

УДК 578.087.1

## О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ АНАЛИЗЕ И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ТАКСОМЕТРИЧЕСКИХ МЕТОДАХ

А. П. РАСНИЦЫН

*Палеонтологический институт АН СССР, Москва*

Применение таксономического анализа вместе с другими таксометрическими методами (в первую очередь с методом простого сравнения) к конкретным биологическим совокупностям обнаружило некоторые важные его недостатки. Таксономический анализ сближает объекты, резко различающиеся между собой, если они при этом сильно стилизуются от основной массы сравниваемых объектов (сходство в оригинальности) или если они сходны по немногим, хотя бы и конвергентным, но редким признакам.

Среди многочисленных направлений количественной оценки сходства и различия таксонов выделяется таксономический анализ Е. С. Смирнова (1969). В отличие от большинства других таксометристов, Е. С. Смирнов и его последователи отказываются от адансоновского принципа равноценности признаков, считая, что сходство в редком признаке имеет большее значение, чем сходство в банальном, поскольку «чем реже встречается признак, тем лучше он характеризует вид, выделяя его среди сородичей... К тому же выводу мы приходим с точки зрения теории информации: чем реже встречается признак, тем больше информации дает он нам о виде, обладающем этим признаком» (стр. 12).

Здесь речь идет об информации, позволяющей выделить, отличить один вид от другого и других. Для построения системы важнее иное — информация о совокупных свойствах вида (или другого таксона). С этой точки зрения наиболее существенны признаки, лучше всего отражающие распределение сходств и различий между видами, т. е. признаки, с которыми скоррелировано наибольшее число признаков (Смирнов, 1969). Обладают ли редкие признаки этим свойством, неизвестно. Это, конечно, не исключено, и может оказаться, например, что сходство по банальному признаку гораздо чаще бывает конвергентным, чем сходство по редкому признаку, но доказательств особой ценности редких признаков для построения системы пока еще не представлено.

По-видимому, вопрос о том, какой из двух основных подходов к таксометрии лучше отвечает задаче построения системы организмов, связан прежде всего с тем, какой математический аппарат оценки сходства лучше приспособлен к тому типу распределения сходств и различий, который наблюдается в природе. Однако именно последняя, биологическая сторона дела изучена крайне недостаточно, поэтому анализ собственно математических свойств той или иной таксометрической методики, по нашему мнению, может быть использован для доказательства ее адекватности или неадекватности лишь в некоторых, наиболее простых случаях. В частности, пока не установлено наличие или отсутствие связи между частотой признака и тем, насколько хорошо его распределение отражает распределение сходств и различий в полной совокупности признаков сравниваемых таксонов, единственным критерием адекватности таксономического анализа по сравнению с другими методиками, остается таксономический эксперимент.

Е. С. Смирнов (1969), вводя термин «таксономический эксперимент», относил его к анализу сходств и различий между произвольно конструируемыми объектами. В этом смысле, помимо исследований самого Е. С. Смирнова, таксономическими экспериментами оказываются и некоторые другие работы (Сокэл, 1968). Но таксономическим экспериментом можно считать и анализ системы какой-либо реальной группы, проводимый разными методами для сравнения эффективности последних. Такие эксперименты ставились многими авторами (Расницын, 1965; Rohlf and Sokal, 1965; Kaesler, 1966; Вайнштейн, 1967, 1968; Шаталкин, 1968; Смирнов, 1969; Lange a. all., 1969 и др.). Ниже излагаются результаты аналогичных экспериментов, позволяющие в какой-то мере сравнивать пригодность таксономического анализа и других таксономических методик для построения системы организмов.

В качестве объекта анализа были взяты группировки, система которых представлялась достаточно хорошо разработанной. Это позволило контролировать результаты сравнения. Основной альтернативой таксономическому анализу был избран метод простого сравнения (Simple Matching: Zubin, 1937, цит. по Rohlf and Sokal, 1965). Сопоставление этих методов позволяет довольно четко обнаружить специфику таксономического анализа. К тому же методика простого сравнения действительно проста и, как будет видно из дальнейшего, довольно эффективна. Кроме того, этот коэффициент одновременно оказался мерой таксономической дистанции: разность между единицей и им равна среднему квадрату таксономического расстояния между сравниваемыми объектами.

Среди других часто используемых методов коэффициент Жаккара (Jaccard, 1912, цит. по Kaesler, 1966; Беклемишев, 1970) и другие, сходные с ним, для систематики неприемлемы, так как игнорируют сходство по отсутствию признака. В экологических исследованиях эта особенность может быть даже полезной (когда уровень изученности системы невысок), но в таксономии отрицательное значение приписывается признакам совершенно условно. Поэтому результаты анализа по методу Жаккара приводятся только по отношению к экологическим объектам в тех случаях, когда такой анализ материала уже был кем-либо проведен. Популярный за рубежом коэффициент корреляции также специально не рассчитывался, поскольку Б. А. Вайнштейном (1968) была показана сильная зависимость результатов, полученных с его помощью, от способа кодирования признаков.

Методы анализа количественных признаков (канонический, дискриминантный анализы, критерий Махаланобиса, соответствующие варианты коэффициента корреляции, и т. д.) не использовались прежде всего из-за их трудоемкости, необходимости применения вычислительной техники, и из-за того, что практически все анализируемые ниже группы различаются по качественным, а не по количественным признакам. Кроме того, стандартизация количественных признаков в неявном виде включает их взвешивание по частоте, как в таксономическом анализе (Вайнштейн, 1968). Поэтому результаты анализа стандартизованных признаков, видимо, будут не столь сильно отличаться от результатов таксономического анализа, например, в случае простого сравнения.

Итак, основными сравниваемыми методами были выбраны таксономический анализ и простое сравнение. Уравнение таксономического анализа,

$$t_{xy} = \frac{s}{n} \sum \left( \frac{1}{\beta_i} \right) - 1 = \frac{1}{n} \sum \left( \frac{s}{\beta_i} \right) - 1,$$

где  $t_{xy}$  — таксономическое отношение видов  $x$  и  $y$ ,  $s$  — число видов в группе,  $n$  — число признаков,  $\beta_i$  — число видов, совпадающих по признаку  $i$

( $\frac{\beta_i}{s}$  — частота совпадающего признака  $i$ ). Следует отметить, что таксономический анализ предполагает перевод всех полимодальных признаков в бимодальные. Например, если существует три варианта окраски (красная, белая и черная), то окраска кодируется тремя признаками — красная или не красная (обозначим этот признак соответственно как  $A$  и  $a$ ), белая или не белая ( $B$  и  $b$ ) и черная или не черная ( $V$  и  $v$ ). При этом красная окраска описывается как  $Abv$ , белая —  $aBv$ , черная —  $abV$ . Вайнштейн (1968) предлагает сокращать число бимодальных признаков, обозначая, например, красную окраску  $Ab$ , белую  $aB$ , черную —  $ab$ . Но такое упрощение неправомерно, так как оно ведет к искажению реальных отношений:  $ab$  ближе к  $Ab$  и  $aB$ , чем  $Ab$  к  $aB$ , хотя на самом деле черная окраска, вероятно, не более сходна с красной, чем белая.

Впрочем, если мы имеем дело не с независимыми вариантами, а с последовательным рядом, включающим промежуточные значения признаков, например, классы размера, интенсивности окраски, последовательные этапы усложнения формы и т. д., предложение Б. А. Вайнштейна оказывается приемлемым и даже полезным. Правда, в таком случае оно очень близко к идее С. П. Расницына (1965), которую сам Б. А. Вайнштейн почему-то не принимает. С. П. Расницын предложил кодировать накопление количественного признака: если существует несколько классов величины, то первый из них кодируется как  $Abvg$ ..., второй —  $ABvg$ ..., третий —  $ABVg$ ... и т. д. При этом второй класс оказывается несходным с первым и третьим только по одному признаку, а последние между собой — уже по двум. Близость методов кодирования очевидна, хотя метод С. П. Расницына разработан значительно глубже.

