

„FÁBAN GONDOLKODÁS” A BIOLÓGIÁBAN, AVAGY NEM MINDEN FA, AMI ANNAK LÁTSZIK

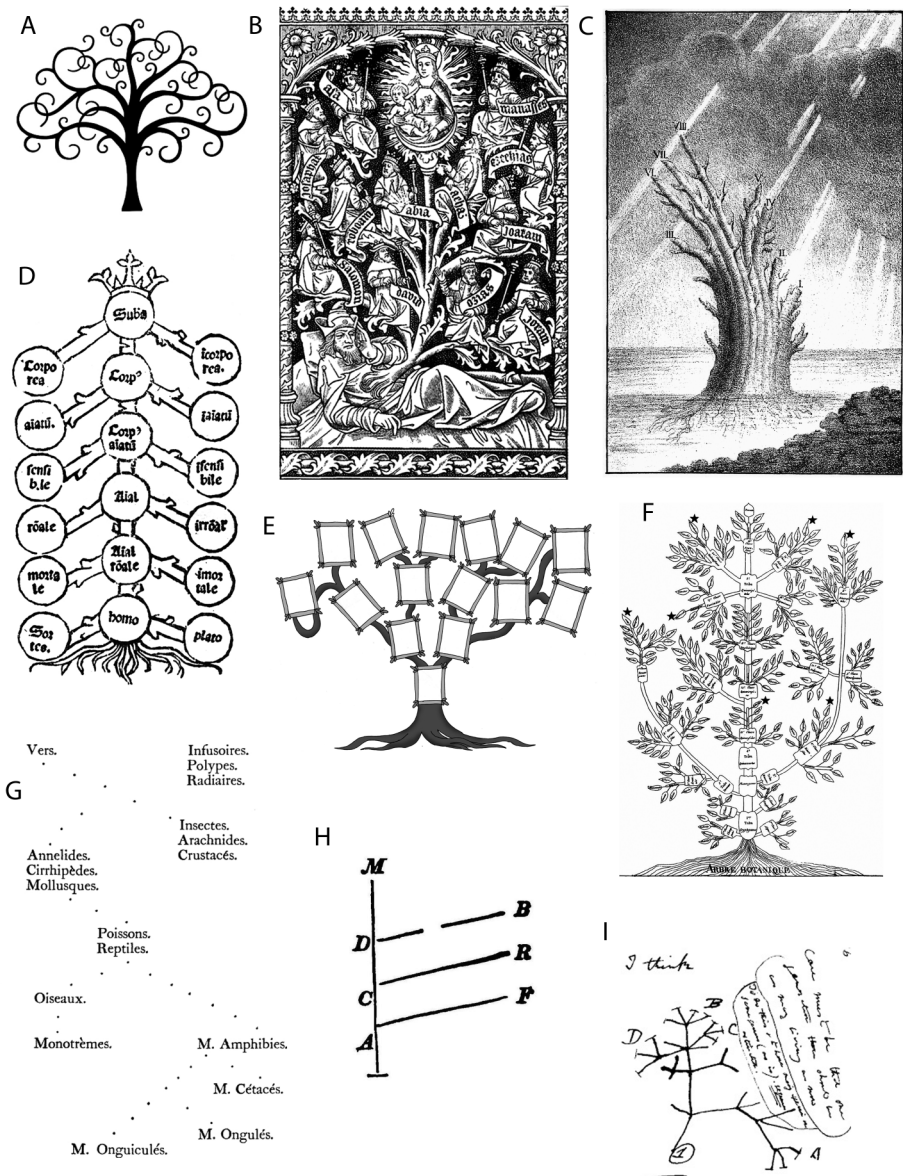
Podani János

az MTA rendes tagja, egyetemi tanár,
Eötvös Loránd Tudományegyetem Természettudományi Kar Biológiai Intézet
podani@ludens.elte.hu

A *Magyar Tudományban* megjelent előző cikkem (Podani, 2010) részletesen beszámolt az evolúció és a rendszertan kapcsolatáról, és arról, hogy a biológia és a számítástechnika fejlődésének köszönhetően ezeken a tudományterületeken milyen lényeges változásokra kell odafigyelnünk. Mint a cím is jelezte, a téma megkerülhetetlen a törzsfák és hasonló jellegű ábrázolások, mint például a kladogram vagy az evolúciós fa tárgyalása nélkül, hiszen ma már ezek szolgálnak az osztályozás alapjául. Néhány példával illusztráltam, hogy a törzsfák és kladogramok értelmezése számos buktatót rejt: a vizsgálatba bevont fajok és más taxonok kapcsolatrendszerét igen könnyű félreérteni. A fák sokféleségének témakörét természetesen nem merítettem ki, az alapfogalmak és a köznyelv kapcsolatáról alig szóltam, számos történeti és elméleti vonatkozást nem említettem – már csak a korlátozott oldalszám miatt sem. Ebben a cikkben szeretnék néhány kiegészítést tenni – az időközben született elméleti eredmények és több, nemrég megjelent összefoglaló munka (például: Pietsch, 2012; Archibald, 2014) figyelembevételével. A fő tanulságot a cikk címe is mutatja: nem minden fa, ami annak látszik, s ami megfordítva is igaz lehet: sok ábra a látszat ellenére is megfelel a fa egyes kritériumainak.

A fa mint az egyik leggyakoribb – és mindenképpen a legfeltűnőbb – növényi növekedési forma már ősidők óta kiemelt szerepet tölt be a különféle kultúrákban. Konkrét biológiai jelentésétől eltérően, de attól teljesen sohasem elszakadva, megjelenik mítoszokban, vallásokban, népmesékben, az irodalomban és a képzőművészetben egyaránt (*1/a ábra*). A vastag törzs, a fokozatosan vékonyodó ágak sokasága, a gallyak és a rajtuk fejlődő levelek, virágok, termések vagy éppen tobozok mindig is gyakori ihletői voltak az „Élet fája” megjelenítőinek – az eredményt tekintve igen változatos tartalommal és küllemmel.¹ Legismertebb talán a bibliai Édenkertben fejlődő élet fája és annak közvetlen közelében a jó és a rossz tudásának fája. A benne rejlő szimbolikus üzenetek mellett a fa hosszú ideje egy konkrétabb, de a növénytanhoz már nem kötődő jelentéssel is bír: az elágazások rendszere alkalmas arra, hogy embereket leszármazási, rokoni vagy éppen dinasztikus viszonyainak bemutatására (*1/e ábra*). Az első közismert, és a 12. századtól kezdődően gyakorivá lett ilyen jellegű ábrázolás Jesszének, Dávid király apjának a „családfája”. Számos festmény, fríz és

¹ Erről könnyen meggyőződhetünk, ha a Google képkeresőjébe beírjuk a *tree of life* kifejezést.



1. ábra • a: Egy tipikus stilizált fa-ábrázolás; b: Jessze fája a francia Pigouchet metszetén (1498); c: von Eichwald elképzelése az Élet fájáról; d: Porfiriusz fája középkori ábrázoláson; e: egy szabadon kitölthető családfa az internetről; f: Augier botanikai fája; g: Lamarck rajza az állatok filogenetikai viszonyairól; h: Chambers fája a gerincesek egyed- és törzsfajlásának párhuzamosságáról; i: Darwin egyik legkorábbi evolúciós értelmezésű fa-diagramja, az *I think* felirattal.

templomi ablak örökíti meg az alvó Jesszéből eredő, erőteljes, fává növekvő vesszőt, melynek ágain jelennek meg a későbbi királyok, próféták, s maga Jézus is (*1/b ábra*). A zsidó Luricsalád fája – melynek többek között Karl Marx, Sigmund Freud, Felix Mendelssohn és Yehudi Menuhin is tagja – egészen Dávid királyig, azaz több mint háromezer évvel ezelőttig vezet vissza történetüket (Rosenstein, 2004). A legnépesebb Konfuciusz összes (ismert) utódjának a „családfája”, amely igen nagy időtávlatot, nyolcvan generációt átívelve, s mintegy kétmillió nevet felsorolva összesíti a nagy kínai gondolkodó leszármazottait (URL₁). Hasonló módon mutathatjuk be például Ádám és Éva utódainak rokonsági viszonyait, királyi és császári uralkodóházak történetét vagy éppen fiktív regényhősök családi kapcsolatait Harry Pottertől a dallasi Ewing famíliáig.² Hazai példa is akad, elegendő, ha az Árpád-ház (URL₃) és a Rákócziak (URL₄) közismert „családfáit” felidézünk.

