

Taksonomia linneuszowska w dobie biologii molekularnej

*Niewłaściwy pogląd na naukę zdradza się
w dążeniu do tego, by mieć słuszność*

K. Popper

JÓZEF MITKA

MITKA, J. 2004. Linnaean taxonomy in the age of molecular biology. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica Supplementum* 6: 9–31. Kraków. PL ISSN 1640-629X.

ABSTRACT: Linnaean, traditional taxonomy in its modern post-Darwinian synthesis is often opposed to the new approaches stemming from the molecular techniques of DNA analysis. DNA sequences data are used widely to construct gene phylogenies, from which organismal phylogenies have been inferred. It is a base to create rankless and non-hierarchical phylogenetic taxonomy, which the main tool is cladistics. In this context often expressed opinion is that traditional taxonomy should be replaced by more scientifically sound phylogenetic taxonomy. In the paper the three prerogatives of the Linnaean taxonomy, i.e. the language of communication, data retrieval system, and science – resolving the evolutionary Tree of Life – are envisioned. It is stressed that phylogenetic-molecular analysis should be used as a complementary data set to the traditional taxonomy, based on solid empirical ground: paleontology, historical biogeography and population-ecology studies. Incongruencies between the two taxonomic systems should be discussed in terms of their basic assumptions.

KEY WORDS: historical biogeography, molecular taxonomy, phylogenetic taxonomy, species concept, taxonomic incongruence, Tree of Life

J. Mitka, Ogród Botaniczny, Uniwersytet Jagielloński, ul. Kopernika 27, PL-31-501 Kraków; e-mail: mitka@ib.uj.edu.pl

WSTĘP

Rozwój metod biologii molekularnej i ich powszechne zastosowanie w przyrodznawstwie spowodowały w okresie kilku zaledwie lat rewolucyjną zmianę w podejściu do przedmiotu badań. Dotyczy to przede wszystkim genetyki populacyjnej, biologii ewolucyjnej i makroewolucji (BACHMANN 2001; CAROLL 2001). Spodziewany (i obserwowany) zalew danych molekularnych (BROWN 1996) stwarza nowe perspektywy dla biologów ewolucyjnych, którzy zapewne odegrają decydującą rolę w ich interpretacji.

Pojawienie się nowych metod badawczych spowodowało także napięcie pomiędzy zwolennikami różnych ujęć taksonomicznych. Najbardziej widoczny jest konflikt między

zwolennikami tradycyjnej taksonomii linneuszowskiej i tzw. taksonomii filogenetycznej. Taksonomowie filogenetyczni, czyli kladyści, starają się zakwestionować dorobek tradycyjnej taksonomii, przypisując jedynie swojej działalności status „prawdziwej nauki”.

Dający się wyraźnie zauważyć nieprzychylny klimat wokół taksonomii spowodował, że taksonomowie, przynajmniej w Europie, stali się „gatunkiem zagrożonym” (BUYCK 1999). Zerwanie ciągłości pokoleniowej w kształceniu systematyków spowoduje spowolnienie badań w wielu dziedzinach nauk przyrodniczych. Trudno wyobrazić sobie na przykład efektywną ochronę bioróżnorodności bez dogłębnej znajomości podstawowych jej elementów, tj. gatunków i ich ras geograficznych. Dotychczasowa wiedza o różnorodności świata ożywionego i wszelkie decyzje dotyczące jego ochrony opierają się o ujęcia pochodzące z alfa taksonomii (LEE 2000). O ile wprowadzenie do komputerowego programu kladystycznego danych molekularnych jest działaniem rutynowym, o tyle dogłębne poznanie zmienności morfologicznej i rozmieszczenia geograficznego danej grupy organizmów wymaga doświadczenia i długiego okresu badań. Taksonomowie są unikatowymi specjalistami i dlatego nie jest możliwe, aby zostali zastąpieni przez biologa molekularnego, którego przedmiot badań dotyczy odmiennego poziomu organizacji przyrodniczej i wymaga stosowania właściwych sobie metod badawczych. Badania taksonomiczne nad gatunkami politypowymi w oparciu jedynie o dane molekularne, bez znajomości wydarzeń obejmujących zjawiska migracji i wikaryzmu geograficznego (np. KORNAŚ & MEDWECKA-KORNAŚ 2002) muszą prowadzić do niepełnych wyników.

Celem pracy jest refleksja dotycząca kondycji współczesnej taksonomii linneuszowskiej, wskazanie jej głównych tendencji rozwojowych oraz miejsca w gmachu przyrodznanstwa. Ten ostatni cel jest reakcją na pojawiającą się od pewnego czasu krytykę tej dziedziny wiedzy. Główni oponenti, tj. taksonomowie filogenetyczni podkreślają, że taksonomia tradycyjna tworzy taksony parafiletyczne. Jak zostanie wykazane, kryterium monofiletyczności jest często w praktyce niemożliwe do utrzymania, a także nie jest warunkiem koniecznym dla stworzenia *Drzewa Życia*. Podjęta zostanie również próba wykazania, że taksonomia linneuszowska mieści się w paradygmacie metody nauki w ujęciu POPPERA (1977, 1997). Spełnia ona nie tylko doniosłą funkcję języka i katalogu, lecz przede wszystkim – w swojej syntezie różnych nurtów badań przyrodniczych – jest nauką wydajnie wyjaśniającą ewolucyjne mechanizmy powstania różnorodności świata ożywionego.

TAKSONOMIA LINNEUSZOWSKA

„Taksonomia linneuszowska”, czyli tradycyjna, jest terminem ogólnym i dotyczy dziedziny badań nad systematyką organizmów, która dla swoich celów tworzy hierarchiczną strukturę taksonów, a dla nazewnictwa gatunków tworzy nazwy binominalne. Większość prawideł stosowanych w taksonomii linneuszowskiej nie została wypracowana przez Linneusza, w tym tak podstawowe, jak zasada pierwszeństwa i typizacja nazwy. Zasady te, dotyczące nazewnictwa (nomenklatury) są kodyfikowane w ramach doskonalonego od kilkudziesięciu lat *Międzynarodowego Kodeksu Nomenklatury Botanicznej* (GREUTER 2000) i innych pokrewnych kodeksów: zoologicznego i mikrobiologicznego.

Na współczesną taksonomię decydujący wpływ ma teoria ewolucji Darwina. Pod jej wpływem – od czasów Linneusza – zmieniło się ujęcie gatunku: ze statycznego, esencjonalistycznego na dynamiczny, podlegający ewolucji w czasie i przestrzeni. Ten długotrwały proces przyswajania ewolucjonizmu przez nauki przyrodnicze, w tym przez taksonomię, został zakończony w latach 60. dwudziestego wieku. Powstała wówczas „nowa synteza” w biologii ewolucyjnej, której głównym celem stała się „klasyfikacja naturalna”, tj. odzwierciedlająca związki pokrewieństwa ewolucyjnego. Architektami tej syntezy, zwanej także syntetyczną teorią ewolucji, czyli neodarwinizmem, byli przede wszystkim T. Dobzhansky, R. A. Fischer, J. Huxley, E. Mayr, B. Rensch, G. G. Simpson, L. G. Stebbins i S. Wright.

W taksonomii tradycyjnej mamy zatem do czynienia z pewnym paradoksem. Można go wyrazić w postaci pytania: czy system klasyfikacyjny budowany od 250 lat, gdy w tym czasie zmienił się radykalnie pogląd na istotę gatunku, może zachować swoją strukturę i logiczne podstawy? Przeciwnicy, czyli taksonomowie filogenetyczni twierdzą, że nie może, i dlatego należy stworzyć od podstaw system nowy.

Aby to wyjaśnić musimy przypatrzeć się metodzie klasyfikacji organizmów stosowanej w taksonomii tradycyjnej. Jej podstawą jest zasada ogólnego podobieństwa: morfologicznego, behawioralnego, rozwojowego, cytogenetycznego, molekularnego i innych. Organizmy do siebie podobne pod względem analizowanych cech, których stopień podobieństwa niekiedy wyrażony jest ilościowo, jak czyni to fenetyka, łączone są w hierarchiczne grupy, którym przypisuje się odpowiednią rangę taksonomiczną. Oznacza to, że taksony niższego rzędu wchodzące w skład taksonu wyższego rzędu, np. wszystkie rodzaje w obrębie rodziny *A*, są ze sobą blisko spokrewnione, a zarazem nie spokrewnione z rodzajami w obrębie rodziny *B*. Inaczej ujmując, cechy umożliwiające odróżnienie rodziny *A* od *B* pochodzą od różnych przodków tych rodzin, zarazem rodzaje w obrębie poszczególnych rodzin dziedziczą cechy od wspólnego przodka, który posiadał cechy „rodzinowe”. To samo rozumowanie możemy przeprowadzić np. w stosunku do gatunków w obrębie poszczególnych rodzajów. U podstaw tego myślenia leży założenie, że hierarchia klasyfikacji odzwierciedla kolejność ewolucyjnego pojawiania cech, czyli linii filogenetycznych: najpierw pojawiły się cechy rodzin, później rodzajów, a na końcu gatunków. Zatem podobieństwo fenetyczne jest skorelowane z odległością od wspólnego przodka: im jest ono mniejsze tym bardziej odległe w czasie oddzielenie się nowej linii. Zarazem jest to myślenie na wskroś ewolucyjne: cecha charakterystyczna dla rodziny pojawiła się początkowo w populacji, która dała początek nowej linii filogenetycznej, ujmowanej jako takson wyższego rzędu.

Pojawia się tutaj niebezpieczeństwo pomyłki, gdy tempo ewolucji poszczególnych rodzajów a_1 , a_2 i a_3 w obrębie rodziny *A* jest nierównomierne. Przykładowo, rodzaje a_1 i a_2 ewoluowały w tym samym, szybkim tempie, natomiast rodzaj a_3 posiadał wolne tempo ewolucji. Może wówczas się zdarzyć (i zapewne zdarza się), że na podstawie ogólnego podobieństwa utworzymy dwie sztuczne rodziny, pierwszą obejmującą rodzaje a_1 i a_2 i drugą wyłącznie rodzaj a_3 . Taksonomia wykorzystująca zasadę ogólnego podobieństwa tworzy systematykę poziomą czyli horyzontalną, odzwierciedlająca nie kolejność pojawiania się linii ewolucyjnych, lecz stopień ewolucyjnego zaawansowania (*grade*, por. FALNIOWSKI 2003).