Коэффициент простого сравнения определяется по формуле  $k_{sm} = (a+d)/n$ , где  $a+d$  — число совпадающих признаков,  $n = a+b+c+d$  — общее число используемых признаков; коэффициент Жаккара  $k_g = a/(a+b+c)$ , где  $a$  — число совпадений по присутствию признака (в экологических исследованиях — число общих видов в сравниваемых местообитаниях),  $a+b+c$  — общее число положительных признаков (все виды, отмеченные в двух местообитаниях). Коэффициент корреляции для качественных признаков

$$r = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}};$$

$a$  — число совпадений в положительных признаках;  $d$  — то же в отрицательных,  $b$  и  $c$  — число несовпадений, причем  $b$  — число несовпадений в признаках, которые у первого из сравниваемых видов имеют положительное значение,  $c$  — отрицательное.

Первый эксперимент в большей своей части был проведен Е. С. Смирновым (1969) на материалах по стациальному распределению пауков, собранных В. Е. Пичкой. Е. С. Смирнов рассчитал таксономические отношения и корреляции между стациями, простое сравнение сделано автором статьи. Стации здесь выступают в роли таксонов, а признаками служат обитающие в них семейства пауков. Таким образом, сходство стаций анализируется «с точки зрения пауков», т. е. по легкости их перехода из одной стации в другую в ходе экологической эволюции. Привлекательность этой модели в том, что взаимоотношения стаций в данном аспекте в какой-то мере ясны и для неспециалиста. Результаты анализа (рис. 1) приводятся в виде схем таксономической структуры (Смирнов, 1969)). Этот метод представляется наиболее наглядным и в то же время строгим по сравнению с теми способами, которые используют зарубежные таксометристы (Сокэл, 1968). Сравни-

ваемые таксоны изображаются буквами, уровни сходства — линиями. Пунктир соответствует самому слабому из изображаемых сходств.

Как видно из рис. 1, сравниваемые методы на этом материале дают в общем сходные результаты. Во всех трех случаях выделяются две конгрегации<sup>1</sup>: БГДЕ (соответственно травостой, кустарник, стволы и кроны деревьев) и АВ (водоемы и подстилка). Различия касаются прежде всего фауны построек (Ж), которую таксономический анализ сближает с водоемами (А), а два других метода — со стволами деревьев. Поскольку в постройках и водоемах не обитает ни одно общее се-

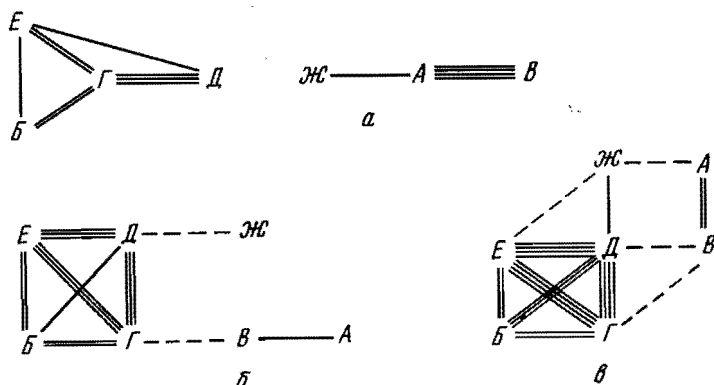


Рис. 1. Таксономическая структура стаций пауков, полученная методами: а — таксономического анализа, б — корреляции, в — простого сравнения

А — водоемы, Б — травостой, В — подстилка, Г — кустарник, Д — стволы деревьев, Е — кроны деревьев, Ж — постройки (а, б — по Е. С. Смирнову, 1969, а — с небольшими изменениями)

мейство пауков, а экологический режим построек, вероятно, много ближе к режиму стволов деревьев, чем к режиму водоемов, результаты простого сравнения и корреляции кажутся предпочтительными.

Высокое значение таксономического отношения фаун построек и водоемов Е. С. Смирнов (1969) объясняет крайней бедностью и своеобразием этих фаун: «обе станции наименее пригодны для обитания пауков» (стр. 124, разрядка автора). Таким образом, таксономический анализ учитывает, наряду с обычным сходством, сходство в оригинальности, тот случай, когда «крайности сходятся». По мнению С. П. Расницына (устное сообщение), таксономический анализ оценивает сходство и различия с точки зрения групповой нормы (в данном случае — среднегруппового оптимума).

Другое различие результатов, полученных тремя методами, касается фауны подстилки (В). Таксономические отношения ее с фауной водоемов чрезвычайно тесные, гораздо более близкие, чем в пределах конгрегации БГДЕ. Кроме того, как уже упоминалось, таксономический анализ сближает подстилку с водоемами, в то время как с другими станциями, связанными с растительностью, никакого сходства не обнаруживается. Простое сравнение и корреляция дают обратный результат: связи в первой конгрегации слабее, чем все или почти все связи во второй, а фауна подстилки значительно ближе к фауне кустарников и (в случае простого сравнения) стволов деревьев, чем к фауне водоемов. Поскольку из шести семейств, найденных в подстилке, четыре — общие с фауной кустарников, и ни одного — с фауной водоемов, результаты простого сравнения и метода корреляций также кажутся предпочтительными.

<sup>1</sup> Конгрегацией Е. С. Смирнов (1969) называет группу таксонов, каждый из которых ближе к любому другому члену этой группы, чем к таксонам, не входящим в нее.

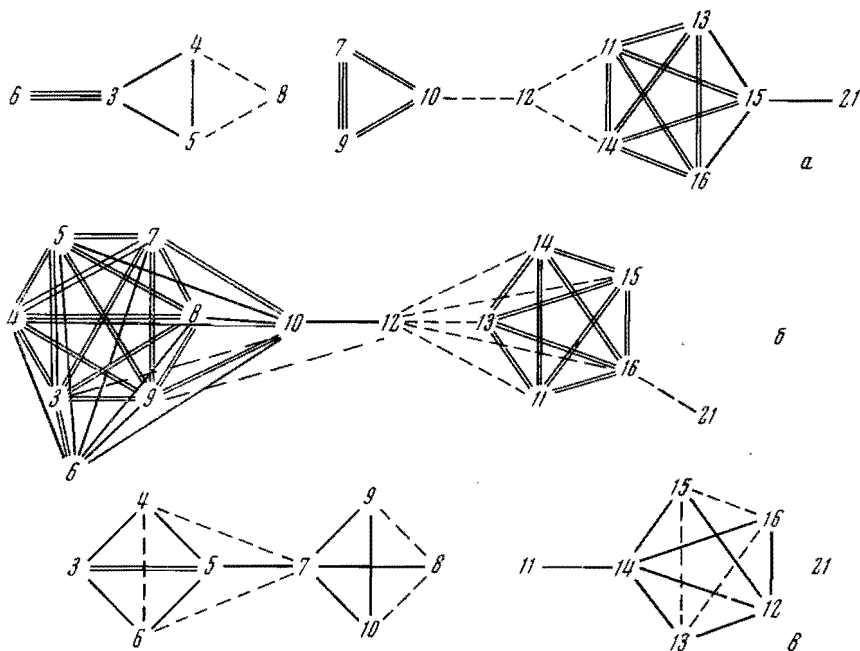


Рис. 2. Таксономическая структура ручьев с разным температурным режимом по признакам населения личинок мошек (Simuliidae): а — по таксономическим отношениям, б — по коэффициенту Шорыгина, в — по коэффициенту Вайнштейна

Типы ручьев обозначены цифрами, соответствующими максимальной за лето температуре их воды

Итак, таксономический анализ, помимо сходства в конкретных признаках, учитывает также сходство в своеобразии сравниваемых таксонов, причем влияние такого сходства может быть очень велико. Это свойство, вероятно, будет полезно в некоторых типах частных систем, может быть, в определенных (но вряд ли во всех) экологических системах. Однако для общей системы, в частности, для системы организмов, сближение крайних типов, по нашему мнению, нежелательно. Таким образом, первый таксономический эксперимент указывает на некоторые особенности таксономического анализа, нежелательные для метода построения естественной системы органов.

