

Форма системы как отражение формы эволюции

А.В. Гоманьков

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
gomankov@mail.ru

Когда в биологической литературе обсуждаются системы организмов, то при этом, как правило, имеются в виду не любые системы, элементами которых являются живые организмы (например, не биоценозы), а лишь те, которые могут рассматриваться в качестве объектов *систематики* (как отмечал А.А. Любищев [1968], такие слова как «классификация», «система», «систематика», «таксономия» часто употребляются как синонимы, хотя это и не вполне точно, т.к. систематика есть учение о системе, а не сама система). Другими словами, под выражением «система организмов» подразумевается обычно не материальная система с материальными системообразующими отношениями (вещественными, энергетическими или информационными), а идеальная, где в качестве системообразующих выступают идеальные отношения сходства или тождества элементов. Именно в таком смысле слово «система» будет употребляться нами в дальнейшем тексте настоящей статьи.

Самым кардинальным вопросом, связанным с такого рода системами, представляется вопрос об их объективном существовании [Заренков, 1976]: является ли система организмов артефактом, искусственным конструктом, создаваемым людьми, или же она существует объективно, независимо от человеческой интеллектуальной деятельности, а люди ее «открывают» и описывают более или менее адекватно (как, например, они описывают поверхность Земли в рамках физической географии)? В рамках платонистической догматики, наиболее характерным адептом которой может считаться А.А. Любищев [Гоманьков, 2005], «естественная система» организмов безусловно признается объективно существующей (характерно, что говоря об объектах систематики, А.А. Любищев употребляет слово «система» почти исключительно в единственном

числе) и в значительной степени независимой от эволюции. А.А. Любищев, а вслед за ним и С.В. Мейен любили сравнивать соотношение системы и эволюции с игрой в рулетку: как количество и взаимное расположение лунок предзадано и независимо по отношению к конкретной траектории шарика, так же и идеальная система возможных органических форм не создается движением эволюции, а существует независимо от него и только «заполняется» в ходе более или менее случайного (а потому и малоинтересного) исторического процесса. «Диатропика (у Мейена – типология) видит эволюцию как заполнение объективно существующей (подобно идее Платона) таблицы...» [Чайковский, 2003, с. 101]. Для обозначения такой идеальной системы С.В. Мейен часто использовал выражение «пространство логических возможностей», которое он заимствовал у Г.А. Заварзина [1974], применявшего это выражение в систематике бактерий. Очевидно, что акцентирование связи данного понятия с логикой (как у Г.А. Заварзина, так и у С.В. Мейена) было одновременно и декларацией слабости его связи с историей, то есть с эволюцией.

Естественно, что при этом чрезвычайно важное значение придается *форме* системы [Любищев, 1923, 1966, 1968]: так же как сама система, ее форма рассматривается в качестве природного феномена, который может и должен тщательно изучаться и описываться. Более того, тот факт, что система вообще имеет какую-то форму, поддающуюся рациональному осмыслению и описанию («умопостигаемую»), рассматривается как аргумент в пользу объективного существования самой системы.

Формы биологических систем, описывавшихся до настоящего времени, можно сгруппировать в три основных типа, которые кратко рассматриваются ниже.

Иерархические системы

Система, предложенная К.Линнеем, была первой системой живых организмов, принятой

фактически всем тогдашним научным сообществом, то есть исторически первой научной систе-

мой. Эта система имела иерархическую форму. Организмы объединяются в таксоны, которые мыслятся как вложенные друг в друга множества. Каждому таксону может быть присвоен некоторый ранг, так что таксоны одного ранга образуют разбиение таксона следующего по старшинству ранга на непересекающиеся подмножества. Каждый таксон может быть охарактеризован определенным набором значений признаков (диагнозом), которым обладают все организмы, относящиеся к данному таксону, и только они. Таким образом, можно считать, что рангами обладают сами признаки. При этом значения признаков более низких рангов не повторяются в разных таксонах более высоких рангов. Собственно это свойство распределения значений признаков по организмам и позволяет присваивать признакам определенные ранги и таким образом строить иерархическую систему.