Wyróżnianie wyższych jednostek taksonomicznych na podstawie zasady ogólnego podobieństwa może być narażone na błędne interpretacje. Zarazem można wyrazić opinię, iż – schodząc coraz to niżej w hierarchii taksonomicznej – wnioskowanie w ramach założeń taksonomii linneuszowskiej staje się coraz to bardziej pewne. Wynika to z faktu, że zwłaszcza na poziomie rodzajowym i gatunkowym kryterium podobieństwa morfologicznego traci swoje znaczenie na rzecz innych kryteriów, zwłaszcza historyczno-biogeograficznych. Taksonomem, który szczegółowo opracował koncepcję politypowego gatunku rozsiedlonego w areale geograficznym był B. Rensch (HUXLEY 1942). Badacz ten zaproponował jako główny mechanizm specjacji zastępstwo geograficzne lub migrację ewolucyjną, w zależności od mechanizmu rozczłonkowania wyjściowej formy (wikaryzm vs. dyspersalizm, por. KORNAŚ & MEDWECKA-KORNAŚ 2002). Zgodnie z tą zasadą wyjściowa forma podlega ewolucyjnej dywergencji w różnych, izolowanych od siebie regionach geograficznych tworząc ściśle spokrewnione, lecz odmienne formy, tworzące gatunki lub podgatunki, w zależności od czasu powstania bariery geograficznej i tempa ewolucji. Dla grupy gatunków pochodzących od wspólnego przodka, tworzących przestrzenny wzorzec rozmieszczenia geograficznego, Rensch zaproponował nazwę *Artenkreiss* – krąg gatunków, natomiast dla podgatunków *Rassenkreis* – krąg ras geograficznych. Jest oczywiste, że kręgowi gatunków taksonomicznie najczęściej odpowiadał będzie poziom podrodzaju lub sekcji. W tym ujęciu podgatunki są rasami geograficznymi. Ostatnio koncepcja ta została z powodzeniem zastosowana dla wyjaśnienia systematyki rodzaju *Aconitum* (tojad) w Polsce i krajach ościennych (MITKA 2003).

Reasumując, zadaniem taksonomii linneuszowskiej jest stworzenie ewolucyjnego *Drzewa Życia* w oparciu o możliwie największą liczbę danych, z zastosowaniem zasady ogólnego podobieństwa fenetycznego i innych niezależnych informacji, jakich dostarczają biogeografia historyczna i współczesne rozmieszczenie geograficzne. Nie należy jej mylić z systematyką linneuszowską, która jest konkretną propozycją Linneusza odnoszącą się do klasyfikacji organizmów roślinnych i zwierzęcych, obecnie jedynie o znaczeniu historycznym.

TAKSONOMIA FILOGENETYCZNA

Taksonomii linneuszowskiej przeciwstawia się tzw. „taksonomię filogenetyczną” (DE QUEIROZ & GAUTHIER 1994), której głównym narzędziem badawczym jest kladystyka. Według zwolenników systematyki filogenetycznej jej zasady pozbawione są wad, jakie niesie metoda ogólnego podobieństwa. Jak już wspomniano, wnioskowanie o pokrewieństwie na podstawie podobieństwa ma często znaczenie względne. W zamian proponuje się inne kryterium: porządek (sekwencję) pojawiania się linii ewolucyjnych. Zarazem taksonomia filogenetyczna rezygnuje z tradycyjnego wyróżniania taksonów i nazewnictwa binominalnego. Kluczowym pojęciem jest „grupa siostrzana”. Dwie linie filogenetyczne wywodzące się od wspólnego przodka, od którego nie wywodzi się żadna inna linia ewolucyjna, tworzą grupę siostrzaną. Zamiast taksonów wyróżniane „klady”. Są to jednostki, które obejmują wspólnego przodka i wszystkich jego potomków, czyli grupę

monofiletyczną. Jednostki te nie tworzą struktury hierarchicznej, lecz są długimi seriami wynikającymi z relacji przodek-potomek, zwanymi filogenią. Nie tworzą one również klas (taksonów) lecz są zbiorami dowolnie, według uznania badacza, zagnieżdżonymi jeden w drugim (BRUMMITT 1997; SOSEF 1997).

Najbardziej znanymi przykładami ujęcia kladystycznego jest utworzenie grup siostrzanych obejmujących z jednej strony np. krokodyle i ptaki, z drugiej zaś ryby dwudyszne i ptaki lub ssaki. W pierwszym przypadku tracą rację bytu tradycyjnie wyróżniane „gady”, w drugim – „ryby”. Kladyści dążą do skonstruowania hierarchii grup siostrzanych w celu ustalenia następstwa podziału grupy na gałęzie (linie filogenetyczne) podczas jej ewolucyjnego rozwoju (GOULD 1999). Ponieważ tempo ewolucji poszczególnych linii ewolucyjnych jest niejednakowe, w konsekwencji prowadzi to do niezgodności ujęć klasyfikacyjnych taksonomii linneuszowskiej i filogenetycznej.

Również taksonomia filogenetyczna narażona jest na szereg pułapek. Najważniejsze z nich to błędne rozpoznanie cech prymitywnych i homoplazje wynikające z ewolucji paralelnej i konwergencji cech. Jednak największe zagrożenie wyływa z powszechnie akceptowanego faktu, że 30–70% gatunków roślin jest pochodzenia mieszańcowego (SOLTIS & SOLTIS 1999). Jedną z tego konsekwencji jest to, że hybrydyzacja powoduje wymieszanie się genów cpDNA, ważnego markera genetycznego, często stosowanego w badaniach kladystycznych. Powoduje to niezgodność wzorca zmienności haplotypów cpDNA z istniejącym podziałem taksonomicznym. W takim przypadku zróżnicowanie markera genetycznego odzwierciedla raczej jego historię, niż rzeczywistą ewolucję gatunku (GRANT 2003). Rzeczywistości częściej odpowiada model ewolucji retikularnej niż dychotomicznie rozgałęziającego się drzewa. Zarazem model ten nie jest uwzględniony w żadnym z powszechnie i rutynowo używanych programów kladystycznych (np. PAUP, PHYLIP).

W ujęciach systematyków filogenetycznych często okazuje się, że dany takson „linneuszowski” jest para- lub polifiletyczny, co automatycznie powoduje jego rozczłonkowanie i w konsekwencji utratę jednoznacznie zdefiniowanych wyróżniających cech morfologicznych. Takson jest parafiletyczny, jeśli nie wszyscy jego członkowie pochodzą od wspólnego przodka. Pojawia się pytanie: czy rzeczywiście kryterium pochodzenia od wspólnego przodka powinno być jedynym, które ma uwzględniać systematyka? Jest to najbardziej sporny punkt ożywionej dyskusji. Zarazem ujęcie to krytykowane jest przez tradycyjnie (w duchu linneuszowskim) nastawionych systematyków, którzy widzą jej słabości wynikające zarówno z praktyki, jak i teorii (BRUMMITT 1997; SOSEF 1997).

Wykazanie przez kladystę, że dany takson (np. rodzaj) nie jest monofiletyczny często skutkuje próbą destabilizacji nomenklatorycznej danego systemu klasyfikacyjnego. Wydaje się, że z punktu widzenia taksonomii linneuszowskiej nie istnieje problem para- i polifiletyczności. Załóżmy, że pewien rodzaj „linneuszowski” występuje w Ameryce Północnej i w Europie. Kladysta, po przeprowadzeniu badań stwierdza, że nie jest on monofiletyczny. Może to nastąpić, gdy wyróżnione zostaną dwa klady: amerykański i europejski, rozdzielone młodszymi pochodnymi rodzajami. Przykładem jest rodzaj *Arbutus* (HILEMAN i in. 2001, por. także GRANT 2003). Jest on przedstawicielem dysjunktywnego rodzaju, który jest przedstawicielem historycznej, eoceńskiej geoflory madreańsko-trzeciorzędowej (por. KORNAŚ & MEDWECKA-KORNAŚ 2002). Zatem głęboko w przeszłości z wyjściowego

amerykańskiego pnia nastąpiła migracja do Starego Świata i równoległa ewolucja oddzielnych barierą geograficzną genomów, nie prowadząca jednak do zasadniczych przekształceń morfologicznych. Postulowany przez kladystów podział tego starego rodzaju ze względu wyłącznie na jego parafiletyczność jest całkowicie nieuzasadniony, zarówno z punktu widzenia taksonomii linneuszowskiej, jak i przypuszczalnego mechanizmu migracji ewolucyjnej. Za utrzymaniem rodzaju w tradycyjnej postaci argumentów dostarczają, obok cech morfologicznych, także dane molekularne i historyczno-biogeograficzne.

Konflikt może również powstać w przypadku taksonów mieszańcowych. Przykładowo, z Sudetów Wschodnich opisano endemiczny podgatunek *Aconitum plicatum* subsp. *sudeticum* (MITKA 2003). Równocześnie na podstawie kryteriów geograficzno-fenetycznych wysunięto hipotezę, że jest to takson mieszańcowy (być może introgresant), prawdopodobnie pochodzenia czwartorzędowego, łączący w sobie genomy zarówno sudeckiego *A. plicatum* i karpackiego *A. firmum*. Wstępne badania molekularne (ISSR – A. Joachimiak, A. Sutkowska, dane npubl.) wskazują, że jest to takson siostrzany dla zachodniokarpackiego *A. firmum* subsp. *maninense*. Wynik ten pośrednio potwierdza hipotezę o mieszańcowym pochodzeniu taksonu. Zarazem zgodnie z zasadami systematyki filogenetycznej, dla utrzymania monofiletyczności *A. firmum* s.lato, subsp. *sudeticum* powinien być uznany za podgatunek gatunku karpackiego. Jednak z punktu widzenia taksonomii linneuszowskiej nic nie stoi na przeszkodzie, aby utrzymać ten hipotetyczny nototakson w grupie *A. plicatum*. Po pierwsze – morfologicznie nawiązuje w większym stopniu do gatunku sudeckiego, po drugie – jego współczesne rozmieszczenie geograficzne mieści się w areale *A. plicatum*, a nie *A. firmum*. Analiza molekularna potwierdziła jedynie wyjściową hipotezę, natomiast zastosowanie reguł taksonomii filogenetycznej spowodowałoby zbędną rewizję nomenklatoryczną. Reguły te w tym przypadku okazały się całkowicie nieprzydatne. Przykład ten zarazem dowodzi, że taksonomia filogenetyczna w małym stopniu uwzględnia zjawiska ewolucyjne zachodzące w przestrzeni, kładąc nacisk jedynie na składową czasową. Można przyjąć, że ostatnią sekwencją filogenetyczną było powstanie subsp. *sudeticum*, częściowo z puli genetycznej *A. firmum* (kryterium czasu – filogenetyczne), jednak jego obecny areal i cechy morfologiczne wskazują na obszar Sudetów i przynależność do *A. plicatum* (kryterium fenetyczno-geograficzne – ewolucyjne). Utrzymanie subsp. *sudeticum* w obrębie zmienności gatunku sudeckiego jest konsekwencją przyjęcia określonej koncepcji gatunku – w tym przypadku gatunku fenetyczno-geograficznego.

