

ERAST PARMASTO



Biosüstemaatika



teooria
ja
meetodid

Tartu Ülikooli botaanika ja ökoloogia instituut
Eesti Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Erast Parmasto

**Biosüsteematika
teooria ja meetodid**

Lühiõpik

Tartu 1996

Trükitud Eesti Teaduse Sihtasutuse toetusel

Kaane kujundanud Lemmi Koni

© Erast Parmasto, 1996

ISBN 9985-60-240-4

Tartu Ülikooli Kirjastuse trükikoda
Tiigi 78, EE2400 Tartu
Tellimus nr. 194.

Sisukord

Eessõna	5
1. Sissejuhatus	7
2. Liik	9
2.1. Liigi olemus	9
2.2. Liigikontseptsioonid	12
2.3. Liigi definitsioon; liikide eristamine	16
2.4. Liigi reaalsus	18
2.5. Liigisisised süstemaatika ühikud	20
3. Liigist kõrgemad süstemaatika ühikud	22
4. Süstemaatika põhimõisteid	23
5. Tunnused	26
5.1. Tunnuste tüübid; tunnuste kodeerimine	28
5.2. Tunnuste informatiivsus ja kaalumine	30
6. Homoloogia	32
6.1. Homoloogia kriteeriumid	34
7. Klassifitseerimine	35
7.1. Süstemaatika põhisuunad	38
8. Feneetiline süstemaatika	41
8.1. Sarnasuse ja erinevuse mõõtmine	42
8.2. Klasteranalüüs	47
8.3. Fenogrammid ja klassifikatsioon	49
8.4. Ordinatsioonimeetodid	52
8.5. Feneetiliste meetodite kasutamine	54
9. Fülogeneetiline süstemaatika ehk kladistika	55
9.1. Tunnused kladistikas	58
9.2. Kladogrammide koostamine	62

9.3. Tunnuste muutumise piirangud	64
9.4. Kladogrammide omadused, nende hindamine	66
9.5. Kladogrammide konsensuspuud	72
9.6. Kliki- ja lävemeetod	74
9.7. Analüüsitulemuste sõltuvus algandmeist	75
9.8. Kasutatavad arvutiprogrammid ja kladogrammide kujutamise nende abil	76
9.9. Kladistika ja klassifitseerimine	80
9.10. Molekulaarsüsteematika	82
9.11. Fülogeneetilise süsteematika üldisi järeldusi	85
10. Evolutsiooniline süsteematika	89
11. Nomenklatuurireeglid	91
12. Identifitseerimine ehk määramine	95
13. Süsteematiku töö korraldus	97
13.1. Standardid ja käsiraamatud	99
13.2. Andmebaasid	100
13.3. Internet	101
13.4. Süsteematikute rahvusvahelised organisatsioonid	102
Soovitav kirjandus	104
Eestikeelsete mõistete register	106
Ingliskeelsete terminite register	110

Eessõna

Käesolev lühiõpik on kirjutatud Tartu Ülikooli bioloogiaosakonna üliõpilastele – nii zooloogidele, mükoloogidele kui ka botaanikutele. Loodetavasti pakub ta üht-teist uut ka juba töötavatele süstemaatikutele. Õppima asumisel on kasuks, kui lugejal on eelteadmisi evolutsiooniõpetusest ja ta on looduses mõne käsiraamatu abil liike määranud. Soovitada tuleb ka eelnevat tutvumist teaduse olemust valgustavate artiklite või teostega (näiteks leheküljel 104 toodud kirjanduse loetelus viidatud A. F. Chalmersi raamatuga).

Erinevalt paljudest teistest õpikutest on esituses minimeeritud süstemaatika ajaloo osa. See-eest on mitmete mõistete ja meetodite puhul märgitud nende looja ja kasutuselevõtu aeg. See aitab mõista, kui nooruslik on praegu «klassikaline teadus» süstemaatika.

Vajalikuks pole peetud käsitleda süstematiseerimisel kasutatavate tunnuste tüüpe nende leidmisviisi järgi (morfoloogilised, tsütoloogilised, füsioloogilised, biokeemilised jt. tunnused). Kokkuhoitud ruumi arvel on püütud juttu teha teadusliku uurimistöö üldmetodoloogias.

Paljude õpikute hädaks on kasutajale sisenduv mulje, nagu oleks teadus teadaolevate faktide ja seaduste kogum, mis tuleb lihtsalt selgeks õppida. Selle raamatukese eesmärk on pigem vastupidine: näidata teaduse pidevat muutumist ja mitme alternatiivse meetodi eluõigust. Mistahes «teaduslik tõde» (ka liikide suhteid ainuõigelt näitav süsteem) on kas püüdlus või samm kättesaamatuks jääva eesmärgi poole. Nagu oma aja kohta väga hea esimene eestikeelne süstemaatika lühiõpik (Vaga, 1948) on praeguseks saanud vaid ajaloolise tähenduse, juhtub sama ka käesolevaga.

* * *

Suurem osa süstemaatika-alasest kirjandusest on praegu ingliskeelne; seetõttu on õpiku tekstis vähemtuntud terminite puhul sulgudes toodud nende ingliskeelsed vasted. Terminite registrid (eesti ja inglise keeles) on toodud raamatu lõpus. Samas leidub ka soovitatava kirjanduse lühike loend.

* * *

Autoril on heameel tänada oma kolleege Vello Jaaskat, Urmas Kõljalga, Viktor Masingut, Tõnu Mölsi, Ilmi Parmastot, Ain Raitviiru, Madis Ruubelit ja Richard Villemsit käsikirja läbivaatamisel tehtud muudatus- ja parandusettepanekute eest.

Tartus, aprillis 1996

Erast Parmasto

1. Sissejuhatus

Biosüsteemaatika on teadus eluslooduse mitmekesisusest: selle vormidest, põhjustest ning tekkest; liikide ja teiste süsteemaatika ühikute piiritlemisest, nimetamisest ja teaduslikult põhjendatud klassifitseerimisest. Praeguseks on kirjeldatud 1,5 kuni 1,7 miljonit elusolendite liiki; biosüsteemaatika vaatleb seda mitmekesisust ja selle üksiknähtusi kui eluslooduse ajaloolise arengu tulemust.

Kasutatakse ka lühemat nimetust *süsteemaatika* (termin on kasutusele alates K. Linné tööst 1737 a.), kuid süstematiseeritakse ju ka elutu looduse nähtusi. Tõsi, mistahes nähtuste süstematiseerimise meetodeis on palju ühist. Tänapäevane süsteemaatika on arengulooline ehk ajalooline teadus, ja samu (kladistika) meetodeid kasutatakse ka näiteks keeleteaduses, tekstoloogias, ajaloos.

W. H. Camp ja G. L. Gilly (1943) kasutasid *biosüsteemaatika* mõistet praegusest erinevas tähenduses: eelkõige tsütogeneetiliste uurimiste kohta. See nimetusviis on aga juba unustusse vajumas. Et käesolevas õpikus segimineku ohtu pole, kasutatakse siin termineid *süsteemaatika* ja *biosüsteemaatika* samatähenduslikena.

Paralleelselt *süsteemaatikaga* (*systematics*) on aastast 1813 kasutusel ka termin *taksonoomia* (*taxonomy*), mida esmakordselt pruukis A. P. de Candolle; nende tähenduserinevus pole aga üheselt käsitletav. Euroopas peetakse süsteemaatikat peamiselt organismide mitmekesisust uurivaks teaduseks, taksonoomia alla käivad klassifitseerimise teooria, printsübid ja reeglid (G. G. Simpson, 1961). Põhja-Ameerika bioloogidel on enamasti vastupidi: süsteemaatika hooleks on teooria, taksonoomia osaks on praktiline klassifitseerimistöö. Nähtavasti on õigem loobuda nendele kahele terminile erineva tähendusvarjundi andmisest.

Märkigem, et paljud bioloogia üldised terminid on küllalt noored.

Isegi *bioloogia* on kasutusel alles alates 1800. aastast (K. F. Burdach ja J.-B. Lamarck); *ökoloogia* termini võttis kasutusele 1866. aastal E. Haeckel; temale kuulub ka termin *monofüleetiline*. *Evolutsioon* tuli kasutusele mitte C. Darwini, vaid pisut hilisemate H. Spenceri töödega.

Süstemaatika ehk taksonoomia alla käib organismide klassifitseerimine, identifitseerimine ja nomenklatuur (nimetuste andmine). Nende ülesannete täitmiseks on vajalik ka evolutsiooniprotsessi (varieeruvuse, liigitekke, hübriidide moodustumise jm.) uurimine ning fülogeneesi (viiside, aja, koha) selgitamine.

Süstemaatika **rakendus**aladeks on identifitseerimiseks ja klassifitseerimiseks vajalike käsiraamatute («määrajate») ning arvutiprogrammide (ka dialoogrežiimis identifitseerimisprogrammide) koostamine; mingi ala (või kogu maailma) elusolendite inventariseerimine ja vastavate andmepankade pidamine, andmestiku koondamine bioloogilise mitmekesisuse kaitseks.

Eestis on mõnikord süstemaatikaks nimetatud ainult identifitseerimist ja flora või fauna inventariseerimist; see on vaid väike marginaalne osa süstemaatikast.

Tänapäevane biosüstemaatika ei piirdu kirjeldamisega ja inventariseerimisega; see on süstemaatiku töös küll tähtis, kuid ainult teadustöö esimeseks etapiks. Pelgalt andmestiku kogumisega piirdujaid hüütakse *margikogujaiks*. Kui selle eelkõige amatöörteadlasi iseloomustava piiratudega kaasneb täpsus, põhjalikkus ja andmestiku teadlastele kättesaadavaks tegemine, on see siiski heakskiitmist pälviv tegevus kui teadustöö ajaliselt esimene etapp.

Süstemaatika kui teaduse olemasolu aluseks on tõsiasi, et elusolendid ei moodusta oma varieeruvuses kontinuumi, vaid üksteisest enam või vähem selgelt erinevaid rühmitusi (hulki; elusolendite hulga osahulki).

Süstemaatika põhiühikuks loetakse praegusajal **liiki** (*species*); kõiki nii varem esinenud kui ka praegu elavaid organisme peetakse kuuluvaks mingi liigi koosseisu. Liikide kirjeldamisega tegeleb nn. α -taksonoomia.

Liigid ühendatakse süsteemis perekondadeks, sugukondadeks jt. liigist kõrgemateks hierarhilisteks rühmitusteks (β -taksonoomia). Liike, neid ühendavaid kõrgemaid klassifitseerimisastmeid ja liigisiseseid astmeid koos nimetatakse **taksoniteks** (*taxon*, pl. *taxa*). Tuleb eristada taksonit (näit. perekonda või liiki) kui süstemaatika **kategooriat**, hierarhilise liigitamise järku ehk **k l a s s i** (viimase sõna loogika-alases tähenduses), ja konkreetset taksonit kui organismide kogumit (näit. liiki *Anemone nemorosa*, võsaulane), mida osa bioloogia filosoofe peab (loogika seisukohalt) **i n d i v i d i k s**. Organismide taksoniteks ühendamine (või elusolendite hulga jagamine liikideks) on **klassifitseerimine** ehk süstematiseerimine. Seda võib teha mitmeti sõltuvalt klassifitseerimise eesmärgist, rakendatavast filosoofilisest alusest, loogikast ja aluseks olevaist vaadetest eluslooduse mitmekesisuse päritolule. Oluline on süstemaatikas ka liikide identifitseerimine ja sellega seotud nimetamine; viimane on rangelt reguleeritud kokkuleppeliste **nomenklatuurikoodeksi**tega, mis taimede (kaasa arvatud seemed), loomade ja bakterite jaoks on mõneti erinevad.

Tänapäeval on süstemaatikas toimumas revolutsioonilised muutused: tänu uutest uurimismeetoditest tulenevatele suurematele võimalustele on süstemaatika alles nüüd, 130-aastase hilinemisega kujunemas arengulooliseks, s.t. evolutsiooniliseks teaduseks. On isegi väidetud, et süstemaatika on esmakordselt muutunud kunstist teaduseks.

2. Liik

2.1. Liigi olemus

Liigi eelteaduslik käsitlus. Liike on inimesed eristanud juba aastatuhandeid; selle aluseks on olnud vajadus eristada söödavaid või muul viisil kasulikke (ravimeiks, nõidumiseks vm. kasutatavaid) ja kahjulikke (ohtlikke, mürgiseid jt.) organisme. Loodusrahvastel on liikide eristamise oskus olnud erakordselt hea; näiteks oli Paapua Uus-Guineas 138 linnuliigi eristamiseks kasutusel 137 nimetust. Ka Eestis tundsid

sajand tagasi paljud (eriti *targad* või *nõiad*, s.t. omaaegsed parameedikud) 150–200 taimeliiki. Jahimehed tundsid kõiki ulukeid. Tuntud liikide arv oli suurem kui paljude praeguste diplomeeritud bioloogide juures. Eristatud üksused vastavad sageli liigile selle termini teaduslikus mõttes, paljudel juhtudel perekonnale, mõnikord eluvormile. Kui üksikliikide eristamine oli ebaoluline, sai omaette nimetuse ainult perekond (näit. oli umbes 80 tarnaliigi jaoks Eestis rahva seas veel hiljuti käibel ainult paar nimetust).

Aristotelesel (384–322 e.m.a.) oli liik *l o o g i k a m õ i s t e* ja eba-konkreetse sisuga; *sort*, *tõug*, *liik* olid tollal samatähenduslikud. **Süste-
maatika** põhiühikuks sai *liik* John Ray töödega (ilmunud 1686–1704) ja muutus alles siis loogika terminist ka bioloogiliseks.

Mittedimensionaalne (dimensioonideta) liik (*non-dimensional species*). Liikide eristamine ei tekita kohalikku, lokaalset taimestikku, seenestikku või loomastikku uurivale teadlasele enamasti erilisi raskusi. Ta näeb mistahes liigi varieeruvusest ainult väikest osa. Kitsamal alal puuduvad sageli ka lähedased sugulasliigid – eriti, kui need on tekkinud geograafilise isolatsiooniga seotult (allopatriliselt). Nn. *liigi probleem* on hoopis raskem uurijale, kes vaatleb liike kogu nende levila piires ja hõlmab oma uurimisega kogu ligidaste liikide kompleksi. Need võivad tunnuda äärmiselt sarnastena; kui nad on ka tõepoolest *sõsarliigid*, s.t. üksteisega lähedastes sugulussidemetes, kasutatakse terminit *teisik-* ehk *varjatud liigid* (*sibling species*; *cryptic species*). Eesti keeles on kasutatud ka vähem sobivat nimetust *kaksikliigid*. Sageli on need teatud meetodeid (mikroskoopilist, etoloogilist vm.) kasutades selgelt eristatavad, ja nad ei kujuta endast mingit liikide erisorti. Nende tekegi ei erine tavalisest liigitekke protsessist; ka võivad nad olla üsnagi vanad liigid, mitte aga noored, alles kujunevad. Eesti botaanikute poolt kasutatud kvaasi-termin *kriitiline liik* näitab ainult uurija emotsionaalset suhtumist. *Pisiliik* on botaanikute juures olnud kasutusel üldterminina nii teisikliikide kui ka mikroliikide (vt. lk. 12) kohta, seega on too ebaselge mõiste.

Liikide tekkimine (*speciation*) on uurimisobjektiks evolutsiooniõpetusele selle mitmetes eri suundades. Süstemaatikas pole eriti oluline, millisel viisil liik on tekkinud (erandiks on hübriid-liigiteke: selliselt kujunenud taksonite klassifitseerimine on meetodiliselt raske). Pole ka tähtis, kui oluliseks hinnatakse loodusliku valiku vaieldavat rolli liikide tekkes. Kogu tänapäevane süstemaatika lähtub siiski põhieeldusest, et liigid tekkivad, muutuvad ja kaovad; et liikidel on ajalugu. Mõõndes liikide loomist valmiskujul mistahes jumala poolt välistub vajadus tänapäevast süstemaatikat arendada ja õppida.

Käesolevas lühiõpikus eeldame, et kasutajal on ettekujutus liikide tekke tunnustatud põhiviisidest:

1) *Allopatriline liigiteke* seisneb ühe, algse liigi jagunemisel vähemalt kaheks geograafilise isoleerituse tõttu. Isoleeritus viib populatsioonide divergeerumisele ja sellega koos ka reproduktiivsele isoleerumisele. Algse levila jaotumine toimub geograafiliste tegurite mõjul (mäeahelike teke, mandrite triiv jt.), või tekib uus osa-areaal olemasolevast kaugemal asuval eraldatud alal (näit. seemnete sattumise tõttu kaugemale ookeanisaa-rele).

2) *Sümpatrilise tekke* puhul jaguneb liik üksteisest ikka enam eristunud allüksusteks (rassideks) spetsialiseerumisega erinevale ökoloogilisele nišile (näiteks parasiitide spetsialiseerumisena erinevatele peremees-organismidele), ristumist vältivate piirangute tekke tõttu (näit. etoloogiline sobimatus, erinev õitseage taimedel). Seejuures võivad tekkinud sümpatriliste sõsarliikide areaalid olla üldjoontes või tunduvas ulatuses kokkulangevad.

3) *Kvant-liigitekke* aluseks on põhiareaalist eemalasuvas väikeses uues populatsioonis talletatud geneetilise informatsiooni piiratus ja infovahetuse lakkamine põhiareaali isenditega. Tavaliselt toimub sellistes tingimustes populatsiooni kiire evolutsioneerumine.

4) *Hübriid-liigitekke* puhul on eri liikide vahelised hübriidid muutunud sõltumatult paljunevaks iseseisvaks taksoniks.

5) *Polüploiduse* kujunemisega seotud liigiteke (peamiselt taimedel). Eristatakse *autopolüploide*, millel esineb komplektis kolm või enam homoloogset genoomi, ja *allopolüploide* ehk *amfiploide*, millel on koos mittehomoogsed, eri vanemliikidelt pärit genoomid.

Ristumise puudumisel (ühevanemalise pärilikkuse korral), s.t. **uniparentaalsetel** liikidel (*uniparental species*) jääb ära geneetilise informatsiooni vahetus isendite vahel. Isendid paljunevad sel juhul vegetatiivselt, partenogeneetiliselt, apomiksise või iseviljastumise teel. Koos päriliku muutlikkusega (mutatsioonid) tekivad neil üksteisest ikka rohkem erinevad kloonid, mis loodusliku (eelkõige stabiliseeriva) valiku tõttu moodustavad üksteisest vähe, mõnevõrra või silmatorkavalt erinevaid **mikroliike** (*microspecies*). (Neid võiks täpses tõlkes nimetada *pisiliikideks*, kuid see termin on Eestis paraku kujunenud mitmetähenduslikuks.) Taimedel esineb *agaamseid komplekse* (*agamic complex*), kuhu kuuluvad apomiktilised mikroliigid, neile päritolult väga lähedased seksuaalsed liigid, hübriidid ning lisaks sellised mikroliigid, mis mõnikord käituvad tavaliste seksuaalsete liikidena. Mõnikord nimetatakse neid koos *kollektiivliigiks* (*collective species*). Selliseid komplekse erineb taimeperekondades võilill (*Taraxacum*), hunditubakas (*Hieracium*) jt. Arvatakse, et paljudel uniparentaalsetel liikidel esineb siiski erandharva ja kasvõi ainult mõnes areaali osas ka sugulist paljunemist.

Liikide tekkimise ja olemuse kohta on soovitatav lugeda Henni Kallaku raamatuid *Adaptatsiogenees ja liigiteke* (Tartu, 1986; eriti lk. 47–86) ja *Bioevolutsioon* (Tallinn, 1990; eriti lk. 66–78).

2.2. Liigikontseptsioonid

Küsimusele «mis on liik?» püütakse vastust anda *liigikontseptsioonide*, liigi *definiitsioonide* ja liigi *praktilise standardi* esitamise kaudu. Teoreetiliseski kirjanduses on need kolm mõistet sageli segi aetud; kõnel-des liigikontseptsioonist mingis perekonnas peetakse silmas hoopis praktilist standardit.

Liigikontseptsioon (*species concept, concept of species*) on teoreetiline lähtekoht, mille alusel liike üldse (põhimõtteliselt) eristada saab. Erinevate kontseptsioonide piirid pole alati selged, kuid eristada võib nelja põhilist.

Nominalistlik kontseptsioon (*nominalistic species concept*) lähtub seisukohast, et liike (ja ka teisi süstemaatika ühikuid) polegi reaalselt olemas, et need eksisteerivad ainult inimese jaoks, inimese mõtetegevuse viljana. Olevat ainult isendid või nende rühmad, mille vahel pole selgeid piire. Niisiis on liik kokkuleppeliselt eristatav isendite kogum. Levini (1979) järgi on liigi mõiste vaid tööriist eluslooduse mitmekesisuse iseloomustamiseks ja analüüsiks. Liigne tähelepanu vahendile tõmbavat ära tähelepanu organismidelt enestelt. G. L. Stebbinsi (1969) järgi olevat olemas vaid populatsioonide ja populatsioonirühmade organiseeritud süsteemid, mis moodustavad ebakorrapärase varieeruvusmustrit. Seda mustrit iseloomustavat sarnaste variantide kobarad, mida eraldavat üksteisest suuremad või väiksemad mittepidevused.

Essentsialistlik ehk **morfoloogiline** kontseptsioon (*essentialistic; morphological species concept*) väidab, et liigid erinevad üksteisest morfoloogiliste tunnuste poolest. Need olevat nii vajalikud kui ka piisavad liigi eristamiseks, kusjuures need ei tarvitse esineda kõigil ontogeneesi astmel. Morfoloogilisi tunnuseid käsitletakse antud juhul väga laialt: nende hulka loetakse ka näiteks biokeemilised ja füsioloogilised. Eri liikide vahel esinevat **hiaatus** – diskreetne, üleminekuvormideta erinevus nende tunnustes. Oma äärmuslikul kujul esineb see vaatekoht **tüpoloogilise** liigikontseptsioonina (*typological species concept*): isendid peavad vastama liigi «tüübile»; kõrvalekalded sellest kujutavat *ebatiüpilisi* isendeid. G. Buffoni (1753) pikka aega tunnustatud väite kohaselt on igal liigil üldine *prototüüp*. Liigi esimene esindaja oli mudeliks, mille koopiad (praegu elavad isendid) on küll muutunud või täiustunud, liik ise olevat aga ikkagi säilitanud oma konstantsuse. See vastab essentsialistliku, Aristoteleselt pärineva maailmapildi seisukohtadele: looduslikel objektidel

olevat reaalne essents, olemus ehk nende *varjatud reaalsus*. Kõrvalekalde puhul sellest ei väljendu essents täielikult, on häiritud, tegemist on mingi veaga. Essentsialistlik liigikontseptsioon oli valitsev ajal, millal liike peeti muutumatuiks ja/või jumala poolt looduks. Seda liikide loomulikkude varieeruvust eiravat vaatekohta järgides on näiteks ka Eesti botaanilises kirjanduses kasutatud väljendit *liik ja tema vormid (varieteetid, teisendid)* – nagu ei kuulukski need liigi koosseisu... Essentsialistliku mõtteviisi sugemeid leidub teadlastel rohkem, kui seda võiks arvata aluseks olevate seisukohtade kuuluvuse tõttu minevikku.

Morfoloogiline (tüpoloogiline) kontseptsioon on kõige *operatsioonaalsem*, s.t. hõlpsasti rakendatav. Sageli langeb morfoloogilisel alusel eristatud liik kokku teistel teoreetilistel kaalutlustel tunnustatud liikidega. Paljudel juhtudel annab see lähtekoht aga võimaluse liikide suvaliseks piiritlemiseks vastavalt süstemaatiku soovile.

Isolatsioonistliku ehk **bioloogilise liigikontseptsiooni** (*biological species concept*) kohaselt koosneb liik realselt või potentsiaalselt ristuvate isendite populatsioonidest, mis (E. Mayri 1982. a. täpsustuse kohaselt) esinevad liigiomases ökoloogilises nišis. Isendite kuuluvuse ühte liiki ei määra inimene, vaid isendid ise üksteist «ära tundes». Viimaseks tuleb lugeda ka biokeemilist äratundmist taimede viljastumisel või eri isendite seeneniitide ühinemisel. Vastavalt räägitakse mõnikord ka liigi *tuvastuskontseptsioonist (recognition concept of species)*. Kontseptsiooni peamiseks aluseks on oletus vabast liigisisest geneetilise informatsiooni vahetusest (ristumise teel). Selle kontseptsiooni järgi pole rohked ühevanemalise pärilikkusega ehk mitteseksuaalsed taksonid tõelised liigid, küll aga mõõndakse neil populatsioonide esinemist. Olgu siin juhitud tähelepanu sagedale terminoloogia veale: tegemist pole *bioloogilise liigi* kontseptsiooniga, vaid liigi *bioloogilise kontseptsiooniga*.

Sümpatriliste liikide erinevus üksteisest on selle kontseptsiooni järgimisel hõlpsasti märgatav. Allopatriliste liikide puhul on nende ristumist või mitteristumist võimalik kontrollida vaid eksperimentidega, mille tule-

musi võivad mõjutada muudki tegurid. Ristamiskesperimente rakendatakse tänapäeval laialdaselt mitmete seenerühmade puhul. Nende juures on aga leitud liigipaare, mille morfoloogiline ja molekulaargeneetiline erinevus on tühiselt väike või avaldub **ainult** mitteristumises. Sellisel puhul ei eristata neid omaette liikidena, vaid nimetatakse ühe liigi **intersteriilseteks rühmadeks** (*intersterility groups*). Teiselt poolt tunatakse rohkelt taksoneid, mis on omavahel morfoloogiliselt selgesti erinevad, kuid on suutelised (eriti eksperimendi tingimuses) ristuma.

Et ainult osa organismidest on seksuaalsed, võib ülalkirjeldatud bioloogilist kontseptsiooni pidada ühte *erijuhtu* käsitlevaks seisukohaks.

Fülogeneetiline kontseptsioon (*phylogenetic species concept*) ühendab ühte liiki monofüleetilise isendite rühma, s.t. sama esivanemate paari või esivanema järglased. Kontseptsioon on praegu teoreetilise seisukohana üldtunnustatud, kuid on väheoperatsioonaalne. Täpsustatud formuleeringus (B. D. Mishler, M. J. Donoghue jt., 1982, 1987) on öeldud: liik on väikseim klassifikatsiooniühik, millesse organismid on grupeerunud tänu nende monofüülese päritolule (mistõttu neil esinevad enamasti sünapomorfsed tunnused) ja mis seetõttu pälvib formaalset tunnustamist liigina. (Termini *sünapomorfne* tähendust käsitletakse lk. 56.) Kontseptsiooni nõrkuseks on populatsiooni, liigi ja alamliigi eristamise võimatus, liigi reaalsuse ebaselgus. Tõepoolest, mitmed autorid (näit. P. H. Raven, 1986) väidavad, et mingit **l i i k i d e** evolutsiooni ei toimugi, selle asemel on õigem rääkida **p o p u l a t s i o o n i d e** evolutsioonist.

Sellega ei piirdu veel kontseptsioonide mitmekesisus. Märkigem A. R. Templetoni (1989) **kohesioonikontseptsiooni** (*cohesion concept*). Selle järgi hoiab isendeid liigina koos mingi piirav tegur: takistatud geenisiire; stabiliseeriv valik; ajaloolised, arengu- või ökoloogilised piirangud. Selline kontseptsioon sobib ka aseksuaalsete organismide rühmadele. Sarnaseid vaateid (stabiliseerivat valikut olulisimaks pidades) on avaldanud ka E. Parmasto (1986).

Märkigem veel, et C. Darwin oma teoses *liikide tekkimisest* ei esitanud liigikontseptsiooni: see pole raamat liigist, vaid liikide *muutumisest*. Darwini jaoks oli liik vaid muutumise hetkeseis, s.t. peaaegu et mittereaalne.

Ilmselt pole ühtegi universaalset liigikontseptsiooni, mis oleks kõlblik ja sobiv kõigi organismirühmade jaoks, ja tõenäoliselt ei olegi selline võimalik. Tuleb leppida pluralistliku lähenemisega: erinevais situatsioonides saab rakendada erinevaid liigikriteeriume. Võib aga ka nõustuda väitega, et küsimus «Mis on liik?» on valesti püstitatud (vt. lk. 18).

Praktilises süstemaatika töös on tänapäeval veel valitsev morfoloogiline kontseptsioon – hoolimata sellest, et paljud möönavad selle põhjendamatust ja anakronistlikku iseloomu.

2.3. Liigi definitsioon; liikide eristamine

Liigi **definitsioone** (*species definition*) on ainuüksi taimede jaoks enam kui kolmsada. Neis esitatakse lisaks üldistele printsiipidele ka liigi **omadused** ning üksikasjalikult need üldised kriteeriumid, mis võimaldavad liike eristada. Paljudes definitsioonides on esile tõstetud: liik on ajalooliselt (evolutsiooniliselt) kujunenud ühise päritoluga (monofüleetiline) isendite hulk; liigid on varieeruvad ja ajas muutuvad, samal ajal ka suhteliselt stabiilsed (püsivad); liigi isendid on omavahel ristuvad ja annavad elujõulisi järglasi, ei ristu aga teiste liikide esindajatega; isendid on omavahel sarnased, teistest liikidest eristab neid *hiaatus* – tunnuste selge, üleminekuteta erinevus. (Viimane on ideaaljuhtum, mida võib täheldada peamiselt mittedimensionaalse liigieristuse puhul, s.t. vähese arvu isendite korral). Liigile on iseloomulik teatud areaal (levila), mis võib koosneda osa-arealistest, ning teatud ökoloogiliste nõudmiste kompleks. Liike iseloomustab ka teatud minimaalne arvukus: üks eksemplar pole veel liik (areaal puudub!); loomade puhul on arvatud, et alles alates umbes 500 isendist võiks rääkida juba liigist. Muuseas, selle nõude vastu on palju patustatud, ja see on ka üheks põhjuseks, miks paljusid üheainsa kollektiooni alusel kirjeldatud liike pole hiljem leitud, või need on osutunud

varieeruva liigi sünonüümideks. – Toodud liigi omaduste loetelu pole ammendav.

Liigi praktiline standard (*practical standard*) on mingis rühmas (tavaliselt perekonnas või sugukonnas) liikide eristamiseks kasutusel olevate tunnuste loetelu ja varieeruvuse iseloomustus. See tugineb uurijate praktilistele kogemustele, on tavaliselt empiiriline, s.t. teooriavaba, ja peegeldab vaieldavaid subjektiivseid arvamusi. Sageli piirdub standard suhtelise hinnangu andmisega: mis on ühe või teise süstemaatiku arvates antud rühmas 'hea' mis 'halb' tunnus. Paraku on siin sageli jõutud tautoloogiani: hea tunnus olevat see, mis võimaldab hästi liike eristada; head liigid on need, mis kasutatud tunnuste poolst üksteisest erinevad.

