.
- Любичев А. А. О форме естественной системы организмов // Изв. Биол. НИИ / Перм. ун-т, 1923.— Т. 2, вып. 3.— С. 99—110.
- Любичев А. А. Проблемы систематики // Проблемы эволюции.— Новосибирск, 1968.— Т. 1.— С. 7—29.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики.— М., 1971.— 454 с.
- Мейен С. В. Сравнение принципов систематики ископаемых и современных организмов // Математика и ЭВМ в палеонтологии.— Кишинев, 1983.— С. 10—27.
- Мейен С. В. Принципы исторических реконструкций в биологии // Систематика и эволюция.— М., 1984.— С. 7—32.
- Мейен С. В. Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология.— М., 1988.— Т. 1.— С. 497—511.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции.— М., 1973.— 227 с.
- Павлаков И. Я. Принцип неопределенности в кладистической систематике // Журн. общей биол., 1987.— Т. 48, № 5.— С. 589—601.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях.— М., 1982.— 287 с.
- Песенко Ю. А. Фауна СССР (Нов. серия № 129). Насекомые перепончатокрылые. Т. XVII, вып. 1. Пчелиные-галлитиды (Halictidae). Подсемейство Halictinae. Третья Nomioidini (В объеме Палеарктики).— Л., 1983.— 199 с.
- Песенко Ю. А. Подродовая классификация пчел рода *Halictus* Latreille sensu stricto (Hymenoptera, Halictidae) // Энтомолог. обозр., 1984.— Т. 63, Вып. 2.— С. 340—357.
- Песенко Ю. А., Сиддиков А. А. Классификация и филогенетические отношения родов трибы Eucerini (Hymenoptera, Apoidea, Anthophoridae) с двумя субмаргинальными ячейками // Энтомолог. обозр., 1988.— Т. 67, вып. 4.— С. 846—860.
- Пименов М. Г. Математические методы и вычислительная техника в систематике высших растений // Итоги науки и техники. Сер. „Ботаника“, т. 8.— М., 1987.— Вып. 2.— 96 с.
- Пономаренко А. Г., Расницын А. П. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн., 1971.— Т. 50, № 1.— С. 5—14.
- Поплер К. Логика и рост научного знания: Избранные работы.— М., 1983.— 605 с.
- Пятницкий Б. Н., Демича О. Н. Является ли индуктивная логика интенциональной? // Индуктивная логика и формирование научного знания.— М., 1987.— С. 23—37.
- Расницын А. П. Пронскождение и эволюция низших перепончатокрылых.— М., 1969.— 196 с.
- Расницын А. П. Пронскождение и эволюция перепончатокрылых насекомых.— М., 1980.— 191 с.
- Расницын А. П. Филогения и систематика // Теоретические проблемы современной биологии.— Пушкино, 1988.— С. 41—49.
- Расницын А. П. Филогенетика // Современная палеонтология.— М., 1988.— Т. 1.— С. 480—497.
- Ратнер В. А., Жарких А. А., Колчанов Н. А. и др. Проблемы теории молекулярной эволюции.— Новосибирск, 1985.— 263 с.
- Сиддиков А. А., Песенко Ю. А. Подродовая классификация пчел рода *Eucera* Scopoli (Hymenoptera, Anthophoridae) со схемой филогенетических отношений между подкладами // Исследования по систематике перепончатокрылых насекомых.— Л., 1988.— С. 75—101.
- Сокзал Р. Р. Современные представления о теории систематики // Журн. общей биол., 1967.— Т. 28, № 6.— С. 658—674.
- Сокзал Р. Р. Нумерическая таксономия: методы и современное развитие // Журн. общей биол., 1968.— Т. 29, № 3.— С. 297—315.
- Татарников Л. П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн., 1984.— № 3.— С. 3—16.

- Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов.— Л., 1987.— 439 с.
- Черняк В. С. История. Логика. Наука.— М., 1986.— 372 с.
- Шаталин А. И. Теория систем и таксономия // Журн. общей биол., 1978.— Т. 39, № 6.— С. 829—839.
- Шаталин А. И. Сходство и связанные с ним понятия в таксономии // Насекомые (Исследования по фауне Сов. Союза)— М., 1981.— С. 117—146.
- Шаталин А. И. Методологические аспекты применения математических методов в систематике // Теория и методология биологических классификаций.— М., 1983.— С. 46—55.
- Шаталин А. И. Современное развитие филогенетической систематики Вилли Хеннига // Журн. общей биол., 1986.— Т. 47, № 1.— С. 13—29.
- Шаталин А. И. Биологическая систематика.— М., 1988.— 184 с.
- Шварев В. С. Анализ научного познания: Основные направления, формы, проблемы.— М., 1988.— 175 с.
- Andersen N. M. Some principles and methods of cladistic analysis with notes on the uses of cladistics in classification and biogeography // Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch., 1978.— Bd 16, N 4.— S. 242—255.
- Anderson S. Some suggested concepts for improving taxonomic dialogue // Syst. Zool., 1974.— Vol. 23, N 1.— P. 58—70.
- Archie J. W. A new look at the predictive value of numerical classifications // Syst. Zool., 1984.— Vol. 33, N 1.— P. 30—51.
- Archie J. W. Methods for coding variable morphological features for numerical taxonomic analysis // Syst. Zool., 1985.— Vol. 34, N 3.— P. 326—345.
- Adams E. N. Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees // Syst. Zool., 1972.— Vol. 21, N 4.— P. 390—397.
- Arnold E. N. Estimating phylogenies at low taxonomic levels // Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch., 1981.— Vol. 19, N 1.— P. 1—35.
- Ashlock P. D. Monophyly and associated terms // Syst. Zool., 1971.— Vol. 20, N 1.— P. 63—69.
- ✓ Ashlock P. D. Monophyly again // Syst. Zool., 1972.— Vol. 21, N 4.— P. 430—437.
- Ashlock P. D. The uses of cladistics // Annu. Rev. Ecol. a. Syst., 1974.— Vol. 5.— P. 81—99.
- Ashlock P. D. An evolutionary systematist's view of classification // Syst. Zool., 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 441—450.
- Ashlock P. D. Monophyly: Its meaning and importance // Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history.— N.Y., 1984.— P. 39—46.
- Astolfi P., Kidd K. K., Cavalli-Sforza L. L. A comparison of methods for reconstructing evolutionary trees // Syst. Zool., 1981.— Vol. 30, N 2.— P. 156—169.
- Astolfi P., Piazza A., Kidd K. K. Testing of evolutionary independence in simulated phylogenetic trees // Syst. Zool., 1979 (1978).— Vol. 27, N 4.— P. 391—400.
- Astolfi P., Zonta-Sgarrella L. Phylogenetic trees: An analysis of the tree test // Syst. Zool., 1984.— Vol. 33, N 2.— P. 159—166.
- Baba M. L., Weiss M. L., Goodman M., Czelusniak J. The case of tarsier hemoglobin // Syst. Zool., 1982.— Vol. 31, N 2.— P. 156—165.
- Ball I. R. Implication, conditionality and taxonomic statements // Bijdr. Dierk., 1982.— Vol. 52, N 2.— P. 186—190.
- Ball I. R. On groups, existence and the ordering of nature // Syst. Zool., 1983.— Vol. 32, N 4.— P. 446—451.
- Baum B. R., Duncan T., Phillips R. B. A bibliography of numerical phenetic studies in systematic botany // Ann. Mo Bot. Gard., 1984.— Vol. 71, N 4.— P. 1044—1060.
- Beatty J. Classes and cladists // Syst. Zool., 1982.— Vol. 31, N 1.— P. 25—34.
- Beatty J., Fink W. L. [Review of] Simplicity.— E. Sober, 1975. Clarendon Press, Oxford. 189 pp. // Syst. Zool., 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 643—651.
- Bernier R. The species as an individual: Facing essentialism // Syst. Zool., 1984.— Vol. 33, N 4.— P. 460—469.
- Bigelow R. S. Monophyletic classification and evolution // Syst. Zool., 1956.— Vol. 5, N 4.— P. 145—146.
- Bigelow R. S. Classification and phylogeny // Syst. Zool., 1958.— Vol. 7, N 2.— P. 49—59.
- Bigelow R. S. Similarity, ancestry and scientific principles // Syst. Zool., 1959.— Vol. 8, N 3.— P. 165—168.
- Blackwelder R. E. Taxonomy: A text and reference book.— N.Y., 1967.— 698 p.
- Bock W. J. Comparative morphology in systematics // Systematic biology.— Washington, 1969a.— P. 411—448.
- Bock W. J. Nonvalidity of the "Phylogenetic fallacy" // Syst. Zool., 1969b.— Vol. 18, N 1.— P. 111—115.
- Bock W. J. Philosophical foundations of classical evolutionary classification // Syst. Zool., 1974 (1973).— Vol. 22, N 4.— P. 375—392.
- Bock W. J. Adaptation and the comparative method // Major patterns in vertebrate evolution.— N.Y.; L., 1977a.— P. 57—82.
- Bock W. J. Foundations and methods of evolutionary classification // Major patterns in vertebrate evolution.— N.Y.; L., 1977b.— P. 851—895.
- Bock W. J. Comments on classifications as historical narratives // Syst. Zool., 1978.— Vol. 27, N 3.— P. 362—364.
- Bock W. J. Functional-adaptive analysis in evolutionary classification // Amer. Zool., 1981.— Vol. 21, N 1.— P. 5—20.
- Bonde N. Cladistic classification as applied to vertebrates // Major patterns in vertebrate evolution.— N.Y.; L., 1977.— P. 741—804.
- Borgmeier T. Basic questions of systematics // Syst. Zool., 1957.— Vol. 6, N 2.— P. 53—69.
- Botfjer P. D. Farris' "information content" and phylogenetic versus evolutionary classification: the philosophical difference remain // Syst. Zool., 1981 (1980).— Vol. 29, N 4.— P. 382—386.
- Boucot A. J. Cladistics: Is it really different from classical taxonomy? // Phylogenetic analysis and paleontology.— N.Y., 1979.— P. 199—210.
- Boyden A. Perspectives in zoology.— Oxford, 1973.— 240 p.
- Brady R. H. Natural selection and the criteria by which a theory is judged // Syst. Zool., 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 600—621.
- Brady R. H. Dogma and doubt // Biol. J. Linnean Soc., 1982a.— Vol. 17, N 1.— P. 79—96.
- Brady R. H. Theoretical issues and "pattern cladistics" // Syst. Zool., 1982b.— Vol. 31, N 3.— P. 286—291.
- Bretsky S. S. Recognition of ancestor-descendant relationships in invertebrate paleontology // Phylogenetic analysis and paleontology.— N.Y., 1979.— P. 113—163.
- Brooks D. R., O'Grady R. T., Wiley E. O. A measure of the information content of phylogenetic trees, and its use as an optimality criterion // Syst. Zool., 1986.— Vol. 35, N 4.— P. 571—581.
- Brothers D. J. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae // Univ. Kansas Sci. Bull., 1975.— Vol. 50, N 11.— P. 483—648.
- Brothers D. How pure must a cladistic study be? — A response to Nelson on Michener // Syst. Zool., 1978.— Vol. 27, N 1.— P. 118—122.
- Buck R. C., Hull D. L. The logical structure of the Linnean hierarchy // Syst. Zool., 1966.— Vol. 15, N 2.— P. 97—111.
- Buck R. C., Hull D. L. Reply to Gregg // Syst. Zool., 1969.— Vol. 18, N 3.— P. 354—357.
- Cain A. J. On homology and convergence // Problems of phylogenetic reconstruction.— L., 1982.— P. 1—19.
- Cain A. J., Harrison G. A. An analysis of the taxonomist's judgement of affinity // Proc. Zool. Soc. London, 1958.— Vol. 131, pt 1.— P. 85—98.
- Cain A. J., Harrison G. A. Phyletic weighting // Proc. Zool. Soc. London, 1960.— Vol. 135, pt 1.— P. 1—31.
- Camín J. H., Sokal R. R. A method for deducing branching sequences in phylogeny // Evolution, 1965.— Vol. 19, N 3.— P. 311—326.
- Campbell N. A., Atchley W. R. The geometry of canonical variate analysis // Syst. Zool., 1981.— Vol. 30, N 3.— P. 268—280.
- Caplan A. L. Tautology, circularity, and biological theory // Amer. Natur., 1977.— Vol. 111, N 978.— P. 390—393.

