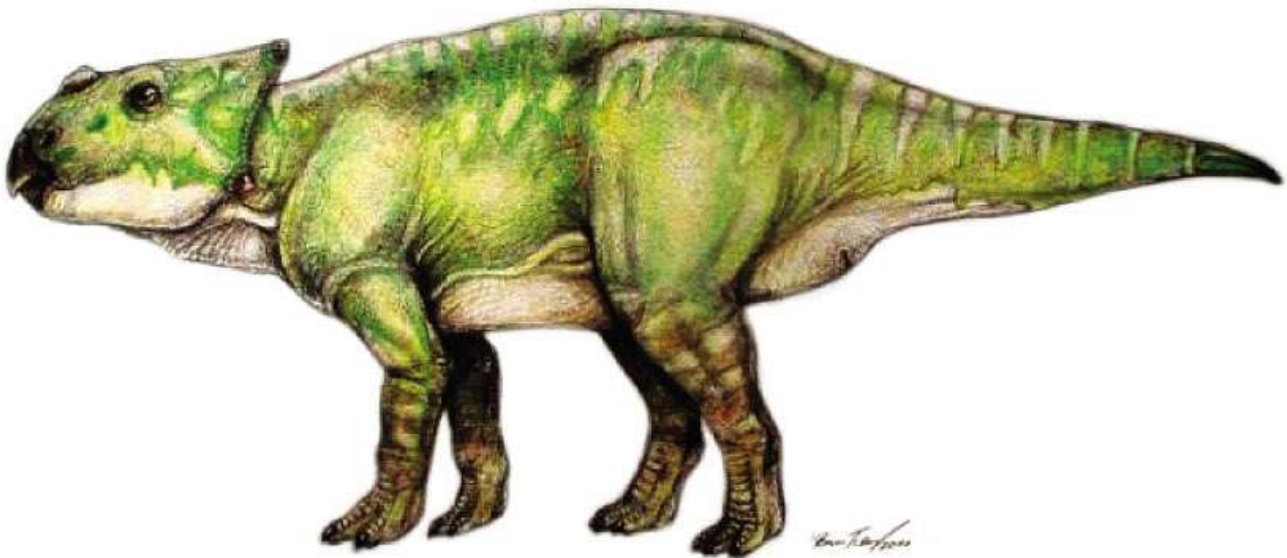


Bereczki Judit – Varga Zoltán

# Evolúcióbíológia



Bereczki Judit–Varga Zoltán

# Evolúcióbiológia

Második átdolgozott kiadás



Debreceni Egyetemi Kiadó  
Debrecen University Press  
2016

Lektorálta:  
Dr. Pecsénye Katalin

A borítón szereplő képek:  
a felső képen az *Ajkaceratops kozmai* csontjai (Ősi Attila),  
az alsón a rekonstrukciója (Pecsics Tibor) látható

© Debreceni Egyetemi Kiadó Debrecen University Press,  
beleértve az egyetemi hálózaton belüli elektronikus terjesztés jogát is

ISBN 978 963 318 522 3

Kiadta a Debreceni Egyetemi Kiadó Debrecen University Press  
Felelős kiadó: Karácsony Gyöngyi  
Készült a DE sokszorosítóüzemében, 2016-ban

