

MIECZYSLAW WOLSAN

Instytut Paleobiologii PAN

al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

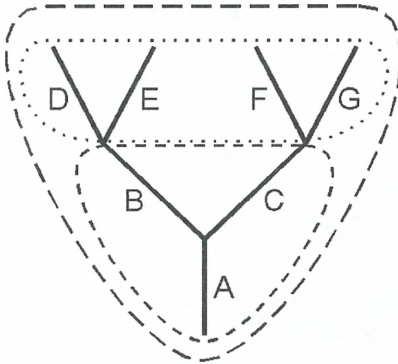
FILOGENEZA A KLADYSTYKA

Przyroda ożywiona zdumiewa swą różnorodnością. Liczbę gatunków organizmów występujących współcześnie na kuli ziemskiej szacuje się na przynajmniej 5–10 milionów, z których poznano zaledwie 1,5 miliona. Dostępna dokumentacja paleontologiczna pozwala ocenić liczbę gatunków wymarłych na nie mniej niż pół miliarda (MAYR i ASHLOCK 1991). Zgodnie z teorią ewolucji wszystkie te organizmy — zarówno dziś żyjące, jak i wymarłe — wywodzą się od wspólnego przodka, który pojawił się na Ziemi ponad 3,5 miliarda lat temu (SCHOPF i KLEIN 1992). Jeśli cały ten świat istot żywych przedstawić schematycznie w przestrzeni wyznaczonej współrzędnymi czasu oraz długości i szerokości geograficznej, to uzyska się obraz rozgałęziającego się drzewa. Najniższą i jednocześnie najstarszą część pnia tego drzewa tworzyć będą pierwsze organizmy, a najwyższą i najmłodszą część jego korony — gatunki współczesne. Tak wyobrażone drzewo można nazwać drzewem rodowym lub filogenetycznym organizmów, ponieważ jest wiernym odzwierciedleniem historii ich rozwoju rodowego, czyli filogenezy. Aby więc filogenezę życia na Ziemi poznać, należy odtworzyć wygląd drzewa rodowego organizmów, czyli określić zawartość kolejnych jego odgałęzień oraz rozpoznać wzajemne związki przestrzenne (genealogiczne) pomiędzy nimi. Odgałęzienia drzewa rodowego to nic innego jak grupy organizmów wywodzących się od wspólnego przodka. Grupy te są naturalnymi i obiektywnymi jednostkami filogenezy, utworzonymi w procesie ewolucji przez przyrodę. Nazywa się je kladami lub grupami monofiletycznymi (holofiletycznymi) w odróżnieniu od sztucznych i subiektywnych grup parafyletycznych i polifyletycznych tworzonych przez człowieka (rys. 1, WILEY 1981).

Teoria dziedziczności dostarcza argumentów za słusnością wnioskowania o pokrewieństwie pomiędzy organizmami w oparciu o podobieństwa wynikające z dziedziczenia cech po wspólnych przodkach. Podobieństwa takie są zwane homologiami lub cechami homologicznymi. Z dwóch cech homologicznych, z których jedna powstała bezpośrednio z drugiej (np. łuska gadów i pióro ptaków), ta wyjściowa (łuska) jest plezjomorfią, czyli cechą plezjomorficzną, a wyprowadzona (pióro) — apomorfią, czyli cechą apomorficzną (rys. 2, HENNIG 1966). Plezjomorfia występująca w gatunku macierzystym grupy monofiletycznej (rys. 1) nosi nazwę symplezjomorfii lub cechy symplezjomorficznej tej grupy,

podczas gdy apomorfia obecna w gatunku macierzystym nazywa się synapomorfia lub cechą synapomorficzną (rys. 2, HENNIG 1966).

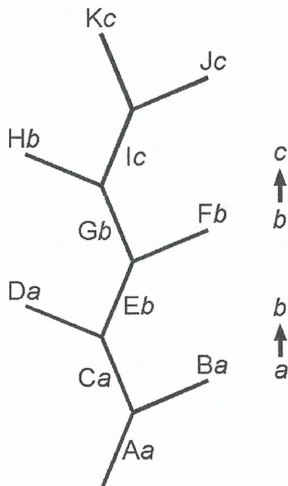
- — grupa monofiletyczna
- grupa parafyletyczna
- grupa polifyletyczna



Rys. 1. Schemat odgałęzienia drzewa rodzowego organizmów utworzonego z gatunków A-G.

