BIOLÓGIAI OSZTÁLYOZÁS ÉS EVOLÚCIÓ

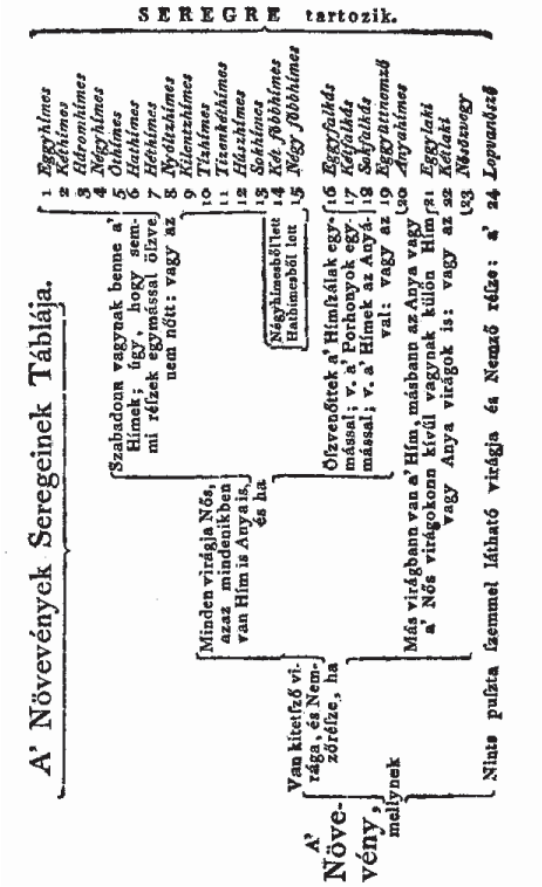
Podani János

Ebben a tanulmányban három részre bontva foglalkozunk a sokakat érdeklő kérdésekkel: hogyan osztályozzuk az élőlényeket, és miképpen vehetjük ehhez figyelembe az evolúcióról nyert ismereteinket? A válaszokkal egy kis tudománytörténeti keretbe ágyazva ismerkedünk meg.

1. A biológiai osztályozás rövid története Linnétől máig

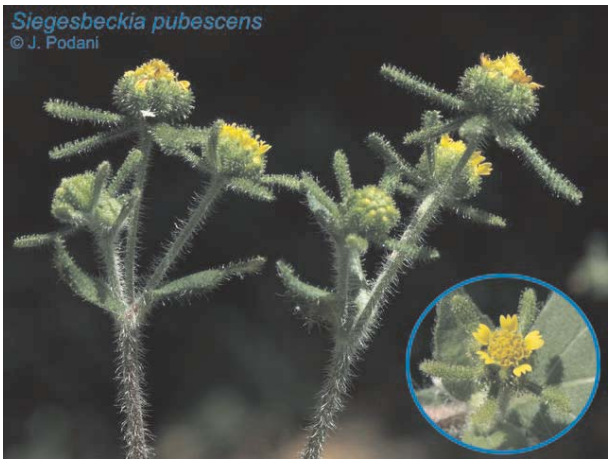
A biológiai osztályozás történetének kiemelkedő alakja a svéd Carl Linné (1707-1778). Talán kevés figyelmet kapott eddig az a tény, hogy Linné felemás módon viszonyult az élővilág osztályozásához, hiszen az ő korában általánosan elismert két nagy élőlény-csoportnak, az állatoknak és a növényeknek a rendszerezését egészen eltérő alapokra helyezte. Ebben talán az is befolyásolta, hogy az állatvilág, a *Regnum animale* tagjai sokkal ismertebbek voltak a növényeknél, és minden természettudós szemében nagyobbnak tűnt alaktani változatosságuk is. Ennek megfelelően a Linné által elkülönített fő állatcsoportok, a négylábúak (Linné értelmezésében az emlősök, *Quadrupedia*), a madarak (*Aves*), a kétéltűek (*Amphibia*, ide értve a hüllőket is), a halak (*Pisces*), az ízeltlábúak (*Insecta*) és a férgek (*Vermes*) igen hosszú ideig elfogadott kategóriák maradtak a biológiában, s részben ma is megállják a helyüket. Eme csoportok ugyanis az állatok számos tulajdonságát tükrözik egyidejűleg, vagyis természetesnek hatnak.

Nem ez a helyzet a növényekkel. Linné úgy vélte, hogy akkor csinálhat hatékonyan rendet közöttük, ha csoportosításukat egy vagy néhány kiemelt sajátságra alapozza. Mivel pár évvel korábban derült csak fény arra, hogy nemcsak az állatoknak hanem a növényeknek is van nemük – s ő maga is erről írt disszertációt – logikusnak tűnt számára a döntés: a növényeket az ivarszervek figyelembe vételével, a porzók, ill. a termők száma és elrendeződése szerint kell osztályozni. Mindez szépen látszik a Linné-féle növényrendszer első hazai ábrázolásán, a Diószegi Sámuelnek és Fazekas Mihálynak köszönhető Magyar Füvész Könyvben („nyomtatódott Debreczenben", 1807-ben) megjelent diagramon is (l. ábra). A növények porzók alapján elkülönített 23 osztályát egyetlen olyan csoport egészíti ki, amelybe virágtalan növényeket (mohákat, harasztokat stb.) sorolhatunk: a találóan „lopvanőszők"-nek (*Cryptogamae*) titulált 24. osztály. Amit az ábra nem mutat, ezen osztályok többsége a termők alapján tovább bontható kisebb csoportokra, amelyeket Linné rendeknek (ordo) nevezett.



1. ábra. Linné növényrendszere Diószegi és Fazekas fordításában

Míg az állatok osztályozása viszonylag gyorsan és általánosan elismertté lett, a növények rendszerét ellentmondásos és nem mindig szakmai indíttatású reakció fogadta. Linné azonnal sok ellenséget szerzett magának, mert művét egyesek teológiai és erkölcstani

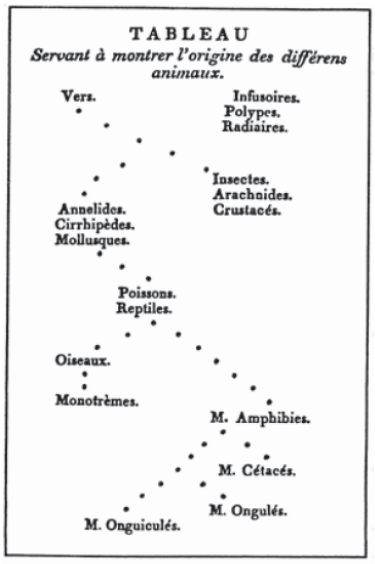


2. ábra. *Siegesbeckia pubescens*, Linné „véleményének" kifejezője ellenfeléről. J. G. Siegesbeck-ről.

alapon is kifogásolhatónak találták. Az ellentábor élén a német Johann Georg Siegesbeck (1686-1755) állt, aki 1737-ben írt munkájában Linné rendszerét „erkölcstelennek" nevezte: Isten bizonnyal nem engedné meg, hogy húsz vagy több hímre (vagyis a porzókra) mindössze egyetlen nő (vagyis a bibe) jusson! Ártatlan és kedves növényeink ilyen alapokon történő jellemzése teljességgel elfogadhatatlan a vallásos ember számára, mondotta Siegesbeck. „Bírálata" nem volt hatástalan, Linné közvetlen környezete egy ideig elhidegült tőle, munkáit a pápa pedig 1774-ig be sem engedte a vatikáni könyvtárba. Mindez Linnét lelkileg is rendkívül súlyosan érintette, hiszen mélységesen hitt Istenben. Egyes tudománytörténészek szerint sajátos módon állt bosszút támadóján: Siegesbeck-ről egy csúnyácska, jellegtelennek tetsző, szőrös növényt nevezett el (2. ábra) – ezzel érzékeltetve sommás véleményét a botanika történetébe ily módon bevonuló kollégájáról. (Köztudott volt ugyanis, hogy Linné egyes kortársairól érdemeik arányában nevezett el növénynemzetségeket.)

A biológia története szempontjából persze lényegesebbek a szakmai berkekből érkező ellenérvek. Svédországi kollégája, Lorenz Heister szerint például Linné osztályai azért használhatatlanok, mert sok esetben képtelenség a porzókat szabad szemmel megszámlálni, s ezért egy másféle, a levelek sajátságaira alapozó rendszert javasolt. Ahogy korábbi cikkünkben már rámutattunk, Linné osztályozása és Heister elképzelése is „mesterségesnek" hat, hiszen a porzók száma vagy csupán a levelek alapján olyan fajok kerülhetnek egy csoportba, amelyek más szempontból egyáltalán nem hasonlítanak egymásra. Az állatok rendszerénél ilyen problémák nem vetődtek fel akkoriban, hiszen senki sem vonhatta kétségbe a halak vagy pl. az emlősök nagyfokú egyöntetűségét (ha most a cetek halak közé történő téves besorolásától eltekintünk). A mesterséges osztályozásokról a természetesre való váltásban elsősorban francia botanikusok tették a legtöbbet. Kiemelendő közülük a nagy természettudós és Afrika utazó, Michel Adanson (1727-1806), aki szerint az osztályozást a lehető legtöbb tulajdonságra kell alapozni, amelyek ráadásul egyenlően fontosnak tekintendők. Bár módszerét csak puhatestűekre alkalmazta közvetlenül, elvei a növények rendszerében is tükröződtek: 58 növénycsaládot különített el, ezek részben megfelelnek a ma is elfogadott családoknak. Élete vége felé pedig Linné is változtatott álláspontján, a *Philosophia Botanica* c. művében több osztályozást is megemlített, kiemelve közülük a természetes módon („methodi naturalis") kapott rendszert. Az általa felsorolt, példákkal bőven alátámasztott 67 csoport között szerepelnek például a pálmák (*Palmae*), a fenyők (*Coniferae*), a liliomfélék (*Liliaceae*) a pázsitfüvek (*Gramina*) valamint az ernyősök (*Umbellatae*) és a pillangósok (*Papilionaceae*). Adansonnal tehát nem volt vitája, a természetes rendszert maga is fontosnak tartotta, és kollégája iránti tiszteletét a palacktörzsű afrikai majomkenyérfáknak adott *Adansonia* elnevezéssel nyomatékosította.