Второй эксперимент был поставлен С. П. Расницыным по данным распределения личинок мошек в ручьях с разным температурным режимом. Как и в предыдущем случае, в роли таксонов здесь выступают типы местообитаний, в роли признаков — населяющие их виды мошек. Поскольку основной фактор, определяющий население рассматриваемых местообитаний — температура воды, результаты анализа легко контролируются. Автор сравнивает станции по фауне (видовому составу) мошек и по населению, т. е. с учетом различий в обилии видов в разных типах ручьев. Данные по населению мошек были использованы для таксономического эксперимента Б. А. Вайнштейном (1967). Правда, его альтернативные методики, сходство по Шорыгину и «биоценологическое сходство», предложенное им самим, в систематике неприемлемы, так как игнорируют сходство по отсутствию признака. Критерий Шорыгина (1939) — сумма минимальных значений удельного обилия по каждому из видов, представленных в обоих сравниваемых местообитаниях. Если в одном вид А составляет 40% населения, а в другом — 10, вид В — соответственно 25 и 30, а вид В — 35 и 60, то общно-

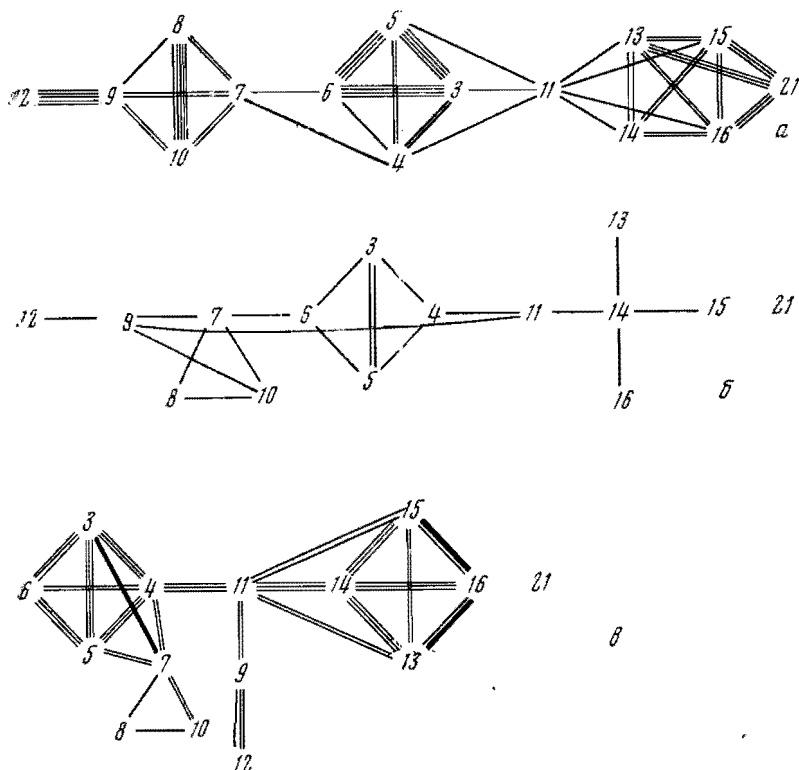


Рис. 3. Таксономическая структура ручьев с разным температурным режимом по признакам фауны личинок мошек (Simuliidae): а — таксономические отношения, б — коэффициент Жаккара, в — простое сравнение

Типы ручьев обозначены как на рис. 2

сть■ (в %), по Шорыгину, будет равна  $10 + 25 + 35 = 70$ . Критерий Вайнштейна представляет собой объединение коэффициентов Жаккара и Шорыгина. Это объединение сделано, на наш взгляд, не совсем логично — вместо среднего геометрического (квадратного корня из произведения) берется просто произведение, деленное на 100. В результате такого объединения конкретные значения коэффициента оказываются не промежуточными между исходными значениями, а меньше любого из них.

Б. А. Вайнштейн утверждает, что таксономический анализ населения личинок мошек дает значительно худшие результаты, чем методики Шорыгина и Вайнштейна. С. П. Расницын, использовавший наряду с таксономическим анализом метод Шорыгина («индекс общности населения»), утверждает обратное. Ближе к истине, видимо, мнение Б. А. Вайнштейна (рис. 2), хотя различия не так уж велики. Так, и по методу Шорыгина, и по методу Смирнова население ручьев с температурой  $6^\circ$  ближе к ручьям с  $3^\circ$ , чем к ручьям с  $4-5^\circ$ . Все три коэффициента для ручьев с  $11$  и  $12^\circ$  меньше, чем, например, с  $11$  и  $16^\circ$ . Таксономическое отношение между ручьями с  $7$  и  $8^\circ$  значительно меньше, чем для  $7$  и  $10$  и для  $8$  и  $4^\circ$ , но в то же время метод Шорыгина явно заставляет объединять ручьи с  $11^\circ$  с тепловодными ручьями, а с  $12^\circ$  — с холодноводными и мезотермными. Наиболее удачной кажется схема, построенная Б. А. Вайнштейном с помощью его коэффициента, хотя и она не лишена существенных недостатков. Тем не менее многие упреки Б. А. Вайнштейна в адрес методики Е. С. Смирнова и ее применения в экологии сами заслуживают критики. Ответы на некоторые из этих упреков содержатся

Таблица 1

Распределение личинок мошек по ручьям с разной температурой воды  
(по С. П. Расницыну, 1965)

| Виды | Максимальная за лето температура воды в ручье, °C |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |  |
|------|---------------------------------------------------|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|--|
|      | 3                                                 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 21 |  |
| 1    | +                                                 | — | + | + | — | — | — | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  |  |
| 2    | +                                                 | + | + | + | + | + | + | +  | +  | +  | —  | —  | —  | —  | —  |  |
| 3    | —                                                 | — | — | — | + | + | + | +  | +  | +  | —  | —  | —  | —  | —  |  |
| 4    | —                                                 | — | — | — | + | + | — | +  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  |  |
| 5    | —                                                 | — | — | — | — | + | — | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  |  |
| 6    | —                                                 | — | — | — | — | + | — | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  |  |
| 7    | —                                                 | — | — | — | — | + | — | +  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  |  |
| 8    | —                                                 | — | — | — | — | — | + | —  | —  | +  | —  | —  | —  | —  | —  |  |
| 9    | —                                                 | — | — | — | — | — | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | —  |  |
| 10   | —                                                 | — | — | — | — | — | — | —  | —  | +  | —  | —  | —  | —  | —  |  |
| 11   | —                                                 | — | — | — | — | — | — | —  | —  | —  | +  | —  | —  | —  | +  |  |
| 12   | —                                                 | — | — | — | — | — | — | —  | —  | —  | —  | —  | —  | +  | +  |  |
| 13   | —                                                 | — | — | — | — | — | — | —  | —  | —  | —  | —  | —  | +  | +  |  |
| 14   | —                                                 | — | — | — | — | — | — | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | +  |  |
| 15   | —                                                 | — | — | — | — | — | — | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | +  |  |
| 16   | —                                                 | — | — | — | — | — | — | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | +  |  |

в книге Е. С. Смирнова (1969), в частности относительно сходства станции с самой собой, и даже в более старой книге А. А. Любищева (1958) — о том, что перевод количественных данных в классы логарифмической шкалы не усложняют работу, как считает Б. А. Вайнштейн, а упрощает ее. На других замечаниях следует остановиться.

