

Filogenetske osnove biološke sistematike

Peter Trontelj

Uvod

Pestrost živega sveta, znana tudi kot biodiverziteteta, biotska raznolikost, raznovrstnost in kar je še teh izrazov, izvira iz najbolj osnovnih prvin živega: razmnoževanja, ob katerem razmnožujoč se organizem svojim potomcem predaja informacijo o samem sebi (dedovanje), in spreminjanju te informacije (mutacija). Posrečena angleška besedna zveza "descent with modification" jedrnatno zaobjema to razlago izvora življenja in njegove raznolikosti. Darwin jo je uporabljal raje kot danes bolj domač pojem evolucija, ki je obremenjen z vrednostnim dojemanjem. V slovenščini evolucijo pogosto enačimo z razvojem in tako utrjujemo vtis, da gre za usmerjen proces, napredovanje in stremljenje k določenemu cilju. Na zgrešenost takega pojmovanja evolucije se da gledati iz različnih zornih kotov. V tem prispevku se bomo na kratko soočili z razširjeno predstavo o usmerjenem, premočrtnem razvoju, ki je velika ovira pri razumevanju biodiverzitetete. Evolucijo, ki torej poraja biodiverziteteto, bomo obravnavali mnogo bolj lahko: kot spreminjanje lastnosti živih bitij ob nasledstvu generacij.

Pogosto definicije živega na prva mesta postavljajo regulacijo in homeostazo v odnosu do okolice, pa metabolizem, organiziranost, rast in razvoj, odzivanje na dražljaje in še kaj. To so verjetno res bolj opazne in lažje zaznavne značilnosti živih bitij, vendar so na nek način drugotne. Znanost se jim je vselej predano posvečala, sodobna biologija pa dosega neslutene uspehe pri odkrivanju kompleksnih molekularnih povezav in matematičnem modeliranju bioloških dogajanj. A vendar, brez upoštevanja evlucijskega ozadja je biologija zbirka dejstev, opis velikega niza struktur, funkcij in procesov. Šele v luči evolucije postanejo te informacije zares smiselne in med seboj povezane. V tej luči ne bomo obravnavali le bolj ali manj uspešnih adaptacij posameznih organizmov ali skupin organizmov, temveč tudi celoto vseh kdajkoli živečih organizmov, ali kar

življenje samo. Osnovna razlaga bioloških dejstev je namreč zgodovinska. V biologiji skoraj ni vprašanja, začetega z "zakaj", na katerega se ne bi dalo pravilno odgovoriti s "ker je do tega prišlo v evoluciji". Seveda se bo le malokdo zadovoljil s takim odgovorom, ker bo iskal podrobnejšo razlago dogajanja in vzročnosti. A če se želimo izogniti teleološkosti, bi morala vsaka podrobnejša razlaga upoštevati evlucijsko zgodovino (filogenijo) ter evlucijske zakonitosti in procese. V tem prispevku se bomo ukvarjali s prvim vidikom. Spoznali bomo osnovne koncepte, filogenetsko teorijo in ogromno uporabno vrednost poznavanja filogenije za izgradnjo biološkega sistema.

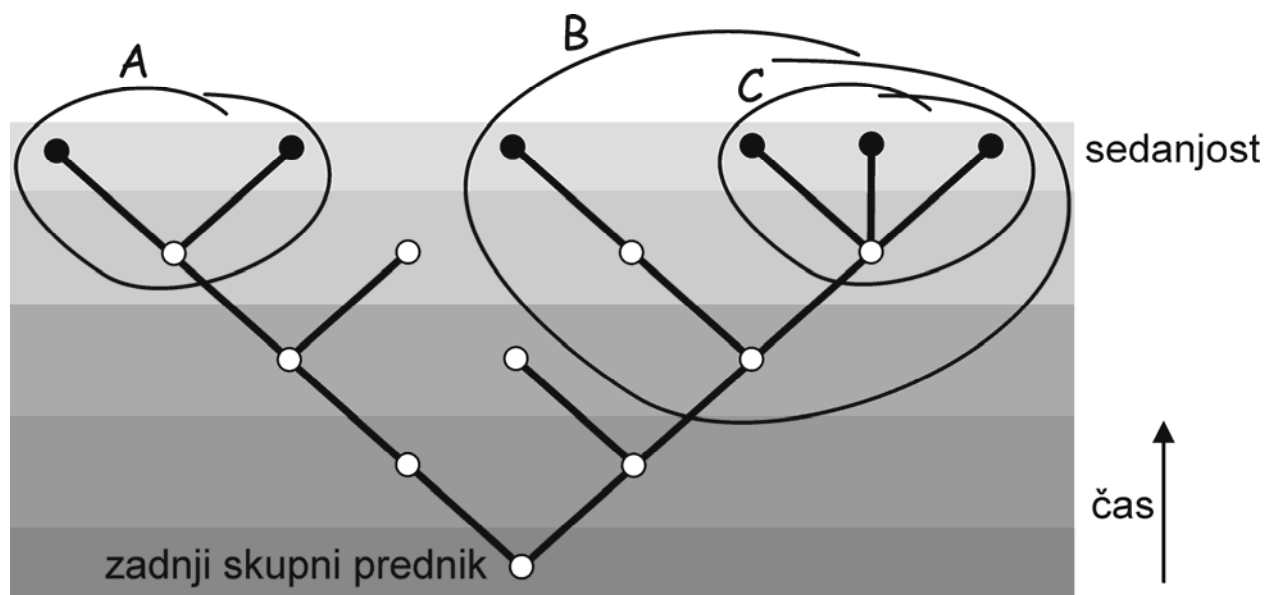
Sistematika

Z napredkom filogenetike se je precej spremenila vsebina temeljne biološke discipline imenovane sistematika ali sistematska biologija. Medtem ko je njena osnovna naloga – urediti znanje o pestrosti živega sveta – ostala nespremenjena, je sodobni način sistematskega dela in razmišljanja drugačen od tistega izpred nekaj desetletij. Drugačen je tudi od še vedno prevladujočega pojmovanja v slovenskem šolstvu. Tu se je ohranil faktografsko-statični pogled, ki sistematiko pojmuje kot hierarhično klasifikacijo v predpisane range na podlagi skupnih značilnosti in podobnosti. Tako stereotipno pojmovanje je anahronizem v sodobnem učnem procesu. Napaka pa je bila storjena pri njegovem odpravljanju s krčenjem zastarele vsebine namesto s kvalitativno prenovno.