Сам К.Линней и его современники, по видимому, не придавали этой системе никакого генеалогического (т.е. материального) смысла. Соответственно, ее форма мыслилась как чисто идеальный «закон природы» – выражение предустановленного порядка или гармонии. Ниспровержение такого взгляда на систему связано с трудами Ч.Дарвина [1991], предложившего вполне материалистическое объяснение для иерархической формы линнеевской системы. Тот факт, что дети похожи на своих родителей, известен с незапамятных времен (хотя механизм этой связи идеального отношения сходства с физическим родством – репликация молекул ДНК при делении клетки – был расшифрован лишь в XX в.), но только Ч.Дарвин предложил использовать его в качестве объяснения иерархической формы системы: система организмов имеет иерархическую форму, потому что она отражает их филогению. В дальнейшем, однако, это *объяснение* Ч.Дарвина стало использоваться как *определение*: естественной системой организмов стали называть их филогенетическое дерево, оставляя за системами типа линнеевской лишь статус конструируемых людьми описаний этого дерева (более или менее адекватных, более или менее обоснованных), и тем самым выводя систематику за те рамки платонистической парадигмы, в которых она развивалась до Ч.Дарвина.

Наиболее последовательно такое понимание систематики проявляется в кладистической концепции [Hennig, 1950], в основе которой лежит принцип изоморфизма филогении и иерархической системы. Считается, что не только система должна быть выводимой из филогении (так, что зная филогению можно построить систему), но также возможна и необходима обратная выводим-

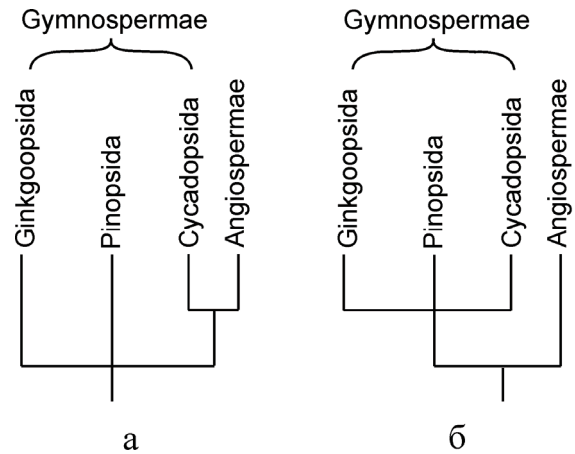


Рис. 1. Филогенетические деревья семенных растений, построенные на основании палеоботанических данных (а) и кладистического анализа (б)

мость (чтобы исходя из системы, можно было бы однозначно реконструировать филогенетическое дерево). Практически это выражается в постулируемом изоморфизме между последовательностью таксономических рангов (определяемой по распределению значений признаков между организмами) и последовательностью ветвлений филогенетического дерева.

Однако построенные таким образом филогенетические деревья (кладограммы) нередко вступают в противоречия с данными палеонтологии, которая обеспечивает «свою собственную» (независимую от данных систематики) информацию о времени появления тех или иных таксонов и тем самым – о порядке ветвления филогенетического дерева [Гоманьков, 2010]. Например, С.В. Мейен [Meuен, 1984, 1986] показал на палеоботаническом материале, что голосеменные возникли примерно в конце девона (около 370 млн л. н.) и не позже среднего карбона (310 млн л. н. или раньше) разделились на три ветви, существующие доныне: гинкгоопсиды, пинопсиды и цикадопсиды, а покрытосеменные произошли, скорее всего, от каких-то продвинутых цикадопсид и только в начале мела (около 140 млн л. н.), то есть в то время, когда уже сформировались почти все группы голосеменных на уровне порядков (глоссоптериды, пельтаспермовые, лептострбовые, кейтониевые, гинкговые, кордаиты, хвойные, лагеностомовые, тригонокарповые, цикадовые, беннеттиты и др.). По данным же кладистического анализа [Антонов, 2000] линии голосеменных и покрытосеменных разошлись около 360 млн лет назад и чуть ли не раньше, чем произошла первая основная дивергенция внутри голосеменных (обязательное условие для возможности общепринятого деления семенных растений на голосеменные и покрытосеменные; рис. 1). Подобные расхождения обус-

лавливают более предпочтительное использование так называемых эволюционных иерархических систем [Шаталкин, 1988], существовавших до работ В.Геннига. Эволюционная система должна строиться так, чтобы каждый ее таксон был односвязным подграфом филогенетического древа, но ранги таксонов и признаков не обязательно определяются порядком ветвления, а могут в той или иной степени зависеть от «вкуса» исследователя: каждый систематик имеет воз-

можность сам решать, какой ранг он будет придавать тому или иному признаку в зависимости от того, насколько этот признак кажется ему «существенным» в эволюции данной группы организмов. Такие системы сохраняют связь с филогенией, поскольку они строятся на основе филогенетических деревьев, но полного изоморфизма между системой и филогенией уже нет, так как «обратная» реконструкция филогении на основе системы оказывается невозможной.

