

A fenetikus és kladisztikus osztályozás alapjai

KORSÓS ZOLTÁN

Magyar Természettudományi Múzeum Állattár, H-1088 Budapest, Baross u. 13.

„A szisztematika feladata egy olyan általános referencia-elmélet megteremtése, amely a biológia minden ágának lehetséges és szükséges rendszereire kiterjeszhető.”

– Willi Hennig, 1966 –

Összefoglalás. A szerző elsőként vezette be önálló tantárgyként a magyar egyetemi oktatásba a hierarchikus osztályozás két alapvető iskolájának tanítását. A jelen cikkben általános áttekintést ad a fenetikus és kladisztikus osztályozás alapfogalmairól és alapelveiről, használatukról, módszereikről, előnyeikről és korlátaikról. Amíg a fenetikus osztályozás alapegységei az OTU-k, és a fenogramok eléréséhez hasonlósági mátrixokkal és távolság-optimalizáló algoritmusokkal operál, addig a kladisztikus vagy filogenetikus osztályozás célja a kladogramok, azaz evolúciós törzsfák előállítása, amelyhez a monofiletikus csoportok kladisztikus analízise révén jut el. A szerző röviden ismerteti mindkét szisztematikai osztályozási eljárás lépéseit: a tulajdonságok (jellegek) és állapotaik fajtáit és kódolásukat, a hasonlósági és a taxon-tulajdonság mátrixok kiszámítását, a távolság- és a homogenitás-optimalizáló függvények elveit, a kladisztikus analízis alapszabályait, a parszimónia fajtáit, a jellegek súlyozásának szempontjait, a törzsfakereső módszereket, a törzsfák tulajdonságait és értelmezésük lehetőségeit. A két osztályozási iskola összehasonlításával értékeli azok alkalmazhatóságát és hatékonyságát az élőlények jelenlegi rendszeréhez vezető törzsfajlódási folyamatok leírásában és magyarázatában.

Kulcsszavak: szisztematika, hierarchikus osztályozás, fenetika, kladisztika, fenogram, kladogram, törzsfa.

Bevezetés

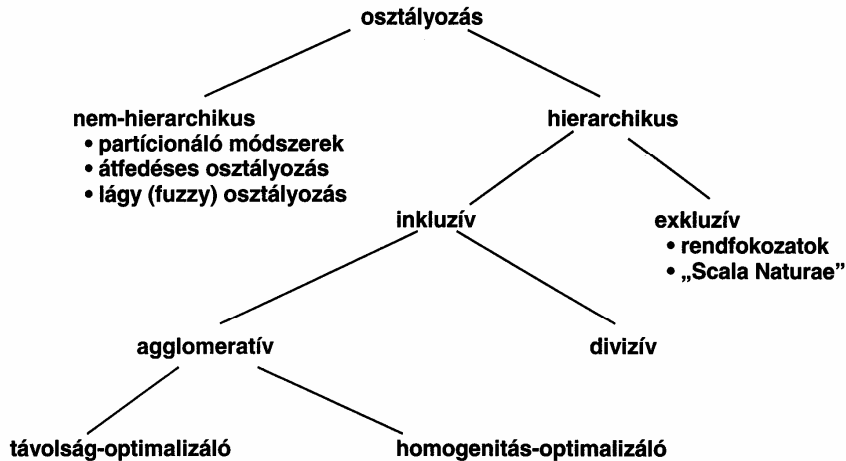
Az embernek, mint tudattal rendelkező élőlénynek valószínűleg már az ősidők óta egyik alapvető tulajdonsága, hogy a körülötte lévő világ jelenségeit, tárgyait, élőlényeit különféle szempontok szerint csoportokba osztja, osztályozza. Történhet ez olyan szubjektív ítéletek alapján, mint az adott élőlény „károssága” vagy „hasznossága”, ehető vagy ehetőtlenség mivolta, veszélyessége vagy éppen táplálékként való felhasználhatósága.

Tudományos szemmel nézve az élőlények osztályozása először egymáshoz való hasonlóságuk alapján történt: ezzel a módszerrel egymáshoz nagyon közel álló, majd fokozatosan egyre jobban különböző csoportokat alkothatunk, amelyek a „rendszerben” felfelé haladva tartalmazzák is egymást.

Ez a hierarchikus osztályozás egyik fajtája, az úgynevezett inkluzív hierarchia (1. ábra), ahol a magasabb rendű („nagyobb”) csoportok, osztályok mindig tartalmazzák (a halmazok nyelvén szólva magukban foglalják) az alattuk lévő, „kisebb” osztályokat. Hierarchikus klasszifikáció az exkluzív hierarchia is, ennél a magasabb rendű osztályok nem tartalmaz-

zák az alacsonyabb rendűeket; példaként a katonaságnál megszokott rendfokozatokra gondolhatunk, ahol adott esetben a századosok csoportja természetesen nem tartalmazza a rangban alattuk álló hadnagyok csoportját.

Az élővilág osztályozásánál ilyen exkluzív hierarchia volt a Természet tárgyainak fejlettségi sora, a „Scala Naturae” (BONNET 1764). Mindezekkel szembeállíthatjuk a nem-hierarchikus osztályozást, amelynek nem célja az objektumok közötti kapcsolatrendszer feltárása, nincsenek magasabb és alacsonyabb rendű osztályok (például egy erdő particionálása a fák kora vagy faja szerint).



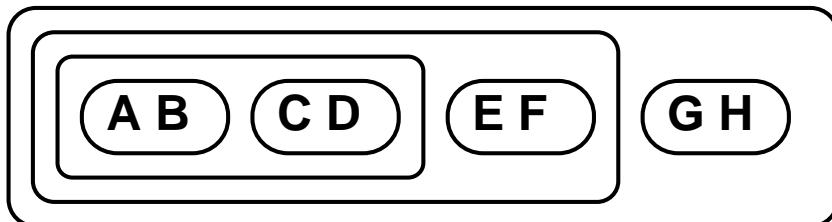
1. ábra. Az osztályozás fajtái.
Figure 1. Types of classifications.

E rövid gondolatmenetből egyértelműen látható, hogy vizsgálódásunk tárgya, azaz az élőlények rendszerezése a logika szempontjából valójában inkluzív hierarchikus osztályozási művelet. Szemléletes ábrázolásmódja ennek az úgynevezett Venn-diagram (2. ábra), de az inkluzív hierarchikus osztályozás legtipikusabb megjelenési formája a dendrogram (3. ábra).

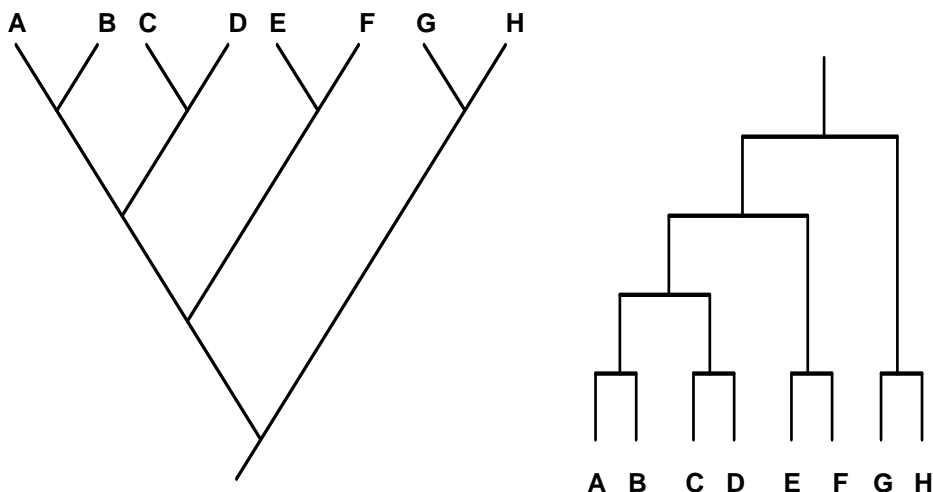
Az élővilág rendszerezési kísérleteinek történetében az egyik legjelentősebb lépés KARL LINNÉ „*Systema Naturae*” c. munkája (10. kiadás, 1758), amelyben LINNÉ bevezette az azóta klasszikussá vált hierarchikus kategóriarendszert („felülről lefelé”: törzs–osztály–rendcsalád–nem–faj). Ez az osztályozás azonban még nem a leszármazási kapcsolatokat, hanem az objektumok egymáshoz való hasonlóságának különböző szintjeit testesítette meg.

Csak az evolúciós gondolat színrelépésével (CHARLES DARWIN és ALFRED RUSSEL WALLACE nyomán, 1859-től kezdve) vált az osztályozási kísérletek központi témájává az objektumok (a taxonok) leszármazási, törzsfajlódási viszonyainak tükrözése; ezt nevezzük természetes osztályozásnak.

A dendrogramok ezzel valóságos tartalmat nyertek, s most már nem véletlen a családfákhoz való hasonlóságuk. A végpontok jelképezik a ma élő taxonokat, az elágazódási pontok pedig az adott taxonok közös őseit. A kladogrammal, azaz a törzsfával tehát a jelenleg élő taxonok tényleges leszármazási kapcsolatait akarjuk ábrázolni. A dendrogramok másik fajtája, a fenogram csak az osztályozott objektumok egymáshoz való hasonlóságának mértékét fejezi ki. A dendrogramnak ez a két, egymással élesen szemben álló felfogása tükrözi a két vezető osztályozási (klasszifikációs) iskolát: a fenetikát és a kladisztikát.



2. ábra. Az inkluzív hierarchia ábrázolása Venn–diagrammal.
 Figure 2. Venn diagram for depicting inclusive hierarchy.



3. ábra. Az inkluzív hierarchia ábrázolása dendrogrammal.
 Figure 3. Dendrograms for depicting inclusive hierarchies.

Cikkünkben ezt a két osztályozási iskolát vetjük össze; ismertetésükhöz az alábbi összehasonlító táblázat adja a vezérfonalat (1. táblázat).

1. táblázat. A két legfontosabb klasszifikációs iskola összehasonlítása.**Table 1.** Comparison of the two major classification schools.

Szempontok	Klasszifikációs iskola	
	Fenetikus	Filogenetikus (kladisztikus)
Osztályozandó objektumok	OTU-k („Operational Taxonomic Units”)	monofiletikus csoportok
Osztályozás alapja	egymáshoz való hasonlóság	evolúciós leszármazás
Kiindulási művelet	hasonlósági (taxon–taxon) mátrix	taxon–tulajdonság mátrix
Felhasznált algoritmus	klaszterezési eljárás	kladisztikus analízis
Kapott eredmény (dendrogram)	hasonlósági fa (fenogram)	törzsfá (kladogram)

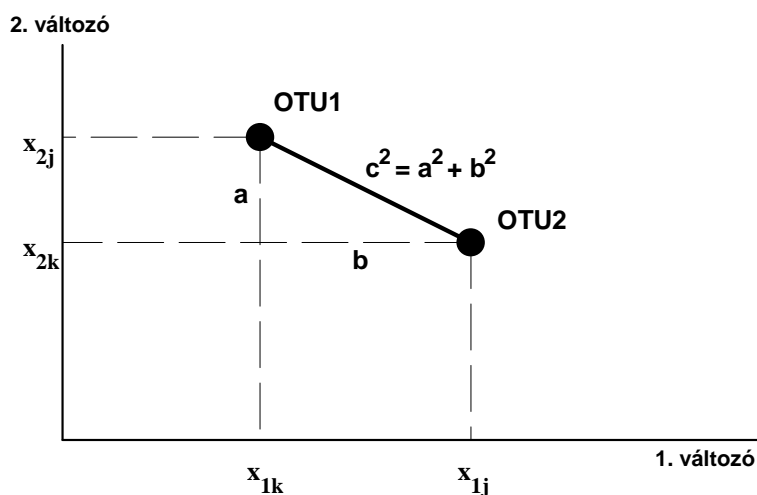
A fenetikus osztályozás

A fenetikus osztályozás alapjait két neves taxonómus, ROBERT R. SOKAL és P. H. A. SNEATH vetette meg. Az addigi, nagyrészt szubjektív osztályozást objektív alapokra helyező metodológiájuk „numerikus taxonómia” néven vált ismertté (SOKAL & SNEATH 1963, SNEATH & SOKAL 1973). A fenetikus osztályozás SOKAL (1986) szerint négy műveletből áll: (1) először az objektumainkról (=„Operational Taxonomic Units”, OTU) taxon–tulajdonság mátrixot készítünk, (2) ebből az adatmátrixból hasonlósági vagy távolságmátrixot számolunk, (3) hierarchikus osztályozó (klaszterező) algoritmusok segítségével előállítjuk a fenogramot (dendrogramot), majd azt (4) hierarchikus osztályozással, „rendszeré” transzformáljuk (magyarazzuk). A kapott rendszerünket különféle szignifikanciatesztek és optimalizálási kritériumok alapján ellenőrzésnek vethetjük alá. A továbbiakban ezek szerint a műveleti lépések szerint haladva ismertetjük röviden a fenetikus osztályozás legfontosabb jellemzőit.