Linné természetesnek szánt csoportjai között persze nem mindegyik felel meg ma is elismert rendszertani kategóriának, vagyis „taxon"-nak. Például a *Succulentae* (pozsgások) családjába a kaktuszféléken kívül sok olyan nemzetséget is besorolt, amelyeket ma már egészen máshova helyezünk (pl. *Sedum* – varjúhájfélék, *Mesembryanthemum* – kristályvirágfélék, *Portulaca* – porcsinfélék, és így tovább). De ezek a porzók száma alapján



3. ábra. Lamarck törzsfája.

Linné korábbi rendszerében sem szerepeltek együtt, s lám: felületes alaktani hasonlóságaik, a pozsgás szár vagy levél révén most mégis egy csoportba kerültek! Mennyiben *természetes* tehát valójában a szukkulensek csoportja – mondjuk – a pálmákkal összehasonlítva? Miért nincs ma „pozsgások családja" a növények rendszerében? Nyilvánvaló ellentét feszül az egyes osztályozások között, amelynek magyarázatához az élővilág evolúciójára kell kitérnünk.

Linné nem tudhatott az evolúció elméletéről, hiszen az ő idejében ez még fel sem merült a biológiában. Alapjában véve a fajok változatlanságában hitt, vagyis abban, hogy a fajok olyanok, amilyen formában az Isten megteremtette azokat. De az evolúció alapgondolata már érlelődött egyes gondolkodók fejében, s 1809-et írtak (Linné halála után tehát 30 év telt el), amikor Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) megjelentette a biológia történetének első törzsfa-ábrázolását (*Philosophie Zoologique*, 3. ábra). A Lamarck sugallta leszármazási kapcsolatok mai szemmel persze nem fogadhatók el, hiszen például a bálnákat és a szárazföldi emlősöket a fókáktól származtatta, a kloakás emlősök őseként pedig a madarakat jelölte meg. A törzsfák és az osztályozás közötti kapcsolat fontosságát az evolúciós elmélet kidolgozója, Charles Darwin (1809-1882) hangsúlyozta először. Kimondta, hogy az a *legtermészetesebb* osztályozás, amely a leszármazási viszonyokon, vagyis a törzsfán alapul. Vélekedése szerint az egy családba tartozó fajoknak ugyanaz legyen a közvetlen közös ősük (mondhatni „mindannyian egy tőről fakadjanak"), s ezt a feltételt más rendszertani kategóriáknak is teljesíteniük kell. Alapelveit saját maga is alkalmazta a kacslábú rákokról (*Cirripedia*) írt tanulmányában, amely az egyetlen tisztán rendszertani jellegű munkája.

Igen fontos tehát rámutatnunk: a „természetesség" többféle jelentésű fogalom. A szukkulensek családja bizonyos szempontból természetesnek tekinthető, hiszen olyan növényeket egyesít, amelyek a száraz éghajlathoz való alkalmazkodás során megvastagodott, víztárolásra képes szöveteket fejlesztettek ki. Ez a képesség azonban több evolúciós vonalon, földrajzilag távol eső területeken élő fajoknál egymástól függetlenül is kialakult (ezt nevezzük konvergenciának, 4. ábra). A szukkulensek csoportja tehát vegetatív bélyegei alapján természetesnek hat ugyan, de mivel pozsgás növények a törzsfa egészen különböző ágain is felbukkannak, evolúciós értelemben

4. ábra. Konvergencia a növényvilágban – pozsgás kutyatej (Kanári szigetek, balra) és oszlopkaktusz (Arizona, jobbra)

5. ábra. Sugaras virág (rózsa, balra) és kétoldalian szimmetrikus virág (zsálya, jobbra)

a *Succulentae* mégsem természetes! Ha a virágaikat megvizsgáljuk, ez még inkább érthetővé válik. A közös őstől való leszármazást a porzótáj és termőtáj sajátságai pontosabban jelzik, mint a száré és a levélé, vagyis – paradox módon – Linné mesterséges osztályozása több ponton közelebb állt a filogenetikailag természetes rendszerhez, mint a 67 alaktanilag természetes család egyike-másika! Ennek az a magyarázata, hogy a reproduktív szervek esetében jóval kevésbé érzékelhető a környezet hatására bekövetkező hasonló irányú változás, vagyis a konvergencia, mint a levélnél és a szárnál. A növényvilág rendszerezésében ezért a XIX. sz. második felétől kezdődően a virág felépítése, a porzók, a termők és a takarólevelek (párta, lepel, csésze) elrendeződése vált központi fontosságúvá. Az amerikai Charles E. Bessey (1845-1915) határozta meg először azt, hogy a virág felépítésében mely bélyegek ősiek, s melyek tekinthetők evolúciós értelemben újaknak. Példaképpen említhetjük a sugaras és a kétoldalian szimmetrikus virágot: a sugaras az ősi jellegű, a kétoldalian részarányos virág pedig a sugaras alaptípus módosulásaként később jelent meg az evolúció során (5. ábra). Minél több ilyen új (a szakzsargon szerint „leszármaztatott") tulajdonság figyelhető meg egy családban, annál később ágazik le a növények törzsfáján, ajánlotta Bessey.

Ez a javaslat kézenfekvőnek látszik, de annál nehezebb megvalósítani a gyakorlatban. A XX. század elején az addig leírt zárvatermő fajok száma elérte a 200.000-et. A ma ismert fajok száma 250.000 körül van, és még továbbiak felfedezése várható. Ilyen sok faj elrendezése nemzetségekbe, családokba, rendekbe s még magasabb szintű rendszertani kategóriákba igen komoly feladat. Ha pedig azt is figyelembe vesszük, hogy a vizsgálható tulajdonságok száma sok tucat is lehet, egyenként egy ősi és jó néhány újabb állapottal, akkor a feldolgozandó információ alaposan meghaladja a legjobb memóriájú botanikus képességeit is. Ennek ellenére a törzsfakészítés és az osztályozás nagy feladatával számos kiváló rendszerező is megpróbálkozott az elmúlt száz évben (hogy csak kettőt említsünk: az örmény A. Tahtadzsján vagy a magyar Soó Rezső [1903-1980]), de rendszerük sok eleme szükségszerűen szubjektív volt. Ezen próbált változtatni a 60-as években kialakult numerikus taxonómia tudományága, melynek úttörői az amerikai mikrobiológus R. R. Sokal és a brit rovarász P. H. A. Sneath voltak Az irányzat döntő érdeme volt, hogy az osztályozás folyamatát jelentős mértékben tudta függetleníteni a kutató személyes döntéseitől – és megismételhetővé tette azt, ami fontos követelmény a természettudományos kutatásban. Emellett intenzíven bevonta a matematikát és a számítógépet a rendszertani vizsgálatokba. Az osztályozó módszerek fejlesztésében azonban kissé „megfeledkezett" az evolúcióról: volt olyan numerikus taxonómus, aki megvalósíthatatlannak tartotta, hogy matematikai módszerekkel a törzsfákra valaha is következtetni lehessen.

Ma már tudjuk, hogy ez utóbbi vélekedés igencsak téves volt. Még a numerikus taxonómia megjelenése előtt egy német rovarász, Willi Hennig (1913-1976) alaposan átgondolta az ősi és a leszármaztatott tulajdonságokkal kapcsolatos elveket. Hangsúlyozta, hogy a korábbi gyakorlattal szemben nem az osztályozás az elsődleges, hanem a törzsfa (pontosabban, a kladogram) készítése. A törzsfa minden ágának teljesítenie kell egy feltételt: a rajta lévő taxonok maximális számú leszármaztatott (evolúciósan új) sajátságban egyezzenek meg! Ha ez megvalósult, akkor foghatunk hozzá a törzsfa alapján a rendszerezéshez. Vélekedése szerint csak olyan rendszertani kategóriák fogadhatók el, amelyek minden tagja ugyanattól a közös őstől származik, és ennek a közös ősnek nincs más taxonba sorolt leszármazottja. Például egy családba csak olyan nemzetségek tartozhatnak, amelyek ugyanattól a közös – általában hipotetikus – őstől származnak, és ennek az ősnek nincs rajtuk

kívül más családba sorolt utódnemzetsége. Ez a szigorú *monofiletikusság* („azonos őstől való származás") feltétele valójában Darwin elveinek pontosításaként fogható fel. Hennig még ceruza és papír segítségével számolt, s ezért 20-nál több fajra már nem tudott közelítőleg optimális törzsfákat se készíteni. Egyes, a numerikus taxonómiából kölcsönzött számítógépes eljárások továbbfejlesztésével azonban Hennig módszere a 70-es évek végétől széles körben alkalmazhatóvá vált a rendszertani kutatásokban.

A problémák azonban korántsem oldódtak meg teljesen. Viszonylag kevés olyan, jól használható morfológiai bélyeg áll rendelkezésünkre, amelyeknek mind az ősi, mind pedig a leszármaztatott állapotai is egyértelműen meghatározhatók. Ezek jelentős része kialakulhat egymástól függetlenül több vonalon is (nemcsak vegetatív tulajdonságok, hanem pl. a zárvatermőknél a kétoldali virágszimmetria, a szirmok összeforradása vagy a porzók számának megváltozása). Az ilyen jelenségek könnyen becsaphatják a hennigi elveken alapuló számításokat, s az óvatlan taxonómus akaratlanul is inkább egy Linné-féle osztályozás felé csúszhat, holott a darwini-hennigi koncepciókat akarja érvényesíteni. Filogenetikai szempontból tehát kicsi és kevéssé megbízható a morfológiai adatbázis, s valami mással is ki kell azt egészíteni…