A fa fogalma a tudományban sem maradt meg eredeti jelentésénél, melynek első jeleit – mint oly sok más esetben – már az ókori görögök munkáiban is megfigyelhetjük. Arisztotelész divíziós osztályozási alapelvei szerint a dolgok lényegük szerint felső génuszokba, azokon belül specicsékekbe sorolhatók, amelyek több lépcsőben további génuszokra és specicsékekre bonthatók, egészen a legalsó fajokig. A divíziók sorozata hierarchiát alkot, ami fő szerepet játszott az évszázadokkal későbbi tevékenykedő, ugyancsak görög filozófus, Porfiriusz egyik művében. Ennek latinba átültetett kiadásai a génuszok/specicsékek hierarchiáját már Porfiriusz fájaként ismertették – és ábrázolták (*1/d ábra*). Egy ilyen absztrakt fa szolgált alapul Carl von Linné számára az

élővilág klasszifikációjához, a taxonómiai rangok egymásba ágyazott rendszeréhez.

A rendszerezésen kívül a fa hamarosan a biológiai sokféleség metaforájává is vált. Az orosz cári udvarban évtizedekig vendégeskedő német Peter Simon Pallasnak (1766) tulajdonítják sokan azt a koncepciót, hogy az élő szervezetek közötti hasonlóságokat (affinitásokat) fa formájában lehet bemutatni – bár ő maga sohasem valósította ezt meg. A szintén német Carl Edward von Eichwald csak hatvan évvel később vállalkozott erre egy misztikus környezetbe helyezett fa-óriás megrajzolásával (*1/c ábra*). A francia szerzetes-botanikus Augustin Augier is művészi ihletéssel készített fával ábrázolta a növények osztályozását (Augier, 1801), melyben a fa törzse a nagyobb csoportok tökéletlentől a tökéletesig való elrendezését jelképezte, az ágak és a levelek pedig a kisebb kategóriáknak feleltek meg (*1/f ábra*). Linné rendszere azonban változatlanságot sugallt, és a hozzá eszmeileg kötődő artisztikus faábrázolások sem voltak mások, mint az állandóság szimbólumai.

A fajlegű struktúra, azaz elágazások összetett rendszere sokkal inkább alkalmas az utódlás, a leszármazás vagy az átalakulás bemutatására – ahogy azt a családfának nevezett ábrázolásoknál már láttuk.³ Ez teljes egyértelműséggel először Jean-Baptiste Lamarcknál jelentkezik a biológia történetében. Az állatok „transzmutációját” egy – általa *Tableau*-nak nevezett, a különféle állatcsoportok eredetére (*l'origine*) célzó – elágazó sémával (*1/g ábra*) mutatta be 1809-ben (Lamarck, 1809, Podani,

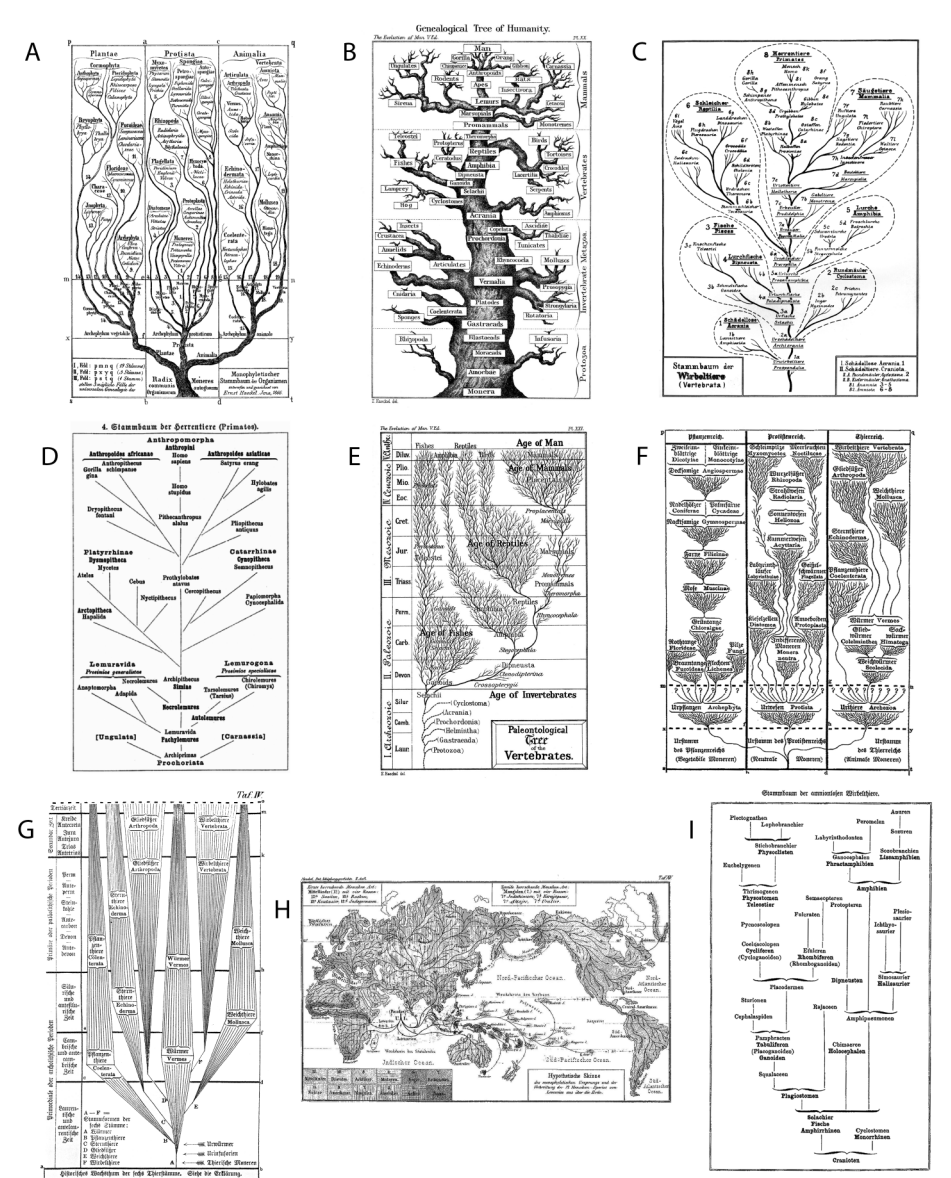
³ Bár a szervezetek megváltozásának, transzmutációjának gondolata grafikusán először tulajdonképpen hálózatok és nem fák formájában jelentkezett, mégpedig Georges-Louis Leclerc, Buffon grófia kutyafajtaikat és Antoine Nicolas Duchesne eperfajtaikat bemutató rajzaiban 1755-ben, illetve 1766-ban.

2010, *1/c ábra*). Erre ma már nyugodtan ráragaszthatjuk az első „filogenetikai fa” címkéjét. Annál is inkább, mert Lamarck kevés számú követőinek egyike, Charles-Hélión de Barbançois ezt a fát nagy felbontásban, poszter-méretben rajzolta meg 1816-ban, melynek aláírásában már szerepelt az egyértelmű *filiation* (leszármazás) szó is. Egy távolinak tűnő tudományterület, az embriológia is „bejelentkezett”: az angol William Benjamin Carpenter a gerincesek egyedfejlődésének korai szakaszai és a főbb gerinces csoportok között mutatkozó hasonlóságokat ábrázolta egy fadiagrammal 1841-ben. Erre kísértetiesen hasonlít a Charles Robert Darwint már közvetlenül befolyásoló híres-hírhedt tudományos pamflet (Chambers, 1844) egyik ábrája, amivel az anonimitását haláláig megőrző szerző az embrionális fejlődés és az evolúció párhuzamosságát érzékeltette (*1/h ábra*). S ahogy Pallas nem rajzolt, ugyanúgy megmaradt a szavak szintjén az evolúciós gondolat két kiváló képviselője, a francia Charles Victor Naudin és az angol Alfred Russel Wallace is. Naudin egy 1852-es írása szerint a növények birodalma akár „egy fa is lehetne, melynek a mélyes mély múltban rejtőző gyökerei néhány, egymás után kiágazó törzset fejlesztenek. Eme első törzsek jelenthetik a birodalom legősibb formáit, míg az utolsó ágak a ma élő fajoknak felelhetnek meg”. Wallace 1855-ös meglátása hasonló volt: „a ma élő fajok prototípusai a hasonló szervezetek vonalainak kusza szövedékét alkották, olyan finoman mint egy göcsörtös törzsű tölgy gallyai vagy az emberi test véredényei”.

