Przegląd Antropologiczny • tom 59, s. 19–29, Poznań 1996

Koncepcje gatunku: Przegląd i ocena stosowalności do badań materiałów kopalnych

Katarzyna A. Kaszycka

Abstract

SPECIES CONCEPTS: REVIEW AND EVALUATION IN THE CONTEXT OF THEIR APPLICABILITY TO FOSSILS. In this paper, three major species concepts were reviewed and critically evaluated: the biological, the evolutionary and the phylogenetic species concepts. Both: ontological issues (what species are), and epistomological issues (how to recognize species) were discussed.

Katarzyna A. Kaszycka, 1996; *Anthropological Review*, vol. 59, Poznań 1996, pp. 19–29, ISBN 83-86969-05-9, ISSN 0033-2003

„To właściwości samej przyrody, a nie moje własne wątpliwości, ani też zbiorowa niemożność biologów spowodowały, że przez lata nie udało się uzgodnić źródeł naszych trudności w rozstrzygnięciu czym właściwie są gatunki"
ELDREDGE [1993]

Wstęp

Morze atramentu wypisano przez lata dyskutując problem koncepcji gatunku, do dzisiaj nie osiągając powszechnej zgody co do tego czym on właściwie jest: czy realną jednostką występującą w przyrodzie, czy może umownym tworem służącym wyłącznie wygodzie opisu rzeczywistości, jak np. utrzymywał Darwin w dziele *„O powstawaniu gatunków"* w 1859 roku.

W literaturze taksonomicznej spotykać można wiele różnych koncepcji gatunku: typologiczną (esencjalistyczną) wyznawaną przez Linneusza; nominalistyczną Ockhama [MAYR 1982]; biologiczną [DOBZHANSKY 1937, 1950; MAYR 1942, 1963, 1969]; ewolucyjną [SIMPSON 1951, 1961; WILEY 1978, 1981]; fenetyczną [SOKAL & CROVELLO 1970, SNEATH & SOKAL 1973]; ekologiczną [VAN VALEN 1976]; „rozpoznawania partnerów" [PATERSON 1982, 1985]; filogenetyczną [CRACRAFT 1983]; spójności [TEMPLETON 1989], by wymienić tylko ważniejsze. Istotną publikacją we współczesnej debacie nad koncepcjami gatunku jest książka *Species, Species Concepts, and Primate Evolution* [1993] wydana pod redakcją Kimbela i Martina jako materiały z sympozjum zjazdu Amerykańskiego Towarzystwa Antropologicznego, który odbył się w 1991 r. w Milwaukee, USA.

Nie ma raczej wątpliwości, że gatunek

Instytut Antropologii UAM
Fredry 10, 61–701 POZNAŃ

jest podstawową jednostką klasyfikacji organizmów. W przeszłości, przez długi czas panował pogląd o niezmienności gatunku (gatunek statyczny). Po okresie Reformacji, problem koncepcji gatunku stał się przedmiotem szerokiej dyskusji w Europie, ponieważ wiązał się ściśle z kwestią stworzenia świata. Chrześcijański światopogląd wymagał zaakceptowania dogmatu stworzenia, a tym samym wiary, że również gatunki zostały stworzone. Tę wczesną, typologiczną koncepcję gatunku wyznawał (i rozbudował) Linneusz w XVIII wieku; gatunki były w niej stałymi i niezmiennymi jednostkami, ostro odseparowanymi od siebie i zdefiniowanymi w terminach morfologicznych podobieństw i różnic. Były odzwierciedleniem „idealnego" typu, a obserwowana zmienność między osobnikami wynikała z odstępstw od ideału, z ich niedoskonałości.

Zwolennicy innej wczesnej koncepcji gatunku, nominaliści, pozostając w opozycji do zwolenników koncepcji typologicznej (esencjalistów) uważali gatunki za abstrakcyjne twory ludzkiego umysłu, sztuczne (nierealne) jednostki stworzone wyłącznie dla wygody opisu zbiorów realnie istniejących osobników.

Poglądy twórcy teorii ewolucji – Darwina na gatunek różnią się wyraźnie w okresie przed i po jego podróży na Wyspy Galapagos. W latach trzydziestych XIX wieku jego koncepcja gatunku była zbliżona do dzisiejszej biologicznej, podkreślającej znaczenie izolacji rozrodczej jako mechanizmu zapewniającego gatunkom trwałość i wyodrębnialność. Jednakże w 1859 r., w dziele *O powstawaniu gatunków* Darwin pisze: „Termin gatunek uważam za nazwę dowolnie, dla dogodności tylko, nadawaną grupie osobników ściśle do siebie podobnych; pojęcie to nie różni się istotnie od pojęcia odmiana, którym określa się formy mniej odrębne i bardziej ulegające wahaniom" [DARWIN 1859]. Jak jednak zwraca uwagę MAYR [1982], Darwin chciał wykazać stopniowość ewolucji i powstawania gatunków, tak więc odrzucenie przez niego odrębności i realności gatunku (którą głosili kreacjoniści), było dla niego wygodną strategią.