Niekiedy wypowiedane jest twierdzenie, że w rzeczywistości nie istnieje sytuacja konfliktowa, gdyż dwa ujęcia: tradycyjne i filogenetyczne spotkają się kiedyś w twórczej syntezie, tworząc jeden, „uzgodniony” naturalny system klasyfikacyjny organizmów. Niestety, obydwie wymienione ujęcia są nie do pogodzenia w praktyce. Wynika to z faktu, że w taksonomii linneuszowskiej w sposób nieunikniony wyróżniane taksony są parafiletyczne. Zagadnienie to ilustruje następujący, hipotetyczny przykład. Otóż w jednej z populacji rodzaju *A* pojawia się osobnik, który dzięki zbiegowi różnych okoliczności (mutacja, losowe utrwalenie mało prawdopodobnej kombinacji alleli, itp.) staje się wyjściową formą (przodkiem) wszystkich gatunków nowego rodzaju, nazwanego *B*. Utworzenie nowego rodzaju jest zgodne z zasadami taksonomii linneuszowskiej. Na kladogramie zjawisko to przedstawione jest jako dychotomiczne rozwidlenie (bifurkacja), gdzie u podstawy mamy rodzaj *A*,

natomiast końce rozwidlenia tworzą rodzaje *A* i *B*. Problem polega na tym, że dla systematyka filogenetycznego nie istnieje nowy rodzaj *B*. Jest on jedynie taksonem siostrzanym dla *A*, z którym tworzy grupę monofiletyczną. Zarazem w oczach kladysty „linneuszowski”, nowo utworzony rodzaj *B* jest parafiletyczny, gdyż jego przodek *A* jest wspólny zarówno dla *A*, jak i dla *B*. Ten sposób definiowania i nazywania jednostek (taksonów i kladów) nie jest możliwy do dalszego uzgodnienia. Podkreśliśmy, że różnice te mają bardziej charakter doktrynalny niż rzeczywisty.

W związku z tym pojawiają się opinie, że nie ma sensu porównywanie drzew kladystycznych i fenetycznych, które opisują gatunki definiowane w ramach odmiennych koncepcji (LUCKOW 1995). Wydaje się, że jest to pogląd skrajny. Historia ewolucyjna gatunku, chociaż skomplikowana, jest jedna. Z tego punktu widzenia kryterium grupy monofiletycznej zbyt mocno *a priori* zawęża scenę ewolucyjną i wydarzenia specjacyjne. Zarazem informacja uzyskana metodami biologii molekularnej w sposób niezastąpiony wzbogaca wiedzę o naturze tych wydarzeń.

Taksonomowie filogenetyczni (DE QUEIROZ & GAUTHIER 1994) proponują nazewnictwo kladów przy równoczesnej rezygnacji z nazewnictwa binominalnego. Zasadnicze znaczenie posiadają nazwy szczytowych gałęzi – gatunków. Proponowany system filogenetyczny PhyloCode odzwierciedla fundamentalną zmianę w podejściu do systematyki, polegającą na rezygnacji z nazywania i klasyfikowania gatunków na rzecz nazywania kladów. Zarazem nie wszystkie klady muszą zostać nazwane. O tym decydują inne kryteria, jak np. fenotypowa odrębność, ekonomiczne znaczenie, itp. (CANTINO & DE QUEIROZ 2000). Znika wówczas problem niestabilności nazewnictwa tak dotkliwie nękający systematykę linneuszowską, zarazem jednak systematyka filogenetyczna skutecznie przestaje pełnić funkcję języka i katalogu. Wydaje się, iż jest to zbyt duża cena.

Obecnie gwałtowny rozwój przeżywa taksonomia molekularna (SOLTIS & SOLTIS 2001). Ona także stawia sobie zadanie stworzenie ewolucyjnego *Drzewa Życia* w oparciu o geny, które ewoluowały w tempie adekwatnym do tempa zmian danej grupy organizmów. W tym względzie obiecujące są sekwencje DNA organelli komórkowych: chloroplastów, mitochondriów i rybosomów. Pierwsze dwa są częścią genomu cytoplazmy. Rybosomy są pochodzenia jądrowego. Pułapka jaka się tu może pojawić, to ewolucja mozaikowa, tj. nierównomierne tempo ewolucji różnych genów (dotyczy to także cech fenetycznych) w tej samej grupie. Taksonomowie molekularni często starają się integrować dane molekularne z innymi danymi, na przykład morfologicznymi, anatomicznymi, chromosomowymi i chemicznymi. W tym przypadku, jeśli nie wpadną w ortodoksję grupy monofiletycznej, stają się taksonomami linneuszowskimi.

ZNACZENIE TAKSONOMII LINNEUSZOWSKIEJ

Taksonomia jest jedyną dziedziną wiedzy, która łączy trzy odmiennie funkcje: języka, katalogu i nauki (STACE 1993; POKRYSZKO 1999). Jedną z podstawowych zasad ludzkiego poznania jest symbolika nazw. Nadanie nazwy jest równoznaczne z „zawładnięciem” przedmiotu. Prawda ta pojawia się w *Księdze Rodzaju*. Przed oblicze Adama Bóg przy-

prowadził „wszelkie zwierzęta lądowe i ptaki powietrzne, aby przekonać się, jak on je nazwie” (Rdz. 2, 19). Zapewne patron systematyków nie używał nazw binominalnych, a być może najbardziej naturalne – rodzajowe, jednak na pewno wypełnił podstawową potrzebę człowieka, wynikającą ze sposobu postrzegania rzeczywistości, tzn. nazywania „rzeczy po imieniu”.

Współczesny język systematyki linneuszowskiej, kodyfikowany przez *Międzynarodowe Kodeksy Nomenklatury Zoologicznej* lub *Botanicznej* (np. GREUTER i in. 2000), zapewnia w bliżej nieokreślonej przyszłości stabilność i jednoznaczność rozwiązań systematycznych. Zanim ten cel zostanie osiągnięty muszą zostać przeprowadzone liczne rewizje nomenklatoryczne, co u niektórych wywołuje zrozumiałą irytację. Nie oznacza to jednak, że w związku z tym należy zrezygnować z bogatego dorobku tej dziedziny wiedzy, która jako jedyna wzięła na siebie ciężar „nazwania po imieniu” wszystkich organizmów zasiedlających Ziemię w przeszłości i obecnie. Nie przeszkadza to jednak pojawianiu się głosów krytycznych, wieszczących nieuchronny kres tej funkcji systematyki linneuszowskiej. Wynikają one z błędnego rozumienia jej roli, która w rzeczywistości, wbrew sądom krytyków, nie tylko dostarcza narzędzia porozumiewania się, lecz jest zarazem jedną z nauk o charakterze całościowym. Syntetyzuje w sobie wiedzę o ewolucji i zróżnicowaniu organizmów roślinnych i zwierzęcych.

Funkcja katalogu polega na stworzeniu wydajnego systemu magazynowania i odzysku informacji. Hierarchiczny system klasyfikacyjny, utworzony w oparciu o regułę „ogólnego podobieństwa” organizmów, wydaje się dobrze spełniać to zadanie. Taksonomie filogenetyczni uważają jednak, że reguła ta powinna być zastąpiona przez kryterium „wspólnego przodka”. Oznacza to, że taksony (których nazewnictwo nie musi być wówczas binominalne) powinny być grupami monofiletycznymi. Jest to nadrzędna zasada taksonomii filogenetycznej. Grupa monofiletyczna, czyli pochodząca od wspólnego przodka, wiernie oddaje relacje pochodzenia, lecz jej funkcja prognostyczna wydaje się znikoma, ponieważ w klasyfikacji filogenetycznej użycie rang taksonomicznych nie jest wymagane. Natomiast rangi w taksonomii tradycyjnej posiadają funkcję prognostyczną, która wynika z pewnej nadmiarowości (redundancji) informacji w nich zawartej. Na przykład „trawy” jako takson są zdefiniowane na podstawie charakterystycznej kombinacji cech. Przykładowo, odkrycie nowej rośliny, która posiada kwiat zbudowany z jednego słupka, trzech pręcików i liści o unerwieniu równoległym jednoznacznie wskazuje (w sensie prognostycznym) na jej prawdopodobną przynależność do tradycyjnie ujętej grupy „traw”. W tym sensie taksonomia tradycyjna charakteryzuje się pragmatyką; wyróżniane przez nią taksony w większości przypadków są dobrze zdefiniowane i łatwo odróżnialne jeden od drugiego. Najczęściej nie ma istotnych różnic pomiędzy omawianymi ujęciami taksonomicznymi. Natomiast w tych przypadkach, gdzie pojawiają się niezgodności, jest możliwe stworzenie kompromisowej klasyfikacji tradycyjnej, uwzględniającej wyniki analizy filogenetycznej (CANTINO i in. 1998).

Wydawałoby się, że przeniesienie akcentu z relacji „podobieństwa” (i wnioskowanym na jej podstawie pokrewieństwie) na dychotomicznie rozgałęziające się relacje „pochodzenia” nie jest istotne, to jednak w rzeczywistości odzwierciedla ono fundamentalne różnice w sposobie myślenia o ewolucji. Myślenie w kategoriach „podobieństwa” jest bardziej

oszczędne (brzytwa Ockhama), gdyż stara się budować system klasyfikacji bez założeń wstępnych dotyczących modelu ewolucji. Jest to system obejmujący wszystkie aktualnie żyjące i wymarłe organizmy. Stara się on uwzględnić w swoich uzasadnieniach historię taksonu rozgrywającą się zarówno w czasie, jak i przestrzeni. Staje się przez to podstawą do tworzenia syntez ujętych w prawidła wypracowane przez biogeografię historyczną. Wyjściowym, chociaż nie jedynym kryterium klasyfikacji, jest „ogólne podobieństwo” definiowane na podstawie wszelkich dostępnych informacji, w tym budowy molekularnej DNA.

Przyjęcie zaś kryterium „pochodzenia” za podstawę tworzonego systemu klasyfikacyjnego wymaga zdefiniowania *a priori* danego modelu ewolucji. Jak się wydaje, składowa czasu odgrywa w nim rolę pierwszorzędą, natomiast składowa przestrzeni geograficznej, drugorzędą. Musimy jednak pamiętać, że jego siła wyjaśniająca uzależniona jest od przyjętych założeń, których jakości nie jesteśmy pewni. Zatem można wyrazić opinię, że tworzenie klasyfikacji linneuszowskiej i filogenetycznej jest dwoma, niezależnymi od siebie programami badawczymi. Czy rzeczywiście jeden z nich posiada wyższość metodologiczną w porównaniu z drugim?

Istnieje wiele ujęć dotyczących podstawowego zagadnienia delimitacji nauki od innych działań człowieka. Jednym z nich, szeroko zaakceptowanym w przyrodznawstwie, jest falsyfikacjonizm (POPPER 1977, 1997). Zagadnienie to, w stosunku do problemów taksonomii, w literaturze polskiej zostało omówione w sposób wyczerpujący przez HOFFMANA (1997), jednego z naszych najwybitniejszych ewolucjonistów.

Wydaje się, iż największym zyskiem z zastosowania metod molekularnych w taksonomii linneuszowskiej jest możliwość stosowania procedury falsyfikacji hipotez dotyczących systematyki poszczególnych taksonów roślin i zwierząt. Twierdzenie to zostanie poniżej uzasadnione i zilustrowane na przykładzie badań taksonomicznych w obrębie rodziny *Ranunculaceae*.