(1) A fenetikus osztályozás alapegységei, az OTU-k („Operational Taxonomic Units”, magyarul kezelendő v. kezelhető taxonómiai egységek) a biológiában leggyakrabban a fajok vagy magasabb taxonok, de lehetnek akár egyedek vagy populációk is, attól függően, hogy valóban taxonómiai, vagy esetleg más célú osztályozást akarunk végrehajtani. Az úgynevezett exemplar-elmélet szerint (SNEATH & SOKAL 1973) a fenetikus osztályozásba elegendő egyetlen példányt bevonni, ha az kellőképpen reprezentálja az adott csoportot (azaz a csoporton belüli hasonlóság jóval nagyobb, a variabilitás pedig kisebb, mint a csoportok között). Ahhoz, hogy az OTU-kat különféle algoritmusokkal osztályokba rendezhessük, valamiféle mérőszámot kell bevezetnünk az egymáshoz való hasonlóságuk mérésére. A fenetikus hasonlóság nem feltétlenül azonos a leszármazási rokonsággal, és két összetevője van: az „eredendő hasonlóság” (amely a leszármazás eredménye) és a „szerzett hasonlóság” (amely párhuzamos fejlődés, konvergencia eredménye).

(2) Az OTU-k közötti hasonlóság (vagy különbözőség) matematikai mérésére különféle indexeket, mérőszámokat vezettek be, amelyek nagyrészt a szóban forgó tulajdonságtól, illetve egyéb kiindulási feltételektől függenek. Ha egy adott tulajdonságra nézve kiválasztunk egy

hasonlósági indexet, akkor az osztályozandó objektumainkat táblázatba rendezhetjük, ahol a taxon–taxon mátrix celláiba páronként a hasonlósági index megfelelő értékeit írjuk. Az így kapott táblázat a hasonlósági mátrix, illetve ennek megfelelően a különbözőségi mutatókból kapott különbözőségi mátrix. A különbözőségi mátrix speciális esete a távolságmátrix, ahol a cellákban a különbözőség négyzetgyöke, a távolság szerepel. A kvalitatív, azaz számskálához nem rendelhető, nem mérhető tulajdonságok esetén a hasonlóság legkézenfekvőbb mérőszáma a hasonlósági index (a megegyező tulajdonságok száma osztva az összes számbavett tulajdonsággal), vagy ennek komplementere, a különbözőségi index.



4. ábra. Két OTU euklideszi távolsága a kétdimenziós tulajdonságtérben.
Figure 4. Euclidean distance of two OTU-s in the two-dimensional character space.

A kvalitatív tulajdonságnak a biológiában sokszor előforduló esete a jelenlét–hiány (prezencia–abszencia). A jelenlét–hiány mátrixban „1” képviseli az adott tulajdonság jelenlétét, „0” pedig a hiányát. Az ilyen tulajdonságokat adott taxonjainkra összegezve kapjuk az úgynevezett kontingenciatáblázatot, amelyből aztán a különféle hasonlósági indexeket számolhatjuk ki (egybeesési, Jaccard-, Sorensen-, Dice- vagy – tévesen – Czekanowski-indexek). Ezek értéke 0 és 1 közé eshet, és minél nagyobb (minél jobban megközelíti az 1-et), annál erősebb a hasonlóság (1 esetén a két taxon az adott tulajdonságot tekintve azonos).

A tulajdonságok másik nagy csoportját a mérhető, számskálához hozzárendelhető bélyegek, azaz a kvantitatív tulajdonságok jelentik. Ha az OTU-k egyedek, akkor a különféle változók mentén mért jellemző értékekkel az egyedek egy n-dimenziós térben helyezhetőek el, ahol n a kvantitatív tulajdonságok száma. Az egyedek közti különbséget páronként különféle módszerekkel mért távolságokkal fejezhetjük ki (például Manhattan-index, euklideszi távolság stb.). A leggyakrabban használt távolságfüggvény az euklideszi távolság, amelynek alapja a Pitagorasz-tétel (4. ábra). A fenetikus taxonómiában használt további indexek részletes áttekintése meghaladja e cikk kereteit, ismertetésük SIMPSON (1961), SOKAL &

SNEATH (1963), SNEATH & SOKAL (1973), vagy magyar nyelven például PODANI (1997) munkájában megtalálható.

(3) A hasonlósági függvények értékei alapján OTU-jainkat taxon–taxon mátrixba rendezzük, amely a továbbiakban az osztályozási algoritmusok kiindulópontja. A Bevezetésben ismertetett inkluzív hierarchikus osztályozást a fenetikus algoritmusok alapján két csoportra oszthatjuk (1. ábra): az úgynevezett divízív osztályozásnál a kiindulási helyzetben az összes objektum egy csoportban van, s a módszer során ezt sorozatos divíziókkal bontjuk egyre kisebb csoportokra, végső soron magukra az objektumokra. Matematikailag ez az eljárás nehezebb és kevésbé elterjedt, bár az ember szubjektív felfogásához talán ez áll közelebb. A másik módszer család az úgynevezett agglomeratív osztályozás, amikor az eleinte külön álló objektumokat lépésről lépésre vonjuk össze osztályokba. Az összevonás alapja lehet az objektumok közötti távolság (távolság-optimalizáló módszerek) vagy a közöttük lévő variancia (homogenitás-optimalizáló módszerek). A távolság-optimalizáló módszerek négy leggyakrabban használt fajtája az egyszerű lánc („single linkage” vagy „nearest neighbour”), a teljes lánc („complete linkage” vagy „furthest neighbour”) az egyszerű átlag („WPGMA”) és a csoportátlag („UPGMA”) módszer. Az egyszerű lánc vagy „legközelebbi szomszéd” módszer előnye az, hogy vele a fenogram nagy adatmátrixoknál is viszonylag könnyen megrajzolható (akár kézzel is kiszámolható), s a nagy egyedszámú, szétszórt, megnyúlt csoportosulások is jól elkülöníthetők. Hátránya abban rejlik, hogy nem ismeri fel, ha az osztályok közt nincs éles elválás, és az osztályozásra az OTU-k belső összetartozása nincs semmilyen hatással. A teljes lánc vagy „legtávolabbi szomszéd” módszer nagyon hasonlít az előbbihez, azzal a különbséggel, hogy a csoportok távolságát nem a legközelebbi szomszédságban lévő OTU-jaik, hanem éppen ellenkezőleg, a legtávolabbi elemek alapján számolja ki. Természetesen a lépésenkénti összevonás maga itt is a legkisebb távolság alapján történik. Az egyszerű átlag módszer, ahogy neve is mutatja, a csoportok távolságát egyszerűen elemeik távolságának aritmetikai átlagával számolja ki. Ennek során nem veszi figyelembe az osztályokban előzőleg egyesített objektumok számát, azaz tulajdonképpen „burkoltan” súlyozza azokat az osztályokat, amelyek kevesebb elemből állnak. A csoportátlag módszer az egyszerű átlag módszerrel ellentétben a távolságok kiszámításánál tekintet van az összevonandó osztályok elemszámára is, és az objektumszámok arányában átlagolja az egyes csoportok távolságát, azaz nem súlyoz az elemszámok szerint. Az eddigi négy fenetikus agglomeratív osztályozó módszer a távolság-optimalizáló módszerek nagy családjához tartozott, amelyek az osztályok objektumainak valamiféle hasonlósági, illetve távolságmértéke alapján vonja össze a csoportokat.

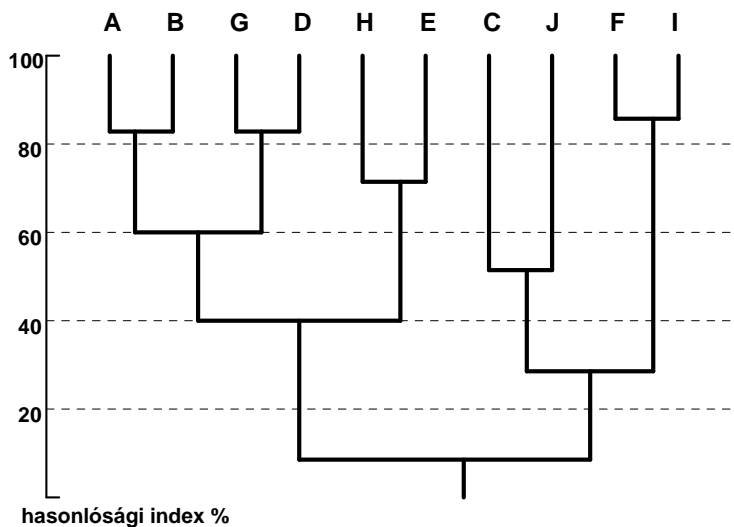
A homogenitás-optimalizáló módszer család egyik leggyakrabban használt tagja a Ward- (vagy Ward–Orlói-)féle eljárás. Az „eltérésnégyzetösszeg-növekedés minimalizálása” néven is ismert algoritmus jellemzője megegyezik abban az egész módszer családjával, hogy olyan, több objektumból álló osztályokat hoz létre, amelyek homogenitása maximális (= heterogenitásuk minimális). Köznapi nyelven ez azt jelenti, hogy minden lépésben a „leg-egyformább” OTU-kat vonja össze. Az egyformaság (homogenitás) mértéke a variancia és az eltérésnégyzet-összeg is.

A fenetikus osztályozás algoritmusait a legtöbb többváltozós statisztikai elemzésre alkalmas számítógépes programcsomag (például Statistica, SPSS, BMDP) tartalmazza. Van azonban néhány olyan program, amely a biológiában használatos többváltozós adatfeldolgozó

módszerek közül különösen összpontosít az osztályozás (vagy angolból átvéve a „klaszterezés”) fajtáira és azok eredményére, a dendrogramépítésre.

Ezek közül is kiemelkedik a magyar fejlesztésű SYN-TAX (PODANI 1980, 1984, 1988, 1993), amely a hierarchikus osztályozás terén nem kevesebb mint 24 különböző eljárást kínál: nyolc távolság-optimalizáló, hét homogenitás-optimalizáló, és ezeken kívül hat információelméleti, két nem-metrikus, valamint egy távolságarányt minimalizáló módszerrel készíthetünk dendrogramokat. Az SYN-TAX-hoz hasonlóan magyar fejlesztésű, angol nyelvű programcsomag a NuCoSA (TÓTHMÉRÉSZ 1993, 1996), amelyet a botanikában és a zoológiában gyakori ökológiai analízisek elvégzésére fejlesztettek ki, és klaszterezési eljárásokat is tartalmaz.

(4) A fenetikus osztályozás eredményeként kapjuk a fenogramot, amely a dichotomikusan elágazó dendrogramok egy fajtája (5. ábra). A fenogramon a függőleges tengely mentén az összekötő szakaszok a hasonlósági (vagy különbözőségi) index értékeinek felelnek meg, a taxonok egymástól való vízszintes távolsága azonban nem reprezentál semmit (a végpontok egymás mellett többnyire a hasonlóságuk szerint egyenlő távolságra osztva helyezkednek el).



5. ábra. Hasonlósági indexen alapuló fenogram.
Figure 5. Phenogram based on similarity index.