Комбинативные системы

А.А. Любищев, пытаясь защитить платонистическое понимание системы от того сокрушительного удара, который нанес ему Ч.Дарвин, указывал, что сходство организмов далеко не всегда является следствием их родства, а может возникать независимо в разных филогенетических ветвях. Соответственно, форма «исследуемой» системы может отличаться (и актуально отличается) от иерархической. Значения признаков более низких рангов повторяются в разных таксонах более высоких рангов, и в результате само понятие «ранг признака» теряет смысл. Все признаки оказываются равноправными, а система принимает форму заполненной многомерной решетки, каждое измерение которой соответствует какому-нибудь признаку. Такие системы А.А. Любищев называл *комбинативными*; в качестве наиболее характерного их примера обычно приводятся гомологические ряды Н.И. Вавилова и вообще случаи параллелизма, наблюдаемые в органическом мире [Мейен, 1972].

Помимо иерархических и комбинативных систем А.А. Любищев различал еще и системы третьей формы, которые он называл *параметрическими (коррелятивными)*. В качестве наиболее характерной системы такого типа он указывал на периодическую систему химических элементов Д.И. Менделеева, где все признаки элементов поставлены в функциональную зависимость от одного – заряда атомного ядра. Но простую функциональную зависимость даже большого числа признаков вряд ли кто-нибудь станет называть системой (в определенном выше смысле, т.е. такой системой, где системообразующими отношениями являются отношения схождения и

тождества); в физике такие зависимости обычно называются не системами, а «законами». И характер «системности» системе Д.И. Менделеева придает именно периодичность рассматриваемой функциональной зависимости: химические свойства разных элементов оказываются *одинаковыми* при разных значениях заряда атомного ядра. Эта система, таким образом, оказывается разновидностью комбинативной системы (недаром первые варианты ее графического представления имели вид таблицы) – просто количество значений, принимаемых одним признаком, оказывается в ней различным при разных значениях другого признака. В результате многомерное признаковое пространство решетки оказывается искривленным, а саму систему оказывается удобнее всего представлять себе не в виде плоской таблицы, а в виде ленты, намотанной на коническую поверхность.

Что же касается универсальности или «естественности» самой комбинативной формы системы, то здесь стоит, вероятно, вспомнить о том, что система К.Линнея первоначально строилась и понималась как чисто «идеальная», то есть не отражающая ничего кроме схождения и различия организмов, и имела при этом строго иерархическую форму. Мы, конечно, понимаем теперь, что схождение, обусловленное родством, тоже существует и что именно к его отражению стремилась (по крайней мере) линнеевская система. Но даже если оставаться в рамках платонистической парадигмы, сам факт возникновения системы К.Линнея заставляет нас признать, что иерархические системы имеют такое же «право на существование», как и комбинативные.

Сетчатые системы

В 20-х годах прошлого века Е.С. Смирнов [1923; Smirnov, 1925] предложил принципиально новый способ построения биологических систем, отличный от тех, которые применялись до него и которые порождали системы, имевшие иерархи-

ческую или комбинативную форму. Если раньше система строилась «сверху», путем деления универсума в соответствии со значениями тех или иных признаков, то Е.С. Смирнов предложил строить ее «снизу» – путем объединения элемен-