Wraz z ugruntowaniem się teorii ewolucji i wizji gatunku powstającego w procesie specjacji oraz ulegającego zmianom, koncepcja typologiczna została zastąpiona (przez Dobzhansky'ego i Mayra w latach czterdziestych i pięćdziesiątych XX wieku) koncepcją biologiczną (gatunek dynamiczny).

Przed podjęciem dyskusji współczesnych koncepcji gatunku i ich stosowalności do badań materiałów kopalnych, należy jednak dokonać ważnego rozróżnienia – pomiędzy gatunkiem jako taksonem i gatunkiem jako kategorią. Kategoria gatunek określa pozycję w hierarchii systemu klasyfikacyjnego, dotyczy klasy dowolnych obiektów, jest uniwersalna. Z drugiej zaś strony, gatunek jako takson jest konkretnym biologicznym obiektem, i w tym sensie „indywiduum".

W dalszej części artykułu zostaną omówione trzy najważniejsze koncepcje gatunku funkcjonujące obecnie wśród przyrodników: biologiczna, ewolucyjna i filogenetyczna.

Biologiczna koncepcja gatunku

Od wielu lat, a z pewnością od czasów sformułowania nowoczesnej „syntetycznej" teorii ewolucji, najszerzej akceptowana była biologiczna definicja gatunku, stworzona przez DOBZHANSKY'EGO [1937, 1950] i MAYRA [1942, 1963, 1969].

Według pierwszej wersji definicji MAYRA [1942] „gatunki to grupy rzeczywiście lub potencjalnie krzyżujących się naturalnych populacji, rozrodczo izolowane od innych takich grup". DOBZHANSKY [1950] definiował gatunek jako: „największy zbiór włączający wszystkie (...) rozmnażające się płciowo i wzajemnie krzyżujące się osobniki, tworzące wspólną pulę genów".

MAYR [1963] podkreślał trzy ważne aspekty biologicznej koncepcji gatunku: (1) gatunki są zdefiniowane w terminach odrębności a nie różnic, (2) gatunki składają się z populacji, a nie z niezależnych osobników, (3) decydującym kryterium w rozpoznawaniu gatunków jest raczej izolacja rozrodcza między populacjami niż rozrodcze interakcje między osobnikami.

Gatunek w biologicznej koncepcji jest zatem zdefiniowany krzyżowaniem się tworzących go osobników (mają one wspólną pulę genów) i rozrodczą izolacją (rozłącznością) od członków innego gatunku. Według tej koncepcji, gatunki są realnymi i obiektywnymi jednostkami wyróżnialnymi w bezwymiarowym (sympatrycznym i synchronicznym) systemie. Jak wskazuje MAYR [1969], realność gatunku biologicznego wynika z wewnętrznej integracji puli genów i nieciągłości pomiędzy gatunkami.

Biologicznej koncepcji gatunku postawiono kilka poważnych zarzutów dotyczących ograniczeń i trudności w stosowaniu. Po pierwsze, jak zauważyli SIMPSON [1951, 1961] i WILEY [1978], koncepcja ta nie jest uniwersalna, odnosi się bowiem tylko do organizmów rozmnażających się płciowo. Ponadto, rzeczywiście stosowalna jest tylko w sytuacji bezwymiarowej, ponieważ nie uwzględnia wymiaru czasu [SIMPSON 1951, 1961; KIMBEL & RAK 1993]. KIMBEL [1991], ROSE & BOWN [1993] i WOLPOFF [1996] podkreślają, że bazując na zachowaniach rozrodczych i nie uwzględniając realności gatunku w czasie, biologiczna koncepcja gatunku nie może być bezpośrednio stosowana w odniesieniu do form kopalnych.

„Potencjalność" krzyżowania stanowiła ważny element definicji w koncepcji biologicznej Mayra, ponieważ dopuszczała możliwość zaliczenia populacji allopatrycznych do tego samego gatunku. Jednak kryterium „potencjalności" stworzyło poważny problem. Uznano je za nierozstrzygające i niepraktyczne, jeśli nie niemożliwe do zastosowania (testowania lub zmierzenia) [SIMPSON 1951, 1961; SOKAL & CROVELLO 1970; MISHER & DONOGHUE 1982]. SOKAL i CROVELLO [1970] uznali biologiczną koncepcję gatunku za „nieprecyzyjną w sformułowaniu i niestosowalną w praktyce". W wyniku tej krytyki, MAYR [1969] usunął słowa „rzeczywiście lub potencjalnie" z definicji. Tak więc jej nowsza wersja głosiła: „gatunki to grupy krzyżujących się naturalnych populacji, rozrodczo izolowane od innych takich grup" [MAYR 1969], co rzecz jasna problemu nie usunęło.

Inny rodzaj krytyki w stosunku do biologicznej koncepcji gatunku dotyczył tego, że kładzie nacisk wyłącznie na więzi reprodukcyjne jako główny czynnik spójności [WOLPOFF i in. 1994]. Wreszcie w omawianej koncepcji, gatunki są definiowane procesualnie (krzyżowania się osobników), zauważono więc [KLUGE 1992], że koncepcja myli ontologiczny status gatunków ze wskazówkami dotyczącymi praktycznego ich rozróżniania.