Az egyes taxonokat vagy taxoncsoportokat összekötő vízszintes szakaszoknak a fenetikus taxonómusok (többnyire szubjektív vagy a posteriori vélemény alapján) taxonómiai rangokat (kategóriákat) feleltethetnek meg (például genusz-szint, család-, rend- vagy osztályszint), de ezek a hasonlósági indexektől függően értelemszerűen eltérnek, és a törzsfajlódástani kapcsolatok feltárására alkalmatlanok (lévén hogy a fenetikus hasonlóságon, és nem a leszármazáson alapulnak).

A kladisztikus osztályozás

A biológiában a kladisztika vagy más néven filogenetikus szisztematika egy olyan szisztematikai módszer, amellyel az élőlényeket a közös, fejlett, úgynevezett származtatott bélyegeik alapján természetes csoportokba osztjuk és osztályozzuk. A több közös, származtatott bélyeget felmutató élőlények egymással szorosabb kapcsolatban lévő csoportot alkotnak, mint azok, amelyek nem hordoznak ilyen bélyegeket. Az ily módon osztályozott élőlények közötti viszonyt egy elágazó, családfa jellegű ábrán, az úgynevezett kladogramon lehet a legjobban feltüntetni.

A kladogrammal leírt törzsfa alapvető feltétele, hogy benne a kényszerű jellegváltozások száma minimális legyen. A jelenleg ismert adatainkból kiindulva ugyanis a törzsfejlődés rekonstruálásához a lehető legkevesebb kényszerű változást kell feltételeznünk. Ez az elv a kladisztika egyik alapszabálya, az úgynevezett parszimónia törvénye.

A kladisztika alapelveit és módszereit filogenetikus szisztematika néven először WILLI HENNIG (1913–1976) német entomológus fektette le összefoglaló formában (HENNIG 1950, 1965, 1966), bár az ide vezető gondolatok már DARWIN és HAECKEL munkáiban is fellelhetők. HENNIG emlékére 1984-ben jött létre a nemzetközi Willi Hennig Társaság, és elindította a „*Cladistics*” nevű folyóiratot, amely mind a mai napig a kladisztikus analízis avagy a filogenetikus szisztematika kutatási eredményeinek legfontosabb fóruma.

A manapság uralkodónak nevezhető klasszifikációs iskola legfontosabb cikkei és kézikönyvei NELSON (1979), WILEY (1981), FUNK & BROOKS (1990), WILEY et al. (1991) és FOREY et al. (1992) tollából születtek. A módszer és az elmélet gyorsan tért hódított, és hamar túlnőtt a szisztematika keretein. A monofiletikus csoportok használatának és a parszimónia törvényének általános érvényét HENNIG követői fokozatosan az egész biológiára kiterjesztették. Az elmélet az evolúciobiológiára, a filogenetikus ökológiára, de még a molekuláris biológiára is termékenyítőleg hatott és hat napjainkban is.

A filogenetikus szisztematika elveinek talán egyik legsikeresebb alkalmazása a biogeográfia területén következett be. A jelen cikknek nem tárgya, ezért csak röviden hívjuk fel a figyelmet az élőlények elterjedésének evolúcióját a filogenetikus szisztematika módszerével magyarázó kladisztikus állat- és növényföldrajzra (NELSON & PLATNICK 1981, MORRONE & CRISCI 1995).

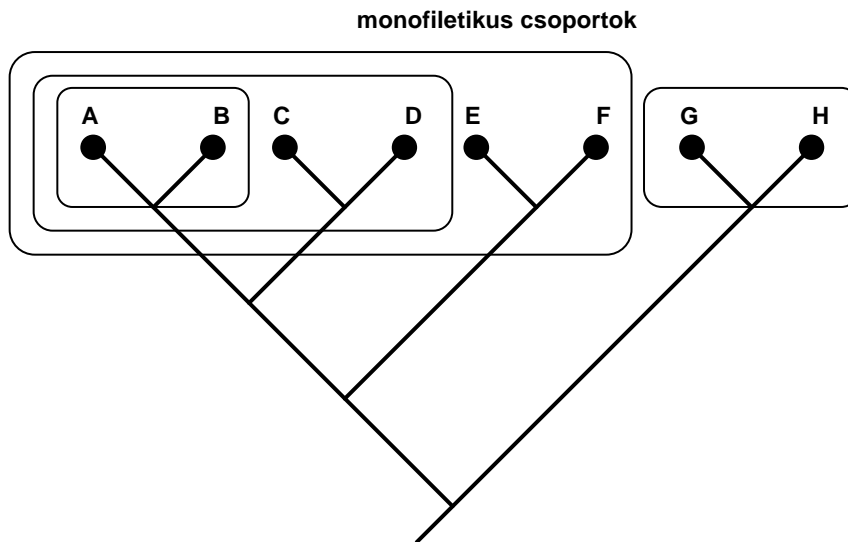
A párhuzam könnyen megérthető, ha az egyes földrajzi területek élővilágára mint az osztályozás objektumaira (taxonokra), a rajtuk előforduló fajokra pedig mint azok tulajdonságaira (karakterekre) gondolunk. Ily módon egy kladisztikus analízis után az egyes „fau-nák” és „flórák” múltbeli fejlődését tükröző áreakladogramokat kaphatunk végeredményül.

Alapfogalmak: monofiletikus csoport, jellegállapot, homológia, homoplázia

A filogenetikus szisztematika nem OTU-k, hanem monofiletikus csoportok osztályozását végzi. Definíció szerint monofiletikus csoport mindazon és csak azon fajok csoportja, amelyek egyetlen közös őstől származnak. A monofiletikus csoport tehát a közös elődtől származó fajokat mind magában kell foglalja, de egyetlen olyan fajt sem tartalmazhat, amely más őstől származik (6. ábra). Két monofiletikus csoport egymás testvércsoportja, hogyha egymás legközelebbi rokonai, azaz közös őstől származnak (például A+B és C+D). A testvércsoportok együtt egy újabb monofiletikus csoportot alkotnak (A+B+C+D), és ez

így épülhet fel egyre feljebb és feljebb. A törzsfajlás tehát egymásba ágyazott monofiletikus csoportok hierarchikus rendszereként is leírható.

A monofiletikus csoport meghatározásával egy időben két másik definíció is életbe lép. A közös leszármazással szemben A+B+C és F+G+H parafiletikus csoportokat képeznek, mert ugyanannak a közös elődnek nem minden leszármazottját foglalják magukban. Ugyanakkor A+B+C és G együtt polifiletikus csoportot alkotnak, mert közös ősük egy rajtuk kívül álló csoporthoz tartozik. Bonyolultabb esetekben a párhuzamos leszármazás és a többágú leszármazás között nehéz különbséget tenni, de a törzsfajlás szempontjából a lényeg a közös leszármazás és a nem közös leszármazás közti különbségen van. A kladisztika kulcsfontosságú alapja a monofiletikus csoportok meghatározása, mert csak ezek képezhetik a törzsfára kerülő egységeket, ezek alkotják a filogenetikus osztályozás alapegységeit, a taxonokat. A parafiletikus csoportra klasszikus példát szolgáltatnak a halak (Pisces), a hüllők (Reptilia), az algák vagy a zárvatermő növények, mert ezek a csoportnevek nem foglalják magukban az adott közös előd összes leszármazottját.



6. ábra. Monofiletikus csoportok.
Figure 6. Definition of monophyletic groups.

A fajokat és más taxonokat a rajtuk megmutató jellegek (= tulajdonságok) segítségével különböztetjük meg. A jellegek (a fenetikus osztályozásnál ismertető módon) lehetnek kvalitatívák vagyis diszkréttek, és kvantitatívák vagyis folytonosak, mérhetőek (például hosszúság, súly). A törzsfajlás rekonstrukciója folyamán a kvantitatív jellegek nyomkövetése (a fenetikus hasonlóság objektivitásával szemben) egyelőre meglehetősen bizonytalan, ezért a továbbiakban csak a kvalitatív tulajdonságok elemzésével foglalkozunk. Nagyon fontos különbséget tennünk maguk a jellegek, és a jellegek állapota között. Az adott tulajdonság különféle állapotok sorozatából áll. A „szem színe” jelleg például állhat a „bar-

na” vagy a „kék” állapotból, hasonlóképpen a „végtagok száma” jelleg állapotai a megfelelő számok, például „négy”, „hat”, „nyolc”.

Egy tulajdonság állapotainak meghatározott rendjük lehet, amikor az egyik állapot a másikba csak adott sorrendben alakulhat át: ezeket nevezzük rendezett vagy additív jellegnek. Az állapotsorozat rendezetlen azaz nem-additív, ha az egymásba alakulások sorrendje meghatározatlan, tehát egy állapot bármelyik másikba átalakulhat (7. ábra). Ezen túlmenően megköthetjük az állapotváltozások irányát, azaz polaritását is. Bináris (két állapotú) jelleg esetében ez csak kétféle lehet ($0 \rightarrow 1$ vagy $1 \rightarrow 0$), de többváltozós jellegnél is rögzíthetjük az állapotok egymásba alakulásának irányát (például $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$).



7. ábra. Az állapotváltozások iránya.

Figure 7. Ordering states and polarisation of character states.

A jellegállapotok átalakulásának iránya azt is megszabja, hogy melyik az úgynevezett ősi, „primitív”, azaz eredeti állapot és melyik a leszármaztatott, „fejlett”. Az ősi jelleget pleziomorfnek, a származtatottat apomorfnek nevezzük. A kladisztikus analízis talán legfontosabb posztulátuma az állapotok ilyen értelmű besorolása; ezzel határozzuk meg ugyanis a fejlődés, végső soron az evolúció irányát. A monofiletikus csoportokat a rájuk nézve közös leszármaztatott tulajdonság, azaz a szünapomorfia határozza meg. Ezzel szemben a közös ősi jelleg, az úgynevezett szünpleziomorfia nem alkalmas a törzsfajlás rekonstruálására, mert ezt más, a közös őstől leszármazó taxonok is hordozhatják. Szünapomorf jellegek például a rovarok torán megjelenő három pár ízelt láb, a holometabol rovarok teljes átalakulással történő fejlődése, vagy a kétszárnyúak jellegzetesen módosult hátsó szárnypárja, a billér. Amennyiben a tulajdonság a vizsgált taxonok közül csak egyetlen egyre jellemző, egyre apomorf, autapomorfjának nevezzük. Az apomorf és pleziomorf jelleg magához a monofiletikus csoporthoz hasonlóan relatív fogalom, mert az adott taxonokra nézve pleziomorf tulajdonság lehet apomorf az időben távolabbi közös őstől származó nagyobb monofiletikus csoportra. Az ízelt láb például a rovarokra nézve pleziomorf jelleg, és nem alkalmas azon belüli monofiletikus csoportok jellemzésére, viszont az ízeltlábúak tekintetében apomorf, és egyike e csoport monofiletikus voltát alátámasztó tulajdonságoknak.

Az adott jellegállapot apomorf vagy pleziomorf mivoltának meghatározására kétféle módszer alkalmazhatunk. A direkt módszer esetén meg kell vizsgálnunk az osztályozandó élőlények egyedfejlődését. Az embrionális állapotban gyakran megjelennek a pleziomorf állapotok, amelyek aztán az apomorffá alakulnak a kifejlett egyedben. Az indirekt módszer az osz-

tályozandó objektumainkhoz közel álló, de az osztályozást tekintve azoktól mégis különválasztott csoport, az úgynevezett kulcscsoport jellegeit vizsgálja meg. A kladisztikus analízis a gyökereztetéskor (lásd később) amúgyis mindig megköveteli egy ilyen kulcscsoport megjelölését, mert ehhez képest tudjuk csak a monofiletikus csoportunk belső rokonsági viszonyait tisztázni. Általában azt a jellegállapotot tekintjük pleziomorfnek, amely a kulcscsoportéval azonos (hiszen a monofiletikus csoportunkat éppen az apomorf állapotok tartják össze). Természetesen ehhez a módszerhez a tulajdonságok bensőséges, *a priori* ismerete szükséges, amely az analízishez megfelelő kulcscsoport kiválasztásában nyilvánul meg.