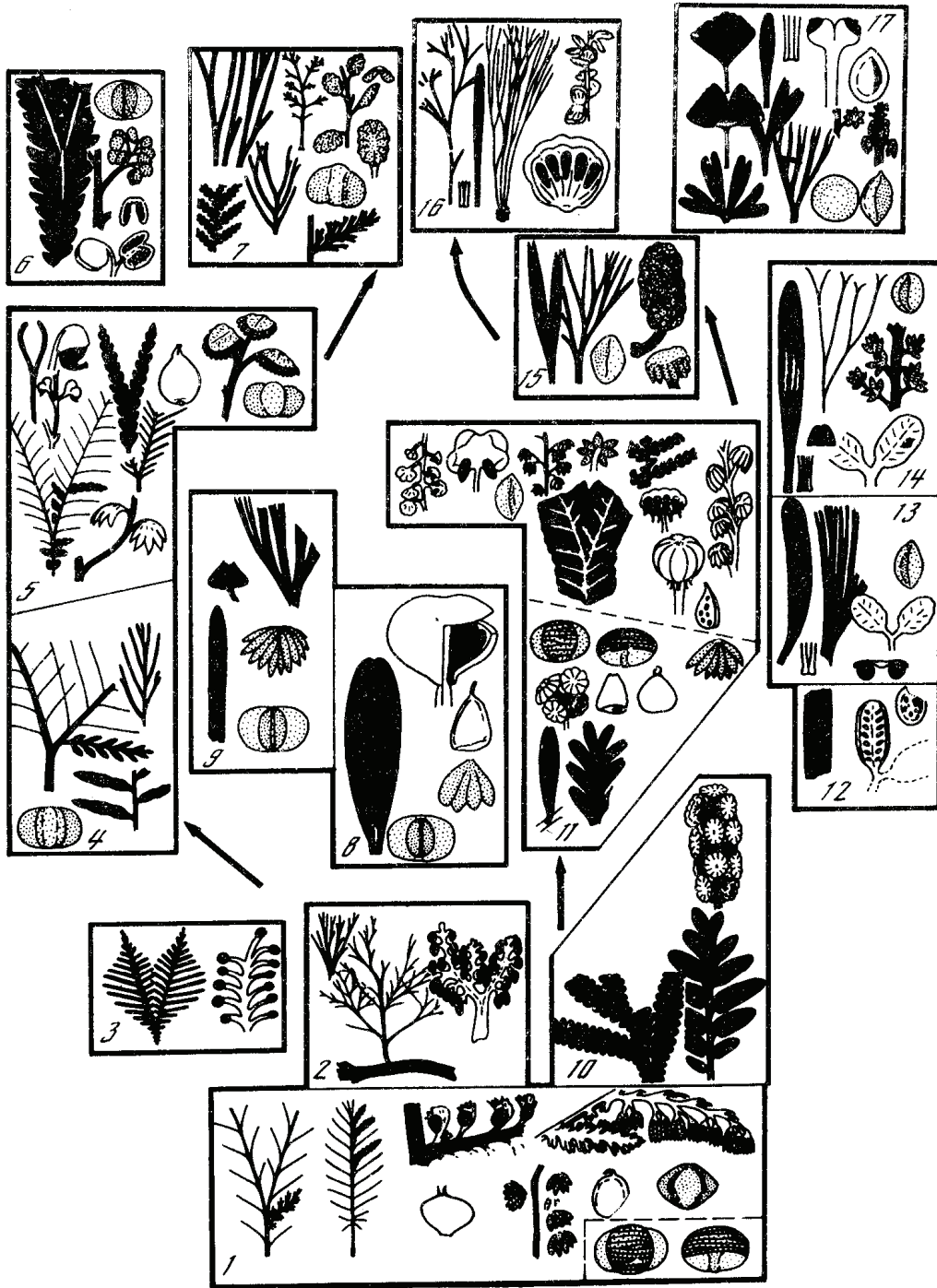


Рис. 2. «Конгрегационная филогения» пельтаспермовых (№1–13), гинкговых (№15, 17) и лептострбовых (№16); по [Meуen, 1984]

Семена в прикреплении зачернены; микроспорангии, синангии и пыльца показаны крапом.

тарных единиц в группы на основании интуитивно улавливаемого сходства. Этот метод построения систем получил название *конгрегационного* и в дальнейшем был широко «разрекламирован» С.В. Мейеном [2009; Meуen, 1984, 1987]. Кроме того, С.В. Мейен, по-видимому, был первым, кто обратил внимание на то, что

конгрегационный метод Е.С. Смирнова порождает системы, имеющие принципиально иную форму по сравнению с теми, которые строятся традиционными методами. «Таксоны» в таких системах представляют собой «сгустки» элементов (организмов или таксонов наименьшего рассматриваемого ранга), соединенные цепочками

«переходных форм», причем эти цепочки часто образуют не линейную и даже не древовидную структуру, а замкнутые петли, так что вся система приобретает вид сложно организованной сети. Первая система такого типа была построена С.В. Мейеном [Meуen, 1973] для рассеченных листьев и в дальнейшем неоднократно воспроизводилась в разных изданиях¹.

Справедливости ради следует отметить, что по крайней мере в некоторых случаях форма системы, построенной с помощью конгрегационного метода Е.С. Смирнова, оказывается не сетчатой, а древовидной, так что ее легко можно преобразовать в «нормальную» иерархическую форму. Так, например, древовидной оказалась система порядков голосеменных растений, которую С.В. Мейен строил на основании конгрега-

ционного принципа [Meуen, 1984, 1986] (рис. 2). Это дало ему основание утверждать, что система всех высших растений имеет иерархический характер на высших таксономических уровнях и сетчатый – на нижних [Чайковский, 2003].

Можно также заметить, что три описанные формы системы легко сопоставляются с тремя основными модусами эволюции. Иерархическая система наилучшим образом отражает дивергентную эволюцию, комбинативная – параллельную, а сетчатой системе соответствует, очевидно, конвергентное развитие: если считать, что ряды переходных форм отражают эволюционные преобразования, то их схождение в «узловых точках», соответствующих «таксонам», очевидно, отражает эволюцию в сходящихся направлениях, то есть конвергенцию.