# TARTALOMJEGYZÉK

MI AZ EVOLÚCIÓ? .....	5
TÖRTÉNETI ÁTTEKINTÉS .....	5
FAJ, FAJFOGALOM, FAJKÉPZŐDÉS.....	16
Faj, fajfogalom .....	16
Izolációs mechanizmusok (izolációs fajkritérium) .....	17
Specifikus felismerési mechanizmusok (felismerési fajkritérium) .....	20
Fajon belüli kohézió (kohéziós fajkritérium) .....	21
Fajkeletkezés .....	22
A fajkeletkezés módjai a reprodukzív barrierek földrajzi eredete szerint .....	22
<i>Allopatrikus fajkeletkezés</i> .....	22
Dichopatrikus fajképződés .....	22
Peripatrikus fajkeletkezés.....	24
<i>Parapatrikus fajkeletkezés</i> .....	28
<i>Szimpatrikus fajkeletkezés</i> .....	28
A fajkeletkezés genetikai mechanizmusai.....	29
<i>Gének közötti episztatikus kapcsolat</i> .....	29
<i>Citoplazmatikus inkompatibilitás</i> .....	30
<i>Kromoszómális különbségek</i> .....	30
<i>Homoploid hibrid speciáció (rekombinációs fajképződés)</i> .....	31
<i>Poliploidia</i> .....	31
A fajkeletkezés közties esetei.....	32
KOEVOLÚCIÓ.....	33
Mi a koevolúció?.....	33
A koevolúció típusai.....	36
Koevolúció táplálkozási kapcsolatokban .....	36
Növények és fitofágok .....	36
Ragadozó – préda koevolúció .....	38
Mutualisztikus koevolúció .....	39
Parazitikus koevolúció .....	40
A koevolúció földrajzi mozaik elmélete .....	42
MAKROEVOLÚCIÓ.....	43
A fajfölötti evolúció alapfolyamatai .....	43
A kladogenezis leképezése, kladsztika .....	45
Evolúciós trendek.....	46
A FÖLD TÖRTÉNETE ÉS A BIOSZFÉRA EVOLÚCIÓJA .....	47
Kormeghatározás és a földtörténeti időbeosztás .....	47
Lemeztektonika .....	47
A bioszféra evolúciója.....	49
Az univerzum kialakulása .....	49
Az élet megjelenése.....	49
Élet a prekambriumban .....	50
A kambriumi robbanás .....	51
Az ordoviciumtól a devonig .....	52
A karbon és a perm.....	53
Élet a mezozoikumban .....	54
Kainozoikum .....	55
TÖMEGKIPUSZTULÁSOK ÉS ADAPTÍV RADIÁCIÓK A BIOSZFÉRÁBAN .....	56
Adaptív radiációk .....	56

Lokális adaptív radiációk .....	56
Adaptív radiációk nagy földrajzi léptékben .....	58
Extinkciók .....	59
A biodiverzitás változása a földtörténet során .....	62
A kihalási és fajképződési rátát befolyásoló tényezők.....	63
FOGALOMJEGYZÉK.....	64
AJÁNLOTT IRODALOM.....	70

DUPress

## MI AZ EVOLÚCIÓ?

Az evolúció szó a latin „evolvere”-re vezethető vissza, amelynek jelentése: kigöngyölni, kibontakozni (átvitt értelemben: rejtett képességek feltárulkozása, manifesztálódása).

A fogalom legtágabb értelemben a kozmikus rendszerek változásaira vonatkozik, ami magában foglalja a „Big Bang”-től kezdve a teljes anyagfejlődést, beleértve a Naprendszer és a Föld kialakulását. Az evolúció tehát az anyag inherens (valamihez bensőleg hozzátartozó) tulajdonsága, amely anyagi rendszerek meghatározott irányú és időtengelyű változásaiban fejeződik ki, és egyre komplexebb formák felé halad. Vagyis a változások olyan sajátos típusa, amely állandóan zajlik és irányultsága is van.

Evolúción szűkebb értelemben a biológiai evolúció folyamatát értjük<sup>1</sup>, az élet létrejöttétől kezdve a biológiai organizáció különböző szintjeinek a kialakulásáig. A biológiai (vagy organikus) evolúció tehát a különböző egyedcsoportok (populációk) tulajdonságainak a változása a generációk előrehaladtával.

**John Maynard Smith** (angol evolúcióbíológus és genetikus, 1920-2004) szerint minden olyan entitás élőnek tekinthető, amely variábilis, szaporodásra, változékonyságra és a generációk során jellegeit továbbadni képes. Az ezekkel a tulajdonságokkal rendelkező csoportok természetes szelekció révén evolválódnak, amelynek eredményeképpen egyre inkább alkalmazkodnak a környezetükhöz. Az idő előrehaladtával tehát az adaptív komplexitásnak bármilyen szintje kialakulhat a természetes szelekció által. Ebből adódik az, hogy (i) az élet tömegjelenség, (ii) minden élő rendszer fejlődik, (iii) az evolúció csak azon populációkra értelmezhető, amelyek variábilisak és képesek szaporodni.