REWOLUCJA W TAKSONOMII, CZYLI O METODZIE BADAŃ MOLEKULARNYCH

W nawiązaniu do słynnego sporu pomiędzy fenetykami a kladystami, którego apogeum wystąpiło w latach 80. ubiegłego wieku (np. CRONQUIST 1987), spopularyzowanego na naszym gruncie przez HOFFMANA (1997), omówione zostaną różne podejścia w badaniach systematycznych, wykorzystujące zdobycze biologii molekularnej.

Nie ulega wątpliwości, że rzeczywistość przyrodniczą oglądamy przez pryzmat systematyki linneuszowskiej, w której pojęcie gatunku odgrywa decydującą rolę. Systematyka ta wykorzystuje zasadę „ogólnego podobieństwa cech”, która współcześnie została zaadaptowana i rozwinięta przez tzw. szkołę taksonomii numerycznej (fenetyki), zapoczątkowaną przez SNEATHA i SOKALA (1973). Jej celem jest stworzenie systemu klasyfikacyjnego, który obok funkcji języka i katalogu spełniałby również funkcję nauki, w tym przypadku rozumianej jako zbiór hipotez dotyczących związków pokrewieństwa ewolucyjnego pomiędzy organizmami. Inaczej ujmując, tworzone systemy klasyfikacyjne powinny krok po kroku odzwierciedlać coraz pełniej system naturalny, tj. filogenię organizmów – *Drzewo Życia*. Powszechnie przyjmuje się, że fenetyka w swojej klasycznej postaci odrzuca wszelkie

modele *a priori*, które mogłyby ewentualnie rozstrzygnąć (lub wręcz narzucić) pewne konkretne rozwiązania w postaci danej klasyfikacji. W typowej dla siebie sytuacji fenetyka nie wypowiada się np. w ogóle na temat modelu ewolucji, który to proces jest „wbudowany” w algorytm poszukiwań kladystycznych. Jest ona w swej istocie dedukcyjna, tzn. tworzy system klasyfikacyjny *a posteriori*, po odszukaniu związków podobieństwa, wyrażonych najczęściej w postaci dendrogramu cech, czyli fenogramu. Nie oznacza to jednak, iż wyniki badań fenetycznych nie mogą być interpretowane w terminach ewolucyjnych (SZWEYKOWSKI 1984).

W przeciwieństwie do kladystów, fenetycy starają się tłumaczyć związki pokrewieństwa bez odwoływania się do konkretnego modelu ewolucji (zdarzeń specjacyjnych opisanych jako dychotomicznie rozgałęziające się drzewa), opierając się jedynie na empirii, tzn. cechach fenetycznych. Należy podkreślić, że fenetycy pod tym mianem rozumieją nie tylko cechy morfologiczne, lecz każdy zestaw danych opisujących zmienność roboczych jednostek taksonomicznych (OTU); mogą być nimi także dane molekularne, uzyskane np. metodą PCR, które są w istocie cechami endomorficznymi. Wychodzą z założenia, że mechanizmy ewolucji nie są w rzeczywistości znane, mogą zostać co najwyżej *a posteriori* „wydedukowane” z zapisu cech współcześnie żyjących i wymarłych organizmów. Według wyrażenia HOFFMANA (1997) fenetycy są „ewolucyjnymi agnostykami”.

Systematyka kladystyczna (HENNIG 1966) dąży do tego samego celu, tj. stworzenia systemu naturalnego. Wychodzi jednak z odmiennych, niż fenetyka, przesłanek. Przede wszystkim kładyci są zadeklarowanymi ewolucjonistami. Stwierdzenie to oznacza, że przyjmują oni jako składową tworzonych systemów konkretny model procesu ewolucji, co dla fenetyków jest intelektualnym nadużyciem. Problem ten dobitnie sformułował SNEATH (1983) „filogenetyczne klasyfikacje nie są weryfikowalne, ponieważ rzeczywiste filogene nie są znane. Filogenetyczna rekonstrukcja zależy w sposób podstawowy od założeń dotyczących mechanizmów ewolucji i od tego czy wydarzyły się w danym, konkretnym przypadku”.

Kładyci uważają, że celem taksonomii jest nie tyle „klasyfikacja”, co „systematyzacja”. Pierwsza polega na tworzeniu klas obiektów (zarówno monotetycznych, jak i politetycznych), które definiowane są posiadaniem zestawu danych cech. Granice taksonów w tym ujęciu definiowane są rozziwem (hiatus) fenetycznym. To zadanie jest głównym celem taksonomii linneuszowskiej. „Systematyzacja” zaś ma polegać jedynie na rozpoznawaniu naturalnych systemów, które są wynikiem procesów naturalnych, tj. ewolucyjnego dziedziczenia. Są to obiektywnie istniejące jednostki, które czekają na swoje odkrycie. Kładyci nie odżegnują się od identyfikowania lub diagnozowania takich systemów (grup monofiletycznych) przy użyciu cech, lecz grupy te nie są definiowane na podstawie ich podobieństw (gdy rozpoznane są konwergencje), a raczej są tworzone na podstawie zmian stanu cech (synapomorfii). Należy jednak podkreślić, że już stosunkowo dawno taksonomowie linneuszowscy sformułowali zasadę badawczą, wedle której „gatunek posiada nadrzędne znaczenie nie tylko dlatego, że jest podstawową jednostką taksonomiczną, lecz także dlatego, że [...] jest biologiczną rzeczywistością, która powinna być odkryta przez taksonomów” (SZWEYKOWSKI 1978). Zatem sprawa „odkrycia” (a nie „zdefiniowania”) gatunku znana jest taksonomom linneuszowskim już od dawna.

Oprócz tego, jak słusznie zauważa BACHMANN (1995), celem taksonomii nie powinna być jedynie rekonstrukcja pokrewieństw filogenetycznych, lecz opisane taksony „powinny być rozpoznawalne w terenie, ich obfitość, geograficzne rozmieszczenie i ekologiczny wzorzec naniesione na mapę, a ich potencjalne zastosowanie określone”. Widoczne jest zatem jasno, że zastosowanie szeroko rozumianych cech fenotypowych prowadzi do klasyfikacji, w której układ hierarchiczny idzie ręką w rękę z biologiczną charakterystyką taksonów, co wydaje się optymalnym wypełnieniem postulatów stworzenia klasyfikacji naturalnej. Zauważmy, iż te ważne cele systematyki tradycyjnej są czymś różnym od określenia jedynie filogenetycznych zależności.

Pozostawiając na boku główną linię sporu wróćmy do wspomnianej w podtytule rewolucji w taksonomii wynikającej z powstania biologii molekularnej. Możliwość określenia frekwencji nukleotydów u badanych organizmów pozwala na budowanie modeli filogenii przy pomocy komputerowych programów kladystycznych, które obecnie w sposób bardziej realistyczny uwzględniają nie tylko biologiczne mechanizmy ich substytucji (tranzycji i transwersji), lecz także różne tempo tranzycji pomiędzy poszczególnymi kodonami (LEWIS 2001). Eksplozja technik molekularnych pociągnęła również za sobą rozwój teorii genetyki populacyjnej, w których coraz większe znaczenie posiadają modele sieciowe. Znajdują one zwłaszcza zastosowanie w badaniach zmienności wewnątrzgatunkowej i populacyjnej, gdzie zależności pomiędzy osobnikami nie posiadają charakteru hierarchicznego, wyrażonego w postaci rozgałęziającego się dychotomicznie kladogramu. Dlatego też w tych przypadkach powszechnie stosowane kryteria optymalizacyjne tworzenia drzew pokrewieństwa genetycznego jak: największego prawdopodobieństwa (*maximum likelihood*), największej parsymonii i minimalnej ewolucji nie znajdują zastosowania. Procesy genetyczne działające na poziomie populacyjnym i wewnątrzgatunkowym, takie jak rekombinacja, tworzenie mieszańców pomiędzy różnymi liniami genetycznymi i homoplazja, powodują tworzenie sieciowych (retikularnych) powiązań pomiędzy osobnikami. Nie są ich w stanie odzwierciedlić powszechnie stosowane algorytmy kladystyczne. Zadanie to spełniają metody sieciowe, takie jak technika piramid, statystyczna parsymonia czy retikulogram, opierający się o kryterium minimalnej liczby rozgałęzień (POSADA & CRANDALL 2001). Co istotne, modele te są zgodne z wymaganiami fenetyków, gdyż nie zakładają apriorycznego modelu ewolucji wyrażonego w postaci dychotomicznie rozgałęziającego się drzewa.

IPOMOPSIS AGGREGATA CZYLI FENETYKA A CHEMOTAKSONOMIA

Pogłębiający się deficyt taksonomów tradycyjnych idzie w parze z dynamicznym rozwojem biologii molekularnej. Na pierwszy rzut oka wszystko wydaje się w porządku. Ta ostatnia wytycza awangardę biologii, natomiast taksonomia jest po prostu... tradycyjna. Oprócz tego, biologia molekularna należy do *hard science*, natomiast taksonomia co najwyżej do *soft science*. Pogląd ten jest tyle szeroko rozpowszechniony, co szkodliwy.

Dał temu dobitny wyraz zasłużony amerykański taksonom i ewolucjonista GRANT (1992). W swojej pracy wskazał na mielizny i pułapki, które czekają na ufnych w swój molekularno-biochemiczny oręż biologów, nie-taksonomów, którzy próbują wypowiadać

się na temat zagadnień systematycznych. Owi „nowocześni” badacze mieli w omówionym przypadku pecha, gdyż trafili na wybitnego badacza, który systematyce grupy *Ipomopsis aggregata* poświęcił pewną część swojego życia (nb. jedną z cech badań systematyczno-molekularnych jest ich krótki cykl „produkcyjny”, co zapewne w czasach projektów grantowych ma dodatkowe znaczenie).

Ipomopsis aggregata i jej pokrewne taksony jest diploidalną grupą krzyżujących się wzajemnie bylin występujących w zachodniej części Ameryki Północnej. GRANT i jego współpracownicy studiowali systematykę tej grupy stosując tradycyjne terenowe, zielnikowe i laboratoryjne metody, wypracowując linneuszowski system klasyfikacyjny. Zastosowanie metody elektroforezy i ustalenie wzorca zmienności białek w tej samej grupie taksonomicznej przez zespół biochemików doprowadziło do konkluzji, że „genetyczne pokrewieństwa opierające się na współczynniku genetycznej tożsamości Nei’ a nie korespondują z pokrewieństwami taksonomicznymi”. Badacze owi zadowolili się tą konkluzją, nie przeprowadzając rewizji taksonomicznej (co się w innych przypadkach często zdarza).