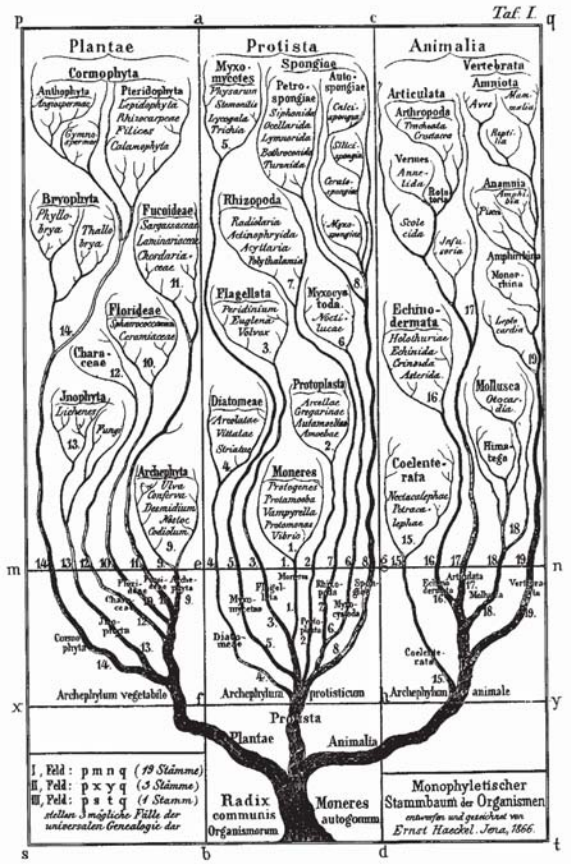
A bővítés a társtudományok – elsősorban a biokémia, a molekuláris genetika és a sejtbiológia – segítségével vált valósággá. Már a 60-as évek elején ismertté vált néhány fehérje aminosav szekvenciája, és nem sokkal később már a gének nukleotid sorrendjének a meghatározása is lehetségessé vált. Két biokémikus, Emile Zuckerkandl és Linus Pauling (1901-1994) 1965-ben megjósolta, hogy eme, sokféle építőkőből álló biopolimerek olyan nagy mennyiségű információt hordoznak, amelyek segítségével visszakövetkeztethetünk az evolúciós útvonalakra. Ennek folyományaként ezek előbb-utóbb a rendszerezésben is használhatók lesznek. Az evolúció során ugyanis a nukleotidok és az aminosavak véletlenszerűen kicse-rélődnek a gén, ill. a fehérje egy-egy pontján, a cserélődések megfelelő módszerekkel értékelhetők, s a különböző fajok ily módon összehasonlíthatók lesznek egymással – sejttette a tudományos világgal Zuckerkandl és Pauling. Vélekedésük igen hamar igazolódott, hiszen a citokróm-*c* nevű enzim aminosav sorrendjének felhasználásával az amerikai W. Fitch és E. Margoliash már két év múlva (!) elkészítette az élet első *molekuláris* törzsfáját. Ennek számos részletével mai ismereteink szerint is egyet lehet érteni: az ember a majom mellé került, majd így csatlakoznak a többi emlőshöz, a madarak mind egy csoportba kerültek, s legközelebbi szomszédjuk a teknős, külön állnak a gerinctelenek, majd a törzsfa legszélén a prokarióták következnek.

Mintegy negyven éve sejtjük-tudjuk tehát, hogy a fehérjék és a nukleinsavak összetevőinek sorrendje rendszertani szempontból is felhasználható információt sűrít magába. Egy-két évtizednek azonban el kellett múlnia ahhoz, hogy a biokémiai módszerek kellő szintre tökéletesedjenek, s a szekvenciák meghatározása már-már rutinszerűvé váljon. Leggyorsabban talán a zöld növények esetében fejlődött a molekuláris genetika. A fotoszintézisben kulcsfontosságú rubisco enzim egyik peptidláncának a génje, amely a kloroplasztiszban található, több száz növényből vált ismertté már a 90-es évek közepére. Ugyancsak sok fajból határozták meg a riboszomális RNS bázissorrendjét is. A döbbenetes az volt, hogy a zárvatermők esetében a két szekvencia igen hasonló törzsfákat eredményezett, amelyek viszont jelentékenyen eltértek minden korábbi, szubjektív alapon készült törzsfától, és nem lehetett összhangba hozni őket semmiféle osztályozással sem. Más gének bevonása, a megvizsgált fajok számának a növekedése (általában: a molekuláris genetikai adatbázis hihetetlen mértékű bővülése) az elmúlt tíz évben a többi élőlénycsoport esetében is lehetővé tette a törzsfa megszerkesztését. Időközben olyan módszereket is kifejlesztettek, amelyek az alaktani és molekuláris bélyegek együttes értékelésére alkalmasak. Kutatók százai dolgoztak és dolgoznak világszerte ma is annak érdekében, hogy minél mélyebbek legyenek ismereteink az élővilág törzsfejlődéséről. Vizsgálataik igen sokszor meglepő eredményekre vezettek, más esetekben azonban megerősítették korábbi ismereteinket. Ha javaslataikat komolyan vesszük, márpedig egyre több taxonómus hajlik erre, akkor korábbi gimnáziumi sőt, egyetemi ismereteinket alaposan felül kell vizsgálnunk. A molekuláris rendszertan azt sugallja például, hogy számos megnevezés, mint például az egysejtű, az alga, a moha, a haraszt, a páfrány, a nyitvatermő, és a kétszikű filogenetikai értelemben nem köthető semmiféle rendszertani kategóriához (pl. osztály vagy törzs), s legfeljebb valamilyen szerveződési szintet jelölhetünk vele. Rejtélyes (pl. parazita) növények rendszertani hovatartozása vált világossá a molekuláris bélyegek

alapján. Bebizonyították azt is, hogy a gombáknak semmi közük a növényekhez, és sok szempontból inkább az állatokhoz „húznak”. Ugyanakkor korábban egymástól távol állónak gondolt csoportokról kiderült, hogy filogenetikailag összetartoznak, amire az állatvilágban felismert vedlők (*Ecdysozoa*) törzscsoportja a legjobb példa (a fonálférgek egy vonalon az ízeltlábúakkal). Ezek illusztrálják talán a legjobban, hogy a molekuláris alapon készült törzsfa alkalmas olyan osztályozás létrehozására, amelyet korábban mellékesnek tartott alaktani bélyegek felhasználásával tudunk jól értelmezni.

2. Az élet törzsfája – amit ma tudunk

A híres német biológus, a darwini eszmék avatott terjesztője, E. Haeckel (1834-1919) próbálkozott meg először a biológia történetében (1866-ban) azzal, hogy az addig ismert összes élő szervezet leszármazási viszonyait egyetlen törzsfában mutassa be. A 6. ábrán látható rajza azonban nemcsak emiatt érdemel kitüntetett figyelmet. Haeckel szakított azzal a régi felfogással, hogy az élővilág két nagy csoportra, a növényekre és az állatokra osztható. Szemlélete szerint van még egy, velük egyenrangúan kezelhető nagy csoport, az egysejtűek (*Protista*), amelyeket a fa középső ágára helyezett. Ezzel a döntésével rendszertani változások olyan sorozatát indította el, amelynek eredményeképpen ma már egészen másféleképpen nézünk a növényekre, az állatokra és az egysejtűekre is. Az egysejtes állapotot korántsem tekintjük elsődlegesnek a rendszerezés szempontjából, csupán az élő anyag alapvető szerveződési szintjét látjuk benne. Tudjuk, hogy az egysejtűek világán belül jóval nagyobb citológiai, biokémiai és genetikai eltérések mutatkoznak, mint mondjuk az állatok és a növények között. Vannak egysejtűek, amelyeket teljes biztonsággal a növények közé sorolhatunk, ugyanakkor viszont kiderült: a korábban egysejtű állatnak tartott szervezetek jelentős része valójában távol esik az állatok országától. Éppen az egysejtűek alaposabb megismerése vezetett az élőlények fő csoportjainak az elkülönítéséhez, a makrotaxonómia forradalmához. A velük történtek megismerése tehát alapvető a filogenetikai viszonyok megértésében. Megjegyezzük, hogy egy forrongó kutatási területről van szó, igen sok friss eredménnyel és sokszor csak részben vagy egyáltalán nem igazolt feltételezésekkel. A részletekre és vitákra sajnos egyáltalán nem térhetünk



6. ábra. Haeckel törzsfája, az 1866-ban megjelent *Generelle Morphologie* c. művéből.

ki jelen cikkben, és itt-ott szükségképpen leegyszerűsítésekkel élünk. Az olvasó figyelmét talán így is túlságosan megterheli a sok név, fogalom és elmélet, amelyekről most szó lesz.

A hosszú úton az első előrelépés a *prokarióta* és az *eukarióta* szerveződési szint fokozatos felismerése volt, amely a francia E. Chatton (1883-1947) munkásságában jelentkezett egyértelműen: ezt a két fogalmat neki köszönheti a biológia (1925). A prokarióta (azaz a bakteriális) sejtben nincs sejtmag, nincsenek sejtszervecskék, szemben az eukarióta sejttel – hogy csak két fontos eltérést említsünk. Persze már Haeckel is tudott sejtmag nélküli egysejtűekről, amelyeket a *Protista* ágon a *Moneres* csoportba helyezett (6. ábra) és meg is jegyezte, hogy a magvas és a magnélküli sejtek között akkora a különbség, mint a „hidra és egy gerinces, vagy egy egyszerű alga és egy pálma között". Mégis, Chatton véleménye volt döntő abban, hogy a természetes osztályozásokról alkotott korábbi elképzelések hamarosan radikálisan megváltoztak. Vagyis, az élővilág felosztása alapvetően a sejten belüli szerveződés kérdése. Az amerikai H. F. Copeland (1902-1968) a prokariótákat lényegében véve azonosította Haeckel *Moneres*-ével, míg az eukariótákon belül megtartotta a *Protista* birodalmat – azaz a sejtmaggal bíró egysejtűeket – az állatok és a növények mellett. A szakmáját tekintve ökológus, R. H. Whittaker (1920-1980) a növényekkel kapcsolatos tradicionális álláspontot vizsgálta felül 1969-ben. Az alapvető táplálkozási „szokások" alapján jogosnak látta, hogy a „fotoszintetizálókat" (növények), az „emésztőket" (állatok) és a táplálékukat „abszorpcióval felvevőket" (a gombákat) külön birodalomnak tekintse. Ezzel újabb sok évszázados, sőt évezredes szemléletnek mondott ellent, hiszen kiemelte a gombákat a növények közül – de erre még visszatérünk a későbbiekben.