- Cartmill M.* Hypothesis testing and phylogenetic reconstruction // Ztschr. Zool. Syst. u. Evolutionsforsch., 1981.—Vol. 19, N 2.—P. 73—96.
- Castoza C.* Tautologies, beliefs and empirical knowledge in biology // Amer. Natur., 1977.—Vol. 111, N 978.—P. 393—394.
- Cavalli-Sforza L. L., Edwards A. W. F.* Phylogenetic analysis: models and estimation procedures // Evolution, 1967.—Vol. 21, N 3.—P. 550—570.
- Cavalli-Sforza L. L., Piazza A.* Analysis of evolution: Evolutionary rates, independence and treeness // Theor. pop. Biol., 1975.—Vol. 8, N 2.—P. 127—165.
- Cavender J. A.* Taxonomy with confidence // Math. Biosci., 1978.—Vol. 40.—P. 271—280.
- Cavender J. A.* Tests of phylogenetic hypotheses under generalized models // Math. Biosci., 1981.—Vol. 54.—P. 217—229.
- Charif A. J.* Systematics in biology: A fundamental comparison of some major schools of thought // Problems of phylogenetic reconstruction.—L., 1982.—P. 363—440.
- Churchill S. P., Wetley E. O., Hauser L. A.* A critique of Wagner groundplan divergence studies and a comparison with other methods of phylogenetic analysis // Taxon, 1984.—Vol. 33, N 2.—P. 212—232.
- Clark C., Curran D. J.* Outgroup analysis, homoplasy, and global parsimony: a response to Maddison, Donoghue, and Maddison // Syst. Zool., 1986.—Vol. 35, N 3.—P. 422—426.
- Clifford H. T., Stephenson W.* An introduction to numerical classification.—N.Y., 1975.—229 p.
- Collins D. H.* An examination of certain concepts in phenetic taxonomy // Syst. Zool., 1967a.—Vol. 16, N 1.—P. 6—27.
- Collins D. H.* The phylogenetic fallacy // Syst. Zool., 1967b.—Vol. 16, N 4.—P. 289—295.
- Collins D. H.* The phylogenetic fallacy revised // Syst. Zool., 1969a.—Vol. 18, N 1.—P. 115—126.
- Collins D. H.* The interpretation of Hennig's "phylogenetic systematics": A reply to Dr. Schlee // Syst. Zool., 1969b.—Vol. 18, N 1.—P. 134—144.
- Collins D. H.* A note in the equivalence of characters and number of characters needed // Syst. Zool., 1969c.—Vol. 18, N 4.—P. 455—456.
- Collins D. H.* Phylogenetic inference: a reply to Dr. Ghiselin // Syst. Zool., 1969d.—Vol. 18, N 4.—P. 462—466.
- Collins D. H.* The relationship of evolutionary theory to phenetic taxonomy // Evolution, 1969e.—Vol. 23, N 4.—P. 721—732.
- Collins D. H.* The phenogram as an estimate of phylogeny // Syst. Zool., 1970.—Vol. 19, N 4.—P. 352—362.
- Collins D. H.* "Phenetic", "phylogenetic", and "weighting" // Syst. Zool., 1971.—Vol. 20, N 1.—P. 73—76.
- Collins D. H.* "Basic taxa" and the "unit of classification" // Syst. Zool., 1972.—Vol. 21, N 1.—P. 65—68.
- Collins D. H.* A note on LeQueune uniquely derived character concept // Syst. Zool., 1973.—Vol. 22.—P. 320—321.
- Collins D. H.* Congruence between morphometric and allozyme data for *Menidia* species: A reappraisal // Syst. Zool., 1980.—Vol. 29, N 3.—P. 288—299.
- Collins D. H.* Predictivity and stability in classifications: some comments on recent studies // Syst. Zool., 1981.—Vol. 30, N 3.—P. 325—331.
- Collins D. H.* [Review of] Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics.—E. O. Wiley, 1981//Syst. Zool., 1982.—Vol. 31, N 1.—P. 100—104.
- Collins D. H.* A method for hierarchical clustering based on productivity // Syst. Zool., 1984.—Vol. 33, N 1.—P. 64—68.
- Collins D. H.* Distance coefficients from non-ordered characters // Syst. Zool., 1985a.—Vol. 34, N 1.—P. 99—100.
- Collins D. H.* On "character" and related terms // Syst. Zool., 1985b.—Vol. 34, N 2.—P. 229—233.
- Connor E. F., Simberloff D.* Interspecific competition and species co-occurrence patterns on islands: null models and the evaluation of evidence // Oikos., 1983.—Vol. 41, N 3.—P. 455—465.
- Connor E. F., Simberloff D.* Competition, scientific method, and null models in ecology // Amer. Sci., 1986.—Vol. 74, N 2.—P. 155—162.
- Coombs E. A. K., Donoghue M. J., McGintey R. J.* Characters, computers, and cladograms: a review of the Berkeley cladistics workshop // Syst. Bot., 1981.—Vol. 6.—P. 359—372.
- Cracraft J.* Phylogenetic models and classification // Syst. Zool., 1974.—Vol. 23, N 1.—P. 71—90.
- Cracraft J.* Science, philosophy, and systematics // Syst. Zool., 1978.—Vol. 27, N 2.—P. 213—216.
- Cracraft J.* Phylogenetic analysis, evolutionary models, and paleontology // Phylogenetic analysis and paleontology.—N.Y., 1979.—P. 7—39.
- Cracraft J.* The use of functional and adaptive criteria in phylogenetic systematics // Amer. Zool., 1981.—Vol. 21, N 1.—P. 21—36.
- Cracraft J.* The significance of phylogenetic classifications for systematic and evolutionary biology // Numerical taxonomy.—Berlin, 1983a.—P. 1—17.
- Cracraft J.* Species concepts and speciation analysis // Current ornithology.—N.Y.: 1983b.—Vol. 1.—P. 159—187.
- Crisci J. V.* Parsimony in evolutionary theory: law or methodological prescription? // J. theor. Biol., 1982.—Vol. 97, N 1.—P. 35—41.
- Crisci J. V.* Taxonomic congruence: a brief discussion // Numerical taxonomy.—Berlin, 1983.—P. 92—96.
- Crisci J. V.* Taxonomic congruence // Taxon., 1984.—Vol. 33, N 2.—P. 233—239.
- Crisci J. V., Stuessy T. F.* Determining primitive character states for phylogenetic reconstruction // Syst. Bot., 1980.—Vol. 5.—P. 112—135.
- Crowson R. A.* Classification and biology.—N.Y., 1970.—350 p.
- Daly H. V.* Phenetic classification and typology // Syst. Zool., 1961.—Vol. 10, N 4.—P. 176—179.
- Darlington P. J.* A practical criticism of Hennig—Brundin "Phylogenetic Systematics" and Antarctic biogeography // Syst. Zool., 1970.—Vol. 19, N 1.—P. 1—18.
- Darlington P. J.* Modern taxonomy, reality, and usefulness // Syst. Zool., 1971.—Vol. 20, N 3.—P. 341—365.
- Darlington P. J.* What is cladism? // Syst. Zool., 1972.—Vol. 21, N 1.—P. 128—129.
- Davies R. G.* Some problems of numerical taxonomy // Sci. Progr., 1985.—Vol. 69, N 275.—P. 315—339.
- Day W. H. E.* Computationally difficult parsimony problems in phylogenetic systematics // J. theor. Biol., 1983.—Vol. 103, N 3.—P. 429—438.
- Day W. H. E.* Analysis of quartet dissimilarity measures between undirected phylogenetic trees // Syst. Zool., 1986.—Vol. 35, N 3.—P. 325—333.
- Day W. H. E., Sankoff D.* Computational complexity of inferring phylogenies by compatibility // Syst. Zool., 1986.—Vol. 35, N 2.—P. 224—229.
- De Jong R.* Some tools for evolutionary and phylogenetic studies // Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch., 1980.—Vol. 18, N 1.—P. 1—23.
- Doallo L.* Sur la phylogénie des diptères // Bull. Soc. Belge Géol. Palaeontol. et Hydrol., 1896.—T. 9.—P. 79—128.
- Dongen P. A. M. van, Vossen J. M. H.* Can the theory of evolution be falsified? // Acta biotheor., 1984.—Vol. 33, N 1.—P. 35—50.
- Donoghue M. J.* A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative // Bryologist., 1985.—Vol. 88, N 3.—P. 172—181.
- Doyen J. T., Slobodkinoff C. N.* An operational approach to species classification // Syst. Zool., 1974.—Vol. 23, N 2.—P. 239—247.
- Duncan T., Willi Hennig.* character compatibility, Wagner parsimony, and the "Dendrogrammataceae" revisited // Taxon., 1984.—Vol. 33, N 4.—P. 698—704.
- Duncan T., Stuessy T. F.* (eds.) Cladistics: perspectives on the reconstruction of evolutionary history.—N.Y., 1984.—320 p.
- Dupuis C., Willi Hennig's* impact on taxonomic thought // Annu. Rev. Ecol. a. Syst., 1984.—Vol. 15.—P. 1—24.
- Eades D. C.* Theoretical and procedural aspects of numerical phyletics // Syst. Zool., 1970.—Vol. 19, N 2.—P. 142—171.