Ontologiczna istota gatunku

GHISELIN [1974] i HULL [1976, 1978] byli pierwszymi autorami, którzy zapro-

ponowali, by gatunki traktować jako „indywidua" (osobniki) a nie „klasy", ponieważ mają one charakterystyki osobników (chociaż BOCK [1986] i SZALAY [1993] temu zaprzeczają). Na temat dychotomii klasa-osobnik wypowiadali się i dyskutowali GHISELIN [1974], HULL [1976, 1978], WILEY [1980], ELDREDGE [1985, 1993], KLUGE [1990, 1992], KIMBEL i RAK [1993] oraz wielu innych biologów, antropologów i filozofów.

Klasy (uniwersalia) to spostrzegalne i uogólniane regularności. Klasy mają swoje jednostki składowe i definicje. Są wieczne, to znaczy są niezależne od czasu, i niezmnienne, ponieważ ich istnienie jest sprawą definicji. Pierwiastki chemiczne z tablicy okresowej (lub ich izotopy) są klasami, zdefiniowanymi poprzez ich liczbę atomową, bez względu na to gdzie i kiedy występowały we wszechświecie [WILEY 1980, KLUGE 1992, ELDREDGE 1993]. Klasy pozostają nie zmienione, bez względu na to co dzieje się z ich składowymi. Są one również nieciągłe w tym sensie, że ich granice są jednoznaczne. Klasy ponadto są nieograniczone czasowo i przestrzennie, ich pochodzenie i położenie w kosmosie nie są istotne w rozstrzyganiu przynależności.

W przeciwieństwie do klas, indywidua (osobniki) są czasowe – powstają i przestają istnieć. Indywidua zmieniają się; osobnik może przechodzić znaczące zmiany fenotypowe (np. rozwój ontogenetyczny), pozostając tym samym osobnikiem. Indywidua mają „nieostre" granice [KLUGE 1992] (np. trudno jest ustalić od jakiego momentu wznoszoną budowlę można nazwać domem). Ponadto indywidua są czasowo i przestrzenie zlokalizowanymi jednostkami.

Gatunki, jak zauważył GHISELIN [1974] i HULL [1976, 1978], mają cechy osobników. Mają trwałość (historię) oraz ciągłość (powstają i giną). Gatunki, tak jak indywidua, są czasowo i przestrzennie ograniczone. Wynika z tego, że gatunki są liniami kontynuujących się osobników, a nie zestawami podobnych organizmów. Są one również unikatowe; gdyby gatunek, który wyewoluował okazał się identyczny z jakimś gatunkiem wymarłym, nadal byłby nowym gatunkiem, niezależnie od tego podobieństwa. Jest tak, ponieważ „definicja" gatunku jest niezależna od jego charakterystyki, a także dlatego, że gatunki są ograniczone w czasie i w przestrzeni przez swe jednostkowe historie. Równocześnie, gatunek może z upływem czasu zmienić swe charakterystyki (np. fenotypowe) pozostając tym samym gatunkiem, jeśli zachowa integrację puli genów. Ciągłość i spójność implikują, że gatunki jako indywidua potencjalnie mogą podlegać procesom ewolucyjnym.

Ewolucyjna koncepcja gatunku

W reakcji na niestosowalność biologicznej koncepcji gatunku do wszystkich organizmów (definicja nie obejmuje gatunków rozmnażających się bezpłciowo), a przede wszystkim niemożność rozważania pojęcia gatunku w czasie (bazując na zachowaniach reprodukcyjnych i bez uwzględnienia upływu czasu, nie da się zastosować do materiałów kopalnych), SIMPSON [1951, 1961] przedstawił własną (ewolucyjną) koncepcję. Według SIMPSONA [1961] gatunek ewolucyjny jest „lineażem (ciągiem populacji macierzystych i potomnych) ewoluującym niezależnie od innych i samodzielnie kształtujący swoją rolę i tendencje ewolucyjne".

W 1978 roku Wiley zrewidował koncepcję ewolucyjną modyfikując także proponowaną w niej definicję gatunku. Jej

nowa wersja brzmiała: „gatunek jest pojedynczą linią ewolucyjną macierzystych i potomnych populacji, która utrzymuje swoją odrębność od innych takich linii i ma swoje ewolucyjne tendencje i własną historię" [WILEY 1978]. Według Wileya, nowa definicja miała tę przewagę nad definicją Simpsonowską, że nie sugerowała konieczności ciągłych zmian (założenia, że gatunki muszą nieprzerwanie ewoluować); w związku z tym, mogła również być stosowana do modelu „stanów równowagi nietrwałej" (*punctuated equilibria*) ELDREDGE'A i GOULDA [1972].

WILEY [1978, 1981] podkreślał logiczne konsekwencje, wynikające z nowej propozycji: (1) Każdy organizm, niezależnie od czasu w którym żył, może być zaliczony do jakiegoś gatunku (linii ewolucyjnej); (2) Gatunki muszą być izolowane reprodukcyjnie od siebie by utrzymać swoją odrębność (tożsamość); ważną kwestią jednak jest nie to czy gatunki podlegają hybrydyzacji, ale czy zachowują (lub tracą) swoją tożsamość (fenotypową czy genetyczną); (3) Rozpoznawalne morfologiczne różnice pomiędzy gatunkami nie są ani konieczne (np. gatunki bliźniacze), ani wykluczone; osobniki odrębnych gatunków muszą jednak różnić się jakimś aspektem rozpoznawania swoich partnerów płciowych; (4) Nierozgałęzionej linii ewolucyjnej nie można dzielić na serie „gatunków", o różnym czasie występowania (tzw. *paleospecies* lub *chronospecies*).