Sodobna sistematika ni veda o razvrščanju, temveč veda o biodiverziteti (Simpson in Cracraft, 1995), ki razlaga pestrost živega sveta in ureja naše vedenje o njej. Ker je življenje na zemlji zgodovinski pojav, je sistematika nujno zgodovinska. Njena osnova je evlucijska zgodovina (filogenija). Sistematika temelji na spoznanju, da je razmnoževanje nit, ki na

edinstven način med seboj povezuje vsa kdajkoli na Zemlji živeča bitja. To spoznanje ni novo. Darwin je vizionarsko zapisal, da bo prišel čas, ki ga sam ne bo dočakal, ko bomo poznali rodoslovje vseh kraljestev narave; Ernst Haeckel pa je skoval ime filogenija. Toda miniti je moralo še skoraj celo stoletje, preden je biologom uspelo formulirati povsem jasno in nedvoumno povezavo med sorodnostjo, temelječo na filogeniji, in naravnim sistemom. Sredi 20. stoletja je nemški entomolog Willi Hennig postavil temelje filogenetske sistematike, ki je danes precej splošno sprejeta

kot edina možna pot do naravnega sistema. Bistvo naravnega sistema je, da skupine v njem obstajajo kot naravne enote, nastale z evolucijo. Tak sistem odseva resničnost narave, medtem ko jo kakršen koli umeten sistem prikroji. Za sistematiko so pomembni naravni procesi in njihovi rezultati, ne pa nek izmišljen, dogovorjen in s tem subjektiven način razvrščanja. Sistematika se torej ukvarja z odkrivanjem naravnih skupin, medtem ko je klasifikacija le eden izmed mnogih uporabnih produktov sistematike.



Slika 1: Poenostavljen prikaz evoliucijske zgodovine ali filogenije petih vrst. Razmnoževanje povezuje vsa živa bitja v hierarhičen, razvejen zgodovinski vzorec. Razvejitev so večinoma dihotomne, redkeje politomne (hkratne cepitve na tri ali več potomcev), kot pri skupini C. Črne krogece si predstavljajmo kot živeče vrste (ali druge taksone), bele kot njihove izumrle prednike in izumrle vrste brez potomcev v geološki preteklosti. Monofiletske skupine, ki jih tvorijo skupni prednik in vsi njegovi potomci, so naravne enote v tej hierarhiji. Med sabo se lahko izključujejo (A in B, A in C) ali pa so vgnezdene ena v drugi (C v B).

Zgodovinsko dejstvo razmnoževanja poraja preprost vzorec: prednik ima potomce, ti so predniki novim potomcem, ti so predniki novim potomcem ... Če sta potomca najmanj dva, postane vzorec hierarhično razvejen (slika 1). To hierarhijo se da ponazoriti z grafom, ki mu pravimo dendrogram ali drevo. Kot vse kaže, je večina vrst nastala na tak način – iz predniške vrste, ki se je cepila na dve hčerinski, redkeje več. Zaenkrat tudi vse kaže, da ima življenje na Zemlji enovit izvor, da je torej nastalo iz enotne skupine predniških praorganizmov. Osrednja naloga biološke sistematike je v osnovi na moč enostavna: poiskati ta vzorec skupnih prednikov in potomcev, ki povezuje vse kdajkoli živeče

vrste. V praksi pa je naloga neizvedljiva. Število potencialnih dreves, ki jih je treba preveriti, da bi našli pravega, je preveliko. Že samo sesalci z nekaj več kot 5000 živečimi vrstami nas postavljajo v brezupen položaj, v katerem vsi računalniki sveta ne bi zadoščali, da bi izmed vseh možnih dreves izbrali pravega. Kljub temu imamo danes razmeroma dobro predstavo o sorodstvenih odnosih med sesalci. To nam omogočajo številni sodobni filogenetski pristopi, zmogljivi računalniki, matematični evoliucijski modeli in velik porast biološke informacije, predvsem v obliki genetskih in genomskih podatkov.

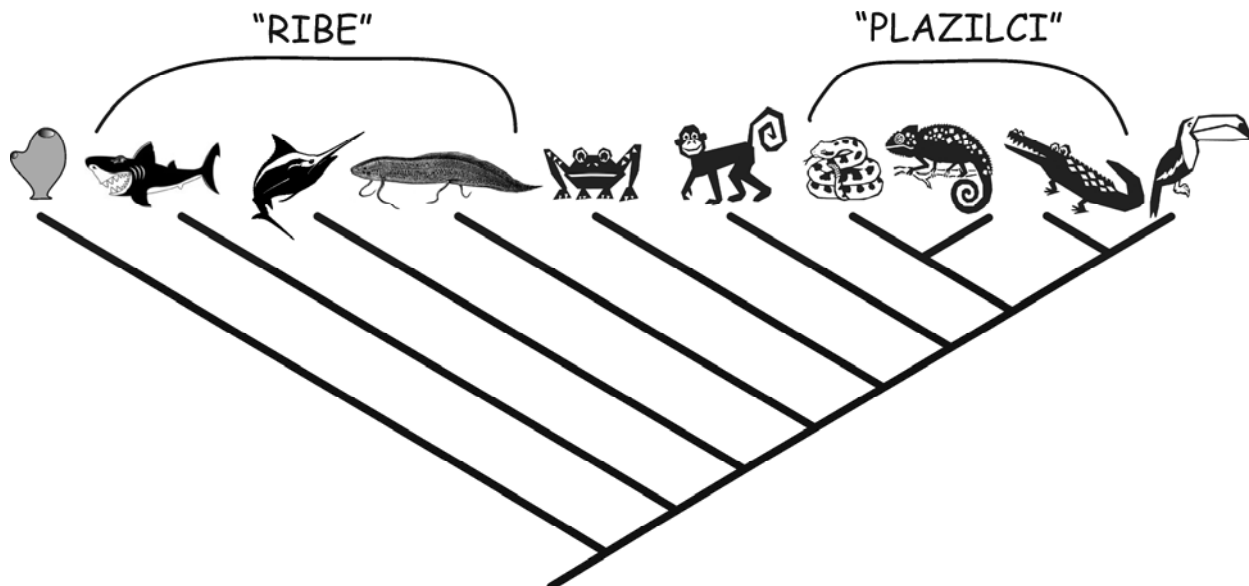
Evolucija biodiverzitete je razvejanje, ne vzpenjanje po lestvi