A kladisztikus osztályozásban is fontos szerepet játszik a jellegek közötti hasonlóság, de ez itt nem ugyanaz, mint a fenetikus hasonlóság fogalma! A csoportok képzésénél csak a „valódi” hasonlóságot szabad figyelembe venni, amely a tulajdonságok közös eredetén, együttes kifejlődésén alapszik: ez a homológia. Vele szemben áll a „felületes” hasonlóság, az analógia, amelynek nincsen szerkezeti vagy leszármazási alapja. A „szárny” mint olyan nyilvánvalóan analóg tulajdonság a madarakra és a rovarokra nézve, hiszen szerkezete és származása teljesen eltérő, de a mellső végtag szárnyszerű alakulása vagy járáshoz való alkalmazkodása az emlősök esetében homológ tulajdonság, amely például a denevéreket egyetlen csoportban egyesíti. A homológ hasonlóság ugyanúgy relatív fogalom, ahogyan a monofiletikus csoport és az apomorf–pleziomorf állapot. A párhuzamos fejlődés eredményéből származó felületes hasonlóságot (analógiát) HENNIG (1966) homopláziának nevezte el. (A más szerzők által konvergenciának vagy parallel tulajdonságnak nevezett fogalom lényegében ugyanezt takarja.) A homoplázia fogalmát HENNIG követői kiterjesztették a visszaforduló állapotváltozásra is, arra az esetre, amikor egy jelleg a viszonylag apomorf állapotából a viszonylagosan pleziomorf állapotába alakul vissza (illetve inkább egy olyan jellegállapotba, amelyet nem tudunk elkülöníteni az eredetileg pleziomorf állapottól). A konvergencia és a visszaforduló állapotváltozás között sok esetben nehéz a határvonalat megvonni.

A törzsfá készítése: alapelvek, parszimónia

A törzsfajlás rekonstruálásánál a kiválasztott taxoncsoport megfigyelt jellegei alapján igyekszünk meghatározni a taxonok között az evolúció során kialakult rokonsági viszonyokat. A kiindulási alapunk tehát egy taxon–tulajdonság mátrix, amely a kiválasztott taxonokhoz a megfigyelt jellegállapotokat rendeli hozzá. Bár – ahogy ez az alábbiakból kiderül – adatainkhoz nemritkán több törzsfát is hozzárendelhetünk, tudnunk kell, hogy a valóságban csak egyetlen törzsfajlás út vonal létezett („*Csak egyetlen helyes törzsfá van!*”), amelyet, meglehet, sohasem fogunk tökéletesen tisztázni, de minden újabb megfigyeléssel (más szóval a taxon–tulajdonság mátrixunk növelésével) közelebb kerülhetünk hozzá. A filogenetikus szisztematikának ezt az alapelvét három további szabállyal egészíthetjük ki.

(1) A Hennig–féle jóhiszeműségi szabály szerint a megegyező jellegállapotok esetén mindaddig homológiát tételezünk fel, ameddig valamilyen tény nem bizonyítja ennek ellenkezőjét, vagyis a konvergencia vagy parallel evolúciót. Ez azt jelenti, hogy adataink elemzésekor induljunk el, rajzoljunk egy törzsfát, majd hagyjuk, hogy adataink maguktól kimutassák a jellegek „összeférhetetlenségét”, azaz a homopláziát. Elég ekkor elkezdni gondolkodni azon, hogyan küszöbölhetnénk ki az ellentmondásokat.

(2) A csoportosítási szabály szerint a szünapomorf jellegek a közös őstől való eredet bizonyítékai, míg a szünpleziomorfiák és a konvergenciák nem alkalmasak a közös származás

zás felderítésére. Azt már láttuk, hogy a homoplázia (melynek egyik esete a konvergencia) nem mond érdemleges információt erről, a szünpleziomorf jelleg pedig, bár homológ tulajdonság, a vizsgálni kívánt csoport szintjén ugyancsak nem ad új információt, ezért nem használható.

(3) A harmadik szabály a kombinációs szabály, amely azt mondja ki, hogy ha két jelleg állapotváltozásai azonos rokonsági viszonyra utalnak, akkor ezek egymással összekombinálva egységesen jelenhetnek meg a megrajzolt törzsfán. Ha a képzett csoportok nem teljesen azonosak, akkor a tulajdonságokat nem vonhatjuk össze, a törzsfá ezen ágai „nem fednek át”. Az ilyen törzsfák logikailag nem konzisztensek egymással, szemben a konzisztens törzsfákkal, melyek egyben izomorfak, azaz elágazódásaik számát, helyét tekintve (topológiailag) azonosak.

A törzsfák létrehozásánál az egyik legnehezebb probléma a homopláziák kiszűrése a szünapomorfiák közül. Amennyiben adataink nem egyértelműek, akkor több, egymásnak ellentmondó csoportosítási lehetőséget kapunk, és a különféle törzsfáink nem lesznek logikailag kompatibilisek azaz teljesen kongruensek egymással. Az alábbi taxon–tulajdonság mátrix erre ad példát, s az ennek alapján megrajzolt négy törzsfá közül kettő-kettő (a–c és b–d) között kibékíthetetlennek látszó ellentét feszül (8. ábra).

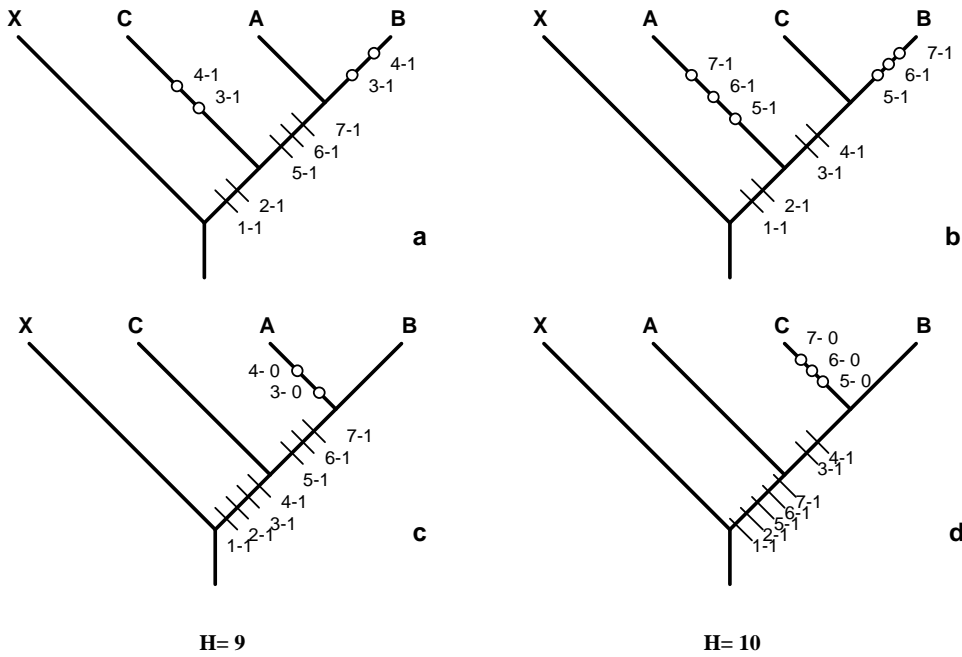
Ahhoz, hogy az ellentétet feloldjuk és a valóságban létező, egyetlen törzsfajlódási útvonalra rátaláljunk, homopláziát kell feltételeznünk. A homoplázia kétféle lehet, konvergencia vagy visszaforduló állapotváltozás, így az egymásnak ellentmondó 3–4, illetve 5–6–7 jellegeknél ezeket megengedve négy lehetséges törzsfát rajzolhatunk (8. ábra). Közülük hoszszuk alapján választunk, mert a parszimónia („takarékoság”) elve szerint az a törzsfá közelebbi meg legjobban a valóságot, amely a legtöbb homológiát, de ugyanakkor a legkevesebb homopláziát tartalmazza, azaz hossza a legrövidebb ($H=9$, a 8. ábrán „a” és „c”). A parszimónia elve a Hennig-féle jóhiszeműségi szabályból és a „Csak egyetlen helyes törzsfá van!” alapfeltételből következik. Azt jelenti, hogy a lehető legkevesebb kényszerű változást tételezzük fel a törzsfajlódás során (azaz „zsugoriak vagyunk a homopláziákkal szemben”). Az „a” és „c” változat között azonban a törzsfahossz alapján már nem tudunk választani, ezek egyformán „takarékos” megoldást jelentenek.

A parszimónia (vagy „takarékoság”) elve alapvető kritérium a kladsztikus analízis során, mert itt dől el, hogy milyen feltételek mellett keressük a létező legrövidebb törzsfát, azaz a valóságot legjobban megközelítő evolúciós útvonalat. Ezek a – többnyire a jellegek megengedett állapotváltozásait érintő – feltételek szabják meg a követendő, úgynevezett optimalizáló módszert, amelyet a törzsfakereső algoritmus alkalmaz. A sokféle lehetőség közül négyet emelünk ki (2. táblázat).

A Wagner-féle parszimónia az egyik legáltalánosabban alkalmazott optimalizáló feltételrendszer, amely a legkevesebb megkötöttséget írja elő a jellegek állapotváltozását illetően. Két- és többállapotú jellegeket egyaránt megenged, bár az utóbbiaknak rendezettnak kell lenniük (de nem kötelezően polarizáltak, tehát a visszaforduló állapotváltozás is megengedett).

A Fitch-féle parszimónia csak többállapotú jellegek alkalmazását engedi meg, viszont ezek lehetnek rendezetlenek és nem polarizáltak is. Más megfogalmazásban bármely jelleg-állapot átalakulhat bármely másik állapotba mindössze egyetlen lépés árán. A visszaforduló állapotváltozás itt is szabadon megengedett. A Dollo-féle parszimónia szerint az előrefelé irányuló állapotváltozás megismétlődésének a valószínűsége sokkal kisebb, mint a vissza-

forduló állapotváltozásé. A biológiai értelme ennek az, hogy a leszármaztatott állapot többszöri megjelenését (párhuzamos fejlődés vagy konvergencia eredményeként) nem szívesen engedjük meg, sokkal inkább előnyben részesítjük a fejlett állapot pleziomorf állapotba való visszaalakulását. Ez megfelel DOLLO eredeti törvényének, miszerint a törzspejlődés sohasem ismétli meg önmagát. A Camin–Sokal-féle parszimónia ennek éppen ellenkezőjeként a visszaforduló állapotváltozásokat egyáltalán nem engedi meg (a jellegállapotok polarizáltak). Ennél a szigorú optimalizálási módszernél tehát minden homoplázia a jellegállapot párhuzamosan vagy ismételten történő megjelenésének tudható be, és keményen lerontja a kapott törzsfá helyességét (növeli a hosszát).



Taxon	Tulajdonság						
	1	2	3	4	5	6	7
X	0	0	0	0	0	0	0
A	1	1	0	0	1	1	1
B	1	1	1	1	1	1	1
C	1	1	1	1	0	0	0

8. ábra. Taxon–tulajdonság mátrix és a hozzá tartozó négy lehetséges törzsfá (A, B, C: végtaxonok, X: külcsoport, 1–1: adott tulajdonság állapota, /: szünapomorfia, o: homoplázia, H: a törzsfá hossza).
Figure 8. Taxon-character matrix and the four possible cladograms based on it.

2. táblázat. A különféle parszimóniafeltételek összehasonlítása egy 4-állapotú tulajdonságnál (a cellákban az egyik jellegállapotból a másikba való átalakuláshoz szükséges állapotváltozások száma [„költsége”] szerepel).

Table 2. Types of parsimony in the case of four character states.

	WAGNER				FITCH				DOLLO				CAMIN-SOKAL			
	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3
0	–	1	2	3	–	1	1	1	–	x	2x	3x	–	1	2	3
1	1	–	1	2	1	–	1	1	1	–	X	2x	∞	–	1	2
2	2	1	–	1	1	1	–	1	2	1	–	x	∞	∞	–	1
3	3	2	1	–	1	1	1	–	3	2	1	–	∞	∞	∞	–

A fenti négy módszer tulajdonképpen az úgynevezett általános parszimónia speciális esetei, hiszen mindegyiknél a jellegállapotok egymásba való átmenetéhez van valamiféle „költség” rendelve. Ha ez a költség minden állapotváltozásnál 1-gyel egyenlő, akkor a Fitch-féle parszimóniával van dolgunk, az összes többi parszimónia-feltételnél pedig rendre annál költségesebb az átmenet, minél „távolabbi” (vagy visszafelé irányuló) állapotváltozásról van szó.