Таксономический анализ показывает конечные и притом различные значения сходства между станциями, не имеющими ни одного общего вида. Как мы видели, такое сходство может быть даже преувеличенным, однако сама регистрация сходства по отсутствию тех или иных видов — не недостаток, а преимущество метода, если, конечно, фауна изучена достаточно подробно для того, чтобы можно было с какой-то долей уверенности говорить об отсутствии вида в том или ином местообитании.

Б. А. Вайнштейн считает недостатком метода тот факт, что таксономические отношения станций мошек по фауне и по населению оказываются различными. «Остается неясным, как же все-таки группировать биоценозы, если половина всех биоценозов меняет свое место в группах в зависимости от того, ведется ли сравнение по фауне или по населению» (стр. 982). Но классификация биоценозов по фауне и населению одной группы — дело вообще безнадежное, и С. П. Расницын вовсе не ставил перед собой этой задачи.

Обратимся теперь к распределению ручьев по признакам видового состава населяющих их мошек. Для этого случая (табл. 1) С. П. Расницын рассчитал таксономические отношения и коэффициенты Жаккара, нами добавлено простое сравнение (рис. 3). По мнению С. П. Расницына, таксономический анализ и здесь эффективнее метода Жаккара, но, по нашему мнению, ни один из трех методов не обнаруживает сколько-нибудь определенной закономерности изменения фауны с изменением температуры воды, хотя исходные данные (табл. 1) явно указывают на существование такой закономерности. Действительно, во всех трех случаях тепловодные ручьи (с температурой 11, 13—16°) по своей фауне оказываются более сходными с холодноводными ручьями (3—6°), чем с мезотермными (7—10°). Дело здесь не в сходстве в оригинальности (критерий Жаккара никоим образом не может ее учитывать), а просто в неполноте данных. Большинство температурных классов представлено всего одним-двумя ручьями, так что особенности местообита-

Таблица 2

Распределение личинок мошек по ручьям с разной температурой воды  
(по С. П. Расницыну, 1965, с изменениями)

| Виды | Максимальная за лето температура воды в ручье, °C |     |   |   |   |   |     |     |     |    |    |     |     |     |    |
|------|---------------------------------------------------|-----|---|---|---|---|-----|-----|-----|----|----|-----|-----|-----|----|
|      | 3                                                 | 4   | 5 | 6 | 7 | 8 | 9   | 10  | 11  | 12 | 13 | 14  | 15  | 16  | 21 |
| 1    | +                                                 | (+) | + | + | — | — | —   | —   | —   | —  | —  | —   | —   | —   | —  |
| 2    | +                                                 | +   | + | + | + | + | +   | +   | (+) | +  | —  | —   | —   | —   | —  |
| 3    | —                                                 | —   | — | + | + | + | (+) | +   | (+) | +  | —  | —   | —   | —   | —  |
| 4    | —                                                 | —   | — | — | — | + | (+) | +   | —   | —  | —  | —   | —   | —   | —  |
| 7    | —                                                 | —   | — | — | — | — | (+) | (+) | (+) | +  | —  | —   | —   | —   | —  |
| 8    | —                                                 | —   | — | — | — | — | +   | +   | +   | +  | +  | +   | +   | +   | —  |
| 9    | —                                                 | —   | — | — | — | — | —   | —   | —   | +  | +  | (+) | (+) | (+) | +  |
| 11   | —                                                 | —   | — | — | — | — | —   | —   | —   | —  | —  | —   | +   | (+) | +  |
| 12   | —                                                 | —   | — | — | — | — | —   | —   | —   | —  | —  | —   | —   | +   | +  |
| 13   | —                                                 | —   | — | — | — | — | —   | —   | —   | —  | —  | —   | —   | +   | +  |
| 14   | —                                                 | —   | — | — | — | — | —   | —   | —   | —  | —  | —   | —   | —   | +  |
| 15   | —                                                 | —   | — | — | — | — | —   | —   | —   | —  | —  | —   | —   | —   | +  |
| 16   | —                                                 | —   | — | — | — | — | —   | —   | —   | —  | —  | —   | —   | —   | +  |

Примечание. (+)—предполагаемое присутствие вида (см. текст.).

ний, не связанные с температурой воды и не учитывавшиеся в данном исследовании, и просто случайные пропуски видов сильно затемняют зависимость фауны от температуры.

Весьма характерно, что сходство по населению, где особое значение имеют надежнее регистрируемые доминантные виды, обнаруживает гораздо более четкую зависимость от температурного режима ручьев (рис. 2). Таким образом, анализ фауны мошек указывает на то, что исходные данные недостаточны для выяснения связи фауны с температурой. Лучше всего этот недостаток данных отражают простое сравнение и критерий Жаккара, которые просто не позволяют разбить совокупность на какие-то группы. Напротив, таксономический анализ выделяет несколько четких групп, которые, однако, весьма странным образом связаны друг с другом. По нашему мнению, преимущество последнего метода кажущееся: он создает видимость решения проблемы, но решает ее по существу неверно, так как сближает холодноводные и тепловодные ручьи, в фауне которых лишь два общих вида. В такой ситуации лучше вообще не давать никакого ясного ответа, как это и получается при использовании коэффициента простого сравнения и критерия Жаккара.

Выше было отмечено, что хотя математические методы неспособны обнаружить определенной закономерности в изменениях фауны мошек с изменением температуры воды, исходные данные явно указывают на существование такой закономерности. Дело здесь, видимо, в особенностях человеческого восприятия, совершенно произвольно обобщающего предлагаемые ему факты. В данном случае обобщение состоит в том, что, поскольку речь идет о зависимости фауны от температуры и только от нее, отсутствие того или иного вида в ручье, промежуточном по температуре между теми, в которых он обнаружен, воспринимается как случайное и не учитывается. Мы воспринимаем экологическую амплитуду видов, а не конкретные точки распределения. Если это так, можно попытаться ввести в математический аппарат данные, соответствующим образом обобщенные (интерполированные). Такой прием кажется допустимым, поскольку речь идет только о зависимости фауны от температуры и поскольку исходные данные не отражают реального распределения мошек, а представляют лишь несовершенную модель этого распределения. Замена же одной модели другой едва ли может встретить принципиальные возражения.