Od Aristotela dalje so številni filozofi, znanstveniki in drugi misleci obravnavali življenje kot linearno zaporedje oblik, ki si sledijo po svoji razvitosti in popolnosti. Ta vzpon po lestvi bivanja se navadno začne pri neživi naravi, gre prek rastlin in živali do človeka, neredko pa še naprej, do božanskega. Osrednji pomen je *scala naturae*, lestev narave, dobila v srednjeveški krščanski tradiciji. Zahodna misel je postala tako prežeta s to podobo, da se je – morda podzavestno – vtihotapila v moderno, neodarvinistično biologijo, kjer je ostala do današnjega dne. Biološko poučevanje je preprejeno z idejo linearnega evlucijskega "napredovanja". Knjige, učbeniki in celo učni program nosijo sugestivni naslov "od molekule do človeka". Od srednjeveške lestve se tak pogled razlikuje le po svoji globlji razčlenjenosti. Živalski sistem, ki je še danes domač večini učiteljic in učiteljev biologije, svetovni unikum Jovana Hadžija, je eksplicitno linearen, in živali deli na debela, ki naj bi po lestvi prehajala eno v drugega: praživali (iz njih ločeno spužve)–nečlenarji–mnoočlenarji–maločlenarji–strunarji. Spet gre le za variacijo na temo *scala naturae*. Ta sistem je trdovratno vztrajal med slovenskimi biologi še dolgo potem, ko je bilo jasno, da je napačen. Linearno, razvojno pojmovanje evolucije ni slovenska posebnost. Tudi tuji biološki učbeniki, poljudna literatura in dokumentarne oddaje so nagnjeni k prikazovanju premočrtno usmerjene evolucije k najuspešnejši, zmagoviti obliki.

Šele v zadnjem času postaja jasno, kako težko je spremeniti zakoreninjene miselne vzorce in spremembe prenesti v izobraževalne programe (Baum in Offner, 2008; Catley in Novick, 2008; Mead, 2009). Kronski primer je vsakomur znana slika človeške "evolucije", na kateri si z leve prosti desni sledijo opica, nekaj grbastih in kosmatih avstralopitekov ter drugih človeških "prednikov", grdo namrščen neandertalec, morda še kromanjonec s kopjem, čakajoči v vrsti, da bi se iz njih lahko razvil najbolj popoln izdelek evolucije in njen končni cilj – človek. Še za časa mojega šolanja in celo študija okrog 1990 k tej podobi ni bilo resnejših pripomb.

Podobno popularna in nič manj napačna ni šolska podoba o premočrtni evolucij konj, ki velja za klasičen primer evlucijskih trendov. Z malo manipulacije se je dalo fosilne najdbe iz različnih obdobj kenozoika interpretirati kot stopnje v evoluciji, začeni z majhnim prakonjičkom. Navidezni trendi – večanje telesa, zmanjševanje števila prstov, daljšanje obraznega dela lobanje, večanje ličnih zob – kot da bi stremeli h končnemu cilju evolucije, konju, kot ga poznamo danes. V resnici je ta prikaz nepopoln, ker zataji veliko število rodov in vrst najrazličnejših oblik, ki so živele še pred nekaj milijoni let. Kar je videti kot usmerjen evlucijski trend, je napaka v sklepanju zaradi neupoštevanja evlucijske zgodovine. Med prvimi in najglasnejšimi kritiki evlucijskih "lestev" in trendov je bil Stephen. J. Gould. Od njegovih številnih prispevkov s tega področja je esej "Grmi in lestve v človeški evluciji" preveden v slovenščino (Gould, 1991).

Alternativa premočrtnemu pojmovanju evolucije je filogenetsko razmišljanje, podprto z drevesasto razvejeno shemo. Biodiverzitete – od osnovnih gradbenih načrtov, zaobjetih v deblih, do bolj in bolj razvejene krošnje nižjih taksonomskih skupin – z linearno, lestvičasto evlucijo niti ne moremo razložiti. Na to kaže že dejstvo, da skupine, kot so na primer dvoživke, plazilci in ptice, danes sobivajo. Kako naj bi torej dvoživke bile plazilski predniki in plazilci predniki ptic? Pogled na evlucijsko drevo (slika 2) nam pomaga najti odgovor. Nobena od dvoživk, kakor jih poznamo (žabe, pupki, močeradi), ni prednik plazilcev (kot so kuščarji in kače). Skupini imata skupnega prednika, in odkar sta njuni evlucijski poti ločeni, je za obe preteklo enako časa. Obe sta imeli na voljo isto izhodiščno genetsko zasnovo in isti planet, na katerem sta se prilagajali, diverzificirali, umirali in – preživali. Nobena ni prednik druge, zato tudi ne more biti ena bolj primitivna in druga njena naprednejša nadgradnja. Enako velja za vse živeče vrste in hierarhično višje skupine, vključno s človekom, ki je le sestrška vrsta šimpanzu, ne pa naprednejša razvojna stopnja. Slogan "od molekule do človeka" bi moral zamenjati z ustrežnejšim: "od molekule do milijonov najrazličnejših vrst, med njimi tudi človeka".