Liikide **eristamine on paljudel juhtudel küllalt raske**; näiteks võivad eri teadlased mingis perekonnas eristada ühe, mõne või palju liike. Anekdootliku, nominalistlikku seisukohta väljendava aforismi kohaselt on liik see, mida hea süstemaatik liigiks peab. Eriti zooloogide seas varem laialt levinud bioloogilise liigikontseptsiooni kohaselt ei saa liikideks pidada isetolmlevaid taimi, homotallistlikke (ristumiseta paljunevaid) seeni jt. arvukaid ühevanemalise pärilikkusega organisme – kuigi neil on siiani liike eristatud. Ristumisbarjäär on sageli ainult osaline, tuntakse ka perekondadevahelisi hübriide. Seentel esineb mõnikord nn. **A B C**-süsteem: näiteks võivad ühel mandril esinevad taksonid **A** ja **B** olla omavahel mitteristuvad, kuid mõlemad on seda teisel mandril esineva väga ligidase taksoniga **C**. Seentel esineb ka nn. intersteriilseid rühmi: sama liigi (?) eri populatsioonid erinevad omavahel ainult mitteristumise poolst. Kõigi teiste, ka molekulaarsete tunnuste poolst on nad praktiliselt samad, erinevused on palju väiksemad kui mõne teise liigi omavahel ristuvatel isenditel (vt. lk. 15). Liikidevahelise erinevuse aste on eri organismirühmades (taimed, linnud, teisseened jt.) erineva mastaabiga.

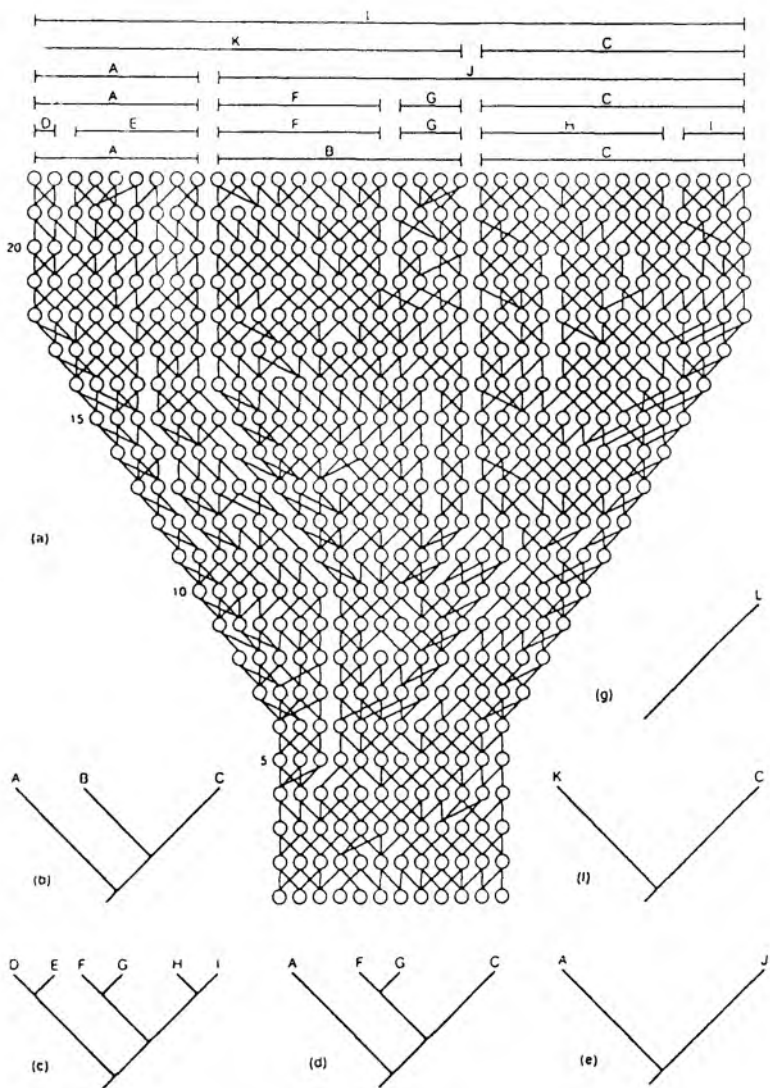
2.4. Liigi reaalsus

Nii võimegi liigi reaalsuse probleemi kohta väita: ühise päritoluga (monofüleetiliste) isendirühmade esinemine looduses on reaalsus, nende nimetamine liikideks on aga lihtsustav **mudel**, mille on loonud inimene. Enamusel juhtudest on see mudel teatud **vastavuses** reaalsusega, kuid pole muidugi reaalsus ise. Varasemad, näiteks Linné esialgsed seisukohad liigi ühemõttelisest reaalsusest tuginesid eelkõige napile infole liikide varieeruvuse kohta, samuti filosoofilis-ideoloogilistele eelarvamustele.

Küsimusele «mis on liik» pole ammendavat ega vaieldamatut vastust leitud sajandite jooksul. R. J. O'Hara (1993) viitas võimalusele, et see küsimus võib olla valesti püstitatud. Teaduse ajalugu tunneb teisigi probleeme, mis on jäänud vastuseta; küsimus ise on aja jooksul kadunud ja asendunud uuega.

Ta toob näite kartograafiast: vastavalt üldistusastmele on eri mastaabiga kaartidel mingi jõe delta kujutatud paljude veevoolutedena, väheste või üksikute jõeharudena. Siis esitab ta skemaatilise joonise (siin: joon. 1), milles on toodud ühise päritoluga isendite ristumise ja lahknemise evolutsiooniline kroonika. Vastavalt üldistusastmele võime eristada ühe, kaks, kolm, neli või kuus liiki (joonise allosas asuvad skeemid *b-g*). Pange tähele kahte erinevat, mitteühilduvat üldistust *e* ja *f*! Liigi olemus sõltub siin meie üldistusviisist. Nagu nagu näitab joonise liigi **H** lahknemine generatsioonides 16–20 ning hilisem taasliitumine, saame liigi iseseisvust tõeselt väita ainult tagantjärele.

Elusolendite esinemine liikidena on ilmselt seoses nende ehituse ja elutegevuse spetsialiseerumisega teatud elu- ehk kasvutingimustele, nende seosega 'oma' ökoloogilise nišiga. Oletatavasti on see **kujunenud evolutsiooni vältel**, s.t. evolutsioon on (võib-olla loodusliku valiku abil) soodustanud organismide liigilist esinemisvormi. Sellest tulenevalt ei saagi liik ühes organismirühmas olla samasugune kui mõnes teises. Veel enam: isegi samas perekonnas võib esineda erinevaid liigitüpe (näit. hetero- ja homotallistlikud, s.t. seksuaalselt paljunevad ja ühevanemalise pärilikkusega liigid mõnes seeneperekonnas). Järelikult ei saa mistahes üldine



Joon. 1. Ühise päritoluga isendite ristumise ja lahknemise evolutsiooniline kroonika. Joonise allosas on võimalikud üldistused kujutatud hüpoteetiliste fülogeneesipuudena (b–g), ülal on tähtedega A–L tähistatud eri üldistusastmeile vastavad liigid. (O'Hara, 1993, joon. 6.)

liigikontseptsioon olla nende eristamise praktiliseks juhiseks, vaid jääb enam või vähem teoreetiliseks üldistuseks.

2.5. Liigisised süstemaatika ühikud

(*infraspecific taxa*) on formaalse, kokkuleppelise ja nomenklatuurikoodeksites fikseeritud käsitluse kohaselt järgmised.

Alamliik (*subspecies*) – varem ja paljudel juhtudel ka praegu peetakse selleks liigi indiviidide kogumit, mis erineb morfoloogiliselt teistest tunduvalt. Õigem on järgida paljude zooloogide ja osa botaanikute käsitlust: alamliik on *rass*, millel on erinev geograafiline või ökoloogiline levik, pärilikud erisused morfoloogias ja ökoloogias, kuid mis on (seksuaalse paljunemise puhul) ristuvad sama liigi teiste alamliikide esindajatega.

Varieteet (*variety*) on morfoloogiliselt (eeldatavasti pärilikult) vähemalt ühe tunnuse poolest erinevate isendite rühm, millel pole oma areaali. Varieteete eraldas juba Linné. Loomade juures neid ei eristata.

Vorm (*form*) on veelgi väiksemate, tõenäoliselt mittepärilike erinevustega teisend, mis enamasti esineb ainult üksikindviididena (mitte populatsioonidena). Loomade juures vorme tavaliselt ei eristata.

Botaaniline nomenklatuur lubab eristada ka **alamvarieteeti** (*subvariety*) ja **alamvormi** (*subform*). Paraku on nii varieteet kui ka vorm kindla sisuta mõisted, mida käsitatakse eri teadlaste poolt üsna subjektiivselt. Nende kirjeldamine on üks ja mitte parim võimalik viis liigisese varieeruvuse kirjeldamiseks.

Varieteet ja vorm on essentsialistlikust mõtteviisist ja vastavast liigikontseptsioonist kantud ühikud, sageli ebakindlalt eristatavad. Linné ja tema järglased tähistasid liigiseseid ühikuid mitte nime, vaid tähe (A; B; a; b; α ; β jne.) või numbrilise abil (tänapäeval nimetame neid alljaotusi taimede ja seente puhul tinglikult varieteetideks). Varieteetide ja vormide eristamine ja nimetamine oli lausa moeasjaks möödunud sajandivahetusest peale botaanikas; praegu on see kombeks näiteks lihheniseerunud

seente puhul. Bioloogiliselt mõtestatud on ainult alamliigi ja **populatsiooni** kategooriate tunnustamine. Mõttekas on ka näit. seentel intersteriilsete rühmade ja (parasiitseentel teatud peremeestaimedele) spetsialiseerunud vormide eristamine. – Populatsiooni mõistet käsitletakse geneetika ja evolutsiooniõpetuse õpikutes, siin seda ei korrata.

On kasutatud ka **poolliigi** (*semispecies*) mõistet: see on allopatriliselt või sümpatriliselt kujunev liik, mis pole veel täiesti iseseisva liigini jõudnud. Mõnes oma areali osas või (sümpatriliste liikide puhul) vahetevahel võib ta ristuda teise, lähedase liigiga või teise poolliigiga. Allopatriliste poolliikide rühma nimetatakse **ülemliidiks** (*superspecies*), sümpatriliste oma **süngaameoniks** (*syngameon*).

Tänapäevane süstemaatika ei kasuta poolliiki, ülemliidki ega süngaameoni klassifikatsiooniühikuna (kategooriana). Tegemist on vasturääkivusega teadusharude vahel, mille ületamiseni pole veel jõutud.

Eriti ornitoloogias on kasutusel olnud ka **ringliigi** termin (*ring species*): tsirkumboreaalse levikuga liigi esindajad võivad tänu kliinalsele muutlikkusele olla areali«otste» kokkupuutepunktis mitteristuvad ja ka morfoloogiliselt erinevad. Sellise nähtuse klassikaliseks näiteks on tihased.

Alamliik, varieteet, vorm on hierarhilised kategooriad; kasutatud on ka **mitteformaalseid ühikuid**, millega tähistatakse mingi liigi teatud ühiste tunnustega indiviidide rühmi. S. Wright, J. S. L. Gilmour jt. töid 1960ndail aastail sisse nn. deemi- (*deme*) terminoloogia. *Topodeem* ja *ökodeem* tähistavad liigi ühes paigas või vastavalt samades ökoloogilistes tingimustes esinevaid grupeeringuid; *gamodeem* on omavahel ristuvate isendite kogum; *autodeem* on autogaamsete või iseviljastuvate isendite ühendus. Sagedamini on kasutatud esimest kolme mõistet; süstemaatik saab aga hästi hakkama ka ilma deemi-terminoloogiast kasutamata. Varasemas Eesti botaanilises kirjanduses kasutati deemile ligilähedaselt vastavat mõistet *mest*. Vene botaanikas kasutati V. L. Komarovi algatusel

laialdaselt väga ligidaste liikide rühmitusena *seeriat*. Viimane on praegugi tunnustatav, kuid väga harva kasutatav süstemaatika kategooria.

3. Liigist kõrgemad süstemaatika ühikud

(*supraspecific taxa*) olid möödunud sajandi keskpaigani vähearvukad: vajadus nende arvu suurendamiseks tekkis alles paljude uute liikide ja perekondade juurdekirjeldamisega. Linné kirjeldas oma 1753. a. ilmunud töös umbes 7700 taimeliiki, de Candolle 1873. aastani 58 000, praegu tuntakse üle 300 000 taimeliigi. Linné sai läbi nelja süstemaatika kategooriaga (perekonnale järgnes *selts*, mis vastab umbes praegusele sugukonnale, edasi tulid *klass* ja *riik*). Möödunud sajandi kolmandal veerandil võeti kasutusele *sugukonna* mõiste, mis asetus perekonna ja seltsi vahele.

Praegu võimaldab botaaniline nomenklatuurikoodeks 18 liigist kõrgeimat süstemaatika kategooriat. Hõlpsaks orienteerumiseks on sobivaim hierarhiliste tasemete arv nii umbes kaheksa, peenemat jaotust kasutatakse tavaliselt vaid mingit rühma sügavamalt uurivate eriteadlaste poolt. Põhiühikuiks loetakse praegu (tõusvas hierarhilises reas) perekond, sugukond, selts, klass, hõimkond ja riik. Monograafiliste uurimustes eristatakse neil alljaotusi: (perekonna) sektsioon, alamperikond, perekondi ühendav triibus, alamsugukond, ülemsugukond (zooloogias), alamselts, alamklass.

Linné järgi olid liik ja perekond jumala loodud, teadlase hooleks oli vaid need leida ja kirjeldada. Perekondade eristamist pidi tema järele võimaldama nende vahel esinev *hiaatus* – siduvate-üleminevate tunnuste ja vahepealsete vormide puudumine. Kõrgemad ühikud olid Linné arvates inimese mõtetegevuse produkt. Tänapäeval leidub mõningaid süstemaatikuid (feneetilise kooli esindajad), kes peavad perekonda reaalselt eksisteerivaks; selle aluseks on küllaltki häguse ja liigagi üldise mõiste *reaalsus* lai tõlgitsus. Kuna evolutsioon toimub tänapäevaste teadmiste järgi ainult liikide, mitte aga kõrgemate süstemaatika ühikute muutumisenä, ei saa perekonda (nagu sugukonda jt.) pidada muuks kui liikide

ajalooliselt kujunenud, ühise fülogeneesiga ehk monofüleetiliseks rühmituseks. Kujutades piltlikult liikide teket dihhotoomselt haruneva arengupuuna, on süstemaatikute kokkuleppe küsimus, millise harunemisjärgu «oksa» pidada perekonnaks, millist sugukonnaks jne. Olulisem on siin teatud ühtluse taotlus. Koos ikka uute liikide kirjeldamisega on näit. perekonna maht käesoleva sajandi jooksul muutunud ikka väiksemaks ja väiksemaks. Et sellega koos on vähenenud süsteemi ülevaatlikkus, on praegu täheldatav mõningane vastupidine tendents. Praegu eristatavate perekondade vanus on eri organismirühmades küllatki erinev; see sõltub nii rühmast kui ka süstemaatikute erinevast lähenemisviisist. Keskeltläbi on piirideks 6 miljonit aastat (imetajad) kuni 65 milj. a. (katteseemnetaimed).

Vaadeldes liike (ja teisi taksoneid) mitte nende ajaloolise kujunemise produktidena, vaid kui klassifitseerimist vajavaid sõltumatuid objekte, saame nende suhteid **modelleerida** kui punkte paljumõõtmelises tunnusruumis (sellest tuleb juttu lk. 41). Sobiva mudeli puhul võime näha, et need mudeli punktid (mitte liigid ise!) esinevad parvedena, mis omakorda moodustavad suuremaid parvesid. Sellise käsituse puhul on liigist suuremail süstemaatika ühikuil mudeli kontekstis ka teatud «reaalus».

4. Süstemaatika põhimõisteid

Mööndes liikide ajaloolist (evolutsioonilist) kujunemist tuleb eristada *monofüleetilisi*, *parafüleetilisi* ja *polüfüleetilisi* taksoneid (liigirühmitusi).

Monofüleetiline (*monophyletic*) on liikide rühm, kuhu kuulub nende ühine esivanem (liik) ja **kõik** sellest kujunenud taksonid (vt. joonis 2, A). Juba Darwin (1871) rõhutas selliste rühmade eristamise tähtsust süstemaatikas: loomulik süsteem «nagu see on nüüd üldiselt omaks võetud, peab olema oma korrastatuselt, niipalju kui võimalik, genealoogiline – see tähendab, et ühest vormist põlvnenud tuleb lugeda ühte rühma, eraldi mistahes teisest vormist põlvnenuist». Rühma kuulumine ei sõltu

liikide omavahelisest sarnanevusest või erinevusest, määrav on ainult ühine päritolu.

Parafüleetiline (*paraphyletic*) on selline ühiseellasest kujunenud liikide rühm, millest osa taksonid (liike) on välja arvatud (joonis 2, B). Väljaarvamise põhjuseks võib olla üht või mitut liiki (taksonit) teistest hästi eristava tunnuse esinemine, mida süstemaatik oma subjektiivse hinnangu alusel või feneetilisi kriteeriume kasutades peab oluliseks. Nii on parafüleetilise rühma eristamisel kaks alust; nende vasturääkivuse korral saab otsustavaks tunnuste erinevus, mitte aga liikide ühine päritolu.

Erinevalt fülogeneetilise süstemaatikast ei erista evolutsiooniline süstemaatika parafüleetilisi rühmi ja käsitleb neid koos nn. holofüleetilistega (= monofüleetilistega siin toodud käsituses) ühise nimetuse all *monofüleetiline*. Nii on viimati toodud terminil kahes tänapäeva süstemaatika suunas erinevad tähendused; õigemaks tuleb pidada esimest, mis võimaldab eristada ka parafüleetilisi taksonid.

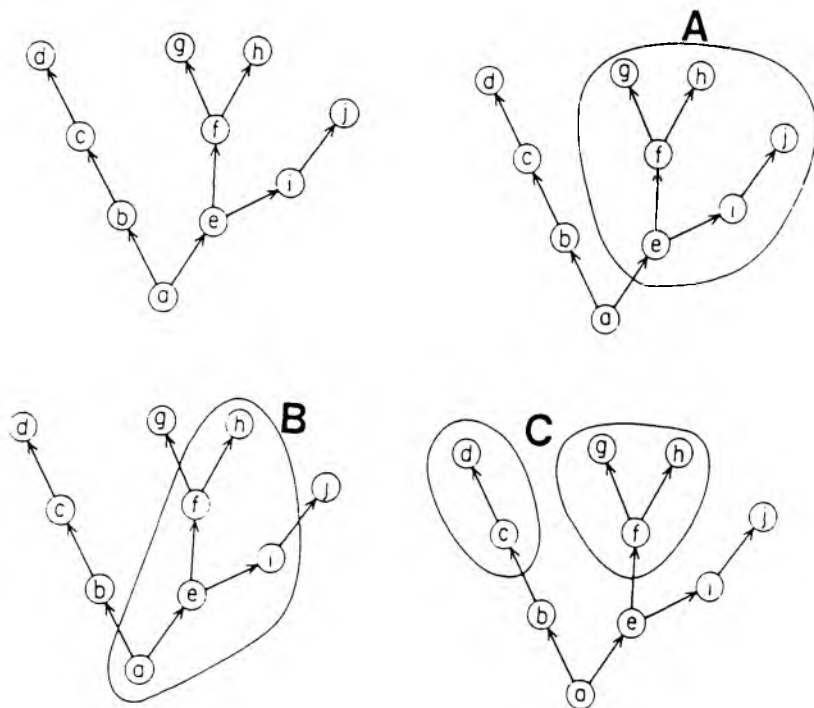
Parafüleetilistele rühmadele süstemaatikas eluõiguse andmisega kaasneb loogika uperpall. Kui me mingist monofüleetilisest rühmast, näiteks perekonnast **A** eristame ühe fülogeneesipuu «ladvaharu» omaette perekonnaks **B**, on perekond **B** perekonna **A** alljaotuseks!

Polüfüleetiline (*polyphyletic*) on liikide rühm, kuhu on ühendatud erinevaist esivanemaist pärinevad organismid (joon. 2, C). Polüfüleetilised rühmad on moodustatud lähtudes liikide sarnasusest, mitte aga nende ühisest põlvnemisest.

Polüfüleetilistest rühmitustest püüavad hoiduda kõik tänapäeva süstemaatikud; fülogeneetilise süstemaatika viljelejad eitavad ka parafüleetiliste rühmade lubatavust süsteemis. Evolutsiooniline süstemaatika mõnab parafüleetiliste taksonite lubatavust, s.t. võimalust evolutsiooni käiku kujutavat süsteemi «parandada» subjektiivselt hinnatud erinevuse arvestamisega. Sellest seisukohast kinni pidades on *mistahes* taksonid suvaliselt välja jättev rühm «monofüleetiline». Et erinevuse määra võib hinnata mitmeti, on selle süstemaatika suuna esindajate klassifikatsioonid sageli üksteisest erinevad.

Kasutades E. O. Wiley (1978) aforismi, on monofüleetilised rühmad *ajalugu*; para- ja polüfüleetilised rühmad on *vääralt esitatud ajalugu*.

Siinkohal tuleb tähelepanu juhtida kahe süstemaatika suuna nimetuste kahetsusväärsele sarnasusele. Fülogeneetilisel ja evolutsioonilisel süstemaatikal on mitmeid printsipiaalseid erinevusi, mida käsitletakse lk. 41 ja 89.



Joon. 2. Nelja praegu elava (**d, g, h, j**) ja kuue varem eksisteerinud hüpoteetilise liigi (**a, b, c, e, f, i**) klassifitseerimise võimalusi. Ülal vasakul on nende tõelise fülogeneesi puu; **A** tähistab monofüleetilist rühma, **B** – parafüleetilist, **C** – polüfüleetilist rühma (**c, d, f, g, h**). (C. A. Meacham & T. Duncan, 1987. Systematic Botany 12 (1), joon. 1–4.)

Taksonite formaalsel iseloomustamisel, nende erinevuse väljendamisel ja graafilisel kujutamisel, samuti oletatava evolutsioonipuu väljajoonistamisel on **metoodika seisukohalt** sageli ükskõik, millise taksoniga on tegemist. Olgu tegemist perekonna, liigi, populatsiooni või isegi isendiga – feneetilise süstemaatika puhul on lihtsam seda nimetada operatsioonaalseteks taksonoomiliseks ühikuks (*operational taxonomic unit*), lühendatult **OTU**ks. Nende hüpoteetilisi eellasi kutsutakse hüpoteetilisteks taksonoomilisteks ühikuteks (*hypothetic taxonomic unit*), **HTU**deks. Fülogeneetilises süstemaatikas neid termineid harilikult ei kasutata; fülogeneesi kujutatakse haruneva puuna, mille harude ehk **klaadide** (*clades*) tippudeks on uuritavad praegu elavad taksonid. Viimaseid nimetatakse sageli **terminaalseteks taksoniteks** (*terminal taxa*), puu harunemispunkte ehk **-sõlmi** käsitletakse hiljem liigitikke tõttu divergeeruvate **hüpoteetiliste taksonitena** (*hypothetical taxa*).

5. Tunnused

Tunnused (*characters*) võimaldavad isendeid ja taksoneid iseloomustada, kirjeldada, identifitseerida ja klassifitseerida. *Tunnusega* samatähenduslikuna kasutatakse ka sõnu *atribuut* (filosoofia termin, tähistab *olulisi* tunnuseid), *deskriptor* ja (feneetilise klassifitseerimise algoritmides) *muutuja*.

Kuni hiljutise ajani liigitati tunnuseid peamiselt selle järele, millisest valdkonnast või millist uurimismeetodit kasutades need on saadud (morfoloogilised, anatoomilised, ultrastruktuuri, biokeemilised, molekulaarsed jt. tunnused). Paljudes süstemaatika õpikuis on sellele pühendatud pikki peatükke. Mõnikümme aastat tagasi hinnati väga kõrgelt *kemotaksonoomiat*, milles loodeti (bio)keemilisi tunnuseid teistest kõrgemalt väärtustades leida imerohtu süstemaatika vaieldavate probleemide lahendamiseks.

Tunnuste hindamisel on eeldatavaks aluseks nende **pärilikkus**. Kõrgemalt on hinnatud taksoni- (liigi-)sisesele vähevarieeruvaid tunnuseid;

tegelikult on näit. meetrilised ja ka paljud meristilised tunnused **alati** üsnagi muutlikud.

Lineaarmõõtmeliste (meetriliste) tunnuste liigisisese variatsiooni koeffitsient $CV = 100 s / \bar{x}$ on enamasti 5–10; siin \bar{x} on aritmeetiline keskmine ja s on standardhälve. Pindala puhul on CV väärtus umbes kaks ja ruumala ning kaalu puhul kolm korda suurem. Tõenäoliselt piirab tunnuste liigisisest variatsiooni sama mehhanism, mis liike «koos hoiab», olgu selleks siis stabiliseeriv valik või muud piirangud.

Süstemaatikud on alati püüdnud leida «häid» tunnuseid – näiteks selliseid, mille seisundid on üksteist selgelt välistavad ja üleminekuteta. Taksonitevahelist erinevust on loodetud näha just tunnuse seisundite hiaatuses, neid iseloomustavatel tunnustel üleminekute puudumises. Tegelikult on see vaid harva esinev olukord ja sedagi enamasti mittedimensionaalse liigikäsituse puhul (vt. lk. 10).

Jättes kõrvale ebaolulised ehk juhuslikud tunnused (s.t. mitte-atribuudid – näit. mõne eksemplari kogumise kellaage või koguja vanus), on tunnused süstemaatika-alase analüüsi eel üldreeglina võrdtäenduslikud; nende «kasutamiskõlblikkus» ja kaal selgub töö käigus, tulemustega. Eristada tasub ainult molekulaartaksonoomilisi (vt. lk. 82–83) ja n.ö. tavalisi, fenotüüpseid tunnuseid.

Tunnuseks võib olla näiteks *kollane*. Aga tunnuseks võib olla ka hoopis *värvus* ja selle **tunnuse seisundiks** (või väärtuseks) *kollane*. Inglise keeles on vahe selgem: esimene 'tunnus' on *character*, teine (tunnuse seisund) on *characteristics* (ehk *character state*). Tarvitades terminit *tunnuse seisund* eeldame, et ühe tunnuse kõik seisundid on omavahel **homoloogsed** (sellel peatume pikemalt lk. 32–33). Kladistilises metodoloogias kasutatakse tunnuse seisundite tähistamiseks sageli ka terminit **tunnuste muundumis-** ehk **transformatsiooniseeria** (*transformation series*). Viimane on seotud eeldusega, et tunnused on kujunenud ajalooliselt, s.t. ühe tunnuse (= tunnuse seisundi, kaasa arvatud selle

puudumise) muutumisel ehk transformeerumisel teiseks, mõnel juhul sellest omakorda kolmandaks, neljandaks, jne.

Mingi taime-, looma- või seenetaksoni kirjeldus (näit. uue liigi kirjeldamisel või mingis käsiraamatus) on tegelikult selle tunnuste ja tunnuse seisundite **jutustav** loetelu. Jutustuses lisandub küll täiendavat informatsiooni (näit. tunnuse seisundi täpsustav, kommenteeritud kirjeldus), kuid ka informatsioonilist müra. Paraku väljendatakse sama tunnuseseisundi esinemist eri taksonite juures sageli pisut erinevas sõnastuses (näit.: õis on verev / veripunane; leht on karvane / karvkatttega). Sageli «ununeb» mõni antud taksoni jaoks autori poolt vähemoluliseks või endastmõistetavalt esinevaks peetud tunnus hoopiski märkimata; tunnuste järjestus kirjeldustes on pahatihti ebajärjekindel. Seda kõike aitab vältida uurimise algetapil tunnuste loetelu koostamine, tunnuste ja nende seisundite kodeerimine ja mõne seda nõudva arvutiprogrammi (näit. *DELTA*) kasutamine. Veelgi tähtsam kui kirjeldamisel on kodeerimine klassifitseerimisel.

5.1. Tunnuste tüübid; tunnuste kodeerimine

Kvantitatiivsed tunnused on sellised, mille väärtust võime mõõta või loendada (saba pikkus, kroonlehtede arv, munade koorumise aeg päevades pärast viljastamist, jne.). Eristatakse **meetrilisi**, s.t. mõõdetavaid tunnuseid (näit. pikkus sentimeetrites) ja **meristilisi** ehk klassifitseerivaid, diskreetseid, mida väljendatakse ikka täisarvuliselt või kindla intervalliga. Diskreetseid tunnused on omakorda kas **loendatavad** (näit. tedremarana kroonlehtede või karu jalgade arv) või **astakulised** ja **intervall-tunnused** (näit. suur / keskmine / väike; taime õitseage juuni 1.; 2., 3. dekaadil).

Kvalitatiivsed tunnused on sellised alternatiivsed ehk üksteist välistavad tunnused, mida me (muundamata) ei saa arvudes väljendada. Need võivad olla **ordineeritud** ehk järjestatud (näit. kerajas–ellipsoidne–silinderjas; väike–keskmine–suur) või **ordineerimata** ehk järjestamata

(näit. valge, kollane, pruun, purpurne – neid värvusi ei saa iseloomustada spektri lainepikkusega; looma liikumisviis võib olla lendav, ujuv, roomav...).

Loogilised tunnused on erivorm kvalitatiivseist tunnuseist: mingi tunnuse olemasolu organismil saab olla kas *tõene* või *väär* (näit. mingi organ esineb või puudub). Mitmed meetodid samastavad selle tunnuste tüübi kaheastmelise (**binaarse**) ordineeritud või ordineerimata tunnusega – algoritmides saab neid üldjuhul kasutada ühtmoodi.

Tunnuste transformeerimine on vajalik ühe või teise klassifitseerimisprogrammi kasutamisel, mis nõuab kas ainult kvalitatiivsete (või isegi ainult binaarsete), või ainult kvantitatiivsete tunnuste kasutamist. See on puht-tehniline küsimus: näiteks võime värvust käsitleda kas **ordineerimata** kvalitatiivse tunnusena (sinine; kollane...) või mitme **binaarse**, kaheastmelise tunnusena (sinine värvus on olemas või puudub; kollane on olemas või puudub...). Ordineeritud kvalitatiivsed tunnused võib transformeerida nii binaarseks kui ka **aditiivseiks**: näiteks võime ühe neljaseisundilise tunnuse kodeerida (väljendada) kolme või nelja uue tunnuse kombinatsioonina:

Ühe (algse) tunnuse seisund	Aditiivne kodeerimine kolme tunnusena	Binaarne kodeerimine nelja tunnusena
0	0 0 0	1 0 0 0
1	1 0 0	0 1 0 0
2	1 1 0	0 0 1 0
3	1 1 1	0 0 0 1

Binaarne kodeerimine sobib ka ordineerimata tunnuste jaoks.

Kvantitatiivsed tunnused võime transformeerida kvalitatiivseiks nende klassideks jagamise teel (näiteks lehe laius 2–4 cm on tunnuse esimene seisund, 4,1–6 cm teine, 6,1–8 on kolmas kvalitatiivse tunnuse 'laius' seisund, jne.); saame ordineeritud kvalitatiivsed tunnused. Iga lehe

suuruse klassi võime käsitada ka hoopis omaette loogilise (binaarse) tunnusena: lehed laiusega 2–4 kas esinevad või puuduvad; laiusega 4,1–6 esinevad või puuduvad...

Meristilisi tunnuseid saab väljendada ordineeritud või ordineerimata kvalitatiivsete tunnustena; näiteks võime tunnuse *kroonlehtede arv* (4, 5 või 6 kroonlehte) väljendada seisunditena 0; 1; 2, või siis kolme binaarse tunnusena.