Wydawałoby się, że wszystko jest w należyтым porządku. Jednak, jak słusznie zauważa GRANT (1992), stwierdzenie to sugeruje, że z trudem wypracowany system klasyfikacyjny, oparty na kryteriach taksonomii tradycyjnej, posiada bliżej nieokreślone podstawy. To właśnie spowodowało reakcję. Pozostaje bowiem kwestia wyjaśnienia przyczyny stwierdzonej niezgodności. Inaczej ujmując, została wzięta pod lupę metoda pracy biologów „laboratoryjnych”. Okazało się, że wynik badań nad zmiennością białek, jak to ujmuje autor krytyki, obarczony był „błędem eksperymentalnym”. Po prostu był on spowodowany... nieprawidłowymi oznaczeniami taksonomicznymi poszczególnych badanych okazów, co oczywiście musiało doprowadzić do zafałszowania wyników. W tym przypadku trudność, na jaką natrafili biochemicy polegała na istnieniu, obok gatunków rodzicielskich, form mieszańcowych i introgressywnych. Identyfikacja taksonomiczna okazów jest problemem nietrywialnym, niosącym w sobie poważny potencjalny błąd w badaniach kladystycznych prowadzonych przez nieprzygotowanych taksonomicznie biologów molekularnych (GRANT 2003).

W konkluzji krytycznego omówienia pracy grupy biochemików GRANT (1992) stwierdza, że nieporozumieniem jest traktowanie wyników badań, w tym przypadku biochemicznych, jako pierwszorzędnych, ponieważ jakoby jedynie one określają pokrewieństwa genetyczne, natomiast cech fenotypowych jako drugorzędnych, gdyż określają pokrewieństwa taksonomiczne. Obecnie wiemy, że obydwa ujęcia opisują pokrewieństwo fenetyczne, lecz na różnych poziomach ekspresji genów. Wykorzystanie w badaniach taksonomicznych wyłącznie danych molekularnych dostarcza bardzo wąską i często niepewną, podstawę klasyfikacji. Często dotyczą one cech endomorficznych i powinny być traktowane na równi z cechami egzomorficznymi; obecnie tak ujmowane są np. wyniki badań metodą RAPD. Innym zagadnieniem jest relacja historii filogenetycznej organizmu i organelli komórkowych (chloroplastów, mitochondriów), które posiadają własny DNA. Historie te mogą być odmienne.

W tradycyjnej taksonomii przyjęte jest wykorzystywanie wszystkich dostępnych cech egzo- i endomorficznych, mając na uwadze fakt, że gatunki tworzą system genetyczno-populacyjny. Jako jednostki czasowo-przestrzenne posiadają cechy będące wynikiem ich historii ewolucyjnej. Jej ważnymi składowymi są zmiany areału, rozczłonkowanie popula-

cji, powstanie barier geograficznych i epizody wtórnego kontaktu połączone z poliploidyzacją i powstaniem mieszańców (STEBBINS 1984). Należy dodać, że cechy szeroko rozumianego fenotypu niosą prawdopodobnie silniejszy sygnał ewolucyjny, niż często losowo dobrane sekwencje nukleotydów DNA.

CZY TAKSONOMIA LINNEUSZOWSKA JEST *HARD SCIENCE*?

Konfrontując taksonomię linneuszowską z taksonomią filogenetyczną różni autorzy podkreślają, iż jedynie ta ostatnia posiada cechę nauki, gdyż tworzy weryfikowalne hipotezy (np. POKRYSZKO 1999). Wydaje się, iż sąd ten opiera się na nieporozumieniu. Na pierwszy rzut oka kladogram dzięki swej jednoznaczności kryteriów, np. parsymonii, jawi się jako bliższy metodzie naukowej. Jest to jednak złudne. W omawianym przypadku prostota założeń metody nie odzwierciedla skomplikowanej rzeczywistości przyrodniczej. Natomiast tradycyjne ujęcie bierze pod uwagę, obok relacji pokrewieństwa, także historię taksonów będącą przedmiotem analizy biogeografii historycznej, na przykład wikaryzm i dyspersalizm. Można odnieść wrażenie, że o ile kładyci uwzględniają w modelu parsymonii jedynie składnik czasu, o tyle tradycjoniści biorą pod uwagę zdarzenia rozgrywające się zarówno w czasie, jak i w przestrzeni. Oczywiście, historia taksonu jest jedna, a metoda badań uwzględnia jedynie taki lub inny jej aspekt. Przykładowo, w kladogramie kolejność dychotomicznych rozgałęzień (zdarzeń specjacyjnych) może odzwierciedlać kolejność zasiedleń prowadzących do powstania nowych gatunków (HOELZER & MELNICK 1994), czyli składową przestrzeni. Taka interpretacja wymaga jednak wyjścia poza paradygmat parsymonii i uwzględnienia zjawisk historyczno-biogeograficznych.

Na czym miałyby polegać wyższość (dojrzałość) rozwiązań taksonomii filogenetycznej w porównaniu z linneuszowską? POKRYSZKO (1999) rozważając to zagadnienie dochodzi do wniosku, że „klasyfikacja ewolucyjna (nie poparta wyjaśnieniami, a przedstawiona jedynie w postaci hierarchii linneuszowej) [...] z punktu widzenia konstrukcji hipotez jest obiektywnie gorsza” w porównaniu do systematyki filogenetycznej. Polemizując z tym sądem można zauważyć, że obecnie istnieje tendencja, aby klasyfikacja linneuszowska, opierająca się na przykład na koncepcji gatunku morfo-geograficznego, była poparta dodatkowymi wyjaśnieniami, dotyczącymi historii ewolucyjnej badanego taksonu. W ten sposób zaproponowany system klasyfikacyjny, opatrzony narracją historyczno-biogeograficzną, jest hipotezą, która posiada jasno sprecyzowane przewidywania.

Dla przykładu, w Karpatach Zachodnich wyróżniony został podgatunek tojadu *Aconitum firmum* Rchb. subsp. *moravicum* Skalický. Analiza numeryczna cech fenotypowych reprezentatywnej próby z Karpat Zachodnich i Sudetów wykazała (MITKA 2003), że morfotyp reprezentowany przez ten takson jest zbliżony z jednej strony do karpackiego *A. firmum*, z drugiej zaś do sudeckiego *A. plicatum* [= *A. callibotryon*]. Zarazem rozmieszczenie geograficzne *A. f.* subsp. *moravicum*, ograniczone do karpackich pasm górskich przylegających do Bramy Morawskiej, rozdzielającej Karpaty od Sudetów sugeruje, że może być on utrwalonym mieszańcem pomiędzy genomem karpackim i sudeckim. Brama Morawska nie zawsze tworzyła tak wybitną barierę geograficzną jak dzisiaj. Zapewne

podczas zlodowaceń alpejskie flory tych pasm górskich stykały się na przedgórzach. Wówczas mogło dojść do spontanicznego skrzyżowania się taksonu sudeckiego i karpackiego i powstania utrwalonego mieszańca. Wstępne badania cytogenetyczne potwierdziły allopoliploidalne pochodzenie omawianego taksonu (A. Joachimiak, T. Ilnicki, inf. ustna).

Przedstawiony przykład ilustruje tezę, że klasyfikacja linneuszowska, w której zawarta jest informacja o podobieństwach morfologicznych i rozmieszczeniu geograficznym taksonu, spełnia funkcję języka, katalogu i nauki. Koncentrując uwagę na ostatniej z funkcji, tj. nauki, można zauważyć, że poprawnie przeprowadzona klasyfikacja w duchu linneuszowskim umożliwia *post hoc* odtworzenie historii taksonów uwzględniając takie zjawiska, jak drogi migracji, powstawanie barier geograficznych i wtórne kontakty pul genowych. Odtworzona w ten sposób historia ewolucyjna taksonu jest zarazem zbiorem hipotez, które podlegają falsyfikacji. W tym ujęciu taksonomia linneuszowska jest *hard science*. Kladystyka, nie dość że nie spełnia funkcji języka i katalogu, to zarazem ogranicza opis rzeczywistości do uproszczonego modelu dychotomicznego rozgałęziania się gatunków, czyli według z góry założonego modelu ewolucji. Dlatego też z punktu widzenia możliwości tworzenia falsyfikowalnych hipotez jest „obiektywnie gorsza”.

PRZYPADEK *CIMICIFUGA* – PRZYKŁAD RZETELNEJ TAKSONOMII

Na sposób myślenia przyrodników o sposobie badań naukowych wpływ mają poglądy R. Poppera, dotyczące np. teorii ewolucji. Można również zadać pytanie, na ile systematyka spełnia warunek falsyfikacji teorii naukowej. W jednym z ostatnich swoich dzieł filozof ten podsumował własny pogląd na metodę naukową, przedstawiając ją w postaci czterech kroków (POPPER 1997).

Pierwszy polega na wyborze problemu, który tworzy u badacza pewien dyskomfort psychiczny (sytuacja nierozwiązanego zagadnienia). Drugi sprowadza się do próby jego rozwiązania w postaci wstępnej teorii. Trzeci krok jest najważniejszy. Stworzona teoria podlega krytycznej dyskusji, przez to wiedza rozwija się wskutek eliminacji niektórych błędów, a w ten sposób uczymy się rozumieć nasz problem oraz widzimy potrzebę nowych rozwiązań. Krok czwarty sprowadza się do konkluzji, że krytyczna dyskusja nad najlepszymi nawet teoriami zawsze odsłania nowe problemy. W ten sposób teorie możemy osądzać „relatywnie” wybierając tę, o której sądzimy, iż zbliża się najbardziej do (nieznanej) prawdy.

Na ile zarysowany wymóg metodologiczny jest spełniony w przypadku poszukiwań systematyków? Przypomnijmy, że starają się oni najlepiej oddać wzajemne relacje pokrewieństwa (fenetycy), bądź też pochodzenia (kladyści), pomiędzy organizmami, tzn. stworzyć system naturalny. Aby odpowiedzieć na to pytanie popatrzymy, dlaczego rodzaj *Cimicifuga* stał się synonimem *Actea*.

Zgodnie z zarysowanym powyżej schematem metodologicznym R. Poppera prześledźmy poszczególne etapy analizy taksonomicznej, której rezultatem było rozwiązanie problemu znanego już od czasów Linneusza. Są to badania nad systemem klasyfikacyjnym i filogenią dwóch linneuszowskich rodzajów *Actea* i *Cimicifuga* (COMPTON i in. 1998).

Powstanie sytuacji problemowej

Bliskie pokrewieństwo rodzajów *Actea* L. i *Cimicifuga* L. ex WERNISCH jest botanikom powszechnie znane. Kluczowymi cechami odróżniającymi taksony są mięsiste jagody *Actea* i suche mieszki *Cimicifuga*. Pozostałe, ważne cechy makromorfologiczne, jak np. kwiatu i liści lub mikromorfologiczne, jak np. budowa ziaren pyłku, są zbliżone. Według powszechnie stosowanej klasyfikacji *Actea* składa się z czterech gatunków, tj. jednego endemitu północnoamerykańskiego, jednego rozprzestrzenionego w Ameryce Północnej i Eurazji i dwóch w Eurazji. *Cimicifuga* posiada 23 gatunki: 6 w Ameryce Północnej, 1 w Europie i 16 w Azji.