**Theodosius Dobzhansky**-tól (amerikai evolúciókutató, 1900-1975) ered az a gyakran idézett megállapítás, hogy: „A biológiában minden csak az evolúció fényében válik érthetővé.” Ez a gondolat azt fejezi ki, hogy az evolúcióelmélet a biológiában általános paradigma, általános rendező elv, vagyis a jelenségek eredetének, ok-okozatiságának megértése csak evolúciós szemlélettel lehetséges.

## TÖRTÉNETI ÁTTEKINTÉS

Az embereket mindig is foglalkoztatta a világ eredetének és történetének rejtélye. Erre vonatkozóan három fő elmélet született a történelem során:

- Anyagelvű, öröktől fogva létező világ (ld. atomista filozófia). Ezt vette át és „dogmatizálta” az ún. dialektikus materializmus (Haeckel nyomán Engels).
- Szellemi lényegű és/vagy eredetű világ (ld. Platon). Ennek a dogmatizált változata a kreacionizmus (és gyakorlatilag az összes monoteista vallás világképe).
- Természettudományos eszközökkel leírható és megismerhető világ, amely az „ősrobbanással” keletkezett, és azóta szüntelenül változik, fejlődik. Mivel a természettudományos megismerésnek objektív korlátai vannak, ezért nem foglalkozik a lét végső kérdéseivel (természettudományos realizmus). Ebbe a világképbe tartozik bele az evolúcióelmélet is.

Az evolúciós gondolkodás gyökerei az ókori görög időkben megfogalmazott filozófiai eszmékben jelentek meg először. Az i.e. VI. századtól kezdődően a gondolkodók arra keresték a választ, hogy miért rendezett a világ.

---

<sup>1</sup> Biológiai értelemben **Charles de Bonnet** (svájci természettudós és filozófus, 1720-1793) használta először, mégpedig az embrióban meglévő öröklődő potenciálnak a fejlődés folyamán történő kibontakozására.

A korai természetfilozófia időszakában (i.e. VI-V. sz.) a tudósok azt kutatták, hogy mi az az őanyag, amiből az egész világ eredeztethető, és milyen elvek alapján épül fel a kozmosz [tehát az *arkhét* (görög) = kezdet, őanyag, alapelv kutatták]. A legkorábbi görög természetfilozófus, **Thalész** (i.e. 624-546) a vizet tekintette a dolgok arkhéjának. Tanítványa, **Anaximandrosz** (i.e. 610-547/546) szerint az eredendő alkotóanyag a meghatározatlan = „*to apeiron*” (görög), ami nem azonos semmivel, ami a természetben található. Egyesek szerint ő tekinthető minden idők legkorábbi evolucionistájának. Szerinte az élet a vízben jött létre, és a komplexebb formákat egyszerűbbek előzték meg. Úgy gondolta, hogy az emberek halszerű ősökől alakultak ki. Fiatalabb kortársa és segítője, **Anaximenész** (i.e. 585-525) szerint az anyag alapformája a levegő. Szerinte a világ dolgai nem közvetlenül a levegőből épülnek fel, hanem vannak bizonyos alapformák (tűz, levegő, szél, felhő, víz, kő, stb.), amelyekből a többi dolog összetevődik. **Hérakleitosz** (i.e. 535-475) arkhéja a tűz volt. **Empedoklész** (i.e. 495-435) – mintegy összefoglalva az előbbi tanításokat – négy elemet nevezett meg „minden dolog négy gyökerének”: a Thalész által