Tunnuste kodeerimine võimaldab nende hõlpsat väljendamist ja kasutamist arvutiprogrammides. Kui meie loetelus on näit. kolmandaks tunnuseks *värvus* ja sellel on neli seisundit (1 – valge, 2 – kollane, 3 – sinine, 4 – punane), võime punase värvuse kodeerida numbritega 3,4. Kui tunnus on varieeruv, saab ka seda kodeerida (näit.: 5/6 – esineb tunnuse seisund 5 või 6; 4–6 – esinevad tunnuse seisundid 5 kuni 6; 5 & 6 – esinevad 5 ja 6 samaaegselt; konkreetne tähistusviis sõltub kasutatavast programmist). Saab ka tähistada (-, ? või näit. 999 abil) tunnuse puudumist (näit. tunnust «saba pikkus» sabata loomal), samuti andmete puudumist, s.t. lünka meie teadmistes uuritava taksoni kohta.

5.2. Tunnuste informatiivsus ja kaalumise

Mingeid taksonid (näit. liike) iseloomustavate tunnuste **informatiivsus** oleneb tunnuse (seisundite) jaotusest uuritud OTUdel ja on määratav Shannoni valemi abil. Arusaadavalt on tunnuse informatiivsus null, kui sellel on kõigi uuritavate OTUde juures sama seisund. Kui igal objektil on erinev tunnuse seisund, on see väga informatiivne tunnus. Informatiivsuse määr on oluline näit. käsiraamatute-määrarajate koostamisel – informatiivsete tunnuste eeliskasutamine võimaldab valmistada lühikesi ja seega mugavaid määramistabeleid.

Informatsiooni mõõt on sama, kui entroopia puhul: korratuse määr bittides suletud süsteemis:

$$H_s = -\sum p_k \log_2 p_k$$

kus a on mingi tunnus, millel on mitmed erinevad seisundid k ; p_k on iga seisundi tõenäosus (s.t. meie juhul – esinemissagedus uuritud OTUdel). Kahendlogaritmi on kerge leida kümnendlogaritmist:

$$\log_2 x = 3,322 \log_{10} x$$

Mõistetavalt saame informatiivsuse teada mitte mingi tunnuse kohta üldiselt, vaid lähtudes sellest, kuidas see uuritud OTUdel esineb. Valemist selgub, et tunnus on informatiivsem, kui selle eri seisundid on OTUde vahel ühtlaselt jaotunud ja kui tunnusel on rohkem eri seisundeid. See ei tähenda, nagu oleks tegelikult klassifitseerimises hea kasutada paljude seisunditega tunnuseid: see aitab küll **e r i s t a d a** OTUsid, kuid mitte neid **ü h e n d a d a** rühmadesse.

Tunnuste kaalumine. Juba intuiitiivselt, kogemuslikult võib väita, et kõik tunnused pole võrdse tähtsusega. Ilmselt ei sõltu nende olulisus ainult informatiivsusest, nagu seda mõõdetakse Shannoni valemiga. Tunnuseid tuleks kuidagi kaaluda, anda bioloogiliselt olulistele tunnustele analüüsis suurem kaal.

Mistahes meetodeid kasutades on kõige radikaalsemaks kaalumise viisiks tunnuste valik – tunnuse kasutamine või ignoreerimine, s.t. loobumine mingi tunnuse pidamisest atribuudiks. Nii teostab kaalumist ka see süstemaatik, kes enda arvates seda ei tee.

Kaalumiseks on kaks võimalust: enne andmestiku analüüsi (*a priori*) või pärast seda (*a posteriori*). Viimase näiteks toob E. Mayr (1982) organismide esialgse rühmitamise loomulikena tunduvaiks rühmadeks ja seejärel nendele tunnustele suurema kaalu andmise, mis on heas korrelatsioonis rühmade eristumisega. Tegelikult on seegi aprioorne kaalumine: süstemaatik asub organismirühma esialgseltki klassifitseerima ikka mingitest tunnustest lähtudes, toimugu see siis teadlikult või intuiitiivselt.

Aprioorne kaalumine on tavaliselt väga subjektiivne, vaid harva on süstemaatikud tunnuste olulisuse hinnanguis täpselt samadel seisukohtadel. Tulemusena on nende klassifikatsioonid omavahel erinevad. Pole ju

võimalik kujundada objektiivset hindamisskaalat, mis võimaldaks tunnustele anda teaduslikult põhjendatud kaalu.

Aposterioorne kaalumise leiab kasutust kladistilise analüüsi mitmes meetodis (vt. lk. 68–69). See toimub analüüsi käigus leitud objektiivsete kriteeriumide alusel; enamasti teostab kaalumist mitte süstemaatik ise, vaid vastavaid algoritme kasutav arvutiprogramm.

Ülalesitatu kehtis eelkõige feneetilise süstemaatika kohta, kus olulisim on tunnuste erinevuse mõõtmine eri OTUde vahel. **Fülogeneetilise** ehk **kladistilise analüüsi** puhul on suhtumine tunnustesse ja nende eristamine mõneti erinev ja tublisti rangem. Kasutada saab (seni) ainult kvalitatiiivseid, mitte aga kvantitatiivseid tunnuseid; viimased tuleb muundada kvalitatiiivseiks. Tunnuse seisundeid vaadeldakse ajalooliselt kujunenutena. Varem esinenud, ürgset, evolutsiooniliselt vanemat tunnust (tunnuse seisundit) nimetame **plesiomorfseks** (*plesiomorphic*), sellest kujunenud homoloogset, hilisemat, niisiis nooremat aga **apomorfseks** (*apomorphic*). Analüüsi alguses ei tarvitse me veel teada, milline tunnus on just apomorfne; see selgub analüüsi tulemusena. Olulisim on seejuures, et tunnused (tunnuse seisundid) oleks tõepoolest homoloogsed, omavahel võrreldavad nii transformatsiooniseerias kui ka neil eri taksonitel, millel me arvame neid esinevat.

6. Homologia

on algselt võrdlev-anatoomiline ja -morfoloogiline mõiste, samal ajal ka «morfologia keskne kontseptsioon» (J. Huxley, 1928). Homologia on äärmiselt oluline nii organismide evolutsiooni käsitleluses kui ka süstemaatikas (eriti fülogeneetilises süstemaatikas). Terminit kasutatakse alates R. Oweni töödest selgroogsete kohta (1843, 1848), käsitus on muidugi vanem, esineb näiteks ka J. W. von Goethe uurimuses metamorfooside kohta taimedel (1790). Owen defineeris homoloogi kui «sama organit erinevatel loomadep mistahes vormi ja funktsiooni teisendis». Kõneldes

tunnuste (tunnuse seisundite, transformatsioonireala liikmete) homoloogisusest peame silmas nende evolutsiooniliselt sama päritolu, nende kujunemist üksteisest või sellest tunnusest, mis esines nende eellasel. Sellele vastab P. F. Stevensi (1984) praegugi tunnustatud määratlus: homoloogia on selline organismide rühmas esinev struktuuri sarnasus, mis määratleb (piiritleb) selle rühma ja mis esines juba nende ühisel eellasel. Selle käsituse järgi on homoloogne tunnus seesama kui rühma liikmele ü h i n e apomorf ehk **sünapomorf** (*synapomorph*). Järelikult iseloomustab monofüleetilisi rühmi homoloogide esinemine.

Pisut teistsuguse lähenemisviisiga homoloogi definitsiooni esitasid L. Van Valen (1982) ja V. L. Roth (1988): homoloogia on organismide kahe või mitme tunnuse selline v a s t a v u s, mis on põhjustatud informatsiooni pidevusest. See määratlus on kehtiv ka iteratiivse homoloogia kohta – vt. lk. 34.

Süsteemaatikas on mingi organismirühma uurimisel üks esimesi ja tähtsamaid ülesandeid kasutatavate homoloogsete **tunnuste (ja tunnuse seisundite) loetelu** koostamine. Pealiskaudse suhtumise korral (või ükskõiksuse puhul – et olgu me süsteem kasvõi kunstlik) on see lihtne ja seisneb peamiselt teiste teadlaste poolt taksoneid kirjeldades kasutatud tunnuste koondamises nimestikku. Korrekse uurimistöö puhul on aga tegemist **teaduslike hüpoteeside** püstitamisega selle kohta, millised eri organismide juures esinevad tunnused on homoloogsed ja millised mitte (vaid näiteks konvergentsi teel tekkinud). Järelikult on tunnuste loetelu koostamine väga suurt tähelepanu ja kriitilist meelt nõudev tegevus; mõnigi ühte organismirühma uuriv süsteemaatik on sellele pühendanud enam kui ühe aasta.

Lisaks konvergentsele võib mittehomooloogsete tunnuste sarnasus olla tingitud **parallelismist** – sama tunnuse paralleelsest tekkest tavaliselt suguluses olevates rühmades (N. I. Vavilovi paralleelse ehk nn. homoloogilise muutlikkuse fenomen), **mimikrist**, ka **juhuslikust** sarnasusest. Teatud roll on ka organi või struktuuri ehituse *piiranguil* (*constraints*). Näiteks esineb eoslavaseentel vaid piiratud arv eoslavakandja tüüpe:

põõsasjalt harunev, lameljas, pooriline ja ogaline-narmaline. Muid võimalusi eoseidmoodustava pinna suurendamiseks ilmselt pole, ja need neli tüüpi on kujunenud konvergenselt mitmetel eri päritoluga seenerühmadel.

Mittehomoloogsed tunnused võivad endast kujutada ka näivat sarnasust, mis täpsemal uurimisel 'kaob'

6.1. Homoloogia kriteeriumid

Kasutatavaid kriteeriume pole kuigi palju ja nad on sageli ebakindlad. Esimeseks on muidugi morfoloogiline (anatomiline, jne.) sarnasus ehituses ja struktuuris, s.t. uuritava organi või muu struktuurielemendi asendis teiste suhtes (struktuurikriteerium). Sarnasust esineb ka analoogia puhul (*feneetiline sarnasus*), kuid struktuuri hoolsal uurimisel saab homolooge ja analooge enamasti eristada. Oluline on homoloogse organi või struktuuri esinemisel erinevatel organismidel eri kujul üleminekuvormide olemasolu. Mõnel juhul võib aga vahevormide rida olla nii pikk ja sujuv, et selle «otstel» pole enam midagi ühist. Teiseks kriteeriumiks on homoloogsete organite sarnane (suhteline) asend eri organismide juures. Reeglina ei esine ühel organismil mitut homoloogset organit (näiteks ei saaks inglitel korraga esineda tiibu ja käsi – juhul, kui tiib on esijäseme homoloog). Erandiks on *metameersed* organismid, millel esineb nn. *iteratiivne homoloogia* sama organismi osade vahel (taimelehed ja õie kroonlehed on homoloogsed).

Homoloogsed organid on sageli sama või sarnase ontogeneesiga. Tuleb aga arvestada, et evolutsioonis võib ontogenees muutuda mitmel viisil: mitte ainult tunnuste lisandumise teel (nagu seda väidab Haeckeli «seadus» fülogeneesi rekapitulatsiooni kohta ontogeneesis), vaid ka mitte-terminaalse lisandumisega, teatud ontogeneesi etappide kadumise või asendumisega. Homoloogia kaudseks, kuid heaks kriteeriumiks on **konvergensitest**: kui kahel võrreldaval taksonil esineb mitmeid homoloogseid tunnuseid, võime ka kahtlusaluse tunnuse puhul eeldada homoloogia tõesust.

Tõsiseks komistuskiviks süstemaatikule on **latentne homoloogia**: mõni tunnus võib olla fülogeneesis mitte kadunud, vaid olla mingil geneetilisel põhjusel maha surutud ja võib hiljem kergesti taastuda.

Tunnuste homoloogia pole nii oluline siis, kui meie ülesanne piirdub «määrajate» koostamisega või liikide identifitseerimisega. Näiteks on taimede värvus hea diagnostiline tunnus sõltumata sellest, et sama värvus võib eri liikidel olla põhjustatud erinevatest pigmentidest. Ka feneetikas (üldisest sarnasusest lähtuvas klassifitseerimises) pole homoloogiate leidmist nii tähtsaks peetud kui fülogeneetilises süstemaatikas, kus eksimused tunnuste homologiseerimisel annab suure vea.

Tavalisemaks veaks tunnuste eristamisel ja nende nimekirja koostamisel süstemaatiku poolt on mitme tunnuse n.ö. segamini kasutamine: ühe tunnusena püütakse näidata mitut erinevat tunnust või üksikute tunnuste kompleksi. Ebaõige oleks pidada ühe homoloogse tunnuse kaheks seisundiks ühel taimeliigil lõhestumata, näärekarvadega ja teisel lõhestunud, lihtkarvadega lehtede esinemist. Antud juhul on üheks loetud kolm erinevat tunnust. Vaevalt on ka arukas võrreldava tähendusega tunnustena käsitada lepatriinu kattetiibade punktide arvu ja närvisüsteemi esinemist või puudumist.

7. Klassifitseerimine

on üks loogika osa: üksuste või nähtuste rühmitamine (grupeerimine) ja rühmadele nime andmine. Klassifitseerimine lähtub *suhete* olemasolust objektide vahel. Klassifitseerimine on kommunikatsiooni-, suhtlemisvahend inimeste vahel: tohutu arvu üksiknähtuste ühendamise või nähtuste kogumi jaotamise väiksemaks arvuks klassideks võimaldab nendest ülevaadet saada, neis orienteeruda, informatsiooni summeerida. Klassifitseerimise aluseks on teatud paradigma (teooriate ja vaadete ning tõekspidamiste süsteemse kogumi) olemasolu ja inimeste praktiline vajadus.

Aristotelliku **loogika** järgi on **liigitamine** mõiste (= esemete või nähtuste klassi) mahu avamine selle jaotamise teel alamklassideks. Liigitamise aluseks on *tunnus* ehk atribuut, liigitamise tulemuseks on *liikmed*. Loogiliselt korrekse liigitamise puhul peab sellel olema üks alus; mõiste maht peab hõlmama kõik liikmete mahud; liikmed peavad üksteist välis- tama, s.t. ükski objekt ei saa korraga kuuluda mitmesse klassi.

Loogikas on **klassifitseerimine** liigitamise erijuht: klassid jagatakse alamklassideks, need omakorda alam-alamklassideks jne. Igal liikmel on oma üks ja kindel koht selles **hierarhilises süsteemis**. Selline klassifikatsioon on informatsioonirikkam kui mittehierarhiline, kus samatasemelis- tena eristatakse suur hulk klasse.

Vastavalt aristotellikule essentsialismile iseloomustab mistahes eris- tatud (alam)klassi (näiteks perekonda või sugukonda) üks või mitu tun- nust, mis on *vajalikud ja piisavad*.

Loogika reegleile vastav klassifitseerimine on hulga **jaotamine** (tükeldamine) alamhulkadeks ehk liikmeteks, niisiis on see üks üks **divi- siivne** meetod. Juba Platonist (428–348 e.m.a.) peale eelistatakse diho- toomset, s.t. kaheks jaotamist. Aristoteles sellega ei nõustunud, mingi hulga neljaks või viieks jaotamise traditsioon algas temast. Bioloogilises klassifitseerimises on tänapäeval esikohal liikide ja teiste taksonite **ühendamine** (loogika) klassideks selliselt, et tulemusena on kõigil elusolenditel oma koht süsteemis (klassifikatsioonis): meetod on **aglo- meratiivne** ehk kuhjav.

Kunstlikus süsteemis on liigitamise (klassifitseerimise) alus kokkuleppeline – näiteks tähestikuline või formaadijärgne raamatute paigutus raamatukogus (nagu seda on raamatud ELUSi või USA Morton Arboretum'i raamatukogus). **Loomulikus** süsteemis on aluseks o l u l i n e tunnus (tunnused).

Klassifitseerimine on inimese elulisi vajadusi ja huvisid rahuldav tegevus. Selleks peaks ta vastama vähemalt neljale nõudele:

1) klassifikatsioon peab olema informatiivne, s.t. maksimaalse võimaliku infosisaldusega; talletatud info peab olema lihtsalt ja moonutuseta kättesaadav;

2) klassifikatsioon peab andma võimaluse teaduslikuks ennustamiseks ühte klassi kuuluvate või neisse lisatavate objektide omaduste kohta;

3) ta peab võimaldama identifitseerida nii juba tuntud kui ka uusi objekte;

4) peab näitama (kujutama või vähemalt kajastama) objektide ajalist seost, nende ajaloolist kujunemist.

Elusolendite süstematiseerimine algas (teaduslikul alusel) praegu teada olevalt Aristotelesega, kes jagas loomad verega ja vereta loomadeks, need edasi 'perekondadeks' – näit. kalad, linnud, imetajad. Theophrastos (371–268 e.m.a.) eristas puud, põõsad, rohttaimed ja nendel 'loomulikud sugukonnad' millest mõned vastavad tänapäevastele liilialistele, sarikõielistele. Clusius eristas 1698. a. kaks rühma seeni: söödavad ja mürkseened. See on tüüpiline kunstliku süsteemi näide: klassifitseerimise aluseks pole organismide eneste olulised tunnused, vaid inimese suhtumine seente kasutamisse.

Tänapäevasele süstemaatikale pani aluse K. Linné, kes lähtus hulgast lähimõeldud printsipiidest ja võttis kasutusele **binaarse nomenklatuuri** – igal liigil on kahest sõnast koosnev ladinakeelne nimetus, millest esimene on perekonna nimi. Kahesõnaline nimetus oli algselt vaid kirjapaneku hõlpsust tagav l ü h e n d liigi mitmesõnalisest lühikirjeldusest; viimane püüdis tollal esitada liigi *essentsi*, liigi olemust.

Taimede ja seente süstemaatika formaalseks alguspunktiks loetakse Linné tööd 1753. aastast ja loomade osas 1758. aastast. Neis töödes võttis ta kasutusele süstemaatika kategooriate hierarhia (vt. lk. 22). Klassifikatsiooni põhiühikuks pidas ta perekonda – mitte liiki, nagu on kombeks tänapäeval.

Linné klassifikatsioon oli tüüpiline kunstlik süsteem; hiljem jõudis ta loomuliku süsteemi kujundamise alguseni. Tänapäeval valdab bioloogias

taotlus luua loomulikku süsteemi. Selleks on mitu teed, mille valik sõltub süstemaatika poolt rakendatavast paradigmast.

7.1. Süstemaatika põhisuunad

Vaatleme neist nelja, millest *empiiriline* on küll veel laialdaselt kasutusel, kuid jäänud ilma mistahes teoreetilisest põhjendatusest. *Feneetiline* suund leidis palju pooldajaid veel tosin aastat tagasi, kuid on praeguseks juba peamiselt ajaloolise tähendusega. Neljandal (nn. *evolutsioonilisel*) lähenemisviisil on praegu palju pooldajaid, kuid on teooria hägususe tõttu segadusse jooksnud.

Empiiriline (intuitiivne) ehk kogemuslik **süstemaatika** (*empirical taxonomy*), mis on «enam kunst kui teadus», oli hiljuti ainuvalitsev. See tugineb enam või vähem subjektiivselt hinnatud ja tõlgendatud vaadeldud *sarnasusel* ja (osal teadlastest) *oletataval* evolutsioonil. Mingeid kindlaid meetodeid sellel lähenemisviisil pole; viimastel aastakümnetel pole ka avaldatud seda suunda põhjendavaid kirjutisi. (Erandiks on ehk üks O. Hedbergi 1995. a. ajakirjas "Taxon" ilmunud artikkel.) Enam või vähem ebateadlikult on kasutatud *feneetilist* metodoloogiat. Tulemuseks on – hea soovi puhul võimalikku evolutsiooni näidata – *narratiivne* (jutustav) hüpotees mingi rühma oletatava evolutsiooni kohta. Tavaliselt on süstematiseerimise tulemuseks *parafüleetilised*, osalt ka *monofüleetilised* ja *polüfüleetilised* alljaotused (taksonid), ja võimatus hüpoteesi tõesust kontrollida (falsifitseerida). Viimase tõttu võib igal autoriteetsel süstemaatikul olla oma, teiste omast erinev süsteem, ja puudub alus nende võrdlevaks hindamiseks.

Feneetiline süstemaatika (*phenetic taxonomy, phenetics*) põhineb oletusel, nagu kajastaks üldine sarnasus küllalt hästi uuritavate organismide seoseid. Summaarset sarnasust pidas juba Linné (1751) loomuliku süsteemi aluseks. Reaalsuses tähendab see konvergentsi mitte küllaldast arvestamist. Organismide sarnasuse *peamiseks* põhjuseks on tõepoolest nende ühine päritolu; sarnasusest ei järeldu aga üheselt organismide ühist päritolu.

Feneetika alusepanijaks on ekslikult peetud M. Adansoni; oma 1763. a. ilmunud töös kasutas ta 65 tunnust 65 erineva klassifikatsiooni tegemiseks. Ta ei liitnud aga neid üksikklassifikatsioone üheks, vaid kasutas tulemusi oma juba varem loodud süsteemi kontrollimiseks.

Feneetika on leidnud arendamist alates nn. *numbrilise taksonoomia* (*numerical taxonomy*) meetodite väljatöötamisest käesoleva sajandi viie-kümnendate aastate lõpul, õitseage oli R. R. Sokali ja P. H. A. Sneathi käsiraamatu ilmumisest (1963) kuni kaheksakümnendate aastate alguseni. Praeguseks on feneetika kasutusele jäänud üksikutes, peamiselt liigisisese (populatsiooni tasemel) süstemaatika uurimistes. Metodoloogilise mahajäämuse tõttu oli feneetiline lähenemine veel hiljutise ajani üsna levinud endise Nõukogude Liidu aladel.

Feneetilises süstemaatikas on rühmitamise aluseks vaadeldud üleüldine sarnasus; eesmärgiks pole kajastada organismide evolutsiooni (fülogeneesi), vaid anda hõlbus «üldotstarbeline» klassifikatsioon elusolendite mitmekesisuse korrastatud esitamiseks, selle «kaardistamiseks», anda vahend bioloogidevaheliseks kommunikatsiooniks (J. McNeill, 1979). Saadud **feneetiline klassifikatsioon pole ei tõene ega väär**; ta ei ole teaduslik hüpotees, mida oleks võimalik kinnitada või ümber lükata. Tegemist on ainult algandmete (OTUde tunnuste ja tunnuse seisundite) ülevaatliku korrastamisega.

Fülogeneetilise süstemaatika ehk kladistika (*phylogenetic taxonomy, phylogenetics, cladistics*) eesmärgiks on klassifitseerida taksoneid nende ajaloolise kujunemise, nende fülogeneesi alusel, mida saab kujutada puukujuliselt haruneva dendrogrammina. Metodoloogiliseks aluseks on kaks üldtunnustatud tõsiasi: et elusolendite evolutsioon on reaalsus; et uusi tekkinud taksoneid iseloomustavad uued, varasematel puudunud tunnused.

Fülogeneetiline süstemaatika põhineb 1) ainult monofüleetiliste (mitte aga parafüleetiliste) rühmade tunnustamisel; 2) tunnuste polariseerimisel (plesiomorfsete ja apomorfsete tunnuste eristamisvõimaluse mõõnmisel)

ja ainult apomorfsete tunnuste kasutamisel; 3) võimalike evolutsiooni-
puude (kladogramide) kui alternatiivsete **hüpoteeside** «joonistamisel» ja
nendest säästuprintsiibi (*principle of parsimony*) alusel kõige lühema,
kõige väiksema tunnuste muutumissammude arvuga puu väljavalimisel.
Saadud fülogeneesipuu on teaduslik hüpotees, mida on võimalik
falsifitseerida ja/või kinnitada. Iga taksonite rühma (fülogeneesipuu haru
ehk oksa) eristamise aluseks on teatud kindla tunnuse (tunnuste) kind-
lasuunaline muutus, sünapomorfide esinemine.

Säästuprintsiibi olemust käsitletakse lk. 58; hüpoteeside falsifit-
seeritavust käsitletakse lühidalt järgmises lõigus. Põhjalikuma seletuse
võib leida soovitatava kirjanduse loetelus viidatud A. F. Chalmersi
raamatust.

Mistahes väite, seisukoha või hüpoteesi tõesust, reaalsusele vastavust
võib püüda tõestada (*verifitseerida*) korduskatsete või -vaatlustega. Nende
suur arv võib õnnestumise korral küll k i n n i t a d a väidet või hüpo-
teesi, mitte aga seda lõplikult tõestada. Teaduse ajalooline areng näitab,
et viimase sõna kasutamisest on parem hoiduda. Väite või hüpoteesi
t e a d u s l i k k u s t võimaldab hinnata selle *falsifitseeritavus*. Kui puu-
dub mistahes, kasvõi mõtteline võimalus hüpoteesi ümber lükkava, valeks
tunnistava (falsifitseeriva) vaatluse või eksperimenti korraldamiseks, pole
tegemist teadusliku hüpoteesiga. Me võime hüpoteesi küll uskuda või
mitte uskuda, kuid see ei kuulu siis enam teaduse valdkonda.

Falsifitseerimisprintsiibi tuntuim rakendaja filosoof K. R. Popper
(1902–1995) püüdis teadus(t)e arengut käsitada hüpoteeside ja teooriate
ajas järgnevate falsifitseerimistena. Vastavalt sellele falsifitseeritakse
varem või hiljem iga hüpotees ning asendatakse uue, reaalsusele paremini
vastavaga; ükski neist pole aga lõplikult tõene. Sellist teaduse arengu
põhiteed on teised filosoofid hiljem vaidlustanud; metodoloogiline käsitlus
falsifitseeritavusest kui teaduslikkuse kriteeriumist on aga vähemalt
bioloogide seas siiani kõrgelt hinnatud. Sama lähenemiski kasutas ka
juba C. Darwin: oma töödes pööras ta väga suurt tähelepanu esitatavate
seisukohtade võimalike vastuväidete analüüsile.

Evolutsiooniline süstemaatika (*evolutionary taxonomy*) taotleb kahe teineteist välistava, feneetilise ja fülogeneetilise metodoloogia ühendamist ja üldkasutatava, nii sarnasust kui ka sugulust näitava klassifikatsiooni loomist. Aluseks on püüd selgitada uuritava rühma liikide (ja teiste taksonite) fülogeneesi ja saadud pilti «parandada» sarnasuse arvestamise teel, kasutades kas intuiitivset klassifitseerimist või feneetilist metodoloogiat. Vastavalt sellele aktsepteeritakse parafüleetilisi rühmi; mööndakse võimalust rühmi eristada plesiomorfsete tunnuste alusel. Tulemusena kujutatakse fülogeneesi narratiivselt; et sarnasuse hindamiseks puudub objektiivne mõõdupuu, sõltuvad saadud klassifikatsioonid süstemaatika suvast.

Loomuliku süsteemi taotlejad kasutavad sõna *loomulik* (*natural*) sageli selle termini tähendust täpsustamata, seetõttu mitmel eri viisil. Algselt lähtus see mõiste aristotellikust essentsialismist: mistahes organismide rühma (taksoni) *loomulikkus* seisnevat selles, et rühma iseloomustab unikaalne tunnuste kombinatsioon, mis kujutab taksoni *essentsi*, olemust. Sõltuvalt paradigmade erinevusest annavad meie poolt käsitletavat süstemaatika suunad sõnadele *loomulik süsteem* erineva sisu. Ilma täpsustuseta on see termin tänapäeval sisutu – välja arvatud ainult vastandusena kunstlikule süsteemile.

8. Feneetiline süstemaatika

Metoodiliselt tugineb feneetiline klassifitseerimine liikide (või teiste taksonite – lühidalt nimetatakse neid OTUdeks) **summaarse** erinevuse mõõtmisele, lähtudes kasutatud tunnuste OTUdevahelistest erinevustest. Kõigi OTUde omavahelise erinevuse (distsantsi) alusel on neid võimalik rühmitada – moodustada kobaraid, **klastreid** (*clusters*). OTUsid võib kujutada punktidena ja punktiparvedena paljumõõtmelises tunnusruumis, mille ükssteisega risti asetsevaiks vektoreiks on kasutatud tunnused; võib kasutada ka **ordinatsioonimeetodeid**. OTUde rühmitamise aluseks on

alati **üldine** sarnasus (või erinevus – need on sama mündi kaks poolt), mitte sarnasus või erinevus mingi konkreetse tunnuse poolest.

8.1. Sarnasuse ja erinevuse mõõtmine

OTUde (näit. liikide) üldine sarnasus ja erinevus on teineteisest sõltuvad näitajad. Kui neid väljendada koefitsiendiga, mis täieliku samasuse puhul saavutab väärtuse 1, on mingi uuritud OTUpaari erinevus üks miinus sarnasus; analoogiliselt on sarnasus üks miinus erinevus. Arvnäitajana väljendatud erinevust nimetatakse *distsantsiks* (*distance*).

Mistahes OTUde erinevust (distsantsi) mõõtvat meetodit kasutades saame andmed, mis võimaldavad koostada andmete **tabeli** (vt. näidet: joon. 3) ja **distsantside maatriksi** (näide: joon. 4). Viimase tulpades ja ridades on eri OTUd (näit. liigid), nende ristumiskohal OTUde distants. Maatriksit saame kasutada kas OTUde klasterdamiseks (vt. lk. 47) või ordinatsioonimeetodite kasutamiseks (vt. lk. 52).

LIIK	TUNNUS	
	A	B
Liik1	1,0	1,0
Liik2	1,0	2,0
Liik3	6,0	3,0
Liik4	8,0	2,0
Liik5	8,0	0,0

Joon. 3. Algandmete tabeli näidis. Tulpades on tunnuste A ja B väärtused.

	Liik1	Liik2	Liik3	Liik4
Liik1	0			
Liik2	1,0	0		
Liik3	5,39	5,10	0	
Liik4	7,07	7,00	2,24	
Liik5	7,07	7,28	3,61	2,0

Joon. 4. Liikidevaheliste distantside (eukleidilise kauguse) maatriks.

Binaarsete kvalitatiivsete tunnuste kasutamine. Tähistagem mingi tunnuse (või tunnuse seisundi) esinemist kahel võrreldaval OTUl (i ; j) tähega a , mõlemal puudumist d -ga, esinemist ainult esimesel OTUl b -ga ja ainult teisel c -ga. Olgu võrreldud tunnuste üldarv p . Kasutades andmeid kõigi tunnuste kohta, võime arvutada liht-sarnasuskoeffitsiendi (Sokal ja Micheneri, 1958 järele):

$$s_{ij} = (a + d) / p$$

Et see koeffitsient näitab kahe OTU õigustamatult suurt sarnasust ka siis, kui mõlemal puuduvad paljud tunnused, kasutatakse sageli Jaccard'i sarnasuskoeffitsienti:

$$s_{ij} = a / (a + b + c)$$

On ka teisi, vähem kasutatavaid koeffitsiente; ainuüksi personaal-arvuti-programm NTSYS-pc pakub neid üksteist. Kõigil puhkudel on kahe OTU sarnasus väljendatud arvuga, mille väärtus on alla ühe, ja nende erinevust väljendab $1 - s_{ij}$. Kui sarnasusnäitaja väärtuseks on 1, on võrreldavad OTUd täielikult kokkulangevate tunnustega, nende vahel pole erinevust.

Mitme tunnuseseisundiga kvalitatiivsete tunnuste puhul võib need muundada binaarseteks tunnusteks (teatud seisund puudub või esineb), või arvestada ainult ühise tunnuseseisundi puudumist või esinemist.