Slika 2: Sorodstveni odnosi glavnih vretenčarskih skupin. Ribe in plazilci, kot jih večinoma pojmuje, sta parafiletski skupini, ker ne vključujeta vseh potomcev svojega skupnega prednika. Posamezne skupine rib (hrustančnice, sodobne kostnice, pljučarice) so vsaka zase monofiletske. Bodimo pozorni na položaj sesalcev (opice) nekje sredi drevesa. Vrstni red taksonov z leve proti desni je nepomemben in ne pove ničesar o evlucijskem "napredku", veje v drevesu so poljubno vrtljive. Sestrška skupina vretenčarjev so plaščarji, ki jih na sliki predstavlja solitarni kozolnjak.

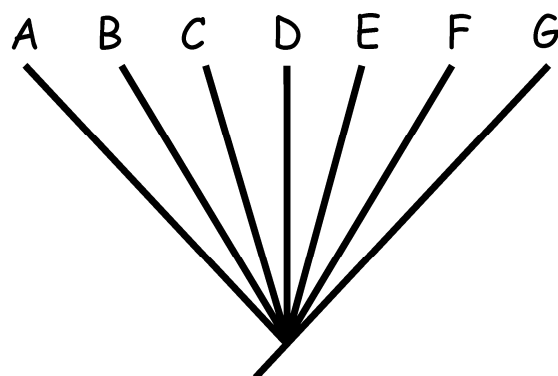
Filogenetska drevesa

Predpostavke

Naša temeljna predpostavka pri delu s filogenetskimi drevesi je, da so sorodstveni odnosi obravnavanih taksonomskih skupin hierarhični. V takem drevesu se veje samo cepijo, nikoli ponovno ne zraščajo. V primeru ponovnih združevanj govorimo o mrežnih odnosih, do kakršnih prihaja na primer pri križanju dveh vrst. Taki dogodki so v evoluciji veliko redkejši od nastajanja novih vrst s cepitvijo predniške vrste. Po drugi strani pa so odnosi skoraj vedno mrežni, kadar gre za populacije znotraj vrst ali celo za posamezne osebkke. Spolno razmnoževanje je samo po sebi mrežen proces, pri katerem imajo potomci dva prednika. Zato se filogenetska drevesa navadno uporablja za prikaz odnosov med vrstami ali hierarhično višjimi skupinami. Tukaj bomo zaradi enostavnosti govorili o vrstah.

Druga predpostavka je, da so cepitve predniške vrste praviloma dihrotomne. Tudi ta predpostavka je dobro utemeljena, saj je sočasen nastanek mnogih vrst malo verjeten dogodek. Če bi večje število hčerinskih vrst nastalo naenkrat,

bi dobili politomno cepitev, odnosi med njimi bi bili nerazrešeni in drevo brez informacijske vrednosti (slika 3).



Slika 3: Politomen odnos med vrstami lahko pomeni dvoje. Prvič – možno, a malo verjetno je, da je večje število vrst resnično naenkrat nastalo iz skupnega prednika in torej med njimi ni sorodstvene hierarhije. Drugič – bolj pogosto se tak prikaz v filogenetskih drevesih uporablja, kadar so odnosi med vrstami nerazrešeni. Takrat s politomijo nakažemo, da je možnih več med sabo nezdružljivih sestrskih odnosov, vendar ne vemo, kateri so pravi. Drevo na sliki ne nosi nobene filogenetske informacije. Niti o tem, da vrste A, B, C, D, E, F in G tvorijo monofiletsko skupino, saj za tako trditev manjka referenčna sestrška skupina. Zaporedje, v katerem so nanizane vrste, ne pove ničesar o njihovi medsebojni sorodnosti in je lahko poljubno.

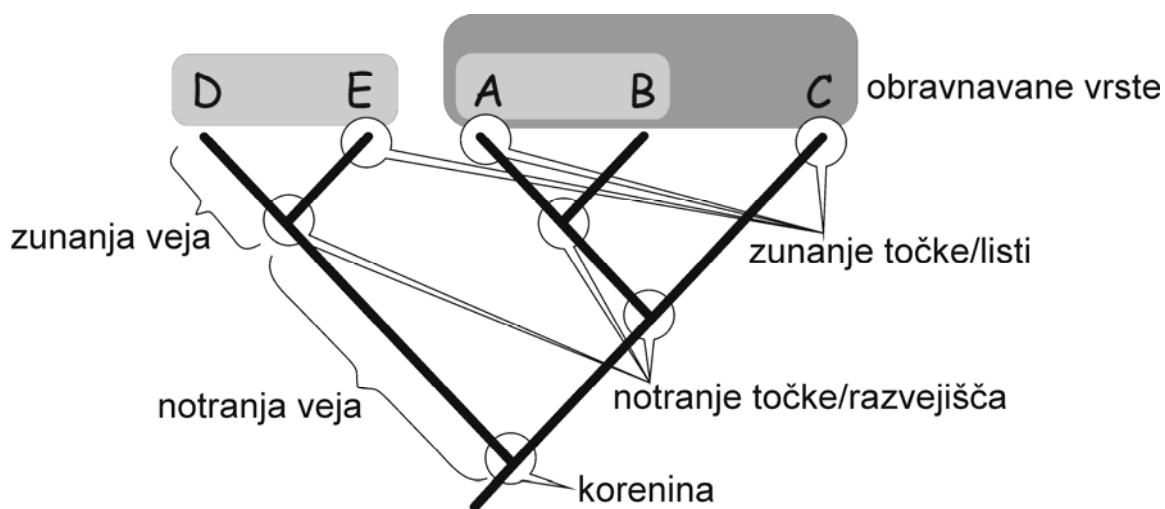
Tretja predpostavka je, da se določene lastnosti vrst, formalno jim bomo rekli taksonomski znaki (več v poglavju o homologiji), s časom spreminjajo. Le tako se lahko porajajo razlike, na podlagi katerih vrste in višje taksonomske skupine ločimo drugo od druge. Ti taksonomski znaki so katera koli dedna lastnost, od mutacije enega samega nukleotida prek genomskih mutacij, na primer podvojitve genov, do morfoloških, vedenjskih fizioloških in drugih fenotipskih značilnosti.