Granice trwania gatunków w wymiarze czasu można obiektywnie wyznaczyć tylko dzięki wydarzeniu jakim jest specjacja (kladogeneza – podział gatunku na dwa lub więcej gatunków potomnych). Jeśli przyjąć punkt widzenia twórcy kladystyki – HENNIGA [1966], należy oczekiwać, że gatunek macierzysty w czasie specjacji przestaje istnieć, bez względu na jego podobieństwo do któregoś z gatunków potomnych. Taki pogląd Henniga wynikał z faktu, że (1) widział on proces specjacji jako podział gatunku nacierzystego na dwie duże populacje, podczas którego dochodzi do utraty integracji puli genów, (2) chciał uniknąć terminologicznych nieporozumień, które, jak sądził, powstałyby gdyby gatunek przed i po specjacji miał taką samą nazwę. Natomiast z punktu widzenia ewolucyjnej koncepcji gatunku WILEYA [1978, 1981] (zob. także HULL [1978, 1979]) istnieje możliwość, że gatunek macierzysty przeżyje specjację, pod warunkiem, że nie straci swojej historycznej tożsamości i tendencji ewolucyjnych. Wiley dopuszczał bowiem i taką formę specjacji, w której izolowana i następnie oddzielona mała peryferyczna populacja tworzy nowy gatunek nie wpływając na integrację puli genów gatunku macierzystego.

Podsumowując, ewolucyjna koncepcja gatunku jest zgodna z głównymi tezami biologicznej koncepcji gatunku, eliminując niektóre jej ograniczenia. Ewolucyjny gatunek to linia (ciąg populacji). Koncepcja jest stosowalna do wszystkich organizmów, włączając gatunki rozmnażające się bezpłciowo; ma wymiar czasu i dlatego może być wykorzystana w paleontologii; i wreszcie odnosi się do kwestii spójności gatunku, która jest utrzymywana przez krzyżowanie (przepływ genów), mechanizmy homeostatyczne i granice reprodukcyjne.

Tożsamość gatunku, według WILEYA [1981] jest pochodną jego genezy i zdolności do pozostawania czymś odrębnym od innych gatunków. Ważnym elementem przyczyniającym się do zachowywania tożsamości jest system rozpoznawania,

pozwalający osobnikom rozróżniać członków swojego i innych gatunków. System rozpoznawania bazuje na różnicach fenotypowych, zarówno morfologiczych, jak i behawioralnych czy biochemicznych. Dla człowieka, wewnątrz- i zewnątrzgatunkowe rozpoznawanie opiera się głównie na charakterystykach wizualnych. Te same zasady musiały rządzić zachowaniami podludzkich hominidów i dlatego można oczekiwać, że nawet ich blisko spokrewnione gatunki będą się różnić fenotypowo, a morfologia będzie użytecznym wskaźnikiem tożsamości gatunku.

Wiele kontrowersji wokół wcześniejszej (Simpsonowskiej) propozycji ewolucyjnej koncepcji gatunku powstało na skutek arbitralnego dzielenia linii ewolucyjnych na następujące po sobie stratygraficzne jednostki przodków i potomków (paleo- lub chronogatunki), wyróżniane jedynie ze względu na ich czas występowania i różnice w morfologii. Gatunek ewolucyjny, w pierwotnym ujęciu SIMPSONA [1951, 1961], był faktycznie (niezależnie od definicji), opisem części linii i miał zbiżone do klasy atrybuty. Rozwijając ten punkt widzenia Gingerich zaproponował koncepcję „stratofenetyczną". Pisał on: „łącząc fenetyczne zgrupowanie ze zmianą czasową, możemy zdefiniować gatunek jako arbitralnie wydzielony segment ewolującej linii, który różni się morfologicznie od innych gatunków tej samej lub innych linii" [GINGERICH 1979]. MAYR [1942, 1969], ROSE i BOWN [1993] oraz inni również zgodzili się z koniecznością arbitralnego podziału linii ewolucyjnych.

WILEY [1978, 1979, 1981] natomiast w odróżnieniu od SIMPSONA [1951, 1961], GINGERICHA [1979, 1985] i innych, zdecydowanie odrzucał dzielenie linii na „gatunki" i za HENNIGIEM [1966] dyskwalifikował pojęcie „pseudo-wymierania". Według Wileya, gatunki powstają tylko na drodze kladogenezy (filogenetyczego rozgałęzienia), a nie przez anagenezę (zmiana morfologii w czasie); wygasają natomiast przez rzeczywiste wymarcie. Autor podkreśla: „linii nie można dzielić na serie tak zwanych *gatunków*, złożonych z przodków i potomków; nie można definiować gatunków jako linie, a następnie nazywać gatunkiem tylko określonej części tej linii. Sam Simpson (1961, s. 165), osobiście, pomógł pogrzebać koncepcję ewolucyjnego gatunku (parę stron po jej zaproponowaniu) ponieważ czuł, że to było konieczne dla uniknięcia nieskończonej regresji w klasyfikacji" [WILEY 1979].