Kvantitatiivsete tunnuste puhul on otstarbekas OTUde erinevust üksteisest väljendada kaugusena (distsantsina) hüpoteetilises paljumõõtmelises tunnusruumis, mille mudelis üksteisega risti olevad teljed vastavad eri tunnustele. Nagu juba märkisime, moodustavad OTUd tunnusruumis punktide parvi.

Kasutades OTUde vahelise distantsi määramiseks erinevaid kvantitatiivseid tunnuseid koos, tuleb neid kuidagi ühtlustada: ei saa ju võrreldavana koos kasutada elevandi pikkust sentimeetrites ja raku läbimõõtu samas mõõtühikus. Kooskõlastamiseks on enamasti kasutatud kaht viisi: tunnuse väärtuste standardiseerimist ja ranžeerimist.

Standardiseerimisel ehk **skaleerimisel** muundame kahe OTU vahelise distantsi iga tunnuse puhul uueks, arvestades antud tunnuse varieerumist kõigi OTUde hulgal. Selleks arvutame iga tunnuse kohta selle aritmeetilise keskmise \bar{x} ja standardhälbe s . Uus distantsi väärtus on

$$x' = (x - \bar{x}) / s$$

Saadud transformeeritud tunnuste väärtuste keskmine on 0 ja standardhälve on 1.

Mastaapimisel ehk **ranžeerimisel** (Goweri meetod) muundatakse distantsi väärtus x arvestades antud tunnuse varieeruvuse piirväärtusi (x_{\min} ja x_{\max}) uuritud OTUde juures:

$$x' = (x - x_{\min}) / (x_{\max} - x_{\min})$$

kus x' on distantsi uus, transformeeritud väärtus. Saadud x' -de väärtused on alati 0 ja 1 vahel.

Eukleidiline distants võrreldavate OTUde vahel arvutatakse Pythagorase teoreemi alusel, liites tunnuste erinevuste ruudud:

$E_{ij} = \sum (x_{ki} - x_{kj})^2$ kus x_{ki} ja x_{kj} tähistavad k -nda tunnuse väärtust i -ndal ja j -ndal taksonil. Saadud summast võetakse ruutjuur (joon. 5). See algoritm on ühesugune nii kahe tunnuse kui ka kuitahes paljude tunnuste puhul.

Eukleidilise kauguse asemel kasutatakse ka selle **ruutu**.

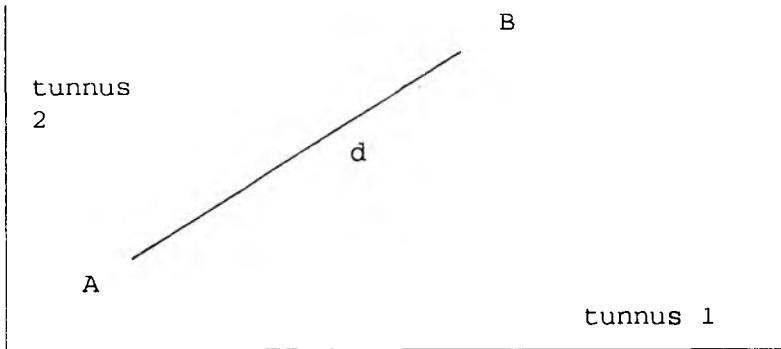
Enne juurimist võime summa jagada kasutatud tunnuste arvuga n . Seda teisendust tuleb kasutada siis, kui mõnel OTUpaaril on vähem või rohkem tunnuseid kui teistel.

Manhattani distants (manhattani kvartalikaugus; joon. 6) arvutatakse valemiga $M_{ij} = \sum |x_{ki} - x_{kj}|$

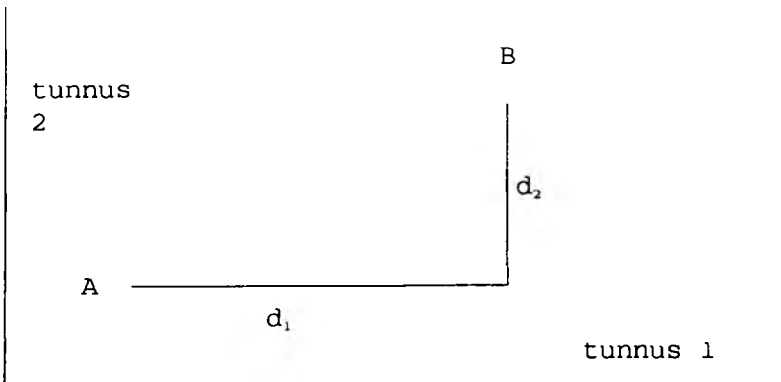
Lähtudes oletusest, et muutuste aluseks on iga tunnuse osas eraldi toimunud mutatsioon(id), on manhattani distants bioloogiliselt ja loogiliselt mõneti ehk põhjendatum kui teised mõõtmisviisid. Tegelikult on enamus tunnustest **polügeensed**, s.t. nende ilmumine on tingitud mitme geeni koosmõjust.

Ka selles valemis võime M_{ij} väärtuse jagada tunnuste arvuga n , et saada tunnuste erineva arvu puhul võrreldavaid tulemusi.

Manhattani distantsi määramist kasutatakse ka kladistilises analüüsis, nimelt fülogeneetiliste puude (kladogrammide) konstrueerimisel. Taksonid ühendatakse puusse nii, et nende vaheliste manhattani distantside summa oleks minimaalne.



Joon. 5. Eukleidiline distants (d) OTUde A ja B vahel



Joon. 6. Manhattani distants ($d_1 + d_2$) OTUde A ja B vahel.

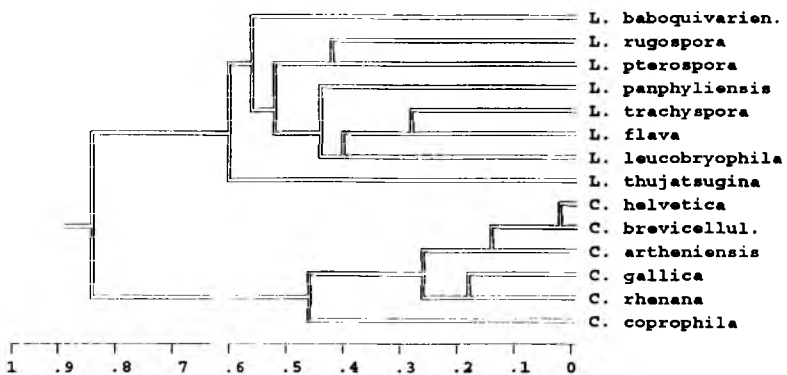
Nii eukleidilise kui ka manhattani distantssi leidmisel kasutatakse **Minkowski meetrikat**: kahe OTU iga tunnuse mõõdetud erinevus tõstetakse astmesse r , tulemused liidetakse ja summast võetakse r astme juur. Eukleidilise distantssi puhul $r = 2$, manhattani distantssi puhul $r = 1$.

Kasutusel on veel vähemalt paarkümmend muudki koefitsienti, kaasa arvatud OTUde vaheliste vektorite nurga (koosinuse) kasutamine. Kaks koefitsienti väärivad siinkohal eraldi märkimist.

Canberra meetrikat kasutav algoritm võimaldab uuritavas OTUde kogumis 'head' rühmade eristamist. Kogumi (OTUpunktide parve) perifeerias asuvate OTUde distantssidele antakse väiksem kaal kui keskkohta ligiduses olevate OTUde distantssidele. Tulemusena surutakse hajus parv tihedamaks, kompaktsemaks:

$$d_{ij} = 1/n \sum (|x_{ki} - x_{kj}| / \sum (x_{ki} + x_{kj}))$$

Smirnofi koefitsiendi puhul tunnuseid **kaalutakse**: tunnuse seisund, mis on harvaesinev, muudetakse väga oluliseks - seda enam, mida OTU- (liigi-) rohkem on uuritav kogum. Kaalumise on feneetikas väieldava



Joon. 7. Fenogramm (manhattani distantss, UPGMA-klasterdus): perekondade *Lindtneria* ja *Cristinia* analüüs. Skaalal on näidatud taksonite distantss, mille järele saab määrata mistahes taksonipaaride taksonoomilist distantssi (näiteks on see liikidel *Cristinia rhenana* ja *C. artheniensis* 0,26).

õigustusega; Smirnofi koefitsient võimaldab aga leida taksonite hulgast teistest väga erinevaid, omapäraseid liike, mis väärivad erilist tähelepanu.

8.2. Klasteranalüüs

Teades iga OTUpaari omavahelist distantssi (mis sisuliselt võttes on **summaarne** erinevus kõiki kasutatud tunnuseid koos arvestades), saame luua uuritud taksonite hulga geomeetrilise (graafilise) mudeli.

Meenutagem siin, et **graaf** on punktide (graafi *tippude*) hulk, milles vähemalt osa punktipaare on ühendatud joontega (graafi *servadega*).

Graafilise mudeli saamiseks on mitu võimalust, mida võime realiseerida kas ordinatsioonimeetodeid või klasteranalüüsi kasutades. Enim kasutatav on **klasteranalüüs**, mille tulemuseks on harunev, OTUde sarnasust kujutav **puu** ehk **dendrogramm** (*dendrogram*). Feneetiliste meetodite kasutamisel nimetatakse sellist puud **fenogrammiks** (*phenogram*; vt. joon. 7). Sarnased OTUd on selles ühendatud hierarhiliselt harunenud, ühise «juurega» puu «oksakobaratena», mille igas *tipus* on OTUpunkt. Moodustuvad OTUde kobarad, **klastrid** (*cluster*). Ühe OTU erinevust teisest mõõdetakse neid ühendavast harunemissõlmest OTUni; seda nimetatakse **taksonoomiliseks distantiks** (*taxonomic distance*; joon. 7).

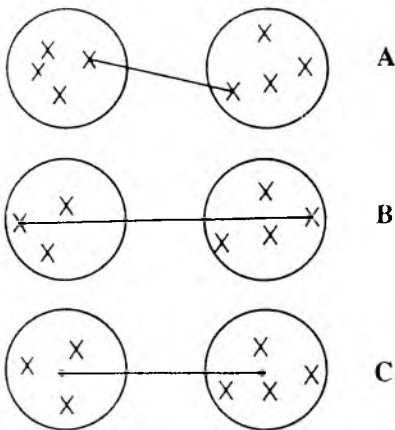
Klasterdamismetodeid on rohkelt, neist levinumad on lähimsideme, kesksideme ja täissideme meetod (joon. 8).

Lähimsideme (ehk ühese seose, ka lähima naabri) meetodi ehk **klasterduse** (*single-linkage clustering, single-link method, nearest neighbour method*) puhul leitakse kaks OTUt, mille distantss on minimaalne (joon. 8 A). Need ühendatakse joonega, mis näitab OTUde distantssi teineteisest. Järgmisena ühendatakse suurenevasse klastrisse need OTUd (või üks OTU), mille distantss ühest juba klastris olevast OTUst on väikseim. Nii jätkates saadakse fenogramm, milles üksteisele kõige sarnasemad taksonid on rühmitunud. Teisiti öeldes: OTU kuulub ühte klastrisse siis, kui

tal on teatud läve ületav sarnasus vähemalt ühe antud klastri liikmega (G. F. Estabrook, 1986).

Täissideme (ehk täieliku seose) meetodi ehk **klasterduse** (*complete-link clustering*) puhul ühendatakse uus OTU või uus osaklaster juba olemasoleva klastri juurde mitte neis oleva kõige sarnasema, vaid kõige erinevama OTU erinevust arvestades (joon. 8 B). See meetod eristab klastrid üksteisest kõige selgemini.

Kesksideme klasterduse (keskmise seose ehk kaalumata paaride meetod; *complete-linkage clustering, average-linkage clustering, UPGMA*) puhul ühendatakse osaklastrid omavahel mitte arvestades kumbagi klastri kõige sarnasemaid või erinevamaid liike, vaid aluseks võttes sarnasuse (erinevuse) keskmist (joon. 8 C). Lisatakse OTU (või teine juba konstrueeritud klaster), mille **k e s k m i n e** kaugus kõigist juba moodustunud klastri OTUdest on minimaalne. Teisiti öeldes: klastrisse



Joon. 8. Klastrite liitmisel arvestatakse kas minimaalset distantsi (A - lähimsideme klasterdus), maksimaalset distantsi (B - täissideme klasterdus) või keskmist distantsi (C - kesksideme klasterdus). (Pankhurst, 1991, joon. 3.2 järgi.)

ühendamise «kandidaatide» kaugust ei mõõdetata mõnest juba selles olevast OTUst, vaid nende keskmisest.

Eri klasterdusmeetodid annavad isegi samu distantsiandmeid kasutades sageli pisut või palju erinevaid fenogramme, s.t. erinevaid klassifikatsiooniskeeme. Kui arvestada ka taksonitevahelise distantsi mõõtmise erinevaid meetodeid, võime vastavat arvutiprogrammi kasutades samadest algandmetest mõne tunni jooksul saada 60–100 erinevat fenogrammi. Neist **ükski pole õige ega ükski pole väär**: oleme lihtsalt oma algandmeid mitmesugusel viisil korrastanud, ordineerinud. Iga fenogramm on nagu uuritavate taksonite kogumi erineva vaatenurga alt nähtud pilt.

8.3. Fenogrammid ja klassifikatsioon

Fenogramm on nn. **juurega puu** (*rooted tree*), s.t. suunatud ehk orienteeritud graaf, mis aheneb alusel tüveks. Tüve asend ja puu harunemise viis ei sisalda siin aga mitte mingit informatsiooni kasvõi hüpoteetilise fülogeneesi kohta uuritavas rühmas. Fenogramm on **m u d e l**, mis näitab selgelt arusaadaval viisil üleüldist sarnasust, mitte midagi muud. See sarnasus võib olla tingitud uuritavate taksonite ühisest päritolust, tunnuste paralleelsest arengust, aga ka konvergenstist või olla juhuslik.

Feneetilise süstemaatika praktikas on mõned meetodid teistest eelistatumad. Lähimsideme meetod võimaldab eelkõige näha otsest seost, «üleminekuid» erinevate taksonite vahel. Keskside klasterdus (*UPGMA*) on kasutatavaim, n.ö. standardne meetod, ja võimaldab seetõttu eri teadustöodes ilmunu võrdlemist. Kui lähimsideme või täissideme klasterduseks kasutada Canberra meetrikat, saame enamasti uuritud OTUde selge rühmitumise ilusateks klastriteks. See kõlbab siis, kui tahame näiteks mõnda perekonda jagada alamperekondadeks või sektsioonideks. ei oska või taha aga selle juures arvestada nende võimalikku fülogeneesi.

Erinevatel meetoditel saadud fenogramme võime **hinnata** nende vastavuse järgi algandmestikule. Leiame korrelatsiooni kõigi OTUpaaride

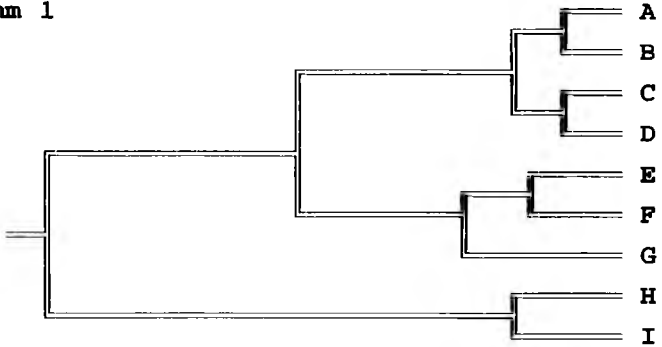
taksonoomiliste distantside (vt. lk. 47) ja tavaliste distantside vahel. Saadud **kofeneetilise korrelatsiooni koefitsient** (*cophenetic correlation coefficient*) on seda suurem, mida vähem on klasterdamine moonutanud liikidevahelisi erinevus- ja sarnasussuhteid. See koefitsient võiks teoreetiliselt olla kuni 1,0; koefitsienti 0,8 loetakse juba küllalt heaks tulemuseks.

Erinevatel meetoditel samade OTUde kohta saadud erineva informatsiooniga fenogramme võime liita üheks **rangeks konsensuspuuks** (*strict consensus tree*), mille saamisviisi kirjeldasid 1981. a. R. R. Sokal ja F. J. Rohlf (vt. joon. 9). Selles on omaette klastritena näidatud ainult need harud (klastrid), mis on ühised **kõigile** eri fenogrammidele. Võime genereerida ka sellise konsensuspuu, kus on esitatud 50 protsendil, 90 % jne. fenogrammidest esinevad klastrid. Konsensuspuude tegemise meetodeid on mitmeid, eelistatuum on aga range.

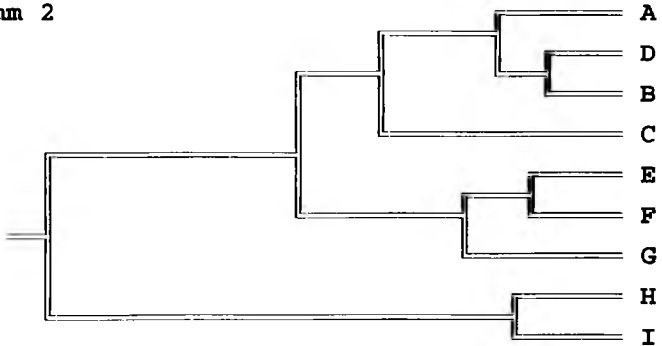
Konsensuspuu näitab seda sarnasust OTUde vahel, mis ei olene kasutatud meetodite iseärasustest. Väga sageli kaob aga konsensuspuus fenogrammide omavahelise erinevuse tõttu hulk klastreid: **resolutsioon** (lahutusvõime) on sellisel juhul madal.

Fenogrammide kasutamine uuritud organismide süsteemi (klassifikatsiooni) **loomiseks** on arutusel olnud peamiselt 1950–1960ndail aastail. Väideti, nagu võiks fenogrammi harunemise tasemete (sarnasuse / erinevuse nivoode) järgi eristada alamperekondi, perekondi jne. Veel 1990 arvas evolutsioonilise süstemaatika pooldajaja tuntud taimesüstemaatika õpiku autor T. S. Stuessy, et selline hierarhia standardiseerimine pole võimalik eri organismirühmade puhul, küll aga saaks tulevikus sellise võtte kasutamises kokku leppida ligidaste rühmade uurimisel. Et fenogrammis ei avaldu teatud kindlate tunnuste muutumine, vaid sarnasus paljude tunnuste «segu» puhul, oleks nii eristatavad taksonid sageli küll halvasti iseloomustatavad.

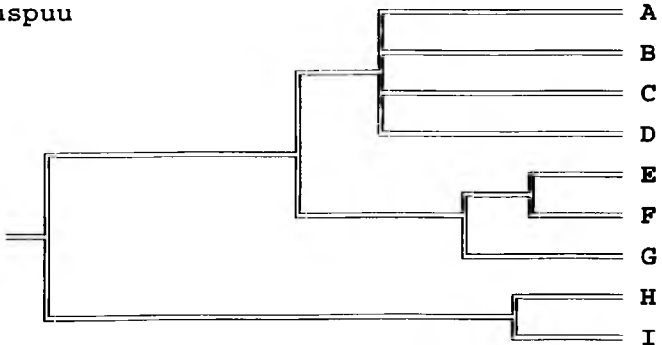
Fenogramm 1



Fenogramm 2



Konsensuspuu



Joon. 9. Kaks fenogrammi ja nende range konsensuspuu. Liikide A, B, C ja D klaster on esimeses ja teises puus erineva topoloogiaga; konsensuspuus pole neil ühisjootu, ja see klaster on lahendamata.

8.4. Ordinatsioonimeetodid

Peakomponentanalüüs (*principal component analysis*) seisneb paljumõõtmelises tunnusruumis endiste vektorite (kasutatud tunnustega määratud telgede) süsteemi asendamises uuega, mis ülevahtlikumalt kirjeldab koguvarieeruvust. Esimese telje (vektori, peakomponendi) asend valitakse selline, et ta haaraks maksimaalse osa üldvarieeruvusest (oleks OTUde ellipsoidse pilve pikiteljeks). Selleks kasutatakse vähimruutude meetodit: OTUpunktide teljest kauguse ruutude summa peab olema minimaalne. Teine, eelmisega risti asetsev telg hõlmab jällegi maksimaalselt võimaliku varieeruvuste summa, jne. (Vt. joon. 10.) Iga telg väljendab nüüd mitte ühe tunnuse varieeruvust, vaid kombineerib mitme (paljude) tunnuste varieeruvuse. Iga muutuja (tunnus) annab teatud osa, nn. koormuse i g a l e komponendile. Iga (pea)komponent on (alanevas pikkusjärjestuses) paljumõõtmelise ellipsoidi üheks teljeks. Kui meil hästi läheb, on esimese kolme vektoriga hõlmatud näit. 75% või isegi 85 % koguvarieeruvusest.

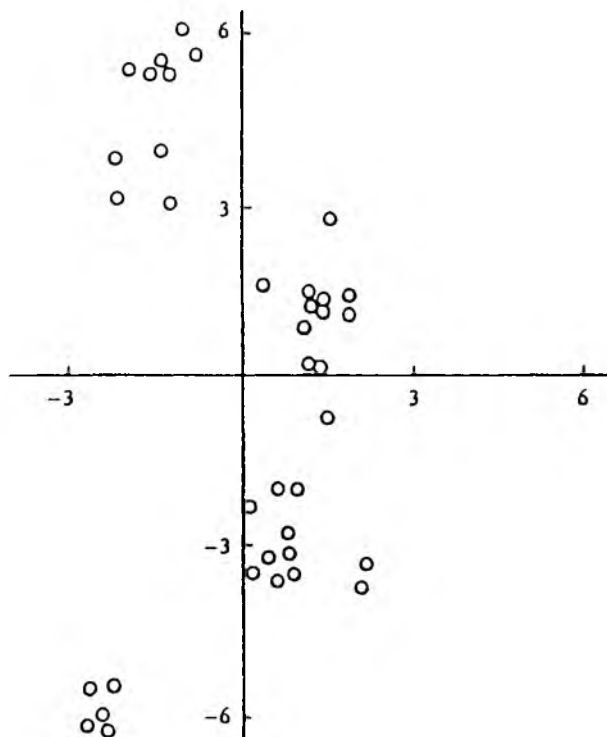
Edasi on juba lihtne kujutada OTUsid punktidenähtena tasapinnal, mille koordinaatideks (telgedeks) on 1. ja 2. komponent, või 2. ja 3. komponent, või 1. ja 3. komponent. Näeme (kui näeme), et OTUd on grupeerunud (joon. 10); punktid ei asetu hajusalt-juhuslikult, vaid rühmadena. Nende rühmade alusel võime teha järeldusi taksonite omavaheliste sarnasussuhete kohta.

Peakomponentanalüüsi saab teha vaid kvantitatiivseid tunnuseid kasutades. Saadud graafilisel kujutisel on OTUpunktide vaheline kaugus (teatud) vastavuses nende distantisiga. Kasutatud on ka binaarsete tunnuste kasutamisele tuginevat peakomponentanalüüsi, kuid selle «interpreteerimine võib tekitada raskusi» (G. Dunn & B. S. Everitt, 1982).

Peakoordinaatanalüüs (*principal coordinate analysis*) on eelmisega analoogne, kuid kasutab OTUde tunnuste algandmete asemel OTUdevahelisi distantse. Seejuures püütakse distantside moonutamist paljumõõtmelises ruumis minimeerida. Analüüsi tulemus sõltub mõne-

võrra distantside mõõtmise viisist. Ka siin saame tasapinnalise OTUpunktide rühmadega pildi.

Ordinatsioonimeetodeid on teisigi; tänapäevases fülogeneetilises süstemaatikas nad kuigivõrd kasutamist ei leia, küll aga ligidaste taksonite (peamiselt liikide) eristamisel, samuti mingi indiviidi ühte või teise



Joon. 10. Peakomponentanalüüsi tulemusel võime graafiliselt kujutada OTUde rühmitumist; antud juhul on vertikaalteljeks esimene ja horisontaalteljeks teine peakomponent. Näeme, et OTUd (liigid) on koondunud rühmadesse, mida võib käsitada mitme (nelja või viie) perekonnana või alamperekonnana. Ringikestena on kujutatud uuri-tavad liigid. (J. N. R. Jeffers, 1967. Two case studies in the application of principal component analysis. Applied Statistics 16.)

liiki kuuluvuse määramisel. Vajadusel saab neid hõlpsalt genereerida arvutiprogrammidega *NTSYS-pc* ja *SYSTAT*; kasutatavate algoritmide lühikirjelduse võib leida näit. Dunni ja Everitti 1982. a. ilmunud raamatus (vt. lk. 104).

Minimaalkauguse puu (*minimum spanning tree*) on niisugune graaf, milles OTUpunktid (juba olemasoleval, näit. peakoordinaatanalüüsi saadud kahemõõtmelisel kujutisel) on omavahel joontega ühendatud vastavalt nende (algsetele, mitte kujutisel mõneti moondunud) omavahelistele distantsidele. OTUpunktid seotakse joontega nii, et nende kogupikkus oleks minimaalne. Piiravateks tingimusteks on: 1) ei või esineda suletud, kinniseid «silmuseid»; 2) igasse punkti viib vähemalt üks joon; 3) kõik punktid peavad olema joon(t)ega ühendatud. Sellise puu näide on toodud joonisel 11. Saadud graaf (koos peakoordinaat- või muu analüüsi tulemuste kujutisega) esitab meile informatsiooni OTUde sarnasusseoste kohta. Kuivõrd see on klassifitseerimises kasulik, on iseküsimus; igal juhul jätab (jättis) ta teadustöö illustratsioonina mulje sügavast teaduslikust analüüsist ja matemaatiliste meetodite valdamisest.

8.5. Feneetiliste meetodite kasutamine

on mõeldav siis, kui süstemaatik täie arusaamisega ja läbimõeldult soovib lähtuda ainult sarnasusest ja ei taotle seejuures fülogeneetilist lähenemist. Tänapäeval oleks selline käsitlus küll anakronistlik. Feneetika on oma olemuselt empiiriliste andmete hästiformaliseeritud teooriavaba esitus.

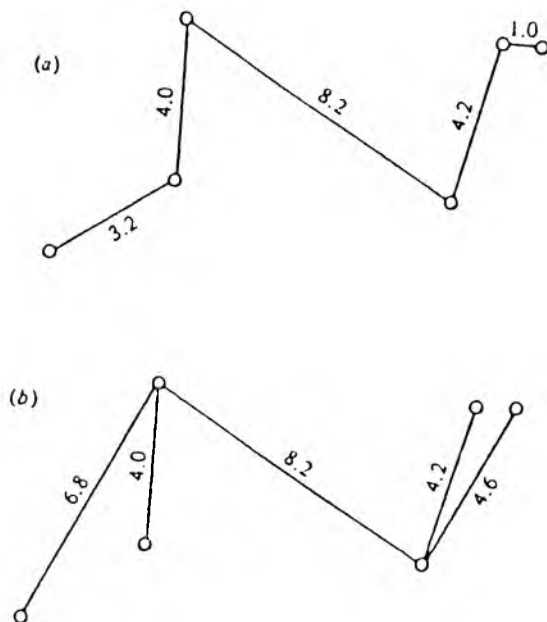
Teatud erandjuhtudel on feneetiliste meetodite kasutamine siiski hädaabinõuna mõistetav. Väga sarnaste liikide puhul pole uurijal sageli võimalik leida kladistiliseks analüüsiks sobivaid tunnuseid (need on näiteks peamiselt arvtunnused). Sel juhul on mõeldav esimese lähendusena teostada feneetiline klassifikatsioon, mis võimaldaks liigirikkas perekonnas esialgselt orienteeruda. Sama kehtib liigisisese varieeruvuse esialgse uurimise korral. Tuleb aga selgelt aru saada, et feneetilist analüüsi ei saa

kasutada teaduslike hüpoteeside kontrollimiseks («tõestamiseks»), küll aga varieeruvusmusteri «nägemiseks» (*pattern recognition*).

Ka teatud molekulaarsüsteematiliste tunnuste puhul on feneetiline meetodika andmestiku väga suure mahu tõttu praktiliselt möödapääsmatu; et sel juhul iseloomustavad kasutatavad tunnused genotüüpi, on tulemus genealoogilisi seoseid väljendav. Viimaseil aastail püütakse aga siiski eelistada kladistilisi meetodeid.

9. Fülogeneetiline süstemaatika ehk kladistika

Kladistika eesmärgiks on klassifitseerimine taksonite *fülogeneesi*, s.t. nende *geneaologia*, ajaloolise kujunemise, evolutsiooni alusel. Kuigi



Joon. 11. Puud, mis ühendavad kuut liigipunkti. Puu (a) pikkus on 20,6; (b) pikkus on 27,8; ainult (a) on *minimaalkauguse puu* (G. Dunn & B. S. Everitt, 1982, joon. 5.5.)

see on olnud süstemaatikute sooviks ligi poolteist sajandit, sai vastav tänapäevane metodoloogia ja metoodika alguse alles W Hennigi 1950. aastail ilmunud saksakeelse tööga. Viimase suurem mõju algas alles pärast ingliskeelse tõlke ilmumist aastal 1966.

Metoodika põhiprobleemiks on empiirilistest andmetest (tunnuste jaotumusest taksonitel, nende tunnusmustrist) kui ajaloolise arengu tulemusel seda kujundanud *protsessi* rekonstrueerimine.

Enne põhiprintsiipide esitamist rõhutagem, et allpool poolpaksult trükitud terminid on tugeva «teooriakoormusega» – nagu K. R. Popperi (1962) järgi on kõik meie maailma ja eriti selle protsesse teaduslikult kirjeldavad terminid.

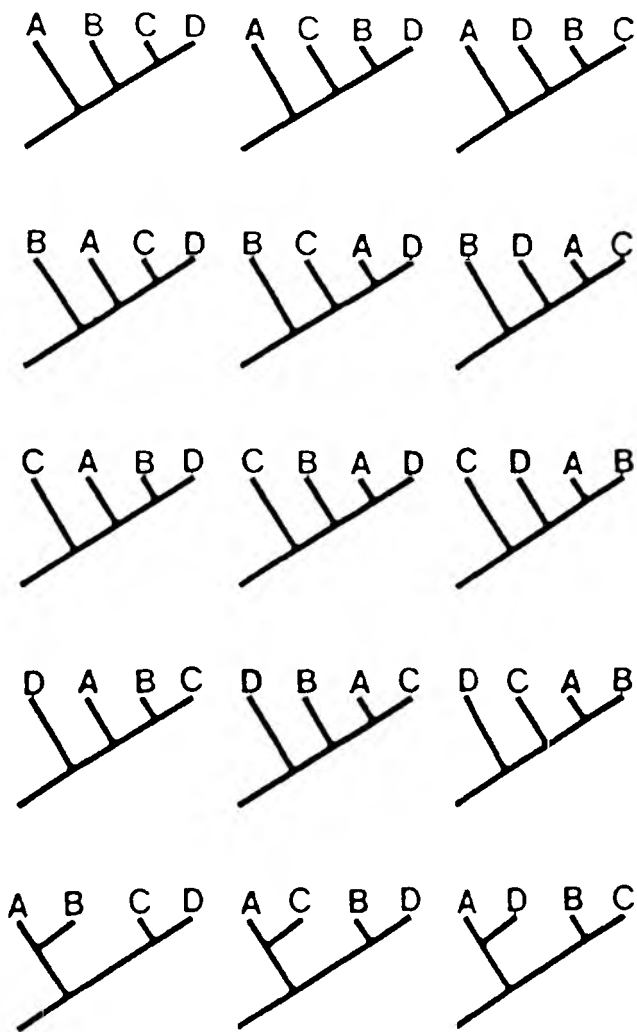
Klassifitseerimisühikuteks, s.t. taksonideks saavad ja tohivad olla ainult **monofüleetilised** rühmad selle termini täpses, kitsamas tähenduses. (Parafüleetiliste rühmade mõistet vt. lk. 24 ja joon. 2.) Kujutades praegusi liike kujundanud evolutsiooni protsessi harunenud puu abil, on kõik selle harud või oksad (*klaadid*) monofüleetilised.