Poimenovanje

Filogenetsko drevo lahko opišemo podobno kot pravo drevo (slika 4). Korenina drevesa predstavlja zadnjega skupnega prednika vseh obravnavanih vrst. Čeprav obstajajo tudi drevesa brez korenine, ki niso orientirana v času, se bomo tukaj ukvarjali le s koreninjenimi drevesi. Vsaka nadaljnja točka v drevesu, na kateri pride do razvejitve, predstavlja hipotetičnega skupnega prednika hierarhično nižjim skupinam. Končne, zunanje točke drevesa, pravimo jim tudi listi, so vrste, katerih odnose analiziramo. Ponavadi gre za živeče vrste, z enako upravičenostjo pa lahko ugotavljamo tudi odnose med izumrlimi vrstami, ki jih poznamo le kot fosile. V molekularni filogenetiki nas neredko zanimajo odnosi med samimi molekulami. Veje lahko interpretiramo na različne načine. Lahko so le opora očesu, da lažje

vidimo odnose med vrstami, lahko ponazarjajo obstoj neke vrste v času med dvema razvejitvama, lahko pa s svojo dolžino odsevajo število sprememb, ki so se zgodile v evoluciji med posameznimi točkami drevesa.

Filogenetsko drevo prikazuje več kot le odnose med vrstami. Bodimo pozorni na vzorec odnosov (slika 4). Po dve vrsti si delita skupnega prednika. Imenujemo ju sestrski. Nekatere vrste nimajo neposredne sestrskosti, pač pa si delijo skupnega prednika s sestrskim parom. Spet gre za sestrski odnos, tokrat na višji hierarhični ravni: vrsta C je sestrskost sestrskemu paru (A, B). Skupaj tvorijo sestrski par ((A, B), C); ta je sestrskost sestrskemu paru (D, E), s katerim se povezuje v nov sestrski odnos (((A, B), C), (D, E)). V obliki takšnih vgnezenih, hierarhično razporejenih sestrskih odnosov lahko opišemo zelo veliko drevo, vse tja do celotne žive narave. Če poznamo pravo hierarhijo sestrskih odnosov neke skupine vrst, poznamo najpomembnejši del njihove evoliucijske zgodovine. Hierarhija sestrskih odnosov, najsi bo prikazana z drevesom ali z oklepaji, je v bistvu že filogenetski sistem. Če smo znanstveno previdni oziroma dvomljivi, bomo vselej govorili le o filogenetskih hipotezah. Gre pač za najbolj verjetno razlago znanih podatkov z metodami, ki so na voljo. Novi podatki ali novi analitski pristopi lahko pokažejo, da je hipoteza napačna.



Slika 4: Deli filogenetskega drevesa. Vsako filogenetsko drevo prikazuje sistem hierarhičnih sestrskih odnosov. V sestrskem odnosu sta lahko dve vrsti, skupina dveh sestrskih vrst s tretjo vrsto, ali pa višji skupini s po več vrstami.

Na takem "golem" sistemu ali ogrodju lahko gradimo tako rekoč vso ostalo biologijo, začenši z bolj klasično sistematiko in taksonomijo. Naloge slednje so klasifikacija, ki vključuje identifikacijo taksonomskih skupin in ugotavljanje njihovih diagnostičnih značilnosti, poimenovanje, rangiranje in druge. Ena od praktičnih prednosti filogenetske sistematike je, da filogenetska hipoteza sama po sebi že vsebuje taksonomske skupine. Te skupine niso nič drugega kot zgoraj omenjeni sestrski pari. To so naravne enote, nastale v evoluciji ob cepitvi predniške vrste na sestrski naslednici. Vsaka taka naravna enota vsebuje skupnega prednika in vse njegove potomce. Rečemo ji monofiletska skupina. Seveda bi lahko vrste A, B, C, D in E na sliki 4 združevali v skupine še drugače, a te skupine bi bile umetne. Če bi zaradi česar koli iz skupine ((A, B), C) izvzeli vrsto B, bi dobili nenaravno skupino, ker bi po svoje spremenili v evoluciji nastalo skupino potomcev skupnega prednika. Umetno tvorbo bi dobili tudi, če bi v skupino združili vrsti A in E, ker pač ne gre za sestrski par, ki bi si delil zadnjega skupnega prednika.

Postavljanje taksonomskih kategorij je v luči naravne hierarhije odveč. Filogenetska sistematika ne zanika koristnosti združevanja vrst v rodove, rodov v družine in tako naprej, čeprav je to kvečjemu posledica odkrivanja naravnih odnosov, ne namen. Pri tem je dobra novica za učitelje in učence, da sta sistematika in taksonomija možni tudi brez memoriranja taksonomskih kategorij. V duhu sodobnega, filogenetskega pogleda na biodiverzitetu bi morali sprostiti togo in zastrašujoče podajanje sistematskega znanja v kategoriziranih predalčkih. Za učence stresno vprašanje, ali so brezglavci deblo, poddeblo ali razred, je brez vsebinskega pomena za razumevanje pestrosti živalskega sveta.