Система двумешковых пыльцевых зерен и ее формы

Проиллюстрируем сказанное выше о трех возможных формах системы на примере системы двумешковых пыльцевых зерен. Эта система специально выбрана для иллюстрации как максимально приближенная к мейеновскому понятию «пространства логических возможностей» и, соответственно, минимально связанная с какими-либо эволюционными ассоциациями.

При анализе формы двумешковых пыльцевых зерен будем рассматривать все зерна в полярном положении и считать, что полярная ось всякого зерна является для него осью симметрии 2-го порядка. Для построения системы двумешковых пыльцевых зерен рассмотрим три морфологических признака, широко используемых в палинологических работах при описании подобной пыльцы (см., например, [Hart, 1965]):

I. Соотношение длины поперечной оси мешков и тела. Признак может принимать 3 значения: поперечная ось мешков длиннее, чем поперечная ось тела, равна поперечной оси тела или короче ее. Эти значения будем кодировать соответственно знаками «0», «1» и «2».

II. Прикрепление мешка суженным или не суженным основанием. Признак, очевидно, имеет 2 значения, которые будем кодировать соответственно знаками «0» и «1».

III. Характер внешнего контура пыльцевого зерна (его «плавность»). Признак может принимать 2 значения: зерно гаплексипиноидное (кодируется знаком «0») или зерно диплексипиноидное (кодируется знаком «1»).

Сочетания всех значений этих признаков дают $3 \times 2 \times 2 = 12$ возможностей (см. таблицу).

Некоторые из этих сочетаний являются логически запрещенными, поэтому всего имеется не 12, а только 7 возможных форм двумешковых пыльцевых зерен (рис. 3). Форма соответствующей многомерной системы представлена на рис. 4. Из этого рисунка можно видеть, что построенная система, с одной стороны, не является строго комбинативной, так как не все ячейки решетки заполнены, а с другой стороны, ее нельзя рассматривать и как иерархическую, поскольку одинаковые значения некоторых признаков повторяются при разных значениях других признаков.

В рамках кладистического анализа разработано большое число чисто формальных методов, позволяющих преобразовывать такие «частично комбинативные» системы в иерархические, то

Таблица

Комбинации значений трех признаков двумешковых пыльцевых зерен

Признак № комбинации	I	II	III
1	0	0	0
2	0	0	1
3	0	1	0
4	0	1	1
5	1	0	0
6	1	0	1
7	1	1	0
8	1	1	1
9	2	0	0
10	2	0	1
11	2	1	0
12	2	1	1

¹ См. рис. 1 из статьи С.В. Чебанова в настоящем выпуске.

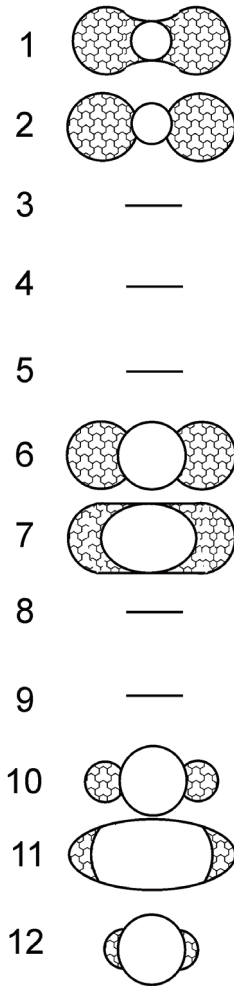


Рис. 3. Возможные формы двумешковых пыльцевых зерен

Числа слева – номера комбинаций (см. таблицу). Прочерк против числа означает, что соответствующая комбинация является логически запрещенной.

есть ранжировать изначально равноправные таксономические признаки. Все эти методы основаны на «принципе парсимонии» (простоты): из двух альтернативных кладограмм, в равной степени согласующихся с наблюдаемым распределением значений признаков, следует выбрать ту, которая требует допущения меньшего числа параллелизмов и реверсий в ходе эволюции [Шаталкин, 1988]. В дополнение к этим методам рассмотрим еще один, основанный на понятии «информативность признака».