Grupa monofiletyczna obejmuje gatunek macierzysty (najbliższego wspólnego przodka) wraz ze wszystkimi gatunkami potomnymi (np. grupa ABCDEFG z gatunkiem macierzystym A). Grupę parafyletyczną stanowi gatunek macierzysty wraz z częścią gatunków potomnych (np. grupa ABC z gatunkiem macierzystym A). Grupa polifyletyczna nie zawiera gatunku macierzystego gatunków do niej włączonych (np. grupa DEFG, do której nie należy najbliższy wspólny przodek gatunków D-G, czyli ich gatunek macierzysty A).

Rekonstrukcja drzewa rodzowego organizmów należy do zadań systematyki, czyli nauki o zróżnicowaniu świata organicznego, a dokładniej do taksonomii, to jest tej części systematyki, która obejmuje teorię i praktykę klasyfikowania organizmów. Jest logiczne, że właśnie hierarchiczny układ grup monofiletycznych powinien stanowić podstawę klasyfikacji przyrody ożywionej — klasyfikacji, której hierarchiczność wynika z rzeczywistej hierarchii genealogicznych powiązań pomiędzy organizmami. Tylko klasyfikacja odzwierciedlająca unikatową przecież filogenezę może zapewnić systematyce i całej biologii jednoznaczny i trwały fundament. Poprzez dążenie do odtworzenia filogenez, taksonomia przestaje być nieciekawym zajęciem, zmierzającym do arbitralnego „uporządkowania” zróżnicowania otaczającego świata żywego, a staje się fascynującą i ważną dziedziną biologii ewolucyjnej, dostarczającą istotnych wiadomości o klasyfikowanych organizmach — wiadomości, które wynikają z historii ich rozwoju.



Rys. 2. Schemat odgałęzienia drzewa rodzowego organizmów zbudowanego z gatunków A-K.

Litery a-c oznaczają cechy homologiczne występujące w gatunkach; strzałki wskazują kierunek ich ewolucji. Cecha a jest plezjomorfia w stosunku do cechy b i c; cecha b jest apomorfia w stosunku do cechy a, lecz plezjomorfia w stosunku do cechy c; cecha c jest apomorfia w stosunku do cechy a i b. Cecha a jest symplezjomorfia grupy CDEFGHIJK; cecha b jest synapomorfia grupy EFGHIJK, lecz symplezjomorfia grupy GHIJK; cecha c jest synapomorfia grupy IJK.