- Edwards A. W. F.* Estimation of the branch points of a branching diffusion process // *J. Roy. Statist. Soc.*, 1970.— Vol. 32.— P. 155—164.
- Edwards A. W. F., Cavalli-Sforza L. O.* Reconstruction of evolutionary trees // Phenetic and phylogenetic classification—L., 1964.— P. 67—76.
- Ehrlich P. R.* Some axioms of taxonomy // *Syst. Zool.*, 1964.— Vol. 13, N 3.— P. 109—123.
- Eldredge N.* Cladism and common sense // *Phylogenetic analysis and paleontology*.— N.Y., 1979a.— P. 165—198.
- Eldredge N.* Alternative approaches to evolutionary theory // *Models and methodologies in evolutionary theory*.— N.Y., 1979b.— P. 7—19.
- Eldredge N., Cracraft J.* Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology.— N.Y., 1980.— P. 349—399.
- Eldredge N., Gould S. J.* Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // *Models in paleobiology*.— San Francisco, 1972.— P. 82—115.
- Engelmann G. F., Wiley E. O.* The place of ancestor-descendant relationships in phylogeny reconstruction // *Syst. Zool.*, 1977.— Vol. 26, N 1.— P. 1—11.
- Estabrook G. F.* Does common equal primitive? // *Syst. Bot.*, 1977.— Vol. 2.— P. 36—42.
- Estabrook G. F.* Some concepts for the estimation of evolutionary relationships in systematic botany // *Syst. Bot.*, 1978.— Vol. 3.— P. 146—158.
- Estabrook G. F.* The causes of character incompatibility // *Numerical taxonomy*.— Berlin, 1983.— P. 279—295.
- Estabrook G. F.* Evolutionary classification using convex phenetics // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 4.— P. 560—570.
- Estabrook G. F., Anderson W. R.* An estimate of phylogenetic relationships with the genus *Crusea* (Rubiaceae) using character compatibility analysis // *Syst. Bot.*, 1978.— Vol. 3.— P. 179—196.
- Estabrook G. F., Johnson C. S., McMorris F. R.* An idealized concept of the true cladistic character // *Math. Biosci.*, 1975.— Vol. 23.— P. 263—272.
- Estabrook G. F., Johnson C. S., McMorris F. R.* A mathematical foundation for the analysis of character compatibility // *Math. Biosci.*, 1976a.— Vol. 29.— P. 181—187.
- Estabrook G. F., Johnson C. S., McMorris F. R.* An algebraic analysis of cladistic characters // *Discrete Math.*, 1976b.— Vol. 16, N 2.— P. 141—147.
- Estabrook G. F., McMorris F. R.* When is one estimate of evolutionary relationships a refinement of another? // *J. math. Biol.*, 1980.— Vol. 10.— P. 367—373.
- Estabrook G. F., McMorris F. R., Meacham C. A.* Comparison of undirected phylogenetic trees based on subtrees of four evolutionary units // *Syst. Zool.*, 1985.— Vol. 34, N 2.— P. 193—200.
- Estabrook G. F., Meacham C. A.* How to determine the compatibility of undirected character state trees // *Math. Biosci.*, 1979.— Vol. 46.— P. 251—256.
- Estabrook G. F., Strauch J. G., Fiala K. L.* An application of compatibility analysis to the Blackliths' data on orthopteroïd insects // *Syst. Zool.*, 1977.— Vol. 26, N 3.— P. 269—276.
- Faith D. P.* A divisive algorithm for estimating parsimonious trees // *Numerical taxonomy*.— Berlin, 1983.— P. 335—339.
- Faith D. P.* Distance methods and the approximation of most-parsimonious trees // *Syst. Zool.*, 1985.— Vol. 34, N 3.— P. 312—325.
- Farris J. S.* The meaning of relationship and taxonomic procedure // *Syst. Zool.*, 1967.— Vol. 16, N 1.— P. 44—51.
- Farris J. S.* Categorical ranks and evolutionary taxa in numerical taxonomy // *Syst. Zool.*, 1968.— Vol. 17, N 2.— P. 151—159.
- Farris J. S.* On the cophenetic correlation coefficient // *Syst. Zool.*, 1969a.— Vol. 18, N 3.— P. 279—285.
- Farris J. S.* A successive approximations approach to characters weighting // *Syst. Zool.*, 1969b.— Vol. 18, N 4.— P. 374—385.
- Farris J. S.* Methods for computing Wagner trees // *Syst. Zool.*, 1970.— Vol. 19, N 1.— P. 83—92.
- Farris J. S.* The hypothesis of nonspecificity and taxonomic congruence // *Annu. Rev. Ecol. a. Syst.*, 1971.— Vol. 2.— P. 277—302.
- Farris J. S.* Estimating phylogenetic trees from distance matrices // *Amer. Natur.*, 1972.— Vol. 106, N 951.— P. 645—668.
- Farris J. S.* On comparing the shapes of taxonomic trees // *Syst. Zool.*, 1973a.— Vol. 22, N 1.— P. 50—54.
- Farris J. S.* A probability model for inferring evolutionary trees // *Syst. Zool.*, 1973b.— Vol. 22, N 3.— P. 250—256.
- Farris J. S.* Formal definitions of paraphyly and polyphyly // *Syst. Zool.*, 1975 (1974).— Vol. 23, N 4.— P. 548—554.
- Farris J. S.* Expected asymmetry of phylogenetic trees // *Syst. Zool.*, 1976a.— Vol. 25, N 2.— P. 196—198.
- Farris J. S.* Phylogenetic classification of fossils with recent species // *Syst. Zool.*, 1976b.— Vol. 25, N 3.— P. 271—282.
- Farris J. S.* Phylogenetic analysis under Dollo's law // *Syst. Zool.*, 1977a.— Vol. 26, N 1.— P. 77—88.
- Farris J. S.* Some further comments on LeQuesne's methods // *Syst. Zool.*, 1977b.— Vol. 26, N 2.— P. 220—223.
- Farris J. S.* On the phenetic approach to vertebrate classification // *Major patterns in vertebrate evolution*.— N.Y., 1977c.— P. 823—850.
- Farris J. S.* The 11th Annual Numerical Taxonomy Conference — and part of the 10th // *Syst. Zool.*, 1978a.— Vol. 27, N 2.— P. 229—238.
- Farris J. S.* Inferring phylogenetic trees from chromosome inversion data // *Syst. Zool.*, 1978b.— Vol. 27, N 3.— P. 275—284.
- Farris J. S.* An efficient method for finding monothetic groups // *Syst. Zool.*, 1979a (1978).— Vol. 27, N 4.— P. 468—472.
- Farris J. S.* On the naturalness of phylogenetic classification // *Syst. Zool.*, 1979b.— Vol. 28, N 2.— P. 200—214.
- Farris J. S.* The information content of the phylogenetic system // *Syst. Zool.*, 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 483—519.
- Farris J. S.* Naturalness, information, invariance, and the consequences of phenetic criteria // *Syst. Zool.*, 1981a (1980).— Vol. 29, N 4.— P. 360—381.
- Farris J. S.* The efficient diagnoses of the phylogenetic system // *Syst. Zool.*, 1981b (1980).— Vol. 29, N 4.— P. 389—401.
- Farris J. S.* Classifications among the mathematicians // *Syst. Zool.*, 1981c.— Vol. 30, N 2.— P. 208—221.
- Farris J. S.* Distance data in phylogenetic analysis // *Advances in cladistics*.— Bronx, 1981d.— P. 3—23.
- Farris J. S.* Outgroups and parsimony // *Syst. Zool.*, 1982.— Vol. 31, N 3.— P. 328—334.
- Farris J. S.* Simplicity and informativeness in systematics and phylogeny // *Syst. Zool.*, 1983a (1982).— Vol. 31, N 4.— P. 413—444.
- Farris J. S.* The logical basis of phylogenetic analysis // *Advances in cladistics*.— N.Y., 1983b.— Vol. 2.— P. 7—36.
- Farris J. S., Kluge A. G., Eckardt M. J.* A numerical approach to phylogenetic systematics // *Syst. Zool.*, 1970.— Vol. 19, N 2.— P. 172—189.
- Felsenstein J.* Maximum likelihood and minimum-steps methods for estimating evolutionary trees from data on discrete characters // *Syst. Zool.*, 1973a.— Vol. 22, N 3.— P. 240—249.
- Felsenstein J.* Maximum-likelihood estimation of evolutionary trees from continuous characters // *Amer. J. Hum. Genet.*, 1973b.— Vol. 25, N 5.— P. 471—492.
- Felsenstein J.* Number of evolutionary trees // *Syst. Zool.*, 1978.— Vol. 27, N 1.— P. 27—33.
- Felsenstein J.* Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading // *Syst. Zool.*, 1979a (1978).— Vol. 27, N 4.— P. 401—410.
- Felsenstein J.* Alternative methods of phylogenetic inference and their interrelationship // *Syst. Zool.*, 1979b.— Vol. 28, N 1.— P. 49—62.
- Felsenstein J.* A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility // *Biol. J. Linnean Soc.*, 1981a.— Vol. 16, N 3.— P. 183—196.
- Felsenstein J.* Evolutionary trees from gene frequencies and quantitative characters: finding maximum likelihood estimates // *Evolution*, 1981b.— Vol. 35, N 6.— P. 1229—1242.

Felsenstein J. Numerical methods for inferring evolutionary trees // *Quart. Rev. Biol.*, 1982 — Vol. 57, N 4. — P. 379—404.

Felsenstein J. Parsimony in systematics: biological and statistical issues // *Annu. Rev. Ecol. a. Syst.*, 1983. — Vol. 14. — P. 313—333.

Felsenstein J. The statistical approach to inferring evolutionary trees and what it tells us about parsimony and compatibility // *Cladistics: perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. — N.Y., 1984a. — P. 169—191.

Felsenstein J. Confidence limits on most parsimonious phylogenies under a molecular clock // *Genetics*, 1984b. — Vol. 107, N 1. — P. 2—31.

Felsenstein J. Phylogenies and the comparative method // *Amer. Natur.*, 1985a. — Vol. 125, N 1. — P. 1—15.

Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies with a molecular clock // *Syst. Zool.*, 1985b. — Vol. 34, N 2. — P. 152—161.

Felsenstein J. Phylogenies from gene frequencies: a statistical problem // *Syst. Zool.*, 1985c. — Vol. 34, N 3. — P. 300—311.

Felsenstein J., Sober E. Parsimony and likelihood: an exchange // *Syst. Zool.*, 1986. — Vol. 35, N 4. — P. 617—626.

Ferson S., Rohlf F. J., Koehn R. K. Measuring shape variation of two-dimensional outlines // *Syst. Zool.*, 1985. — Vol. 34, N 1. — P. 59—68.

Fiala K. L. A simulation model for comparing numerical taxonomic methods // *Numerical taxonomy*. — Berlin, 1983. — P. 87—91.

Fiala K. L., Sokal R. R. Factors determining the accuracy of cladogram estimation: evaluation using computer simulation // *Evolution*, 1985. — Vol. 39. — P. 609—622.

Finck S. V. Report on the Second Annual Meeting of the Willy Hennig Society // *Syst. Zool.*, 1982. — Vol. 31, N 2. — P. 180—197.

Fisher D. C. The role of functional analysis in phylogenetic inference: examples from the history of the Xiphosura // *Amer. Zool.*, 1981. — Vol. 21, N 1. — P. 47—62.

Fisher R. The use of multiple measurements in taxonomic problems // *Ann. Eugen.*, 1936. — Vol. 7. — P. 179—188.

Fitch W. M. Further improvements in the method for testing for evolutionary homology among proteins // *J. molec. Biol.*, 1970. — Vol. 49. — P. 1—14.

Fitch W. M. Toward defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology // *Syst. Zool.*, 1971. — Vol. 20, N 4. — P. 406—416.

Fitch W. M. The phyletic interpretation of macromolecular sequence information: Simple methods // *Major patterns in vertebrate evolution*. — N.Y.; L., 1977a. — P. 169—204.

Fitch W. M. The phyletic interpretation of macromolecular sequence information: Sample cases // *Major patterns in vertebrate evolution*. — N.Y.; L., 1977b. — P. 211—248.

Fitch W. M. On the problem of discovering the most parsimonious tree // *Amer. Natur.*, 1977c. — Vol. 111, N 978. — P. 223—257.

Fitch W. M. Numerical taxonomy: a special project // *Syst. Zool.*, 1979a. — Vol. 28, N 1. — P. 121.

Fitch W. M. Numerical taxonomy: a special project (II) // *Syst. Zool.*, 1979b. — Vol. 28, N 2. — P. 254—255.