Ezen a ponton jogosan tehető fel a kérdés: hol a helye Darwinnak ebben a történetben? Kortársai elképzeléseivel természetesen tisztában volt, de közismert módon egész életében csak egyetlenegy fadiagramot jelentetett meg,

az *On the Origin of Species* egyedüli ábrájaként (Darwin, 1859; Podani, 2010, *1/d ábra*), amelyet „Az élet fajaként” aposztrofált. Ez korántsem jelenti azt, hogy ne gondolkozott volna már jóval előtte, két évtizeden át arról, mi is lehet az evolúció hiteles ábrázolása, legjobb grafikus modellje. Az utókorra maradt jegyzeteiből kiderül, hogy már az 1830-as években több fajlegű ábrázolást is készített. Ezek közül leghíresebbé az *I think* feliratot viselő rajz vált (*1/i ábra*), ami tetoválásokon és trikón is népszerűsíti Darwin elméletét szerzte a világon. (URL₅ és URL₆ – ez utóbbinak darabja 20 USD fölött van.) Ezekon a diagramokon, a „Tree of Life”-ra való utalások ellenére Darwin egyáltalán nem az egész élet leszármazási kapcsolatait próbálta megmutatni, hanem a fajkeletkezés modelljét érzékeltette, azaz jóval kisebb léptékben gondolkodott. Néhány rajzán – ritka kivételként – egy konkrét rendszertani csoport, nevezetesen a gerincesek rokonsági viszonyairól szóló elképzeléseit is felvázolta.

Az élet, vagyis a teljes akkor ismert élővilág – leszármazási – fájának első ábrázolása Darwin tanainak legszorgalmasabb európai terjesztőjére, Ernst Heinrich Philipp August Haeckelre várt. A jénai professzor legalább akkora művész volt, mint tudós, amit a *Kunstformen der Natur* (Breibach, 2006) csodálatos festményein kívül azzal is alátámaszthatunk, hogy az evolúciós értelmezésű fadiagramok mindmáig párját ritkító változatosságát, valóságos erdejét produkálta (*2. ábra*). Kreativitását az is igazolja, hogy neki köszönhető olyan fontos fogalmak bevezetése a tudományba, mint a törzs (*phylum*), törzsfejlődés, törzsfa, monofiletikuság, ökológia, protista vagy éppen az összejt. Ezek egy része szerepel annak az 1866-os ábrának az aláírásában is, amellyel Haeckel az összes élő szervezet közös (azaz



2. ábra • Fák sokfélesége Haeckel „filogenetikai erdejében”. a: *Monophyletische Stammbaum der Organismen* (1866); b: az ember származásának illusztrációja (1874); c: a gerincesek törzsfája (1905); d: a főemlősök leszármazási viszonyai (1905); e: a gerincesek leszármaztatása a gerinctelenekből (1870); f: az élővilág három fő csoportjának filogenezise (1868); g: az állatvilág főbb csoportjainak evolúciója (1870); h: az ember származása és elterjedése a Földön (1870); i: a magzatburok nélküliek filogenetikai fája (1870).

monofiletikus) eredetét illusztrálta és – jelentős újításként – szakított a hagyományos növény-állat felosztással, külön kezelve az egysejtűeket (azaz a protista) fő ágát (*Monophyletische Stammbaum, 2/a ábra*). Később a botanikai fákra még inkább emlékeztető, bár erősen stilizált fákat is készített, mint például az állatok „tölgyfája”⁴ (*2/c ábra*), melynek csúcán – a klasszikus szemlélethez hűen – az embert tüntette fel. Lamarckéhoz hasonló, vonalas-szöveges diagramokon mutatta be minden sallang nélkül a növények, a főemlősök (*2/d ábra*) vagy éppen a gerincesek (*2/i ábra*) leszármazási viszonyait – ez utóbbiakon továbbra is a mi fajunkat helyezve a legfelső pozícióba. A *Hypothetische Skizze* az ember származását és szétterjedését illusztrálta egy térképre fektetett kladogram-szerű rajzzal (*2/h ábra*). Haeckel a geológiai időskálát is gyakran mellékelte, és a paleontológusok kedvenc motívumát, a csoportok fajgazdagságával arányos vastagságú ágakat alkalmazta (mint például az állatvilág esetében, *2/e és g ábra*).⁵ Érdekes kettősség Haeckel grafikáin, hogy – míg az első *Stammbaum* az alá- és fölrendeltséget sugalló arisztotelészi *scala naturae* (természet lépcsője) hatásától mentes volt – rajzainak többsége mégis ilyen szellemben készült, az evolúciós fokozatok, a morfológiai „progressió” érzékeltetésének szándékával.

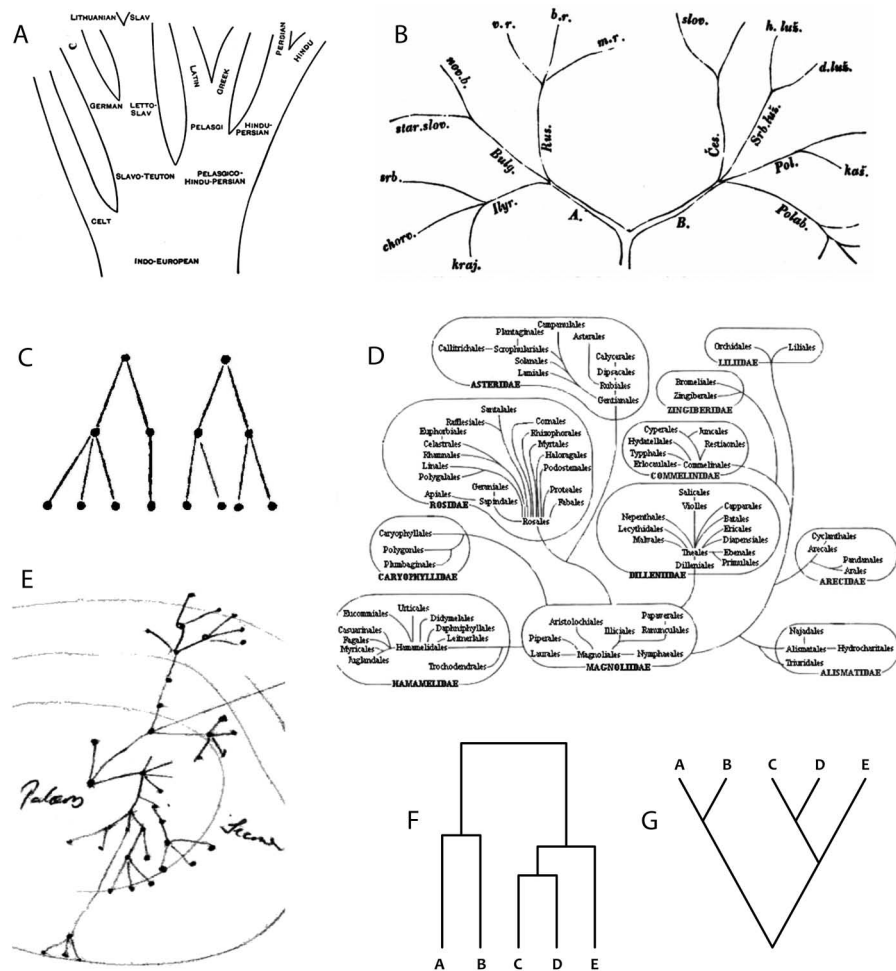
Haeckelre nemcsak Darwin, hanem korának sok nyelvésze is kimutatható hatással volt – már csak azért is, mert személyesen ismerte néhányukat. Abban az időben teljesen egyértelmű volt a párhuzam a biológiával: a

nyelvek is változnak, nemcsak az élő szervezetek. Erre Sir William Jones már 1786-ban célzott – megjegyezve, hogy a szanszkrit, a görög és a latin nyelv egy közös, ma már nem létező nyelvből vezethető le. Az igazi áttörésre két fontos közlemény 1853-as, egymástól – valószínűleg – független megjelenéséig kellett várni. A jéni August Schleicher az indoeurópai nyelvek stilizált fáját vázolta fel, a cseh František Ladislav Čelakovský posztumusz megjelent rajza pedig a szláv nyelvekre összpontosított. Bár egy ideig kollégák is voltak a prágai egyetemen, és Schleicher csehül is publikált, semmi bizonyíték nincs arra, hogy összehesztéltek vagy plagizáltak volna – amit a két rajz igen eltérő grafikai megvalósítása is igazolhat (*3/a–b ábra*) (Priestly, 1975). A nyelvek és az élő szervezetek evolúciójának elvi hasonlatosságait egyébként maga Darwin is több helyen fejtegette az *Origin*-ben. A nyelvrokonság „családfás” bemutatása mindennapos gyakorlattá vált a lingvisztikában – és a nyelvek és a népek fájának statisztikai összevetésére is van példa (Penny et al., 1993). A teljesség kedvéért azt is megjegyezzük, hogy az evolúció „képessége” nincs a szervezetekre és a nyelvekre korlátozva, így a fa hatékony segédeszköz lehet kéziratokban és egy adott könyv különböző kiadásaiban fellelhető változások bemutatásában, vagy éppen zenei stílusok és irányzatok összefüggéseinek érzékeltetésében is.