Sytuacja problemowa zarysowała się już od początków nowoczesnej systematyki, gdy Linneusz w 1752 r. opisał rodzaj „*Cimicifuga*”. Rodzaj ten został powołany do życia po to, aby przyłączyć do niego gatunek, który wcześniej (w 1751 r.) należał do *Actea*. Ten monospecyficzny rodzaj („*Cimicifuga*” z jedynym wówczas znanym gatunkiem „*foetida*”) posiadał cztery słupki i tym odróżniał się od znanych dwóch gatunków *Actea*, które miały słupki pojedynczy. I tutaj pojawiła się pułapka. Jeden z nich („*A. spicata*”) posiadał jedną mięsistą jagodę, drugi („*A. racemosa*”) – jeden suchy mieszek (=jeden słupek), zbliżony przez to do „*Cimicifuga*”, która charakteryzowała się jednak czterema słupkami i suchymi mieszkami.

Następnie Linneusz w 1753 r. uznał, że liczba słupków nie jest dobrym kryterium i przywrócił „*Cimicifuga*” do *Actea* jako *A. cimicifuga* L., opierając się na ogólnym podobieństwie organów generatywnych. Ostatecznie w 1767 r. za sugestią Wernischecka (1763) zdecydował, że *A. cimicifuga* jest godna statusu rodzajowego i opierając się na liczbie słupków przemianował ją na monospecyficzną *Cimicifuga foetida* L. (cztery słupki, suchy owoc), która istniała niezależnie od *Actea* (jeden słupek, mięsisty owoc).

W 1818 r. Nuttall zaproponował jako kryterium morfologię owoców. Dlatego też przeniósł (nie całkiem przekonany do tego rozwiązania) sporną *A. racemosa* L., która, jak już stwierdzono, posiadała pojedynczy, lecz suchy owoc, do *Cimicifuga* jako *C. racemosa* (L.) NUTT., zmieniając zarazem rozwiązanie Linneusza. W ten sposób mięsistowocowa *Actea* została oddzielona od suchowocowej *Cimicifuga*.

Ostatecznie problem można sformułować następująco: czy kryterium taksonomicznym powinna być liczba słupków (jeden vs. cztery – końcowa decyzja Linneusza z 1767 r.), czy też morfologia owocostanów: mięsiste vs. suche (rozwiązanie Linneusza z 1753 r. potwierdzone przez Nutalla z 1818 r.). Zatem czas na drugi etap, tj. sformułowanie wstępnej teorii (w tym przypadku systemu klasyfikacyjnego).

Wstępna teoria

Zarysowana powyżej sytuacja problemowa znalazła swoje wstępne rozwiązanie w postaci wyników badań kladystycznych nad zróżnicowaniem morfologicznym. Uwzględniono w nich 39 cech, tj. 8 binarnych (0–1) i 31 wielostanowych. W rezultacie zastosowanej procedury klasyfikacyjnej (*most parsimonius tree*) okazało się, że sporny takson, suchowocowa *Cimicifuga racemosa*, tworzy grupę monofiletyczną z gatunkami rodzaju *Actea*.

Oznacza to, że przeważyło kryterium liczby słupków, potwierdzając ostatnie (z 1767 r.) rozwiązanie Linneusza. Zarazem *Actea* nie utworzyła odrębnej grupy, lecz zagnieżdżona była wewnątrz *Cimicifuga*. Oznacza to, że obydwie grupy posiadają wspólnego przodka, tworząc monofylum.

Krytyczna dyskusja modelu

W przypadku badań taksonomicznych etap krytycznej dyskusji przyjętej teorii polega na utworzeniu alternatywnej (-ych) propozycji systemu klasyfikacyjnego. W tym przypadku swoją wartość ujawnia metoda badań metodą PCR nad zróżnicowaniem DNA jądrowego i chloroplastowego. Dostarcza ona, jak przypuszczamy, niezależnego zestawu danych, na których podstawie mogą być utworzone drzewa. Kladogramy mogą być następnie interpretowane w kontekście konkretnych rozwiązań systematycznych.

W omawianym przykładzie zastosowano amplifikację genów rybosomalnego RNA (ITS) oraz regionów chloroplastowego DNA (cpDNA) określanymi jako *trnL-F*. Otrzymano dwie macierze danych, które analizowano odrębnie i łącznie. W ten sposób autorzy otrzymali trzy propozycje rozwiązań systematycznych.

Otrzymane kladogramy, uzyskane na podstawie danych molekularnych, wskazały na istnienie *Actea* w sensie Linneusza (1752), tj. z włączeniem *Cimicifuga racemosa*. Zarazem tak zdefiniowana *Actea* okazała się grupą siostrzaną do *Cimicifuga*. Zatem obydwie kryteria, tj. morfologiczne i molekularne zgodnie wskazały na wspólne pochodzenie „*C. racemosa*” i grupy gatunków *Actea*. Jednocześnie analiza molekularna, w przeciwieństwie do morfologicznej, wskazała na istnienie odrębnych przodków obydwóch rodzajów.

Wniosek

Odróżnienie *Actea* od *Cimicifuga* opierało się na pojedynczym, mięsistym owocu. Wyniki analiz kladystycznych z wykorzystaniem cech morfologicznych wskazały, że *Actea* z mięsistym owocem tworzy kład monofiletyczny i zarazem siostrzany do *Cimicifuga racemosa*, która posiada pojedynczy, lecz suchy owoc i jest zagnieżdżona wewnątrz pozostałych przedstawicieli *Cimicifuga* o czterech słupkach.

Wynik ten daje dwa alternatywne rozwiązania systematyczne. Pierwsze z nich dopuszcza utrzymanie dwóch rodzajów, monofiletycznego *Actea* (opierającego się o cechę – pojedynczy słupek) i parafyletycznego *Cimicifuga*. Ostatnie stwierdzenie oznacza, że nie wszyscy przedstawiciele *Cimicifuga* tworzą grupę monofiletyczną, gdyż przynajmniej jeden z nich (w tym przypadku *C. racemosa* – z pojedynczym suchym owocem) należy do innej grupy (w tym przypadku *Actea*). Drugim rozwiązaniem jest utworzenie szeroko ujętego rodzaju *Actea* (włączając do niego *Cimicifuga*), powracając w ten sposób do koncepcji Linneusza z 1753 r.

Za tym rozwiązaniem przemawia fakt, że pozostałe cechy mikromorfologiczne, fitochemiczne, serologiczne i skulptury ziaren pyłku nie różnią zbytnio obydwu tych grup. Ostatecznie autorzy (COMPTON i in. 1998) dochodzą do wniosku, iż formalne utrzymanie dwóch rodzajów wyłącznie na podstawie kryteriów molekularnych, z koniecznymi w tym przypadku

zmianami nomenklatorycznymi (powrót do kombinacji *Actea racemosa* L. z 1752 r., czyli do sytuacji wyjściowej), nie jest rozwiązaniem praktycznym. Zarazem stwierdzają, że jest dobrą praktyką łączenie małych rodzajów zdefiniowanych przez pojedyncze cechy morfologiczne, gdy brak dowodów molekularnych potwierdzających ich istnienie.

KONKLUZJA

Można sądzić, że zarysowany powyżej spór pomiędzy zwolennikami taksonomii linneuszowskiej i filogenetycznej dotyczy w rzeczy samej różnicy spojrzenia na sposób uprawiania nauki i leżących u jej podstaw założeń metodologicznych. Istnieje obecnie mocno ugruntowana, lecz z gruntu fałszywa, tendencja utożsamiania biologii z biologią molekularną. Jest to wynik dominacji myślenia redukcjonistycznego, które wykazało swą przydatność np. w fizyce cząstek elementarnych. Sukces ten spowodował, że redefiniuje się dyscypliny naukowe tak, aby pasowały do ideologii redukcjonistycznej: biologia jest biologią molekularną (FEYERABEND 1996). W konsekwencji wybranym dziedzinom przyrodznawstwa przypisuje się etykietę „naukowych”, natomiast innym „nienaukowym” lub przynajmniej „niedojrzałych”. Linia demarkacji jest oczywista: jest nią zastosowanie, często bezkrytyczne, technik biologii molekularnej.

Wydaje się jednak, że w przypadku obiektu badań taksonomicznych, tj. gatunku, program redukcjonistyczny załamuje się. Wynika to z faktu, że systematyka każdego taksonu powinna odzwierciedlać jego ewolucję, której nie można sprowadzić jedynie do relacji pochodzenia przodek – potomek. Filogenia jest uwikłana przecież w ciąg wydarzeń historycznych (centra powstania, migracje, powstawanie barier geograficznych, wtórne kontakty pul genowych, itp.), które wpływają na ostateczną zmienność i różnorodność organizmów. Każda propozycja linneuszowskiego systemu klasyfikacyjnego, opartego na morfo-geograficznej koncepcji gatunku, jest równoznaczna z przedstawieniem do krytycznego osądu hipotezy dotyczącej mechanizmów jego powstania. Należy podkreślić, że na etapie falsyfikacji hipotezy (danego systemu klasyfikacyjnego) metody molekularne są narzędziem badawczym o niezastąpionej wartości.

Zapewne z tego powodu pojawiają się próby zdominowania systematyki przez taksonomów „dwóch genów”, którzy z nonszalancją odnoszą się do tradycyjnej szkoły taksonomii linneuszowskiej (TURNER 1998). Jest to raczej, oby przejściowa, moda będąca reakcją na pojawienie się nowego narzędzia badawczego. Z czasem jednak, można żywić nadzieję, gorliwi neofici przejdą na mniej eksponowane pozycje, natomiast na czoło wysuną się badacze, których przedmiotem badań nie będzie „gatunek zielnikowy”, „kladystyczny” lub „filogenetyczny”, lecz **realny gatunek** posiadający swoją historię w czasie i przestrzeni. Jego opis i poznanie historii wymagało będzie nie tylko znajomości sekwencji nukleotydów DNA, lecz również wiedzy o jego ekologii, biologii i rozmieszczeniu geograficznym, którą zdobywa się wyłącznie podczas badań terenowych, a nie w laboratorium. Przyszłość zatem należy do taksonomów i biologów molekularnych tworzących interdyscyplinarne zespoły badawcze, którzy potrafią połączyć w jednym programie badawczym odmienne spojrzenia na ten sam obiekt badań. Na szczęście przykładów tej tendencji jest coraz więcej, a jej rezultatem naturalne systemy klasyfikacyjne o dużej bazie empirycznej.

Podziękowania. Pragnę złożyć podziękowanie wielu osobom, które wyrażały uwagi krytyczne dotyczące poruszonych w pracy tematów, a zwłaszcza prof. prof. Alicji i Bogdanowi Zemankom, dr Agnieszce Sutkowskiej i mgr Mai Graniszewskiej. Szczególnie wdzięczny jestem doc. drowi hab. Ludwikowi Freyowi za słowa krytyki i zachęty oraz pomoc przy ostatecznym przygotowaniu pracy do druku.

Praca wykonana w ramach grantu KBN 4303/P04/2001/21.