A kladisztikus analízis

A kladisztikus analízis első lépése a taxonjaink jellemzésére kiválasztott tulajdonságok kódolása. Ez pozitív egész számokkal történik, legegyszerűbb esetben úgynevezett lineáris sorozattal, amikor is a több állapotú tulajdonság egyes állapotai egymás után következő „fejlődési sorba” állíthatók. A lineáris sorozatot minden esetben felbonthatjuk bináris állapotkódolássá is, ahol minden egyes állapotváltozást „igen–nem” kérdésre adott válaszként értelmezzük. Az analízis végeredményeként kapott törzsfák mindkét állapotkódolás esetében ugyanaz, de a biológiai kiértékelésénél szem előtt kell tartani, hogy a bináris kódolás esetén az analízis nem tesz különbséget például három, egymástól független, kétállapotú jelleg és a fejlődési sor típusú, összefüggő tulajdonság három állapotának binárisan kódolt változata között. Taxonómiai elemzéseknél ez általában nem okoz problémát, a kladisztikus biogeográfia esetében azonban a „jellegek” a területeket jellemző taxonoknak felelnek meg, s ekkor már nem mindegy, hogy egy vagy három fajról van-e szó.

Az állapotok egymásba alakulásának irányát nem minden esetben ismerjük, azaz az adott jellegnél nem feltétlenül tudjuk, hogy melyik az ősi, pleziomorf és a fejlett, apomorf állapotot. Ezen túlmenően a jellegek kódolásánál fennakadást okozhat a kétes és nem alkalmazható karakterállapotok jelölése is. Egy adott tulajdonság hiányzó karakterállapota három dolgot jelenthet: (1) nem ismerjük, hogy a tulajdonság az adott helyen mely állapotát mutatja (az adatot nem vettük fel, nehezen megfigyelhető, stb.); (2) a tulajdonságnak az adott helyen nincs értelme (például a szárny színe szárnyatlan rovarnál); (3) a tulajdonság az adott helyen többféle állapotban jelenhet meg, polimorf, és nem meghatározható, hogy mikor milyen. Ez a három, törzsfajlódéstanilag igencsak lényegesen különböző adathiány a legtöbb számítógépes kladisztikus programban egyformán hiányzó, kérdéses adatként van kezelve. Ennek megfelelően láthattuk, hogy a „0” érték megadása nem a jellegállapot hiá-

nyát, hanem annak plezimorf állapotát jelöli. A kladisztikus programok többsége tehát valamilyen a „0”-tól eltérő megjelölést, például „-”-et vagy „?”-jelet igényel a hiányzó adatok kódolásához. Ekkor ezeket a jellegeket a program az adott taxonnál figyelmen kívül hagyja, és hiányuk nem befolyásolja a kapott kladogram helyességét (csak csökkenti megbízhatóságát, hiszen kevesebb adaton alapul).

Törzsfáépítés és -keresés

A kladisztikus analízis célja a taxon–tulajdonság mátrixunkhoz illeszthető, lehető legrövidebb törzsfá megtalálása. A törzsfá „hossza” a rajta lévő jellegek állapotváltozásainak számát jelenti; ezt szeretnénk minimalizálni. A kézi törzsfáépítés alapvetően két módszerrel történhet: az úgynevezett Hennig-féle és a Wagner-féle argumentációval. Az első volt az, amelyet maga HENNIG is használt, s részletesen leírt 1966-os könyvében. Kisebb adatmátrixokra nagyon könnyen alkalmazható, és sokan még ma is használják. A lényege az, hogy minden egyes jeleget véve egyenként végignézzük, hogy annak alapján a taxonjainkat hogyan csoportosítanánk. A Wagner-féle törzsfáépítő technika az előzővel éppen ellentétben nem a jellegeket nézi egyenként, hanem a taxonokat, és mindig a legkevesebb állapotváltozást feltételező új taxont kapcsolja hozzá a fokozatosan épülő törzsfához (a kulcsoporttal kezdve). A módszerek részletes ismertetése és példákkal való illusztrálása megtalálható az Állatorvos-tudományi Egyetem zoológus-oktatása számára írt tankönyvben (KORSÓS 1999).

A legrövidebb törzsfá biztos megtalálásához egzakt algoritmusok vezetnek, amelyekkel az összes lehetséges törzsfát megépítjük, majd közülük kiválasztjuk a legrövidebbet. Az osztályozandó taxonok számának növekedésével azonban az összes lehetséges törzsfá száma csillagászati sebességgel növekszik (20 taxon esetében $8,2 \times 10^{20}$, FELSENSTEIN 1978). Ennél nagyobb taxonszám esetén a garantáltan legrövidebb törzsfá megtalálása már nem várható, még a manapság elérhető leggyorsabb számítógépek használatával sem. Kétféle egzakt algoritmust ismerünk, az úgynevezett kimerítő módszert és a felsőhatár-módszert. A kimerítő módszer valóban szisztematikusan végignézi az adott mátrix adatainak felhasználásával építhető összes lehetséges törzsfá-variációt. Az úgynevezett felsőhatár-módszer szerint pedig először az összes taxont felhasználva véletlenszerűen megalkotunk egy törzsfát, kiszámítjuk a hosszát, és ezt felső határnak vesszük (azaz a továbbiakban csak az ennél rövidebb törzsfákkal foglalkozunk). Ezután elkezdjük a fentebb ismertetett kimerítő keresést az elejéről, azzal a különbséggel, hogy minden esetben azonnal ki is számoljuk az adott törzsfá hosszát. Mihelyt egy, a felső határnál hosszabb törzsfához jutunk, azt az építési útvonalat elejtjük, hiszen minden újabb taxon hozzáadása csak növelné az abban az irányban épített törzsfák hosszát. Ha viszont az összes taxont hozzáadva rövidebb törzsfát találunk, azt vesszük új felső határnak, s így folytatjuk a keresést. Ezzel a módszerrel jelentősen lehet csökkenteni a törzsfakeresésre fordított időt, hiszen nem járjuk végig fölöslegesen az útvonalak nagy részét csak azért, hogy minden lehetséges variációt megépítsünk. Ezzel együtt ezt a módszert sem érdemes alkalmazni 25 taxonnál nagyobb adatmátrix esetén. Leggyakrabban kénytelenek vagyunk a másik módszer családjához folyamodni, ez pedig az úgynevezett heurisztikus törzsfakereső módszerek családjáé. Ez a módszer család nem tűzi ki célul az összes lehetséges törzsfá megtalálását, ebből kifolyólag nem is garantálhatja a lehető legrövidebb törzsfá előállítását. Az ide tartozó módszerek a matematikai algoritmustól függően többé-kevésbé sikeres közelítő eljárások, amelyek azonban a gyakorlatban előforduló nagy taxon–tulajdonság mátrixok esetében jóval többször kerülnek alkalmazásra, mint az egzakt

módszerek. Alapvetően kétféle megközelítési mód lehetséges: az egyik esetben fokozatosan építjük fel a törzsfát úgy, hogy az egyenként hozzáadott taxonok után mindig a lehető legrövidebb megoldást keressük; a másik esetben pedig egy véletlenszerűen felépített teljes törzsfá ágait tördeljük és helyezzük vissza többféle variációban, hogy a számunkra kedvező elágazódásokat megtaláljuk.

Amennyiben jellegeink nem voltak polarizáltak, a kladisztikus analízis eredménye az úgynevezett gyökértelen törzsfá, ahol nincs meghatározva a közös őstől való leszármazás iránya, és így a taxonok közötti kapcsolat sem mutat szabályos, villásan elágazó kladogramot. A törzsfá gyökereztetése ilyenformán nélkülözhetetlen a leszármazási viszonyok értelmezéséhez, a monofiletikus csoportok meghatározásához, a homoplasztikus jellegek kimutatásához. A gyökereztetés leggyakoribb módja a kulcsoport kijelölésével történik; mert a kulcsoport az, amely meghatározza a jellegek pleziomorf és apomorf állapotát.

A homoplasztikus jellegeknek a törzsfán való, a gyökérhez viszonyított elhelyezkedésétől függően kétféle optimalizálási stratégiát különböztetünk meg. Az egyik esetben a homopláziának azt az esetét részesítjük előnyben, amikor az ismétlődő jellegállapotok párhuzamosan, konvergencia következtében fejlődnek ki. Ekkor az állapotváltozásokat a gyökértől minél messzebb próbáljuk meg elhelyezni (irreális, maximális esetben minden végszakaszon, minden egyes taxonnál egymástól függetlenül, párhuzamosan jelenik meg ugyanaz az állapot). Ezt az optimalizálási műveletet nevezzük késleltetett állapotváltozásnak. Vele szemben a másik optimalizálási módszernél a visszaforduló állapotváltozásokat tartjuk elfogadhatóbb homopláziának. Ilyenkor az állapotváltozások a gyökérhez a lehető legközelebb helyezkednek el, majd az ettől eltérő, pleziomorf állapotokat mutató taxonok végszakaszain történik meg a visszaalakulás. Ez a stratégia a gyorsított állapotváltozás. Természetesen ezeknek az optimalizálási stratégiáknak a helyes megválasztásához valóban illik tudni a feltételezett közös őst, azaz a gyökér jellegeinek pleziomorf állapotát.

A törzsfakeresés ma már nem végezhető el számítógépek igénybe vétele nélkül. A kladisztikus programcsomagoknak kiterjedt választéka érhető el, bár a leggyorsabbnak még mindig a több mint 15 évvel ezelőtti HENNIG86 számít (FARRIS 1988, LIPSCOMB 1994, PLATNICK & SCHARFF 1992). Előnye, hogy egyszerű DOS-környezetet igényel, a program mérete kevesebb mint 48 Kbyte, 286-os PC számítógépen is kitűnően fut. Hátránya viszont a rendkívül régmódi, abszolút nem felhasználóbarát kezelőfelület, számtalan nehezen követhető, rejtjelezett parancs és a primitív, nem szerkeszthető „grafikus” kimenet. Matematikailag a programmal (a filogenetikai analízist tekintve) szinte mindent meg lehet csinálni, csak győzze kitalálni az ember, mi zajlik benne! A PHYLIP nevű program (FELSENSTEIN 1990) elméleti megítélése meglehetősen vitatott a szakmai (kladisztikus) körökben. Míg egyesek (LORENZEN & SIEG 1991) teljes elutasítása a programokhoz való nyilvánvaló hozzá nem értésből fakad, addig azt a számítógépes programok kifejlesztői és a vitában „védői” is elismerik, hogy a PHYLIP némely szempontból valóban alatta marad társainak (például nem tudja kezelni a törzsfá politómiáját, azaz az azonos nódusból jelentkező egyenrangú elágazódásokat) (ld. még MEIER & WHITING 1992, PLATNICK 1987, 1989, PLEIJEL et al. 1992, SANDERSON 1990).

Apple MacIntosh számítógépekre két fontos kladisztikus programcsomag készült: a PAUP (SWOFFORD 1990) és a MacClade. A PAUP („Phylogenetic Analysis Using Parsimony”) igényes felületű, könnyen kezelhető parszimónia-program, de sajnos még mindig

nem tekinthető befejezettnek és hibamentesnek, pedig végső változatát már évek óta ígérik. Egyes vélemények szerint mégis ez az egyértelműen legjobb filogenetikus programcsomag a piacon. A MacClade (MADDISON & MADDISON 1992, SANDERSON 1993, STRUWE & ALBERT 1994) igazából csak kész adatmátrixok és (más programok segítségével kapott) törzsfák analizálására alkalmas, saját törzsfakereső modulja kezdetleges. A Mac felhasználói felület viszont rendkívül kényelmes, gördülőmenüs adatbevitelt, szerkesztést, kódolást és nyomon követést tesz lehetővé, és a tetszetős grafikus kivitelű törzsfákon minden lényeges változtatást elvégezhetünk. Kiváló szolgálatot tesz a publikációra alkalmas nyomtatási opció is. Cikkünkben e programok bővebb ismertetésére nincs lehetőség, az érdeklődő viszont bővebb – és naprakész – információt olvashat a nemzetközi Willi Hennig Társaság honlapján, a következő internet-címen: <http://www.vims.edu/~mes/hennig/software.html>.