Fitch W. M. Cautionary remarks on using gene expression events in parsimony procedures // *Syst. Zool.*, 1979c. — Vol. 28, N 3. — P. 375—379.

Fitch W. M., Margoliash E. Construction of phylogenetic trees // *Science*, 1967. — Vol. 155, N 3760. — P. 279—284.

Fitch W. M., Smith T. F. Implications of minimal length trees // *Syst. Zool.*, 1982. — Vol. 31, N 1. — P. 68—75.

Forey P. L. Neontological analysis versus palaeontological stories // *Problems of phylogenetic reconstruction*. — L., 1982. — P. 119—157.

Fortey R. A., Jefferies R. P. S. Fossils and phylogeny — A compromise approach // *Problems of phylogenetic reconstruction*. — L., 1982. — P. 197—234.

Foulds L. R., Hendy M. D., Penny D. A graph theoretic approach to the development of minimal phylogenetic trees // *J. molec. Evol.*, 1979. — Vol. 13. — P. 127—149.

Foulds L. R., Penny D., Hendy M. D. A general approach to proving the minimality of phylogenetic trees illustrated by an example with a set of 23 vertebrates // *J. molec. Evol.*, 1979. — Vol. 13. — P. 151—166.

Foulds L. R., Robinson R. W. Determining the asymptotic number of phylogenetic trees // *Proc. 7th Conf. Combin. Mathematics*. — Berlin, 1980. — P. 110—126.

Friday A. L. Parsimony, simplicity and what actually happened // *Zool. J. Linnean Soc.*, 1982. — Vol. 74, N 3. — P. 329—335.

Funk V. A. The value of natural classification // *Numerical taxonomy*. — Berlin, 1983. — P. 18—21.

Funk V. A., Brooks D. R. (eds.) *Advances in cladistics*. Bronx, 1981. — 250 p.

Gaffney E. S. An introduction to the logic of phylogeny reconstruction // *Phylogenetic analysis and paleontology*. — N.Y., 1979. — P. 79—111.

Gauld I. D., Mound L. A. Homoplasy and the delineation of holophyletic genera in some insect groups // *Syst. Entomol.*, 1982. — Vol. 7, N 1. — P. 73—86.

Gauld I. D., Underwood G. Some applications of the LeQuesne compatibility test // *Biol. J. Linnean Soc.*, 1986. — Vol. 29, N 3. — P. 191—222.

Ghiselin M. T. An application of the theory of definitions to taxonomic principles // *Syst. Zool.*, 1966a. — Vol. 15, N 2. — P. 127—130.

Ghiselin M. T. On psychologism in the logic of definitions to taxonomic principles // *Syst. Zool.*, 1966b. — Vol. 15, N 3. — P. 207—215.

Ghiselin M. T. The distinction between similarity and homology // *Syst. Zool.*, 1969a. — Vol. 18, N 1. — P. 148—149.

Ghiselin M. T. Non-phenetic evidence in phylogeny // *Syst. Zool.*, 1969b. — Vol. 18, N 4. — P. 460—462.

Ghiselin M. T. The principles and concepts of systematic biology // *Systematic biology*. — Washington, 1969c. — P. 45—55.

Ghiselin M. T. A radical solution to the species problem // *Syst. Zool.*, 1975 (1974). — Vol. 23, N 4. — P. 536—544.

Ghiselin M. T. Biogeographical units: more on radical solutions // *Syst. Zool.*, 1980a. — Vol. 29, N 1. — P. 80—85.

Ghiselin M. T. Phylogenetic mythogenesis and paleontology // *Evolution*, 1980b. — Vol. 34, N 4. — P. 822—824.

Ghiselin M. T. The metaphysics of phylogeny // *Paleobiology*, 1981. — Vol. 7. — P. 139—143.

Ghiselin M. T. "Definition", "character", and other equivocal terms // *Syst. Zool.*, 1984. — Vol. 33, N 1. — P. 104—110.

Gilmartin A. J. Effects of changes in characters sets upon within-group phenetic distance // *Syst. Zool.*, 1976. — Vol. 25, N 2. — P. 129—136.

Gilmour J. S. L. Taxonomy and philosophy // *The new systematics*. — Oxford, 1940. — P. 461—474.

Gilmour J. S. L. Taxonomy // *Contemporary botanical thought*. — Edinburgh, 1961. — P. 27—45.

Gilmour J. S. L., Walters S. M. Philosophy and classification // *Vistas in botany*. — Oxford, 1964. — Vol. 4. — P. 1—22.

Gingerich P. D. Stratophenetic approach to phylogeny reconstruction in vertebrate paleontology // *Phylogenetic analysis and paleontology*. — N.Y., 1979. — P. 41—77.

Gingerich P. D. Paleontology, phylogeny, and classification: an example from the mammalian fossil record // *Syst. Zool.*, 1980 (1979). — Vol. 28, N 4. — P. 451—464.

Goodman M. J., Czelusniak M. J., Moore G. W. et al. Fitting the gene lineage, into its species lineage, a parsimony strategy illustrated by cladograms constructed from globin sequences // *Syst. Zool.*, 1979. — Vol. 28, N 2. — P. 132—163.

Goodman M. J., Weiss M. L., Gzelusniak M. J. Molecular evolution above the species level: branching pattern, rates, and mechanisms // *Syst. Zool.*, 1983 (1982). — Vol. 31, N 4. — P. 376—399.

Gosliner T. M., Ghiselin M. T. Parallel evolution in opisthobranch gastropods and its implications for phylogenetic methodology // *Syst. Zool.*, 1984. — Vol. 33, N 3. — P. 255—274.

- Gould S. J. Ontogeny and phylogeny.—L., 1977.—501 p.
- Gould S. J. On the importance of heterochrony for evolutionary biology // Syst. Zool., 1979.—Vol. 28, N 2.—P. 224—226.
- Gould S. J. The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution // Perspectives in evolution.—Sunderland, 1982.—P. 83—104.
- Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology, 1977.—Vol. 3.—P. 115—131.
- Gower J. C. Maximal predictive classifications // Biometrics, 1974.—Vol. 30, N 4.—P. 643—654.
- Gregg J. R. The language of taxonomy.—N.Y., 1954.—70 p.
- Griffiths G. C. D. Some fundamental problems in biological classifications // Syst. Zool., 1974a (1973)—Vol. 22, N 4.—P. 338—343.
- Griffiths G. C. D. On the foundations of biological systematics // Acta biotheor., 1974b. Vol. 23, N 3/4.—P. 85—131.
- Griffiths G. C. D. The future of Linnean nomenclature // Syst. Zool., 1976.—Vol. 25, N 2.—P. 168—173.
- Guise A., Peacock D., Gleaves T. A method for identification of parallelism in discrete character sets // Zool. J. Linnean Soc., 1982.—Vol. 74, N 3.—P. 293—303.
- Halstead L. B. Evolutionary trends and the phylogeny of the Agnatha // Problems of phylogenetic reconstruction.—L., 1982.—P. 159—196.
- Hansell R.I.C., Chant D. A. A method for estimating relative weights applied to characters by classical taxonomy // Syst. Zool., 1973.—Vol. 22, N 1.—P. 46—49.
- Hansell R.I.C., Ewing B. The detection and estimation of character weighting in classifications // J. theor. Biol., 1973.—Vol. 39, N 2.—P. 297—314.
- Hansell R.I.C., Sneath P.H.A. Algorithms optimizing the taxonomic information of classifications // Numerical taxonomy.—Berlin, 1983.—P. 97—101.
- Harding E. F. The probabilities of rooted tree-shapes generated by random bifurcation // Advances in applied probability, 1971.—Vol. 3.—P. 44—77.
- Harding E. F. The probabilities of the shapes of randomly bifurcating trees // Stochastic geometry.—N.Y., 1974.—P. 259—269.
- Harper C. W. Phylogenetic inference in paleontology // J. Paleontol., 1976.—Vol. 50, N 1.—P. 180—193.
- Harper C. W. A Bayesian probability view of phylogenetic systematics // Syst. Zool., 1980 (1979)—Vol. 28, N 4.—P. 547—553.
- Harper C. W., Platnick N. I. Phylogenetic and cladistic hypothesis: A debate // Syst. Zool., 1978.—Vol. 27, N 3.—P. 354—362.
- Hartigan J. A. Minimum mutation fits to a given tree // Biometrics, 1973.—Vol. 29, N 1.—P. 53—65.
- Hartigan J. A. Clustering algorithms.—N.Y., 1975.—351 p.
- Häuser C. L. The debate about the biological species concept — A review // Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch, 1987.—Vol. 25, N 4.—P. 241—256.
- Hecht M. K. Phylogenetic inference and methodology as applied to the vertebrate record // Evol. Biol., 1976.—Vol. 9.—P. 335—363.
- Hecht M. K., Edwards J. L. The determination of parallel or monophyletic relationships: The proteid salamanders — A test case // Amer. Natur., 1976.—Vol. 110, N 974.—P. 653—677.
- Hecht M. K., Edwards J. L. The methodology of phylogenetic inference above the species level // Major patterns in vertebrate evolution.—N.Y., 1977.—P. 3—51.
- Hendy M. D. On Fitch and Smith's conjecture for minimal length trees // Syst. Zool., 1983.—Vol. 32, N 3.—P. 276—277.
- Hendy M. D., Penny D. Cladograms should be called trees // Syst. Zool., 1984.—Vol. 33, N 2.—P. 245—247.
- Hennig W. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.—Berlin, 1950.—370 S.
- Hennig W. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten // Beitr. Entomol., 1953.—Sonderheft 3.—S. 1—85.
- Hennig W. Systematik und Phylogenese // Ber. Hundertjahre dt. entomol. Ges., 1957 (1956)—S. 50—71.
- Hennig W. Phylogenetic systematics // Annu. Rev. Entomol., 1965.—Vol. 10.—P. 97—116.
- Hennig W. Phylogenetic systematics.—Urbana, 1966.—263 p.
- Hennig W. Zur Situation der biologischen Systematik // Erlang. Forsch., Ser. B, 1971.—Bd. 4.—S. 7—15.
- Hennig W. Kritische Bemerkungen zur Frage „Cladistic analysis or cladistic classification?“ // Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch, 1974.—Bd 12, H. 4.—S. 279—294.
- Hennig W. Cladistic analysis or cladistic classification?: a reply to Ernst Mayr // Syst. Zool., 1975.—Vol. 24, N 2.—P. 244—256.
- Hennig W. Insect phylogeny.—Chichester, 1981.—514 p.
- Hill C., Crane P. R. Evolutionary cladistics and the origin of angiosperms // Problems of phylogenetic reconstruction.—L., 1982.—P. 269—361.
- Hill M. O., Smith A.J.E. Principal component analysis of taxonomic data with multiple discrete characters // Taxon, 1976.—Vol. 25, N 2/3.—P. 249—255.
- Hogeweg P. Iterative character weighing in numerical taxonomy // Comput. Biol. a. Med., 1976.—Vol. 6, N 3.—P. 199—211.
- Holman E. W. A taxonomic difference between the Caminalcules and real organisms // Syst. Zool., 1986.—Vol. 35, N 2.—P. 259—261.
- Hull D. L. Certainly and circularity in evolutionary taxonomy // Evolution, 1967.—Vol. 21, N 1.—P. 174—189.
- Hull D. L. The operational imperative — Sense and nonsense in operationism // Syst. Zool., 1968.—Vol. 17, N 4.—P. 438—457.
- Hull D. L. Contemporary systematic philosophies // Annu. Rev. Ecol. a. Syst., 1970.—Vol. 1.—P. 19—54.
- Hull D. L. Philosophy of biological sciences. Englewood Cliffs, 1974.—148 p.
- Hull D. L. Central subjects and historical narratives // History a. Theory, 1975.—Vol. 14.—P. 253—274.
- Hull D. L. Are species really individuals? // Syst. Zool., 1976.—Vol. 25, N 2.—P. 174—191.
- Hull D. L. The limits of cladism // Syst. Zool., 1980 (1979)—Vol. 28, N 4.—P. 416—440.
- Hull D. L. Can Kripke alone save essentialism? A reply to Kitts // Syst. Zool., 1984.—Vol. 33, N 1.—P. 110—112.
- Humphries J. M., Bookstein F. L., Cherroff B. et al. Multivariate discrimination by shape in relation to size // Syst. Zool., 1981.—Vol. 30, N 3.—P. 291—308.
- Huxley J. S. The three types of evolutionary process // Nature, 1957.—Vol. 180, N 4584.—P. 454—455.
- Huxley J. S. Evolutionary processes and taxonomy, with special reference to grades // Systematics of to-day.—Uppsala, 1958.—P. 21—39.
- Inger R.F. The development of a phylogeny of frogs // Evolution, 1967.—Vol. 21, N 2.—P. 369—384.
- Inglis W. G. The observational basis of homology // Syst. Zool., 1966.—Vol. 15, N 1.—P. 219—228.
- Inglis W. G. Similarity and homology // Syst. Zool., 1970.—Vol. 19, N 1.—P. 93.
- James M. T. Numerical versus phylogenetic taxonomy // Syst. Zool., 1963.—Vol. 12, N 2.—P. 91—93.
- Jardine N. The concept of homology // Brit. J. Philos. Sci., 1967.—Vol. 18.—P. 125—139.
- Jardine N. A logical basis for biological classification // Syst. Zool., 1969.—Vol. 18, N 1.—P. 37—52.
- Jardine N. The observational and theoretical components of homology: A study based on the morphology of the dermal skull-roots of rhipidistian fishes // Biol. J. Linnean Soc. London, 1970.—Vol. 1.—P. 327—361.
- Jardine N. The application of Simpson's criterion of consistency to phenetic classification // Syst. Zool., 1971.—Vol. 20, N 1.—P. 70—72.
- Jardine N., Sibson R. Mathematical taxonomy.—N.Y., L., 1971.—286 p.
- Jeffrey C. Advances in cladistics. A review // Kew Bull., 1983.—Vol. 38, N 1.—P. 1—10.