Tunnustel tuleb eristada sellised tunnuse seisundid (tunnused transformatsiooniseerias), mis on omavahel diskreetselt erinevad (kvalitatiivsed ordineeritud või ordineerimata tunnused), ja mille seas saaks eristada **plesiomorfset** (-eid) ja **apomorfset** (-eid) (vt. lk. 32).

Taksonite rühmitamise aluseks saavad olla ainult neile ühised **apomorfset** tunnused (**sünapomorfid**), mitte aga ühised plesiomorfset tunnused (sümplesiomorfid).

Süsteemi (klassifikatsiooni) aluseks on **hüpoteetiline fülogeneesipuu** (kladogramm), mis näitab tunnuste sellist muutumist oletatavas evolutsioonis, mille tulemusena kujunes uuritavatel taksonitel praegu olemasolev tunnuste komplekt. Kladogrammide näited on toodud joonisel 12.

Paljudest võimalikest hüpoteetilistest fülogeneesipuudest tuleb vastavalt säästuprintsiibile välja valida kõige lühem, s.t. selline, kus on kõige väiksem arv tunnuste muutumise samme. Kui selliseid puid saadakse mitu, on tegemist võrdvõimalike hüpoteesidega.



Joon. 12. Nelja taksoni evolutsiooniline kujunemine võis toimuda viieteistkümnel erineval viisil, mida kujutavad siin toodud kladogrammid. (C. Guyer & J. B. Slowinski, 1993. Adaptive radiation and the topology of large phylogenies. *Evolution* 47 (1), lk. 256, joon. 3.)

Säästuprintsiip (*principle of parsimony*) on teaduse üldmetodoloogiline seisukoht, mille järgi võrdselt tõepärastest, alternatiivsetest seletustest või hüpoteesidest tuleb eelistada lihtsamat. Printsiiobile ei vasta ka hüpotees, mis üksikküsimuste puhul rakendamisel nõuab täiendavate, *ad hoc* lisahüpoteeside appi võtmist. Printsiiipi või reeglit nimetatakse selle esimese teadaoleva sõnastaja, empirismi ühe rajaja William Ockhami (?1285–1349) järele ka *Occami habemenoaks*. Seda rakendatakse tänapäeval enam või vähem järjekindlalt kõigis teadusuuringuis.

Lühima fülogeneesipuu eelistamine ei tähenda, nagu eeldaks me evolutsiooni käiku lihtsana, vähete muutussammude produktina. Säästuprintsiipi rakendatakse **hüpoteeside** võrdleval hindamisel; süsteemaatikas on neiks hüpoteesideks teoreetiliselt võimalikud fülogeneesipuud.

Monofüleetilisus on kriitiline nõue mingi rühma eristamisel selle kladistiliseks uurimiseks. Enne analüüsi alustamist tuleb otsustada: millised taksonid (näit. liigid) uurimisele võtta, millised välja jätta. Selle kohta otsustuse tegemine on mõnikord küllalt raske ja nõuab kindlasti küllaldasi eelteadmisi uuritavate liikide kohta, nende senise klassifitseerimise ajaloo tundmist. Paraku eristatakse uuritav rühm sageli feneetiliste (eelkõige sarnasust arvestavate) kriteeriumide alusel.

Kahtluse korral (ja hea analüüsi jaoks üleüldse) on soovitatav uurimise alla võtta mitte ainult põhiobjekt (näit. üks perekond), vaid sellega koos ka oletatavasti kõige lähedasemad naaberrühmad (lähedased perekonnad).

9.1. Tunnused kladistikas

Et kladistikas vaadeldakse tunnuse seisundeid kui homoloogseid, muutumisseeriaks seotud **transformatsiooniseeria (TS)** liikmeid (tunnuseid), loobume edasises termini *tunnuse seisund* kasutamisest.

TS võib olla kahetunnuseline (binaarne) või paljutunnuseline. Viimane võib olla ordineerimata või ordineeritud. Ordineeritud tunnuste puhul eeldame, et muutumine (transformatsioon) on toimunud üle vahe-

astmete: seeria puhul **A** **B** **C** saab **A** muutumine **C**-ks (või vastupidi) toimuda ainult kahe muutussammuna, s.t. üle **B**. Apomorfsus ja plesiomorfsus on siin suhtelised: *kui* areng on läinud suunas **A**-st **C** poole, on **A** plesiomorfne tunnus; **B** on **A** suhtes apomorfne, kuid **C** suhtes plesiomorfne; **C** on apomorfne.

Ordineeritud tunnusteks võivad olla ka kvantitatiivsed tunnused, mis on transformeeritud kvalitatiivseiks (vt. lk. 30). Tuleb aga mõnda, et ordineeritud tunnuse erineva klassidesse jaotamise puhul võib saada mõneti erinevaid kladogramme.

Osa kladistika teoreetikuid leiab, et iga ordineeritud tunnuse kasutamine lisab täiendava *ad hoc* hüpoteesi. Kas **A** muutub **C**-ks just nimelt üle **B**, või otse (**A** **C**), sellele peab vastuse andma analüüs ise, mitte aga teadlane enne analüüsimisele asumist. Nii soovivad nad kõiki tunnuseid kasutada kui ordineerimatuid. Teised leiavad, et süstemaatika sadade aastate pikkune kogemus kinnitab morfofoklinaalse muutlikkuse esinemist, ja seetõttu tohib ka tunnuseid ordineerida. Ordineeritud tunnuste kasutamata jätmine tähendaks loobumist teatud hulgast juba teada olevast informatsioonist.

Tunnuste polariseerimine. Selle kindlakstegemist, milline tunnus on plesiomorfne ja milline apomorfne, nimetatakse tunnuste polariseerimiseks ehk tunnuse *argumenteerimiseks*. See on otsustava tähtsusega kladistilises analüüsis.

Mingi tunnuse (organi, selle osa vm.) puudumist võiks pidada plesiomorfseks, olemasolu – apomorfseks. Kuid me teame paljude organite ja struktuuride taandarengut või kadumist evolutsiooni käigus; seda nimetame tunnuse **reversiooniks**. Polariseerimist võime teostada n.ö. oletuse korras, lähtudes varem esitatud hüpoteesidest, oletustest; see on aga kahtlase väärtusega argumenteerimine.

On oletatud, et sageli esinev tunnus peaks olema plesiomorfne, haruldasem aga apomorfne. Sama hästi võib aga ka oletada, et haruldane tunnus on «jäänuk». ainult reliktsel organismidel esinev, mis on hiljem asendunud tavaliseks muutunud apomorfse tunnusega. Mõlemad seis-

kohad on paljude näidetega ümber lükatavad; üldkehtivat reeglit pole.

Paleontoloogilise andmestiku olemasolul võib polariseerimine olla küllalt lihtne; paljude organismi(rühma)de kohta see aga puudub.

Kasulikuks on peetud **ontogeneetilist** meetodit: evolutsiooniliselt vanemad tunnused ilmnevat ontogeneesis varem kui hilistekkelised (s.t. apomorfsed). E. Haeckel (1866) väitis, et *ontogenees on fülogeneesi rekapitulatsioon*. Seda on käsitletud täht-tähelist omaksvõtmist nõudva reeglina, kuigi Haeckel ise möönis erandeid. Tänapäeval teame, et selline rekapitulatsioon on ainult üks ontogeneesi erijuht. Evolutsiooni käigus võib ontogeneesi kulg muutuda: võib kujuneda terminaalne lisandumine (*rekapitulatsioon*), terminaalne elimineerumine (*pedomorfoos*), mõne vahepealse arenguastme elimineerumine (*deletsioon*) või lisandumine. Nii on ontogeneetiline meetod küll kasulik, kuid ebakindel.

Välisrühma meetod. Alates 1984. aastast on ainsaks objektiivseks polariseerimise meetodiks peetud seda. Aluseks olev printsiip sõnastati juba aastal 1980 (P F Steven), detailselt kirjeldati meetodit 1981. a. (L. E. Watrons ja Q. D. Wheeler) ning 1984 (W P Maddison jt.).

Siserühmaks (*ingroup*) nimetatakse uuritavate taksonite (näit. liikide) hulka. **Välisrühm** (*outgroup*) on sellele evolutsiooniliselt lähedane sugulusorganismide rühm (näiteks ligidaseks peetava teise perekonna liigid), või lähedane perekond iseloomustatuna kõigi selle liikide ühiste tunnustega. Kui välisrühm kujutab endast kõige lähedasemat taksonit (välis- ja siserühm on kujunenud otseselt ühiseellasest), nimetame seda **sõsarrühmaks** (*sister group*).

Kui mingi tunnus esineb nii välis- kui ka siserühmas, võime oletada selle pärinemist nende ühiselt (hüpoteetiliselt) eellaselt. Kui homoloogne tunnus, sama TS liige esineb ainult siserühmas, on see ilmselt hilisema tekkega ja on järelikult apomorfn; välis- ja siserühmale ühine tunnus on plesiomorfn.

Välisrühma meetodi kasutamine on oma olemuselt juba möödunud sajandist tuntud võrdleva anatoomia ja morfoloogia formaliseeritud protseduur (C. J. Humphries ja J. A. Chappill, 1988).

Kasutades ainult ühte välisrühma võib meetodi kasutamisel tekkida eksitus: võib-olla oli tunnus ka ühiseellasel olemas, kuid välisrühma kujunemisel taandarenes? Järelikult on parem kasutada koos kahte või kolme välisrühma, et jälgida TS tunnuste võimalikku muutumist pikema evolutsiooniaja jooksul.

Kasutades välisrühmana rohkem kui ühte liiki (näiteks sõsarperekonna kõiki liike), võib see osutada parafüleetiliseks. Säärasel juhul läheb osa välisrühma liikidest siserühma liikidega samasse klaadi – selgub, et senine liikide jaotus kahe naaberperekonna vahel oli mõneti ekslik.

Enamuse parsimooniametodite puhul ehitab programm alguses **juureta puu** (*unrooted tree*), s.t. "kerakujulise" kladogrammi ehk Wagneri võrgu (*Wagner network*), ja alles lõpuks juuritakse see meie poolt näidatud välisrühma ja siserühma vahelt. Kui me kuidagi ei oska välisrühma analüüsi jaoks eristada, võib analüüsida ainult siserühma ja puu juurida keskpunkti; sellest mistahes taksoni (harutipuni) on sama palju muutussamme. Sageli on aga otstarbekas kasutada nn. **funktsionaalset välisrühma**: selleks võetakse uuritava kogumi üks alamrühm (näiteks perekonna uurimisel üks selgelt eristatav alamperekond). Me ei saa küll kindlalt teada tunnuste muutumist perekonna evolutsioonis, küll aga saame kindlaks teha perekonnasiseste monofüleetiliste rühmade olemasolu ja struktuuri.

Vastavalt kladistika metodoloogiale ei **iseloomusta** monofüleetilist taksonit mitte nende liikide **sümpleiomorfseid** (ühised plesiomorfseid), vaid sünapomorfseid tunnused. Tõepoolest, me võime leida väga suure hulga tunnuseid, mis puuduvad nii inimesel kui ka küülikul. Kui suur see arv ka ei oleks, nende liikide kuulumist ühisesse taksonisse (ühite perekonda) need kinnitada ei saa. Teiselt poolt on inimesel ja šimpansil hulk ühiseid tunnuseid, mis õigustavad nende asetamise samasse (kuigi kõrgemasse kui perekond) taksonisse.

Ühised plesiomorfseid tunnused ühendavad varem süstemaatikas

kasutatud taksoneid *selgrootud, taimed* (kaasa arvatud kõik vetikad), *seed* (kus nende hulka loeti ka munasseened ehk Oomycetes, sageli isegi limasseened). Need on parafüleetilised rühmitused.

Tuleb eristada **autapomorfseid** tunnuseid, mis iseloomustavad ainult ühte taksonit, s.t. ei ühenda mitut taksonit neil kõigil esinemisega. Autapomorfne tunnus võimaldab küll ühte taksonit tema sõsartaksonist *eristada*, kuid mitte neid süstematiseerida, s.t. sugulustaksoneid *ühendada*. Järelikult on autapomorfseid tunnused kladistilisel analüüsil kasutatud, ja kui me programmile vastava käsu anname, neid lihtsalt ignoreeritakse. See lihtsustab ja kiirendab analüüsi.

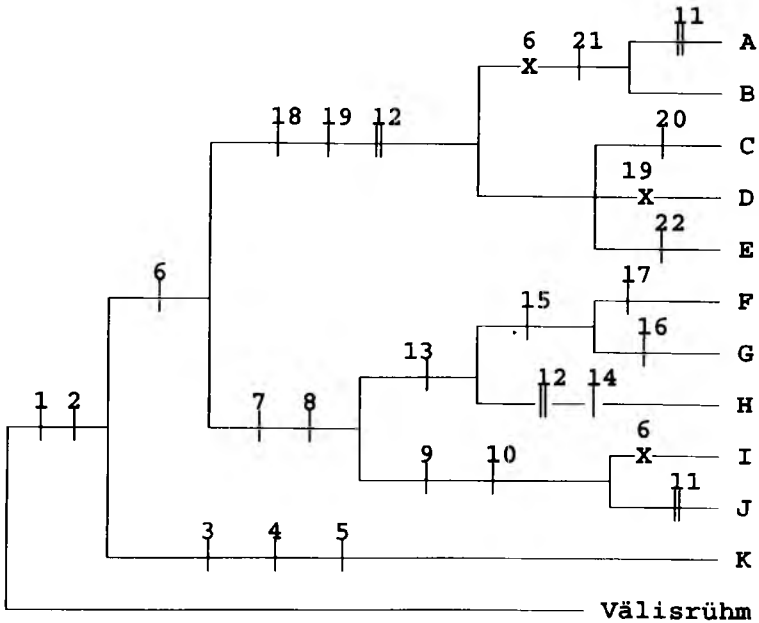
Feneetilises süstemaatikas kasutatakse ka autapomorfseid tunnuseid; nende rohkus toob siis kaasa ühe või teise taksoni näivalt suure erinevuse lähedase päritoluga sõsartaksonist.

9.2. Kladogrammide koostamine

Kladogrammide koostamisel «joonistatakse» tunnuste ajas muutumist rekonstrueerides selline puu, mille harutippudeks (nn. terminaalseteks taksoniteks) on uuritavad taksonid ja harunemissõlmedeks nende hüpoteetilised ühiseellased (joon. 13). Tüve alusel on (juuritud puu puhul) esimeseks harunemissõlmeks hüpoteetiline ühiseellane – liik. Ühise päritoluga (sünapomorfidega iseloomustatud) liigirühmad moodustavad puu «oksa» ehk **klaadi** (*clade*). Iga tunnusemuutust (üleminekut plesiomorfsest tunnusest apomorfseks, või **reversiooni** ehk taandarengut tagasi plesiomorfseks, või sama tunnuse paralleelset teket arengupuus teises harus (**parallelismi**)) loendame ühe **muutussammuna**; sammude koguarv näitab kladogrammi (puu) **pikkust**.

Olenevalt uuritavate taksonite (harutippude) arvust võime konstrueerida suure hulga erineva harunemisega **puid** (vt. ka joon. 12). Kui kasutame binaarseid (kaheastmelisi) tunnuseid, on võimalike puude arv:

taksonite arv	puude arv
2	2
3	9
4	15
5	62
20	5,24 10^{24}
100	1,0 10^{198}



Joon. 13. Kladogrammi näide. Püstjoontega on tähistatud apomorfsete tunnuste teke, kahe paralleelse püstjoonega – apomorfse tunnuse teke paralleelselt (rohkem kui ühes klaadis), ristiga üle joone – tunnuse reversioon (tagasipöördumine plesiomorfssesse seisundisse). Numbrid nende märkide kohal tähistavad tunnuse numbrit, mis *toetavad* antud klaadi. Liikide C–E sõlm (klaad) on lahendamata.

Märkigem siinjuures, et tänapäevase arvutustehnika kasutamisega nõuaks 100-taksoniliste kõigi võimalike puude kuju väljaarvutamine aega $6 \cdot 10^{179}$ aastat, universumi vanus on aga alles ligikaudu $2 \cdot 10^{10}$ aastat.

Ilmselt vajab lahendamist kaks praktilist küsimust: kuidas paljude puude seast välja valida üks või piiratud hulk, mis oleksid mingite objektiivsete kriteeriumide alusel sobivad fülogeneesihüpooteesidena; kuidas piirata kõikvõimalike puude arvu juba nende genereerimisel mingite piirangute panemisega.

Esimesele küsimusele annab lahenduse **säästuprintsiip**, millel juba peatusüne: kõikvõimalikest puudest valime välja ainult selle (need), mis on kõige lühem(ad) kõige väiksema tunnuste muutumissammude arvuga. Teise küsimuse lahendus tuleneb esimesest: tuleb kasutada **heuristilisi** algoritme, mis kõikvõimalike puude konstrueerimisel kombineeriksid puuharude võimalikke suhtelisi asendeid ja seejuures väldiksid juba leitud puust (puudest) pikemate genereerimise – seda soovitavalt juba ennetavalt.

Esimesed kladogrammid (fülogeneetilised puud) konstrueeriti 1950ndail aastail käsitsi; hiljem leiti sobivad algoritmid ja arvutiprogrammid. Neist on praegu tuntumad D. L. Swoffordi PAUP *Apple Macintosh*-ning *DOS*- ehk *IBM*-tüüpi arvuteile, ning J. S. Farrise Hennig86 *DOS*-arvuteile (vt. lk. 76 ja 78).

9.3. Tunnuste muutumise piirangud

Puude «ehitamisel» võime iga TS (tunnuste) kohta üksikult ette määrata, kuidas see tohib muutuda. Tähistame järgnevaiks seletuseks binaarse transformatsiooniseeria tunnused kui 0 ja 1.

Dollo parsimoonia (Le Quesne, 1974) puhul tähistame plesiomorfse seisundi 0-ga. Võimalik on tunnuse ainult ühekordne muutumine 0 → 1 ja mingit paralleelset sedapidi muutumist rohkem ei lubata. Tunnus võib tagasi pöörduda (1 → 0), kuid selliste muutuste arv on minimeeritud. Käsituse aluseks on L. Dollo (1893) «seadus», mille järgi evolutsiooni käigus kadunud kompleksse struktuuri taasteke samas vormis on väga vähe tõenäoline.

Camin-Sokali parsimoonia (1965) puhul lähtutakse evolutsiooni pöördumatuse printsiibist: tunnuse reversioon (**0** → **1**) on lubamatu; tunnuse paralleelne teke puu eri harudes on lubatav, kuid selle hulk on minimeeritud. Sellist tunnuse iseloomustamist saab puude konstrueerimisel kasutada ainult siis, kui need on juurega.

Nii Dollo kui ka Camin-Sokali parsimooniad tähendavad uurija poolt teatud *a priori* kitsenduste etteandmist, s.t. subjektiivsete hinnangute kasutamist.

Fitchi parsimoonia (W. M. Fitch ja E. Margoliash, 1971) puhul võib (alati ordineerimata!) tunnus igas suunas vabalt muutuda (**0** → **1** ja **1** → **0**); minimeeritud on muutuste koguarv. See mudel on universaalne ja üldkasutatav

Wagneri parsimoonia (selle põhimõtte formuleeriti 1961) on eelmisega sarnane, kuid seda kasutatakse, kui esineb ka ordineeritud tunnuseid. Viimased tuleb aditiivselt kodeerida. (Mis on aditiivne kodeerimine, seda vt. lk. nn.) Erinevalt Fitchi parsimoodiast võib ühe tunnuse teiseks muutumine tähendada mitut muutumissammu. Näiteks on tunnuse **0** muutumisel **2**-ks üle tunnuse **1** tegemist kahe muutussammuga.

Teame mõnikord päris hästi, kuidas transformatsiooniseerias tunnuste muutumine peaks olema toimunud; mingi tunnuse **muutuste puu** (*character state tree*) võib isegi olla harunenud; me võime mõnda muutust (või selle suunda) pidada tõenäolisemaks kui mingit teist. Sellisel juhul on võimalik arvutiprogrammi sisestada meie poolt ette antud piirangud – võimalikuks peetavate muutuste mudeli, mida programm on sunnitud järgima (vt. joon. 14 ja 15). Näiteks teame, et molekulaarsüsteematis kasutatavate nukleotiidide sekvensi tunnuste puhul transversioon toimub harvemini kui transitsioon. Võime analüüsi eel ette anda seda arvestava tunnuse muutuste puu.

Puude ehitamisele asudes võime lähtuda meie poolt **ette antud hüpoteetilisest eellasest**, mille puhul kõigile tunnustele on meie poolt juba antud nende seisund (näit. **0**). Nii oli see kombeks kümme-viisteist aastat tagasi, kui polnud veel välisrühma-meetodit. Selline lähenemine

sisaldab suurt subjektiivse vea ohtu ja seda välditakse. Mõeldav on küll anda hüpoteetilise ühiseellase selline iseloomustus, milles osa tunnuste puhul on antud põhjendatult eeldatav seisund, teiste puhul aga ainult küsimärk.

Juurega puu puhul võime programmi *PAUP* kasutades anda käsud, mis võrdselt lühimate puude saamisel paneb kladogrammide genereerimisel programmi eelistama tunnuste paralleelset teket reversioonile (*DELTRAN*), või tagasipöördumist (reversiooni) paralleeltekkele (*ACCTRAN*).

9.4. Kladogrammide omadused, nende hindamine

Arvutiprogrammidele võib «ette kirjutada» mitmesuguseid piiranguid ja «sundkäike». Võime nõuda, et teatud liigid või liigirühmad **peavad** olema ühes harus (klaadis) koos; et teatud rühmad **peavad** olema kõrvutistes sõsarokstes (harudes). Sellised «sundused» ehk piirangud (*constraints*) on õigustatud ainult siis, kui need tuginevad mõnel eelnenud kladistilisel analüüsil uuritava liigikogumi osahulga (näit. mingi perekonna uurimisel selle ühe alam perekonna) kohta.

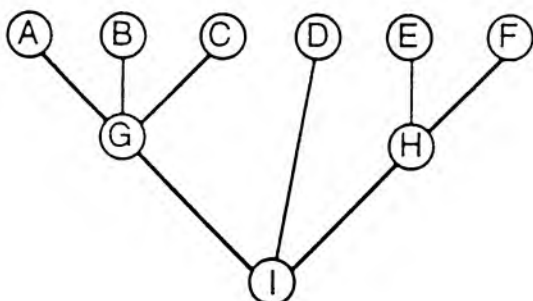
Puu ehitamise mistahes algoritm (programm) püüab minimeerida puu pikkust, s.t. vältida seda suurendavat **homoplaasiat** – paralleelsust ja tagasipöördumist. Iga saadud puu puhul arvutab programm iga tunnuse kohta selle **püsivusindeksi** *CI* (*consistency index*); kui tunnus on muutunud ainult üks kord, on indeksi väärtus 1. Mida rohkem on reversioone ja paralleelsust, seda väiksem on indeksi väärtus; seda pikem sammudes tuleb ka puu. Kõigi tunnuste peale kokku iseloomustatakse kogu puud selle püsivusindeksiga, mille väärtus arvutatakse valemiga

$$CI = m/s$$

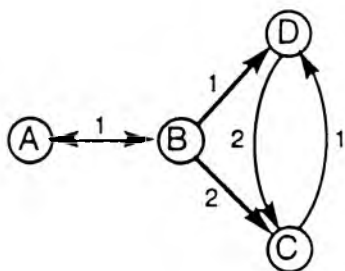
kus *s* on kladogrammis esinevate muutussammude koguarv ja *m* on tunnuse seisundite koguarv (tunnuste nimestik) miinus tunnuste arv

Üldise seaduspärasusena sõltub püsivusindeks taksonite ja (vähem) tunnuste arvust, ja väheneb koos nende suurenemisega. Mida rohkem taksoneid ja tunnuseid, seda väiksem on *CI* väärtus.

Kui meil on väga head tunnused (mille püsivusindeks on 1), saame



Joon. 14. Tunnuste muutuste puu. Süstemaatiku poolt ette antud mudeliga on piiratud tunnuste A-I üksteiseks ülemineku teed. Näiteks toimub tunnuse B muutumine tunnuseks E ainult üle vahepealsete tunnuste G, I ja H ning nõuab seega 4 muutussammu. (D. L. Swofford & D. P. Begle, 1993. PAUP Version 3.1 User's manual. Champaign, Illinois, lk. 81.)



	A	B	C	D
A	0	1	3	2
B	1	0	2	1
C	i	i	0	1
D	i	i	2	0

Joon. 15. Tunnuste muutuste puus võib ette näha ka tunnuste muutuste lubatava suuna ja iga võimaliku muutuse sammude arvu (s.t. muutuse kaalu). Joonisel toodud piirangute puhul saab tunnus B muutuda tunnuseks D, kuid mitte vastupidi. Muutus B → D on üks samm, B → C aga kaks sammu. Kõrvalasumas maatriksis (mis on koostatud programmi jaoks) on ette nähtud tunnuse muutumissammude arv, i tähistab mittelubatud muutumist. (Nagu joon. 14, lk. 82.)

mitu või isegi palju puid, kusjuures need on kõik võrdse pikkusega. Programmil *PAUP* 2.4 on maksimaalseks puude arvuks, mida programmi suudab oma mällu jätta, 100; *PAUP* 3.1 puhul on see üle 32 000. Iga puu kujutab endast ühte võimaliku fülogeneesi hüpoteesi. Sellise kladogrammide hulga puhul tekib uurijal kiusatus mõned «halbvad» tunnused välja jätta või tunnuseid **kaaluda**: anda «parematele» tunnustele suurem kaal, suurem sisuline väärtus.

Tavaline tunnuste kaalumise on õieti neile subjektiivse hinnangu andmine. Sisuliselt on see põhjendatud: ilmselt pole kõik tunnused süsteemaatikas samaväärsed. E. Mayri (1969) sõnadega öeldes: kaalumist võib defineerida kui tunnuse füleetilise informatsiooni sisaldavuse määramist. Siit tuleneb: mittekaalumise, s.t. kõigi tunnuste samaväärseks lugemine on tegelikult väga mõjus kaalumise! Puudub aga objektiivne kriteerium, mõõdupuu, mille abil «õiglaselt» kaaluda.

Kladistikas on kasutusel J. M. Carpenteri ja J. S. Farrisega poolt pakutud kaalumiseviis. Vastavalt esimesele kladistilisele analüüsile leitakse iga tunnuse püsivusindeks; tunnusele antakse kaal, mis vastab selle *CI* väärtusele. Nüüd teostatakse teine analüüs ja uus kaalumise, kolmas, vajadusel neljaski taasanalüüs, kuni püsivusindeksi väärtus (ja vastavalt ka saadud puude pikkus) jääb püsima. Mõned tunnused on nüüd saanud kaaluks näiteks 0,6, teised 0,2, mõned isegi 0 – väga ebakindel tunnus jäetakse analüüsist hoopiski välja. Tavaliselt väheneb sellise *iteratiivse* kaalumise tagajärjel leitud ühepikkuste puude arv umbes kümme korda või enamgi. Suureneb kladogrammide klaadide *resolutsioon* (rühmade eristumine). Paraku on saadud «kaalutud» puud mõnikord algsetest puudest märgatavalt pikemad. (Selle nägemiseks tuleb kasutada programmis erivõtteid.) Ka võib tunnuste kaalumise järel saadud kladogrammidest mõni takson «nihkuda» täiesti ootamatusse ja ilmselt ebaõigesse paika.

Eelmises punktis kirjeldatud meetod kasutab ka kaalutud tunnuste puhul säästuprintsiipi: programmi algoritmid püüavad leida lühima võimaliku puu. Nii «heade» kui ka «halbade» tunnuste muutuse üks samm

on võrdse tähendusega. P. Goloboff leidis hiljuti (1993) meetodi, mis kladogrammide genereerimisel eelistab puu topoloogiaga paremini sobivaid tunnuseid. Printsipi saab realiseerida DOS-arvuteile määratud programmiga *Pee-Wee*. See töötleb algandmeid väga kiiresti, kuid on uuduse tõttu veel vähe levinud. Erinevalt ülalkirjeldatud iteratiivsest kaalumisest toimub kaalumine mitte pärast esialgset analüüsi, vaid iga puu sobivust hinnatakse juba selle genereerimise ajal.

Goloboffi lähenemisviis avas uue suuna kladistilises analüüsis – suuna, milles säästuprintsiip on kaotanud osa oma tähendusest. Nimelt on tunnuste parima sobivuse alusel saadud kladogramm tunduvat pikem kui ainult säästuprintsiipi kasutav. Kladistikale on ette heidetud, et hüpoteesi de parsimoonia (lihtsus) ei näita küllalt korrektselt reaalse toimunud fülogeneesi käiku. Tunnustele sellise kaalu andmist, mida nad väärivad, on nõudnud ka evolutsioonilise süstemaatika pooldajad, pakkumata selleks küll mingit meetodit. Goloboffi meetodit on seni (aprillini 1996) veel vähe kasutatud, kuid on leidnud pooldamist mitmete Eesti süstemaatikute juures.

Suure andmemaatriksi (palju liike, palju tunnuseid) ja tunnuste madala püsivusindeksi puhul võime kladistilise analüüsiga saada mitte ühe, vaid mitu või terve hulga sama pikki puid, s.t. võrdväärseid hüpoteese. Paljud süstemaatikud on sel juhul piirdunud konsensuspuu kasutamisega (vt. lk. 50), mis küll näitab monofüleetiliste rühmade olemasolu, kuid ei näita oletatavat fülogeneesi käiku. Viimase eesmärgi saavutamiseks tuleks läbi uurida kõik saadud kladogrammide ja jälgida iga tunnuse muutumist nendes (kas kasutades programmi poolt koostatud muutuste tabelit või eriprogrammi *MacClade*). Lähtudes kõigest varasematest teadmistest antud organismirühma kohta ja püüdes rakendada loogilist mõtlemist, võime välja praakida need puud (kladogrammide), mis on selgelt vastuolus seniste teadmistega. Näiteks saab vähetõenäolisteks pidada arengupuid, milles mingi komplitseeritud struktuuriga organ tekib paralleelselt mitmes või isegi paljudes klaadides.