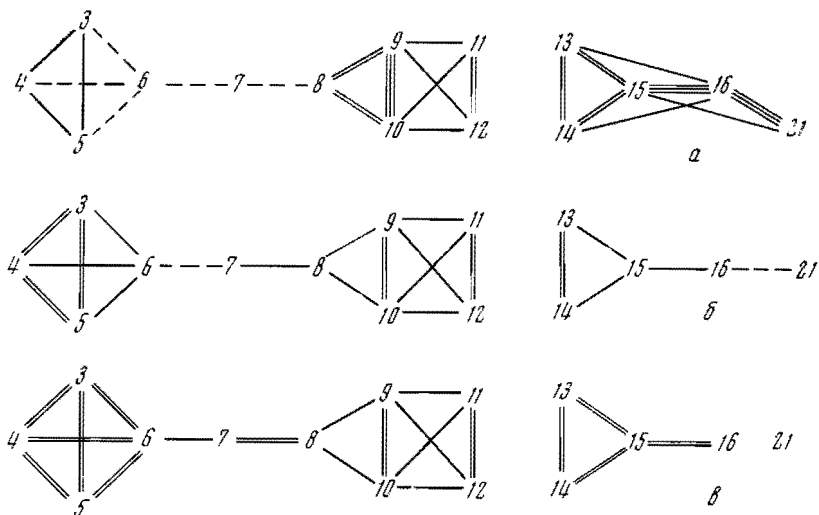


Рис. 4. Таксономическая структура ручьев с разным температурным режимом по признакам реконструированной фауны мошек: *а* — таксономические отношения, *б* — коэффициент Жаккара, *в* — простое сравнение

Типы ручьев обозначены как на рис. 2

Итак, интерполируя исходные данные, мы заполняем пропуски в пространстве видов № 1, 3, 4, 7, 8, 11, 12. Некоторые типы ручьев исследованы значительно лучше других (в частности, ручьи с температурой 8 и 12°). Виды, найденные только в них и притом по одному разу и в малом количестве каждый (№ 5, 6, 10), при большей равномерности сборов вряд ли были бы вообще найдены. Поэтому, создавая модель более равномерного исследования распределения мошек, мы должны исключить эти виды из рассмотрения. В результате процедура анализа несколько упрощается, а результаты изменяются мало: поскольку исключенные виды встречены каждый только в ручьях одного типа, они почти не влияют на коэффициенты сходства разных типов ручьев. Сильнее изменяются показатели оригинальности, но они в данном случае не учитываются.

Преобразованные исходные данные сведены в табл. 2. Расчет по ним дает иные, лучшие результаты и притом весьма сходные для разных методов (рис. 4). Крайние местообитания везде ближе к средним, чем друг к другу, и везде выделяются по несколько групп местообитаний. Наибольшие различия касаются самых теплых ручьев (21°), которые по таксономическому анализу очень близки к ручьям с температурой 16°, а по простому сравнению и, в меньшей степени, критерию Жаккара, занимают обособленное положение. Степень сходства внутри разных групп наиболее постоянна для простого сравнения, наиболее изменчива для таксономического анализа. Самое практичное разделение совокупности на группы и минимум промежуточных состояний достигается, по нашему мнению, коэффициентом Жаккара. Перечисленные различия могут трактоваться по-разному, но во всяком случае четких преимуществ таксономического анализа здесь, как и в предыдущих экспериментах, обнаружить не удастся.

Последний, наиболее важный эксперимент, поставлен уже на вполне таксономическом материале. Для сравнения взяты семейства подотряда низших перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera, Symphyta). Выбор группы связан прежде всего с тем, что и система ее и филогенез могут считаться в достаточной мере выясненными. Современная система группы, созданная Бенсоном (Benson, 1938, 1951), прекрасно выдержала испытание временем. Даже изучение мезозойской фауны Symphy-

та, почти вдвое увеличившее число семейств подотряда, не потребовало пересмотра системы; все вымершие формы, за исключением одной, известной только по неполному отпечатку крыла, легко нашли свое место в бенсоновских надсемействах, а частично и в семействах. Эволюция группы также была недавно подвергнута довольно подробному анализу, еще раз подтвердившему правильность системы Бенсона (Расницын, 1969). Кроме того, проведенная автором работа позволила набрать около сотни признаков, что, по мнению многих таксометристов, необходимо для количественного анализа системы (Сокэл, 1968).

Помимо указанной основной цели, эксперимент преследовал еще две. Существование вымерших семейств, изученных гораздо слабее, чем современные, позволило проверить возможность одновременного анализа групп с разным набором признаков и выявить влияние числа признаков на правильность результата. Вымершие формы сравниваются по 10—31 признаку, современные — по 75—92. Различия наборов признаков у современных семейств связаны не только с неполнотой данных (недостаточно изучен единственный современный представитель мезозойского семейства *Anaxyelidae*, *Syntexis libocedrii* Rohw.), но и с редукцией у некоторых групп структур, варианты строения которых служат признаками других семейств. Для таксономического анализа признаки были переведены в бимодальные, в результате чего общее число признаков увеличилось до 15—48 для вымерших форм и 97—125 для современных.

Третьей целью эксперимента было уточнение систематического положения некоторых вымерших групп, но эта задача оставалась невыполненной.

Систему Symphyta анализировали только с помощью таксономического анализа и простого сравнения. Различия в наборах признаков разных групп на методике расчета коэффициента простого сравнения не отразились, но для таксономического отношения пришлось перейти от числа видов, сходных по данному признаку, к частоте этого призна-

ка, т. е. от  $\beta_i$  к  $\frac{\beta_i}{s}$  (см. вторую часть уравнения на стр. 61). Сильнее усложнилась при этом оценка результатов анализа (табл. 3—5, рис. 5). Действительно, надежность коэффициентов, полученных при анализе 10—30 признаков, гораздо ниже, чем для 75—90 признаков. Поэтому коэффициенты первой группы, характеризующие сходство вымерших семейств друг с другом и с современными семействами, в табл. 3—5 выделены курсивом, а соответствующие связи на рис. 5 — пунктиром.

Коэффициенты простого сравнения, полученные по сильно различающимся наборам признаков, вообще прямо не сравнимы друг с другом. Дело в том, что в таксономическом анализе, например, нулевое значение коэффициента занимает центральное положение в ряду коэффициентов не только потому, что сходство и различие в этом случае уравновешивают друг друга, но и потому, что средняя величина коэффициента как в каждой строке и столбце, так и во всей таблице коэффициентов сходства равна нулю (Смирнов, 1969). Для простого сравнения положение гораздо сложнее. Правда, баланс сходства и различия соответствует фиксированному значению коэффициента, равному 50 (конкретные значения коэффициентов для удобства приводятся умноженными на 100, как это рекомендует Е. С. Смирнов, 1969). Однако средние значения коэффициентов весьма различны, и нетрудно придумать пример, когда все конкретные значения будут выше или ниже 50 (табл. 6). Очевидно, существенно именно среднее значение коэффициента, а не баланс между сходством и различием. Из среднего, видимо, и следует исходить, сравнивая коэффициенты сходства, полученные на разном материале. Другими словами, среднее значение коэффициента