A fa jelentése tehát sokféleképpen módosult a tudományban, és némi meglepetéssel vehetjük észre, hogy a matematika kissé lemaradt a logika, a biológia és a nyelvészet mögött. Az angol Arthur Cayley 1857-ben pótolta ezt a „hiányosságot”: a fát gráfelméleti objektumként definiálta, amely szögpontok és az azokat összekötő élek halmazából áll, azzal a megkötéssel, hogy egy adott szög-

⁴ Erre a rajzra a legtöbb forrás *Haeckel's oak* néven hivatkozik.

⁵ Az ilyen jelentőségű ábrák később *orsó*-, *buborék*- vagy *Romer-diagram* néven terjedtek el, ez utóbbi az amerikai paleontológus, Alfred Sherwood Romer huszadik századi aktivitásának köszönhetően.



3. *ábra* • a: Az indo-európai nyelvek „családfája” Schleicher szerint. b: a szláv nyelvek fája Celakovsky rajzán; c: két matematikai fa Cayley cikkéből; d: Darwin rajza halak hipotetikus leszármazási viszonyairól; e: Cronquist zárvatermő osztályozásának részlete jól mutatja a különféle koncepciók keveredését; f: egy tipikus dendrogram, a hasonlósági szinteket kifejező megtört éllel; g: kladogramok leggyakoribb megjelenési formája (bár a dendrogramokéhoz hasonló megjelenés sem ritka!).

pontból bármely másikba csak egyféleképpen lehet az él mentén eljutni (3/c *ábra*) (Cayley, 1857). Így pontosította azt az alapvető „fasaját-ságot”, miszerint ami már egyszer elvált egymástól, az tovább ágazhat ugyan, de sohasem egyesülhet újra – ellentétben például a levelek

anasztomizáló erezetével.⁶ Más szóval, a fában nincsenek körök. Figyelemre méltó tény, hogy Darwin jegyzetkönyveiben is találunk

⁶ Szabályt „erősítő” kivételek persze vannak, hiszen ágak és törzsek összeolvadása is megfigyelhető a természetben (például a *Ficus*-nál).

olyan rajzokat, amelyek tökéletesen megfelelnek Cayley meghatározásának, azaz egy gráfelméleti fának. 1857-ből, vagy egy évvel későbből származik a halak leszármazását ilusztráló ábra, melyen a mellette található jegyzetek szerint a pontok evolúciósan „új formáknak” felelnek meg (3/d *ábra*). A koncentrikus körökkel pedig Darwin az eltelt időszakokat kívánta szemléltetni. Az időbeli egybeesés ellenére nagyon valószínű, hogy Darwin nem olvasta Cayley cikkét, holott ismerhette őt a Royal Societyből.⁷

Darwin és Haeckel nyomán a fahasonlat igen népszerűvé vált mind az állattanban (az angol William Abbott Herdman könyvében), mind a növénytanban (az amerikai Charles Edwin Bessey, és a német Hans Hallier munkáiban). A 20. század közepe táján elsősorban a botanikusok alkalmazták előszeretettel – nem változtatva azon a szokáson, hogy először készült el az osztályozás, amire utóbb próbálták az egyes csoportok – feltételezett – filogenetikai viszonyait fa formájában vetíteni. Az ilyen stratégiát követő, úgynevezett filogenetikai rendszerezők közé tartozik például az örmény Armen Tahtadzsján (Takhtadjan), az amerikai Arthur Cronquist (3/e *ábra*) és a magyar Soó Rezső is.

⁷ Tudjuk, persze, hogy Darwin meglehetősen visszavonultan dolgozott downe-i házában, s elég ritka vendég volt a tudományos konferenciákon s egyéb összejöveteleken. A Darwin Correspondence Project (URL:7) szerint sohasem váltottak levelet, legalábbis az archívumban nem szerepel erre utaló adat. Érdekes történeti tény, hogy ugyanabban a társasági elismerésben részesültek, hat év eltéréssel. Darwin egyébként fiatal korában meglehetősen idegenkedett a matematikától, de később már másképpen fogalmazott: „Every new discovery is mathematical in form, because there is no other guidance we can have.” (Minden új felfedezés matematikai alakot ölt, mert más iránymutatás nem áll rendelkezésünkre.)

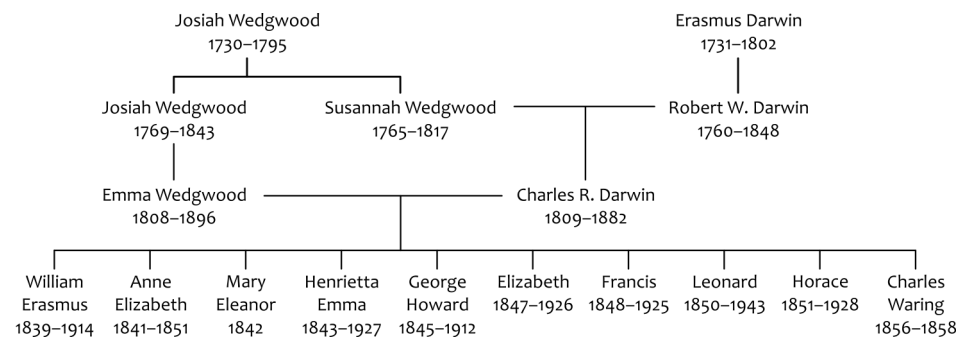
A sorrend megváltoztatása – vagyis készülőn először egy fa, majd utána próbáljunk meg annak alapján osztályozni – két, a matematikai módszereket és a számítógépet intenzíven alkalmazó rendszertani irányzatra, a numerikus taxonómira és a kladisztikára várt. Az amerikai rovarász, Robert Reuven Sokal és az angol mikrobiológus, Peter Henry Andrews Sneath által népszerűsített és matematikusok által továbbfejlesztett numerikus taxonómiai módszerek előnye a viszonylagos objektivitás volt. Elsősorban morfológiai adatok alapján számítógép állított elő egy fadiagramot (dendrogramot, 3/f *ábra*), ami a vizsgált szervezetek hasonlóságainak összegzője: minél hasonlóbb két szervezet vagy szervezetek két csoportja, annál előbb kapcsolódnak egymáshoz. Az ábrán C és D a leghasonlóbbak, majd az E következik. Az A és B valamivel kisebb hasonlóságot mutat fel, és egyértelműen külön csoportot alkot. A kutató a dendrogram alapján határozta el a taxonokat – ezt már kevésbé objektív módon. Publikált dendrogramok ezrei jelezték az irányzat népszerűségét, és a gráfelméletileg is tiszta jelentésű fafogalom meghonosodását a biológiában. A numerikus taxonómusok abban tévedtek, hogy az evolúció részleteiben sem rekonstruálható, s emiatt természetes osztályozást csak a szervezetek külső hasonlósága alapján tudtak elképzelni. A német Emil Hans Willi Hennig azonban őket pár évvel megelőzve már kidolgozta a kladisztika elméleti alapjait, s megmutatta, hogyan lehet a jelen ismeretében a múltat következtetni. Ezzel megvalósította Darwin javaslatát, miszerint a leginkább természetes klasszifikáció a leszármazáson alapszik – tehát ez utóbbit kell először megismernünk. A numerikus taxonómia valójában csak kikövezte az utat a számítógépre egyre inkább hagyatkozó kladisztika

számára, ami az 1980-as évektől fokozatosan átvette a vezető szerepet a szisztematikában, és a biológiai kutatások nélkülözhetetlen összetevőjévé vált. A kladisztika paradigmatiszta ábráján, a kladogramon (*3/g ábra*) nem a hasonlóság, hanem a filogenetikai rokonság fejeződik ki. Az ábrán az A és a C, valamint a C és a D egymás legközelebbi rokonai, míg az E az utóbbiak kissé távolabbi rokona. Morfológiai, de főként molekuláris alapon végzett elemzések sokasága kladogramok tízezreit eredményezte és szolgáltatja ma is, amivel egyre közelebb jutunk a nagy álmegvalósításához, az Élet „fájának” (pontosabban *kladogramjának*, vö. Podani, 2010) megszerkesztéséhez. A „fában gondolkodás” (*„tree-thinking”*), ahogy Robert O’Hara 1988-ban megfogalmazta, a biológiai érvelés és gondolkodás nélkülözhetetlen részévé vált, s nélküle nem képzelhető el az evolúciós folyamatok elemzése, bemutatása, magyarázata és megértése sem. Egy kérdés azonban továbbra is nyitott: mindenki ugyanabban a fában gondolkodik-e, s ha igen, vajon ugyanolyan módon? Minden rendben van-e a fában gondolkodással? Elősegítette-e a fa matematikai definíciója a fadiagramok egyértelmű rendszertani alkalmazását? A válasz sajnos nemleges, ami hamar kiderül azon huszonegy tudományos cikk és egy könyv elolvasásából, melyek már a címükben is feltűntetik a *tree-thinking* kifejezést. A problémák egy részére már céloztam (Podani, 2010) – de maradt bőven megbeszélni való.