Homologija in taksonomski znaki

V biologiji navadno govorimo o homologiji kot o podobnosti ali istovetnosti zaradi skupnega evolucijskega izvora. Podobnost ni vedno homologna. Lahko je tudi posledica prilagoditev na podoben način življenja ali podobne okoljske razmere (gost "kožuh" ščiti pred izgubo toplote čmrlja in polarno lisico, a dlake so v obeh primerih nastale neodvisno, po čisto drugi poti), lahko pa je tudi naključna, kar se pogosto dogaja pri molekularnih znakih. Podobnost se lahko

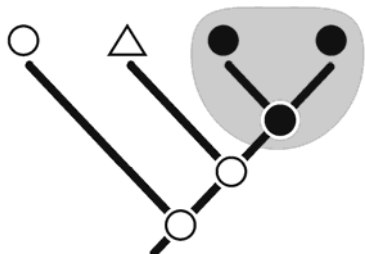
nanaša na zunanjo podobo ali zgradbo, pa tudi na genetski zapis, biokemijsko sestavo, fiziološke procese, razvojne procese in vedenje. Če te lastnosti ustrezno opišemo in poznamo njihovo variabilnost, lahko govorimo o taksonomskih znakih. Če je taksonomski znak na primer obarvanost določenega dela telesa, bi stanja tega znaka lahko bila rdeča, oranžna, zelena ... Molekularni znaki so še bolj enostavni – posamezno mesto v genu, njegova stanja pa predstavljajo štirje nukleotidi A, C, G in T. Znaki lahko opisujejo navzočnost nečesa, recimo hrbtno struno. Taki znaki imajo le dve stanji, 0 pri vrstah brez te stvari in 1 pri vrstah, ki jo imajo. Tem znakom rečemo binarni ali dvojiški. Stanja znakov morajo biti posledica dednih evolucijskih sprememb (mutacij v ključni liniji).

Filogenetske hipoteze ne moremo postaviti brez ustreznih informacij. Računske filogenetske metode izkoriščajo tri tipe informacij: 1) evolucijske razdalje med vrstami (merjene recimo v številu mutacij); 2) verjetnostno ovrednotene evolucijske scenarije za spreminjanje stanj posameznih znakov; 3) homologna stanja znakov, ki so lastna samo potomcem skupnega prednika – sinapomorfije. Na tem zadnjem tipu filogenetske informacije temeljita Hennigova teorija in metoda filogenetske sistematike. Medtem ko metode temelječe na prvih dveh tipih informacij vodijo neposredno do filogenetske hipoteze oz. drevesa za vse obravnavane vrste, se Hennigova metoda eksplicitno posveča dokazom za posamezen sestrski odnos. V tem pregledu se bomo posvetili le odkrivanju monofiletskih skupin na podlagi sinapomorfij, ker druga dva pristopa zahtevata nekaj več matematike.

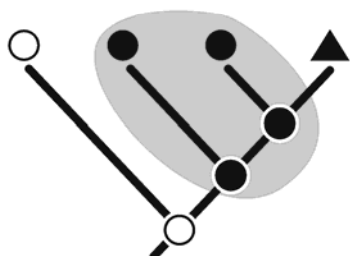
Osnovno vprašanje sistematike je, kako prepoznati skupine bolj sorodnih vrst in jih obenem ločiti od manj sorodnih vrst. Dolgo časa je veljalo, da je skupna podobnost najboljša mera sorodnosti, a Hennig je odkril napako v tem razmišljanju. Ugotovil je, da informacijo o sorodnosti nosijo izključno tisti znaki, ki so svoja stanja podedovali od zadnjega skupnega prednika in se hkrati razlikujejo od stanj pri vseh drugih vrstah. Take znake ali njihova stanja imenujemo sinapomorfije, ali skupne izpeljane znake (slika 5, zgoraj). Sinapomorfije so osnova za odkrivanje sestrskih skupin. Primer: krokodili in ptice na poseben način skrbijo za mladiče, zanje gradijo gnezda in se z njimi sporazumevajo z oglašanjem. Drugi živeči kopenski vretenčarji ne kažejo takega vzorca

skrbi za zarod. Ta vzorec je skupna izpeljana lastnost – sinapomorfija, ki je skupna krokodilom, pticam in njihovem zadnjemu skupnemu predniku. Hkrati pa ga ne najdemo pri kuščarjih, varanih, prakuščarjih in drugih, krokodilom precej bolj podobnih živalih.

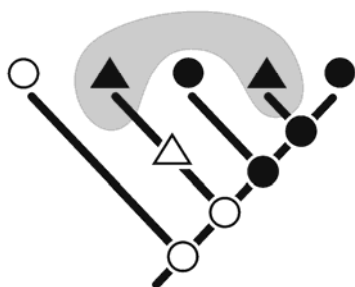
sinapomorfije → monofiletska skupina:



pleziomorfije → parafiletska skupina:



homoplazije → polifiletska skupina:



Slika 5: Skupni izpeljani znaki ali sinapomorfije so osnova za združevanje vrst v monofiletske skupine (črn krogec, zgoraj). Monofiletske skupine so naravne, ker vključujejo skupnega prednika in vse njegove potomce. Izvorni znaki, ali pleziomorfije (črn krogec, sredina), ki so se pri nekaterih potomcih skupnega prednika že spremenili, ne razkrivajo pravih odnosov med potomci. Združevanje na njihovi osnovi vodi do parafiletskih skupin, ki ne vključujejo vseh potomcev skupnega prednika. V evoluciji neodvisno (na primer konvergentno) nastala stanja znakov imenujemo homoplazije (črn trikotnik, spodaj). Združevanje na njihovi osnovi vodi do polifiletskih skupin, ki ne vključujejo svojega zadnjega skupnega prednika.