Таблица 3

## Таксономические отношения семейств Symphyta

|            | <i>Xt</i> | <i>Xt</i> | <i>Bl</i> | <i>Ag</i> | <i>Pg</i> | <i>Dp</i> | <i>Cb</i> | <i>Tt</i> | <i>Pl</i> | <i>Xd</i> | <i>Pp</i> | <i>Md</i> | <i>Cph</i> | <i>Gs</i> | <i>Ax</i> | <i>Sc</i> | <i>Mm</i> | <i>Sr</i> | <i>Xy</i> | <i>Kt</i> | <i>Po</i> | <i>Or</i> | <i>Pa</i> |
|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| <i>Xl</i>  | 168       | 28        | 2         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 0         | 1         | —         | —          | 39        | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 83        |
| <i>Xt</i>  | 28        | 102       | 42        | 43        | 22        | 39        | 35        | 48        | —         | 5         | —         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Bl</i>  | 2         | 42        | 80        | 32        | 16        | 17        | 18        | 19        | —         | —         | —         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Ag</i>  | —         | 43        | 32        | 85        | 43        | 33        | 34        | 34        | —         | —         | 5         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Pg</i>  | —         | 22        | 16        | 43        | 72        | 44        | 52        | 40        | —         | —         | —         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Dp</i>  | —         | 39        | 17        | 33        | 44        | 60        | 50        | 44        | —         | —         | —         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Cb</i>  | —         | 35        | 18        | 34        | 52        | 50        | 78        | 46        | —         | —         | —         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Tt</i>  | —         | 48        | 19        | 34        | 40        | 44        | 46        | 65        | —         | —         | —         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Pl</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 152       | 32        | 24        | 70        | 4          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 7         |
| <i>Xd</i>  | 0         | 5         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 32        | 64        | 21        | 24        | —          | 15        | 10        | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 13        |
| <i>Pp</i>  | 1         | —         | —         | 5         | —         | —         | —         | —         | 24        | 21        | 74        | 16        | —          | 7         | —         | 5         | 6         | —         | —         | —         | —         | —         | 89        |
| <i>Md</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 70        | 24        | 16        | 135       | 0          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 17        |
| <i>Cph</i> | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 4         | —         | —         | 0         | 99         | —         | 9         | 6         | —         | 16        | 27        | 66        | 0         | 28        | —         |
| <i>Gs</i>  | 39        | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 15        | 7         | —         | —          | 75        | 25        | 37        | 18        | 10        | 13        | 15        | 11        | 0         | —         |
| <i>Ax</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 10        | —         | —         | 9          | 25        | 64        | 43        | 22        | 34        | 36        | 36        | 21        | 1         | —         |
| <i>Sc</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 5         | —         | 6          | 37        | 43        | 43        | 33        | 16        | 43        | 32        | 38        | 24        | —         |
| <i>Mm</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —          | 18        | 22        | 33        | 65        | 36        | 36        | 26        | 55        | 44        | 1         |
| <i>Sr</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 6         | —         | 16         | 10        | 34        | 16        | 32        | 108       | 51        | 16        | 23        | 30        | 11        |
| <i>Xy</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 27         | 13        | 36        | 43        | 32        | 51        | 70        | 30        | 37        | 27        | —         |
| <i>Kt</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 8         | 66         | 15        | 36        | 32        | 24        | 16        | 30        | 123       | 19        | 15        | —         |
| <i>Po</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 0          | 11        | 21        | 38        | 55        | 23        | 37        | 19        | 74        | 58        | —         |
| <i>Or</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 28         | 0         | 1         | 24        | 44        | 30        | 27        | 15        | 58        | 237       | —         |
| <i>Px</i>  | 83        | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 7         | 13        | 89        | 17        | —          | —         | —         | —         | —         | 11        | —         | —         | —         | —         | 203       |

Примечание. Курсивом выделены таксономические отношения между современными и вымершими или между двумя вымершими семействами. Положительные значения помножены на 100, отрицательные—заменины прочерками.

Таблица 4

Коэффициенты простого сравнения семейств Symphyta  
(по полимодальным признакам)

|            | <i>Xl</i> | <i>Xt</i> | <i>Bl</i> | <i>Ag</i> | <i>Pg</i> | <i>Dp</i> | <i>Cb</i> | <i>Tt</i> | <i>Pl</i> | <i>Xd</i> | <i>Pp</i> | <i>Md</i> | <i>Cph</i> | <i>Gs</i> | <i>Ax</i> | <i>Sc</i> | <i>Mm</i> | <i>Sr</i> | <i>Xy</i> | <i>Kt</i> | <i>Po</i> | <i>Or</i> | <i>Px</i> |
|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| <i>Xl</i>  | —         | 87        | 72        | 63        | 65        | 68        | 65        | 67        | 70        | 86        | 86        | 63        | 60         | 89        | 71        | 87        | 83        | 64        | 63        | 70        | 69        | 47        | 90        |
| <i>Xt</i>  | 87        | —         | 87        | 90        | 90        | 84        | 84        | 90        | 67        | 82        | 71        | 63        | 63         | 67        | 67        | 60        | 55        | 67        | 63        | 44        | 58        | 43        | 40        |
| <i>Bl</i>  | 72        | 87        | —         | 89        | 86        | 83        | 83        | 86        | 58        | 77        | 76        | 57        | 57         | 57        | 68        | 81        | 65        | 62        | 61        | 56        | 69        | 51        | 30        |
| <i>Ag</i>  | 63        | 90        | 89        | —         | 95        | 89        | 89        | 93        | 52        | 77        | 86        | 54        | 55         | 70        | 63        | 81        | 65        | 57        | 57        | 56        | 69        | 51        | 50        |
| <i>Pg</i>  | 65        | 90        | 86        | 95        | —         | 95        | 96        | 97        | 58        | 80        | 81        | 59        | 62         | 73        | 67        | 81        | 78        | 61        | 61        | 67        | 78        | 55        | 50        |
| <i>Dp</i>  | 68        | 84        | 83        | 89        | 95        | —         | 96        | 98        | 59        | 80        | 76        | 63        | 59         | 68        | 64        | 75        | 70        | 60        | 60        | 59        | 72        | 52        | 40        |
| <i>Cb</i>  | 65        | 84        | 83        | 89        | 96        | 96        | —         | 98        | 58        | 71        | 71        | 59        | 59         | 68        | 61        | 81        | 70        | 58        | 58        | 63        | 72        | 49        | 30        |
| <i>Tt</i>  | 67        | 90        | 86        | 93        | 97        | 98        | 98        | —         | 57        | 80        | 76        | 60        | 58         | 68        | 65        | 81        | 74        | 61        | 61        | 63        | 75        | 54        | 40        |
| <i>Pl</i>  | 70        | 67        | 58        | 52        | 58        | 59        | 58        | 57        | —         | 89        | 81        | 85        | 66         | 70        | 61        | 75        | 70        | 60        | 60        | 59        | 59        | 57        | 80        |
| <i>Xd</i>  | 86        | 82        | 77        | 77        | 80        | 80        | 71        | 80        | 89        | —         | 90        | 89        | 80         | 87        | 85        | 87        | 87        | 80        | 80        | 65        | 75        | 55        | 80        |
| <i>Pp</i>  | 86        | 71        | 76        | 86        | 81        | 76        | 71        | 76        | 81        | 90        | —         | 86        | 76         | 81        | 85        | 87        | 81        | 76        | 81        | 58        | 72        | 62        | 80        |
| <i>Md</i>  | 63        | 63        | 57        | 54        | 59        | 63        | 59        | 60        | 85        | 89        | 86        | —         | 64         | 70        | 64        | 81        | 78        | 60        | 64        | 74        | 72        | 49        | 70        |
| <i>Cph</i> | 60        | 63        | 57        | 55        | 62        | 59        | 59        | 58        | 66        | 80        | 76        | 64        | —          | 78        | 87        | 81        | 83        | 79        | 82        | 74        | 78        | 73        | 50        |
| <i>Gs</i>  | 89        | 67        | 57        | 70        | 73        | 68        | 68        | 68        | 70        | 87        | 81        | 70        | 78         | —         | 92        | 94        | 87        | 84        | 84        | 74        | 78        | 62        | 70        |
| <i>Ax</i>  | 71        | 67        | 68        | 63        | 67        | 64        | 61        | 65        | 61        | 85        | 85        | 64        | 87         | 92        | —         | 100       | 91        | 89        | 92        | 81        | 87        | 77        | 60        |
| <i>Sc</i>  | 87        | 60        | 81        | 81        | 81        | 75        | 81        | 81        | 75        | 87        | 87        | 81        | 87         | 94        | 100       | —         | 94        | 94        | 100       | 81        | 87        | 81        | 60        |
| <i>Mm</i>  | 83        | 55        | 65        | 65        | 78        | 70        | 70        | 74        | 70        | 87        | 81        | 78        | 83         | 87        | 91        | 94        | —         | 91        | 96        | 83        | 96        | 87        | 60        |
| <i>Sr</i>  | 64        | 67        | 62        | 57        | 61        | 60        | 58        | 61        | 60        | 80        | 76        | 60        | 79         | 84        | 89        | 94        | 91        | —         | 94        | 78        | 91        | 75        | 80        |
| <i>Xy</i>  | 63        | 63        | 61        | 57        | 61        | 60        | 58        | 61        | 60        | 80        | 81        | 64        | 82         | 84        | 92        | 100       | 96        | 94        | —         | 85        | 94        | 78        | 60        |
| <i>Kt</i>  | 70        | 44        | 56        | 56        | 67        | 58        | 63        | 63        | 59        | 65        | 58        | 74        | 74         | 74        | 81        | 81        | 83        | 78        | 85        | —         | 76        | 74        | 60        |
| <i>Po</i>  | 69        | 58        | 69        | 69        | 78        | 72        | 72        | 75        | 59        | 75        | 72        | 72        | 78         | 78        | 87        | 87        | 96        | 91        | 94        | 76        | —         | 84        | 40        |
| <i>Or</i>  | 47        | 43        | 51        | 51        | 55        | 52        | 49        | 54        | 57        | 55        | 62        | 49        | 73         | 62        | 77        | 81        | 87        | 75        | 78        | 74        | 84        | —         | 40        |
| <i>Px</i>  | 90        | 40        | 30        | 50        | 50        | 40        | 30        | 40        | 80        | 80        | 80        | 70        | 50         | 70        | 60        | 60        | 60        | 80        | 60        | 60        | 40        | 40        | —         |