Családfák – nem mindig család, és nem mindig fa

Az olvasónak feltűnhetett, hogy a *családfá* szó több helyen is idézőjelben szerepelt. Ezzel arra utaltam, hogy a fán szereplő személyek köre általában lényegesen túllépi a család megszokott kereteit, azaz a „vér szerinti ro-

konok közösségét, melynek tagjai együtt élnek” (URL8). Nyilván senki sem gondolja komolyan, hogy Jessze vagy éppen Konfuciusz összes leszármazottja egy családba tartozik – még a legtágabb értelemben sem. A „család” előtag tehát egy túlzó általánosításnak, félreértésnek köszönhetően tapadt szinte kitörölhetetlenül a „fá”-ra, nem csak a mi nyelvünkben. Családfáról még kevésbé beszélhetünk, amikor csak egy adott személy (általában egy férfi) leszármazottjai, vagyis gyermekei, unokái, dédunokái szerepelnek rajta – hiszen egy család nem család a házastársak nélkül. Gyakran így nevezik a „fordított fát” is, melynek levelei a legrégebbi ősök, s tőlük kiindulva a fa törzse felé haladva jutunk el az ükapákon, dédnagymamákon, majd a szülőkön keresztül a fa tövéig, egyetlen személyig, akinek tehát az összes felmenője – és nem utódja – adja a fa ágrendszerét és lombzatát. De erre az ábrázolásra legalább van egy másik, francia eredetű szavunk, a *pedigré* (*ped de grue* – daruláb). A helyzet bonyolultságát jelzi, hogy amikor a feltüntetendő személyek tényleges családot, de legalábbis egy kellően szűk rokonsági kört képeznek, akkor a fahasonlat válhat helytelenné. A legjobb példa Darwin „családfája” (*4. ábra*), amelyen a házastársak is szerepelnek, viszont Darwin felesége, Emma, az unokatestvére volt – a gráfban tehát bezárul egy kör, s fáról definíciószerűen nem beszélhetünk. Itt tehát már nem – az általam igen amatőr módon művelt – nyelvészkedésről van szó csupán, hanem a matematikai faszajtság megsértéséről. S miután Konfuciusz milliónyi utódja között is biztos voltak igen közeli rokonságban állók, mondjuk házastársaként, se a „család” se a „fa” nem tükrözi megfelelően a tartalmat – s valójában emberek leszármazási hálózatáról (*genealogical network*) kellene beszélnünk.



4. ábra • Darwin „családfájának” részlete

Tudjuk persze, hogy a család szó több jelentéssel bír. A biológiában, például a Linné-féle hierarchiában az egyik rangnak felel meg, a legfontosabbnak a génusz és a rend között. Az igazsághoz tartozik ugyanakkor, hogy maga Linné nem használta a család (*familia*) kategóriáját, noha azt a francia Pierre Magnol (1689) már jóval a nagy svéd természettudós megszületése előtt alkalmazta – amikor viszont a rangok hierarchiája volt kidolgozatlan. *Philosophia botanica* című, alapvető fontosságú művében Linné a *familia* szót a növények birodalmának (*Vegetabilia*) egy nem rendszertani célú csoportosításában használta csupán.⁸ Csak a 19. században rögzült a család rangja a rendszertanban.⁹ Rendszertani nézőpontból a *családfá* elnevezés tehát legfeljebb akkor lenne elfogadható, ha ténylegesen egy család, mondjuk az *Asteraceae* (fészkesek) vagy a *Felidae* (macskafélék) fajainak leszármazási mintázatát ábrázolnánk a fadiagrammal.

⁸ Hét családot sorolt fel: gombák, algák, mohák, páfrányok, pászitfűvek, pálmák és növények (*plantas!*) – ami mai szemmel egyáltalán nem tűnik logikus felosztásnak.

⁹ Bár nem egyöntetű formában, mert a növények családjainak esetében (kivételeket megengedve) a *-ceae*, míg az állatoknál az *-idae* végződést írták elő a nevezéktani szabályzat kidolgozói.

A Haeckel által bevezetett törzsfaj fogalom is hasonló problémákkal terhelt. Miféle törzsnek milyen fájáról is beszélünk? – kérdezhetjük. A törzs (*Stamm*) szó egyik jelentése valóban lefed egy közös eredetű csoportot (mint például bennszülött törzsek vagy baktérium-törzs) de emellett rendszertani kategória is, hasonlóan a családhoz. Talán már eleve a német *stammen* szóra kellett volna gondolni, melynek jelentése többek között származni, eredni, tehát leszármazási fának fordítani Hackel *Stammbaum*-ját. A latinizált változat, vagyis a *phylum* sem javít sokat a helyzeten, lévén az is rendszertani kategória egyben – de idegen szóként talán jobban befogadható, s filogenezis, illetve filogenetika alakjában jobban beilleszkedhet a nyelvünkbe.

A következő felsorolás megmutatja, hogy egyes élőlénycsoportok leszármazását bemutató fadiagramokra hányféleképpen és mekkora redundanciával vagy pontatlansággal hivatkoznak manapság mind a magyar, mind az angol nyelvterületen: evolúciós családfa, filogenetikai törzsfaj, filogenetikus családfa (rokonsági fa), törzsfaj (dendrogram), illetve *phylogenetic family tree*, *evolutionary family tree*, *evolutionary phylogenetic tree*, *phylogeny* (*cladogram*) és *phylogenetic evolutionary tree* – azaz számos kombinációban. Forrást nem

jelöltem meg egyik esetben sem, mert igazságtalan volna bármelyik szerzőt vagy fordítót kiemelni az inkriminált cikkek és könyvek sokaságából. Az olvasó persze a fenti érvrendszert nyelvi okoskodásnak, sőt akadémikusokdásnak vélheti, mondván: mindezzel legfeljebb a dolgok felszínét érintettük. Valóban, vannak itt lényegesebb problémák is. A megnevezések és a fák megjelenítésének és értelmezésének módozatai azonban *nem fednek át egymással* – ugyanazon jelentésű fára többféle néven is hivatkoznak, illetve egy konkrét fogalmat eltérően értelmezendő fákra is alkalmaznak. Többről van tehát szó, mint redundanciáról vagy szinonima-túltengésről – hiszen valóságos terminológiai káosszal állunk szemben. A szakzsargon pontosítására a következő részben tesztek majd javaslatokat. Egy fogalmat azonban már előre kizárhatunk a szóba jövő lehetőségek köréből. A *dendrogram* egyértelműen NEM evolúciós jelentésű fadiagram, hanem általában a (hierarchikus) *cluster analysis* eredményeinek ábrázolási formája. E módszerek csak egyik, bár tudománytörténeti szempontból fontos alkalmazási területe a numerikus taxonómia. A dendrogram filogenetikai interpretációja viszont nehézségekbe ütközik, még akkor is, ha molekuláris adatokból állítjuk elő – s ma már nem is alkalmazzák filogenetikai kutatásokban.

Az idő és a szervezetek közötti relációk kérdése

A fadiagramok nem csak ránézésre, grafikus megjelenésükben különböznek egymástól. Még nagyobbak az elvi eltérések, azaz miképpen viszonyulnak az idődimenzióhoz, és milyen formában fejezik ki az evolúciós rokonságot. Természetesen számunkra ezek a legfontosabb, és tovább részletezendő szempontok. Az első filogenetikai fa, Lamarcké

(*1/g ábra*), egymagában példáz két lehetőséget is. A hüllők (*Reptiles*) és a madarak (*Oiseaux*) között közvetlen az összeköttetés csakúgy, mint a puhatestűek (*Mollusques*) és a halak (*Poissons*) között. A patás emlősök (*M. ongulés*) és a karmosak (*M. onguiculés*) viszont már másféleképpen, egy belső szögpontra keresztül kapcsolódnak csak egymáshoz. Ugyanez a viszony áll fenn a férgek (*Vers.*) utáni két hármas csoport között is. Vizsgáljuk most meg alaposan ezt az ábrázolásbeli kettősséget friss szemmel, több mint kétszáz évvel az eredeti publikáció után!