A molekuláris elemzések – elsősorban a riboszomális RNS alapján nyert – eredményei csak ezután jelentek meg a rendszertanban, nem kis meglepetéseket okozva. C. R. Woese és G. E. Fox 1977-ben készült filogenetikai értékelése azzal hökkentette meg a tudományos világot, hogy kimutatta: a prokarióták (azaz a baktériumok) korántsem egységesek, hanem két fő evolúciós irányt jelentenek az eukarióták mellett. Az egyik az ún. *eubaktérium*ok vonala, ahova igen sok ismert kórokozó tartozik, csakúgy, mint a régen kékalga néven ismert cianobaktériumok. A második vonal képviselői pedig arról nevezetesek, hogy számosan csak extrém körülmények között, pl. hőforrásokban és mély tengerekben fordulnak elő, viszont kórokozók nincsenek közöttük. Miután feltételezték, hogy eme szélsőséges viszonyok megfelelhetnek a Föld sok milliárd évvel ezelőtti állapotának, ősbaktériumoknak (*Archebacteria*) nevezték el őket. A nagyobb meglepetés azonban még hátra volt: kiderült az is, hogy eme „ősi" jellegű baktériumok genetikailag szinte olyan messze vannak az eubaktériumoktól, mint az eukariótáktól, és ráadásul a törzsfán az utóbbiakkal alkotnak monofiletikus csoportot! Egy következetes rendszertanos szerint emiatt az „ősbaktériumok" és az eukariótákkal sorolandók egy taxonba – s ezt a javaslatot a *Neomura* név bevezetésével a brit T. Cavalier-Smith meg is tette nemrégiben. (A név „új fal"-at jelent, utalva az eubakteriális sejtfal szerkezetének megváltozására.)

Nos, ez már bizonyosan sok a klasszikus biológián nevelkedett Olvasónak – és amúgy is előreszaladtunk egy kicsit a fejlemények ismertetésében. Hogyan lehetséges az, hogy „annyi viszontagság után" végül egy ilyen, *Neomura*-szerű, természetesnek egyáltalán nem tűnő kategóriához jusson el az élővilág klasszifikációja? Ennek megértéséhez az eukarióta evolúcióval, s főképpen az endoszimbiogenezis folyamatával kell megismerkednünk, amely majd sok részletét megvilágítja annak a törzsfának, amit a 7. ábrán láthatunk.

Fontos tudnunk, hogy az örökítő anyag, a DNS nemcsak szülőről utódra, hanem más módon, filogenetikailag távol álló fajok egyedei között is átadódhat, jelentősen növelve ezzel a rekombinációs lehetőségek számát és döntő lökést adva alkalmanként az egyébként igencsak lassú evolúciós folyamatoknak. Közvetlenül a környezetből, sejtek érintkezésével vagy éppen bakteriofágok és más vírusok közvetítésével DNS szakaszok jutottak át – és mai is átjutnak – egyik fajból a másikba. A gének átadása-átvitele mellett talán még jelentősebb volt teljes prokarióta sejtek átvétele. A bakteriális sejtfal eltűntével vagy gyengülésével lehetségessé vált a fagocitózis, melynek révén az egyik sejt bekebelezhette a másikat. Ennek eredményeképpen a bekebelezett sejt rendszerint megemésztődött, de legalább részben feloldódott a másik sejtben. Kivételes esetekben a két sejt együtt maradt, mindkettőjük számára előnyös együttélésben, szimbiózisban – amire a mai egysejtűek körében is találunk

példákat. Eme ritka események vezettek végső soron az életnek a bakteriális állapotnál jóval látványosabb és sikeresebb formáihoz, az eukarióta szervezetek kialakulásához. A szimbionta sejt ugyanis később integrálódott az anyasejtbe, funkcióinak és génjeinek egy részét elvesztette vagy „átadta" az anyasejtnek, és egy adott funkcióra specializálódott – vagyis sejtszervecske lett belőle. Az *endoszimbiogenezis* folyamatáról van szó, melynek lehetőségére – többek között – az orosz K. S. Merezskovszkij (1885-1921) és az amerikai I. E. Wallin (1883-1969) már a XX. század elején rámutatott, s akiknek elképzelései csak 1970 után, az amerikai L. Margulis szívós munkájának köszönhetően váltak teljesen elfogadottá a biológusok körében.

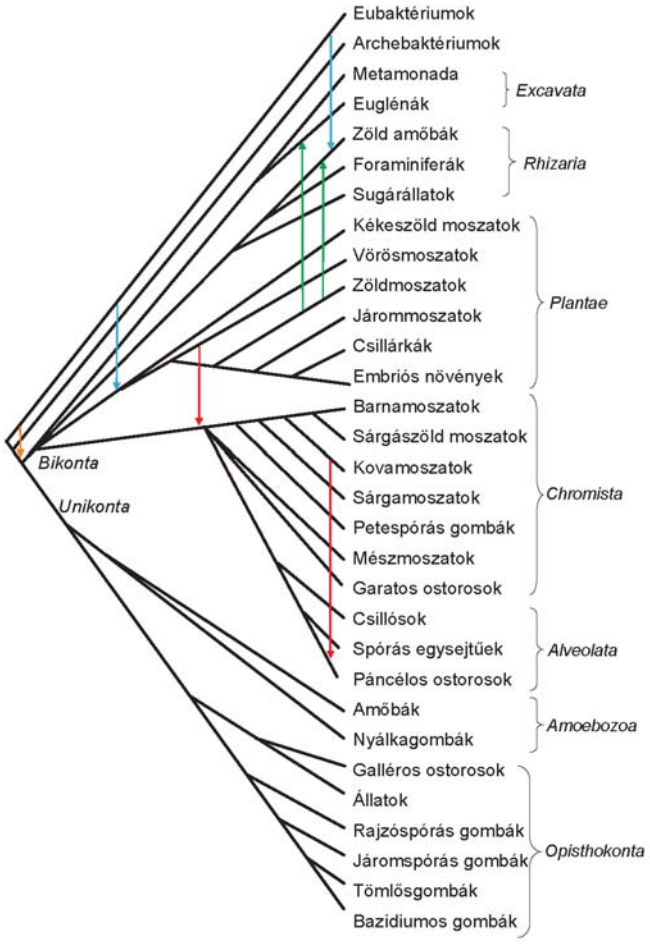
Az eukarióták kialakulásának döntő, talán első lépcsőfoka volt, amikor oxigénmentes élőhelyeken előforduló archebaktérium-szerű ősök eubaktériumokat, mégpedig úgynevezett bíbor nem-kénbaktériumokat kebeleztek be, amelyek viszont oxigén jelenlétében lélegzenek (aerob légzés). Ez a folyamat vezetett az eukarióta sejtre oly jellemző organellum, az energiát szolgáltató mitokondrium kialakulására. Ez az esemény – mai tudásunk szerint – egyszer következett be az evolúció során, lehetővé téve az anyasejt fennmaradását oxigéndús környezetben is. Valójában tehát minden eukarióta sejt plazmájában egykori prokarióták leszármazottai nyüzsögnek, önállóságukat elveszítve kis rabszolgaként működnek benne. Genetikai állományuk részben megvan, s éppen úgy hasadással szaporodnak a sejt belsejében, mint szabadon élő bakteriális őseik és mai rokonaik. (A teljesség kedvéért meg kell jegyeznünk, hogy volt egy ellentétes elképzelés is. A prokarióta-eukarióta elkülönülést egyébként igen fontosnak tartó francia mikrobiológus, R. Y. Stanier [1916-1982] nem tartotta lehetetlennek: a prokarióták ősei eukarióta sejtek egykoron elszabadult organellumai voltak.) Az eukarióta csoport tehát monofiletikus és az endoszimbiogenezis folyamata magyarázza meg számunkra az archebaktériumok és eukarióták relatív közelségét a törzsfán – vagyis azt, hogy eme két csoport evolúciója egy közös ősből indulhatott ki.

Mai ismereteink alapján természetesen nem tudunk mindent teljes bizonyossággal megállapítani az eukarióta evolúció kezdeteiről. Egyes feltételezések szerint a mitokondrium megjelenése után alakult ki a sejtmag, a sejtközpont (centriólum) és az eukarióta sejtre jellemző mozgásszervecske, az ostor. Vannak, akik ezeknél is endoszimbiotikus eredetet látnak – a sejtmag esetében például nagy, vírusszerű (!) szimbiontákat. Erre azonban jóval kevesebb bizonyítékunk van, mint a mitokondrium bakteriális gyökereire. Akárhogyan is volt, az ostorok száma, s ezzel párhuzamosan a centriólum szerkezete tűnik ma a legfontosabb fő vízválasztónak az eukariótákon belül, ami egyben megmagyarázhatja a 7. ábrán látható fő kettéválást is. A kérdést Cavalier-Smith elmélete a következőképpen világítja meg: az ősi eukariótáknak egy ostoruk lehetett, és ez az állapot jellemzi az *Unikonta* ágat, ahova az állatok és a gombák is tartoznak. A másik fő vonalon, ahova a növényeket is besoroljuk, már két ostor és két sejtközpont van, s erre utal a *Bikonta* elnevezés. A két ág elválása körülbelül 850 millió évvel ezelőttre tehető. Természetesen az egy- és kétostorosság csupán az ősi állapot megfelelője mindkét csoportban, hiszen az ostorok elvesztése vagy éppen többszöröződése is gyakori esemény volt, s ostor többnyire amúgy is csak az ivarsejteken figyelhető meg. Vannak azonban biokémiai bizonyítékok is a két fő ág elkülönülését igazolandó, pl. egyes enzimek kizárólagos jelenléte valamelyik vonalon.

Mint láttuk, Whittaker külön birodalomba osztotta a gombákat, az állatokat és a növényeket, de ma már tudjuk, hogy ennél messzebb is mehetünk régi ismereteink felülvizsgálatában. A gombák valójában az állatok legközelebbi rokonai, vagyis egymás testvércsoportjai az élet fájának *Unikonta* ágán. Az első megcáfolhatatlan bizonyítékokat erre riboszomális RNS és fehérjék szekvencia adatai alapján nem túl régen, 1993-ban közölték. Rokonságukat alaktani alapon egyetlen ostoruknak a sejt haladásával ellentétes irányultsága igazolja, innen az állat–gomba ág elnevezése, a hátulsó ostorosok (*Opisthokonta*). Az állatok hímivarsejtjein ez jól megfigyelhető, de igen sok esetben, főleg a gombák később kialakult csoportjaiban azonban az ostor már teljesen hiányzik. Ugyanakkor vannak az egyostorosak ágán olyan, hagyományosan a gombák közé sorolt élőlénycsoportok is, amelyek helyzetét ma már világosabban látjuk a nukleinsav-szekvenciáknak köszönhetően. A nyálkagombákról van szó, amelyek az *Opisthokonta* melletti ágon, az *Amoebozoa* rokonsági körébe kerültek, vagyis az amőbák (pl. a vérhast okozó *Entamoeba*) közeli rokonai. A nyálkagombák egyébként közismerten amőbaszerű szervezetek, de van egy soksejtes, spóratermő életszakaszuk is, és emiatt sorolták be őket korábban a gombák

közé. De, mint majd látni fogjuk, a gombák osztályozását illetően egyáltalán nem ez volt a legnagyobb „melléfogás”.