Leides või valides mingi kladogrammi (puu, fülogeneesihüpoteesi), ei tohi piirduda ainult puu **topoloogia**, selle struktuuri (harunemispildi) teadmiseks võtmisega. Iga kladogrammi **sõlmevahe** (*internode*), s.t. kalie harunemispunkti või harunemispunkti ja *terminaalse taksoni*, s.t. harutipu vahe tähendab teatud tunnuste teatud muutusi, transformatsioone. Me ütleme, et need muurused **toetavad** (*support*) muutuskohast ülalpool olevat klaadi ehk haru. Need tunnuste muutused kantakse kladogrammile (enamasti) nii: sõlmevahet märkivale joonele tõmmatakse lühike ristkriips ja selle juurde märgitakse muutunud tunnuse number. Kui tegemist on sama tunnuse paralleelse tekkega mitmes kladogrammi harus, on tunnuseks kaks kõrvuti olevat kriipsukest (võrdusmärk üle sõlmevahejoone). Reversiooni (tagasipöördumine plesiomorfse tunnuseni) puhul kasutatakse joonele paigutatud ristikest. (Vt. joon. 13.)

Uurides igat klaadi toetavaid tunnuseid, võime mõnikord näha: klaad on tugevasti toetatud mitme subjektiivselt võttes «olulise» tunnusega. Teistel juhtudel võime üllatusega leida, et suurt klaadi (näiteks uuritavat liigikogumit kaheks jaotavat) toetab ainult üks tunnus. Seegi on mõnikord suhteliselt väheveenev. näiteks mingi organi mõõtme suurenemine. Paljude kladogrammide võrdleval uurimisel neist «kahtlaste» väljapraakimiseks on selline *klaaditoetuste* erinevus ja toetavate tunnuste iseloom meile oluline.

Tuleb aga arvestada sedagi, et kõigi liigist kõrgemate taksonite teke on alguse saanud liigitekkest, ühe liigi divergeerumisest kaheks. Oleks naivne tahta, et liigiteke tähendaks ikka väga suurte ja inimesele hõlpsasti silma torkavate erinevuste kujunemist uute sõsarliikide vahel. Hiljem sugukondadeks või seltsideks kujunevad taksonid olid algselt üksteisega üsna sarnased, erinevus kujunes alles aja jooksul ja seostatuna paljude liikide väljasuremisega. Kladogrammis näeme aga rekonstrueeritult just seda algset, veel väheste erinevustega seotud lahknemist.

Kladistikaprogrammid võimaldavad klaadide toetuse kvantitatiivset hindamist. Kasutatakse 1985. a. J. Felsensteini poolt ette pandud statisti-

list protseduuri, nn. kingapaela- ehk *bootstrap-meetodit*. Lähtudes olemasolevast andmemaatriksist moodustame uued, võttes iga kord tunnuseid juhuslikult – kuid nii, et nende koguarv jääb samaks. Igas analüüsis on mõni tunnus võetud kaks või isegi kolm korda, mõni aga välja jäänud. Teostame näiteks sada analüüsi. Saadud kladogrammidest enamusreegli konsensuspuud moodustades võime näha, mitmes protsendis kladogrammidest on selle või teise klaadi olemasolu toetatud. Tugevasti toetatud klaadide vastavus reaalselt esinevatele monofüleetilistele rühmadele on tõenäolisem kui nõrgalt toetatutel. Paraku on selline analüüs väga aeganõudev (kestab mõnikord nädalaid või isegi kuid). Ka on kahtluse alla seatud, kuivõrd õigustatud on reaalse andmestiku asendamine muundatuga.

Oma eesmärgilt on sarnane ka **laguindeksi** ehk *Bremeri toetuse* (*decay index; Bremer support*) kasutamine. Pärast lühimate puude leidmist arvutame kõik neist ühe sammu võrra pikemad puud, siis veel ühe sammu võrra pikemad, jne. Tehes neist iga kord konsensuspuu, näeme, et esmasel analüüsil selgelt eristunud klaadid langevad kokku, kollapseevad, liituvad teistega. Klaadi kollapseeumisele viiv puu pikenede mõõdetuna täiendavates muutussammudes näitab klaadi toetust, seega ka usaldatavust. Kui liidame kokku kõigi klaadide toetust näitavad arvud, saame analüüsil saadud puu(de) üldtoetust iseloomustava näitaja *t*. Jagades selle väärtuse lühima puu ehk kladogrammi pikkusega, saame **üldtoetuse indeksi** *ti*. Viimane näitab, kuivõrd hästi meie poolt kasutatud andmed ja teostatud analüüs võimaldavad eristada fülogeneesipuu harusid, seega ka taksonite rühmi.

Kingapaelameetod on kasutusel ja kasulik siis, kui tunnuseid on palju. Eriti kehtib see molekulaarsete tunnuste (näit. nukleotiidide sekventsia andmete) kasutamisel, ja siis peetakse selle rakendamist hea analüüsi vajalikuks koostisosaks. Laguindeksit ja üldtoetuse indeksi hakati üldisemalt kasutama alates 1995. aastast, nähtavasti kujuneb nende kasutamine tavaks.

9.5. Kladogrammide konsensuspuud

Enne saadud kladogrammide vahel valiku tegemist (või tegemata jätmist) on otstarbekas programmi abil teha nende võrdlev ja üldistav **konsensuspuu** (vt. ka konsensuspuude kasutamist feneetikas, lk. 50).

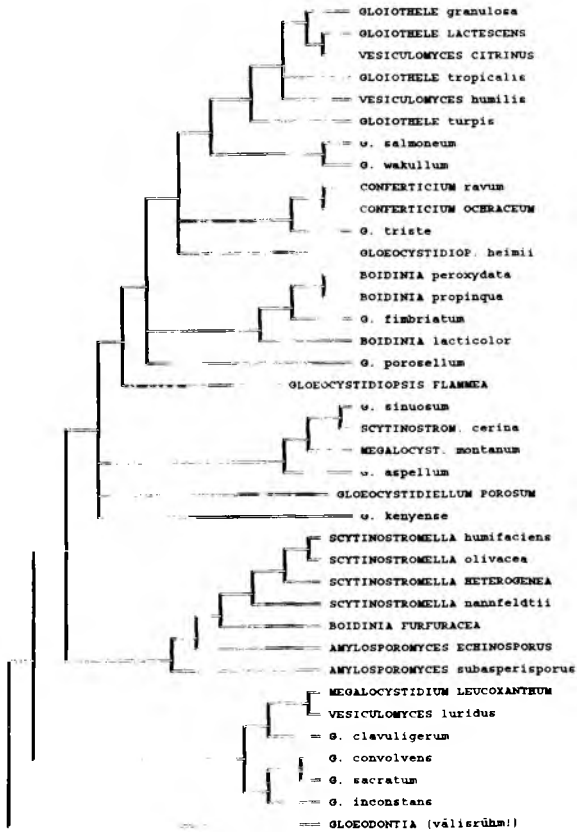
Ranges konsensuspuus (*strict consensus tree*, joon. 16) on näidatud need klaadid (harud, harunemiskohad), mis on ühised **kõigile** eelnevalt saadud üksik-kladogrammidele. Sageli juhtub, et erinevused kladogrammide vahel puudutavad ainult üksikuid selle osi, ainult detaile. Need konsensuspuu osad, kus eri kladogrammid on fülogeneesi kujutatud erinevalt, on **polütoomse** harunemisega, s.t. lahendamata (*unresolved*).

Konsensuspuu **pole** fülogeneesi hüpoteesi, selle järgi **ei tohi** kujutada võimalikku ehk hüpoteetilist evolutsiooni – välja arvatud neil haruldastel juhtudel, kui mõni kladogramm on täpselt sama ehitusega (topoloogiaga) kui konsensuspuu. Viimasel juhul leiab see üks kladogramm konsensuspuu poolt kinnitust (mitte vastupidi). Konsensuspuu näitab ainult uuritava taksonitehulga vastastikuste suhete **topoloogiat**; sama topoloogia võib olla saavutatud mitmete erinevate tunnuste muutumise skeemidega. Nii võib ühes kladogrammis mingit klaadi (monofüleetilist rühma) iseloomustada tunnus **A**, teises sama topoloogiaga kladogrammis aga hoopiski tunnus **B**.

Kui käsitleme konsensuspuud kladogrammna ja mõeldame programmi abil selle pikkuse, osutub ta tavaliselt aluseks olnud kladogrammidest pikemaks; niisiis on ta säästuprintsiibist lähtudes nendest halvem. Väga olulist informatsiooni annab range konsensuspuu meile ometi: selle harud (oksad) ühendavad taksonid (näiteks liike), mis **kõigi** kladogrammide põhjal moodustavad **monofüleetilise rühma**. Konsensuspuu ei näita uuritud taksonite võimalikku fülogeneesi, kuid on väga hea abinõu monofüleetiliste rühmade väljaselgitamiseks ja järelikult ka süsteemi väljatöötamiseks. Nii piirduvadki süstemaatikud mõnikord ainult konsensuspuu leidmisega, jättes kõrvale küsimuse taksonite kujunemisest (evolutsioonist).

Lisaks rangele konsensuspuule kasutatakse ka teisi. Juhtub, et peaaegu kõigis kladogrammid on mingi klaad (haru, seega oletatavalt

monofüleetilise rühma sisese fülogeneesi hüpoteesi) sama topoloogiaga, ainult ühes kladogrammis tuhandest on see detail erinev. Ranges konsensuspuus loetakse kogu klaad lahendamata alljaotuseks. Ilmselt oleks õigem arvestada ka kladogrammidevaheliste erinevuste esinemis-sagedust.



Joon. 16. 15 kladogrammi range konsensuspuu. Näeme, et perekonnad *Gloiothele* ja *Vesiculomyces* (6 ülemist liiki) moodustavad koos monofüleetilise rühma, nende eristamine teineteisest pole põhjendatud. G. – *Gloeocystidiellum*.

Programm *PAUP* pakub võimalust konstrueerida 50 %-enamusreegli konsensuspuud (*majority rule consensus tree*). Selles näidatakse neid klaade (harusid), mis esinevad vähemalt 50 % puudes, ja iga klaadiharu juures on märgitud esinemissageduse protsent. Programmile võib anda ka käsu 50 % asemel piiriks võtta mõni muu protsent – näiteks 95, mis tundub mõistlikult range piiranguna.

9.6. Kliki- ja lävemeetod

Kladistilise analüüsi edukuse peamiseks takistajaks on vasturääkivused erinevate tunnuste muutumises. Tunnuste muutumise suund tundub olevat vastupidine; nad ei toeta üksteist, vaid «segavad»: üksiktunnuste muutumise puud (kõiki taksoneid arvestades) ei anna ennast kokku panna üheks. Selle tulemusena tekib mitmeid võrdse pikkusega lühimaid puid; selle tulemusena on tunnetel madal püsivusindeks (s.t. esineb rohkelt parallelismi ja reversiooni).

Nendest vasturääkivustest on püütud lahti saada **klikimeetodi** (*clique method*) abil (C. A. Meacham, 1980; G. F. Estabrook jt.). Selles kasutatakse ainult neid tunnuseid, mis moodustavad *kliki* – tunnuste rühma, mis on oma muutumiste poolest omavahel kooskõlas. Teised tunnused jäetakse analüüsis kasutamata. Sellisel viisil saadakse analüüsi tulemusena kladogramm, mida toetab maksimaalne hulk üksteisega kooskõlas olevaid tunnuseid. Hulk informatsiooni (tunnuseid) jääb aga kasutamata; ka on iga tunnuse väljajätmise põhjenduseks *ad hoc* hüpotees, mis on vastuolus säästuprintsiibiga. Et meetod on liiga jäik, on analüüsi tehtud mitmes osas. Esialgel analüüsil saadud klaade on edasi analüüsitud ükshaaval, alustades iga kord jälle kõigi tunnuste hõlmamisega ja neist a n t u d k l a d i l e kohase kliki väljaselgitamisega.

Meetodit arendas J. Felsenstein (1978), kasutades **lävemeetodit** (*threshold method*): mistahes tunnetel võib sellises analüüsis olla teatud, üldisena kõigi tunnuste jaoks ette antud arv homoplaasiat (paralleelsust ja reversiooni); alles selle mööndud taseme ületamisel jäetakse tunnus kasutamisest välja.

Klikimeetodid nende mitmetes teisendustes on rakendatavad programmiga *PHYLIP*; need on kasutatavad eelkõige väikese taksonite arvu puhul ja analüüs on aeganõudev. Praegusajal püüab enamik süstemaatikuist klikimeetodite kasutamisest hoiduda.

9.7. Analüüsitulemuste sõltuvus algandmeist

Nagu kõigi meetodite puhul, nii ka kladistikas tuleb nende kasutamisel arvestada (hinnata) meetodi **robustsust**. Robustne meetod on selline, mis on vähetundlik võimalike üksikute vigade, häirete, andmestiku mitteküllaldase hulga või ebapiisava täpsuse suhtes.

Kladistilise analüüsi tulemus sõltub **tunnuste arvust**; väike arv annab küll vähem homoplaasiat, kuid tulemus ei tarvitse olla küllalt usaldatav. Suure tunnuste arvu puhul väheneb nende püsivusindeksi väärtus: täheldatakse rohkem nii tunnuste paralleelset kujunemist kui ka reversiooni (tagasipöördumist eelmisse seisundisse). Üldreeglina on soovitatud kasutada vähemalt sama palju tunnuseid, kui on taksoneid. Soovitusel on aga täiesti empiiriline iseloom, selle toetuseks pole mingeid teoreetilisi põhjendusi. Edukalt on teostatud analüüse, kus taksonite arv on tunnuste omast 2–3 korda suurem.

Analüüsi tulemus sõltub ka hõlmatud **taksonite arvust**. Uurides ühte monofüleetilist rühma tuleks analüüsi võtta kõik teadaolevad liigid. Kui jagaksime nende kogumi pooleks ja teostaksime kaks analüüsi, saame kaks mõneti erinevat kladogrammi. Kasutades ainult Eestis esinevaid liike saame kogu maakera liike hõlmavaga võrreldes erineva kladogrammi. Püüdes analüüsida mingi sugukonna evolutsiooni ja võttes selleks igast perekonnast ühe liigi, sõltub tulemus mõnevõrra sellest, millise liigi just valime. Paraku on praktilises töös piiravaiks tegureiks ebapiisav info paljude taksonite kohta, mida sooviksime analüüsida, arvutite töökiirus, nende operatiivmälu (RAM) maht ja programmide iseloom. Mõistagi nõuab suure andmematriksi töötlemine ka palju arvutiaega. Maksimaalseks taksonite arvuks, mille puhul analüüs enam-vähem korralikult välja tuleb, on praegu (1996) programmide *PAUP* ja *Hennig86* puhul umbes

100, *Pee-Wee*-d kasutades kuni 300. Suurema andmemaatriksi puhul võib korralik analüüs nõuda arvuti tööd mitme kuu vältel. Mõnikord on tulemuseks suur, kümnetesse tuhandetesse ulatuv võrdselt lühimate puude hulk.

Tuleb alla kriipsutada, et ainult osa taksonite hõlmamine ja piiratud arvu tunnuste kasutamine toob endaga kaasa väiksema või suurema, kuid **alati** täheldatava valimivea (*sampling error*). Praegu süstemaatikas tavaline analüüsi teostamine, kus näiteks perekondi esindab igaühel ainult üks liik, on ainult mingi esimese lähendi leidmine.

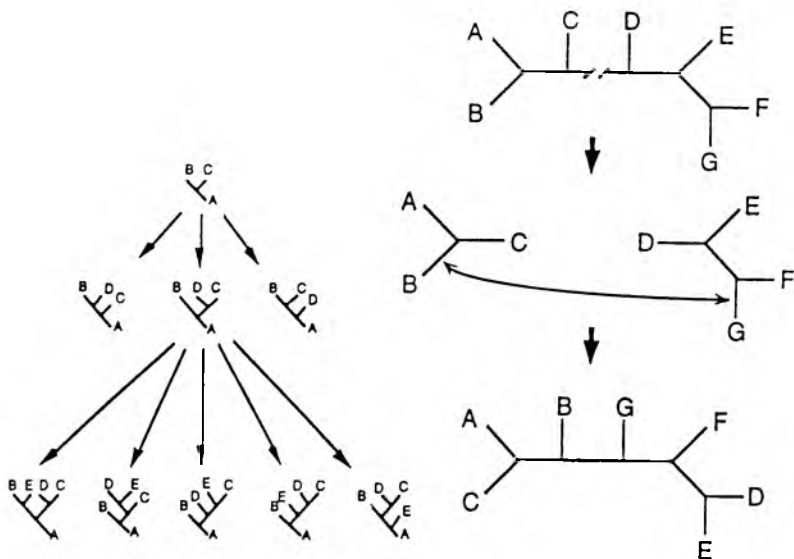
Paraku pole ka teised teadaolevad meetodid robustsemad. Kõnelemata metodoloogilisest nõrkusest, on feneetilised meetodid sama tundlikud, väherobustsed. Veel enam, fenogramm on veelgi tundlikum tunnuste arvu suhtes; täiendavate tunnuste lisamine analüüsile võib selle tulemusei ühel juhul parandada, teisel puhul aga moonutada.

9.8. Kasutatavad arvutiprogrammid ja kladogrammide kujutamine nende abil

Puude genereerimiseks (vt. joon. 17) on mitmed head personaalarvuti programmid; neist tuntumad, kättesaadavamad ja suhteliselt suurte andmemaatriksite (taksonite ja tunnuste hulga) jaoks küllalt kiired on *PAUP* ja *Hennig86*.

PAUP versioon 3.1.1 on määratud kasutamiseks *Apple Macintosh*-tüüpi personaalarvutitel (mida nende kõrgema hinna tõttu on Eestis veel suhteliselt vähe). Programmis on hulk võimalusi rakendada erinevaid meetodeid, kaasa arvatud molekulaarsüstemaatika tunnuseid kasutavaid. Versioon 2.4 oli määratud kasutamiseks meil tavalistel *IBM PC*-tüüpi ehk *DOS*-matemaatilise koprotsessoriga varustatud personaalarvutitel, kuid on moraalselt vananenud ja palju väiksemate võimalustega. Nii *Macintosh*- kui ka *DOS/Windows*-arvutitele määratud uus versioon *PAUP 4* on endistest palju rohkem võimalusi andev; see muutuvat kasutajaile kättesaadavaks 1996. a. teisel poolel.

HENNIG86 on määratud kasutamiseks *IBM PC* tüüpi arvutitele ja ei nõua koprotsessori olemasolu. Programmi on palju kasutatud Skandinaa-



Joon. 17. Kladoogrammide genereerimine. **Vasak joonis:** alguses ühendatakse tuunustelt lähedasimad taksonid **A**, **B** ja **C**, siis lisatakse neile tunnuste kokkulangevuselt sarnaseim takson **D**, sobitades seda kõigjale (2. rida). Sõlmevahede muutussammude arvud liidetakse ja leitakse iga puu pikkus; valitakse neist lühim. Nüüd lisatakse sellele kõikvõimalikesse kohtadesse taksonit **E** (kolmas rida). Viiest kladogrammist valitakse lühim ja jätkatakse samal viisil. Saadud kladoogramm ei tarvitse olla veel lühim võimalik. **Paremal joonisel** näidatakse saadud «parima» puu harrude asendi ümberkombineerimist poolitamis-taasühendamismeetodil. Kladoogramm poolitatakse (ülemine rida) ja ühendatakse mingis juhuslikus punktis (keskmine ja alumine rida). Kui saadud kladoogramm pole algstest lühem, proovitakse tükke teisiti liita. (D. L. Swofford & G. J. Hillis in D. M. Hillis & C. Moritz (eds.), *Molecular systematics*. Sinauer, Sunderland, Mass., 1990.)

viamaades; piiranguks on väiksem arvutusvariantide hulk (*PAUP* 3.1.1-ga võrreldes). Ka eelistatakse *PAUP*-i kasutajasõbralike menüüde tõttu ning põhjusel, et selles kasutatavad algoritmid on vähemalt põhijoontes avaldatud, *HENNIG86* omad aga mitte.

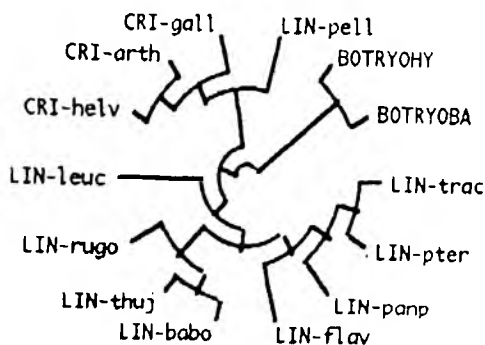
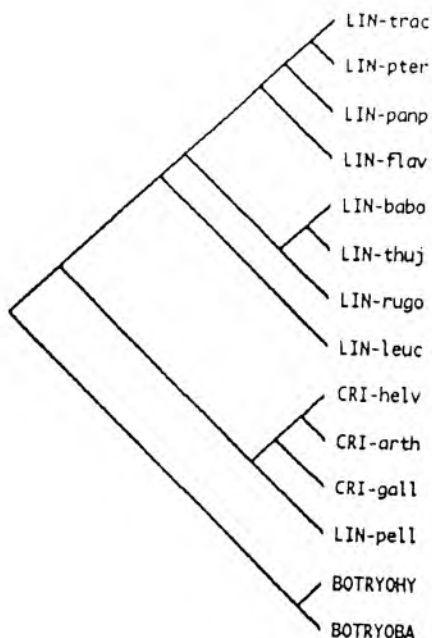
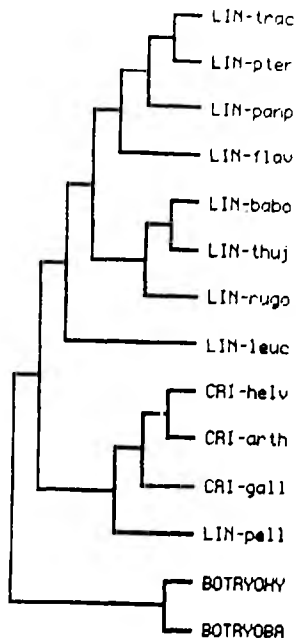
Lisaks pakub palju erinevaid meetodeid programm **PHYLIP** mis pealegi on erinevalt eelmistest, kuigi kaunis odavatest, kättesaadav tasuta. Vähegi suuremate andmemaatriksite jaoks on see programm aga (praeguses versioonis) aeglane. *PHYLIP* on saadaval nii *DOS*- kui ka *Apple Macintosh* versioonides.

Kui oleme (näiteks *PAUP*-i abil) saanud mingi kladogrammi – hüpotetilise fülogeneesipuu, võime programmi **MacClade** abil otse kuvaril jälgida tunnuste muutumist puu harudes; võime oma suva järgi ümber tõsta puu harusid või üksikuid taksoneid teise kohta ja vaadata, kuidas see mõjustab puu kogupikkust ja iga tunnuse muutumist fülogeneesipuu. Nii võimaldab see programm puu topoloogiat muuta, sellega «mängida».

Programmi **Pee-Wee** aluseks olevaid põhimõtteid kirjeldasime lk. 69. Selle kasutamist raskendab kasutajasõbralike menüüde puudumine, kasulikeks omadusteks on võimalus kasutada väga suuri andmemaatrikseid ja suur töökiirus. Müngi elusolendite rühma süstemaatikat uurides on soovitatav selle programmi kasutamine teistega paralleelselt.

Arvutiprogrammide abil saadud kladogramme võib graafiliselt kujutada mitmel viisil, mis ainult näivalt üksteisest erinevad. Joonisel 18 on kujutatud samu puid erinevas esituses. Kui joonte pikkuse abil väljendada muutussammude arvu sõlmede vahel, saame veelgi informatiivsema **fülogrammi** (*phylogram*; joon. 19).

Paljudes bioloogia õpikutes on taasesitatud C. Darwinilt (1859) pärinev skemaatiline evolutsioonipuu, mille oksad harunevad dihhotoomselt. Selline puu on enam-vähem sümmeetrilise kujuga. Tänapäevastes teadustöodes avaldatud kladogrammid on aga enamuses ebasümmeetrilised – sellised, nagu joonisel 12 neljas ülemises reas.



Joon. 18. Sama kladogramm kolmel erineval viisil esitatuna. *Botryohy*(*pochnus*) ja *Botryoba*(*sidium*) on koos välisrühmaks, *Lin*(*dtneria*) ja *Cri*(*stinia*) liigid moodustavad siserühma.

Vaatleme lähemalt joonist 12. Kui oletada, et mistahes nelja liigi (A–D) evolutsioon on toimunud täiesti juhuslikult, on 12 juhul 15-st võimalikust, s.t. 80% juhtudest tulemuseks kamjalt asetunud harudega fülogeneesipuu. Mitmete organismide (õistaimed, putukad, neljajalgseid) kladistilise analüüsi tulemused näitavad, et evolutsioon pole toimunud *s e l l i s e* juhusliku divergentsina, mis annaks graafilises kujutuses sümmeetrilise arengupuu (C. Guyer & J. B. Slowinski, 1993).

9.9. Kladistika ja klassifitseerimine

Fülogeneetilises süstemaatikas on kladistilise analüüsi tulemuseks (hüpoteetiline) fülogeneesipuu, mille harud dihhotoomselt harunevad. Kuidas sellist skeemi *üle viia hierarhiliseks klassifikatsiooniks*, mis meie seniste veendumuste kohaselt peaks olema kooskõlas Linné poolt algatatud jaotusega (liigid – perekonnad – sugukonnad – seltsid – klassid)?

Kladistilise metodoloogia kohaselt annab iga fülogeneetilise puu harunemiskoht kaks sõsarklaadi – kaks monofüleetilist rühmitust, mis peavad järelikult kuuluma samasse süstemaatika kategooriasse (mõlemad on sugukonnad, alamsugukonnad, triibused, perekonnad vm.). Ajaliselt (kladogrammis: vertikaalselt) üksteise järel paigutunud harunemispunkte on aga nii palju, et linneeliku hierarhia kategooriaid lihtsalt ei jätku. Algul püüti sellest *üle saada* kategoorianimetustest hoopiski loobudes, asendades need numbrita. See süsteem ei saanud aga pooldamist leida. Praegu kasutatakse teist, linneeliku süsteemiga kompromissi taotlevat võimalust, mille esitas G. J. Nelson (1972) ja mis on praeguseks paljude poolt omaks võetud.

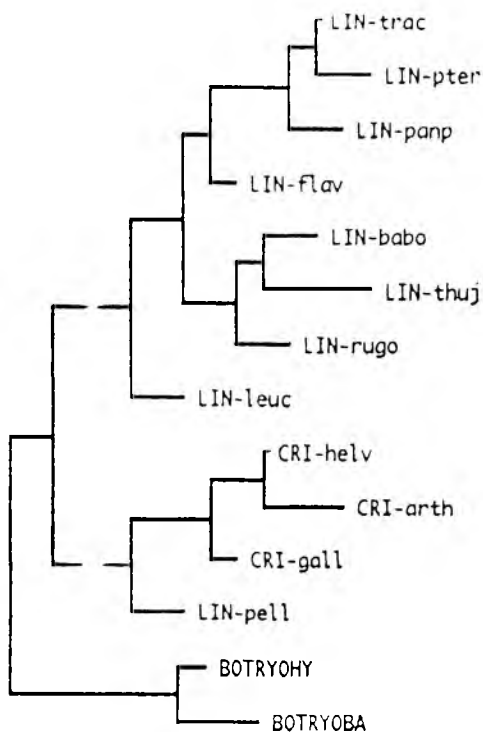
Kujutleme ühte fülogeneesipuu suuremat haru (klaadi), mida peame vastavaks ühele seni sugukonnaks peetud taksonile. Selle klaadi kammiidena üksteise järel asuvad külgharud *v õ i m e* kõik tinglikult nimetada alamsugukondadeks, loetledes neid klaadi alusest tipu poole minevas *j ä r j e s t u s e s* (vt. joon. 20; sellel kujutatud sugukonna alamsugukonnad A–E tuleks loendades esitada nii:

Sugukond X
 Alamsugukond A
 Alamsugukond B

 Alamsugukond E).

Samal viisil võime esitada alamsugukonna perekondi jne.

Raskused fülogeneetilistel puudel kujuratu üleviimisel tavapärasesse klassifikatsiooni ei tulene kladistilise meetodi puudustest, vaid meil kasutusel olevast «kivistunud» linneelikust mõtteviisist, selle mittevastavusest



Joon. 19. Näide fülogrammi kohta. Horisontaaljoonte suhteline pikkus näitab tunnuste muutussammude arvu. Välis- ja siserühm nagu joonisel 18.

eluslooduse kujunemise käigule. Väheste süstemaatika kategooriate arvuga nimetamismoodus on abinõu looduse mitmekesisuses orienteerumiseks, mitte aga looduses esinev reaalsus. Seda näitab ka kategooriate arvu kasv koos ikka uute liikide kirjeldamisega viimase 250 aasta jooksul; Linné sai taimede juures hakkama 4-5 kategooriaga. Piirav on ka inimese mälu ja mõtteviisi iseärasus: me ei suuda hästi orienteeruda hierarhilises klassifikatsioonis, kus kategooriaid tuleb meeles pidada üle 7-8.

9.10. Molekulaarsüstemaatika

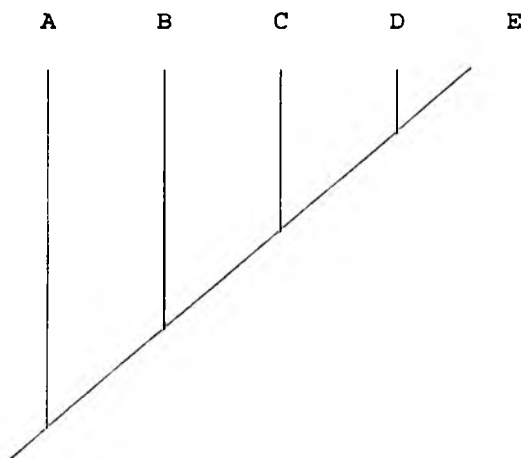
Käesolevas raamatus ei käsitleta kladistilist analüüsi **molekulaarsüstemaatiliste tunnuste** kasutamisel; neile tuleks pühendada omaette raamat. Põhilised printsiibid on molekulaarsüstemaatikaski samad, lisandub aga palju spetsiifilist. Molekulaarsete tunnuste kasutamine võimaldab tunduvalt suurendada kasutatavate tunnuste arvu, mis pealegi peegeldavad uuritavate organismide genotüüpi. Tuleb aga mainida raskusi ja hüvesid sama uuritava liigikogumi juures «morfoloogilisi» ja molekulaarseid tunnuseid kasutades saadud kladogrammide ja fülogeneetiliste puude võrdlemisel.

Katsed ühendada ühte andmematriksisse mõlemat tüüpi tunnused on seotud suurte meetodiliste raskustega ja pole ennast õigustanud, samuti kui eri tüüpi andmete alusel saadud kladogrammidest ühise konsensuspuu koostamine. Tavaliselt on molekulaarsete tunnuste arv palju suurem, kui morfoloogiliste oma. Ühe tunnustekomplekti ülekaalu teisest tuleks kuidagi tasakaalustada – aga kuidas? See nõuaks ühtede või teiste tunnuste kaalumist, millele aga objektiivset alust pole. Ilmselt on kõige perspektiivikam kasutada eri andmestiku alusel saadud fülogeneesipuid nende kui evolutsioonihüpoteeside vastastikuseks kinnitamiseks / falsifitseerimiseks. Senised kogemused on näidanud, et kaunis paljudel juhtudel on molekulaarse ja «mittemolekulaarse» analüüsi tulemused omavahel üldjoontes kooskõlas – kuid mitte alati.