megnevezett őselemet – a vizet, az Anaximenész által megnevezett őselemet – a levegőt, a Hérakleitosz által megnevezett őselemet – a tüzet, majd ezekhez negyedikként a földet adta. A négy gyöker nemcsak, hogy örök létező, de változatlan is, azaz nem alakul át egyik a másikba (pl. a vízből nem lesz levegő). A világban tapasztalható változás szerinte a Szeretet (vonzás) és a Gyűlölet (taszítás), vagyis az elemeket mozgató erőknek köszönhető. Empedoklész az élőlények kialakulását a Szeretet egységesítő művének tekintette. Úgy gondolta, hogy a növekvő Szeretet idején az elemek először különböző szervekké, illetve végtagokká állnak össze, majd ezt követően a végtagok és szervek véletlen kombinációkban összekapcsolódnak a vonzás erejének a következtében. A véletlen összekapcsolódás miatt viszont különböző torzszülöttek jönnek létre, tehát filozófiájában megjelentek a sikeres és sikertelen változatok. Csak a véletlennek köszönhetően és nagyon sok megismételt próbálkozás után jelennek meg a harmonikusabb kombinációk. **Anaxagorasz** (i.e. 500-428) az atomista filozófia előfutára volt. Világa két, egymástól jól elszeparálható létezőből, anyagból és „*nuszból*” (görög) = világész, értelem állt. Az anyag tudat nélküli, passzív dolog, az aktív ész azonban képes megismerni és tetszése szerint elrendezni azt. E két dolog létezése teljes mértékben független egymástól, azonban ahhoz, hogy a jelenlegi világ létrejöhessen, szükségük volt egymásra. Szerinte nem egy, nem négy, hanem végtelen sok őselem [magvacska = „*spermata*” (görög)] létezik. Úgy gondolta, hogy kezdetben egy őskeverék létezett, amelyből a „*nusz*” mozgatótevékenységének hatására dolgok kezdtek el leválni. Szerinte az ember és az összes többi élőlény is ebből az őskeverékből származik, vagyis az élőlények természetes úton keletkeznek. **Leukipposz** (i.e. V. sz.) és **Démokritosz** (i.e. 470/460-370) voltak az atomista filozófia megalapítói. Tanításuk lényege az volt, hogy a világmindenség két fő részre osztható: egyrészt az állandó mozgásban levő, oszthatatlan anyagi részecskékre, az atomokra, másrészt az üres térre, amelyben az atomok mozognak. Az atomok mozgásuk során szüntelenül ütköznek (egyesülnek), majd szétválnak. Az atomok szilárd részecskék, amelyek különböző nagyságúak és alakúak. Nagyságuk és formájuk határozza meg a dolgok természetét. Az atomok örökkévalók, és a mozgásuk is örök. Kezdetben a nagyobb atomokat nehézségük gyorsabban hajtotta lefelé, így a kisebbek és könnyebbek fölfelé mozdultak el, ugyanakkor összeütközésükből oldalmozgások is származtak. Ezeknek az eredményeként jött létre a világ. A Föld is atomok összetömörüléséből származik, amelynek a nedvességéből kerültek elő a szerves testek. A lélek is testi atomokból áll, amelyek az egész testben jelen vannak, de a különböző szervekben különböző feladatokat teljesítenek. Ezeket az atomokat ki- és beleheljük, s ebben áll az élet folyamata.