Povsem na mestu je sedaj vprašanje, zakaj potem krokodile skupaj s kuščarji, varani, kačami itd. uvrščamo med plazilce, ptic pa ne? Odgovor ve vsak šolar: ker se plazilci plazijo pri tleh, njihovo telo pokrivajo luske, telesna temperatura pa je odvisna od okolja. Ptice so v teh pogledih čisto drugačne. Tukaj se skriva past, na katero je opozoril Hennig. Naštete tipično plazilske značilnosti so izvirne, stare lastnosti, podedovane od bolj oddaljenih prednikov, ki za razreševanje odnosov med posameznimi skupinami plazilcev in pticami nimajo nobene vrednosti. Takim lastnostim ali znakom pravimo pleziomorfije (slika 5, sredina). Ljudska pamet, pa tudi klasična zoološka taksonomija, ptice izvzema iz skupine, ki jo tvorijo skupaj s plazilci in zadnjim skupnim prednikom (slika 2). Naravna, monofiletska skupina na ta način postane parafiletska. To pomeni, da vsebuje skupnega prednika in nekatere izmed njegovih potomcev, ne pa vseh. Katere potomce izvzamemo, je odvisno od naših predstav in želja, zato je taka skupina umetna. Ptice so zaradi svojega perja, leta in stalno visoke telesne temperature tako posebne, da hitro spregledamo podobnosti v lobanjski zgradbi, ki kažejo, da so v resnici del iste skupine kot plazilci. Primerov parafiletskih skupin je veliko. Skoraj vedno so osnovane na pleziomorfijah. Najbolj znan botanični primer so verjetno dvokaličnice, ki skupaj z enokaličnicami tvorijo kritosemenke. Filogenetska analiza je razkrila, da sta dva klična lista izvirno (pleziomorfno) stanje kritosemenk in s tem neustrezen znak za ugotavljanje odnosov med njimi. Magnolije in lokvanji na primer so manj sorodni večini drugih dvokaličnic, kot so te sorodne enokaličnicam. Zato so dvokaličnice umetna, parafiletska skupina, medtem ko so enokaličnice naravna (monofiletska) skupina, ki jo potrjujejo skupno izpeljano stanje z enim kličnim listom in še mnogi drugi znaki. Parafiletske skupine so ponavadi tako prikladne, da je marsikomu težko sprejeti drugačen, sistematsko pravilnejši pogled. Najteže je nemara opustiti nenaravno dvojnost 'človek in opice' in jo nadomestiti z resnico 'človek je opica'.

Do napačnega združevanja nesorodnih vrst v taksonomske skupine lahko pride še zaradi podobnosti, ki sploh ni podedovana od skupnega prednika. Podobnosti lahko v evoluciji nastanejo neodvisno. Znakom z neodvisno pridobljenimi enakimi stanji rečemo homoplazije (slika 5, spodaj). Lahko gre za podobne prilagoditve ali za naključno podobnost. Ptice in sesalci

ustvarjajo lastno toploto in vzdržujejo stalno visoko telesno temperaturo. Že večkrat so popolnoma resni znanstveniki predlagali, da bi jih naj zaradi te skupne značilnosti obravnavali kot sestrski skupini. In vendar so razlike med pticami in sesalci preveč očitne, da bi lahko verjeli v sestrski odnos med skupinama. Poglobljena filogenetska analiza drugih znakov namreč razkrije, da sta se evolucijski poti njunih prednikov ločili že kmalu po tistem, ko so vretenčarji prešli na kopno, dolgo preden so se pojavili prvi sesalci in še bistveno dlje od prvih ptic (slika 2). Če bi vseeno obravnavali sesalce in ptice kot enotno skupino na podlagi endotermije, bi bila ta skupina umetna, ker bi ne vključevala njunega skupnega prednika, saj skupnega endotermnega prednika ni. Taki skupini, ki je napaberkovana z različnih vej drevesa, ne da bi vključevala njihovega skupnega prednika, rečemo polifiletska. Žal homoplazije navadno niso tako očitne kot v primeru ptic in sesalcev. Za mnoge uveljavljene taksonomske skupine se je šele po molekularni filogenetski analizi pokazalo, da so polifiletske. Znan primer so ptice ujede. Za jastrebe Novega sveta, vključujoč znamenitega kondorja, se je izkazalo, da niso ožje sorodni evrazijskim in afriškim jastrebom, najverjetneje pa niti drugim ujedam. Znaki, zaradi katerih jih imamo za jastrebe (močan, kljukast kljun za trganje mrhovine, gola ali malo operjena glava in vrat, široka in dolga krila za jadranje in dvigovanje težkega telesa), so homoplazije – neodvisno pridobljene prilagoditve na mrhovinarski način prehrane. Zelo nazoren primer homoplazij in na njih temelječih polifiletskih skupin nudijo nekatere jamske živali. Jamska okolja so povsod po svetu zelo podobna, in zelo podobne so si tudi na podzemeljsko življenje prilagojene živali. Šele pred kratkim se je izkazalo, da jamske kozice Dinarskega krasa (torej tudi naše) niso v ožjem sorodu s francoskimi, čeprav so jih uvrščali v skupni rod *Troglocaris*. Kraške podzemne vode so osvojile neodvisno druge od drugih, kakor so neodvisno evolvirale tudi njihove prilagoditve na to okolje.

Pomen monofiletskih skupin

Pri vsakdanjem komuniciranju, pa tudi v strokovni rabi, se srečujemo z monofiletskimi, torej naravnimi skupinami in s skupinami, ki niso monofiletske, ker so jih sestavili ljudje tako, da služijo njihovim predstavam in namenom. Seveda nima smisla kritizirati vsakdanje, pogovorne rabe imen različnih rastlin

in živali, tako kot fiziki ne bodo prepričevali branjevk, da je en kilogram pravzaprav masa in ne teža krompirja. Ribe v ribarnici naj ostanejo ribe, ne glede na to, da gre za parafiletsko skupino in bi bilo pravilneje govoriti o kostnicah in hrustančnicah posebej. Vsaka izmed teh skupin zase namreč je monofiletska. V biologiji in na drugih področjih, kjer sta pomembna objektivno razumevanje ali kvantifikacija biodiverzitete, pa moramo biti pozorni na pasti ohlapne rabe nemonofiletskih skupin. Razlogov je mnogo, od filozofskih do čisto praktičnih. Tukaj bomo pogledali tri.