Az élet *Unikonta* ágán – a mitokondriumon kívül, természetesen – nincs más, bizonyosan endoszimbiotikus eredetű organellum, s ennek pontos magyarázatát még nem ismerjük. Más a helyzet a kétostorosak körében, ahol az endoszimbiogenezis folyamata az élet egymástól látványosan különböző formáinak a kialakulására vezetett. A német ökológus, A. F. W. Schimper (1856-1901) – akinek egyébként az „esőerdő” fogalmát is köszönhetjük – már 1883-ban észrevette, hogy a növényi sejtekben található színtestek (plasztiszok) hasadással szaporodnak csakúgy, mint a kékalgák. Haeckel is felismerte a kékalgák és a kloroplasztiszok közötti párhuzamosságot, és felvetette a növényi sejt szimbiotikus eredetének lehetőségét is. Merezskovszkij pedig a plasztiszokat egyenesen a növényi „sejt kis rabszolgáinak” nevezte. Ma már biztosan tudjuk, hogy a növények plasztiszának megjelenése valószínűleg egyszeri evolúciós eseménynek köszönhető: kiindulásképpen egy kétostoros, mitokondriummal már rendelkező eukarióta anyasejt kebelezett be valamilyen prokarióta sejtet, mégpedig – a sejtéseknek megfelelően – egy kékalgát. Ez utóbbi, amit 1974 óta az eukarióta algáktól való megkülönböztetésül és a baktériumrokonság hangsúlyozásaként cianobaktériumnak nevezünk, fokozatosan leegyszerűsödött, fotoszintézisre specializálódva színtestté alakult. Első ízben vált képessé ily módon az eukarióta sejt az autotróf életmódra, s ennek igen komoly következményei voltak a földi élet történetében. Azon evolúciós vonal kiindulásáról van szó, amely a növények birodalmának (*Plantae*) kialakulásához vezetett. A folyamat kezdetét egy kis algacsoport illusztrálja a legjobban: a kékeszöld moszatok (*Glaucophyta*) törzsében a színtestek belső szerkezete cianobaktériumokra emlékeztet, s a színtest két membránja között még az eubakteriális sejtfal is megtalálható. A vörösmoszatok (*Rhodophyta*) plasztiszában már nincs ilyen fal, de a színanyagok hasonlóak. A zöld növények (a zöldalgák és az összes szárazföldi növény moháktól a zárvatermőkig – gyűjtőnevükön *Viridiplantae*) közös sajátsága feltűnő színük, amit a klorofill-b nevű színanyagnak köszönhetnek, s ami – egyelőre vitatott módon –

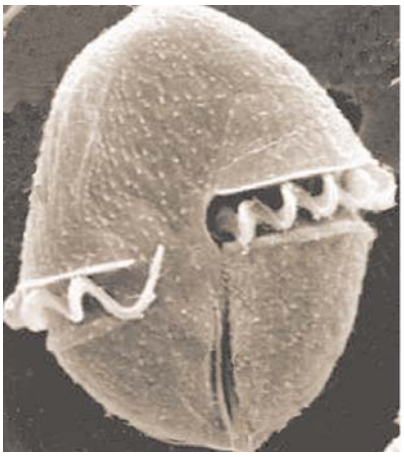


7. ábra. Az Élet Fája, ahogyan ma látjuk. A rajzon csak a legismertebb, a szövegben is említett csoportokat tüntettük fel. Színes nyilak utalnak a legfontosabb endoszimbiotikus eseményekre, amelyek összeköttetést jelentenek a már elkülönült oldalágak között.

akár egy nagyon ősi cianobaktérium öröksége lehet, de újonnan is megjelenhetett az evolúció során, például génátadás révén.

A 7. ábra tanúsága szerint tehát a növények köre viszonylag szűk, és sok olyan jól ismert csoport kimarad belőle, amelyeket hagyományosan a botanika tárgyal. Hiányolhatjuk a fenti felsorolásból például az óceánok óriásait, a barnamoszatokat. Ezek tehát nem lennének növények? És a kovamoszatok sem? Mi a helyzet vajon az „állati módon" táplálkozó, de fotoszintézisre is képes, zöld színtesttel bíró *Euglénáv*al? Állat-e vagy növény? Valóban, a rendszertan ma már a növények definícióját a *Plantae* regnum tagjaira szűkíti le. Ennek magyarázata a plasztisz eredetében keresendő: növénynek azokat az élőlényeket tekintjük, amelyek színtestei közvetlenül egy cianobaktérium bekebelezéséből származnak, vagyis az úgynevezett *elsődleges endoszimbiogenezis* révén jöttek létre. A többi fotoszintézisre képes élőlény esetében más folyamatok vezettek a plasztisz kialakulására. A barnamoszatok, a kovamoszatok és még sok más algacsoport esetében a közös ős, az eukarióta anyasejt ugyanis nem cianobaktériumot, hanem egy *másik, színtesttel már rendelkező eukarióta sejtet* – nevezetesen egy vörösalgát – fogadott be magába! Ennek legjobb bizonyítékát a garatos ostorosok (*Cryptophyta*) törzse szolgáltatja, hiszen plasztiszukban az egykori vörösalga sejtmagjának a maradványai is megtalálhatók. A maradvány DNS nukleotid-szekvenciája pedig leginkább egyes vörösmoszatok magbeli DNS-ére hasonlít. De nemcsak a klasszikus botanika egyes moszatjai tartoznak ide, a *Chromista* néven elkülönített birodalomba (nevük a sokféle színanyagra utal), hanem egykor gombának tartott szervezetek is. Példaként a petespórás „gombák" (*Oomycota*) említhetők, amelyek legismertebb képviselője a peronoszpóra. A speciális parazita vagy szaprofita életmód miatt ezen élőlények, amelyek tehát távoli rokonságban sincsenek a valódi gombákkal, már elvesztették színtestjeiket. A plasztisz egykori meglétét viszont molekuláris bizonyítékok igazolják: egy petespórás gomba sejtmagjában cianobaktérium-eredetű gént mutattak ki, ami nyilván egy korábbi plasztiszból került oda sejten belüli génátadás révén. Hasonló a helyzet az egysejtűek *Alveolata* néven elkülönített csoportjával (nevük a sejtmembrán alatti üregekre, alveólusokra utal), mert ezek jelentős részében is eltűnt a színtest az évmilliók során. A spórás egysejtűek sok fajában, mint például a malériáért felelős *Plasmodium* esetében viszont nemrégiben megtalálták a színtestek maradványait, amelyek – most már talán nem is annyira meglepő módon – a vörösalgák színtesteit idézik. Nem is olyan régi tankönyvekben a spórás egysejtűek az állatok rendszerében foglaltak helyet (vö. „egyféle magvúak" törzse), de ettől láthatólag már jó messze vagyunk…

És akkor még nem beszéltünk a *Chromista–Alveolata* ág legkülönösebb tagjairól, a páncélos ostorosokról (*Dinophyta* v. *Dinoflagellata*). Náluk is megvan a vörösalga eredetű színtest, amelynek eredete az előző bekezdésben leírt, ún. *másodlagos endoszimbiogenezis* alapján magyarázható. A páncélos ostorosok azonban „nem elégedtek meg" ezzel, és egy további endoszimbiotikus folyamat révén egy újabb plasztisszal gazdagodtak. Köreikben a szimbiotikus folyamatok egész tárháza figyelhető meg, például az, amikor az anyasejt egy kovamoszatot kebelezett be s alakította át színtestté (8. ábra). Ez a lépés az előzőekre is „rátesz egy lapáttal", hiszen itt a kovamoszat integrálódásával az endoszimbiogenezis még magasabb, *harmadlagos* szintjét érjük el (vagyis a plasztisz eredete: cianobaktérium - vörösalga - kovamoszat). A kovamoszatok mellett garatos ostorosok, mészmoszatok és más algák is szerepeltek endoszimbionta partnerként egyes fajokban. Ugyanakkor a páncélos ostorosok sokszor együtt élnek – valódi szimbiózisban – egyéb szervezetekkel, például korallokkal, férgekkel, puhatestűekkel, és más egysejtűek belsejében is megtalálhatók. Vagyis, a szimbiózis sejten belüli és sejten kívüli változatait tekintve minden bizonnyal csúcstartók az élővilágban.



8. ábra. A *Kriptoperidinium* nevű páncélos ostoros, a benne lévő plasztisz valamikor önálló kovamoszat volt…

Vajon hol fordul elő páncélos ostoros, mint sejten belüli, de abba nem integrálódott szimbionta? Egy,