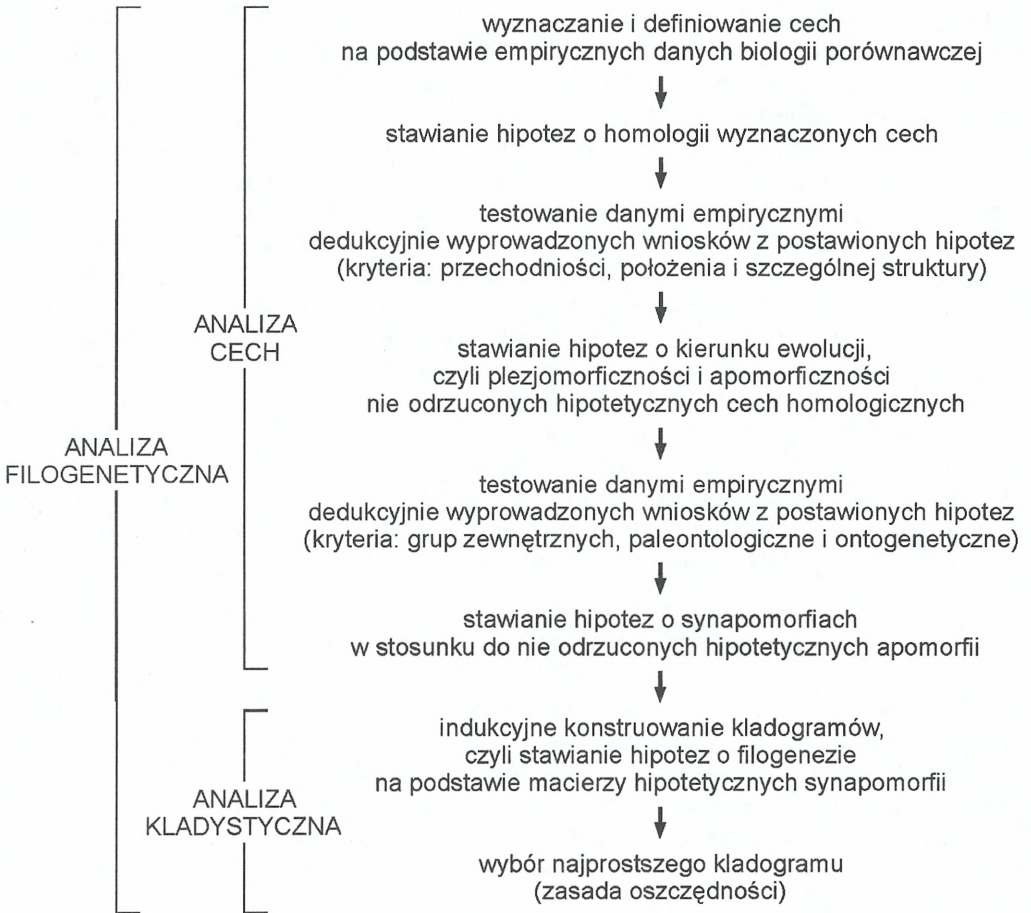
Współczesną taksonomię tworzą trzy szkoły: tradycyjna szkoła taksonomii ewolucyjnej, taksonomia fenetyczna czyli numeryczna oraz kladystyka zwana też taksonomią filogenetyczną lub kladystyczną (SNEATH i SOKAL 1973, WILEY 1981, HULL 1988, MAYR i ASHLOCK 1991). Zasadnicza różnica pomiędzy klasyfikacjami stworzonymi przez przedstawicieli tych szkół wynika z różnej metodyki rozpoznawania grup monofiletycznych. Taksonomowie ewolucyjni i fenetyczni identyfikują grupy monofiletyczne na podstawie symplezjomorfii i synapomorfii, podczas gdy kladystyci wykorzystują do tego celu wyłącznie synapomorfie. Ponieważ symplezjomorfie — w przeciwieństwie do synapomorfii — faktycznie nie dowodzą bliskiego pokrewieństwa pomiędzy organizmami i dlatego nie umożliwiają identyfikacji prawdziwych grup monofiletycznych, toteż jedynie zastosowanie metodyki kladystyki wydaje się prowadzić do odtworzenia rzeczywistego obrazu filogenezy. To właśnie obecność trzech kosteczek słuchowych w uchu środkowym, która jest synapomorfia ssaków, świadczy o bliskim pokrewieństwie tych organizmów i stanowi dowód na ich wspólne pochodzenie, a nie obecność na przykład kręgosłupa czy kończyny pięciopalczastej, które są symplezjomorfiami ssaków, odziedziczonymi po odległych przodkach. Ta sama obecność trzech kosteczek słuchowych w uchu środkowym nie dostarcza już jednak żadnej informacji o pokrewieństwach w obrębie poszczególnych grup ssaków, na przykład pomiędzy różnymi grupami naczelnymi, u których cecha ta jest już tylko symplezjomorfia odziedziczona po pierwszych ssakach.

KLADYSTYCZNA REKONSTRUKCJA FILOGENEZY

Kladystyci zmagają się z odtworzeniem wyglądu drzewa rodowego organizmów poprzez rekonstrukcję jego poznawalnych fragmentów w trakcie analiz filogenetycznych. Analiza filogenetyczna składa się z hipotetyczno-dedukcyjnej analizy cech i indukcyjnej analizy kladystycznej (rys. 3, BRYANT 1989).