Jensen R. J. Wagner networks and Wagner trees: a presentation of methods for estimating most parsimonious solutions // *Taxon*, 1981.— Vol. 30, N 3.— P. 576—590.

Jensen R. J. A practical view of numerical taxonomy or should I be a pheneticist or cladist? // *Numerical taxonomy*.— Berlin, 1983.— P. 53—71.

Johnson L.A.S. Rainbow's end: the quest for an optimal taxonomy // *Syst. Zool.*, 1970.— Vol. 19, N 3.— P. 203—239.

Kiriakoff S. G. Filosofische grondslagen van de biologische systematiek // *Natuurw. Tijdschr.*, 1960.— Deel 42.— S. 35—57.

Kiriakoff S. G. On the Neo-Adansonian school // *Syst. Zool.*, 1967.— Vol. 11, N 4.— P. 180—185.

Kiriakoff S. G. Comment on James' letter // *Syst. Zool.*, 1963.— Vol. 12, N 2.— P. 93—94.

Kiriakoff S. G. Some remarks on Sokal and Sneath's Principles of Numerical Taxonomy // *Syst. Zool.*, 1965.— Vol. 14.— P. 61—64.

Kiriakoff S. G. Cladism and phylogeny // *Syst. Zool.*, 1966.— Vol. 15, N 1.— P. 91—93.

Kitts D. B. Can baptism alone save a species? // *Syst. Zool.*, 1983.— Vol. 32, N 1.— P. 27—33.

Kitts D. B. The names of species: a reply to Hull // *Syst. Zool.*, 1984.— Vol. 33, N 1.— P. 112—115.

Kluge A. G. Phylogenetic relationships in the lizard family Pygopodidae: an evaluation of theory, methods and data // *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 1976.— N 152.— 72 p.

Kluge A. G., Farris J. S. Quantitative phyletics and evolution of anurans // *Syst. Zool.*, 1969.— Vol. 18, N 1.— P. 1—32.

Kronenfeld D. B. Numerical taxonomy: Old techniques and new assumptions // *Curr. Anthropol.*, 1985.— Vol. 26, N 11.— P. 21—41.

Lakatos I. Falsification and the methodology of scientific research programmes // *Criticism and the growth of knowledge*.— Cambridge, 1970.— P. 91—195.

Lakatos I. Popper on demarcation and induction // *The philosophy of Karl Popper*.— Illinois, 1974.— Pt 1.— P. 241—273.

Lanyon S. M. Detecting internal inconsistencies in distance data // *Syst. Zool.*, 1985.— Vol. 34, N 4.— P. 397—403.

Lejkovich L. P. A loss function minimization strategy for grouping from dendrograms // *Syst. Zool.*, 1976a.— Vol. 25, N 1.— P. 41—48.

Lejkovich L. P. Hierarchical clustering from principal coordinates: An efficient method for small to very large numbers of objects // *Math. Biosci.*, 1976b.— Vol. 31.— P. 157—174.

Lejkovich L. P. Conditional clustering // *Biometrics*, 1980.— Vol. 36, N 1.— P. 43—58.

Legendre P. A posteriori weighting of descriptors // *Taxon*, 1975.— Vol. 24, N 5/6.— P. 603—608.

Legendre P. Report on Nineteenth International Numerical Taxonomy Conference // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 1.— P. 135—139.

LeQuesne W. J. A method of selection of characters in numerical taxonomy // *Syst. Zool.*, 1969.— Vol. 18, N 2.— P. 201—206.

LeQuesne W. J. Further studies based on the uniquely derived character concept // *Syst. Zool.*, 1972.— Vol. 21, N 2.— P. 281—288.

LeQuesne W. J. The uniquely evolved character concept and its cladistic application // *Syst. Zool.*, 1975 (1974).— Vol. 23, N 4.— P. 513—517.

LeQuesne W. J. The uniquely evolved character concept // *Syst. Zool.*, 1977.— Vol. 26, N 2.— P. 218—230.

LeQuesne W. J. Compatibility analysis and the iniquely derived character concept // *Syst. Zool.*, 1979.— Vol. 28, N 1.— P. 92—94.

LeQuesne W. J. Compatibility analysis and its applications // *Zool. J. Linnean Soc.*, 1982.— Vol. 74, N 3.— P. 267—275.

Lewontin R. The bases of conflict in biological explanation // *J. Hist. Biol.*, 1969.— Vol. 2, N 1.— P. 35—45.

Lindenfelser M. E. Morphometric and allozymic congruence: evolution in the prawn *Macrobraichium rosenbergii* (Decapoda: Palaemonidae) // *Syst. Zool.*, 1984.— Vol. 33, N 2.— P. 195—204.

Løvtrup S. Classification, convention and logic // *Zool. Scripta*, 1973.— Vol. 2, N 2/3.— P. 49—61.

Løvtrup S. On the phylogenetic classification // *Acta zool. cracov.*, 1975.— T. 20, N 14.— P. 499—523.

Løvtrup S. On the falsifiability of neo-Darwinism // *Evol. Theory*, 1976.— Vol. 1.— P. 267—283.

Løvtrup S. Phylogenetics: some comments on cladistic theory and method // *Major patterns and vertebrate evolution*.— N.Y., 1977.— P. 805—822.

Løvtrup S. The evolutionary species: fact or fiction // *Syst. Zool.*, 1979.— Vol. 28, N 3.— P. 386—392.

Lubischew A. A. On some contradictions in general taxonomy and evolution // *Evolution*, 1963.— Vol. 17, N 4.— P. 414—430.

Lubischew A. A. Philosophical aspects of taxonomy // *Annu. Rev. Entomol.*, 1969.— Vol. 14.— P. 19—38.

Lundberg J. G. Wagner networks and ancestors // *Syst. Zool.*, 1972.— Vol. 21, N 4.— P. 398—413.

Macbeth M. [Review of] Darwinism defended: a guide to the evolution controversies.— M. Ruse. 1982 // *Syst. Zool.*, 1982.— Vol. 31, N 2.— P. 230—234.

Maddison W. P., Donoghue M. J., Maddison D. R. Outgroup analysis and parsimony // *Syst. Zool.*, 1984.— Vol. 33, N 1.— P. 83—103.

Margulis L., Margulis T. N. A note on the equivalence of characters: pheneticist vs. phylogeneticist // *Syst. Zool.*, 1968.— Vol. 17, N 4.— P. 477—479.

Marx H., Rabb G. B. Character analysis: an empirical approach applied to advanced snakes // *J. Zool.*, 1970.— Vol. 161, pt 4.— P. 525—548.

Marx H., Rabb G. B. Phyletic analysis of fifty characters of advanced snakes // *Fieldiana Zoology*, 1972.— Vol. 63.— 231 p.

Maynard Smith J. The status of neo-Darwinism // *Towards a theoretical biology*.— Aldine, 1969.— Vol. 2.— P. 82—89.

Mayr E. Numerical phenetics and taxonomic theory // *Syst. Zool.*, 1965a.— Vol. 14, N 2.— P. 73—97.

Mayr E. Classification and phylogeny // *Amer. Zool.*, 1965b.— Vol. 5, N 1.— P. 165—174.

Mayr E. Theory of biological classification // *Nature*, 1968.— Vol. 220, N 5167.— P. 545—548.

Mayr E. Principles of systematic zoology.— N.Y., 1969.— 428 p.

Mayr E. Cladistic analysis or cladistic classification? // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch.*, 1974.— Bd 12, H. 2.— S. 94—128.

Mayr E. Biological classification: toward a synthesis of opposing methodologies // *Science*, 1981.— Vol. 214, N 4520.— P. 510—516.

Mayr E. The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance.— Cambridge, 1982.— 974 p.

Maze J., Hughes G. C. Monophyletic taxa — A reasonable definition // *Syst. Zool.*, 1973.— Vol. 22, N 1.— P. 84.

McGinley R. J., Michener C. D. Dr. Nelson on dendronomics // *Syst. Zool.*, 1980.— Vol. 29, N 1.— P. 91—93.

McMorris F. R. Compatibility criteria for cladistic and qualitative taxonomic characters // *Proc. 8th Intern. Conf. Numerical Taxonomy*.— San Francisco, 1975.— P. 399—415.

McMorris F. R. On the compatibility of binary qualitative taxonomic characters // *Bull. math. Biol.*, 1977.— Vol. 39.— P. 133—138.

McNeill J. Purposeful phenetics // *Syst. Zool.*, 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 465—482.

McNeill J. Report on the Fifteenth Annual Numerical Taxonomy Conference // *Syst. Zool.*, 1982a.— Vol. 31, N 2.— P. 197—201.

McNeill J. Phylogenetic reconstruction and phenetic taxonomy // *Zool. J. Linnean Soc.*, 1982b.— Vol. 74, N 3.— P. 337—344.