A ma is élő fajokat magába foglaló rendszertani kategóriák összekötésével a francia természettudós nem csak azt fejezte ki, hogy a madarak a hüllőktől származnak (értsd: az első madárnak tekinthető élőlény egy, még hüllőnek tekinthető állat leszármazottja volt). Munkásságának ismeretében elmondhatjuk, inkább azt akarta jelezni, hogy a hüllő állathoz képest a madarak egyfajta progressziót (azaz „fejlettebb szintet”) képviselnek. Lamarck ugyanis a több ezer éves rendező elv, a *scala naturae* hatásától még nem tudott megszabadulni (éppen elég nagy fegyvertény volt részéről a változatlan hittevének cáfolata). Ebben a természeti objektumok fokozatokat, a legalacsonyabb rendűnek tekintett víztől, tüztől, kőzetektől a növényeken, majd az állatokon át az emberig, sőt egyes ábrázolásokon még tovább, a természetfelettiig vezető sorozatot alkottak. Mint már említettük, Haeckel ábráinak döntő többsége is a *scala naturae* hatása alatt készült. Haeckel tehát nem a darwini, hanem a Lamarcké, sőt az arisztotelészi örökséget tartotta életben, s ültette át evolúciós kontextusba. Az egymásutániság dogmájának hatása érvényesült az amerikai Bessey növényosztályozásában, és a 20. század első kétharmadának

filogenetikai rendszereiben is. A kiindulópont mindig valamilyen fajfeletti osztályozás volt, majd csak ezután következett az evolúciós interpretáció a taxonok fába illesztésével. Ezen a fák legalul, középen és legfelül is olyan csoportok vannak, amelyek ma is élő fajokat foglalnak magukba, tehát a fa nincs az idődimenzióba beágyazva. Más szóval, *akrón* (gör. idő nélküli) *fokozati fákról* beszélhetünk (*achronous* vagy *grade trees*, Podani 2013).

A patás és karmos emlősök Lamarck feltevézése szerint nem egymásból alakultak ki, hanem két egyenrangú fokozatot képviselnek, és valamely régen kihalt, ma már nem létező ujj-szerkezetű emlőstípus kései utódai. Közös eredetük a fán úgy mutatkozik meg, hogy egy belső szögpontra vagy akár „hipotetikus közös őson” keresztül kapcsolódnak egymáshoz. Ezzel Lamarck – feltehetően nem teljesen szándékosan – a patások és karmosok testvércsoportú¹⁰ viszonyát mutatta be, a kladogramok egyfajta előképeként. Haeckel néhány fája is így értelmezhető, különösképpen a legelső *Stammbaum* (*2/a ábra*). Minden megnevezett csoport recens és a legvégső gallyakon helyezkedik el – ősök és kihaltak nem szerepelnek a rajzon.¹¹ A név nélküli belső szögpontok később is felbukkannak például Herdman és Hallier fáin, valamint – akrón részekkel kombinálva – a növények filogenetikai rendszereiben, mint például Tahtadzsjannál és Cronquistnál (*3/e ábra*). Ez a koncepció a Darwin-féle javaslatokat (vö. Podani, 2010) leginkább komolyan vevő Hennignél, a kladisztika megalapítójánál kristályosodik ki teljesen. Hennig fája, a kladogram, a testvércsoportok teljes rendszere, azaz lehe-

tőség szerint minden belső szögpontra villás (dichotomikus) elágazású. Az elemzésbe bevont szervezetek mindegyike egy időben, vagyis ma él, és a fán végső helyzetben van. A *szinkrón* (gör. egyidejű) *kladogram* elnevezés különbözteti meg a többi evolúciós interpretációjú fadiagramtól („*synchronous trees*”, Podani 2013). Ha meggondoljuk, az alapötlet zseniálisan egyszerű: a leszármazási mintázatot a ma élők testvércsoporti relációival, és nem az ős–leszármazott kapcsolatok bemutatásával is érzékeltetni tudjuk. Ráadásul a kladogram váza mindhárom fajkeletkezési modell (hasadás, lefűződés és anagenezis¹²) esetében is tükrözi a folyamat lényegét.

Az ideális persze az lenne, ha az ős–leszármazott viszonyokat az eltelt idő függvényében is be tudnánk mutatni. A leszármazás pontosan csak a fajok vagy populációk szintjére ereszkedve érzékeltethető, a „hüllőből lett a madár” és hasonló állítások erre alkalmatlanok – vagyis meg kellene szabadulnunk a fokozati fákban alkalmazott magasabb rangoktól. Az ősöket azonban nem ismerjük, és ha egy csoportban viszonylag sok is a fosszilis lelet, akkor se tudunk megbizonyosodni arról, hogy azok ténylegesen a maiak ősei vagy oldalági rokonai voltak. Számos nagy csoportnál pedig a paleontológiai adatok hiánya vagy esetlegessége miatt ez a kérdés eleve fel sem merül. Az *Origin of Species* ábrája és Darwin sok más rajza tehát egy elméleti modell, a valós leszármazási viszonyok csak legfeljebb rövid időtávlatban, például vírusoknál vagy laboratóriumban lejátszott evolúciós kísérleteknél ismertek. Az idődimenzióba ágyazott,

¹⁰ Más kérdés, hogy ma már egészen eltérő elképzeléseink vannak az emlősök evolúciójáról.

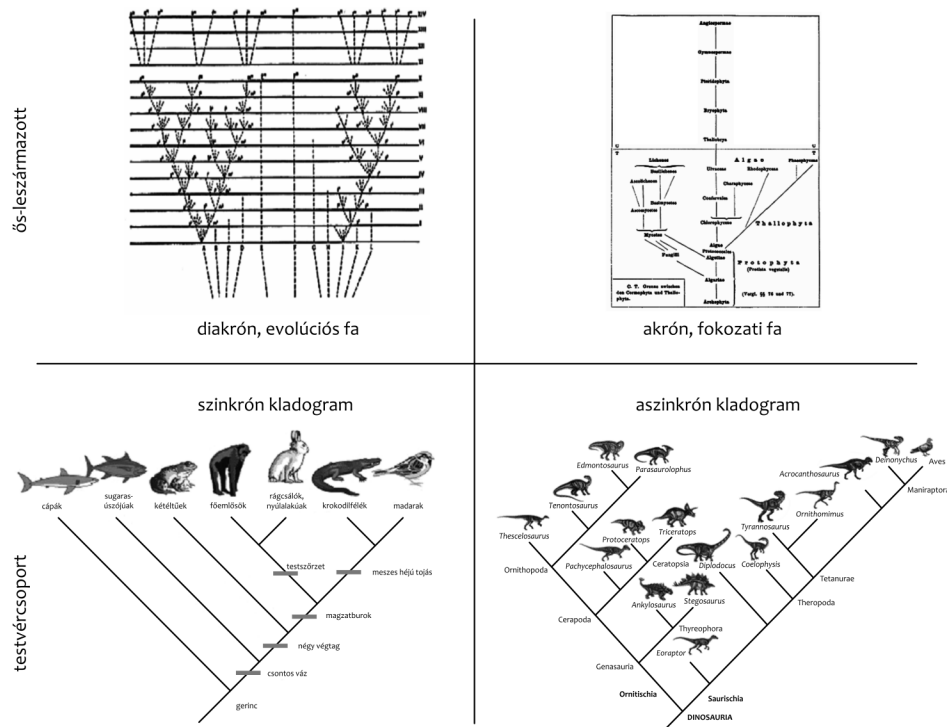
¹¹ Egyeden kivétel a Moneres, amely a gyökeret (tehát a közös őst) és az egyik ágat is alkotja.

¹² Hasadás során a kiinduló populáció két új fajra elromlik, a lefűződésnél az anyapopuláció megmarad, és a levált csoport alakul új fajjává, míg az anagenezis esetében az anyapopuláció lassú változások sorozatával, kihalás nélkül megy át egy másikba.

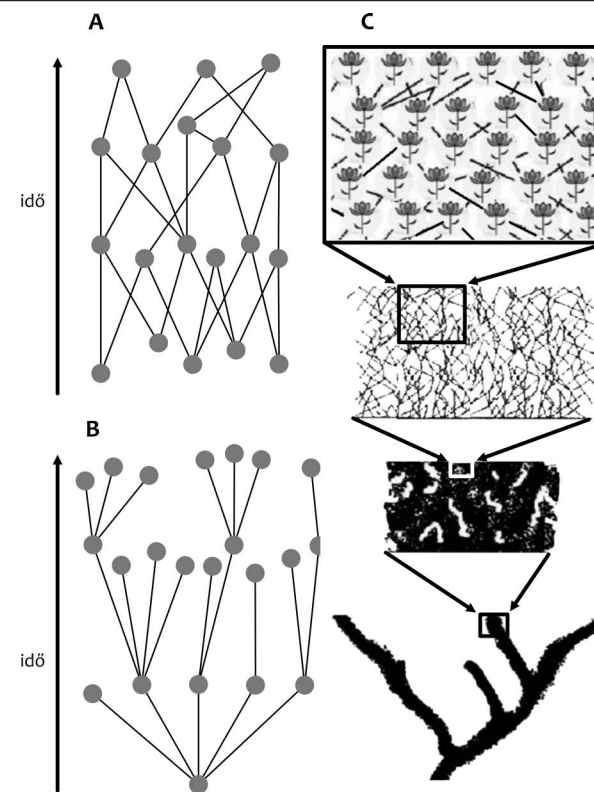
ős-leszármazott viszonyokat bemutató ábrákat a *diakrón* (gör. időbeli) vagy *evolúciós fa* elnevezéssel különíthetjük el a többiekől.