A jellegek súlyozása

A kladisztikus analízis eredményének tükrében vizsgálva egyes jellegek tökéletesen egyértelműek, állapotváltozásuk összhangban van a kapott kladogrammal, míg mások homopláziát: párhuzamos kialakulást vagy visszaforduló állapotváltozást mutatnak. Ez az egyszerű megfigyelés arra a következtetésre vezet, hogy bizonyos jellegek megbízhatóbbak a törzsfajlás feltérképezéséhez, és hogy ennek megfelelően ezeket a tulajdonságokat előnyben kell részesíteni a „becsapós”, félrevezető jellegekkel szemben. Ha sikerül a homoplasztikus jellegeknek a kladisztikus analízisre gyakorolt hatását lenyomni, akkor javul az esélyünk arra, hogy valóban a helyes törzsfát rajzoljuk fel az adott csoportunkra nézve. Bár idáig minden kladista taxonómus egyetért a gondolatmenettel, inentől két egymással élesen szembenálló vélemény alakult ki. Az egyik tábor szerint nem lehet a nemkívánatos jelleget elfogadható módon lenyomni, mert sohasem lehetünk biztosak abban, hogy jól választottuk-e ki őket, és hogy a megfelelő súlyokat kapták-e. Ezért minden jelleget egyforma súllyal kell figyelembe venni, és legfeljebb a kapott kladogramot „csiszolhatjuk” az elmentendő jellegek mérlegelésével. A másik vélemény szerint azonban nem ez a helyes megközelítési mód (GOLOBOFF 1993). A valóság az, hogy a jellegek egyenlő súlyozása is egyfajta súlyozás, és hogy közel sem a valóságnak megfelelő, azt éppen az bizonyítja, hogy az egyes jellegek nem egyformán játszanak szerepet az egyetlen helyes törzsfajlás útjával felvázolásában. A tapasztalat azt mutatja, hogy egyes jellegek jobban homoplasztikusak, mint mások. Mindenképpen szükség van tehát valamiféle súlyozásra, az egyenlően súlyozott taxon-tulajdonság mátrix a szélsőséges vélemény szerint még kezdetnek sem jó, hiszen azonnal ellentmond a várt eredménynek. De hogyan is súlyozzunk tehát? Egyes vélemények szerint tehetjük ezt a tulajdonságok funkcionális jelentősége, vagy az evolúciós folyamatokban betöltött – vélt – szerepe alapján. Ez azonban már önmagában szubjektív, és számszerűsíteni is nagyon nehéz. A célravezető súlyozási módszer a homoplázia lenyomásán kell alapuljon, ehhez pedig a homoplázia megfelelő mérésére van szükség. Itt persze ördögi körbe kerülhetünk: a homoplázia mértékét csak egy megbízható törzsfához viszonyítva tudjuk meghatározni; ahhoz azonban, hogy megbízható törzsfához jussunk, ki kell zárunk a homoplasztikus jelleget. A lépcsőzetes súlyozás épp ezt a paradoxont próbálja meg feloldani. Ennek során először elvégzünk az adatainkra egy kladisztikus analízist úgy, hogy a jelleget egyenlő súllyal vesszük számításba. A következő lépésben kiszámoljuk az egyes jellegek homoplázia-arányát a kapott legrövidebb törzsfakészletben (ez a konzisztencia-index, ld. alább, a törzsfa tulajdonságainál), és ezt használjuk súlyozó függvényként. A

konzisztencia-index 0 és 1 közé esik, és 1, ha az adott jelleg tökéletesen illeszkedik a törzsfához, azaz nincs szükség extra állapotváltozások (homopláziák) feltételezésére. Amennyiben kényszerű változásokat követel meg a szóban forgó jelleg, a konzisztencia-index a 0 felé tart, és ezzel az értékkel súlyozva sikerül lenyomni az ilyen homoplasztikus (és nemkívánatos) jellegek szerepét. A következő lépésben most eszerint az új súlykészlet szerint futtatjuk le az analízist, majd újra kiszámoljuk az egyes jellegek konzisztencia-indexét. Mindent addig folytatjuk, amíg a lépésként számolt súlytényezők már nem változnak tovább, azaz stabilis törzsfakészlethez jutottunk. Ha a homoplasztikus jellegeket előbb-utóbb végleg szeretnénk kizárni a kladisztikus analízisből, akkor a konzisztencia-index nem elegendő súlyozó függvénynek, mert értéke sohasem éri el a 0-t. Sok számítógépes program (például a HENNIG86 is) ezért az úgynevezett eltolt konzisztencia-indexet használja lépcsőzetes súlyozásra, amely tulajdonképpen a konzisztencia- és a retenciós index szorzata, és értéke 0, ha az adott jelleg annyira homoplasztikus, amennyire csak lehetséges.

A törzsfa vagy kladogram, és tulajdonságai

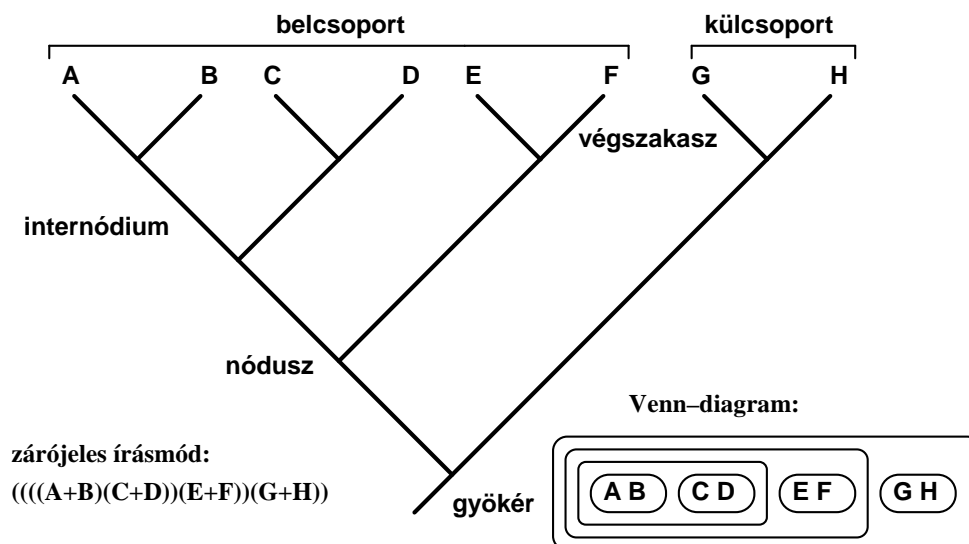
Maga a „kladisztika” szó a „kladosz” (= ág, elágazódás) görög szóból származik, és a fajok keletkezésének arra a módjára utal, amikor azok a korábban létező fajok szétválásával, elágazódásával jönnek létre – ezt az evolúciós folyamatot nevezzük kladogenezisnek. A másik fontos evolúciós folyamat az anagenezis, amikor a fajok egyes bélyegeik megváltozásával alakulnak át új fajjá. A kladisztika – ellenzőinek érvelésével szemben – valójában mindkét folyamatot figyelembe veszi az élőlények osztályozásánál.

A kladisztikus analízissel kapott törzsfa részzeit a 9. ábra mutatja. A vizsgált taxoncsoport, amelynek leszármazási viszonyait tisztázni akarjuk, a belcsoport. Az analízisbe be nem vont, összehasonlító célokra (például a jellegek irányultságának vagy a gyökér helyének meghatározására) használt taxoncsoport a külcsoport. A kladogram elágazódási pontjai a nódusok, egyenes szakaszai az internódiumok, melyek közül a taxonokhoz vezető utolsó ágak a végszakaszok. A kladogram alapját képező kiindulási szakasz a gyökér. A törzfszerű ábrázolási mód mellett ismerjük a már említett Venn-diagramot, sőt a kladogramot átírhatjuk az úgynevezett zárójeles írásmódba is (9. ábra).

A törzsfa legjellemzőbb tulajdonsága a hossza (H), amely a törzsfa mentén végbement állapotváltozások összege. A 8. ábrán látható „a–c” törzsfák hossza 9, de elegendő lenne 3 is (sőt minimális esetben $n-2$, ahol n a taxonok száma), mert az 1–2, 3–4 és 5–6–7 jellegek rendre ugyanazt eredményezik (csoportosítási szabály!). Látható tehát, hogy a törzsfa hossza függ az adatmátrix dimenzióitól, tehát egy adott törzsfát csak a kiindulási adatmátrixra vonatkozóan lehet értelmezni.

Minél kevesebb állapotváltozással tudjuk megrajzolni a törzsfát, annál rövidebb, annál „jobb” a törzsfánk. Ahogy növeljük a jellegek vagy a jellegállapotok számát az adatmátrixunkban, úgy nő még a lehető legrövidebb törzsfa hossza is. Az egynél több jelleget tartalmazó törzsfák összesített hossza egyszerűen az egyes jellegek állapotváltozásainak összegével számolható ki (feltéve, ha a jellegek egymástól függetlenek). Fontos tehát, hogy adott törzsfa vonatkozásában beszélhetünk külön egyetlen kiválasztott tulajdonság hosszáról, illetve az egész törzsfa összesített hosszúságáról. Az egyes jellegek saját hosszúságának az adott karakter evolúciós megítélése szempontjából van jelentősége (ennek alapján súlyozhatjuk a jellegeket).

A törzsfán megjelenő egyes tulajdonságok jellemzésére a konzisztencia-index (CI) és a retenciós index (RI) szolgálnak. Ezek összesítéséből számítjuk ki a törzsfá együttes konzisztencia- és retenciós indexét, amely az adatmátrixnak a törzsfához való illeszkedését, annak „jóságát” becsüli. Mindkettő a ténylegesen megfigyelt állapotváltozások számát viszonyítja (különbféle matematikai formulákkal) a minimálisan szükséges állapotváltozások számához, azaz lényegében a homopláziák arányával számol.



9. ábra. A törzsfá vagy kladogram részei.
Figure 9. Definitions of a cladogram or tree.

A valódi homológia (igazi szünapomorfia) konzisztencia-indexe 1 (100%), tehát minél magasabb egy jelleg konzisztencia-indexe, annál valószínűbb, hogy szünapomorfia. Természetesen ez a jellemzés *a posteriori*, hiszen a törzsfát már megrajzoltuk és a jellegek állapotváltozásait felvittük rá. Mind a konzisztencia-, mind a retenciós indexet százalékos formában szokás kifejezni, azaz a végső hányados értékét megszorozzuk százzal. Ha adatainkban nincs homoplázia, akkor a törzsfá együttes konzisztencia-indexének értéke 1 (vagy 100 %), és annál alacsonyabb, minél több homoplázia rontja le a törzsfánk megbízhatóságát. A retenciós index előnye, hogy nem érzékeny az információt nem hordozó jellegekre; s valóban a tényleges homopláziák számát (tehát a szünapomorfia mértékét) tükrözi: a szünpleziomorfia és az autapomorfia nem befolyásolja az értékét. A retenciós index magas, ha az állapotváltozások főként a belső nóduszokon történnek, és alacsony, ha inkább a végszakaszokon.

A legrövidebb törzsfát kereső minden erőfeszítésünk ellenére gyakran előfordul, hogy több, akár igen sok egyformán optimális törzsfát kapunk analízisünk eredményéül. Ezek topológiájukban (elágazódásaikban) áttekinthetetlenül nagy mértékben is különbözhetnek egymástól. Ilyenkor, ha a különböző módszerekkel (például súlyozás) nem tudunk válasz-

tani közülük, az egymáshoz hasonló, egymással legalább részleteiben azonos törzsfák összevonásával úgynevezett konszenzustörzsfákat alkotunk. Ezek már nem az analízis közvetlen termékei, hanem úgynevezett leszármaztatott törzsfák. Az „egyetértés” megteremtésére a négy leggyakoribb módszer a szigorú konszenzustörzsfá, a Nelson-féle, az Adams-féle, és az úgynevezett kombinációs konszenzustörzsfá. Ezek az alaptörzsfákban közös és a konszenzustörzsfá számára elfogadhatónak tartott elágazódások számában különböznek egymástól. A következmény a törzsfá „feloldásának”, azaz a leszármazást nem részletező politómiáknak (úgynevezett „kefe”-alak) az eltérő mértéke.