McNeill J. The future of numerical methods in plant systematics: a personal prospect // Numerical taxonomy. — Berlin, 1983. — P. 47—52.

Meacham C. A. A probability measure for character compatibility // Math. Biosci., 1981a. — Vol. 57. — P. 1—18.

Meacham C. A. A manual method for character compatibility analysis // Taxon, 1981b. — Vol. 30, N 3. — P. 591—600.

Meacham C. A. The role of hypothesized direction of characters in the estimation of evolutionary history // Taxon, 1984. — Vol. 33, N 1. — P. 26—38.

Michener C. D. Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (Hymenoptera) // Bull. Amer. Mus. natur. Hist., 1944. — Vol. 82, art. 6. — P. 151—326.

Michener C. D. Diverse approaches to systematics // Evol. Biol., 1970. — Vol. 4. — P. 1—37.

Michener C. D. Discordant evolution and the classification of allodapine bees // Syst. Zool., 1977. — Vol. 26, N 1. — P. 32—56.

Michener C. D., Sokal R. R. A quantitative approach to a problem in classification // Evolution, 1957. — Vol. 11, N 2. — P. 130—162.

Michener C. D., Sokal R. R. Two tests of the nonspecificity hypothesis in the *Hoplitis* complex (Hymenoptera: Megachilidae) // Ann. entomol. Soc. Amer., 1966. — Vol. 59, N 6. — P. 1211—1217.

Mickevich M. F. Taxonomic congruence // Syst. Zool., 1978a. — Vol. 27, N 2. — P. 143—158.

Mickevich M. F. Comments on the recognition of convergence and parallelism on Wagner trees // Syst. Zool., 1978b. — Vol. 27, N 2. — P. 239—242.

Mickevich M. F. Taxonomic congruence: Rohlf and Sokal's misunderstanding // Syst. Zool., 1980. — Vol. 29, N 2. — P. 162—176.

Mickevich M. F. Transformation series analysis // Syst. Zool., 1983a (1982). — Vol. 31, N 4. — P. 461—478.

Mickevich M. F. Parsimony: introduction // Advances in cladistics. — N.Y., 1983b. — Vol. 2. — P. 3—5.

Mickevich M. F., Farris J. S. The implications of congruence in *Menidia* // Syst. Zool., 1981. — Vol. 30, N 3. — P. 351—370.

Mickevich M. F., Johnson M. S. Congruence between morphological and allozyme data in evolutionary inference and character evolution // Syst. Zool., 1976. — Vol. 25, N 3. — P. 260—270.

Mickevich M. F., Mitter C. M. Evolutionary pattern in allozyme data: a systematic approach // Advances in cladistics. — N.Y., 1983. — Vol. 2. — P. 169—176.

Morse J. C., White D. F. A technique for analysis of historical biogeography and other characters in comparative biology // Syst. Zool., 1979. — Vol. 28, N 3. — P. 356—365.

Moss W. W. Report on NATO Advanced Study Institute on Numerical Taxonomy // Syst. Zool., 1983. — Vol. 32, N 1. — P. 76—83.

Moss W. W., Hendrickson J. A. Numerical taxonomy // Annu. Rev. Entomol., 1973. — Vol. 18. — P. 227—258.

Murray B. G. The structure of theory, and the role of competition in community dynamics // Oikos, 1986. — Vol. 46, N 2. — P. 145—158.

Neff N. A. A rational basis for a priori character weighting // Syst. Zool., 1986. — Vol. 35, N 1. — P. 110—123.

Nei M., Tajima F., Tateno Y. Accuracy of phylogenetic trees from molecular data // J. molec. Evol., 1983. — Vol. 19. — P. 153—170.

Nelson G. "Cladism" as a philosophy of classification // Syst. Zool., 1971a. — Vol. 20, N 3. — P. 373—376.

Nelson G. J. Paraphyly and polyphyly: redefinitions // Syst. Zool., 1971b. — Vol. 20, N 4. — P. 471—472.

Nelson G. J. Phylogenetic relationship and classification // Syst. Zool., 1972a. — Vol. 21, N 2. — P. 227—231.

Nelson G. J. "Science or politics?": a reply to H. F. Howden // Syst. Zool., 1972b. — Vol. 21, N 3. — P. 341—342.

Nelson G. J. Comments on Hennig's "phylogenetic systematics" and its influence on ichthyology // Syst. Zool., 1972c. — Vol. 21, N 4. — P. 364—374.

Nelson G. J. "Monophyly again?" — a reply to P. D. Ashlock // Syst. Zool., 1973a. — Vol. 22, N 3. — P. 310—312.

Nelson G. J. Negative gains and positive losses: a reply to J. G. Lundberg // Syst. Zool., 1973b. — Vol. 22, N 3. — P. 330.

Nelson G. J. Classification as an expression of phylogenetic relationship // Syst. Zool., 1974 (1973). — Vol. 22, N 4. — P. 344—359.

Nelson G. J., Professor Michener on phenetics — old and new // Syst. Zool., 1978a. — Vol. 27, N 1. — P. 104—112.

Nelson G. J. The perils of perfection: a reply to D. H. Colless // Syst. Zool., 1978b. — Vol. 27, N 1. — P. 124.

Nelson G. J. Classification and prediction: a reply to Kitts // Syst. Zool., 1978c. — Vol. 27, N 2. — P. 216—218.

Nelson G. J. Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law // Syst. Zool., 1978d. — Vol. 27, N 3. — P. 324—345.

Nelson G. Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions, with a historical note on Adanson's Familles des Plantes (1763—1764) // Syst. Zool., 1979. — Vol. 28, N 1. — P. 1—21.

Nelson G., Platnick N. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. — N.Y., 1981. — 567 p.

Owen J. G., Chmielewski M. A. On canonical variates analysis and the construction of confidence ellipses in systematic studies // Syst. Zool., 1985. — Vol. 34, N 3. — P. 366—374.

Panachen A. L. The use of parsimony in testing phylogenetic hypotheses // Zool. J. Linnean Soc., 1982. — Vol. 74, N 3. — P. 305—328.

Patterson C. Verifiability in systematics // Syst. Zool., 1978. — Vol. 27, N 2. — P. 218—222.

Patterson C. Cladistics // Biologist, 1980. — Vol. 27, N 5. — P. 234—240.

Patterson C. Significance of fossils in determining evolutionary relationships // Ann. Rev. Ecol. a. Syst., 1981. — Vol. 12. — P. 195—223.

Patterson C. Classes and clads or individuals and evolution // Syst. Zool., 1982a. — Vol. 31, N 3. — P. 284—286.

Patterson C. Morphological characters and homology // Problems of phylogenetic reconstruction. — L., 1982b. — P. 21—74.

Patterson C., Rosen D. E. Review of ichthyofectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils // Bull. Amer. Mus. natur. Hist., 1977. — Vol. 158, art. 2. — P. 81—172.

Penny D. Criteria for optimising phylogenetic trees and the problem of determining the roof of a tree // J. molec. Evol., 1976. — Vol. 8. — P. 95—116.

Penny D. Towards a basis for classification: The incompleteness of distance measures, incompatibility analysis and phenetic classification // J. theor. Biol., 1982a. — Vol. 96, N 2. — P. 129—142.

Penny D. Graph theory, evolutionary trees and classification // Zool. J. Linnean Soc., 1982b. — Vol. 74, N 3. — P. 277—292.

Penny D., Foulds L. R., Hendy M. D. Testing the theory of evolution by comparing phylogenetic trees constructed from five different protein sequence // Nature, 1982. — Vol. 297. — P. 197—200.

Penny D., Hendy M. D. The use of tree comparison metrics // Syst. Zool., 1985. — Vol. 34, N 1. — P. 75—82.

Peters R. H. Tautology in evolution and ecology // Amer. Natur., 1976. — Vol. 110, N 971. — P. 1—12.

Peters R. H. Predictable problems with tautology in evolution and ecology // Amer. Natur., 1978. — Vol. 112, N 986. — P. 759—762.

Phipps J. B. Dendrogram topology: capacity and retrieval // Canad. J. Bot., 1976a. — Vol. 54, N 8. — P. 679—685.

Phipps J. B. The number of classification // Canad. J. Bot., 1976b. — Vol. 54, N 8. — P. 686—688.

Pimentel R. A. A comparative study of data and ordination techniques based on a hybrid swarm of sand verbenas (*Abrotia Juss.*) // Syst. Zool., 1981. — Vol. 30, N 3. — P. 250—267.

Platnick N. I. Are monotypic genera possible? // Syst. Zool., 1976. — Vol. 25, N 2. — P. 198—199.

Platnick N. I. Parallelism in phylogeny reconstruction // *Syst. Zool.*, 1977a.— Vol. 26, N 1.— P. 93—96.

Platnick N. I. Paraphyletic and polyphyletic groups // *Syst. Zool.*, 1977b.— Vol. 26, N 2.— P. 195—200.

Platnick N. I. Monotypy and the origin of higher taxa: a reply to E. O. Wiley // *Syst. Zool.*, 1977c.— Vol. 26, N 3.— P. 355—357.

Platnick N. I. Cladograms, phylogenetic trees, and hypothesis testing // *Syst. Zool.*, 1977d.— Vol. 26, N 4.— P. 438—442.

Platnick N. I. Adaptation, selection, and falsifiability // *Syst. Zool.*, 1978a.— Vol. 27, N 3.— P. 347—348.

Platnick N. I. Classifications, historical narratives, and hypothesis // *Syst. Zool.*, 1978b.— Vol. 27, N 3.— P. 365—369.

Platnick N. I. Philosophy and the transformation of cladistics // *Syst. Zool.*, 1980 (1979)— Vol. 28, N 4.— P. 537—546.

Platnick N. I. Defining characters and evolutionary groups // *Syst. Zool.*, 1982.— Vol. 31, N 3.— P. 282—284.

Platnick N. I., Funk V. A. (eds.). Advances in cladistics.— N.Y., 1983.— Vol. 2.— 218 p.

Platnick N. I., Gaffney E. S. Evolutionary biology: a popperian perspective // *Syst. Zool.*, 1978.— Vol. 27, N 1.— P. 137—141.

Platnick N. I., Marcus L. The 12th Annual Numerical Taxonomy Conference // *Syst. Zool.*, 1979.— Vol. 28, N 2.— P. 232—238.

Podani J., Dickinson T. A. Comparison of dendrograms: a multivariate approach // *Canad. J. Bot.*, 1984.— Vol. 62, N 12.— P. 2765—2778.

Popper K. R. The logic of scientific discovery.— N.Y., 1959.— 480 p.

Popper K. R. Conjectures and refutations — the growth of scientific knowledge.— L., 1963.— 417 p.

Popper K. R. Objective knowledge: an evolutionary approach.— Oxford., 1973.— 380 p.

Prager E. M., Wilson A. C. Construction of phylogenetic trees for proteins and nucleic acids: empirical evaluation of alternative matrix methods // *J. molec. Evol.*, 1978.— Vol. 11.— P. 129—142.

Presch W. Phenetic analysis of a single data set: phylogenetic implications // *Syst. Zool.*, 1979.— Vol. 28, N 3.— P. 366—371.

Queiroz K. de. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics // *Syst. Zool.*, 1985.— Vol. 34, N 3.— P. 280—299.

Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems...— Leipzig, 1956.— 364 S.

Rensch B. Evolution above the species level.— N.Y., 1960.— 419 p.