On veel üks võimalus: kasutada molekulaarsetel tunnustel põhineva

kladogrammi lahendamata polütoomiate «avamiseks» morfoloogiliste tunnuste alusel saadud kladogrammi tulemusi (või vastupidi). Nii saame kahel eri viisil saadud kladogramme kokku *k o m b i n e e r i d a*.

Süsteemaatikas kasutatakse praegu molekulaarseist meetodeist enim nukleotiidide järjestuse sekveneerimist, et leida ühe või teise nukleotiidi kui tunnuse substitutsioone evolutsiooni käigus. Ideaaljuhul peaks selle alusel läbi viidud kladistilise analüüsi järeldusena saadav *geenipuu (gene tree)* näitama *l i i k i d e* kujunemist ja taksonite evolutsiooni. Tegelikult pole genotüübi ja fenotüübi muutused omavahel üksüheses vastavuses. Nukleotiidide asendus peaks (samas geenis) toimuna üldjoontes püsiva kiirusega (*molekulaarne kell*); liikide tekkimise, püsimise ja muutumise kiirus on aga sageli olnud äärmiselt ebahütlane. Kui molekulaargeneetilised muutused on neutraalsed, ei mõjosta looduslik valik neid kandvate



Joon. 20. Kladogrammist klassifikatsiooni tuletamine. Sugukonna analüüsi tulemusel leiti viis klaadi viie terminalse taksoniga A–E. Kokkuleppeliselt nimetame neid alamsugukondadeks – kuigi «klassikalise» kladistika järele peaks A ja (B–E) olema kaks alamsugukonda, B ja (C–E) kaks triibust, C ja (D, E) kaks alamtribust.

liikide püsivust ega arengut. Hoolimata molekulaartasemel toimunud muutustest, võivad liigi morfoloogia ja füsioloogilised protsessid püsida oluliste muutusteta miljonite aastate jooksul. Teiselt poolt võib liigi kujunemisel toimuda suhteliselt kiireid muutusi selle morfoloogias ja ökoloogias, selle taustaks olevad muutused genoomis võivad aga olla küllalt piiratud.

Õistaimede seni uuritud rühmade puhul on leitud, et erinevate regioonide sekveneerimise alusel saadud kladogrammid (evolutsiooni-hüpoteesid) on omavahel osaliselt konfliktised, vasturääkivad. Morfoloogilistel tunnustel tuginevate kladogrammidega võrreldes on erinevused olulisemad üksikute klaadide sees, s.t. alamklaadide tasemel. Suures osas on molekulaarsete ja morfoloogiliste tunnuste kasutamisel saadud süstemaatika-alased järelused omavahel küllalt heas kooskõlas. Osalt on erinevuste põhjuseks lk. 76 kirjeldatud valimiviga; molekulaarseid meetodeid on seni kasutatud suhteliselt väikese taksonite arvu juures.

Praegu oleme üle saamas molekulaarsete meetodite kasutamise *romantilisest perioodist*, mil loodeti nende abil lahendada kõik fülogeneetilise süsteemi probleemid ja asendada ainult morfoloogilistel tunnustel tuginev süstemaatika uue ja õiega. Perspektiivne on erinevatel meetoditel saadud tulemuste süntees, mitte ühe asendamine teisega. Ülevaate morfoloogiliste ja molekulaarsete tunnuste kasutamisel saadud tulemuste kongruentsist võib saada C. Pattersoni, D. M. Williamsi ja C. J. Humphriesi ülevaatest väljaandes *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 153–188. 1993.

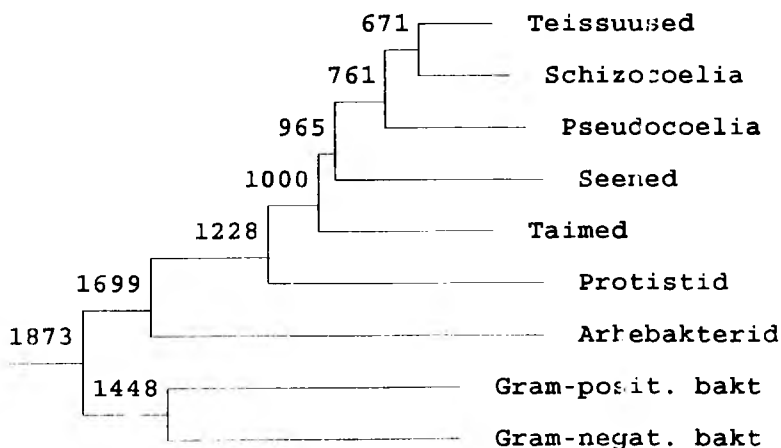
Nagu süstemaatika metodoloogia, nii ka molekulaarsetel tunnustel põhinev süstemaatika areneb tänapäeval äärmiselt kiiresti. Paljud seni liiga kallid ja seetõttu vaid vähestes laborites kasutatud meetodid on muutunud üldkättesaadavaks, isegi rutiinseks. Sellega koos on süvenenud ja laienenud eri teadlarühmade koostöö; süstemaatika-alane uurimus ilma molekulaarseid meetodeid kasutamata on muutumas väheviljakaks vaimsete ressursside pillamiseks.

Näitena molekulaarsüstemaatika võimalustest saab esitada 1996.

aastal R. F. Doolittle ja ta koostöötajate poolt avaldatud elusolendite suurrühmade eristumise ajalise skeemi, mis arvestab paleontoloogilisi andmeid (joon. 21). Rakuline elu tekkis selle kohaselt umbes 3,5 miljardit aastat tagasi; ligikaudu 2 mljr. a. eest eristusid teineteisest prokarüooidid ehk eeltuumsed (*Procaryota*) ja eukarüootide ehk päristuumsete eellased, viimastest omakorda umbes 0,2 mljr. a. hiljem arhebakterid (*Archaea*) ja eukarüooidid (*Eucaryota*). Sinikud (*Cyanobacteria*) eristusid pärisbakterist (*Eubacteria*) alles 1,5 mljr. aastat tagasi. Taimede tekkest on möödunud umbes 1 mljr. aastat, seente ja loomade lahknemisest ligikaudu 965 milj. aastat.

9.11. Fülogeneetilise süstemaatika üldisi järeldusi

Kladistiline analüüs võib sageli anda mitu või palju võrdluhikese või võrdse tunnuste sobivusega puid, kusjuures neid uurides ei leia me põhjendust ühtegi kõrvale heita. See tähendab, et meil (praegu) olemas



Joon. 21. Tähtsamate elusolendite suurrühmade eristumise aeg 57 ensüümi aminohapete sekvensi andmeil. Arvud näitavad rühmade divergeerumise aega miljonites aastates tagasi. (R. F. Doolittle et al., 1996. Science 271 (5248), lk. 474 järgi.)

olev **andmestik** sageli ei võimaldagi ainsa, ainuõige fülogeneesihüpooteesi eelistamist.

Fülogeneetiline süstemaatika taotleb klassifitseerimise alusena fülogeneesi rekonstrueerimist, paraku on aga selleks andmeid alati ebapiisavalt. Nagu nägime, on meetoodiliselt piiravaks teguriks asjaolu, et paljud liigid on veel leidmata ja kirjeldamata (valimiviga). Üle 95% liikidest, kui mitte enam, on välja surnud meile fossiile jätmata. Isegi parimaid meetodeid kasutades on süsteemi loomine alati aproksimatsioon, lähendus; meie võimuses on ainult suurendada selle tõenäolist vastavust reaalsele eluslooduse ajaloole. Olulisim on seda praegu teha elusolendite süsteemi suurjaotuste osas: senine jaotus taime- looma- jt. riikideks on osutunud parafüleetiliste rühmade kasutamiseks, sama kehtib ka mitmete hõimkondade kohta.

Teaduse mistahes seisukohad alluvad muutustele, mis tulenevad nii metodoloogia ja meetodite täienemisest kui ka uute faktiliste andmete saamisest. Senised hüpoteesid kas heidetakse kõrvale või leiavad kinnitust; veel sagedamini need aga muutuvad ja täiustuvad. Sama kehtib ka süstemaatika kohta: me ei jõua kunagi ideaalse süsteemi loomiseni. Võime vaid eeldada, et uued süsteemid on paremas vastavuses reaalsele. See on aga võimalik ainult teoreetilise põhjendusega teaduslikke hüpoteese luues, neile kinnitusi otsides ja falsifitseerida püüdes. Hoollimata ebatäiuslikkusest vastab fülogeneetiline süstemaatika teaduslikkuse põhikriteeriumidele – erinevalt feneetikast, mis tegeleb vaid andmestiku korrastamise ja ordineerimisega.

Kladistilise metodoloogia seisukohti tunnustades tuleb meil ümber hinnata mitmeid justkui endastmõistetavaks peetud termineid ja tava«tõdesid».

Süstemaatikute kõnekeeles, aga ka õpikuis on sageli räägitud sellest, nagu oleks üks **organismirühm** kujunenud, põlvnenud mõnest teisest, praegu veel eksisteerivast rühmast. Vastavalt kladistikale (ja meie teadmistele makroevolutsioonist) saavad liigist kõrgemad taksonid tekkida

ainult liigitekke teel. Divergentsi teel võib lähteliigist kujuneda kaks perekonda või kõrgematki taksonit. Uue perekonna algesivanema tekkel kujunes (piltlikult öeldes) omaette klaad, sellega koos teine klaad, kujunenud taksoni sösarrühm. Mõlemad on sama vanusega, sama tekkeajaga, ja mõlemad on monofüleetilised rühmad. Teisiti väljendades: üks sõsar ei saa sünnitada teise, üks perekond (või sugukond) teise.

On võimalik, et lähedased, näiteks samasse perekonda kuuluvad liigid võivad oma genotüübi sarnasuse tõttu olla kalduvad samasuguste mutantide tekkele. Seda ei saa aga tõlgendada ühest **perekonnast** teise perekonna tekitamisena.

Pole olemas primitiivseid, ürgseid praegu elavaid liike, perekondi ega teisi taksoneid. Esiteks on *primitiivsuse* mõiste antud juhul ebasobiv: liigid, mis pole küllaldaselt määralt elukeskkonnale sobivad, kohastunud, surevad kiiresti välja. «Primitiivne» ehitus on selline ehk ainult inimese mõõdupuid kasutades; tegelikult on see üks võimalikest ehituse või struktuuri tüüpidest, mis ilmselt on enam või vähem täiuslikult vastav organismi ökoloogilisele nišile ja ajalooliselt kujunenud elustrateegiale. Teiseks saavad ürgsed, vanad oma päritolult olla ikkagi vaid plesiomorfsed **tunnused**, mitte aga neid kandvad taksonid.

Süstemaatikud on kõnelnud **heterobatmiast** (*heterobathmy*): mõnel taksonil (näit. liigil) esinevat kõrvuti «kõrgeltarenenud», suhteliselt uudsete tunnustega ka «primitiivseid», mis näitavat tema sugulusele mingi teise organismirühmaga. Fülogeneetilise süstemaatika keelt kasutades tähendab heterobatmia nii plesiomorfsete kui ka apomorfsete tunnuste samaaegset esinemist antud organismil. See on täiesti tavaline ja normaalne nähtus, mis reeglina ei anna meile täiendavat informatsiooni fülogeneesi kohta. «Vana kooli» süstemaatikud osutavad suurt tähelepanu plesiomorfsetele tunnustele, need näitavat uuritava taksoni asendit süsteemis. Vastavalt fülogeneetilise süstemaatika seisukohtadele näitavad ainult apomorfsete tunnused, kuidas evolutsioon toimus; plesiomorfsete tunnused on selleks kõlbmatud.

Kladistikal on mitmeid nõrkusi, mis takistavad selle laiemat kasutamist ja võivad tekitada rakendamisel süstemaatikel psühholoogilisi tõrkeid – eriti siis, kui analüüsi tulemus erineb seni õigeks peetud klassifikatsioonist.

Kladogrammide **topoloogia** ja selles kujutatud liikide ajaloolise kujunemise **suhted** sõltuvad analüüsitud liikide ja kasutatud tunnuste arvust. Hõlmates ainult üht osa tuntud liikidest, saame kõigi liikide käsitlemisega võrreldes erineva pildi (vt. lk. 75). Kasutatud tunnuste nappusel jäävad mitmed puu harunemiskohad lahendamata: dihhotoomse harunemise asemel näeme polütoomset. Paljude tunnuste kasutamise puhul võime saada väga palju võrdlühikesi puid. Kirjeldatud valimiviga on eriti segav siis, kui püüame näiteks uurida perekondade suhteid suures sugukonnas, iseloomustades perekondi ainult üksikute näidisliikidega.

Kladogrammi suuremad harud võivad olla **toetatud** ainult ühe või väheste, uurija poolt **ebaoluliseks peetavate tunnustega** (vt. lk. 70). See eeldatavasti evolutsioonist enesest tingitud nähtus võib olla vastuvõtmatu süstemaatikule, keda on õpetatud aromorfoosi ja idioadaptatsiooni vastandamise vaimus, või kes tahab eluslooduse kujunemist näha dialektilise materialismi kvantiteedi kvaliteediks ülemineku «reegli» valguses.

9.11. Transformeeritud kladism

Kladistika ühe suhteliselt uue vooluna on mitmete süstemaatikute poolt arendatud nn. **transformeeritud kladismi** ehk **mustrikladismi** (*transformed cladistics, pattern cladistics*). Selle pooldajad on püüdnud luua *suhteliselt teoriavaba* kladistlikku metodoloogiat, milles mõnikord eitatakse evolutsiooni olemasolu, enamasti aga eitatakse evolutsiooni-ideede olulisust kladistilise analüüsi teostamisel. Samas väidetakse saadava klassifikatsiooni kasutatavust evolutsioonimudelite kontrollimisel. N. Platnicku (1980) arvates tulevat süstemaatikal «analüüsida tunnuseid, et leida looduses korrastatust; kui see korrastatus on leitud, võime s o o v i k o r r a l järeldada, et see on evolutsiooni tulemus». (E. P. sõrendus.) Nii peetakse transformeeritud kladismis oluliseks tun-

nuste esinemise mustri loomuliku korrastatuse (*natural order*) uurimist sõltumatult selle kujunemise ajaloolisest protsessist. Suuna tähtsamaid teoreetikuid on C. Patterson (1981) ning N. Platnick (1979 ja hilisemad tööd).

Ülaltooduga seoses eristatakse mõnikord *kladogrammi* ja (fülogeneetilist) *puud* – ka siis, kui nende pilt on täpselt sama. Esimene neist on **ajaskaalata** ja kujutab sünapomorfide topoloogiat, s.t. tunnuste jaotumuse **mustrit**. Puude puhul kujutatakse ajas kulgevat **protsessi**, mille tulemuseks on tunnuste jaotumuse muster.

Transformeeritud kladismi on kritiseeritud eelkõige selle naiivse seisukoha tõttu, nagu oleks teooriavaba teadus üldse võimalik. Suunal on praeguseni mitmeid pooldajaid, kuid kaunis vähe rakendusi.

10. Evolutsiooniline süstemaatika

Feneetiline ja fülogeneetiline süstemaatika taotlevad klassifitseerimist (süsteemi loomist) lähtudes kahest erinevast ja mitteühilduvast seisukohast: (üldisest) sarnasusest ja taksonite genealoogiast (põlvnemisest). Süstemaatikute üldiseks ideaaliks on ikka olnud ühe, kõikearvestava ja universaalse süsteemi loomine, mis talletaks endas informatsiooni nii sarnasuse kui ka suguluse kohta. Sageli on tsiteeritud J. S. L. Gilmour'i väljendit «üldotstarbeline klassifikatsioon» (*general purpose classification*), mille aluseks temal oli küll feneetiline lähenemisviis. Tuntud evolutsionist ja zooloog-süstemaatik G. G. Simpson esitas evolutsioonilise süstemaatika põhiprintsiibi: klassifikatsioon peab olema kooskõlas uuritava rühma fülogeneesiga, kuid ei saa ega pea kujutama fülogeneesi käiku. Seisukoht esitati ajal (1961), millal nii feneetika kui ka kladistika metodoloogia ja meetodid olid enamusele bioloogidest veel tundmata. Praegusaja evolutsioonilise süstemaatika teoreetikuist tuleb esile tõsta E. Mayri. Veel 1995. a. väitis ta, et taksonid peaksid olema «suhteliselt homogeensed, põhinema peamiselt sarnasusele ja geneetiliste suhete astmele, ning peegeldama ka nišside hõlmamist nende poolt».

Teoreetiliselt oleks võimalik luua süsteem, mis sisaldab **summeeritud informatsiooni** nii sarnasuse kui ka fülogeneesi kohta. Igasugune informatsiooni talletamine on aga mõttekas ainult siis, kui seda on võimalik ka taas kätte saada. Mingist «summaarse informatsiooniga» süsteemist välja lugeda eraldi infot sarnasuste ja fülogeneesi kohta on aga juba põhimõtteliselt võimatu. Üldotstarbelise klassifikatsiooni võimalikkus on ilus müüt, mille kummutasid juba 1964. aastal A. W. F. Edwards ja L. L. Cavalli-Sforza.

Evolutsioonilist süstemaatikat pole reaalselt arendatud seetõttu, et sellel **puuduvad oma meetodid**. Üksikud katsed mingeid algoritme luua pole viinud praktiliselt rakendatavate tulemusteni. Nii piirdubki evolutsiooniline süstemaatika siiani teoreetiliste arutlustega, praktikas aga feneetilise või intuiivselt feneetilise süsteemi juurde narratiivse (jutustava) ebakonkreetses evolutsioonilase kommentaariumi lisamisega. Reeglina on tulemuseks parafüleetiliste rühmade loomine. Kui evolutsioonilise süstemaatika pooldaja kasutab tänapäevast fülogeneetilist analüüsi, püüab ta saadud klassifikatsiooni «parandada». Analüüsi tulemusel leitud monofüleetilistest rühmadest eemaldatakse ja käsitatakse iseseisvatena taksoneid, mis erinevad teistest autapomorfsete tunnuste poolest. Kui joonistaksime sellise eristamise tulemuse kladistika graafiliste vahenditega, võiksime näha näiteks klaadi (endist monofüleetilist perekonda), mille üheks terminaalseks taksoniks (harutipuks, niisiis eeldatavasti liigiks) on teine perekond või isegi sugukond.

Evolutsiooniline süstemaatika peab klassifitseerimisel, taksonite ühendamisel tähtsaks ka sümplesiomorfseid tunnuseid (vt. joon. 22). Vastavuses sellega mõõndaksegi parafüleetiliste rühmade õigustatust.

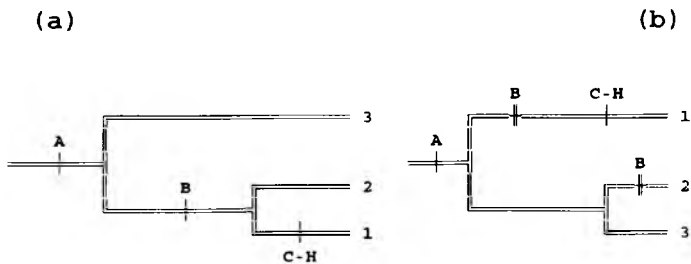
Lisaks metodoloogilistele vasturääkivustele ja eksimustele loogika vastu (sugukond mingi perekonna liikmena) on evolutsioonilise süstemaatika põhihädaks **subjektiivsus** – ainult uurija suva otsustab, kui suur erinevus on küllaldane, et mõnest monofüleetilisest rühmast üks või teine liige eraldada. Viimasel ajal evolutsioonilise süstemaatika alal arvestata-

vaid teoreetilisi uurimusi ilmunud pole, praktikas rakendavad paljud suuna pooldajad empiirilist (intuitiivset) metodoloogiat.

Evolutsioonilise süstemaatika pooldajate peamiseks teeneks on kladistiliste meetodite nõrkade külgede leidmine ja kritiseerimine, eriti fülogeneesipuudest hierarhilise klassifikatsiooni tuletamises ja tunnuste kaalumise probleemis. Suunal on veel küllalt palju pooldajaid, eriti vanema generatsiooni süstemaatikute seas: evolutsiooniline süstemaatika võimaldab hoiduda seni kasutusel olevate süsteemide olulisest muutmisest. Püsivust pooldavad mõistagi ka paljud süstemaatika kasutajad, eriti rakendusteadlased. Iga süsteemi muutus toob ju endaga kaasa ka organis-
mide nimetuste muutmise.

11. Nomenklatuuri reeglid

Elusolendite liikide ja kõrgemate taksonite teaduslike nimetuste andmine, nende muutmine ja tarvitamine on reguleeritud rahvusvaheliste



Joon. 22. Samade lähteandmete puhul saab fülogeneetilist (a) ja evolutsioonilist (b) metodoloogiat rakendades erinevad klassifikatsioonid. Joonisel (b) iseloomustab parafüleetilist rühma (2, 3) tunnuste C H plesiomorfne seisund (nende puudumine). Nende taksonite sel-liseks eristamiseks on pealegi vaja möönda tunnuse B paralleelset teket. Järelikult on kladogramm (b) lisaks parafüleetilisusele ka ühe sammu võrra pikem. (R. W. Scotland in P. L. Forey jt., *Cladistics*. Clarendon Press, Oxford, 1993, joon. 1.10.)

koodeksitega. Nendeks on **Zooloogilise nomenklatuuri rahvusvaheline koodeks** (mis reguleerib ka algloomade nimetamist; vastuvõtja ja muudatuste tegija on Rahvusvaheline Zooloogia Kongress), **Botaanilise nomenklatuuri rahvusvaheline koodeks** (Rahvusvaheline Botaanika Kongress), **Kultiveeritavate taimede nomenklatuuri rahvusvaheline koodeks** (Kultiveeritavate Taimede Nomenklatuuri Rahvusvaheline Komisjon) ja **Bakterite nomenklatuuri rahvusvaheline koodeks** (mida süinkohal ei käsitleta). Viiruste klassifikatsiooni ja nomenklatuuri reguleerib Viiruste Taksonoomia Rahvusvaheline Komitee.

Koodeksites esitatud, nimetuste stabiilsust taotlevad ranged, osalt väiksemategi detailideni viidud nõuded on maailma süstemaatikute poolt üldiselt aktsepteeritud. Nõuete ignoreerimist peetakse teadlasele ebasüüdsaks, vigadega käsikirju ei võeta teaduslikes ajakirjades avaldamisele ja juhuslikult ilmunud trükiseid lihtsalt ignoreeritakse.

Koodekseid muudetakse peaaegu igal kongressil, seetõttu tuleb süstemaatikul kasutada nende viimaseid väljaandeid. Näiteks kehtib «traditsiooniliselt taimedena käsitatud organismide» kohta 1994. a. trükkis ilmunud koodeks, kultuurtaimede kohta 1995. a. avaldatu.

Kõik koodeksid on üksteisest sõltumatud, ometi peetakse ebasoovitavaks näit. juba loomade juures kasutusel olevaid nimetusi kasutada uute taimenimede andmisel.

Paljud printsiibid on ühised kõigile kolmele koodeksile:

1. Nimed on ladinakeelsed; kui nad on moodustatud teiste keelte alusel, käsitletakse neid ikkagi ladinakeelsetena.

2. Liigi nimi koosneb kahest osast – perekonna nimest ja liigiepiteetidist. Sellise **binaarse** nomenklatuuri lisaks võib (aga ei pea) loomade puhul kasutada ka kolmandat sõna – alamliigi nimetust. Liigist kõrgemate taksonite nimetus on ühesõnaline; kui mõnda **loomaliiki** nimetades soovitakse osutada ka alamperekonnale, antakse selle nimetus sulgudes perekonna ja liigi nime vahel.

3. Nomenklatuuri alguspunktiks on taimede ja tava kohaselt taimede

hulka loetud organismide (seente, limaseente) puhul 1. jaanuar 1753 (K. Linné, *Species Plantarum*, 1. trükk), loomade puhul 1. jaanuar 1758 (K. Linné, *Systema Naturae*, 10. trükk). Bakterite nomenklatuuri uueks alguspunktiks määrati 1. jaanuar 1980, mis seostus V. B. D. Skermani jt. loendi *Approved list of bacterial names* ilmumisega.

4. Seaduspäraselt avaldatuks loetakse uue taksoni nimi, mis on ilmunud järjekindlalt binaarset nomenklatuuri kasutavas töös (see polnud 18. saj. teisel poolel veel ainuvalitsev); mis on avaldatud levitatud, vabalt kättesaadavas trükises; mille kirjeldus on avaldatud vastava koodeksi poolt nõutud keeles (taimede ja bakterite puhul alates 1. jaan. 1935 ladina keeles, loomade puhul soovitatavalt inglise, prantsuse, saksa, itaalia või ladina keeles); võimalik on kirjelduse esitamise asemel anda ka viide varem avaldatule. Uue nimetuse juures peab olema selle autori(te) nimi (nimed).

Vastavalt **tüüpide meetodile** on liigi tüübiks selle algkirjelduseks kasutatud eksemplar, mis tuleb säilitada kollektsioonis. Perekonna tüübiks on liik, sugukonna tüübiks – perekond. Tüüpe pole võimalik hiljem muuta (välja arvatud keeruka eriprotseduuri abil). Kui uue taksoni kirjeldaja ei eristanud ühte eksemplari (*holo*)tüübina, võidakse hiljem tema kasutatud ühe kollektsiooni eri eksemplaride (*isotüüpide*) või algkirjelduse koostamisel kasutatud teiste kollektsioonide (*paratüüpide*) seast välja valida *lektotüüp*.

Lisaks neile on veel suur hulk erinõudeid, mida enne uue taksoni kirjeldamist või senistes nimetustes muudatuste tegemist peab tundma.

Varem kirjeldatud liike on võimalik üle viia mõnda teise, ka uude perekonda; sellisel juhul on uue binaarse nimetuse lõpus sulgudes liigi esmakirjeldaja nimi ja selle järel *uue kombinatsiooni* tegija (autori) nimi. Vastavalt zooloogilisele koodeksile võib viimane ära jääda. Uut kirjeldust pole vaja koostada, küll aga peab uue kombinatsiooni juures olema täpne viide *basionüümile* (algsele nimele) ja andmed selle avaldamise kohast.

Kui samale taksonile (liigile, perekonnale) on varem juba antud

mingi nimi (enamasti teiste autorite poolt ja uue nime andjale teadmatult), kehtib mitmest nimest ainult kõige esimene, teised on aga (*fakultatiivsed sünonüümid*). Kui üks ja sama liik on eri süstemaatikute poolt käsitusel erinevatesse perekondadesse kuuluvana, on antud süstemaatiku poolt õigeaks peetav binaarne nimi *korrektne nimi*, teised aga on (*obligatsioonid*) sünonüümid.

Kui uuena antud nimi (olgu uue taksoni kirjeldamisel või uue kombinatsiooni tegemisel) on juba teiste organismide kohta kasutusel, on tegemist *homonüümidega*. Neist on korrektne ainult ajalisel esimene. Ka siis, kui see esimene nimi on osutunud mittekasutatavaks (näiteks tarbetu sünonüümina), ei võimalda selle olemasolu mõnele teisele organismile sama nime uues tähenduses rakendada.

Taksonite, näit. kahe perekonna ühendamisel (mille aluseks on tavaliselt uued süstemaatika-alased seisukohad) saab liidetud taksoni nimeks kahest võimalikust vanem (*prioriteetsem*). Võib juhtuda, et näit. suure, paljude tuntud liikidega perekonna nimi tuleb sellisel juhul asendada vähetuntuga ning moodustada hulk uusi kombinatsioone. Kui see oluliselt häirib liiginimede kasutajaid, samuti tuntud nime asendamisvajadusel mõne ammu unustatud, kuid taasleitnud prioriteetse nimetusega, on võimalik tuntuma nimetuse *konserveerimine*, mis annab sellele eelisõiguse prioriteetse ees.

Erinevalt botaanikuist on rahvusvahelise zooloogiakongressi poolt volitatud Zooloogilise Nomenklatuuri Rahvusvahelisel Komisjonil õigus teha üksikute taksonite nimetuste osas otstarbekaid otsustusi, mis on vastuolus koodeksiga, kuid vajalikud nimetuste stabiilsuseks.

Et ära hoida nimetuste sagedat muutmist prioriteetsete, kuid ammu käibelt kadunud ja unustatud nimetuste leidmisel, on algatatud süstemaatikute ühisüritus – perekondade (ja hiljem ka liikide) ammendava nimestiku koostamine (*Names in Current Use*, lühidalt: *NCU* projekt). Nende avaldamise ja heakskiitmisega kindlustatakse nimede kaitse selliste muudatuste eest, mille põhjendus on puht-nomenklatuurne, s.t. mis pole seotud muudatustega klassifikatsioonis.

Zooloogiline, botaaniline ja mikrobioloogiline koodeks sisaldavad olulisi erinevusi ja terminoloogilisi ebakõlasid, mille ühtlustamist on juba kaua arutatud. Praegu valmistatakse ette kõigi elusolendite ühise nomenklatuurikoodeksi projekti, mis loodetavalt hakkab kehtima aastast 2000. Selleni on oluline on teada liigist kõrgemate taksonite nimetuste lõppliidete erinevusi. Üldreeglina on need:

Takson	Taimed, seened	Loomad
Selts	-ales	
Alamselts	-ineae	
Ülemsugukond		-oidea
Sugukond	-aceae	-idae
Alamsugukond	-oideae	-inae
Triibus	-eae	-ini
Alamtriibus	-inae	

Pange tähele, et sarnane lõpp tähistab loomade ja taimede puhul mõnel juhul erinevaid kategooriaid. Seltsi ja alamseltsi nimed pole zooloogilises nomenklatuuris reglementeeritud; botaanilises nomenklatuuris pole kasutusel ülemsugukonna kategooriat.

12. Identifitseerimine ehk määramine

Süsteematika üheks allosaks on identifitseerimine – üksikisendite mõnda juba teadaolevasse (kirjeldatud) liiki või uue liigi puhul perekonda kuuluvuse kindlaksmääramine. Seda teostatakse võrdlemise teel, kusjuures meil peab (peaks) eelnevalt teada olema sarnaste liikide varieeruvus kõigi identifitseerimisel kasutatavate tunnuste osas.

Feneetilisi meetodeid kasutades on meil kahtlastel juhtudel võimalik kasutada diskriminantanalüüsi (mida siin ei käsitleta). Tavapraktikas kasutame nn. määramistabeleid ja arvutiprogrammide kasutamiseiga töötavat dialoogrežiimis (*on-line*) identifitseerimist.

Bioloogide üheks ülesandeks on selliste määrajate koostamine. Määramistabeli (*key*) koostamise idee on peaaegu muutumatu pärit Lamarckilt, kes koostas esimese (1778). Esimene arvutil dialoogrežiimis kasutatav määraja valmis A. S. Boughey jt. poolt 1968; mustvalged joonised lisati sellistele 1985, värvilised illustratsioonid – 1988.

Hea määramistabel on dihhotoomse ülesehitusega: igas punktis on valikuvõimalus kahe teineteist välistava tunnuse (tunnuse seisundi) vahel – küsimus teesi või antiteesi valikust. Sellises tabelis on küsimuste arv üldjuhul $Q = T - 1$ kus T on taksonite arv. Parimad on need tunnused, mis on kõige informatiivsemad (selle määramist vt. lk. 30) ja jagavad käsitleda jäänud liikide hulga kaheks võrdseks osaks. Ideaalses määramistabelis tuleb liigi nimeni jõudmiseks vastata küsimustele, mille arv $L = \log_2 T$ Arvutades mingi olemasoleva määramistabeli juures *keskmise* küsimuste arvu, millele tuleb vastata iga liigini jõudmiseks, ja võrreldes seda ülalesitatud algoritmi järele leitud L väärtusega, saame hinnata tabeli koostamise edukust.