Примечание. Курсивом выделены коэффициенты сходства между современным и вымершим или между двумя вымершими семействами. Все значения умножены на 100.

Таблица 5

Простое сравнение семейств Symphyta (преобразованные данные)

|            | <i>Xl</i> | <i>Xt</i> | <i>Bl</i> | <i>Ag</i> | <i>Pg</i> | <i>Dp</i> | <i>Cb</i> | <i>Tt</i> | <i>Pl</i> | <i>Xd</i> | <i>Pp</i> | <i>Md</i> | <i>Cph</i> | <i>Gs</i> | <i>Ax</i> | <i>Sc</i> | <i>Mm</i> | <i>Sr</i> | <i>Xy</i> | <i>Kt</i> | <i>Po</i> | <i>Or</i> | <i>Px</i> |
|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| <i>Xl</i>  | ×         | 4         | 2         | —         | —         | —         | —         | —         | 0         | 3         | 3         | —         | —          | 6         | 1         | 4         | 0         | —         | —         | —         | —         | —         | 7         |
| <i>Xt</i>  | 4         | ×         | 4         | 7         | 7         | 1         | 1         | 7         | —         | —         | —         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Bl</i>  | 2         | 4         | ×         | 19        | 16        | 13        | 13        | 16        | —         | —         | —         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Ag</i>  | —         | 7         | 19        | ×         | 25        | 19        | 19        | 23        | —         | —         | 3         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Pg</i>  | —         | 7         | 16        | 25        | ×         | 25        | 26        | 27        | —         | —         | —         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Dp</i>  | —         | 1         | 13        | 19        | 25        | ×         | 26        | 28        | —         | —         | —         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Cb</i>  | —         | 1         | 13        | 19        | 26        | 26        | ×         | 28        | —         | —         | —         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Tt</i>  | —         | 7         | 16        | 23        | 28        | 28        | 28        | ×         | —         | —         | —         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Pl</i>  | 0         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | ×         | 6         | —         | 15        | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Xd</i>  | 3         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 6         | ×         | 7         | 6         | —          | 4         | 3         | 4         | 4         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Pp</i>  | 3         | —         | —         | 3         | —         | —         | —         | —         | —         | 7         | ×         | 3         | —          | —         | 2         | 4         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Md</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 15        | 6         | 3         | ×         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Cph</i> | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | ×          | —         | 17        | —         | 0         | 9         | 12        | —         | —         | 3         | —         |
| <i>Gs</i>  | 6         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 4         | —         | —         | —          | ×         | 9         | 11        | 4         | 1         | 1         | —         | —         | —         | —         |
| <i>Ax</i>  | 1         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 3         | 2         | —         | 17         | 9         | ×         | 17        | 8         | 19        | 22        | —         | 4         | 7         | —         |
| <i>Sc</i>  | 4         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 4         | 4         | —         | —          | 11        | 17        | ×         | 11        | 11        | 17        | —         | 4         | —         | —         |
| <i>Mm</i>  | 0         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 4         | —         | —         | 0          | 4         | 8         | 11        | ×         | 8         | 13        | 0         | 13        | 4         | —         |
| <i>Sr</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 2          | 1         | 19        | 11        | 8         | ×         | 24        | —         | 8         | 5         | —         |
| <i>Xy</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 12         | 1         | 22        | 17        | 13        | 24        | ×         | 2         | 11        | 8         | —         |
| <i>Kt</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —          | —         | —         | —         | 0         | —         | 2         | ×         | —         | —         | —         |
| <i>Po</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —          | —         | 4         | 4         | 13        | 8         | 11        | —         | ×         | 1         | —         |
| <i>Or</i>  | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | 3          | —         | 7         | —         | 4         | 5         | 8         | —         | ×         | —         | —         |
| <i>Px</i>  | 7         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —          | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | —         | ×         | ×         |

Примечание. Курсивом выделены коэффициенты сходства между современными и вымершими или между двумя вымершими семействами. Положительные значения умножены на 100, отрицательные — заменены прочерками.



После этих предварительных замечаний можно перейти к сравнению результатов, полученных таксономическим анализом (табл. 3 и рис. 5, а) и простым сравнением (табл. 5 и рис. 5, б). Если сравнивать таблицы и считать ошибкой каждый положительный коэффициент сходства между надсемействами и отрицательный или нулевой — внутри надсемейства, то таксономический анализ и простое сравнение дадут одинаковое количество ошибок (соответственно 32 и 33)<sup>1</sup>. Если изменить объем некоторых подсемейств, например, объединить Siricoidea, Cephoidea и Orussoidea, или объединить Siricoidea и Orussoidea, а Kataravitidae выделить в особое надсемейство, баланс ошибок изменится — в первом случае в пользу таксономического анализа (17:30), во втором — в пользу простого сравнения (24:26). Перевес простого срав-

Таблица 6

Пример распределения признаков пяти видов, при котором все коэффициенты простого сравнения равны 60

| Виды | Признаки |   |   |   |   |
|------|----------|---|---|---|---|
|      | А        | Б | В | Г | Д |
| 1    | —        | + | + | + | + |
| 2    | +        | — | + | + | + |
| 3    | +        | + | — | + | + |
| 4    | +        | + | + | — | + |
| 5    | +        | + | + | + | — |

нения в этом случае невелик, но следует учитывать, что средняя величина ошибочных значений таксономического отношения всегда много выше, чем для коэффициентов простого сравнения. Поэтому можно сделать вывод, что на данном материале оба метода выделяют конгрегации положительных связей примерно с равным успехом.

Обратимся теперь к рис. 5, который отражает не только конгрегации, но и континуумы (цепи форм, в которых сходство любых соседних

членов выше сходства членов разных континуумов), и притом не для какого-то одного, в данном случае нулевого уровня, а для разных уровней связей. Рисунок показывает, что отношения современных семейств оба метода отражают почти одинаково хорошо. Различие касается по существу только надсемейств Cephoidea и Orussoidea, которые с точки зрения таксономического анализа столь же сходны друг с другом, как и с Siricoidea. Простое сравнение, напротив, указывает на их большую близость к Siricoidea, чем друг к другу. В действительности Cephoidea и Orussoidea во многих отношениях оказываются крайними членами морфологического ряда. Такое их сближение, которое показывает таксономический анализ, возможно лишь в результате упоминавшегося ранее эффекта сближения крайних вариантов (сходство в оригинальности).