Nie wszyscy zaakceptowali ewolucyjną koncepcję gatunku. W reakcji na nazywanie „gatunkiem" segmentu linii ewolucyjnej i akceptując tylko genetyczne kryteria w rozpoznawaniu gatunków postulowano [HENNEBERG & KEEN 1990] by zrezygnować z terminu „gatunek" w ewolucyjnych rozważaniach, i w zamian stosować pojęcie „similum" (przekrój przez linię ewolucyjną) [HENNEBERG & BRUSH 1994]. BOCK [1986] i SZALAY [1993], zwolennicy koncepcji biologicznej, utrzymywali, że linia nie jest odpowiednikiem gatunku. BOCK [1986], w swej często przytaczanej wypowiedzi stwierdza: „Przekrój linii filetycznej w dowolnym punkcie czasu jest gatunkiem.... Jednakże, różne przekroje czasowe tej samej linii filetycznej nie są ani różnymi, ani tymi samymi gatunkami. Są one po prostu różnymi przekrojami tej samej linii filetycznej w różnym czasie". Jak zwraca uwagę KLUGE [1992], problem zachowania tożsamości (indywidualności) w ciągu zmian zauważony był już przez Heraklita w jego paradoksie: można

i zarazem nie można wejść do tej samej rzeki twa razy.

Podnoszono i inne zarzuty przeciw ewolucyjnej koncepcji gatunku, między innymi, że dopuszcza istnienie zbyt dużej zmienności morfologicznej w obrębie pojedynczej linii (np. RIGHTMIRE [1990], KIMBEL [1991]). TATTERSAL [1986] twierdził, że różnorodność gatunkowa wśród kopalnych hominidów jest zaniżana. Autor ten jest zdania [TATTERSALL 1992], że: „specjacje były znacznie powszechniejsze w biologicznej historii hominidów niż wielu paleoantropologów było skłonnych przyznać". Jednakże Wolpoff [WOLPOFF 1989, WOLPOFF i in. 1994] nie zgadza się z tą wypowiedzią i twierdzi, że ewolucyjna różnorodność jest genealogiczna, a nie fenetyczna. Na marginesie warto dodać, że Tattersall zasadniczo jest prymatologiem badającym lemury (np. TATTERSALL [1993]), grupę prymatów znacznie bardziej różnorodną taksonomicznie, niż hominidy.

KIMBEL [1991] uważa, że jedną ze słabych stron ewolucyjnej koncepcji gatunku jest to, że nie stwierdza jasno, co jest wystarczającym warunkiem (jak duża zmienność może istnieć) uznania populacji za odrębny gatunek. Wydaje się, że w tym kontekście warto zacytować WILEYA [1978], który pisze: „wystarczająco wyraźna morfologiczna różnica w połączeniu z geograficznym rozmieszczeniem są dostatecznym dowodem odrębności linii ewolucyjnych. Jednakże co to znaczy *dostateczny* dowód? Sugeruję, że powinno to wynikać z jasno sformułowanej hipotezy z potwierdzającymi i dokumentującymi ją przykładami, które są zarówno istotne, jak i oszczędne (*parsimonious*)... Jeśli to brzmi dosyć niejasno, przypominam, że żadna koncepcja czy metoda nie może gwarantować *prawidłowego* rozwiązania".

Filogenetyczna koncepcja gatunku

Filogenetyczna koncepcja gatunku powstała na bazie koncepcji ewolucyjnej i w wyniku uwzględnienia filogenetycznej systematyki Henniga [HENNIG 1966] (zob. też KASZYCKA [1993], MATILE i wsp. [1993]). CRACRAFT [1983] definiuje filogenetyczny gatunek jako: „najmniejszy rozpoznawalny zespół osobników połączonych relacjami przodek-potomek". NELSON & PLATNIK [1981] twierdzą: „gatunki są po prostu najmniejszymi wykrywalnymi zbiorami reprodukujących się organizmów mających unikatowe zestawy cech". Według NIXONA i WHEELERA [1990] gatunki są: „najmniejszymi zbiorami populacji (organizmy płciowe) lub linii (organizmy bezpłciowe) rozpoznawalnych dzięki unikatowej kombinacji cech u porównywanych osobników".

W filogenetycznej koncepcji gatunku, tak jak w koncepcji ewolucyjnej, linia ewolucyjna reprezentuje pojedynczy gatunek, ograniczony dwoma wydarzeniami rozgałęzień – specjacjami. Istnieje wiele definicji i punktów widzenia filogenetycznego gatunku, jednak wszystkie wersje koncepcji filogenetycznej mają dwie cechy wspólne: (1) badają gatunki poprzez kladystyczną analizę synapomorfii; (2) stosują zasadę monofiletyzmu (grupa monofiletyczna to taka grupa, która zawiera ostatniego wspólnego przodka i wszystkich jego potomków).