A korai természetfilozófiát követően (i.e. V. századtól) a szofisták<sup>2</sup> és **Szókratész** (i.e. 469-399) fellépésével a figyelem mindenekelőtt az emberre, az emberi élet értelmére, az emberi megismerés lehetőségeire és korlátaira irányult. Szókratész nagy hatással volt a későbbi gondolkodókra, főként **Platonra**, ugyanakkor az atomista gondolkodásmód a Szókratész utáni korszakban is továbbélt, amiben fontos szerepe volt **Epikurosznak** (i.e. 341-270). Ő és iskolája a démokritoszi tradícióhoz híven fenntartotta és továbbvitte a determinizmus elvét. A reneszánsz korában és az újkori tudomány története során eszméiknek jelentékeny szerepük volt a filozófiai gondolkodás alakulásában. Az atomista tanoknak a Római Birodalomban is voltak követői. **Lucretius** (i.e. 98-55) tankölteménye (*De rerum natura* = A dolgok természetéről) adja vissza a legteljesebb formában Empedoklész, Démokritosz és Epikurosz tanításait.

A Szókratész fellépése utáni korszak két legmeghatározóbb alakja **Platon** és **Arisztotelész** volt, akiknek a munkássága évszázadokon keresztül meghatározta az európai gondolkodás alapeszméit. Filozófiájukkal lerakták a modern tudományos gondolkodás alapköveit, ezáltal nagy hatással voltak a biológia fejlődésére is. **Platon** (i.e. 427-347) Szókratész tanítványa volt. Szerinte a tárgyak és az élőlények a szellemvilágban, vagyis az ideák birodalmában meglévő ösképek – „*eidos*”-ok – lenyomatai. Az „*eidos*” (görög) a dolgok abszolút szellemi lényege, ami a közönséges halandók számára nem érzékelhető. A látható világban tapasztalható változatosság oka az, hogy a dolgok nem tökéletes másolatai az ösképeknek. Platon szerint az emberi megismerés intuitív módon zajlik. Úgy gondolta, hogy az ember a halála után az ideák világában bolyong, majd reinkarnálódik, de mielőtt még újra testi formát öltene, innia kell a Felejtés Vizéből. Így emlékei elmosódnak az ideák világáról, de az ott látottakat később intuitív módon ismét előhívhatja az emlékezetéből. A megismerésnek ezt a módját a barlang-hasonlat példázza. Eszerint a barlangban foglyok vannak megkötözve a bejáratnak háttal. A barlangban táborúzó ég, a rabok tehát csak azokat az árnyékokat látják, amiket a velük szemben levő barlangfalra a tűz vetít ki. Az egyik rabot egyszer csak eloldozzák. Amikor ez a rab kimegy a barlangból, akkor először elvakítja a napfény, majd miután hozzászokott a szeme a világossághoz, akkor már nem csak árnyékokat lát, hanem az igazi valóságot. Platon tanítványa volt **Arisztotelész** (i.e. 384-322), aki mindent megtanult mesterétől, de aztán szembehelyezkedett a tanaival („Szeretem Platont, de az igazságot jobban szeretem”). A megismerés mikéntjét – Platonnal ellentétben – nem intuitív módon képzelte el, hanem tapasztalati úton. Szülei tekintélyes orvos családból származtak, innen származott természettudományos érdeklődése. Olyan élettani megfigyelései voltak, amelyeket a XVII. századig senki nem múlt felül. Különösen a tengeri élőlényekről alkotott leírásai pontosak. Szerinte egy dolognak vannak lényegi és esetleges tulajdonságai. Egy dolog lényegi tulajdonságai azért lényegiek, mert az illető dolog nélkülük nem létezhetne, más tulajdonságai pedig azért esetlegesek, mert lehetséges illetve elképzelhető, hogy nem rendelkezik vele a tárgy. Úgy gondolta, hogy magukban a dolgokban rejlik a lényeg, amely felismerhető, és amely által a dolgok egyértelműen meghatározhatók. A dolgoknak ez a belső lényege örök és változatlan, a világ jelenségei pedig ezeknek az örök és változatlan típusoknak a megnyilvánulásai (esszencializmus vagy tipológiai gondolkodásmód). Platón idea-tanát alkalmazta az élővilágra, ennek megfelelően az „*eidos*” fordítása a latinban két különböző formában jelent meg: „*idea*” – absztrakt értelemben; „*species*” – meghatározott minőségű konkrét létező (az absztrakt szellemi lényeg konkrét lenyomata). A faj koncepciója tehát – Arisztotelész közvetítésével – Platón idea-tanából származik. Arisztotelész a maga logikai eszközeivel a természet különböző élő és élettelen objektumainak rendszerezését is elvégezte, amelynek lényege, a dichotomikus (tézis-antitézis) logika (hidegvérű-melegvérű, gerinctelen-

---

<sup>2</sup> A szofisták vándortanítók voltak, akik pénzért retorikát (szónoklattan) tanítottak, vagyis azt, hogy hogyan kell felszólalni a népgyűlésen, illetve hogyan tud az ember érvényesülni, illetve jogait érvényesíteni jól felépített beszédekkel.