Az osztályozások értékelése

Mielőtt a fenetik és kladsztikus osztályozás rövid, értékelő összehasonlítására rátérnénk, szót kell ejteni két másik osztályozási iskoláról, amelyek részben ugyan átfednek az eddig tárgyaltakkal, de mégis önálló irányzatként tarthatjuk számon őket. Az úgynevezett evolúciós osztályozás, amely főként ERNST MAYR német származású amerikai természettudós és gondolkodó nevéhez fűződik (MAYR et al. 1953, MAYR & ASHLOCK 1991), célja is a törzsfajlás folyamatának feltárása, s ennek érdekében minél többféle tulajdonságot hajlandó figyelembe venni (szemben a „kladistákkal”, akik szigorúan leszűkítik karakterkészletüket az evolúciót ténylegesen tükröző bélyegekre), az eredmény éppen az, hogy a sokféle tulajdonság egymással kibékíthetetlen ellentmondásba keveredik, és soha nem kaphatunk egyértelmű leszármazási fát. (Márpedig a valóságban nyilván csak egyetlen igazi evolúciós törzsfá létezik, nevezetesen az, ami ténylegesen megtörtént!) Az ellentmondást tartalmazó lehetséges osztályozások közül az evolúciós iskola végső soron szubjektív alapon, a „természetes” hasonlóság figyelembe vételével dönt, amely a kladsztika számára elfogadhatatlan. MAYR szisztematikája alapvetően a fenetikából indul ki, s ennek megfelelően ő is fenntart bizonyos csoportokat általános, „természetes” hasonlóságuk alapján. Az evolúciós szisztematika követői a közös (monofiletikus) leszármazás fogalmát például kiterjesztik a párhuzamos leszármazásra is, és az előbbit „holofiletikus” csoport néven nevezik. Ez az elnevezésbeli módosítás azonban továbbra sem fedi el a lényegét, azaz a törzsfajlás elágazódásainak pontatlan értelmezését.

Az evolúciós osztályozási iskola legfrissebb fejleménye, hogy a tulajdonságok közé felveszi a molekuláris adatokat is, és azokat a morfológiai és egyéb jellemzőkkel egyenrangúként próbálja meg az evolúciós leszármazás kikövetkeztetésére felhasználni. Ez az úgynevezett „total evidence” („teljes bizonyítékkészlet”) irányvonal, amely azonban főként azért bírálható, mert szinte reménytelen az ennyire eltérő természetű tulajdonságok szubjektív alapokon való megfelelő egyensúlyba hozása. Hogyan tehető egyenrangúvá egy esetleg többezer ismert nukleotidból álló sorrendi azonosság (melynek ráadásul adaptív, szelekciós háttere sem ismert) a megfeszített munkával is legfeljebb csak néhány tucatot kitevő morfológiai bélyegekkel?

Ezzel a gondolattal kapcsolódva elérkeztünk az úgynevezett molekuláris szisztematikához (HILLIS et al. 1996), amely a molekuláris biokémiai technikák által előállított adatok (fehérje- és enzimpolimorfizmus, kromoszóma-szerkezet, mitokondriális DNS és egyéb ribonukleinsavak bázissorrendjei) felhasználásával próbál meg a filogenetikai viszonyokra következtetni. Bár az egész módszer mindössze 19 éves múltra tekint vissza (a *Molecular Systematics* nevű folyóirat első száma alig 12 éve jelent meg), a törzsfajlás felderítésében való alkalmazása

robbanásszerűen terjedt el a biológusok körében, az osztályozást tekintve nem kevés esetben szinte megdöbbentően újszerű eredményeket hozva. Mindazonáltal nem hanyagolható el az a megfigyelés sem, hogy sok kutató szimpla „fekete doboznak” kezeli a molekuláris adatokat elemző számítógépes osztályozó programokat, amelybe betáplálva a bázissorrendet kész és megbízható törzsfá ugrik elő a doboz másik nyílásán. E cikknek nem célja a molekuláris szisztematika ilyen kritikára is kiterjedő részletes ismertetése (ezt többen megtették már, ld. például SWOFFORD et al. 1996), mindössze néhány olyan specifikumra szeretnék felhívni a figyelmet, amelyek tekintetbe vételével az eddig tárgyalt fenetikus és kladisztikus osztályozó módszerek ráhúzhatók lesznek a molekuláris adatokra is.

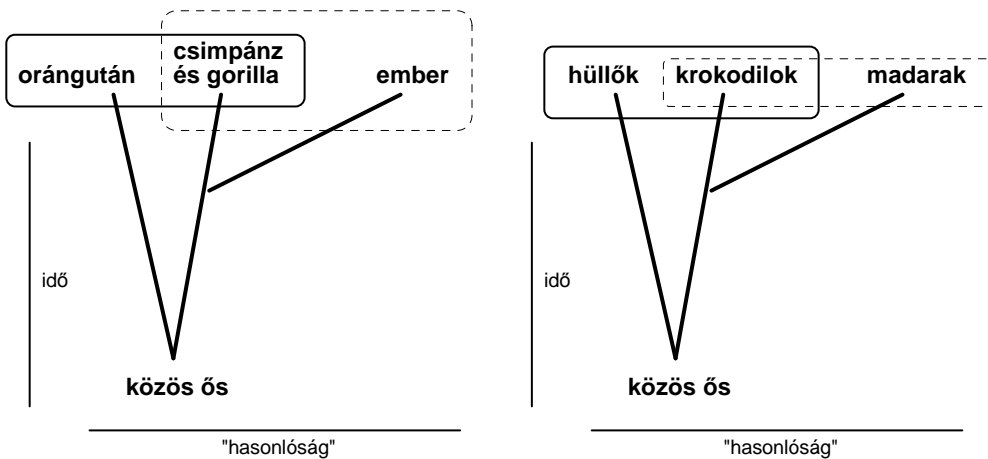
A molekuláris, többségében bázissorrendatok tulajdonságként való alkalmazása tulajdonképpen magától értetődő lehetőség. Két taxon adott szekvenciáinak összehasonlítása kézenfekvő módon nyújtja az azonos helyeken azonos kódok (aminosavak vagy bázisok) megjelenésének jellegállapotokként való feltüntetését. A látszólagos egyszerű alkalmazhatóság azonban súlyos, megtévesztő problémákat rejt magában. Nem szabad ugyanis elfelejtenünk, hogy kladisztikus elemzésünk csak akkor állja meg a helyét, ha az osztályozás alapjául választott jellegek hasonlósága valódi homológiának a következménye. Nem elég tehát, hogy az adott molekulák homológiáját feltételezzük (biztos, hogy a baktérium adeninje homológ az emberével, és nem konvergencia eredménye?), de még a szekvencia adott helyének is homológiának kell lennie, hiszen ez a pozicionális homológia az, amit tulajdonságnak vettünk fel. A helyzetbeli homológia megállapításának egyik módja az, ha megvizsgáljuk a különféle leszármazási sorokban a kiesett vagy beépült nukleinsavszakaszokat. Ha ezek a szekvenciák hasonló helyein mutatkoznak, jó okunk van feltételezni, hogy az illető taxonok leszármazási kapcsolatban állnak egymással. Az osztályozandó taxonjaink nukleinsavszakaszainak pozíciónkénti összehasonlítása szinte magától adja a filogenetikus analízisbe közvetlenül betáplálható taxon–tulajdonság mátrix kitöltésének lehetőségét. Természetesen vigyáznunk kell arra, hogy a tulajdonságokat az analízis során hogyan jellemezzük. Nem lehetnek például rendezettek, hiszen ez azt jelentené, hogy megkötjük a bázishelyettesítések sorrendjét. A polarizáltság megkötésével pedig azt határozhatjuk meg, hogy a bázishelyettesítések mely irányát engedjük meg (például adenin→citozin, guanin→timin). A molekuláris adatokra fenetikus osztályozást is végezhetünk. Ekkor a két szekvencia összehasonlítása során fontos lépés az azonos helyen azonos nukleotidok megszámlálásával kifejezett hasonlósági vagy távolságindex. Legegyszerűbb formája ennek az a százalékos különbözőségi index, amelyet a két bázissorrend közti eltérő nukleotidok és az összes összevetett bázishely hányadosa ad meg. A taxon–taxon távolságmátrixból aztán a fenetikus módszereknél már ismertetett módon számolhatunk és ábrázolhatunk hasonlósági dendrogramokat. Ezekből azonban megint csak rendkívüli óvatossággal szabad a vizsgált taxonjaink rokonsági viszonyaira következtetni.

Fenetikus vs. kladisztikus osztályozás

A két osztályozási iskola eltérő értelmezésnek illusztrálására nézzünk két egyszerű példát (10. ábra). Az egyik esetben legyen vizsgálatunk tárgya az ember, a másik esetben pedig a madarak viszonya a vele (velük) közös őstől származó többi élőlénycsoportéhoz. „Ránézésre” (azaz külső morfológiai hasonlóság alapján) azt tartjuk, hogy az ember jól elkülönül az emberszabású majmaktól, csakúgy, mint a madarak a hüllőktől (beleértve a kroko-

dilokat is); ez megfelel a hosszú idő óta elfogadott, közismert osztályozásnak (folytonos vonalú keret).

Ezt a nagyobb különbséget mutatja az ábrán a vízszintes koordináta („hasonlóság”) mentén ábrázolt nagyobb távolság. Egyes fosszilis adatok, majd újabb genetikai és biokémiai vizsgálatok azonban mindkét példánál a hagyományostól eltérő csoportosításhoz vezettek. Eszerint az elgondolás szerint az „ember” vonal időben később vált el az afrikai emberszabásúaktól (a csimpánztól és a gorillától), mint azok az orángutánától; hasonlóképpen a madarak csak később különültek el a hüllőktől korán levált krokodiloktól (függőleges koordináta: „idő”).



10. ábra. A fenetikus és a kladisztikus osztályozás összehasonlítása két egyszerű példán (magyarázat a szövegben).

Figure 10. Comparison of phenetic and cladistic classifications: two examples.

A régebbi, tradicionális értelmezésben (fenetika) az osztályozás alapját a morfológiai hasonlóság képezi, és ez, ahogy a „törzsfá” mutatja, nem felel meg a leszármazási kapcsolatnak; az újabb, evolúciós értelmezésben (kladisztika) viszont olyan bélyegeket választunk az osztályozás alapjául, amelyek jobban tükrözik a törzsfajlódást, ezért a rajtuk alapuló osztályozás a valódi leszármazási kapcsolatoknak felel meg. Az embert tehát a gorillával és a csimpánzzal, a madarakat pedig a krokodilokkal közös csoportba kell sorolni, ami érthető módon még ma is meglehetősen felkavarja a közvéleményt (szaggatott vonalú keret). Az „emberszabású majmok” és a „hüllők” csoportnevek pedig, leszármazási értelemben, nem léteznek.

Természetesen a valóságban a filogenetikus osztályozás (aminek a kladisztika vallja magát) nem ellenőrizhető ilyen könnyen, hiszen senki sem ismeri a tényleges evolúciós útvonalat, melyet a szóban forgó objektumok az évek milliói alatt végigjártak. Tény viszont, hogy míg a fenetika bevallottan a hasonlóságokkal operál, a kladisztika célja az olyan tulajdonságok alapján való osztályozás, amelyek a leszármazás nyomát a leghívebben magukon viselik.