Как известно, К.Шеннон, вводя определение количества информации, неразрывно связал это понятие с ситуацией выбора. Если мы должны сделать (или осуществляем) выбор одного объекта из n возможных и вероятность выбора для i -го объекта ($i = 1; 2; \dots; n$) равна p_i , то количество

информации, необходимое для такого выбора (или реализуемое этим выбором) равно

$$I = -\sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i \text{ [битов].}$$

Поскольку

$$\sum_{i=1}^n p_i = 1,$$

то в случае равенства всех p_i каждое из них равно $\frac{1}{n}$, и

$$I = \log_2 n.$$

Если m из исходных n объектов характеризуются одним значением какого-либо признака, то для выбора одного из этих объектов нам требуется количество информации

$$I = \log_2 m.$$

Таким образом, сообщение о том, что интересующий нас объект характеризуется данным значением данного признака, содержит количество информации, равное

$$\log_2 n - \log_2 m = \log_2 \frac{n}{m}.$$

Иерархическую систему можно представить как систему отбора (например, определения единичного объекта) за несколько шагов, где каждый шаг соответствует переходу к более низкому таксономическому рангу путем фиксирования одного из значений признака этого ранга. При этом количество информации, которой мы располагаем об определяемом объекте, все время возрастает от 0 в начале определения до величины $\log_2 n$, где n – число таксонов 1-го ранга (количество информации, необходимое, чтобы выбрать 1 из n таксонов), в конце его. Если некоторый признак s имеет k значений, то он разбивает универсум таксонов 1-го ранга на k непересекающихся множеств. Пусть мощность множества, соответствующего j -му значению этого признака, равна n_j

$$[\sum_{j=1}^k n_j = n].$$

Тогда, очевидно, это значение несет при определении количество информации равно

$$\log_2 \frac{n}{n_j}.$$

Информативностью признака можно назвать среднее количество информации, которое несет одно значение этого признака:

$$J_s = \frac{1}{k} \sum_{j=1}^k \log_2 \frac{n}{n_j} = \log_2 n - \log_2 \sqrt[k]{\prod_{j=1}^k n_j}.$$

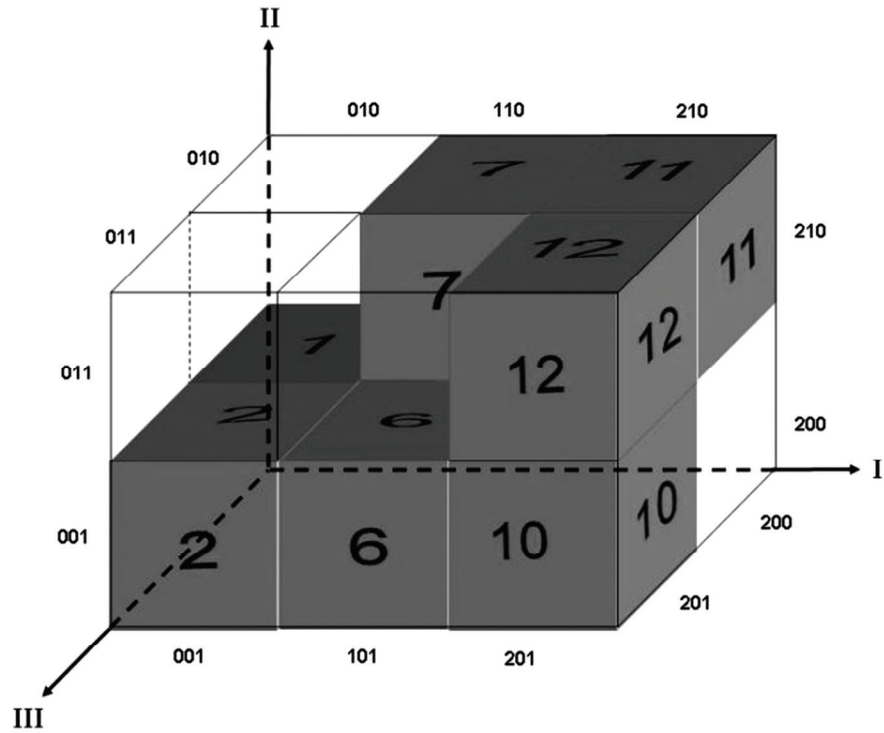


Рис. 4. Трехмерная система двумешковых пыльцевых зерен

Закрашенные ячейки соответствуют логически-возможным сочетаниям, а цифры на них – номерам комбинаций (см. таблицу).

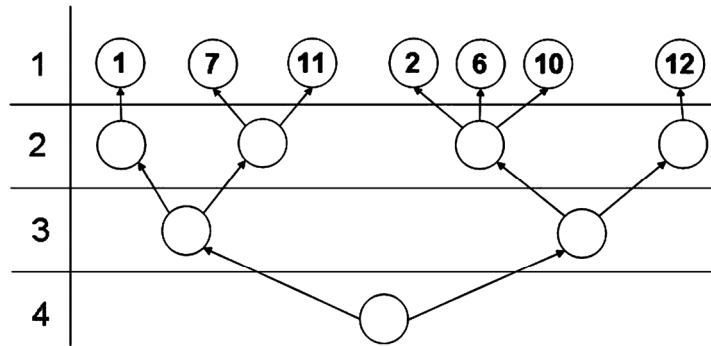


Рис. 5. Иерархическая система двумешковых пыльцевых зерен

Каждый кружок обозначает таксон. Стрелка, идущая от одного таксона к другому, обозначает, что второй таксон принадлежит первому. Все таксоны внутри одной горизонтальной графы имеют одинаковый ранг, который обозначен в этой же графе слева. Таксоны 1-го ранга помечены числами, соответствующими номерам комбинаций (см. таблицу).