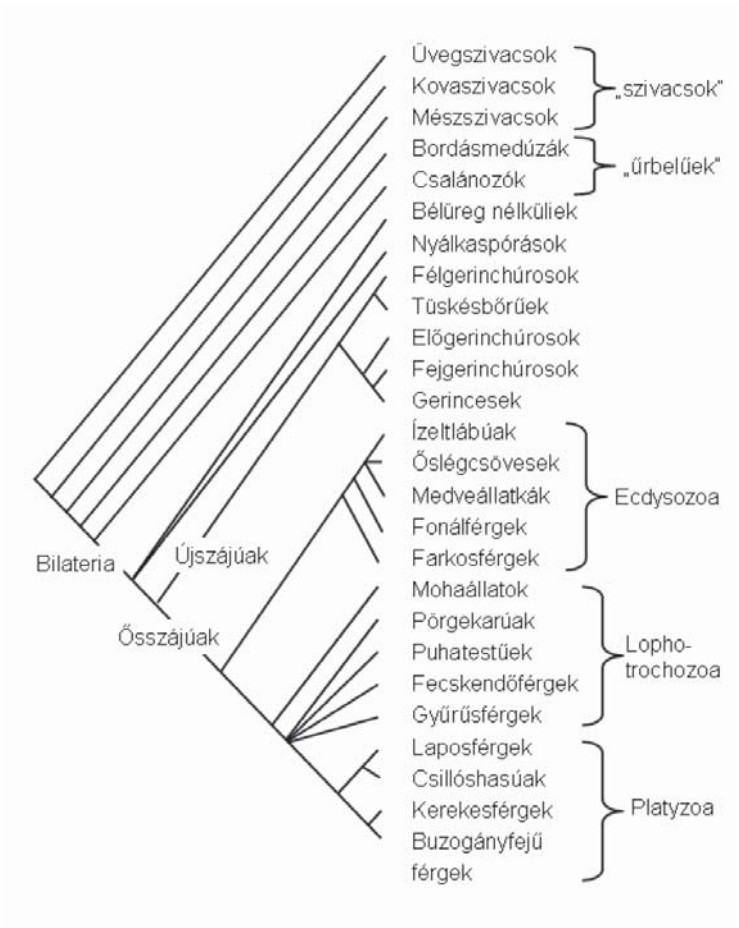
eddig még nem említett csoport, a *Rhizaria* (gyökérlábúak) birodalmába tartozó foraminiferák és sugárállatkák (amelyek nem állatok) élnek velük a legnagyobb békében. Egyetlen sejtjüket gyakran védi külső héj, és kétostoros állapotot csaknem mindegyiknél megfigyelhetünk valamely életszakaszukban. Különleges csoportjukat alkotják a zöld amőbák (*Chlorarachniophyta*), amelyek színe (másodlagos) endoszimbiotikus eredetű zöldalgáktól származik. A plasztiszban megtalálható az alga csökevényes sejtmagja is – ebben tehát a garatos ostorosokhoz hasonlítanak. (Bár, mint láttuk, azoknak vörösalga erdetű a plasztisza.) A fotoszintézis mellett fagocitózis útján is táplálkoznak, vagyis tipikusan mixotróf élőlények. Rokonsági körükbe tartozik az ugyancsak zöld *Paulinella chromatophora*, amelyről viszont csak nemrég derült ki, hogy két darab plasztisza közvetlenül egy cianobaktérium beolvadásából ered. Ez pedig arra utal, hogy az elsődleges endoszimbiogenezisnek egy, a növényektől független másik megvalósulásáról beszélhetünk. Az *Excavata* csoportba is egysejtűek tartoznak, két vagy több ostorral, vájatszerű sejtszájjal, ami megmagyarázza nevük eredetét. Legismertebb képviselőik az *Euglená*k, amelyekről tehát most válik nyilvánvalóvá, hogy nem tartoznak sem a növények, sem az állatok közé, bár növényi és állati módon is képesek táplálkozni. Fotoszintézisre azok az *Euglena* fajok képesek – és ezen a ponton a már edzett Olvasó biztosan nem fog meglepődni –, amelyek plasztisszal rendelkeznek, s ami náluk is egy zöldalga valamikori beolvadásából származik. Láttuk tehát, hogy az endoszimbiotikus folyamatok sok evolúciós vonalon, sokféle formában, egymástól függetlenül bekövetkeztek, döntő módon befolyásolva az élővilág sokféleségét. Az endoszimbiózis alapján sok minden megmagyarázható az élet fájának főbb ágain. A mellékelt rajz persze nem „végleges", csupán mai ismereteink egyszerű összesítése. Olyan törzsfát, amelynek minden részlete bizonyság lenne, még senki sem közölt, és valószínűleg nem is fog egyhamar. Újabb citológiai és molekuláris vizsgálatok pedig nagy meglepetésekkel is szolgálhatnak, különösen a ma még kevésbé ismert egysejtű szervezetek esetében. Ugyanakkor bőven maradt még részletezni való, különösen a közkedveltebb csoportokat, az állatokat és a növényeket illetően – s erre a következő részben kerül sor.

3. Az állatok és növények törzsfája

Az élet fejlődéstörténetében a soksejtű szervezetek számos, egymástól független vonalon is kialakultak, alátámasztva a többsejtűség evolúciós előnyét az egysejtű létformával szemben. A molekuláris módszerekkel készült törzsfák igazolják, hogy ez a változás a gombák és a növények körében többször is bekövetkezett. Nem ez a helyzet az állatokkal (*Animalia*): a földi élet fajokban leggazdagabb országa egyetlen fő átmeneti lépésnek köszönheti létét. Mint sok zoológus már korábban is sejtette, az állatok közös őse a mai galléros ostorosokhoz volt a leghasonlóbb, hiszen laza telepeiket idéző sejtcsoportok a szivacsokban és más állatokban is megtalálhatók. Mindezt a molekuláris rendszertan eredményei fényesen igazolják, hiszen a galléros ostorosok ága utolsóként válik le az állatok előtt (7. ábra).

A további részleteket illetően azonban a klasszikus zoológia és a molekuláris biológia eredményei gyakran ellentmondanak egymásnak. A hagyományos felfogás szerint, amelynek gyökerei E. Haeckelig vezethetők vissza és ami az amerikai L. H. Hyman munkásságában kristályosodott ki a múlt század közepén, az állatvilág evolúciója az egysejtűekkel kezdődően egy lineáris komplexitási sort követ. Ezt a testfelépítés legalapvetőbb jellemzői támasztják alá, pl. a csíralemezek száma, a testüreg alakulása, a csíra barázdálódása, szelvényezettség, a szájnyílás és a lárvaállapot egyes sajátságai. Ennek megfelelően a fokozati sor első lépcsőjén vannak a szivacsok (*Porifera*), amelyeknek még valódi szöveteik sincsenek. Előrelépést jelentenek az űrbelűek (*Coelentarata*, pl. csalánozók), melyek szervezete két csíralemezből, az ektodermából és az entodermából fejlődik, és sugaras szimmetriájú. A következő lépcsőfok egy harmadik csíralemez, a mezoderma megjelenése, amely egyúttal a kétoldali (bilaterális) szimmetria kialakulásával is jár. Az ennek alapján *Bilateria*-nak nevezett tagozaton belül a legegyszerűbb szervezeteknek nincs testüregük (pl. laposférgek) vagy az csak nyomokban ismerhető fel (fonálférgek, kerekesférgek és több más kis csoport). Ez megindokolja a testüreg nélküliek (*Acoelomata*), ill. áltestüregesek (*Pseudocoelomata*) elnevezéseket. A valódi testüreges állatok (*Coelomata*) mezodermájában már hámsejtekkel borított üregeket találunk. A szájnyílás kialakulásának megfelelően két fő fejlődési vonaluk különíthető el: az ősszájúak és az újszájúak. Az elsőbe igen nagy fajszámú törzsek tartoznak, mint például a puhatestűek, a gyűrűsférgek és az ízeltlábúak, az utóbbi kettő a szelvényezettség alapján közeli rokonként, egy

9. ábra. Az állatok főbb csoportjainak filogenetikai kapcsolatai.



szupertörzsben (*Articulata*). Az újszájúak körében visszatér a sugaras szimmetria (tüskésbőrűek) vagy pedig a belső váz megjelenésével a kétoldali részarányosság még erőteljesebbé válik (gerincesek).

A fenti sorba persze nem tudtak minden állatfajt beilleszteni: mindig voltak olyan enigmatikus törzsek, amelyek rendszertani hovatartozásáról ádáz viták dúltak a zoológusok körében. A komplexitási sor legfőbb problémája az, hogy a rejtélyes rokonságú (bár néha egészen jól ismert) csoportok némelyike nem a bonyolultság növekedésének, hanem életmódbeli változásoknak betudható leegyszerűsödésnek köszönheti létét. Például szolgál erre az állatvilág egyetlen egysejtűeket is magába foglaló törzse, a nyálkaspórások (*Myxozoa)*, amelyeknél a parazita életmód következtében másodlagosan jött létre az egysejtes állapot. Ilyen lények esetében a tradicionális morfológia tehetetlen, s a genetikai adatok kladisztikai elemzése jelenti az egyetlen megoldást, melynek úttörői az amerikai K. G. Field és munkatársai voltak. Ők közölték az állatok első részletes molekuláris törzsfáját, a riboszóma kis alegységének RNS nukleotid-szekvenciája alapján, 1988-ban. Az eltelt két évtizedben végzett széles körű kutatások pedig olyan eredményekkel szolgáltak, amelyek a fenti komplexitási sort csak részben erősítik meg, és számos új szempontot vetnek fel az állati evolúció értelmezésében.

Az állatok törzsfájának legfrissebb változatát látjuk a 9. ábrán, amely messzemenően figyelembe veszi a morfológiai megfontolásokat is, bár lényegileg molekuláris alapokon készült. A rajzon csak a legfontosabb és legismertebb csoportokat tüntettük fel, mert az összes állattörzs rövid említése is meghaladná cikkünk kereteit. Az első szembetűnő jelenség az, hogy a szivacsok törzse nem egységes, hanem három kisebb ág formájában jelentkezik: a mész-, a kova- és az üvegszivacsok korán elkülönült vonalainak megfelelően. Ez önmagában még nem jelentene gondot a filogenetikus rendszerezők számára, ha az összes szivacs legközelebbi közös őse nem volna egyúttal más szervezetek őse is. Itt azonban a szivacsok nem az egyedüli leszármazottak – amire a biológusok úgy hivatkoznak, hogy a törzs *parafiletikus*. (Szemben a monofiletikus eredettel, melynek jelentését cikkünk előző részeiben már tisztáztuk.) Mint majd látni fogjuk, a parafiletikusság jelensége a törzsfa más

pontjain is gyakran megfigyelhető, időnként nem kis fejfájást okozva a rendszertan művelőinek. A monofiletikusság hiánya s a parafiletikusság megjelenése ugyanis sok esetben „felelős” a régi és az új osztályozások ellentmondásaiért. A szivacsok filogenetikai osztályozásban három szivacs-törzs elkülönítése lenne a legtermészetesebb megoldás – legalábbis a riboszomális gének alapján.