Määraja koostamisele asudes tuleb küsimusi *kaaluda*: selgeid, kindlamaid, kasutajale mugavamaid küsimusi tuleb kasutada tabeli algusosas.

Sellistele nõuetele vastavaid määramistabeleid, milles pealegi on garanteeritud teesi ja antiteesi tegelik teineteise välistamine, on võimalik koostada programmi *DELTA* abil. Esimeseks tööks on seejuures tunnuste loetelu koostamine; järgneb iga liigi kodeeritult kirjeldamine, järgides tunnuste loetelu. Lubatav on tunnuse kahe või mitme seisundi koosesinemise puhul kasutada kodeeritud sõnu *või; ja; kuni*; tarvitatakse ka kodeerituna sõnu *tunnus puudub; tunnuse seisund on teadmata*. Tunnustele antakse subjektiivne headuse hinnang (mida korduval katsetamisel on lihtne muuta); märgitakse, kui palju sama (varieeruv) liik võib määramistabelis korduda. Programm genereerib trükivalmis määramistabeli, mida saab toimetamise käigus muuta või üksikuid osi uuesti teha.

Mistahes trükitud määrajat kasutades on raskuseks vajadus etteantud teeside järjestusest kinni pidada. Sageli tuleb alguses vastata küsimusele mõne organi kohta, mida uuritaval eksemplaril pole (näiteks küsimus vilja kujust alles õitsemist alustanud taimel). Organism võiks olla hõlpsasti äratuntav mingi silmatorkava tunnuse järgi, määrajas jõutakse selle tunnuseni aga näiteks alles eelviimases teesis.

Määramise alustamist mistahes tunnusest võimaldab **interaktiivne** ehk dialoogrežiimis (*on-line*) määraja, mis on salvestatud personaalarvutis kasutataval kujul. Pärast mistahes tunnuse sisestamist teatab programm, mitu liiki (ja millised) on veel «kandidaatideks» jäänud. Nüüd võib valida järgmise suvalise tunnuse, või lasta programmil esitada nende liikide parimad eristustunnused. Üks levinumaid ja ka Eestis kasutusel olev selliste määramisvahendite alusprogramme on *DELTA Intkey*. Koos kodeeritud liigikirjeldustega võib programmi andmebaasi lisada jooniseid ja fotosid nii tunnuste kui ka liikide kohta.

Ikka suurema levikuga on maailmas *CD ROM*idele (s.t. mahukaile laserdiskettidele) kopeeritud illustreeritud identifitseerimissüsteemid. Nende kasutamine nõuab suhteliselt head personaalarvutit ja neil vastava draivi olemasolu. Viimaseil aastail on välja töötatud ka teisi arvuti abil identifitseerimist võimaldavaid süsteeme, mis töötavad nn. *World Wide Web*-i (*WWW*) hüpertextide meetodil. Viimane võimaldab oma arvutis kasutada mitmetes eri failides leiduvaid, mitmetes maailma eri andmebaasides paiknevaid tekste, illustratsioone, videoklippe ja ka hääli (näit. linnulaulu näidiseid).

13. Süstemaatiku töö korraldus

Siinkohal vaadeldakse ainult neid süstemaatiku igapäevase töö külgi, mis on vähemtraditsioonilised ja ei olene kuigivõrd mingi kindla rühma käsitlemisest.

Välitöödel uue materjali kogumine on Eesti süstemaatikute traditsiooniline, kuid mitte just hädavajalik tegevus. Õigemini on see vajalik

eelkõige selleks, et saavutada looduse kui terviku, liikide kui terviklike, kuid varieeruvate olendite ja koosluste kui liikidest erinevate reaalsuste olemasolu teatud «tunnetamist». Välitöödega kaasneb sageli ka bio-geograafilise andmestiku kogumine, seetõttu peaks nende teostaja olema tuttav levikukaartide koostamise tänapäevaste meetoditega. Neist tuleks teada võrkkaartide (*grid*-süsteemide), eriti UTM-võrgustikul tuginevate kasutamist ja levikukaartide koostamist arvutiprogrammide abil (millest Eestis on tuntuim *DMAP*). Oma asukoha, seega ka leiukoha geograafiliste koordinaatide määramine toimub praegusajal suhteliselt odava ja kerge, umbes 300-400 grammi kaaluva GPS satelliinavigaatori abil.

Paljud, ja mitte ainult algajad bioloogid ei pööra küllaldast tähelepanu oma uurimisreiside, eksperimentide, sümposiumides osalemise, teadussidemete korralikule dokumenteerimisele. Välitööde märkmikud ja katseprotokollid, nõupidamistel tehtud märkmed, kolleegide aadressid peavad olema loetavad ja arusaadavad. Seda ka aastate pärast, kui isiklik mälu on nõrgenenud, ning soovitatavalt ka Teie elutööst saja aasta pärast dissertatsiooni kirjutavale teadusajaloolasele. Kirjalikult säilitatav peaks olema samas formaadis, aastate järgi nummerdatud või teisiti korrastatud. Saadud andmestiku kandmise puhul arvutifaili tuleks seda teha mingit üldlevinud andmebaasiprogrammi kasutades; reeglina on see hiljem hõlpsasti üle viidav uuema programmi andmefaili.

Kollektsioonide kasutamine, asugu need kustahes, on süstemaatiku töös endastmõistetav. Selleks peab omama neist ülevaate (botaanikutel on vastavaks käsiraamatuks *P. K. Holmgren, N. H. Holmgren & L. C. Barnett, Index Herbariorum, Part 1.*, mille viimane, 8. trükk ilmus 1990). Enamus muuseume saadab eksemplare tunnustatud teadusasutustele laenuna ajutiseks kasutamiseks. Nende puhul tuleb piinliku täpsusega kiinni pidada tagastamise tähtajast ja laenutamisel kehtestatud reeglist, mis tagavad eksemplaride säiluvuse.

13.1. Standardid ja käsiraamatud

Standardite väljatöötamise ja andmebaaside korrastamisega tegeleb 1985. aastast alates Taksonoomiliste Andmebaaside Töörühm (*Taxonomic Taxabases Working Group*, lühendatult TDWG), mille sekretariaat asub praegu *Smithsonian Institution*'is (Washington, USA). Paraku saame siin käsiraamatuist tutvustada peamiselt vaid botaanilisi ja mükoloogilisi. Taksoneid nimetades, eriti aga uusi kirjeldades on kohustuslik jälgida nomenklatuurikoodeksites (vt. lk. 96) esitatud nõudeid. Taim- ja seentaksonite autorimmede standardiseeritud lühendid, mille kasutamist nõuavad kõigi soliidsemate ajakirjade toimetused, on toodud käsiraamatus *R. K. Brummitt & C. E. Powell (eds.), Authors of plant names*. Kew, 1992. Botaaniliste (aga rohkelt ka muude bioloogiliste ja rakendusbioloogiliste) perioodiliste väljaannete standardlühendid on toodud teoses *G. D. R. Bridson & E. R. Smith, B-P-H/S. Botanico-Periodicum-Huntianum/Supplementum*. Pittsburgh, 1991. Suurim botaaniline bibliograafia (autorite kaupa) koos teoste standardsete lühenditega on teoses *F. A. Stafleu (& E. A. Mennega), Taxonomic literature. 2 ed., 1-7 (1976-)*. Utrecht. Sellele teosele on seni ilmunud kolm täiendusköidet. Kasutusel olevate taimede, seente ja limaseente perekondade korrektsed nimed koos kommentaaridega on toodud teoses *W. Greuter et al., NCU-3. Names in current use for extant plant genera*. Königstein, 1993. Taimede geograafilise leviku regioonide, nende nimetuste ja nimelühendite standard on avaldatud brošüüris *S. Hollis & R. K. Brummitt, World geographical scheme for recording plant distributions*. Pittsburgh, 1992. Liigikirjelduste koostamise standardprogrammiks on TDWG poolt kinnitatud juba mainitud *DELTA*. Taimeliikide nimetuste, autorite ja avaldamiskohtade esitamise standardiks on teos: *F. A. Bisby, Plant names in botanical databases*. Pittsburgh, 1994.

13.2. Andmebaasid

Andmebaasiks nimetatakse struktuuriga andmete kogumit koos seda organiseeriva süsteemiga. Arvuti-andmebaasidele esitatavaist nõudeist on olulisemad:

1. Andmeid peab olema võimalik leida mistahes kombinatsioonis ja vajalikus järjestuses.

2. Selleks peab andmestik olema indekseeritud korraga mitme eri *välja* põhjal (näiteks kirjanduse loetelu puhul nii autori, pealkirja, ilmunisaasta kui ka eriala järgi).

3. Soovitud andmeid peab olema hõlbus mistahes kombinatsioonis nii kuvaril näha kui ka välja trükkida.

4. Peab olema võimalus andmeid lisada, toimetada ja kustutada, kusjuures nende indekseeritud järjestus peab automaatselt korrastuma.

Oma teadustöökäes vajalikud andmebaasid tuleb teadlasel sageli ise luua. Neisse koondatakse väli- ja laboratoorses töös saadud analüüsiandmed, kaasa arvatud kollektsoonieksemplaride dokumentatsioon ja kasutatud või tulevikus oletatavalt vajaliku kirjanduse bibliograafia.

Arvuti-andmebaaside koostamiseks ja kasutamiseks on mitmeid sobivaid personaalarvutite programme. Varem laialt levinud *dBASE* kõrval on praegu eelistatavamad *FoxPro* ja *ACCESS*. Bibliograafilistest andmebaasiprogrammidest on praegu bioloogide poolt eelistatumaid *PAPYRUS*. Taksonoomiliste andmebaaside tegemisel tuleks kohe ette näha nende polüfunktsionaalsus: sama, eksemplaride kohta koostatud andmebaas peaks võimaldama etikettide printimist, ökoloogia-alase info lisamist, tunnuste kodeeritud või kodeerimata sisestamist, levikukaartide koostamist arvuti abil. Mitmetes suurtes herbariumides (eriti USA-s ja Ühendatud Kuningriigis) on kasutusel universaalsed herbariumimajanduse programmid, enamasti levitatakse neid tasuta. Eestisse on levinud neist *BRAHMS*; selle kasutamist raskendab programmi väga suur maht. Andmebaaside kohta soovitatavast kirjandusest märgime siin R. J. Pankhursti teost (vt. lk. 105).

13.3. Internet

on praegu levinuim elektroonilise kommunikatsiooni süsteem, mis võimaldab pidada kiiret kirjavahetust teiste süstemaatikutega ja saada uudisgruppidesse ehk nn. *listidesse* registreerumisel jooksvat infot ning osaleda diskussioonides. Kasutades *FTP* ja *GOPHER* -võimalusi saab oma arvutisse mujalt üle kopeerida paljusid kasulikke programme ja lugeda vajaliku infoga faile. *GOPHERi* abil saab teha päringuid mitmetest üldvajalikest andmebaasidest. Tänapäeval on süstemaatiku töö neid võimalusi kasutamata väheproduktiivne.

Et mingi uudisgrupi liikmeks saada, piisab, kui *Internetiga* moodemi ja vastava programmi abil ühendatud arvutil saadate grupi aadressil, subjektirida tühjaks jättes üherealise sõnumi *SUBSCRIBE* <listi nimetus> <saatja ees- ja perekonnanimi> Juba mõne tunni pärast saate teate grupi liikmeks arvamise kohta, informatsiooni selle eesmärkidest, soovi korral liikmete ja nende aadresside nimestiku jm. Samuti hakkate automaatselt saama grupi liikmete poolt üksteisele saadetavat infot; võite ka ise saata nii päringuid kui ka uudiseid.

Saamaks andmeid umbes 80 bioloogia-alase *listi* kohta koos juhendiga, kuidas nendega ühendusse astuda, tuleb saata aadressil

biosci-server@net.bio.net üherealine käsusõnum (ilma saatja nime): info ukinfo

Botaanikute-süstemaatikute listi *TAXACOM* saamiseks tuleks saata kiri Dr. James H. Beach'ile aadressil *BEACH@HUH.HARVARD.EDU* Botaanikute-süstemaatikute elektronposti-aadresside nimestiku saate Dr. Jane Mygatt'ilt aadressil *JMYGATT@BOOTES.UNM.EDU* Mükoloogide-süstemaatikute analoogne nimestik on saadav küsides Dr. Pavel Lizon'ilt aadressil *PL18@CORNELL.EDU* Evolutsiooniprobleemide (ka süstemaatika) arutluseks on *list DARWIN-L*; sellesse saamiseks saatke *subscribe*-sõnum aadressil *listserv@ukanaix.cc.ukans.edu*

Suhteliselt uus on võimalus kasutada *World Wide Web-i* (WWW). See tugineb *hüpertekstide* kasutamisele: on võimalik ühendust saada mistahes maailma paigas asuva tekstide kogumiga (kuhu võivad kuuluda

ka salvestatud pildid ja heli) ja selle mingist osast edasi minna mujal hoitavatesse omavahel seostatud tekstidesse.

Süstemaatikule võiks huvi pakkuda ühenduse saamine Elupuu Projektiga (*The Tree of Life Project*), mille pidulik avamine toimus jaanuaris 1996. Kirjutame oma WWW programmi (näit. *Mosaic* või *NetScape*) kuvaril nähtavasse dialoogikasti aadressi:

<http://phylogeny.arizona.edu/tree/phylogeny.html>

Saame ühenduse Arizona Ülikooli arvutiga ja ekraanile ilmub infolehekülj. Valides hiire abil selle tekstis soovitud märgusõna, saame ühenduse mujal asuva teise arvutiga. Selle leheküljelt valitud märgusõna abil võime minna kolmanda arvuti teksti lugema, ja nii võib jätkata. Elupuu projektiga oli 1996. a. alguses hõlmatud 120 teadlast. Projekti eesmärgiks on anda illustreeritud informatsiooni kõigist organismirühmadest, esitada andmeid nende fülogeneesi ja tunnuste kohta, kirjandusviiteid jm. Vähe-malt osaliselt soovitakse andmeid esitada ka üksikliikide kohta.

Üldisema ülevaate saamiseks WWW abil bioloogile avanevaist võimalusist tuleks alustada aadressist <http://www.bio.net/>

Ülal lühidalt kirjeldatud Interneti võimaluste kasutamist peaks süstemaatik õppima ülikoolis või mujal vastavatel erikursustel – seda enam, et ülaltoodud näited juba väga ruttu vananevad.

13.4. Süstemaatikute rahvusvahelised organisatsioonid

Kõiki bioloogide assotsiatsioone ühendab Rahvusvaheline Bioloogiateaduste Unioon (International Union for Biological Sciences – IUBS). Sellesse kuuluvad rahvuslikud komiteed ja teaduslike liikmete seas ka 16 süstemaatikuid ühendavat assotsiatsiooni, seltsi, kongressi, mis omakorda ühendavad sadu rahvusvahelisi seltse ja ühinguid. Uniooni poolt on algatatud uus programm «Liigid 2000: maailmas tuntud liikide indeks» (*Species 2000: Indexing the World's known Species*), millest on kujunemas andmebaaside rahvusvaheline võrk. Algatusrühma esimees on F. A. Bisby, sekretariaat asub järgmises lõigus käsitletava ETI juures Madalmaades.

Taksonoomilise Identifitseerimise Ekspertsenter (ETI) keskusega Amsterdami Ülikooli juures ühendab süstemaatikuid, kes on kavaks võtnud koostada ja laserdisketidel (CD-ROMidel) kättesaadavaks teha kõigi elusolendite rühmade interaktiivsed illustreeritud määramistabelid, levikukaardid ja kogu taksonite kohta käiva ning maailma bioloogilist mitmekesisust dokumenteeriva informatsiooni.

Taimesüstemaatikute (ja mükoloogide) suurimaks organisatsiooniks on Rahvusvaheline Taimesüstemaatika Assotsiatsioon (International Association for Plant Taxonomy). See korraldab rahvusvahelisi botaanika kongresse, on botaanilise nomenklatuurikoodeksi pidaja, annab välja aja- kirja "Taxon" (1996 - 45. aastakäik) ja kirjastab käsiraamatuid.

BioNET-INTERNATIONAL (asutatud 1995) ühendab selgrootute ja mikroorganismide (incl. seente) uurijaid koostööks süstemaatikaalase töö edendamiseks peamiselt arengumaades.

Rahvusvaheline Taksonoomiliste Andmebaaside Töörühm (International Taxonomic Database Working Group - TDWG, asutatud 1985) töötab välja ja kooskõlastab süstemaatika-alaseid standardeid kasutamiseks nii arvuti-andmebaasides kui ka trükistes.

Soovitatav kirjandus

Olulisim õppekirjandus on märgitud tärniga * autori nime ees.

Teaduse metodoloogia

Chalmers, A. F. 1991. What is this thing called science? 2nd ed. Open University Press. – Tõlge eesti keelde: Mis on siis õieti teadus? (1996, trükkis).

Süstemaatika üldkäsitlusi

Panchen, A. L. 1992. Classification, evolution, and the nature of biology. Cambridge University Press, Cambridge & New York.

* Quicke, D. L. J. 1993. Principles and techniques of contemporary taxonomy. Blackie Academic & Professional. London.

Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley & Sons, New York.

Liigi probleem

Grant, V. 1981. Plant speciation. Columbia University Press, New York. – Tõlge vene keelde: Vidoobrazovanie u rastenij. Mir, Moskva 1984.

* O'Hara, R. J. 1993. Systematic generalization, historical fate, and the species problem. – Systematic Biology 42 (3): 231–246.

Feneetika

Dunn, G. & Everitt, D. M. 1982. An introduction to mathematical taxonomy. Cambridge University Press, Cambridge, New York & Melbourne.

Fülogeneetiline süstemaatika

* Forey, P. L., Humphries, C. J. et al. 1993. Cladistics. A practical course in systematics. Clarendon Press, Oxford.

Wiley E. O., Siegel-Causey, D. et al. 1991. *The compleat cladist. A primer of phylogenetic procedures.* The University of Kansas Museum of Natural History, Lawrence.

Molekulaarsüsteematika

Hillis, D. M. & Moritz, C. (eds.) 1996. *Molecular systematics.* 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland (Mass.).

Andmebaasid, arvutite kasutamine

Pankhurst, R. J. 1991. *Practical taxonomic computing.* Cambridge University Press, Cambridge et al.

Eestikeelset kirjandust

Mayr, E. 1974. Süsteematika tähtsus nüüdisaja bioloogias. – *Eesti Loodus* 1974 (3): 137–141.

Kallak, H. 1986. *Adaptatsioone ja liigiteke.* Tartu Riiklik Ülikool, Tartu.

Kallak, H. 1990. *Bioevolutsioon.* Valgus, Tartu.

Parmasto, E. 1991. Polegi enam sookailu. – *Eesti Loodus* 1991 (9–10): 569–572.

Vaga, A. 1948. *Taimesüsteematika alused.* Tartu.

Olulisemad ajakirjad

Cladistics. The International Journal of the Willi Hennig Society. Westport, London (1985–).

Systematic Biology (varem: *Systematic Zoology*). Washington, D.C. (1952–).

Molecular Phylogenetics and Evolution. Academic Press (1992–).

Trends in Ecology and Evolution (TREE). Elsevier Science Ltd. (1986–)

Systematic Botany. American Society of Plant Taxonomists (1976–).

Eestikeelsete mõistete register

- A-B-C-süsteem 17
- agaamne kompleks 12
- alamklass 22
- alamliik 20
- alamperekond 22
- alamselts 22
- alamsugukond 22
- alamvarieteet 20
- alamvorm 20
- allopolüploid 12
- ACCTRAN 66
- amfiploid 12
- andmebaas 101
- atribuut 26
- autopolüploid 12
- basionüüm 93
- biosüsteemaatika 7
- bootstrap*-meetod 71
- BRAHMS 100
- Bremeri toetus 71
- Camin-Sokali parsimoonia 65
- deem 21
 - autodeem 21
 - gamodeem 21
 - topodeem 21
 - ökodeem 21
- deletsioon 60
- DELTA 96, 97
- DELTRAN 66
- dendrogramm 47
- deskriptor 26
- distant 42
 - binaarsete tunnuste 43
 - eukleidiline 44, 45
 - kvalitatiivsete tunnuste 43
 - kvantitatiivsete tunnuste 43
 - maatriks 42
 - manhattani 44, 45
 - mastaapimine 44
 - distant 98
 - mõõtmine 42
 - ranžeerimine 44
 - skaleerimine 44
 - standardiseerimine 44
 - taksonoomiline 47
- DMAP 98
- Dollo parsimoonia 64
- Dollo seadus 64
- erinevus, summarne 41
- essents 14
- falsifitseerimine 40
- fenogramm 46, 47, 49
- Fitchi parsimoonia 65
- fülogeneesipuu 40
 - hüpoteetiline 57
- fülogramm 78
- Goloboffi meetod 69
- Goweri meetod 44
- graaf 47
- HENNIG86 78
- heterobatmia 87
- hiaatus 13, 16, 22, 27
- hierarhiline süsteem 36
- hierarhilised kategooriad 22
- holotüüp 93
- homoloogia 32
 - iteratiivne 34
 - kriteeriumid 34
 - latentne 35
- homonüüm 94
- homoplaasia 66
- HTU 26
- hõimkond 22
- hüpertekst 101
- indiviid (loogikas) 9
- Internet 101
- intersteriilne rühm 15, 17
- isotüüp 93

- kategooriate hierarhia 9, 38
- kingapaclameetod 71
- klaad 26, 56, 62
 - lahendamata 72
- kladistika 39, 55
- kladogramm 56, 62, 77, 79
 - pikkus 62
 - resolutsioon 68
 - sõlmevahe 70
 - topoloogia 70, 72
- klaaditoetus 70
- klass 22
 - loogikas 9
- klassifikatsioon
 - feneetiline 39
 - hierarhiline 80
 - nõuded 37
 - üldotstarbeline 89
- klassifitseerimine 9, 36
 - aglomeratiivne meetod 36
 - divisiivne meetod 36
 - hulga jaotamine 36
 - loogikas 36
 - taksonite ühendamine 36
- klaster 41, 47
- klasteranalüüs 47
- klasterdus
 - kaalumata paaride meetod 49
 - keskmise seose 49
 - kesksideme 49
 - lähima naabri 47
 - lähimsideme 47
 - täieliku seotuse 48
 - täissideme 48
 - ühese seose 47
 - UPGMA 49
- klikimeetod 74
- klikk 74
- kofeneetilise korrelatsiooni koefitsient 50
- kombinatsioon, uus 93
- konsensuspuu
 - enamusreegli- 74
 - range 50, 51, 72
- konvergensitest 34
- laguindeks 71
- lektotüüp 93
- liigikontseptsioon 13
 - bioloogiline 14, 15
 - essentsialistlik 13
 - fülogeneetiline 15
 - isolatsioonistlik 14
 - kohesiooni- 15
 - morfoloogiline 13
 - nominalistlik 13
 - operatsioonalsus 14, 15
 - tuvastus- 14
 - tüpoloogiline 13, 14
- liigisisesed ühikud 20
- liigist kõrgemad ühikud 22
- liigitamine, loogiline 36
- liigiteke 11
 - allopatriline 11
 - hübriid- 11
 - kvant- 11
 - polüploidsega seotud 12
 - sümpatriline 11
- liik 9
 - Darwinil 16
 - definiitsioon 16
 - dimensioonideta 10
 - eelteaduslik käsitlus 9
 - eristamine 17
 - essents 37
 - kaksik- 10
 - kollektiiv- 12
 - kriitiline 10
 - kui mudel 18
 - loogika mõistena 10
 - mikro- 12
 - mittedimensionaalne 10, 16
 - olemus 9
 - pisi- 10, 12

- liik
 - pool- 21
 - praktiline standard 17
 - prototüüp 13
 - reaalsus 18
 - ring- 21
 - sõsar- 10
 - teisik- 10
 - uniparentaalne 12
 - varjatud 10
 - ühevanemalise pärilik-
kusega 12
 - ülem- 21
- list 101
- lävemeetod 74
- MacClade 80
- meetod
 - aglomeratiivne 36
 - divisiivne 36
- meetrika
 - Canberra 46, 49
 - Minkowski 46
- mest 21
- minimaalkauguse puu 54
- mustrikladism 88
- muutuja 26
- muutussamm 62
- mõtteviis, essentsialistlik 14
- määraja
 - interaktiivne 97
 - dialoogrežiimis 97
- määramistabel 97
- NCU projekt 96
- nimi
 - konserveerimine 94
 - korrektne 94
 - prioriteetne 94
- nomenklatuur
 - binaarne 37, 92
 - koodeksid 92
 - reeglid 91
- Occami habemenuga 58
- ontogeneetilise meetod
 - tunnuste polariseerimisel 60
- operatsionaalsus 14
- ordinatsioonimeetodid 52
- OTU 26
- paratüüp 93
- PAUP 76
- peakomponentanalüüs 52
- peakoordinaatanalüüs 54
- pedomorfoos 60
- Pee-Wee 78
- perekond 22, 23
 - reaalsus 23
- PHYLIP 78
- piirangud 33, 64, 66
- populatsioon 21
- puu 47
 - harunemispunkt 26
 - harunemissõlm 26
 - juurega 49
 - juureta 61
 - topoloogia 70, 72, 73
- püsivusindeks 66
- rekapitulatsioon 60
- resolutsioon 50
- riik 21
- robustsus, meetodi 75
- säästuprintsiip 40, 58, 64
- sarnasus
 - feneetiline 34
 - mõõtmine 42
 - üldine 42
- sarnasuskoeffitsient
 - Jaccard'i 43
 - liht- 43
- seeria 22
- seksioon 22
- selts 22
- Shannoni valem 30
- siserühm 60
- Smirnoffi koeffitsient 46
- standardid 99

- sugukond 22
- sõsarrühm 60
- säästuprintsiip 40, 58, 64
- sünapomorf 33, 56
- süngaameon 21
- sünonüüm
 - fakultatiivne 94
 - obligaatne 94
- süsteem
 - kunstlik 36
 - loomulik 36, 41
- süstemaatika 7
 - empiiriline 38
 - evolutsiooniline 24, 41, 89
 - feneetiline 38, 41, 54
 - fülogeneetiline 39, 55
 - intuitiivne 38
 - kogemuslik 38
- süsteematiseerimine 9
- takson 9
 - holofüleetiline 24
 - hüpoteetiline 26
 - monofüleetiline 15, 23, 24, 58, 72
 - parafüleetiline 24
 - polüfüleetiline 24
 - primitiivne 87
 - terminaalne 26, 70
- taksonoomia 7
 - α -taksonoomia 8
 - β -taksonoomia 9
 - kemo- 26
 - numbriline 39
- taksonoomiline ühik
 - hüpoteetiline 26
 - operatsiooniline 26
- transformeeritud kladism 88
- triibus 22
- tunnus 26, 28, 58
 - adiitiivne kodeerimine 29
 - apomorfne 32, 56
 - aposterioorne kaalumine 31
- tunnus
 - aprioorne kaalumine 31
 - argumenteerimine 59
 - astakuline 28
 - autapomorfne 62
 - binaarne 29, 43
 - binaarne kodeerimine 29, 30
 - homoloogsed 33
 - informatiivsus 30
 - intervall- 28
 - iteratiivne kaalumine 68
 - järjestamata 28
 - järjestatud 28
 - kaalumine 31, 68
 - kaheastmeline 29
 - kladistikas 58
 - klassifitseeriv 28
 - kodeerimine 29
 - kvalitatiivne 28, 43
 - kvantitatiivne 28, 43
 - loendatav 28
 - loetelu 33
 - loogiline 29
 - meetriline 28
 - meristiline 28
 - molekulaarsüsteemaatiline 82
 - muundumisseeria 27
 - muutuste puu 65
 - möödetav 28
 - ordineerimata 28
 - ordineeritud 28
 - parallelism 33, 62
 - plesiomorfne 32, 56
 - polariseerimine 59
 - polügeenne 44
 - reversioon 59, 62
 - seisund 27
 - sümplesiomorfne 61
 - sünapomorfne 56, 61
 - transformatsiooniseeria 27, 58
 - transformeerimine 29

- tunnus
 - variatsioonikoeffitsient 27
 - väärtus 27
- tunnusruum 41, 43
- tüüpide meetod 93
- uudisegrupp 101
- valimiviga 76
- variatsioonikoeffitsient 27
- varieteet 20
- verifitseerimine 40
- vorm 20, 21
- välisrühm 60
 - funktsionaalne 61
- välisrühma meetod polariseerimisel 60
- Wagneri parsimoonia 65
- Wagneri võrk 61
- World Wide Web 97, 101
- üldtoetuse indeks 71
- ülemsugukond 22

Ingliskeelsete terminite register

- agamic complex 12
- apomorphic 32
- average-linkage clustering 48
- biological species concept 14
- Bremer support 71
- character 26
- character state 27
- character state tree 65
- characteristics 29
- clade 26, 62
- cladistics 39
- clique method 74
- cluster 41, 47
- cohesion concept 15
- collective species 12
- complete-linkage clustering 48
- concept of species 13
- consistency index 66
- constraints 33, 66
- cophenetic correlation
 - coefficient 50
- cryptic species 10
- decay index 71
- deme 21
- dendrogram 47
- distance 42
- empirical taxonomy 38
- essentialistic species concept 13
- evolutionary taxonomy 41
- form 20
- general purpose classification 89
- heterobathmy 87
- hypothetic taxonomic unit 26
- hypothetical taxon 26
- infraspecific taxa 20
- ingroup 60
- internode 70
- intersterility group 15
- majority rule consensus tree 74
- microspecies 12
- minimum spanning tree 54
- monophyletic 23
- morphological species concept 13
- names in current use 14
- natural order 89
- natural system 40
- nearest neighbour method 47
- nominalistic species concept 13
- non-dimensional species 10
- numerical taxonomy 39

on-line identification 96
operational taxonomic unit 26
OTU 26
outgroup 60
paraphyletic 24
parsimony 40
pattern cladistics 88
pattern recognition 55
phenetic taxonomy 38
phenetics 38
phenogram 47
phylogenetic species concept 15
phylogenetic taxonomy 39
phylogenetics 39
phylogram 78
plesiomorphic 32
polyphyletic 24
practical standard 17
principal component analysis 52
principal coordinate analysis 52
principle of parsimony 40, 58
recognition concept of species 14
ring species 21
rooted tree 49
sampling error 76
semispecies 21
sibling species 10
single-link method 47
single-linkage clustering 47
sister group 60
speciation 11
species 8
species concept 13
species definition 16
strict consensus tree 50, 72
subform 20
subspecies 20
subvariety 20
superspecies 21
supraspecific taxa 22
support 70
synapomorph 33
syngameon 21
systematics 7
taxon 9
taxonomic distance 47
taxonomy 7
terminal taxon 26
threshold method 74
transformation series 27
transformed cladistics 88
typological species concept 13
uniparental species 12
unresolved clade 72
unrooted tree 61
UPGMA 48
variety 20
Wagner network 61
World Wide Web 97
WWW 97



Biosüsteematika