Таксономический анализ указывает также на преимущественное сходство Orussidae с Siricidae, с которыми их объединяет гораздо меньше признаков, чем, например, с Xiphydriidae. Здесь, видимо, снова скажется сходство в оригинальности.

Взаимоотношения хуже изученных вымерших семейств Symphyta оба метода отражают значительно менее точно. Это подтверждает справедливость высоких требований к числу признаков, необходимому для таксометрических исследований. К сожалению, многие отечественные таксометристы, в особенности последователи Е. С. Смирнова, недостаточно учитывают эти требования.

Основные расхождения между таксометрическими данными и результатами филогенетического анализа системы Symphyta касаются границ надсемейств Megalodontoidea, Cephoidea, Siricoidea и Orussoidea. Таксономический анализ дает четыре таких несовпадения:

1) Paragampheiliidae оказываются много ближе к Parachexyelidae (семейство неясного положения), чем к другим Megalodontoidea. Фактически эти формы имеют мало общего, кроме нескольких независимо

<sup>1</sup> Parachexyelidae, как семейство неясного систематического положения, при этом не учитывалось.

унаследованных от общего предка примитивных признаков. Оба семейства, особенно второе, известны по очень малому числу признаков, что и позволило, видимо, упомянутым чертам сходства оказать неожиданное сильное влияние на результат. Впрочем, такой вывод о положении *Paragamphiliidae* делает только таксономический анализ, а простое сравнение на том же материале сближает это семейство с другими *Megalodontoidea*.

2) Таксономические отношения *Gigasiricidae* одинаково близки к *Xyeloidea* и *Siricoidea*. Это семейство действительно занимает промежуточное положение между ними, но если с *Xyelidae* их объединяют примитивные особенности, то с сирикоидами — общие специализации. Поэтому классические методы таксономии легко позволяют отнести *Gigasiricidae* к сирикоидам, а таксономический анализ, равно как и простое сравнение, не дают определенного решения.

3) *Karatavitidae* ближе к *Cephoidea*, а 4) *Myrmiciidae* — к *Orussoidea*, чем к остальным сирикоидам. В обоих случаях объединение их вызвано довольно редкими в пределах *Symphyta* конвергенциями, касающимися редукции некоторых структур (механизма фиксации крыльев в покое — в первом случае, и дистального жилкования крыльев — во втором). Конвергенция в этих случаях захватывает немногие структуры, что и позволяет при обычном подходе сделать вывод о вторичности сходства *Karatavitidae* — *Cephidae* и *Myrmiciidae* — *Orussoidea* по упомянутым признакам.

Результаты простого сравнения расходятся с филогенетической системой *Symphyta* в трех случаях: 1) *Gigasiricidae*, по коэффициентам простого сравнения, как и в таксономическом анализе, одинаково близки к *Xyeloidea* и *Siricoidea*; 2) *Paragyssidae* ближе к некоторым сирикоидам, в частности к *Xiphydriidae* и *Myrmiciidae*, чем к *Orussidae*. Фактически это промежуточная форма между примитивными сирикоидами типа *Xiphydriidae* и *Orussoidea*, но опять-таки с первыми их объединяют примитивные признаки, а со вторыми — общее направление специализации, что и позволяет отнести *Paragyssidae* к *Orussoidea*. Сходство *Paragyssidae* и *Myrmiciidae*, как и в случае таксономического анализа, в основном проявляется в конвергентной редукции жилкования; 3) простое сравнение показывает резкую изоляцию *Karatavitidae*. Они сильнее обособлены от остальных *Symphyta*, чем, например, надсемейства *Cephoidea* и *Orussoidea* от *Siricoidea*. *Karatavitidae* — действительно своеобразная группа, вероятно, близкая к предкам высших перепончатокрылых (*Aprocrifa*), но отличия ее от остальных сирикоидов все же никак не больше, чем, например, у *Cephidae* или *Orussoidea*.

Таким образом, и таксономический анализ, и простое сравнение интерпретируют систему *Symphyta* в общих чертах так же, как и классические методы филогенетической систематики. В деталях обнаруживается ряд расхождений, причем в большинстве случаев таксономическая оценка сходства кажется явно неправильной по сравнению с обычной, «классической». Число таких ошибок таксономического анализа несколько большее, чем для простого сравнения. Предыдущие эксперименты также не обнаружили каких-либо существенных преимуществ таксономического анализа. Напротив, некоторые его особенности, в частности, сближение сильно отличающихся и весьма своеобразных по своим признакам таксонов (сходство по оригинальности), а также объединение групп, конвергентно сходных хотя бы по отдельным, но редким признакам, для целей систематики нежелательны. Кроме того, таксономический анализ несравненно более сложен и трудоемок, чем, например, простое сравнение. Поэтому его использование в таксономических исследованиях кажется неоправданным, если, конечно, не будут представлены новые доказательства его адекватности задачам систематики.

## ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., «Наука», 1—504.
- Вайнштейн Б. А. 1967. Зоол. ж., **XLVI**, вып. 7. 981—986.—1968. Ж. общ. биол., **XXIX**, № 2, 153—167.
- Любищев А. А. 1958. К методике количественного учета и районирования насекомых. Фрунзе, 1—167.
- Расницын А. П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М., «Наука», 1—196.
- Расницын С. П. 1965. Ж. общ. биол., **XXVI**, № 3, 335—340.
- Смирнов Е. С. 1969. Таксономический анализ. Изд-во МГУ, 1—188.
- Сокэл Р. 1968. Ж. общ. биол., **XXIX**, № 3, 297—315.
- Шаталкин А. И. 1968. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, № 7, 124—133.
- Шорыгин А. А. 1939. Зоол. ж., **XVIII**, вып. 1, 27—51.
- Benson R. B. 1938. Trans. Roy. Soc. London, 87, 15, 353—384.—1951. Handbook for the identification of British insects., 6, 2a. London.
- Kaesler R. L. 1966. Quantitative re-evaluation of ecology and distribution of recent Foraminifera and Ostracoda of Todos Santos Bay, Baja California, Mexico. Univ. of Kansas Palaeontol. Contr., 10, 1—50.
- Lange R. T., Stenhouse N. S., Offler Ch. E. 1965. Austral. J. Biol. Sci., 18, No. 6, 1189—1205.
- Rohlf E. J., Sokal R. R. 1965. Univ. Kansas Sci. Bull., 45, 3—27.

Статья поступила в редакцию  
10.IV.1970

## ON TAXONOMIC ANALYSIS AND SOME OTHER TAXOMETRIC METHODS

A. P. RASNITSYN

*Palaeontological Institute, Academy of Sciences of the USSR, Moscow*

### Summary

The mathematical properties of the E. S. Smirnov's taxonomic analysis do not allow to judge definitely about its advantages as compared with those of other taxometric methods. The practical use of this method for the construction of classification of a series of model biological communities has revealed some its defects (coefficient of simple ~~compar~~<sup>matching</sup> in the systematics, Jaccard's coefficient for ecology). In particular, Smirnov's method records the similarity in originality, i. e. unifies the subjects sharply differing from the most other ones even when the degree of similarity between them is very low. Besides, high values of the taxonomical relation are obtained in those cases when the subjects sharply differed by the most characters but were similar by few, obviously convergent, though rare characters.

Поправка к статье А. П. Расницына. На рис. 2б должно быть 3=5, 3—10, 4=7, 7—12, 9—12, 16—21; на рис. 3а: 4—7, на рис. 3б: 3=5, 9—10, 9—11; на рис. 3в: 3—7, 9=12, 11=15, 13=16, 15=16; на рис. 5а:  $Xy = Mm$ ; на рис. 5б:  $Pl = Md$ .