Az űrbelűek helyzete összhangban van a fokozati sorral: az eddigi eredmények alapján úgy tűnik, hogy a bordásmedúzák ágaznak le előbb, s csak ezután következnek a közismert csalánozók, ahová a hidrák, tengeri rózsák, korallok és medúzák tartoznak. Ide ékelődik be a korongállatkák (*Placozoa*) egészen kicsi törzse is, amelyet egyetlen egy ismert faj, a *Trichoplax adhaerens* képvisel. Igen különös szervezet ez: teste lapított, alaktalan sejtcsomó, amelyben négyféle sejttípus létezik mindössze. Ennél még érdekesebb, hogy az eddigi adatok szerint övé a legkisebb állati genom, 6 pár kromoszómája viszonylag kevés DNS-t tartalmaz. Ugyanakkor az amerikai S. L. DellaPorta és munkatársai tavaly mutatták ki, hogy mitokondriumának génállománya viszont sokkal nagyobb, mint az átlagos állati mitokondriumé – és ebben a galléros ostorosokra és egyes gombákra emlékeztet leginkább. Mitokondriális génjeinek sorrendje pedig arra utal, hogy ez a törzs adja az első oldalágat az állatok törzsfáján – még a szivacsok előtt! –, ellentétben a riboszomális gén alapján kapott fával. Emiatt nem is tüntettük fel az ábrán, jelezve, hogy a különböző gének v. genomok alapján nem feltétlenül kapunk egyező eredményeket – ami többek között az egyes gének eltérő ütemű evolúciós változásaira utal és nyilvánvalóan további vizsgálatokat tesz szükségessé. A korongállatka esetében ez nem lesz probléma, hiszen 2008 óta teljes génállományának bázis-sorrendjét is ismerjük.

A kétoldalian részarányos állatok, a *Bilateria* törzscsoportjának monofiletikusságát a molekuláris törzsfa is igazolja. Ezen belül azonban a korábban átmenetinek gondolt csoportok, a testüreg nélküliek és az ältestüregesek többfelé szóródnak – és nem az első oldalágakat adják, amint az a fenti fokozati sor logikájából következne. A nyálkaspórások és bélüreg nélküliek kis csoportján kívül ugyanis minden átmenetinek tűnő szervezet csak jóval később jelenik meg a törzsfán. Igen figyelemre méltó tény, hogy a *Bilateria* ágon belül is felfedezhető az ősszájúak és az újszájúak dichotómiája, bár nem teljesen abban a formában, ahogyan korábban gondolták. (Emiatt sok zoológus nem is javasolja e kategóriák megtartását.) Az újszájúak köre a félgerinchúrosok, a tüskésbőrűek, a zsákállatok, a fejgerinchúrosok és a gerincesek törzseire szűkül le. Az ősszájúak pedig két fő ágra oszlanak tovább – és itt jelentkezik a legtöbb meglepetés. Az elsőbe olyan állatok tartoznak, amelyek kültakarója a test növekedését csak vedléssel tudja követni. Innen ered az *Ecdysozoa,* azaz vedlők elnevezés (ecdysis = vedlés), amelyet A. M. A. Aguinaldo és kutatócsoportja (USA) alkalmazott először 1997-ben. Eszerint tehát az ízeltlábúak, őslégcsövesek, fonálférgek, medveállatkák és más kis törzsek (pl. a korábban ältestüregesnek tartott farkosférgek) monofiletikus csoportot alkotnak – jelezve azt, hogy a vedlés képessége a legközelebbi közös ősükben alakulhatott ki. A szelvényezettség viszont nem bizonyul alapvető ősi sajátságnak: megdől az articulata hipotézis, hiszen az ízeltlábúak és a gyűrűsférgek vonalai jóval előbb elváltak egymástól. Ezen a második vonalon, amelyet *Lophotrochozoa* néven különít el a tudomány, a koszorúslárva (trochophora) megléte jellemzi a gyűrűsférgeken kívül a puhatestűeket és a fecskendőférgeket. Itt találunk továbbá korábban újszájúként ismert csoportokat is, mint pl. a pörgekarúak és a mohaállatok, amelyek közös sajátsága a tapogatókoszorú (lophophor). Mellettük van még egy nagy törzscsoport, amelyet T. Cavalier-Smith javaslata alapján *Platyzoa* („lapított állatok”) néven illethetünk, s ahova – mint fentebb utaltunk már rá – testüreg nélküliek (laposférgek nagy része, csillóshasúak) és ältestüregesek (pl. kerekesférgek és buzogányfejű férgek) tartoznak. Helyzetük igazolni látszik azt a feltételezést, hogy felépítésük leegyszerűsödés eredménye és nem egy korai fejlődési stádium tükrözője. A bokorszerű sokszoros elágazás jól mutatja a *Lophotrochozoa* és a *Platyzoa* kapcsolatának bizonytalanságait, amelyeket csak további gének bevonásával lehet majd megszüntetni.

Természetesen a fán „felfelé” haladva, az állattörzseken belül is jelentősek és igen érdekesek a változások, de már nincs helyünk ezekre részletesen kitérni. Csak példaként említjük meg, hogy a rákok osztálya is parafiletikusnak bizonyult, hiszen a rovarok – pontosabban a hatlábúak – közibük ékelődnek. Logikus tehát kettőjük együttesét a csápos ízeltlábúak (*Pancrustacea*) néven illetni, hiszen ily módon monofiletikus taxonhoz jutunk. A legismertebb példát a parafiletikusságra pedig a gerincesek szolgáltatják: a madarak voltaképpen a

hüllők egy igen erősen, sok újonnan kialakult sajátsággal jellemezhető vonalát képviselik. Ma is élő testvércsoportjuk a krokodilok, amelyekkel az *Archosauria* csoportba vonhatók. Ha pedig még feljebb megyünk a törzsfán, akkor a madarakon belül a keselyűk esete emelhető ki: molekuláris elemzések igazolták egyes ornitológusok régi gyanúját, hogy az újvilági keselyűk közelebb állnak a gólyafélékhez, mint a ragadozó madarakhoz, vagyis a „keselyű-jelleg" konvergencia eredménye csupán.

A fokozatosság persze a zöld növények tárgyalásában is felmerülhet: elegendő ha az egysejtű, fonalas, lemezes és parenchimatikus alga, moha, haraszt, nyitvatermő, zárvatermő sorozatra gondolunk. Ez a „komplexitási sor" azonban már csak azért is félrevezető, mert a többsejtes állapot a zöld növények szubregnumán (*Viridiplantae*) belül többször, egymástól függetlenül is kialakult. A mohák pedig nem ősei a harasztoknak, mint ahogy a mai harasztok sem lehetnek ősei a nyitvatermőknek, ill. a mai nyitvatermők sem előfutárai a zárvatermőknek. A zöld növényeken belüli viszonyokat a lineáris sor helyett természetesen egy törzsfa ábrázolhatja hitelesebben (10. ábra). A rajz sok független elemzés egyfajta szintézise, de elsősorban a kloroplasztiszban található gének nukleotid-szekvenciáján alapszik. Miután a leegyszerűsödés jelensége a növényvilágban nem annyira gyakori, mint az állatoknál, a növények rendszerében – legalábbis törzsi szinten – valamivel kisebb a felfordulás, mint az állatokéban. Mindenesetre sok jól ismert csoport parafiletikusnak bizonyult (az ábrán idézőjelben), utalva arra, hogy az ősi tulajdonságokkal csínján kell bánnunk. Ezen taxonok körülhatárolásában ugyanis elsősorban nem a leszármaztatott bélyegekre alapoztak eddig a botanikusok.

Láttuk, hogy az „alga" szónak ugyanúgy nincs rendszertani jelentése, mint a „féreg"-nek, de még a zöld algák szűkebb csoportja sem tekinthető egységesnek. Az ősi egysejtű típusból két fő irányba vezetett az evolúció: a szűkebb értelemben vett zöldalgák (*Chlorophyta*) felé, ill. a másik ágon a csillárkamoszatok és rokonaik (*Charophyta*) irányában. Jelentős eltérések vannak közöttük például a sejtosztódás mechanizmusában, és elkülönülésüket a molekuláris törzsfa is igazolja. A szárazföldi növényi lét szempontjából a csillárkamoszatok bírnak különös jelentőséggel: a *Charales* rend a szárazföldiek legközelebbi ma élő rokona. Miután a csillárkák mind édesvíziek, rögtön adódik a következtetés: az élet – ellentétben a korábbi feltételezésekkel – nem a tengerből, hanem folyókból, tavakból kiindulva hódította meg a szárazföldeket. Vagyis a csillárkákhoz hasonló, hínárokra emlékeztető, parenchimatikus testfelépítésű moszatok lehettek az ősei a szárazföld első fotoszintetizáló szervezeteinek, amelyek elterjedése egyúttal lehetővé tette a gombák és az állatok evolúciós kiterebélyesedését is.

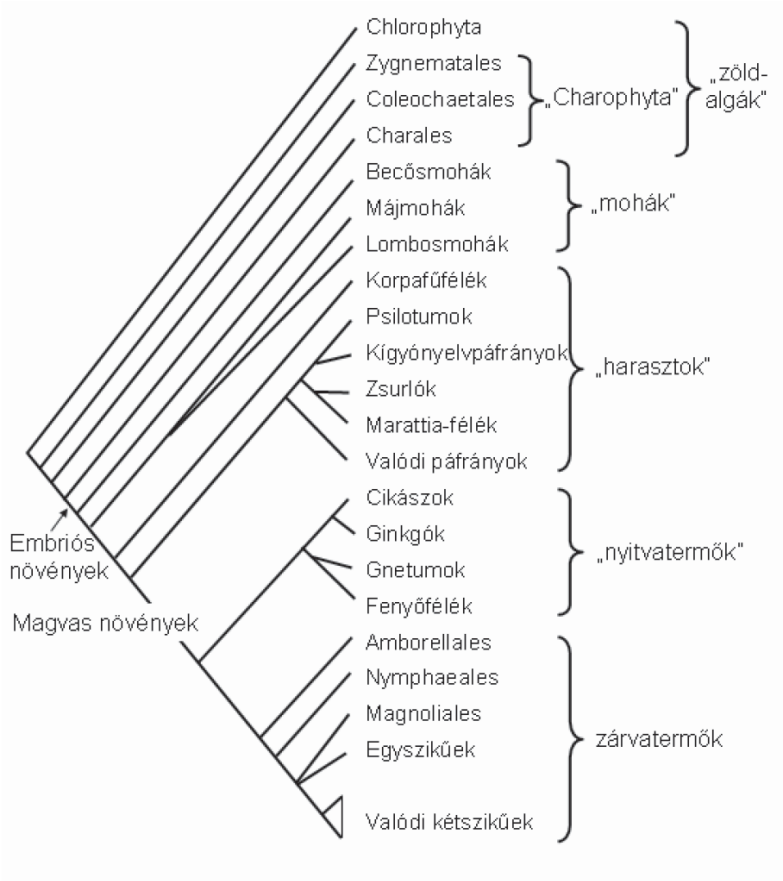
Nyilvánvaló a feltételezés, hogy az első valódi szárazföldi növények mohaszerűek lehettek. Emellett sok tény szól, pl. a májmohák jelenlétére utaló spóraleletek kb. 450 millió évvel ezelőttről, a becősmohák sejtjeinek egyetlen egy, a *Zygnema* algákéra emlékeztető hatalmas kloroplasztisza, vagy a moha-előtelepek fonalas algaszövedéket idéző megjelenése. A molekuláris értékelések is ezt támasztják alá, kizárva a ma élő mohák monofiletikus jellegét, ugyanakkor még bizonytalanságban hagyva bennünket arról, hogy melyik mohacsoport adja az első leágazást a szárazföldi növények törzsfáján. Annyi bizonyos, hogy nem a lombosmohák, mert ők jóval több evolúciós újítással rendelkeznek, mint a másik két mohatörzs.