Słownik terminów

alfa taksonomia – wstępny i obecny etap rozwoju taksonomii linneuszowskiej obejmujący fazę odkrywania taksonów i ich opisu na podstawie łatwo dostrzegalnych cech zewnętrznych (egzomorficznych); następny etap – omega taksonomii – jest równoznaczny z ostatecznym, dojrzałym systemem klasyfikacyjnym opartym na wszystkich dostępnych cechach, w tym wewnętrznych (endomorfinicznych);

dyspersalizm – hipoteza mająca na celu wyjaśnienie współczesnego rozmieszczenia organizmów (taksonów) na podstawie założenia, że jest ono wynikiem różnic w tempie ich dyspersji;

dyspersja – zmiana położenia organizmu (taksonu) od centrum jego powstania;

fenetyka (taksonomia numeryczna) – metoda badań ukierunkowana na uzyskanie hierarchicznego podziału taksonomicznego z wykorzystaniem informacji o ogólnym podobieństwie organizmów ustalonym na podstawie cech ilościowych i jakościowych;

ewolucja retikularna – powstanie nowego gatunku w wyniku hybrydyzacji genomów, włączając w to również zjawisko introgresji;

ewolucja równoległa (zbieżna) – pojawianie się wspólnych cech w dwóch odrębnych, nie pochodzących od wspólnego przodka liniach ewolucyjnych, występujących w podobnych warunkach doboru naturalnego, zaciemniające ich taksonomiczne zróżnicowanie;

falsyfikacjonizm – pogląd filozoficzny ograniczający zbiór twierdzeń naukowych do tych, które spełniają kryterium falsyfikacji, czyli możliwości ich doświadczalnego odrzucenia;

grupa monofiletyczna – grupa gatunków obejmująca wspólnego przodka i wszystkich jego potomków;

grupa parafyletyczna – grupa gatunków obejmująca wspólnego przodka i nie wszystkich jego potomków;

grupa siostrzana – dwa kłady pochodzące od wspólnego przodka lub dwa gatunki na szczytowych gałęzkach kladogramu pochodzące od wspólnego przodka;

homologia – podobieństwo struktur ze względu na pochodzenie od wspólnego przodka;

homoplazja – pojawienie się podobnej cechy, nie spełniającej kryterium homologii, w różnych kładach w kladogramie w wyniku konwergencji lub ewolucji równoległej;

klad – każda grupa monofiletyczna wyróżniona na kladogramie;

kladogram – drzewo filogenetyczne obrazujące dychotomicznie rozgałęziający się proces tworzenia się gatunków, czyli kladogenezę;

kladystyka (systematyka filogenetyczna) – metoda badań taksonomicznych ukierunkowana na tworzenie grup monofiletycznych na podstawie waloryzowania cech na pierwotne (plezjomorficzne) i wtórne (apomorficzne);

konwergencja – podobieństwo struktur powstałe nie wskutek pochodzenia od wspólnego przodka, lecz ze względu na spełnianie tych samych funkcji;

migracja ewolucyjna – zasiedlanie przez organizmy nowych obszarów połączone ze zmianami ewolucyjnymi i powstawaniem nowych form, w tym ras geograficznych (podgatunków);

morfo-geograficzna koncepcja gatunku – grupa populacji wyróżniona na podstawie kryterium ogólnego podobieństwa i przypuszczalnie wspólnej historii zmian zasięgu (dyspersji) i pojawiania się barier geograficznych, które prowadzą do ewolucyjnej dywergencji i powstania ras geograficznych – podgatunków (*Rassenkreis*);

ogólne podobieństwo – fenetyczne kryterium wyróżniania taksonów na podstawie cech morfologicznych, cytogenetycznych, rozwojowych, biochemicznych, molekularnych i in.;

parsymonia – zastosowanie kryterium maksymalnej parsymonii polega na wybraniu z wielu możliwych rozwiązań tego (optymalnego) drzewa, które posiada najkrótszą długość (mierzoną liczbą węzłów,

czyli punktów dychotomicznych rozgałęzień) dla danego zestawu danych i przyjętych założeń dotyczących ewolucji cech;

politypowy gatunek – gatunek zróżnicowany w swoim areale na rasy geograficzne – podgatunki;

redundantna cecha (nadmiarowa) – wynikająca ze skorelowanego występowania cech;

synapomorfia – cecha zaawansowana specyficzna dla danego kładu;

systematyka – system klasyfikacyjny danej grupy spokrewnionych organizmów wraz z nazewnictwem (nomenklaturą) wyróżnionych taksonów;

taksonomia – nauka zajmująca się badaniem i opisem zmienności organizmów;

strefa wtórnego kontaktu – miejsce spotkania się na niżu roślin górskich (zwłaszcza alpejskich) należących do różnych systemów górskich (lub ich odrębnych części) podczas pleniglacjałów, w którym występowały procesy hybrydyzacji połączone z polyploidyzacją lub introgresją, które doprowadziły do powstania nowych taksonów mieszańcowych; zjawisko to obejmuje również migrację roślin alpejskich z północy na południe i ich wzajemne kontakty w okresie zlodowaceń;

wikaryzm geograficzny (zastępstwo geograficzne) – wzajemne wykluczanie się zasięgów geograficznych spokrewnionych taksonów w wyniku odmiennej historii ewolucyjnej formy wyjściowej związanej z fragmentacją i oddalaniem się kier kontynentalnych;

nototakson – takson mieszańcowy.

LITERATURA

- BACHMANN K. 1995. Progress and pitfalls in systematics: cladistics, DNA and morphology. – *Acta Bot. Neerl.* **44**(4): 403–419.
- BACHMANN K. 2001. Evolution and the genetic analysis of populations: 1950–2000. – *Taxon* **50**: 7–45.
- BIBLIA TYSIĄCLECIA. 1988. Wyd. 3, poprawione. pod red. o. Augustyna Jankowskiego. ss. 1439. Wydawnictwo Pallotinum, Warszawa – Poznań.
- BROWN J. R. 1996. Preparing for the flood: evolutionary biology in the age of genomics. – *Trends Ecol. Evol.* **11**(12): 510–513.
- BRUMMITT R. K. 1997. Taxonomy versus cladonomy, a fundamental controversy in biological systematics. – *Taxon* **46**: 723–734.
- BUYCK B. 1999. Taxonomists are an endangered species in Europe. – *Nature* **401**(6751): 321.
- CANTINO P. D. & DE QUIEROZ K. 2000. PhyloCode: A Phylogenetic Code of Biological Nomenclature. <http://www.phylocode.org>.
- CANTINO P. D., WAGSTAFF S. J. & OLMSTEAD R. G. 1998. *Caryopteris* (*Lamiaceae*) and the conflict between phylogenetic and pragmatic considerations in botanical nomenclature. – *Syst. Bot.* **23**(3): 369–386.
- CAROLL S. B. 2001. The big picture. – *Nature* **409**(6821): 669.
- COMPTON J. A., CULHAM A. & JURY S. L. 1998. Reclassification of *Actea* to include *Cimicifuga* and *Souliea* (*Ranunculaceae*): phylogeny inferred from morphology, nrDNA ITS, and cpDNA *trnL-F* sequence variation. – *Taxon* **47**: 593–634.
- CRONQUIST A. 1987. A botanical critique of cladism. – *Bot. Rev.* **53**(1): 1–52.
- DE QUIEROZ K. & GAUTHIER J. 1994. Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. – *Trends Ecol. Evol.* **9**(1): 27–31.
- FALNIOWSKI A. 2003. Metody numeryczne w taksonomii. ss. 233. Wydawnictwo Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków.
- FEYERABEND P. K. 1996. Przeciw metodzie. ss. 266. Siedmioróg, Wrocław.
- HENNIG W. 1966. Phylogenetic systematics. ss. 263. University of Illinois Press, Urbana, London.

- HOFFMAN A. 1997. Wokół ewolucji. 2 wyd. ss. 253. Państwowy Instytut Wydawniczy, Warszawa.
- GOULD S. J. 1999. Niewczesny pogrzyb Darwina. Wybór esejów. ss. 350. Prószyński i S-ka, Warszawa.
- GRANT V. 1992. Systematics and phylogeny of the *Ipomopsis aggregata* group (*Polemoniaceae*): traditional and molecular approaches.– Syst. Bot. **17**(4): 683–691.
- GRANT V. 2003. Incongruence between cladistic and taxonomic systems. – Am. J. Bot. **90**: 1263–1270.
- GREUTER W., MCNEILL J., BARRIE F. R., BURDET H.-M., DEMOULIN V., FILGUERAS T. S., NICOLSON D. H., SILVA P. C., SKOG J. E., TREHANE P., TURLAND N. J. & HAWKSWORTH D. L. 2000. International Code of Botanical Nomenclature (St Louis Code). Regnum Veg. 138. Koeltz Scientific Books, Königstein. <http://www.bgbm.fu-berlin.de/iapt/nomenclature/code/SaintLouis/0000St.Luistitle.htm>
- HILEMAN L. C., VASEY M. C. & PARKER V. T. 2001. Phylogeny and biogeography of the *Arbutoideae* (*Ericaceae*): implications for the Madrean-Tethyan hypothesis. – Syst. Bot. **26**(1): 131–146.
- HOELZER G. A. & MELNICK D. J. 1994. Pattern of speciation and limits to phylogenetic reconstruction. – Trends Ecol. Evol. **9**(3): 104–107.
- HUXLEY J. 1942. Evolution. The Modern Synthesis. ss. 645. Drayton House, London.
- KORNAŚ J. & MEDWECKA-KORNAŚ A. 2002. Geografia roślin. Wyd. 2. ss. 634. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- LEE S. Y. 2000. A worrying systematic decline. – Trends Ecol. Evol. **15**(8): 346.
- LEWIS P. O. 2001. Phylogenetic systematics turns over a new leaf. – Trends Ecol. Evol. **16**(1): 30–37.
- LUCKOW M. 1995. Species concept: assumptions, methods, and applications. – Syst. Bot. **20**(4): 589–605.
- MITKA J. 2003. Systematics of *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*) in Poland and adjacent countries. A phenetic-geographic study. ss. 204. Wydawnictwo Instytutu Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków.
- POKRYSZKO B. M. 1999. Optymalizacja systemu klasyfikacji – czy jest nadzieja? – W: A. NOBIS & A. OGÓRZALEK (red.), Symetrie, systemy, ewolucja, ss. 55–68. Studium Generale, Seminaria Interdyscyplinarne VIII, Wydawnictwo Uniwersytetu Wrocławskiego, Wrocław.
- POPPER K. 1977. Logika odkrycia naukowego. ss. 382. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- POPPER K. 1997. Mit schematu pojęciowego. W obronie nauki i racjonalności. ss. 273. Książka i Wiedza, Warszawa.
- POSADA D. & CRANDALL K.A. 2001. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. – Trends Ecol. Evol. **16**(1): 37–45.
- SNEATH P. H. A. 1983. Philosophy and methods in biological classification. ss. 22–37. – W: J. FELSENSTEIN (red.), Numerical Taxonomy. Springer Verlag, Berlin, etc.
- SNEATH P. H. A. & SOKAL R. R. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. ss. 573. W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- SOLTIS D. E. & SOLTIS P. S. 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. – Trends Ecol. Evol. **14**: 348–352.
- SOLTIS P. S. & SOLTIS D. E. 2001. Molecular systematics: assembling and using the Tree of Life. – Taxon **50**: 663–677.
- SOSEF M. S. M. 1997. Hierarchical models, reticulate evolution and the inevitability of paraphyletic supra-specific taxa. – Taxon **46**: 75–85.
- STACE C. A. 1993. Taksonomia roślin i biosystematyka. ss. 340. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- STEBBINS G. L. 1984. Polyploidy and the distribution of the arctic-alpine flora: new evidence and a new approach. – Bot. Helv. **94**: 1–13.