Zdaniem CRACRAFTA [1983] i innych zwolenników koncepcji filogenetycznej, gatunki zdefiniowane są przy pomocy „cech diagnostycznych" i dzięki temu

koncepcja ta stała się bardzo popularna w paleoantropologii (np. WOOD [1984, 1991, 1993], KIMBEL i wsp. [1988], KIMBEL & RAK [1993]). Rozpoznawanie filogenetycznego gatunku opiera się na: (1) rozkładach zmienności cech i ocenie ich polaryzacji („zaawansowania" lub „prymitywizmu"); (2) porównaniach stopnia morfologicznej zmienności pomiędzy próbą kopalną a jakimś blisko spokrewnionym współczesnym gatunkiem.

WOOD [1984, 1991] stosując koncepcję filogenetyczną sugerował, że można rozpoznać dwie kategorie diagnostycznych cech gatunku: cechy unikatowe (autapomorfie) oraz unikatową kombinację cech. ELDREDGE & CRACRAFT [1980], CRACRAFT [1981] i HARRISON [1993], zwrócili uwagę na fakt, że gatunki mogą być rozpoznawalne również na podstawie cech plezjomorficznych („prymitywnych"). CRACRAFT [1981] wskazuje, że ponieważ gatunki przodków muszą dzielić jedną lub więcej synapomorfii (cech wspólnych zaawansowanych) ze swoimi potomkami, pozostając plezjomorficzne w stosunku do nich pod względem wszystkich innych cech, zaakceptowanie hipotezy o relacji przodek-potomek nie wymaga, w tym przypadku, by te gatunki były zdefiniowane poprzez autapomorfie. CRACRAFT [1983] i HARRISON [1993] podsumowują tę część dyskusji stwierdzając, że gatunki po prostu mają unikatową kombinację cech prymitywnych i zaawansowanych.

Filogenetyczna koncepcja gatunku napotkała jednak wiele sprzeciwów. Zwracano uwagę na jej ograniczenia i słabe strony. ERESHEFSKY [1989] krytykował definicję (szczególnie tę CRACRAFTA [1983]) jako nieadekwatną, ponieważ może ona odnosić się do demów, populacji lub nawet morfologicznych wariantów w materiałach kopalnych, a nie tylko gatunków. WOLPOFF i wsp. [1994] oraz WOLPOFF [1989] podkreślają, że koncepcja nie dopuszcza istnienia zmienności wewnątrzgatunkowej (politypowości) w materiałach kopalnych, ponieważ wystąpienie nawet jednej nowej unikatowej cechy (autapomorfii) może zadecydować o wyróżnieniu nowego gatunku. MISHER & DONOGHUE [1982], zasadniczo zwolennicy filogenetycznej koncepcji gatunku, przyznają: „prawdopodobnie moglibyśmy wyróżnić każdy indywidualny organizm, bądź bardzo małe grupy organizmów na podstawie apomorfii (jeśli szukalibyśmy wystarczająco intensywnie)".

W opinii HARRISONA [1993], metody systematyki filogenetycznej (kladystyki) nie są właściwe dla rozpoznawania gatunków. Według tego autora, identyfikacja gatunków musi poprzedzać analizę kladystyczną, nie można natomiast używać tej metody jako narzędzia do grupowania organizmów w gatunki. HARRISON [1993] stwierdza: „trudności powstają przede wszystkim dlatego, że ściśle operacyjne procedury, stosowane przez kladystów do wnioskowania o związkach filogenetycznych, zaczynają przenikać wszystkie inne aspekty ich badań, włączając klasyfikację i rozpoznawanie gatunków". HULL [1979] argumentując w tym samym tonie zauważa: „Kladyści, którzy porzucili biologiczną koncepcję gatunku ... nie klasyfikują gatunków, ale grupują organizmy według posiadania przez nie szczególnych cech".

***

Podsumowując przedstawiony wyżej przegląd współczesnych koncepcji gatunku należy stwierdzić, że ujęcie „ewolucyjne" wydaje się najbardziej właściwe i przydatne, gdy obiektem badań są

materiały kopalne, w tym oczywiście także i te, które odnoszą się do ewolucji hominidów [KASZYCKA 1995]. Wydaje się zaskakujące, jak słusznie zauważył STRZAŁKO [1996], że rozstrzygnięcie, jak wyglądało drzewo genealogiczne człowieka i jego przodków, zależy nie tylko od liczby znalezisk i precyzji ich datowania, ale także od uzgodnienia poglądów na to czym właściwie jest gatunek.

Piśmiennictwo

BOCK W.J., 1986, *Species concepts, speciation, and macroevolution*, [w:] *Modern Aspects of Species*, K. Iwatsuki, P. Raven & W. Bock red., Univ. Tokyo Press, Tokyo, 31–57

CRACRAFT J., 1981, *The use of functional and adaptive criteria in phylogenetic systematics*, Amer. Zool., 21, 21–36

CRACRAFT J., 1983, *Species concepts and speciation analysis*, Curr. Ornithol., 1, 159–187

DARWIN C., 1859, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, (Sixth Edition, 1873), J. Murray, London

DOBZHANSKY T., 1937, *Genetics and the Origin of Species*, Columbia Univ. Press, New York

DOBZHANSKY T., 1950, *Mendelian populations and their evolution*, Am. Natur., 84, 401–418

ELDREDGE N., 1985, *The ontology of species*, [w:] *Species and Speciation*, E.S. Vrba red., Transvaal Mus. Monograph No. 4, Transvaal Mus., Pretoria, 17–20