Analizę cech rozpoczyna się od wyznaczenia i definiowania cech na podstawie dostępnych danych empirycznych biologii porównawczej badanych grup organizmów (np. cech morfologicznych). W stosunku do wyznaczonych cech wysuwa się następnie hipotezy o ich homologii. Z hipotezy o homologii cech wynika logicznie homologia wszystkich stadiów pośrednich między nimi w rozwoju osobniczym i rodowym. Innymi słowy, istnienie cechy pośredniej *b* pomiędzy cechami *a* i *c* (rys. 2) wskazuje na homologię tych trzech cech. To podstawowe kryterium homologii nosi nazwę kryterium przechodniości (REMANE 1952). Z hipotezy o homologii cech wynika logicznie również to samo przestrzenne ich umiejscowienie względem otaczających cech, na przykład to samo położenie homologicznej siatkówki u różnych kręgowców w stosunku do pozostałych podstawowych składników ich oczu, jak naczyńcówka, tęczęwka, twardówka i inne (kryterium położenia; REMANE 1952). Z hipotezy o homologii cech wynika logicznie także taki sam układ przestrzenny ich podstawowych części składowych, na przykład to samo rozmieszczenie względem siebie siatkówki, naczyńcówki, tęczęwki, twardówki, soczewki, spojówki, nerwu wzrokowego, ciała szklistego i mięśni poruszających gałkę oczną w homologicznych oczach różnych

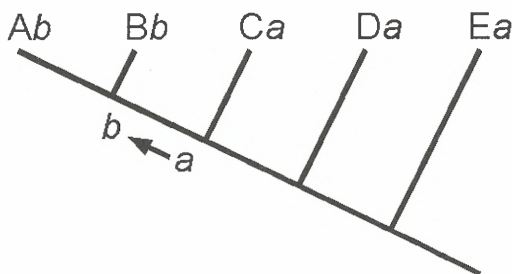
kregowców (kryterium szczególnej struktury, będące logicznym następstwem kryterium położenia w zastosowaniu do cech złożonych; REMANE 1952).



Rys. 3. Schemat analizy filogenetycznej wraz z jej podziałem na hipotetyczno-dedukcyjną analizę cech i indukcyjną analizę kladystyczną.

Wnioski dedukcyjnie wyprowadzone z wysuniętych hipotez homologii są następnie testowane dostępnymi danymi empirycznymi. Te z hipotez, które nie zostały odrzucone w trakcie testowania, stanowią punkt wyjścia dla kolejnego etapu analizy cech, w którym są stawiane hipotezy o kierunku ewolucji hipotetycznych cech homologicznych. Z hipotezy takiej, a więc hipotezy o apomorficzności jednej cechy względem drugiej, albo inaczej — hipotezy o powstaniu jednej cechy z drugiej w badanej grupie organizmów (grupie wewnętrznej) wynika logicznie brak cechy wyprowadzonej, czyli apomorfii, w najbliższej spokrewnionych z grupą wewnętrzną monofiletycznych grupach organizmów zwanych grupami zewnętrznymi (kryterium grup zewnętrznych; rys. 4, BRYANT 1991). Z hipotezy o kierunku ewolucji cech homologicznych wynika logicznie także to,

że organizmy posiadające cechę apomorficzną pojawiły się w ewolucji później od pierwszych, czyli najstarszych organizmów z homologiczną cechą plezjomorficzną (kryterium paleontologiczne; BRYANT 1991). Z hipotezy o kierunku ewolucji cech homologicznych wynika logicznie wreszcie również to, że wszystkie organizmy grupy wewnętrznej, u których w trakcie rozwoju osobniczego, czyli ontogenezy, pojawia się cecha apomorficzna, posiadają w którymś stadium swojej ontogenezy także homologiczną cechą plezjomorficzną, podczas gdy nie wszystkie organizmy grupy wewnętrznej, które wykazują w trakcie swojej ontogenezy obecność cechy plezjomorficznej, posiadają w swojej ontogenezie również homologiczną cechą apomorficzną (kryterium ontogenetyczne; BRYANT 1991).