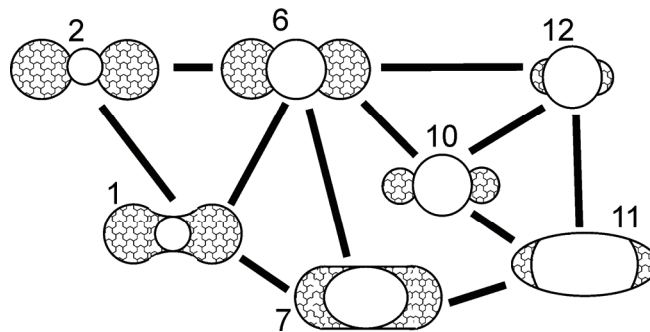


Рис. 6. Сетчатая система двумешковых пыльцевых зерен
Номера форм соответствуют номерам комбинаций (см. таблицу).

В идеальной иерархической системе значения признаков более низких рангов не повторяются в разных таксонах более высоких рангов. Поэтому, чем ниже ранг признака, тем меньше мощность множеств, на которые этот признак разбивает универсум таксонов 1-го ранга и, соответственно, больше число самих этих множеств (k). Следовательно, чем ниже ранг признака, тем больше информации несет каждое из значений этого признака, а значит, тем больше информативность признака. Для неидеальных иерархических систем (систем с элементами комбинативности) этому утверждению можно придать «обратную силу»: чем больше информативность признака, тем меньше должен быть его ранг. Сравнение признаков по информативности сводится к сравнению величин

$$\log_2 \sqrt[k]{\prod_{j=1}^k n_j}$$

или, ввиду монотонности логарифмической функции, – к сравнению средних геометрических величин n_j . Так как в выражение для информативности величина

$$\log_2 \sqrt[k]{\prod_{j=1}^k n_j}$$

входит со знаком « \rightarrow », то ранг признака должен быть тем больше, чем больше среднее геометрическое величин n_j .

Таким образом, задание ранга признаков должно идти следующим образом: расположим все признаки в порядке возрастания величин

$$\sqrt[k]{\prod_{j=1}^k n_j}$$

(или в порядке убывания информативности), тогда номер признака в этом ряду будет являться его рангом.

Вернемся к нашей системе двумешковой

пыльцы. Посчитаем среднее геометрическое величин n_j для каждого из трех рассмотренных признаков. I признак разбивает универсум на 3 множества ($k = 3$): 1) {1; 2}; 2) {6; 7} и 3) {10; 11; 12}. $n_1 = 2$; $n_2 = 2$; $n_3 = 3$.

$$\sqrt[3]{\prod_{j=1}^3 n_j} = \sqrt[3]{2 \cdot 2 \cdot 3} = \sqrt[3]{12} \approx 2,289.$$

II признак разделяет универсум на два множества ($k = 2$): 1) {1; 2; 6; 10} и 2) {7; 11; 12}. $n_1 = 4$; $n_2 = 3$.

$$\sqrt[2]{\prod_{j=1}^2 n_j} = \sqrt{3 \cdot 4} = \sqrt{12} \approx 3,464.$$

III признак, так же, как II, разбивает универсум на два множества ($k = 2$): 1) {1; 7; 11} и 2) {2; 6; 10; 12}. $n_1 = 3$; $n_2 = 4$.

$$\sqrt[2]{\prod_{j=1}^2 n_j} = \sqrt{3 \cdot 4} = \sqrt{12} \approx 3,464.$$

Мы видим, что информативности II и III признаков совпадают:

$$J_{II} = J_{III},$$

и с точки зрения описываемого алгоритма безразлично, какой из этих признаков будет иметь больший ранг, но ранг I-го признака должен быть наименьшим. Таким образом, признакам можно придать следующие ранги:

I – 1-ый ранг,

II – 2-ой ранг,

III – 3-ий ранг.

Соответственно, система примет вид, представленный на рис. 5.

Систему, представленную на рис. 4, нетрудно также преобразовать в сетчатую. Для этого достаточно, очевидно, соединить друг с другом ячейки, обладающие сходством по какому-либо признаку, то есть соприкасающиеся своими гранями или ребрами. Соответствующая сетчатая система показана на рис. 6.