Az eddigiekben viszonylag részletesen tárgyalt fenetikus és kladisztikus osztályozás (valamint a bizonyos értelemben átmenetet jelentő evolúciós osztályozás) értékelése nagyon nehéz feladat. Szinte lehetetlen valóságos értékítéletet alkotni, s a kutatók részéről leginkább hit és vérmérséklet kérdése, ki melyik táborhoz tartozónak vallja magát. Kiváló, olvasmányos összegzést ad a csaknem feloldhatatlan ellentétéről STEPHEN JAY GOULD magyarul is megjelent remek esszéjében (1990):

„Az információnak ez a két típusa, az elágazási sorrend (kladisztika) és az átfogó hasonlatosság (fenetika) sajnos nem mindig eredményez egymást átfedő eredményeket. A kladisztikus módszer híve elveti az általános hasonlatosságot mint csapdát, tévedést, és csak az elágazási sorrenddel dolgozik. A fenetika híve igyekszik az átfogó hasonlatosság alapján dolgozni, és megkísérli azt az objektivitás csalóka hajszolásával mérni is. A hagyományos rendszerezés (evolúciós osztályozás) híve igyekszik az információ mindkét fajtáját egyensúlyba hozni, de gyakran reménytelen zűrzavarba kerül, mert azok valóban ellentmondásban vannak egymással. A bojtosúsós hal az elágazási rendszer szerint olyan, mint az emlősök, biológiai szerepe viszont olyan, mint a pisztrángé. Így a kladisztikus módszer potenciális objektivitást vásárol azon az áron, hogy figyelmen kívül hagy biológiailag fontos információkat. A hagyományos rendszerezés hívei pedig azzal simítják el a zűrzavart és a szubjektivitást, hogy megkísérlik a két jogos, de gyakran összeegyeztethetetlen információs forrást egyensúlyba hozni. Mit lehet itt tenni?

Én erre a kérdésre nem tudok válaszolni, mert ez inkább a stílus, a szokások és a módszertan problémáit veti fel, mint bizonyítható anyagot. De legalább magyarázatot fűzhetek hozzá ennek az elkeseredett vitának az alapján, egy meglehetősen egyszerű dolgot, ami a vita hevében elkallódott. Egy eszményi világban nem lenne összeütközés a három iskola között, mindhárom ugyanazt az osztályozást eredményezné a szervezetek egy adott csoportja számára. Ebben a vágyálmovilágban tökéletes korrelációt találnánk a fenetikai hasonlóság és a közös őstől való távolság (az elágazási rend) között; vagyis minél régebben vált el a szervezetek két csoportja egy közös őstől, annál kevésbé lesz most hasonló a megjelenésük és a biológiai szerepük. A kladisztikus módszer kialakítana egy időbeni elágazási rendszert, katalogizálva a közös leszármaztatott vonásokat. A fenetikusok betáplálnák számos hasonlóság mértéküket kedvenc komputereikbe, és ugyanazt a rendszert találnák, mert a legkevésbé hasonló teremtményeknek lenne a legtávolibb közös ősiük. A hagyományos rendszer hívei tökéletes egyezést találnának a két információs forrás között, és csatlakoznának az egyetértés egybecsengő kórusához. De hagyjuk abba az álmodozást. A világ sokkal érdekesebb, mint amilyen ideális. A fenetikai hasonlóság gyakran alig-alig van korrelációban azzal, hogy milyen régi a közös őst. A mi ideális világunk megkövetelné, hogy minden leszármazási vonal ugyanabban az ütemben fejlődjék. Csakhogy ezek az ütemek elképesztő mértékben különböznek egymástól. Egyes leszármazási vonalak évek tízmilliói alatt sem változnak semmit, mások viszont lényeges változásokon mennek át néhány ezer év alatt. Amikor a szárazföldi gerincesek elődei először váltak szét a bojtosúsós hallal közös őstől, akkor még kétségtelenül hal külsejük volt. De azután, számos vonal mentén, vagy 250 millió év alatt, békák, dinoszauruszok, flamingók és rinocéroszok lettek belőlük. Ám másrészt a bojtosúsós hal még most is bojtosúsós hal. Az elágazási rendszer szerint ez a mai bojtosúsós hal közelebbi rokonságban lehet a rinocérosszal, mint a tonhallal. De míg a rinocéroszok egy gyorsan fejlődő vonal mentén jelentősen különbözővé váltak a távoli közös őstől, a bojtosúsós halak ma is úgy néznek ki és úgy tesznek, mint a halak, és így is nevezhetjük

őket. A kladisztikusok a rinocéroszokkal hozzák őket össze, a fenetikusok a tonhallal; a hagyományos rendszer hívei élesítik a retorikájukat, hogy megvédjék szükségképpen szubjektív döntéseiket.

A természet ezzel a konfliktussal sújtotta a tudományt, amikor úgy rendezte, hogy a lezármazási vonalak az evolúción át hatva annyira különböző ütemben fejlődnek, és olyan szegényes korreláció van a fenetikai hasonlóság és a közös ős régi volta között. Nem hiszem, hogy a természet szándékosan zavar össze bennünket, de mindenképpen örülök a rendíthetetlenségének.

Irodalom

- BONNET C. (1764): *Contemplation de la Nature*. – Marc-Michel Rey, Amsterdam.
- FARRIS J. S. (1988): HENNIG. Hennig86 Reference. Version 1.5 – Kézirat, 18 pp.
- FELSENSTEIN J. (1978): The number of evolutionary trees. – *Syst. Zool.*, 27: 27–33.
- FELSENSTEIN J. (1990): PHYLIP manual version 3.3. – University Herbarium, University of California, Berkeley, California.
- FOREY P. L., HUMPHRIES C. J., KITCHING I. J., SCOTLAND R. W., SIEBERT D. J. & WILLIAMS D. M. (1992): *Cladistics. A practical course on systematics*. – The Systematics Association Publ. No. 10, 191 pp.
- FUNK V. A. & BROOKS D. R. (1990): Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology. – *Smithsonian Contributions to Botany*, No. 73, 45 pp.
- GOLOBOFF P. A. (1993): Estimating character weights during tree search. – *Cladistics*, 9: 83–91.
- GOULD S. J. (1990): Micsoda egy zebra, ha egyáltalán valami? – In: GOULD, S. J.: *A panda hüvelykujja*. – Európa Könyvkiadó, Budapest, pp. 199–217.
- HENNIG W. (1950): *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. – Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HENNIG W. (1965): Phylogenetic systematics. – *Ann. Rev. Entom.*, 10: 97–116.
- HENNIG W. (1966): *Phylogenetic systematics*. – Univ. Illinois Press, Urbana.
- HILLIS D. M., MORITZ, C. & MABLE, B. K. (1996): *Molecular systematics*. – Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 655 pp.
- KORSÓS Z. (1999): *Zooszisztematikai gyakorlatok. A fenetikus és kladisztikus osztályozás alapjai*. – Állatorvos-tudományi Egyetem, Budapest, 144 pp.
- LIPSCOMB F. (1994): *Cladistic analysis using Hennig 86*. – Kézirat, George Washington University, Washington D. C., 122 pp.
- LORENZEN S. & SIEG J. (1991): PHYLIP, PAUP and HENNIG 86 – how reliable are computer parsimony programs used in systematics? – *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 29: 466–472.
- MADDISON W. P. & MADDISON D. R. (1992): *MacClade Version 3. Analysis of phylogeny and character evolution*. – Sinauer Associates, Sunderland, 404 pp.
- MAYR E. & ASHLOCK P. D. (1991): *Principles of systematic zoology*. – McGraw-Hill, New York, 473 pp.
- MAYR E., LINSLEY E. G. & USINGER R. L. (1953): *Methods and principles of systematic zoology*. – McGraw-Hill, New York, 336 pp.
- MEIER R. & WHITING M. F. (1992): HENNIG86 and PAUP are reliable. A reply to Lorenzen and Sieg. – *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 30: 239–243.
- MORRONE J. J. & CRISCI J. V. (1995): *Historical biogeography: introduction to methods*. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 373–401.
- NELSON G. & PLATNICK N. (1981): *Systematics and biogeography. Cladistics and vicariance*. – Columbia University Press, New York, 567 pp.

- PLATNICK N. I. (1987): An empirical comparison of microcomputer parsimony programs. – *Cladistics*, 3: 121–144.
- PLATNICK N. I. (1989): An empirical comparison of microcomputer parsimony programs, II. – *Cladistics*, 5: 145–161.
- PLATNICK N. I. & SCHARFF N. (1992): Using Hennig86: QDG (Quick and Dirty Guide). – Kézirat, American Museum of Natural History, New York, Zoologisk Museum, Copenhagen, 3 pp.
- PLEIJEL F., SUNDBERG P. & WERDELIN L. (1992): The reliability of computer parsimony programs. Comments on a paper by Lorenzen and Sieg. – *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 30: 234–238.
- PODANI J. (1980): SYN-TAX: Számítógépes programcsomag ökológiai, cönológiai és taxonómiai osztályozások végrehajtására. – *Abstracta Botanica*, Budapest, 6: 1–158.
- PODANI J. (1984): SYN-TAX II: Computer programs for data analysis in ecology and systematics. – *Abstracta Botanica*, Budapest, 8: 73–94.
- PODANI J. (1988): SYN-TAX III: User's Manual. – *Abstracta Botanica*, Budapest, 12, Supplement 1: 1–183.
- PODANI J. (1993): SYN-TAX, Version 5.0. User's Guide. – *Scientia*, Budapest, 104 pp.
- PODANI J. (1997): Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe. – *Scientia*, Budapest, 412 pp.
- SANDERSON M. J. (1990): Flexible phylogeny reconstruction: A review of phylogenetic inference packages using parsimony. – *Syst. Zool.*, 39(4): 414–420.
- SANDERSON M. J. (1993): MacClade, version 3.0, by WAYNE P. MADDISON and DAVID R. MADDISON. – *Syst. Biol.*, 42(2): 218–220.
- SIMPSON G. G. (1961): Principles of animal taxonomy. – Columbia University Press, New York.
- SNEATH P. H. A. & SOKAL R. R. (1973): Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification. – W. H. Freeman, San Francisco, 573 pp.
- SOKAL R. R. (1986): Phenetic taxonomy: Theory and methods. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17: 423–442.
- SOKAL R. R. & SNEATH P. H. A. (1963): Principles of numerical taxonomy. – W. H. Freeman, San Francisco.
- STRUWE L. & ALBERT V. A. (1994): Another apple for the tree of knowledge. MacClade: Analysis of Phylogeny and Character Evolution. A review. – *Cladistics*, 10: 88–95.
- SWOFFORD D. L., OLSEN G. J., WADDELL P. J. & HILLIS D. M. (1996): Phylogenetic inference. – In: HILLIS D. M., MORITZ C. & MABLE B. K. (eds.). *Molecular systematics*. – Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 407–514.
- TÓTHMÉRÉSZ B. (1993): NuCoSA 1.0: Number Cruncher for Community Studies and other Ecological Applications. – *Abstracta Botanica*, 17: 283–287.
- TÓTHMÉRÉSZ B. (1996): NuCoSA: Programcsomag botanikai, zoológiai és ökológiai vizsgálatokhoz. – *Synbiologia Hungarica*, *Scientia Kiadó*, Budapest, 2(1): 1–84.
- WILEY E. O. (1981): *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. – Wiley-Liss, New York, 439 pp.
- WILEY E. O., SIEGEL-CAUSEY D., BROOKS D. R. & FUNK V. A. (1991): *The compleat cladist. A primer of phylogenetic procedures*. – The University of Kansas, Museum of Natural History, Special Publ. No. 19, 158 pp.

Phenetic and cladistic classifications: bases, principles, methods and rules

ZOLTÁN KORSÓS

The author who introduced the teaching of classification theories into the university education of Hungary gives a general overview of these systematic procedures for the first time in Hungarian language. The concepts and principles of phenetic and cladistic classifications are outlined and compared. While phenetic classification uses OTUs, similarity matrices, and distance optimizing algorithms for achieving phenograms, the aim of cladistic or phylogenetic classification is to provide cladograms or evolutionary trees based on the cladistic analysis of monophyletic groups. Methods of both type of classifications are briefly presented: types and coding of qualitative and quantitative characters, calculating similarity and taxon-character matrices, distance and homogeneity optimizing algorithms, rules of cladistic analysis, types of parsimony, character weighting, tree statistics, and interpretation of cladograms. Applicability and effectivity of the classification types is evaluated in terms of description and explanation for evolutionary processes leading to the present day system of living organisms.

Keywords: systematics, hierarchical classification, phenetic and cladistic analysis, phenogram, cladogram.