Ridley M. Evolution and classification. The reformation of cladism.— L.; N.Y., 1986.— 201 p.

Rieger R., Tyler S. The homology theorem in infrastructural research // *Amer. Zool.*, 1979.— Vol. 19.— P. 655—664.

Rieppel O. Ontogeny and the recognition of primitive character states // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch.*, 1979.— Bd 17, H. 1.— S. 57—61.

Rieppel O. Why to be a cladist // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch.*, 1980a.— Vol. 18, N 2.— P. 81—90.

Rieppel O. Homology, a deductive concept? // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch.*, 1980b.— Vol. 18, N 4.— S. 315—319.

Rogers J. S. Measures of genetic similarity and genetic distance // *Studies Genet. VII / Univ. Texas Publ.*, 1972.— N 7213.— P. 145—153.

Rogers J. S. Deriving phylogenetic trees from allele frequencies // *Syst. Zool.*, 1984.— Vol. 33, N 1.— P. 52—63.

Rogers J. S. Deriving phylogenetic trees from allele frequencies: a comparison of nine genetic distances // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 3.— P. 297—310.

Rohlf F. J. Congruence of larval and adult classification in *Aedes* (Diptera: Culicidae) // *Syst. Zool.*, 1963.— Vol. 12, N 3.— P. 97—117.

Rohlf F. J. A randomization test of the hypothesis on non-specificity in numerical taxonomy // *Taxon*, 1965.— Vol. 14.— P. 262—267.

Rohlf F. J. Methods of comparing classifications // *Annu. Rev. Ecol. a. Syst.*, 1974.— Vol. 5.— P. 101—113.

Rohlf F. J. Numbering binary trees with labeled terminal vertices // *Bull. Math. Biol.*, 1982a.— Vol. 45.— P. 33—40.

Rohlf F. J. Consensus indices for comparing classifications // *Math. Biosci.*, 1982b.— Vol. 59.— P. 131—144.

Rohlf F. J. A note on minimum length trees // *Syst. Zool.*, 1984.— Vol. 33, N 3.— P. 341—343.

Rohlf F. J., Colless D. H., Hart G. Taxonomic congruence re-examined // *Syst. Zool.*, 1983a.— Vol. 32, N 2.— P. 144—158.

Rohlf F. J., Colless D. H., Hart G. Taxonomic congruence — a reanalysis // *Numerical taxonomy*— Berlin, 1983b.— P. 82—86.

Rohlf F. J., Fisher D. R. Tests for hierarchical structure in random data sets // *Syst. Zool.*, 1968.— Vol. 17, N 4.— P. 407—412.

Rohlf F. J., Sokal R. R. Comments on taxonomic congruence // *Syst. Zool.*, 1980.— Vol. 29, N 1.— P. 97—101.

Rohlf F. J., Sokal R. R. Comparing numerical taxonomic studies // *Syst. Zool.*, 1981.— Vol. 30, N 4.— P. 459—490.

Rosen D. E. Do current theories of evolution satisfy the basic requirements of explanation? // *Syst. Zool.*, 1982.— Vol. 31, N 1.— P. 76—85.

Rosen D. E., Buth D. G. Empirical evolutionary research versus neo-Darwinian speculation // *Syst. Zool.*, 1980.— Vol. 29, N 3.— P. 300—308.

Ross H. H. A generic classification of the Nearctic sawflies (Hymenoptera, Symphyta) // *Illinois Biol. Monogr.*, 1937.— Vol. 15, N 2.— 173 p.

Roth V. L. On homology // *Biol. J. Linn. Soc.*, 1984.— Vol. 22, N 1.— P. 13—29.

Ruse M. Gregg's paradox: a proposed revision to Buck and Hull's solution // *Syst. Zool.*, 1971.— Vol. 20, N 2.— P. 234—245.

Ruse M. Falsifiability, consistency, and systematics // *Syst. Zool.*, 1980 (1979)— Vol. 28, N 4.— P. 530—536.

Ruse M. Darwinism defended: a guide to the evolution controversies.— Reading, 1982.— 376 p.

Saether O. A. The canalized evolutionary potential: inconsistencies in phylogenetic reasoning // *Syst. Zool.*, 1983.— Vol. 32, N 4.— P. 343—359.

Savage H. M. The shape of evolution: systematic tree topology // *Biol. J. Linn. Soc.*, 1983.— Vol. 21, N 3.— P. 225—244.

Schindewolf O. H. Homologie und Taxonomie. Morphologische Grandlegung und Phylogenetische Auslegung // *Acta biotheor.*, 1968.— Vol. 18, N 1/4.— P. 235—238.

Schlee D. Numerical phyletics: and analysis from the viewpoint of phylogenetic systematics // *Entomol. scand.*, 1975.— Vol. 6.— P. 193—208.

Schlee D. Structures and functions, their general significance for phylogenetic reconstruction in recent and fossil taxa // *Zool. Scripta*, 1976.— Vol. 5, N 3/4.— P. 181—184.

Schlee D. Revisionary notes // *W. Hennig. Insect phylogeny*.— Chichester, 1981.— P. 12—19, 46—47.

Schuh R. T. Willi Hennig Society: report on the First Annual Meeting // *Syst. Zool.*, 1981.— Vol. 30, N 1.— P. 76—81.

Schuh R. T., Farris J. S. Methods for investigating taxonomic congruence and their application to the Leptodomorpha // *Syst. Zool.*, 1981.— Vol. 30, N 3.— P. 331—351.

Schuh R. T., Pothenus J. T. Analysis of taxonomic congruence among morphological, ecological, and biogeographic data sets for the Leptodomorpha (Hemiptera) // *Syst. Zool.*, 1980.— Vol. 29, N 1.— P. 1—26.

Settle T. W. Popper on "When is a science not a science?" // *Syst. Zool.*, 1980 (1979)— Vol. 28, N 4.— P. 521—529.

Settle T. Kitts on Popper: a reply // *Syst. Zool.*, 1981.— Vol. 30, N 2.— P. 200—202.

Shaffer H. B. Utility of quantitative genetic parameters in character weighting // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 1.— P. 124—134.

Shao K., Rohlf F. J. Sampling distribution of consensus indices when all bifurcating trees are equally likely // *Numerical taxonomy*— Berlin, 1983.— P. 132—136.

Shao K.-T., Sokal R. R. Significance tests of consensus indices // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 4.— P. 582—590.

Sharrock G., *Felsenstein J.* Finding all monothetic subsets of a taxonomic group // *Syst. Zool.*, 1975.—Vol. 24, N 3.—P. 373—377.

Silvestri L. G., *Hill L. R.* Some problems of the taxometric approach // Phenetic and phylogenetic classification.—L., 1964.—P. 87—103.

Simberloff D. Competition theory, hypothesis-testing, and other community ecological buzzwords // *Amer. Natur.*, 1983a.—Vol. 122, N 5.—P. 626—636.

Simberloff D. Biogeographic models, species' distributions and community organization // Evolution, time and space: the emergence of biosphere.—L., 1983b.—P. 57—83.

Simberloff D., *Heck K. L., McCoy E. D., Connor E. F.* There have been no statistical tests of cladistic biogeographical hypotheses! // *Variance biogeography: a critique.*—N.Y., 1981.—P. 40—63.

Simpson G. G. Tempo and mode in evolution.—N.Y., 1944.—237 p.

Simpson G. G. The major features of evolution.—N.Y., 1953.—434 p.

Simpson G. G. Principles of animal taxonomy.—N.Y., 1961.—247 p.

Smith H. M. Phenetic taxonomy: an example of existentialism // *Syst. Zool.*, 1965.—Vol. 14, N 2.—P. 148—149.

Smith P. G., *Phlips J. B.* Consensus trees in phenetic analyses // *Taxon*, 1984.—Vol. 33, N 4.—P. 586—594.

Sneath P.H.A. The application of computers to taxonomy // *J. Gen. Microbiol.*, 1957.—Vol. 17.—P. 201—226.

Sneath P.H.A. Recent developments in theoretical and quantitative taxonomy // *Syst. Zool.*, 1961.—Vol. 10, N 3.—P. 118—139.

Sneath P.H.A. Phenetic taxonomy at the species level and above // *Taxon*, 1976.—Vol. 25, N 4.—P. 437—450.

Sneath P.H.A. [Review of] Systematics and biogeography: cladistics and vicariance.—G. Nelson and N. Platnick. 1981 // *Syst. Zool.*, 1982.—Vol. 31, N 2.—P. 208—217.

Sneath P.H.A. Philosophy and method „in biological“ classification // Numerical taxonomy.—Berlin, 1983.—P. 22—37.

Sneath P.H.A. Estimating uncertainty in evolutionary trees from Manhattan-distance triads // *Syst. Zool.*, 1986.—Vol. 35, N 4.—P. 470—488.

Sneath P.H.A., *Sokal R. R.* Numerical taxonomy: the principles and practices of numerical classification.—San Francisco, 1973.—573 p.

Sober E. Simplicity.—Oxford, 1975.—189 p.

Sober E. Parsimony in systematics: philosophical issues // *Annu. Rev. Ecol. a. Syst.*, 1983a.—Vol. 14.—P. 335—357.

Sober E. Parsimony methods in systematics // *Advances in cladistics.*—N.Y., 1983b.—Vol. 2.—P. 37—47.

Sober E. A likelihood justification of parsimony // *Cladistics*, 1985.—Vol. 1.—P. 209—233.

Sokal R. R. Numerical taxonomy // *Amer. Sci.*, 1966.—Vol. 215.—P. 106—116.

Sokal R. R. The species problem reconsidered // *Syst. Zool.*, 1973.—Vol. 22, N 4.—P. 360—374.

Sokal R. R. Classification: purposes, principles, progress, prospects // *Science*, 1974.—Vol. 185, N 4157.—P. 1115—1123.

Sokal R. R. Mayr on cladism — and his critics // *Syst. Zool.*, 1975.—Vol. 24, N 2.—P. 257—262.

Sokal R. R. Clustering and classification: background and current directions // Classification and clustering.—N.Y., 1977.—P. 1—15.

Sokal R. R. A phylogenetic analysis of the Caminalcules. I. The data base // *Syst. Zool.*, 1983a.—Vol. 32, N 2.—P. 159—184.

Sokal R. R. A phylogenetic analysis of the Caminalcules. II. Estimating the true cladogram // *Syst. Zool.*, 1983b.—Vol. 32, N 2.—P. 185—201.

Sokal R. R. A phylogenetic analysis of the Caminalcules. III. Fossils and classification // *Syst. Zool.*, 1983c.—Vol. 32, N 3.—P. 248—258.

Sokal R. R. A phylogenetic analysis of the Caminalcules. IV. Congruence and character stability // *Syst. Zool.*, 1983d.—Vol. 32, N 3.—P. 259—275.

Sokal R. R. The phenetics — cladistics controversy: a personal view // Numerical taxonomy.—Berlin, 1983e.—P. 38—41.

Sokal R. R., *Camin J. H.* The two taxonomies: areas of agreement and conflict // *Syst. Zool.*, 1965.—Vol. 14, N 3.—P. 176—195.

Sokal R. R., *Camin J. H., Rohlf F. J., Sneath P.H.A.* Numerical taxonomy: some points of view // *Syst. Zool.*, 1965.—Vol. 14, N 3.—P. 237—243.

Sokal R. R., *Crovello T. J.* The biological species concept: a critical evaluation // *Amer. Natur.*, 1970.—Vol. 104, N 936.—P. 127—153.