Выводы

1. По-видимому, не существует систем организмов, имеющих «чистую» форму (иерархическую, комбинативную или сетчатую). В каждой системе черты различных форм присутствуют в смешанном виде.

2. Существуют чисто формальные методы, позволяющие преобразовывать любую форму системы в любую другую. Другими словами, система «сама по себе» *никакой формы не имеет*: форму ей придают люди в зависимости от тех целей, которые они ставят в ходе исследова-

ния данной группы организмов. Этот факт может служить косвенным свидетельством в пользу того, что и сами системы не существуют как объективные реальности, а являются лишь искусственно конструируемыми артефактами (и потому ни к одной из них не приложим эпитет «естественная» [Гоманьков, 2005]).

3. Существует соответствие между «чистыми» формами системы (иерархической, комбинативной и сетчатой) и известными формами эволюции (дивергенцией, параллелизмом и конверген-

цией). По-видимому, проявление той или иной формы системы является отражением соответствующих эволюционных процессов, приведших к формированию рассматриваемой группы организмов, хотя причины существования самих этих *разных* форм эволюции остаются не до конца

понятными. Но как писал Ф.Г. Добжанский, «ничто в биологии не имеет смысла, кроме как в свете эволюции» (цит. по [Кунин, 2014, с. 12]).

Работа поддержана грантом РФФИ №15-05-07528.

Литература

- Антонов А.С.* Растения и животные – «живые ископаемые» // *Природа*. – 2000. – №10. – С. 73–78.
- Гоманьков А.В.* Критика способности построения естественной системы организмов // XIX Любичевские чтения. Т. 2. Современные проблемы эволюции. – Ульяновск, 2005. – С. 74–87.
- Гоманьков А.В.* Филогения ранних хвойных: методы и результаты // XII Московское совещание по филологии растений, посвященное 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана. Материалы (Москва, 2–7 февраля 2010 г.). – М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2010. – С. 45–48.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. – СПб.: Наука, 1991. – 539 с.
- Заварзин Г.А.* Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. – М.: Наука, 1974. – 142 с.
- Заренков Н.А.* Лекции по теории систематики. – М.: МГУ, 1976. – 141 с.
- Кунин Е.В.* Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции. – М.: Центрполиграф, 2014. – 527 с.
- Любичев А.А.* О форме естественной системы организмов // Изв. Биол. научн.-иссл. ин-та при Пермском университете. – 1923. – Т. 2. – Вып. 3. – С. 99–110.
- Любичев А.А.* Систематика и эволюция // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Труды Всесоюзного совещания. – Свердловск, 1966. – С. 45–57.
- Любичев А.А.* Проблемы систематики // Проблемы эволюции. Т. I. – Новосибирск: Наука, 1968. – С. 7–29.
- Мейен С.В.* Путь к новому синтезу, или Куда ведут гомологические ряды // *Знание – сила*. – 1972. – №8. – С. 20–22.
- Мейен С.В.* Теоретические основы палеоботанических исследований (неизданные главы к «Основам палеоботаники» [М., Недра, 1987]). – М.: ГЕОС, 2009. – 108 с.
- Смирнов Е.С.* О строении систематических категорий // *Русский зоол. журн.* – 1923. – Т. 3. – №3/4. – С. 358–391.
- Чайковский Ю.В.* Феномен эволюции организмов в понимании С.В. Мейена // *Эволюция флор в палеозое*. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 99–105.
- Шаталкин А.И.* Биологическая систематика. – М.: МГУ, 1988. – 184 с.
- Hart G.F.* The systematics and distribution of Permian miospores. – Johannesburg: Witwatersrand University Press, 1965. – 252 pp.
- Hennig W.* Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. – Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950. – 370 S.
- Meyen S.V.* Plant morphology in its nomothetical aspects // *Bot. Rev.* – 1973. – Vol. 39. – №3. – P. 205–260.
- Meyen S.V.* Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as shown by the fossil record // *Bot. Rev.* – 1984. – Vol. 50. – №1. – P. 1–111.
- Meyen S.V.* Gymnosperms systematics and phylogeny: a reply to comments of Ch.B. Beck, Ch.N. Miller and G.W. Rothwell // *Bot. Rev.* – 1986. – Vol. 52. – №3. – P. 300–320.
- Meyen S.V.* Fundamentals of Palaeobotany. – London; N.Y.: Chapman and Hall, 1987. – 432 pp.
- Smirnov E.S.* The theory of type and the natural system // *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*. – 1925. – Bd 37. – Hft 1/2. – S. 28–66.