- SZWEYKOWSKI J. 1978. Modern taxonomic methods: perspectives of their application to Hepaticology. – W: C. SUIRE (red.), *Congres International de Biologie*, ss. 435–442. Bordeaux 21–23 November 1977. *Comptes Rendus, Bryophytorum Bibliotheca* 13, J. Cramer, Vaduz.
- SZWEYKOWSKI J. 1984. Species problems and taxonomic methods in bryophytes. – W: R. M. SCHUSTER (red.), *New manual of bryology*. 2, ss. 1130–1171. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, Miyazaki, Japan.
- TURNER B. L. 1998. Plant systematics: beginnings and endings. – *Aliso* 17(2): 189–200.

SUMMARY

The advancements of molecular biology has resulted in revolutionary changes in e.g. populational genetics, evolutionary biology and macroevolution (BACHMANN 2001; CAROLL 2001). The appearance of new methods has also led to a tension between the traditional Linnaean and phylogenetic taxonomy. Phylogenetics, especially cladistics, have tried to neglect a 250-year-old tradition of the Linnaean taxonomy, pointing that it is non-evolutionary, in much extent arbitrary and founded on irrational criteria. On the other hand, they express an opinion that phylogenetic taxonomy, based on the dogma of the monophyletic group, is a strict analytic method leading straightly to a phylogeny reconstruction, thus it is a hard science. In this discussion the difference between Linnaean systematics and Linnaean taxonomy has been not properly realized (BRUMMITT 1997).

In the result of the neglecting of Linnaean taxonomy, taxonomists become such endangered as species they describe (BUYCK 1999). But taking into account that all our knowledge on the world biodiversity is founded on the concepts come from alfa-taxonomy (LEE 2000), the generation gap in the teaching of taxonomy will slow the scientific investigations in many fields, especially in nature conservation. Taxonomist are unique specialists and cannot be replaced by the molecular biologist, whose topic covers the different level of nature organisation and requires another specialized tools.

Natural systematics should encompasses not only the molecular phylogeny, but also historical-biogeographic events as migrations, barriers, geographical replacement and secondary contacts. On the other hand, the criterion of monophyly is unable to cope with reticulate evolutionary relationships, and, more importantly, the two models of taxonomy are intrinsically incongruent (SOSEF 1997).

Linnaean, or traditional taxonomy, have used binomial nomenclature for species level and built a hierarchical classifications of taxa. Almost all rules used in traditional taxonomy were not known in times of Linnaeus, in this such basic as the rule of priority and typification of names. The current use of these guidelines regulates the *International Code of Botanical Nomenclature* (GREUTER *et al.* 2000), and related Codes, zoological and microbiological. At present Linnaean taxonomy is evolutionary. After Darwin a species concept has changed radically: from static and essentialistic to changing in time and space. It is a part of the “Modern Synthesis” or neodarwinism, and its architects were, among others, T. Dobzhansky, R. A. Fischer, J. Huxley, E. Mayr, B. Rensch, G. G. Simpson, L. G. Stebbins and S. Wright. The main aim of post-Darwinian Linnaean taxonomy is to create a natural classification, i.e. that resembling evolutionary affinities between organisms (*Tree of Life*). So, this is the misunderstanding to declare that traditional taxonomy lost its rationale since its is motivated *stricte* by Linnaeus views. In fact, the method of classification relies on the phenetic rule of “overall similarity”, generalized to other similarities as behavioural, cytogenetic, molecular, et.c. All these data enable the hierarchical taxonomy to be created, in which taxa of lower ranks are nested within the higher taxa. An assumption at the base of this model is that the hierarchy reflects the time sequence: the first appeared characters of a family, then those of a genus, and finally specific to a species. Thus, the phenetic similarity is correlated with the distance from the common ancestor: the lesser similarity the more distant in time the separation of a new lineage.

This theoretical assumption is prone to error because the evolutionary rates of the comparable taxa may differ. In the effect the horizontal systematics is created, in which no time sequence but the level of the evolutionary advancement (grade) is reflected (FALNIOWSKI 2003). On the other hand, at genus, and

especially at species level, this error has lost its potential power because the criterion of overall similarity is supported by other, especially historical-biogeographical. This approach was worked out by B. Rensch, who proposed the concept of the polytypic species (*Rassenkreise*, species with geographical subspecies) occurred in a given area. The main mechanism of speciation is evolutionary migration. The formation of a new geographical race (often describe as a subspecies) may occur when some type of isolation appears, leading to a geographical divergence. Recently, this approach was successfully used in the systematics of *Aconitum* (MITKA 2003).

Linnaean taxonomy fulfills three important functions: it is an efficient communication system, it forms a data-base or catalogue with the prognostic function, and it is hard science which seeks for natural order. It cannot be said about phylogenetic taxonomy.

Phylogenetic taxonomy (DE QUEIROZ & GAUTHIER 1994), which the main tool is cladistics, in eyes of its proponents should replace in future the obsolete Linnaean taxonomy. The main criterion of delimiting the natural groupings is monophyly. Here, the main stress is put into the order (sequence) of the particular lineages appearing, using *explicite* posed criteria, e.g. parsimony. There are no binomials and hierarchical taxa, only freely defined "clades". The main concept is a "sister group". A serious weakness of the phylogenetic taxonomy is *a priori* defined model of (in fact most often unknown) evolution expressed in a picture of dichotomically branched tree (a cladogram), eliminating the hybridization phenomena. In this context traditional taxonomists are "evolutionary agnostics". Phylogenetic taxonomy is also prone to other pitfalls, e.g. the erroneous recognizing of primitive characters, and homoplasy in effect of parallel evolution and character convergence. On the other hand, it is widely accepted that 30–70% of plants is of hybridogenous origin (SOLTIS & SOLTIS 1999). In the case of incongruence between the trees obtained within the two taxonomic schools, it should be inferred that the "molecular tree" reflects rather evolutionary history of a molecular marker than evolutionary history of a species (GRANT 2003).

Another problem, posed by phylogenetic taxonomy, is a paraphyly of the "Linnaean" taxa. An example is a disjunctive *Arbutus* occurring in the Old and New World. In the Old World it is probably of secondary origin and it comes from the ancestral forms evolved in North America as a part of the Madrean-Tethyan flora (HILEMAN *et al.* 2001). Molecular analysis showed the existence of two clades of the genus, from the Old and New World separately, the latter one being a sister group to other genera. It means that molecularly the taxon is paraphyletic. However, from the point of view of traditional taxonomy there is no need to split the genus into two taxa-clades, because they share the same set of morphological characters and have common root.

In the result of taxonomic revision the genus *Aconitum* in Central Europe gained a new taxon, endemic to the Eastern Sudetes *A. plicatum* subsp. *sudeticum* (MITKA 2003). It was hypothesized that it is a hybridogenous taxon (maybe of introgressive origin) of the Quaternary age originated in the effect of secondary contact between *Aconitum* from the Eastern Sudetes and Western Carpathians. A pilot molecular analyses (PCR – ISSR) shows the close affinity between the newly described taxon and Western Carpathian *A. firmum* subsp. *maninense*. So, the hypothesis of its hybridogenous origin has gained a strong support. However, according to the rules of phylogenetic taxonomy the putative nothosubspecies should be placed into *A. firmum* s. lato. But from the perspective of traditional taxonomy this nomenclatural change is not necessary or even validated. This is because of the morphological and geographical criteria. Molecular analysis shows only the mechanism of its origin, but does not contribute to the systematic placement. This example clearly shows that Linnaean taxonomy may produce heuristic hypothesis that may be further falsified with the use of independent data-sets.

As it was stressed by GRANT (1992) it is a misunderstanding to treat the results of molecular biochemical analyses as a superior to phenotypic ones because both describe genetic relationships but on various levels of gene expression. The use in taxonomic investigations only the molecular data gives only a narrow, and often uncertain, basis for classifications. They often concern endomorphic characters (in such a way should be treated e.g. the RAPD data) and should be treated equally with the egzomorphic ones. The other problem is the relation between the phylogenetic history of a organism and cell organelles (chloroplasts and mitochondria) which have own DNA. Their histories may be quite different.

The reclassification of *Actea* to include *Cimicifuga* based on morphology, nrDNA ITS, cpDNA *trnL-F* sequence variation (COMPTON *et al.* 1998) gives a good example of a taxonomic treatment which follows

four steps of POPPER'S (1997) scientific method. The first is a problem situation and accompanying it the mental discomfort, the second is an attempt to solve it and to create a pilot hypothesis, the third, most important, encompasses critical discussion in the light of the results obtained and following elimination of errors. The fourth step enable to realize that the critical discussion on the our best solutions always unveils new perspectives. Both data-sets: phenetic and molecular, were treated equally. Thus, molecular analysis helps to elucidate the taxonomic problem known from Linnaeus' times. In conclusion the authors stressed that the formal recognition of taxa based on sequence data but not easily defined by morphological characters would result in taxonomic groupings that are not practical to use.

The conflict between traditional and phylogenetic taxonomy has its genesis in the strong, but false, tendency to identification of biology with molecular biology. It is the result of a domination of the reductionistic view, which proved its usefulness in the physics. Its success yielded in redefinition of scientific disciplines to assign them to the reductionistic ideology: biology is molecular biology (FEYERABEND 1996). In the consequence some of the disciplines gain the label of "scientific" but other are seen as "non-scientific" or, at least, "immature". The demarcation line is obvious: the use (often uncritical) the methods of molecular biology.

It seems that in the case of taxonomic investigations the reductionistic programme collapses. The evolution of species is not only a phylogeny described as a chain of ancestor-descendant sequence but it also confounds historical events, as the centre of origin, migrations, arising of geographical barriers and zones of secondary contacts. All those factors have resulted in the biological diversity today observed. Every Linnaean classification system, based e.g. on the morpho-geographical species concept, is a working hypothesis on the mechanism of its origin posed to critical evaluation. It should be stressed that at this stage of a hypothesis falsification the molecular methods have given the tools of unquestionably value.

That is likely a reason of tendency to domination of systematics by a "two-gene" taxonomist (TURNER 1998), whose with a kind of arrogance express their attitude to works of Linnaean taxonomy. It is a hope that today's neophytes will turn attention from the "cladistic" or "phylogenetic" to **real species** which has own history both in time and space. There is not only knowledge on DNA nucleotide sequence but also on its ecology, biology and geographical distribution. This kind of knowledge can be acquired during the field studies, not in the laboratory. Thus, the future belongs to taxonomists and molecular biologists who can form interdisciplinary scientific teams and focus within one programme the different views on the same object of investigations. Fortunately, such tendency becomes more and more common, and in the effect the natural classification systems of wide empirical base are created.

Przyjęto do druku: 15.03.2004