Rys. 4. Uproszczony obraz odgażenia drzewa rodowego organizmów, w którym zaznaczono główne gałęzi, czyli grupy monofiletyczne A-E, pomijając układ składających się na nie gatunków.

Grupa monofiletyczna ABC stanowi grupę wewnętrzną, a grupy D i E są kolejnymi grupami zewnętrznymi. Cechy homologiczne obecne w grupach A-E oznaczono literami a i b; strzałka wskazuje kierunek ich ewolucji. Ponieważ cecha b powstała z cechy a w obrębie grupy wewnętrznej, toteż jest nieobecna w grupach zewnętrznych.

Wnioski dedukcyjnie wyprowadzone z postawionych hipotez kierunku ewolucji cech homologicznych są następnie testowane danymi empirycznymi. Te z hipotez, których nie udało się odrzucić w trakcie testowania, tworzą podstawę ostatniego etapu analizy cech, w którym stawia się hipotezy o synapomorfiach.

Analiza kladystyczna polega na indukcyjnym konstruowaniu kladogramów na podstawie macierzy hipotetycznych synapomorfii. Kladogram stanowi uproszczony obraz drzewa rodowego badanej grupy organizmów, którego odgażenie symbolizują zidentyfikowane grupy monofiletyczne, a kolejność rozgałęziania się odpowiada hipotetycznej kolejności wyodrębniania się tych grup, tak jak to ma miejsce na rysunku 4. Każdy z kladogramów jest więc hipotezą filogenezy analizowanej grupy organizmów. Wybór najprostszego ze skonstruowanych kladogramów wynika z zastosowania ogólnej zasady metodologicznej nauki, zwanej zasadą oszczędności lub parsymonii (PLATNICK i FUNK 1983).

PHYLOGENY AND CLADISTICS

Summary

Cladistic methodology is more appropriate for phylogeny reconstruction than evolutionary taxonomy and numerical taxonomy. Phylogenetic analysis of cladistics consists of two parts, character analysis and cladistic analysis, which are divided into a hierarchy of levels. Character analysis comprises identification and homologizing of characters, and determination of the direction of character transformations, while cladistic analysis produces a hypothesis on phylogenetic relationships on the basis of distribution of directed characters among taxa. Character analysis is the only hypothetico-deductive procedure appropriate for testing hypotheses. Cladistic analysis is an inductive summary of the hypotheses generated during character analysis.

LITERATURA

- BRYANT H. N., 1989. *An evaluation of cladistic and character analyses as hypothetico-deductive procedures, and the consequences for character weighting*. Syst. Zool. 38, 214-227.
- BRYANT H. N., 1991. *The polarization of character transformations in phylogenetic systematics: role of axiomatic and auxiliary assumptions*. Syst. Zool. 40, 433-445.
- HENNIG W., 1966. *Phylogenetic systematics*. Univ. Illinois Press, Urbana, i-xvi + 1-263.
- HULL D. L., 1988. *Science as a process: an evolutionary account of the social and conceptual development of science*. Univ. Chicago Press, Chicago, i-xiv + 1-586.
- MAYR E., ASHLOCK P. D., 1991. *Principles of systematic zoology*. Second edition. McGraw-Hill, New York, i-xx + 1-475.
- PLATNICK N. I., FUNK V. A. (red.), 1983. *Advances in cladistics, volume 2: proceedings of the Second Meeting of the Willi HENNIG Society*. Columbia Univ. Press, New York, i-xii + 1-218.
- REMANE A., 1952. *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Akad. Verlagsges. Geest & Portig K.-G., Leipzig, I-VI + 1-400.
- SCHOPF J. W., KLEIN C. (red.), 1992. *The Proterozoic biosphere: a multidisciplinary study*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, i-xxiv + 1-1348.
- SNEATH P. H. A., SOKAL R. R., 1973. *Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman & Co., San Francisco, i-xvi + 1-573.
- WILEY E. O., 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. J. WILEY & Sons, New York, i-xvi + 1-439.