gerinces) a mai rendszerezésben is fellelhető. Logikájának alapvető eszköze az esszenciális meghatározás, melynek két eleme: a „*genus proximum*” (legközelebbi nem) és a „*differentia specifica*” (faji különbség). Ez képezi az alapját a Linné által megalkotott binominális nomenklatúrának is. Az esszenciális módon definiált fajok, mint logikai egységek (legalábbis ami az esszenciális jellegeiket illeti), definíció szerint időben változatlanok. Ebből a tudományfilozófiából a fajok állandósága következik, tehát nincs sem kihalás, sem fajkeletkezés. Arisztotelész az élőlényeket emelkedő létrán helyezte el („*scala naturae*” = „*gradus naturae*” = „*The Great Chain of Being*”). A létra különböző fokain álló élőlények az örök és változatlan típusoknak a tökéletesség különböző szintjein való megnyilvánulásai. A létra aljára az élettelen dolgok kerültek (úgy gondolták, hogy az élőlények ezekből jöttek létre). Ezeket követték a növények, majd az állatok. Az állatokon belül a vörös vérrrel rendelkezők feljebb helyezkedtek el, mint a vér nélküliek (vagyis alul a gerinctelenek, felül a gerincesek), a gerinceseken belül pedig a négylábúak álltak az emberhez közelebb. A létra tetején – mint a legfejlettebb élőlény – az ember állt. Platon és Arisztotelész tanait később a kereszténység a skolasztika<sup>3</sup> korában átvette, a reneszánsz beköszöntével azonban új korszak vette kezdetét. Ezt a korszakot a klasszikus források iránti hódolat jellemezte, ami eleinte konzerválta Arisztotelész és Ptolemaiosz (geocentrikus világmép) nézeteit a világegyetemről. Az érdeklődés az ember irányában ismét fellángolt, ami az anatómiai jellegű kutatásokban és a művészetekben egyaránt megmutatkozott. Ennek a gondolkodásbeli váltásnak köszönhetően indult meg a természettudományok fejlődése is, és így lett a reneszánsz a felfedezések korszaka. Az ókori ismeretekhez való visszatérés, a múltból származó új ötletek fejlődési gátat szakítottak át a művészetekben, a tudományban és más területeken is. **Ptolemaiosz** (i.sz. 90-168) geocentrikus világmépét felváltotta **Kopernikusz** (1473-1543) heliocentrikus világmépe, ami áttörést jelentett a zárt középkori világból a nyitott dinamikus világmép felé. Számos csillagászati és fizikai felfedezés született (ld. Galilei, Kepler, stb.), a newtoni mechanikus világmép révén pedig az isteni parancsra, kiszámíthatatlan módon működő kozmosz helyére egyszerű természeti törvények alapján működő gépezet került, ami új alapokat teremtett a további tudományos fejlődéshez. A reneszánsz legfontosabb vívmánya a modern természettudományok alapelveinek kidolgozása egy új tudományfogalom és módszertan alapján, amely szerint az ész és a tapasztalat a biztos megismerés egyedüli alapelvei.

Az evolúciós gondolatok második nagy hulláma tehát a reneszánszban indult el, amit számos tudományterület fejlődése alapozott meg, többek között a geológiáé, a botanikáé és az állattrendszertané. Ebben az időszakban két fontos geológiai kérdés volt a középpontban: (i) milyen idős a Föld, (ii) hogyan értelmezhetők a fossziliák? A legkorábbi feltételezések úgy tartották, hogy a Föld nem lehet túl idős. **John Ussher** (ír püspök, 1581-1656) volt az, aki elsőként adta meg a Föld korát években, amit bibliai személyek életkora alapján számolt ki. Szerinte tehát a Föld i.e. 4004-ben lett teremtve. Sokaknak azonban feltűnt a geológiai folyamatok lassúsága, amit nem lehetett összeegyeztetni a Föld fiatal korával. **John Ray** (angol lelkész-természetkutató, 1627-1705) fogalmazta meg elsőként a két lehetséges álláspontot a kérdés tisztázásával kapcsolatban: „Vagy a világ sokkal idősebb, mint azt képzeljük, vagy a földfelszín sokkal több megrázkódtatást szenvedett az ősidőkben, mint annakutána.” Az uniformitarianisták az előbbi, a katasztrofisták az utóbbi álláspontot képviselték. Az uniformitarianizmus szerint a természeti törvények az idő folyamán nem változnak, mivel a Földet alakító erők ugyanazok a jelenben, mint a múltban. Ezen felül a

---

<sup>3</sup> A skolasztika a középkorban a nyugati civilizáció legmeghatározóbb, a katolikus egyházhoz és ennek iskoláihoz szorosan kötődő filozófiai irányzata volt. Ez a Biblián kívül Platon és Arisztotelész munkásságára épített. A skolasztikus filozófia ismertetőjelei a közös és jellemző intézményrendszer és az ezzel járó oktatási módszer, azon kívül a tananyag, amely az említett tekintélyek műveinek feldolgozásából állt, ezek nagyfokú tisztelete és a gondolataikra irányuló kritika meglehetősen hiánya mellett.