ELDREDGE N., 1993, *What, if anything, is a species?*, [w:] *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*, W.H. Kimbel & L.B. Martin red., Plenum Press, New York, 3–19

ELDREDGE N., J. CRACRAFT, 1980, *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*, Columbia Univ. Press, New York

ELDREDGE N., S. J. GOULD, 1972, *Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism*, [w:] *Models in Paleontology*, T.J.M. Schopf red., Freeman, Cooper & Co., San Francisco, 82–115

ERESHEFSKY M., 1989, *Where's the species? Comments on the phylogenetic species concept*, Biol. Philos., 4, 89–96

GHISELIN M.T., 1974, *A radical solution to the species problem*, Syst. Zool., 23, 536–544

GINGERICH P.D., 1979, *The stratophenetic approach to phylogeny reconstruction in vertebrate paleontology*, [w:] *Phylogenetic Analysis and Paleontology*, J. Cracraft & N. Eldredge red., Columbia Univ. Press, New York, pp. 40–70

GINGERICH P.D., 1985, *Species in the fossil record: Concepts, trends and transitions*, Paleobiology, 11, 27–41

HARRISON T., 1993, *Cladistic concepts and the species problem in hominoid evolution*, [w:] *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*, W.H. Kimbel & L.B. Martin red., Plenum Press, New York, 345–371

HENNEBERG M., G. BRUSH, 1994, *Similum, a concept of flexible synchronous classification replacing rigid species in evolutionary thinking*, Evol. Theory, 10, 278

HENNEBERG M., E.N. KEEN, 1990, *Are species a valid category in evolutionary thinking?*, Evol. Theory, 9, 214

HENNIG W., 1966, *Phylogenetic Systematics*, Univ. of Illinois Press, Urbana

HULL D.L., 1976, *Are species really individuals?*, Syst. Zool., 25, 174–191

HULL D.L., 1978, *A matter of individuality*, Philosophy of Science, 45, 335–360

HULL D.L., 1979, *The limits of cladism*, Syst. Zool., 28, 416–440

KASZYCKA K.A., 1993, *Zastosowanie analizy kladystycznej do rekonstrukcji filogenezy hominidów*, Przegl. Antrop., 56, 139–149

KASZYCKA K.A., 1995, *Status of Kromdraai: Cranial, mandibular and dental morphology, systematic relationships, and significance of the Kromdraai hominids*, rozprawa doktorska, University of the Witwatersrand, Johannesburg

KIMBEL W.H., 1991, *Species, species concepts and hominid evolution*, J. Hum. Evol., 20, 355–371

KIMBEL W.H., Y. RAK, 1993, *The importance of species taxa in paleoanthropology and an argument for the phylogenetic concept of the species category*, [w:] *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*, W.H. Kimbel & L.B. Martin red., Plenum Press, New York, 461–484

KIMBEL W. H., T. D. WHITE, D. C. JOHANSON, 1988, *Implications of KNM-ER 17000 for the evolution of „robust" Australopithecus*, [w:] *Evolutionary History of the „Robust" Austra-*

lopithecines, F.E. Grine red., A. de Gruyter, New York, 259–268

KLUGE A.G., 1990, *Species as historical individuals*, Biology and Philosophy, 5, 417–431

KLUGE A.G., 1992, *Principles of Systematics*. Biology 491 course-pack, Univ. of Michigan, Ann Arbor, Michigan

MATILE L., P. TASSY, D. GOUJET, 1993, *Wstęp do systematyki zoologicznej*, PWN, Warszawa

MAYR E., 1942, *Systematics and the Origin of Species*, Columbia Univ. Press, New York

MAYR E., 1963, *Animal Species and Evolution*, Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts

MAYR E., 1969, *Principles of Systematic Zoology*, McGraw-Hill, New York

MAYR E., 1982, *The Growth of Biological Thought, Diversity, Evolution, and Inheritance*, Belknap Press, Cambridge, Mass.

MISHLER B.D., M.J. DONOGHUE, 1982, *Species concepts: A case for pluralism*, Syst. Zool., 31, 491–503

NELSON G., N.I. PLATNIK, 1981, *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*, Columbia Univ. Press, New York

NIXON K.C., Q.D. WHEELER, 1990, *An amplification of the phylogenetic species concept*, Cladistics, 6, 211–224

PATERSON H.E.H., 1982, *Perspective on speciation by reinforcement*, S. Afr. J. Sci., 78, 53–57

PATERSON H.E.H., 1985, *The recognition concept of species*, [w:] *Species and Speciation*, E.S. Vrba red., Transvaal Mus. Monogr. 4, Pretoria, 21–29

RIGHTMIRE G.P., 1990, *The Evolution of Homo erectus. Comparative Anatomical Studies of an Extinct Human Species*, Cambridge Univ. Press, Cambridge

ROSE K.D., T.M. BOWN, 1993, *Species concepts and species recognition in Eocene primates*, [w:] *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*, W.H. Kimbel & L.B. Martin red., Plenum Press, New York, 299–330

SIMPSON G.G., 1951, *The species concept*, Evolution, 5, 285–298

SIMPSON G.G., 1961, *Principles of Animal Taxonomy*, Columbia Univ. Press, New York