1. Resnicoljubnost in doslednost

Znanost si prizadeva odkriti resnico gradeč na obstoječem znanju. To znanje nam govori, da evolucija poraja hierarhičen, razvejen vzorec prednikov in potomcev. Edina objektivno prepoznavna višja enota v takem vzorcu je monofiletska skupina – prednik z vsemi svojimi potomci. Para- in polifiletske skupine v filogenetskem smislu niso resnične, pač pa so produkt človekove domišljije ali nevednosti. Če dopuščamo rabo nekaterih ustaljenih parafiletskih skupin (kot so plazilci ali praživali), pridemo do protislovij. Sistem ne more biti malo naraven in malo nenaraven. To je približno tako, kot če bi v splošnem sicer zagovarjali hipotezo, da planeti krožijo okrog sonca, a bi naredili izjemo pri Zemlji in našem Soncu, češ da je podoba vzhajajočega in zahajajočega sonca na mirujoči Zemlji vendar tako domača.

2. Samo monofiletske skupine imajo sorodstvene odnose

Koncept sorodnosti je osrednji koncept ne le v sistematiki, pač pa v vsej primerjalni biologiji. Za poljubne tri vzajemno monofiletske taksonomske skupine (ki ne vsebujejo druga druge delno ali v celoti) lahko vedno podamo relativno sorodnost na način "skupina A je bolj sorodna skupini B kot pa katerakoli izmed njiju skupini C". To pomeni, da imata A in B med sabo bližjega skupnega prednika, kot pa katerakoli izmed njiju s C. Povsem jasno je, da polifiletska skupina ne more biti nosilka sorodstvenih odnosov, ker ne vključuje lastnega skupnega prednika. Zaplete pa se tudi pri parafiletskih skupinah. V sorodstveni odnos jih lahko postavimo le s skupinami, ki niso potomci zadnjega prednika obravnavane parafiletske skupine. S skupinami, ki izhajajo iz istega skupnega prednika, nedvoumna opredelitev odnosov ni mogoča. Ribe na primer so

parafiletske, in z imenovanjem njihovega najbližjega sorodnika so težave (slika 2). So to plaščarji, s katerimi si prve ribe delijo zadnjega skupnega prednika? Ali morda štirinožni vretenčarji, ki imajo zadnjega skupnega prednika z ribami pljučaricami (če izvezemo izumrle skupine)? Nemara pa bi na mestu prvega ribjega sorodnika najraje videli dvoživke, katerih značilnosti nas spominjajo tako na ribe kot tudi malo na kopenske štirinožce? Z razumevanjem tega problema je tesno povezana napačna razlaga evolucije kot vzpenjanja po lestvi (glej zgoraj): iz rib dvoživke, iz dvoživk plazilci, iz plazilcev sesalci ... Dvoživke niso nastale niti iz taksonomske skupine z imenom ribe niti iz "podskupine" z imenom pljučarice. Nastale so iz ene same vrste, pravzaprav ene same njene populacije, ki si deli skupnega prednika z zadnjo "ribjo" vejo v filogeniji vretenčarjev.

3. Objektivni pogled na biodiverziteti

V razpravah o biodiverziteti pogosto uporabljamo kvantitativne primerjave. Na primer: nevretenčarji so mnogo bolj pestra skupina živali kot vretenčarji; ribe predstavljajo skoraj polovico vseh vretenčarjev; orhideje so največja družina rastlin; žuželke so največja živalska skupina. Vsaka izmed teh trditev na nek način drži, vsaka pa je tudi po svoje problematična. Kadar primerjamo družine, rodove ali druge formalne taksonomske enote med sabo, mešamo dvoje vplivov. Po eni strani je število vrst neke monofiletske skupine odsev njene evolucijske uspešnosti, ekološke plastičnosti, sposobnosti razširjanja in drugih naravnih, evolucijskih in ekoloških dejavnikov, ki nas v resnici zanimajo. Po drugi strani pa je vsebnost formalne skupine določenega taksonomskega ranga subjektivna, odvisna od taksonomske prakse. Če bi se odločili sedanje poddružine orhidej povzdigniti na raven družin, bi se številčna razmerja zelo spremenila. Take primerjave so le pogojno smiselne, kadar govorimo o uspehu določenega tipa telesne zgradbe, določene evolucijske inovacije (na primer sposobnosti letenja, evolucije čeljusti, zaščite telesa z oklepom). Edina resnično objektivna primerjava je tista med dvema sestrskima skupinama, torej dvema naslednicama istega zadnjega skupnega prednika, ki imata enako izhodišče in enak čas na voljo za svojo diverzifikacijo. Če se ne omejimo vsaj s taksonomskim rangom, če že ne z monofilijo in sestrskim odnosom, so tovrstne primerjave popolnoma nesmiselne. Trditev, da

so žuželke največja živalska skupina, ni le nesmiselna, je tudi napačna. Večje skupine so recimo členonožci in vse nadaljnje skupine v hierarhiji, ki jih vključuje. Še bolj je arbitrarnim odločitvam podvržena pestrost parafiletskih skupin neglede na rang. Parafiletske in polifiletske skupine niso realen, zaključen produkt evolucije, pač pa temeljijo na neznanju ali avtoriteti, zato bi se jih morali pri vrednotenju in analizi biodiverzitet izogibati. Ni še tako dolgo tega, ko so bobre po cerkveni zapovedi obravnavali kot ribe. Bobri živijo v vodi, odlično plavajo, rep pa daje vtis, kot da bi ga prekrivale ribje luske. Kot take jih je bilo dovoljeno uživati tudi v času posta.

Literatura

- Baum, D. A., Offner, S. (2008). Phylogenies and tree thinking. *American Biology Teacher* 70, 222–229.
- Catley, K. M., Novick, L. (2008). Seeing the wood for the trees: An analysis of evolutionary diagrams in biology textbooks. *BioScience* 58, 969–87.
- Gould, S. J. (1991). *Darwinova revolucija*. Knjižna zbirka Krt, Ljubljana.
- Mead, L. S. (2009). Transforming our thinking about transitional forms. *Evolution: Education and Outreach* 2: 310–314.
- Simpson, B. B., Cracraft, J. (1995). Systematics: The science of biodiversity. *BioScience* 45, 670–672.