Az időbeliség figyelembe vétele vagy mellőzése, illetve az ős-leszármazott vagy testvér-csoporti relációk bemutatása két egymástól független alternatíva. Három kombinációt már láttunk, lennie kell tehát egy negyedik lehetőségnek is, amelyben testvércsoporti relációk mutatkoznak oly módon, hogy nem vagyunk tekintettel arra, mikor is éltek a vizsgált szervezetek. Ennek megfelelő fadiagram adódik, ha ma élő szervezeteket és kihalt rokonaikat egyszerre vetjük kladsztikai elemzés alá (értelmszerűen: legfeljebb morfoló-

giai alapon, 5. ábrn). Vigyázat, e fák értelmezésével óvatosságnak kell lennünk, hiszen egy kihalt és egy ma élő faj testvércsoporti kapcsolata hamis lehet, ha az előző tényleges öse volt az utóbbinak. Mint fentebb már céloztunk rá, sohasem fogjuk megismerni, mi volt az igazság. Mintázati kladsztikának (*pattern cladistics*) nevezik azt az irányzatot, amelyet ez egyáltalán nem zavar, mert nem az elágazások rendszerét, az evolúciós utakat akarja feltárni, csak a kládok tartalmára kíván következtetni. Megelégszik azzal, ha a rokonság bármely formáját (akár testvér, akár ős) ki tudja mutatni. Mivel a végágakon sérül az egyidejűség feltétele, az ilyen fákat *aszinkrón*



5. ábra • Evolúciós/filogenetikai értelmezésű fák alaptípusai. A bal felső sarokból az óramutató járásának megfelelően: Darwin rajza az *Origin*-ből; Haeckel elképzelése a növényi evolúcióról, fő tengelyében a természet lépcsőjével; a madarak és dinoszauruszok kladoگرامja; a gerincesek egyes csoportjainak kladoگرامja.



6. ábra • Tokogenetikus hálózat ivaros szaporodású szervezetekre (A) és tokogenetikus fa egy ivartalanul szaporodó populációra (B). A szögpontok egyedeket, az élek szülő–gyermek relációkat jelentenek. A hálózat egésze nagy időtávlatból nézve „fa”-jellegűvé válik az egymás utáni generációk szétartó evolúciójának köszönhetően (C, vö. Podani 2016) amit, Darwin ötlete alapján, a találó *korall* elnevezéssel illethetünk.

(nem egyidejű) *kladoگرامoknak* („*asynchronous trees*”) (Podani 2013) nevezhetjük. A múlt és a jelen szervezeteinek együttes, a leszármazásra épülő osztályozására csak ilyen kladoگرامok alkalmasak – tehát a rendszertan nélkülözhetetlen eszközei.

Fák vagy korallok?

Tankönyvekben és szakcikkekben az evolúciós folyamatok ismertetése általában a populációk szintjén történik, az egyedek közötti szülő–utód kapcsolatokat bemutatásával. Egy

ivaros szaporodású populációra a megfelelő illusztráció egy hálózat, míg ivartalan szaporodás esetében fa (6/a–b ábra), amelyeket Hennig nyomán tokogenetikus gráfnak nevezünk (gör. *tókosz* – kb. szülés, születés). A speciációt, vagyis a populációk szétválásának modelljét nagy időtávlatba helyezve azonban ez a megoldás nem működik. A lépték fokozatos növelésével a grafikus részletek ugyanis „összefolynak”, és a diagram egyre inkább emlékeztet tényleges biológiai fákra, helyesebben azok árnyképeire (6/c ábra). Az ilyen

ábrák alírásában jó esetben csak a filogenezis (phylogeny) szó szerepel, de gyakori a „filogenetikai fa” megjelölés is. Matematikai szemzőből persze ezek egyáltalán nem fák, hiszen nincsenek bennük élék és szögpontok. Kladogramnak tűnő vonalrajzos diagramok pedig még inkább becsaphatnak bennünket, ha a szerző a fa éleit tekinti fajoknak, és a szögpontokhoz fajképződési eseményeket rendel (ún. *stem trees*) – ami nem mindig nyilvánvaló a kísértő szövegből sem. Ez azért is problematikus, mert a terminális élék ekkor a „semmibe” mutatnak: a végső szögpontok nem azonosíthatók fajkeletkezési eseményként – vagyis a diagram jóindulattal sem tekinthető fagrafnak. A sziluettek és azok legkarcsúbb változatai egy egészen más jellegű ábrázolási módot képviselnek. Értelmezésükben ismét az evolúciós elmélet egyik atyjáig kell visszamenni a biológia történetében.

Darwin egyes rajzai, mivel nem adta meg szabatosan (ahogy ma elváránk) az élék és a szögpontok jelentését, nem teljesen egyértelműek. A közismert *I think* feliratot viselő fa (*t/i* ábra) például – mai szemmel nézve – nemcsak gráfelméleti fának, hanem stem tree-nek is felfogható. A jegyzetfüzet elolvasásából kiderül, hogy inkább az utóbbi a helyes interpretáció. Viszont, korai gondolatait papírra vetve Darwin nem is fában, hanem *korallokban* gondolkodott. 1837-ben vagy ’38-ban írhatta (Darwin, 1837–1838) a következő, ma már egyre gyakrabban idézett mondatát: „*The tree of life should perhaps be called the coral of life, base of branches dead; so that passages cannot be seen.*”¹³

Darwin sokat foglalkozott korallokkal, és jól tudta, hogy számos fajuk gazdagon elága-

¹³ „Az élet fáját talán az élet koralljának kellene nevezni, melynek alsó ágai már nem élnek, így nincsenek közöttük átkötések.”

zik, és az ágak legfeljebb alul olvadnak össze.¹² A korall hasonlat ráadásul még jobb is a fánál, hiszen a korallok alsó, idősebb részei fokozatosan elhalnak, akár az elmúlt korok élőlényei. A fa viszont, ha vannak is benne üres sejtek, a legvékonyabb gyökerektől a levelekig teljes egészében élő – tehát csak elágazó szerkezetében utalhat a filogenezisre! Továbbá, a fa törzse jóval vastagabb az ágaknál és gallyaknál, azt sugallva, hogy a múltban több egyed élt, vagy nagyobb volt a biodiverzitás, mint a jelenben. A végig nagyjából egyenletesen vastag, itt-ott kidudorodó korall tehát jobban jelképezheti az egyszámú és a biodiverzitás arányait, mint a felfelé vékonyodó faágak. Később azonban, talán a szüntelenül fákot emlegető kortársak hatására Darwin elállt ettől az ötlettől, s maga is következetesen a fa metaforáját alkalmazta. A *phylogeny* és *stem tree* jellegű ábrázolások viszont inkább éppen a korallnak felelnek meg: minden egyes pontjuk felfogható egy valaha élt, vagy éppen most is élő szervezetnek, akár a korallokat alkotó kis polipok. Célszerű lenne tehát „feléleszteni” Darwin fiatalkori ötletét, és a nem gráf jellegű elágazó sziluettekre inkább a *korall* elnevezést alkalmazni. Ha a fa fogalma precíz meghatározást nyerhetett a matematikában, akkor a korall módosult jelentése is rögzülhet előbb-utóbb a tudományos nyelvzetben. Ez fontos lépés lenne ahhoz, hogy a „*fában gondolkodás*” ne csak egy szlogen maradjon, hanem a tartalmában is egyértelműen elkülönüljön a „*korallban gondolkodástól*”.

¹⁴ Első komoly, pár évvel a fentiek után megjelent monográfiájának éppen ez volt a témája: *The Structure and Distribution of Coral Reefs...* (Darwin, 1842). Az általa név szerint említett korallok jelentős része (például *Porites* és *Seriatopora*) egyébként anasztomizálhat is!