Sokal R. R., *Fiala K. L., Hart C.* OTU stability and factors determining taxonomic stability: examples from the Caminalcules and the Leptopodomorpha // *Syst. Zool.*, 1984.—Vol. 33, N 4.—P. 387—407.

Sokal R. R., *Michener C. D.* A statistical method for evaluating systematic relationships // *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 1968.—Vol. 38, N 2.—P. 1409—1438.

Sokal R. R., *Rohlf F. J.* The comparison of dendrograms by objective methods // *Taxon*, 1962.—Vol. 11, N 1.—P. 33—40.

Sokal R. R., *Shao K.-T.* Character stability in 39 data sets // *Syst. Zool.*, 1985.—Vol. 34, N 1.—P. 83—89.

Sokal R. R., *Sneath P.H.A.* Principles of numerical taxonomy.—San Francisco, 1963.—359 p.

Stebbins G. L. In defense of evolution: tautology or theory // *Amer. Natur.*, 1977.—Vol. 111, N 978.—P. 386—390.

Steen W. J. van der. Methodological problems in evolutionary biology. I. Testability and tautologies // *Acta biotheor.*, 1983.—Vol. 32, N 3.—P. 207—215.

Stevens P. F. Report of Third Annual Willi Hennig Society Meeting // *Syst. Zool.*, 1983.—Vol. 32, N 3.—P. 285—291.

Steynskal G. C. The number and kind of characters needed for significant numerical taxonomy // *Syst. Zool.*, 1968.—Vol. 17, N 4.—P. 474—477.

Strauch J. G. Use of homoplastic characters in compatibility analysis // *Syst. Zool.*, 1984.—Vol. 33, N 2.—P. 167—177.

Szalay F. S. Ancestors, descendants, sister groups and testing of phylogenetic hypotheses // *Syst. Zool.*, 1977.—Vol. 26, N 1.—P. 12—17.

Szalay F. S. Functional analysis and the practice of the phylogenetic method as reflected by some mammalian studies // *Amer. Zool.*, 1981.—Vol. 21, N 1.—P. 37—45.

Templeton A. R. Phylogenetic inference from restriction endonuclease cleavage site maps with particular reference to the evolution of humans and the apes // *Evolution*, 1983.—Vol. 37, N 2.—P. 221—244.

Thompson E. A. The method of minimum evolution // *Ann. Human Genetics*, 1973.—Vol. 36.—P. 333—340.

Thorne R. F. A phylogenetic classification of the Angiospermae // *Evol. Biol.*, 1976.—Vol. 9.—P. 35—106.

Thorpe R. S. Coding morphometric characters for constructing distance Wagner networks // *Evolution*, 1984.—Vol. 38, N 2.—P. 244—255.

Throckmorton L. H. Similarity versus relationship in *Drosophila* // *Syst. Zool.*, 1985.—Vol. 34, N 3.—P. 221—236.

Tuomikoski R. Notes on some principles of phylogenetic systematics // *Ann. entomol. fenn.*, 1967.—T. 33, N 3.—P. 133—147.

Underwood G. Parallel evolution in the context of character analysis // *Zool.*, J. Linnean Soc., 1982.—Vol. 74, N 3.—P. 245—266.

Voorzanger B., *Steen W. J. van der.* New perspectives on the Biogenetic Law? // *Syst. Zool.*, 1982.—Vol. 31, N 2.—P. 202—205.

Vrba E. S. Phylogenetic analysis and classification of fossil and recent Alcelaphini Mammalia: Bovidae // *Biol. J. Linnean Soc.*, 1979.—Vol. 11, N 3.—P. 207—228.

Wagner W. H. Problems in the classification of ferns // Recent advances in botany.—Toronto, 1961.—Vol. 1.—P. 841—844.

Waterman M. S., *Smith T. F.* On the similarity of dendrograms // *J. theor. Biol.*, 1978.—Vol. 73, N 4.—P. 789—800.

Waterman M. S., *Smith T. F., Singh M., Beyer W. A.* Additive evolutionary trees // *J. theor. Biol.*, 1977.—Vol. 64, N 2.—P. 199—213.

Watrrous L. E., *Wheeler Q. D.* The outgroup comparison method of character analysis // *Syst. Zool.*, 1981.—Vol. 30, N 1.—P. 1—11.

- Wheeler Q. D.* Character weighting and cladistic analysis // *Syst. Zool.*, 1986. — Vol. 35, N 1. — P. 102—109.
- Wikander R.* Parsimony and testability: a reply to Dunbar // *Canad. J. Zool.*, 1985. — Vol. 63, N 3. — P. 728—732.
- Wiley E. O., Karl R.* Popper, systematics, and classification: a reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists // *Syst. Zool.*, 1975. — Vol. 24, N 2. — P. 233—243.
- Wiley E. O.* The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae) // *Univ. Kansas Mus. natur. Hist. Misc. Publ.*, 1976. — N 64. — 111 p.
- Wiley E. O.* Are monotypic genera polyphyletic?: a response to Normat Platnick // *Syst. Zool.*, 1977. — Vol. 26, N 3. — P. 352—354.
- Wiley E. O.* The evolutionary species concept reconsidered // *Syst. Zool.*, 1978. — Vol. 27, N 1. — P. 17—26.
- Wiley E. O.* Cladograms and phylogenetic trees // *Syst. Zool.*, 1979a. — Vol. 28, N 1. — P. 88—92.
- Wiley E. O.* An annotated Linnaean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems // *Syst. Zool.*, 1979b. — Vol. 28, N 3. — P. 308—337.
- Wiley E. O.* Ancestors, species, and cladograms — remarks on the symposium // *Phylogenetic analysis and paleontology*. — N.Y., 1979c. — P. 211—225.
- Wiley E. O.* Is the evolutionary species fiction? — a consideration of classes, individuals and historical entities // *Syst. Zool.*, 1980. — Vol. 29, N 1. — P. 76—80.
- Wiley E. O.* Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. — N.Y., 1981. — 439 p.
- Williams W. T., Clifford H. T.* On the comparison of two classifications of the same set of elements // *Taxon*, 1971. — Vol. 20, N 4. — P. 519—522.
- Willig M. R., Owen R. D., Colbert R. L.* Assessment of morphometric variation in natural populations: the inadequacy of the univariate approach // *Syst. Zool.*, 1986. — Vol. 35, N 2. — P. 195—203.
- Wülker W., Lorincz G., Deval G.* A new computerized method for deducing phylogenetic trees from chromosome inversion data // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch.*, 1984. — Vol. 22, N 2. — P. 86—91.
- Wilson E. O.* A consistency test for phylogenies based on contemporaneous species // *Syst. Zool.*, 1965. — Vol. 14, N 3. — P. 214—220.
- Yount J. L., Ehrlich R.* Fourier biometrics: harmonic amplitudes as multivariate shape descriptors // *Syst. Zool.*, 1977. — Vol. 26, N 3. — P. 336—342.

I. CLARIFICATION OF THE PROBLEM, THE MAIN TAXONOMIC SCHOOLS

Yu. A. Pesenko

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

The present paper is the first part of a large work, in which a methodological analysis of systematics (taxonomy) is developed by revealing procedures of the following types in the structure of systematics: (1) conforming to the hypothetico-deductive scientific method, (2) related with the inductive generalization, (3) being compromise decisions and conventions. The paper consists of five sections: (1) the current state of systematics, (2) reconstruction of phylogenies and classification of organisms are components of evolutionary systematics, (3) competitive taxonomic schools, (4) quantitative (numerical) phyletics (cladistics), (5) the principle of parsimony and equal weights of characters.

In the first section the main sources of aspirations for the objectivization of systematics and reasons of attractiveness of cladistics and phenetics are discussed; proselyte activities of their proponents are illustrated. An insufficient methodological elaboration of evolutionary systematics is shown. It is explained by heterogeneity of systematics and a caste exclusiveness of taxonomists.

In the second section of the paper two conceptual-graphical models of the taxonomic procedure of evolutionary systematics are formulated: "plane's model" and model of "cutting phylogenetic tree". In the plane's model an analysis is started by estimating phenetic relations between the taxa under study. Then monophyletic groups are found by eliminating homoplastic similarities. The plane's model provides a minimal necessary relation between phylogeny and classification. It is only a primary and rough approximation to the taxonomic procedure. The last is reflected more comprehensively and adequately by the model of cutting of phylogenetic tree.

Phylogeny consists of two components: cladogenetic and anagenetic. But this division is conditional. The definitions of "cladogram" and "phylogram" are given. The term "monophyly" is comprehensively discussed. A new rule is derived: ascertaining of a monophyletic group should not be isolatedly of other groupings. The main definitions of "Natural System" are discussed. Species in evolutionary systematics should be regarded as individuals in an actualized aspect (according to the biological species concept) and in an historical one (as single lineages). The higher taxa are historical realities and individuals, as bunches of lineages "knotted" by a common ancestor. But discontinuity and discreteness of taxa are the result of species elimination and of incompleteness of fossils. "Naturalness" of taxa in evolutionary systematics means, firstly, monophyly (as holo- and paraphyly), secondly, that homological differences between taxa more than the ones between the members of taxa. A natural taxon is a compact one-piece segment of a phylogenetic tree, if the length of the branches of the tree is proportional to the anagenetic component.

In the end of the second section there is a generalized characteristics of evolutionary systematics in the form of eight "postulates" formulated for an adequate comparison of the main taxonomic schools: (1) a type of relations between taxa; (2) definition and principles of the recognition of species; (3) a conceptual-graphical base for classification, its construction procedure; (4) theoretical and operational definitions of terms, the main scientific method; (5) correspondence between dendrogram and classification; (6) definition of taxon "naturalness"; (7) character weighting; (8) criteria and factors considered in classification procedure.

In the third section numerical phenetics, Hennigian cladistics and pattern-cladistics are characterized by the eight postulates. Also their histories are briefly described; a critique of their main propositions is given. Specifically, for the first time proves that "pseudoholophyletic" taxa ("hidden paraphyly") may be present in cladistical classifications. Comparison of the main taxonomic schools revealed the following "linear order of increase of scientific optimism" of them: phenetics (needs only operational homology of characters) — pattern-cladistics (also needs recognition of character state patterns) — Hennigian cladistics (also needs evolutionary representation of characters and splitting) — evolutionary systematics (also acknowledges a possibility of estimating the anagenetic component and of recognizing relationship "ancestor — descendant").

The fourth section includes a description of the principal methods of quantitative phyletics, i. e. methods of a formalized construction of trees: using characters with discrete states connected by patterns (Wagner, Dollo-, Camin and Sokal parsimony; a character compatibility method), using continuous characters (a "genetic distance" method), using characters with states unconnected by patterns (a maximum likelihood method). Problems of quantitative approaches and its relations are discussed. Estabrooks' "convex phenetics", measuring of similarity between trees (for estimating their congruence and stability) and calculating of consensus-trees are described.

In the fifth section it is shown that an application of the parsimony principle by pattern-cladists and quantitative phyleticists contradicts the Popperian methodology. These schools and as well phenetics are particularly inductive trends in systematics. There is a deep contradiction between an acceptance of parsimony by all the three "objective" taxonomic schools as the only decisive rule and an acceptance by them of equal weights of characters. A priori character unweighting is inevitable for quantitative methods of phylogeny reconstruction and methods of phenogram construction, which results from inadequacy of parsimony and therefore a lack of prospects by these schools.