SNEATH P.H.A., R.R. SOKAL, 1973, *Numerical Taxonomy*, W.H. Freeman, San Francisco

SOKAL R.R., T.J. CROVELLO, 1970, *The biological species concept: A critical evaluation*, Am. Natur., 104, 127–153

Species, Species Concepts, and Primate Evolution, 1993, W.H. KIMBEL & L.B. MARTIN (red.), Plenum Press, New York

STRZAŁKO J., 1996, *Jeden czy wiele gatunków kopalnego człowieka*, [w:] *Program obrad i streszczenia wystąpień ogólnopolskiej konferencji naukowej „Człowiek wczoraj, dziś, jutro"*, Agencja Wyd.-Handlowa AD, Lublin, 27

SZALAY F.S., 1993, *Species concepts. The tested, the untestable, and the redundant*, [w:] *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*, W.H. Kimbel & L.B. Martin red., Plenum Press, New York, 21–41

TATTERSALL I., 1986, *Species recognition in human paleontology*, J. Hum. Evol., 15, 165–175

TATTERSALL I., 1992, *Species concepts and species identification in human evolution*, J. Hum. Evol., 22, 341–349

TATTERSALL I., 1993, *Speciation and morphological differentiation in the genus Lemur*, [w:] *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*, W.H. Kimbel & L.B. Martin red., Plenum Press, New York, 164–176

TEMPLETON A.R., 1989, *The meaning of species and speciation: a genetic perspective*, [w:] *Speciation and Its Consequences*, D. Otte & J.A. Endler red., Sinauer, Sunderland, Mass., 3–27

VAN VALEN L.M., 1976, *Ecological species, multispecies, and oaks*, Taxon, 25, 233–239

WILEY E.O., 1978, *The evolutionary species reconsidered*, Syst. Zool., 27, 17–26

WILEY E.O., 1979, *Ancestors, species, and cladograms – Remarks on the symposium*, [w:] *Phylogenetic Analysis and Paleontology. Proceedings of a Symposium „Phylogenetic Models"*, J. Cracraft & N. Eldredge red., Columbia Univ. Press, New York, pp. 211–225

WILEY E.O., 1980, *Is the evolutionary species fiction? – A consideration of classes, individuals and historical entities*, Syst. Zool., 29, 76–80

WILEY E.O., 1981, *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*, J. Wiley & Sons, New York

WOLPOFF M.H., 1989, *Multiregional evolution: The fossil alternative to Eden*, [w:] *Human Revolution: Behavioural and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans*, P. Mellars & C.B. Stringer red., Edinburgh Univ. Press, Edinburgh, 62–108

WOLPOFF M.H., 1996, *Human Evolution, 1996 Edition*, McGraw Hill College Custom Publ., New York

WOLPOFF M.H., A.G. THORNE, J. JELINEK, Z. YINYUN, 1994, *The case for sinking Homo erectus. 100 years of Pithecanthropus is enough!*, Courier Forsch.-Inst. Senckenberg (Frankfurt), 171, 341–361

WOOD B.A., 1984, *The origin of Homo erectus*, [w:] *The Early Evolution of Man, with Special Emphasis on Southeast Asia and Africa*, P. Andrews & J.L. Franzen red., Frankfurt a.M., Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, 69, 99–111

WOOD B.A., 1991, *Koobi Fora Research Project, Volume 4. Hominid cranial remains*, Clarendon Press, Oxford

WOOD B. A., 1993, *Early Homo. How many species?*, [w:] *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*, W.H. Kimbel & L.B. Martin red., Plenum Press, New York, 485–522

Summary

The paper presents a review and critical evaluation of three major species concepts: the biological, the evolutionary, and the phylogenetic species concepts. Both: ontological issues (what species are), and epistomological issues (how to recognize species) were discussed.

Species in the biological concept is defined in terms of interbreeding between members of one species (they share a common gene pool) and reproductive isolation (discontinuity) between members of different species. Species, according to this view, are real and objective, instead of arbitrary created units, viewed in a nondimensional (that is sympatric and synchronic) system.

In reaction to the inapplicability of the biological species concept to all organisms, and specifically its inability to address the issue of species extension in time and space, SIMPSON [1951] and WILEY [1978] introduced the evolutionary species concept. "A species is a single lineage of ancestral descendant populations of organisms which maintains its identity from other such lineages and which has its own evolutionary tendencies and historical fate" [WILEY 1978 p. 18]. In general, while the evolutionary concept is consistent with the biological one, it removes some of the limitations of the latter. The evolutionary species is a lineage, it is applicable to all organisms (including asexual species), it has a time dimension (and therefore, can be applied to paleontology), and it addresses the issue of how species cohesion is maintained.

The phylogenetic species concept arose from the combination of the evolutionary concept and Hennigian phylogenetic systematics. According to this view, a species is the smallest group of organisms or populations that has a unique set (or unique combination) of character states. Species are thus defined in terms of "diagnostic characters", which makes the concept very attractive in the field of paleontology. Some of the weaknesses of the phylogenetic species concept are: limited applicability, since the definition can refer to populations, or morphological variants in the fossil samples; and it does not allow for an existence of polytypism, since even one unique derived character may define a distinct species.

In this paper, the evolutionary species concept was considered to be of general applicability in biology.