Záró megjegyzések

Az evolúció ábrázolásában képileg és tartalmilag is komoly a zűrzavar, melynek történeti háttere a fa fogalmának sokfélesége, a mitológia szimbolizmusától a szabatos gráfelméleti meghatározásig. Biológiai értelemben döntő, hogy egy fajjellegű ábrázolás figyelembe veszi-e vagy mellőzi az időbeliséget, illetve az evolúció folyamatát közvetlen ős–leszármaztatott vagy a testvércsoporti relációk bemutatásával próbálja-e kifejezni. Ezek a szempontok a filogenetikai értelmezésű fagrafok négyes csoportosítását eredményezik. Az irodalomban és a köznapi nyelvben alkalmazott szakzsargon meglehetősen zavaros, és félreértésekre vezethet, ami az általam javasolt terminológia révén kiküszöbölhető. A klasszikus, természet lépcsőjéhez kötődő gondolkodás maradványai, a fokozati fák a nagyléptékű változások

IRODALOM

- Augier, Augustin (1801): *Essai d'une nouvelle classification des végétaux*. Lyon: Bruyset Ainé et Comp. • <http://www.biodiversitylibrary.org/item/165132#page/71/mode/1up>
- Archibald, J. David (2014): *Aristotle's Ladder, Darwin's Tree*. New York: Columbia University Press
- Baum, David A. – Smith, Stacey D. (2013): *Tree Thinking*. Greenwood, CO: Roberts and Co.
- Breidbach, Olaf (2006): *Visions of Nature: The Art and Science of Ernst Haeckel*. München: Prestel Verlag
- Cayley, Arthur (1857): On the theory of the analytical forms called trees. *Philosophical Magazine* 4th Series 13, 85, 172–176.
- Chambers, Robert (1844): *Vestiges of the Natural History of Creation*, London: John Churchill • <http://tinyurl.com/jfw5mjn>
- Darwin, Charles (1837–1838) Notebook B. • <http://tinyurl.com/hq8v8mn>
- Darwin, Charles (1842): *The Structure and Distribution of Coral Reefs. Being the First Part of the Geology of the Voyage of the Beagle, under the Command of Capt. Fitzroy, R. N. during the Years 1832 to 1836*. London: Smith Elder and Co. • <http://tinyurl.com/jcef5fn>

összesítői. A legfinomabb léptékben az evolúciós fák működnek, de elsősorban csak modellekben, például oktatási céllal. A múlt „rekonstrukciójára” csak kladogramok alkalmasak: ha csak a jelen élővilágára összpontosítunk, akkor az evolúciós folyamatok és azok eredménye is megjeleníthető, a múlt szerkezeteinek bevonásával már csak egy általános rokonsági reláció elemezhető – amely azonban nélkülözhetetlen a mindenkori élet osztályozásában, a történetiség értelmezésében.

A kéziratához fűzött hasznos megjegyzéseirt köszönetemet fejezem ki Kontra Klárának, Rózsa Lajosnak, Simoncsics Péternek és Szilágyi Andrásnak.

Kulcsszavak: *törzsfá, dendrogram, hierarchia, korall, leszármazás, dichotómia, testvércsoport, aszinkron*

- Darwin, Charles (1859): *On the Origin of Species*. London: Murray • <http://tinyurl.com/zwxug6y>
- Dayrat, Benoît (2003): The Roots of Phylogeny: How Did Haeckel Build His Trees? *Systematic Biology* 52, 515–527. doi:10.1080/1063515039021827 • <http://sysbio.oxfordjournals.org/content/52/4/515.long>
- Hull, David L. (1985): Darwinism as a Historical Entity: A Historiographic Proposal. In: Kohn, David (ed.) *The Darwinian Heritage*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 773–812.
- Kutschera, Ulrich (2011): From the Scala Naturae to the Symbiogenetic and Dynamic Tree of Life. *Biology Direct* 6, 33. DOI: 10.1186/1745-6150-6-33 • <http://tinyurl.com/z7hpl4b>
- Lamarck, Jean-Baptiste (1809): *Philosophie zoologique*. Paris: Dentu • <http://tinyurl.com/hfq7jns>
- Magnol, Pierre (1689): *Prodromus historiae generalis plantarum, in quo familiae plantarum per tabulas disponuntur*. Montpellier • <http://tinyurl.com/j35hh37>
- Penny, David – Watson, Elizabeth E. – Steel, Michael A. (1993): Trees from Languages and Genes Are Very Similar. *Systematic Biology* 42, 3, 382–384. DOI: 10.1093/sysbio/42.3.382

- Pietsch, Theodore W. (2012): *Trees of Life. A Visual History of Evolution*. Baltimore, MD: John Hopkins University Press
- Podani János (2010): Evolúció, törzsfá, osztályozás. *Magyar Tudomány*. 171, 10, 1179–1192. • <http://www.matud.iif.hu/2010/10/03.htm>
- Podani János (2013): Tree Thinking, Time and Topology: Comments on the Interpretation of Tree Diagrams in Evolutionary/Phylogenetic Systematics. *Cladistics*. 29, 315–327. DOI: 10.1111/j.1096-0031.2012.00423.x • <http://tinyurl.com/hvxx6vz>
- Podani János (2016): *A növények evolúciója és osztályozása. Rendhagyó rendszertan*. Budapest: Eötvös Kiadó
- Priestly, Tom M. S. (1975): Schleicher, Celakovsky, and the Family-Tree Diagram. *Historiographia Linguistica*. 2, 299–333. DOI: 10.1075/hl.2.3.03pri
- Rosenstein, Neil (2004): *The Lurie Legacy. The House of Davidic Royal Descent*. Bergenfield, NJ: Avotaynu Tartalomjegyzék • <http://tinyurl.com/q956bzj>
- Tassy, Pascal (2011): Trees before and after Darwin. *J. Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 49, 89–101. DOI: 10.1111/j.1439-0469.2010.00585.x
- Wiley, Edward O. – Lieberman, Bruce S. (2011): *Phylogenetics. Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. Hoboken, NJ: Wiley and Blackwell DOI: 10.1002/9781118017883.ch8
- URL1: https://en.wikipedia.org/wiki/Family_tree_of_Confucius_in_the_main_line_of_descent
- URL2: https://en.wikipedia.org/wiki/List_of_family_trees
- URL3: <http://majt.elte.hu/Tanszekek/Majt/Magyar%20JogtorteNET/magyarazatok/listvan.htm>
- URL4: <http://olvasmanyaid.blogspot.hu/p/ii-rakoczi-ferenc-szarmazasa-es.html>
- URL5: <https://www.pinterest.com/brodyl/awesome-tattoos/>
- URL6: <http://www.amazon.com/Darwin-Think-Tree-T-Shirt-Spreadshirt/dp/Book786SYC>
- URL7: Darwin Correspondence Project <https://www.darwinproject.ac.uk>
- URL8: http://wikiszotar.hu/wiki/magyar_ertelmezo_szotar/Család



EVOLÚCIÓ HIERARCHIKUS SZINTEKEN: POPULÁCIÓK, FAJOK, KÖZÖSSÉGEK

Varga Zoltán

professor emeritus, a biológiai tudomány doktora,
Debreceni Egyetem Természettudományi Kar Evolúciós Állattani Tanszék
varga.zoltan@science.unideb.hu

Összefoglalás

A bioszféra hierarchikus szerveződésű rendszerek rendszere. A szerveződési szintek beágyazott hierarchiájából következik a biológiai sokféleség, és létrejöttének, az evolúciónak és az evolúciós mechanizmusoknak a többszintűsége. Központi jelentőségű a szelekció többszintűsége, illetve az, hogy van-e szelekció a fajok szintjén. Lehetőségét a koevolúciós kapcsolatok vizsgálata erősíti meg. A molekuláris genetikai módszerek alkalmazása a fajok keletkezésének és elterjedéstörténetének vizsgálati lehetőségeit nyitotta meg (filogeográfia). Gazdasági és természetvédelmi szempontból jelentős modellfajok és fajcsoportok többszintű vizsgálatával feltárhatókká váltak a földrajzi izolációs fajképződés gócterületei, felfedve a fajgazdagság földrajzi mintázatainak lehetséges okait is. Kitént, hogy a negyedidőszak ciklikus (glaciális-interglaciális) klímaváltozásai során a növényzeti övezetek átrendeződése, felbomlása és újjászerveződése zajlott. Ezekben a folyamatokban a klímaváltozások fajonként „egyediek” és nehezen prediktálhatók. Feltáráshoz populációgenetikai, filogenetikai és paleoökológiai módszerek kombinációja szükséges. Többszintű módszertani megközelítéssel azonban a jelenlegi és a

lehetséges jövőbeni klímaváltozásokra adott faji és ökoszisztéma-szintű válaszok is jó eséllyel prognosztizálhatók.

Hierarchikus színteztettség és a nagy átmenetek

Az élő rendszerek komplexitásának alapvető jellege a *sokszíntűség*: a bioszféra hierarchikus szerveződésű *rendszerek rendszere*. Mivel ez a hierarchia *beágyazott*, vagyis ami adott szinten *rendszer*, az egyúttal *elem* egy magasabb szintű rendszernek, ezért a biológiai sokféleség is egymásba épülő szinteken valósul meg. Ezt nevezhetjük akár úgy is: *a sokféleség sokfélesége*. Az egyes rendszerek elemei funkciójukat tekintve kétféleképpen lehetnek: *replikátorok* – mint valamilyen módon önreprodukciónak képes, információhordozó és -továbbító egységek, illetve *interaktorok*, amelyek az adott rendszerek környezetükkel való kapcsolatát, anyagforgalmát és energiaáramlását valósítják meg.¹

Az előbbiekből adódóan *a diverzitás is alapvetően kétféle: genealogikus*, mint a származási kapcsolataikat tekintve (filogenetikailag) sokféle *replikátorok* (genetikai változatok, fajok, monofiletikus egységek), mint informá-

¹ A replikátor-interaktor fogalomrendszeréről részletesebben: *Interactors versus Vehicles* (Hull, 2001).