A szárazföldi növények közös sajátsága az embrió (csíra) léte, vagyis az, hogy a megtermékenyítést követően az új egyed egy ideig az anyanövény védelmét élvezi. Innen ered a moháktól a zárvatermőkig terjedő összes növény gyűjtőneve: *Embryophyta*. Csírára utaló halvány jelek egyébként már a csillárkamoszatok körében is megfigyelhetők: a *Coleochaete* esetében a megtermékenyített petesejt mindvégig az anyanövényen marad! A moháknál az embrióból kifejlődő sporofiton (spórákat termelő) teljes életszakasz az anyanövénykére van utalva. Ez csak egy kezdeti, tétova lépés a szárazföldi léthez való alkalmazkodásban: a harasztoknál a sporofiton egy idő után már függetlenedik és önálló életet él, míg a nyitvatermőknél a helyzet megfordul: az ivarsejteket termelő gametofiton szakasz lesz teljes egészében a sporofiton védelmére bízva, ami még kifejezettebbé válik a zárvatermőknél.

A szárazföldi lét másik fontos feltétele a szállítószövetek megjelenése. Ez a mohákkal párhuzamosan kialakuló harasztok körében figyelhető meg. A harasztok nem monofiletikus csoport, egyik ág a korpafűfélék irányába fejlődött, amelyek legnagyobb része réges-régen kihalt (pl. a kőszéntelepeket adó pecsétfák és pikkelyfák). A másik fő vonalon jelenik meg a többi haraszt monofiletikus csoportja, amelyeket akár páfrányoknak is nevezhetnénk, mert az ide tartozó fajok 98%-ának valóban páfrányszerű a megjelenése. A bökkenő csak az, hogy közibük ékelődnek a tőlük morfológiailag nagyon is eltérő zsurlók, és a villás elágazású, sokszor levéltelen psilotum-félék, amelyek a növényeknél megfigyelhető leegyszerűsödés szép példái. Esetükben annyira drasztikus volt ez a változás, hogy sokáig a legősibb harasztok máig élő képviselőinek tartották őket, s csak a molekuláris elemzések bizonyították be egykori páfrány mivoltukat.

A harasztok szaporodása, szállítószöveteikkel ellentétben, nem mutat előrelépést a mohákkal szemben, ui. spórákkal történik. Ezek igen nagy számban termelődnek, „sorsuk" azonban száz százalékig a véletlenre van bízva. A szárazföldi léthez való alkalmazkodás fontos jeleként azonban kialakult a mag, benne a fiatal utódnövénnyel, az embrióval. A mag tette igazán sikeressé a nyitvatermőket és a zárvatermőket, amelyekre együttesen magvas növények (*Spermatophyta*) néven hivatkozhatunk. A mag evolúciós előnyeit a spórás szaporodással szemben bizonyítja, hogy a nyitvatermőktől függetlenül több haraszt-csoportban is megjelent.

A ma élő nyitvatermők négy ágra oszlanak (10. ábra). Ezek külön-külön biztosan monofiletikusak, de együttesükről mindezt csak sejtjük – tehát célszerű négy törzset elkülönítenünk. A gyógynövényként ma már széles körben ismert *Ginkgo biloba* az evolúció során „magára maradt" törzsében, míg a fenyőfélék virágkorukat élik ma is. A molekuláris vizsgálatoknak köszönhetően bizonyosodott be teljesen, hogy a toboz nélküli tiszafák nem külön osztályt, hanem csupán egy leegyszerűsödési vonalat jelentenek a többi fenyő között. Biztosan nyitvatermő – de a maiaktól távol álló – őse volt a zárvatermőknek, melyek „találmánya" a mag jobb védelmét, és szélesebb körű elterjedését biztosító termés. Klasszikus felosztásuk egyszikűekre és kétszikűekre morfológiai alapon teljesen logikus ugyan, de nem hozható összhangba a törzsfával. Az amerikai M. W. Chase, D. E. Soltis



10. ábra. A zöld növények főbb csoportjai közötti evolúciós kapcsolatok.

és sok munkatársai 1993-as vizsgálatai óta tudjuk, hogy a zárvatermők csoportja nem a kétszikű-egyszikű szembeállítás alapján válik ketté. Az első, apró leágazások mind kétszikűek, és csak később következik az egyszikűek önmagában monofiletikus oldalága. A zárvatermők törzsfájának meghatározása az utóbbi évtizedben az egyik legintenzívebben kutatott témává lett a filogenetikai rendszertanban: egyre növekvő számú fajt vonnak be az értékelésbe, és ezzel párhuzamosan változik a legelső oldalágat adó taxon neve is. Erre a megtisztelő címre egyre biztosabban Új Kaledónia bennszülött cserjéje, az *Amborella trichopoda* tarthat számot. Közeli rokonságát a zárvatermők közös ősével számos nyitvatermő jellege igazolja. A zárvatermők törzsfáján a sziklevelek száma helyett a virágporszem sajátságai váltak fontossá: alapesetben a zárvatermők pollenszeme egyetlen hasítékkal nyílik. Ezt a típust azonban a fa egy pontján a hármas felnyílású pollen váltja fel. Ilyen virágporszem jellemzi a kétszikűek később kialakult nagy fajszámú csoportját, a „valódi" kétszikűeket („eudicots"). A molekuláris eredményeknek köszönhetően számos igen nagy család (pl. fészkesek, rózsafélék, hüvelyesek) monofiletikussága egyértelműen bebizonyosodott. Vannak azonban olyanok is, amelyekről ez nem mondható el: például a tátogatók (*Scrophulariaceae*) legtöbb képviselője az útifűfélék és a vajvirágfélék családjába került át. A családok összetételének megerősítése, ill. megváltozása mellett a zárvatermők esetében a legérdekesebb eredmények az élősködő fajok pontos helyére vonatkoznak. Az állatokhoz némiképp hasonlatosan, esetükben is a parazitává válás következtében leegyszerűsödött külső sajátságok jelentették eddig a legtöbb gondot a botanikusoknak. A molekuláris kladisztika mutatta ki például, hogy a világ legnagyobb virágának, a borneói *Rafflesia*-nak mi a rokonsága: ezek a rendszertanilag eddig besorolhatatlan élősködők a kutyatejfélék (*Euphorbiaceae*) családjának egy igen erősen specializálódott belső vonalának felelnek meg.

Csak néhány példával illusztráltuk, hogy a molekuláris módszerek mekkora változtatásokat eredményeztek az állatok és növények törzsfáján, a vastagabb ágaktól egészen a gallyakig. Eme tanulmány végső üzenete pedig talán legyen az, hogy az élővilág törzsfája és rendszere nem állandó, „kőbe vésett" alkotás – és nyilvánvalóan soha sem lesz végleges, legfeljebb csak közelítés egy pontosan nem azonosítható állapot felé. „Pesszimizmusunkat" az támasztja alá, hogy 1) a törzsfa múltbeli események rekonstrukciója, így soha sem nyerhetünk teljes bizonyosságot annak helyességéről és 2) az evolúció természetesen soha sem áll meg, és egyes csoportok esetében igen rövid idő alatt is lényeges változásokat produkálhat. Bár a molekuláris módszerek igen sok új eredménnyel gazdagították a rendszertant, számos esetben tisztáztak vitás kérdéseket és új elképzeléseknek adtak teret, mégsem mentesek a problémáktól. A *Trichoplax* példája arra int bennünket, hogy a genetikai információ különböző forrásai eltérő eredményekre vezethetnek, az *Amborella* pedig arra figyelmeztet, hogy mindig felbukkanhat egy addig figyelmen kívül hagyott „meglepetés taxon", melynek bevonása nagy felfordulást okozhat az addig biztosnak vélt törzsfában. Mindenesetre sohasem voltunk még olyan közel a biológusok álmához, az „egyetlen igazi törzsfa" megszerkesztéséhez és az arra alapozó filogenetikai rendszertan kidolgozásához, mint manapság.

A szerző publikációi ebben a témában

Podani, J. 2005. Földindulás a szárazföldi növények osztályozásában. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest. p. 88.

Podani J. 2006. Amit az élet törzsfájáról ma tudunk. In: Ujhelyi, P. (szerk.), A Kárpát-medence gombái és növényei. Kossuth, Budapest. pp. 13-18.

Podani J. 2007. A szárazföldi növények evolúciója és rendszertana. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest. 2. jav. kiadás.

Podani J. 2007. A földi élet törzsfája és a növények rendszerezése. In: Botanika II. Rendszertan. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest. pp. 219-236.

Podani J. 2007. Magyarország edényes flórája a nagymérvű rendszertani változások tükrében. Bot. Közlem. 94: 155-174.

Podani J. 2007. Rendteremtés a biológiai osztályozásban. Élet és Tudomány 62 (29): 902-905.

Podani J. 2007. Az élet törzsfája. Élet és Tudomány 62 (30): 943-946.

Podani J. 2007. Növények, állatok és egysejtűek. Haeckel törzsfája. Élet és Tudomány 62 (30): 958.

Podani J. 2007. Új rokonok – molekuláris alapon. Élet és Tudomány 62 (32): 1008-1011.

Podani J. 2010. Evolúció, törzsfa, osztályozás. Magyar Tudomány 171(10):1179-1192.