geológiai folyamatok rátája is állandó. Ezzel szemben a katasztrófisták úgy gondolták, hogy a világot időnként katasztrófák pusztítják el, majd ezeket követően a világ ismét benépesül egy új teremtés eredményeként (kataklizma-elmélet). Ennek az alapját az képezte, hogy a Földközi-tenger medencéjének északi része egykor geológiailag aktív volt. A földrengések – bár nem voltak túl gyakoriak – elég félelmetesek voltak ahhoz, hogy megmaradjanak az ősi civilizációk kollektív emlékezetében. Ráadásul tengeri élőlények maradványaira bukkantak viszonylag nagy tengerszint feletti magasságokban, amiből arra következtettek, hogy a hegyeket régen víz borította, vagyis a Földnek a kialakulása óta kataklizmikus változásokon kellett keresztülmennie. Mivel a Föld idős korának a feltételezése ellentmondott a bibliai kronológiának, ezért az uniformitarianistákat elutasították. A gyakorló geológusok többsége 1830-ig a katasztrófizmus híve volt. Közülük a legjelentősebb személyiség **Georges Cuvier** (francia arisztokrata, báró, 1769-1832) volt, akit a párizsi-medencében tett megfigyelései meggyőztek arról, hogy a fossziliák valódiak, és a fajok kihalása lehetséges. Cuvier emellett azt is felfedezte, hogy az egyes geológiai rétegeket adott fossziliák jellemzik. Megfigyeléseit összefüggő elméletrendszerben foglalta össze (progresszionizmus), amely szerint Isten egy tervet követve megteremtette az életet (ami magában foglalta az állatok négy fő típusát)<sup>4</sup>, de elégedetlen volt munkájával, ezért egy nagy katasztrófával (pl. földrengés, özönvíz) elpusztította azt, ezáltal létrehozva egy új réteget, amiben eltemetődött a korszak összes életformája. Aztán Isten új és jobb élőlényeket teremtett, de szigorúan azonos terv alapján (pl. az állatok esetében ugyanannál a négy alaptípusnál maradványok), így az egymás feletti rétegek egyre fejlettebb élőlények maradványait tartalmazzák. Cuvier-től függetlenül **William Smith** (mérnök, 1769-1875) is felismerte, hogy a fosszilia-együtteseket lehet használni az adott geológiai réteg jellemzésére, illetve azonosítására, valamint azt is, hogy a hasonló korú rétegek hasonló maradványokat tartalmaznak. Ezen kívül rájött arra is, hogy a mélyebben fekvő földtani rétegek korábbiak, mint a felettük levők. A rétegek összehasonlító vizsgálatából egyre világosabbá vált, hogy a Föld nagyon régi (több mint 6000 éves). 1830-ban **Charles Lyell** (skót geológus, 1797-1875) fellépésével fordulat következett be, és az uniformitarianista álláspont felülkerekedett a kataklizma-elméleten. Korszakalkotó műve a *Principles of Geology*, amely az első valóban modern geológiai munka. Ebben Lyell világosan kimutatta, hogy a Föld több százmillió éves. Nyíltan kimondja azt az ősmaradványok tanulmányozása alapján az 1830-as évekre már nyilvánvaló elgondolást, hogy a Földön valaha élt fajok közül már sok kihalt, és más fajok léptek a helyükre. Ezen kívül felvetette, hogy a fajok kihalásának a más fajokkal az erőforrásokért (pl. a táplálékért) folytatott harc lehet az oka. Munkásságának tudománytörténeti jelentőségét növeli Charles Darwinra gyakorolt hatása. Lyell megkérte a Beagle kapitányát, hogy kutatóútjukon figyeljék meg a rendellenesnek tűnő sziklaképződményeket. A kapitány indulás előtt átadta Darwinnak a *Principles* első kötetét. A második kötetet Darwin útközben, Dél-Amerikában kapta meg. Több megfigyelésével sikerült alátámasztania Lyell elképzeléseit. Darwin hazaérkezése után szoros barátság és szakmai kapcsolat alakult ki a két tudós között. Bár Lyell volt az első kritikusa a darwini evolúcióelméletnek, később azonban elfogadta azt, és beépítette könyvének utolsó kiadásaiba.

Az evolucionista teória fejlődésében a botanika, illetve ezzel párhuzamosan a rendszertan fejlődése is fontos szerepet játszott. A botanika eleinte a farmakológia szolgálatában állt, hiszen a gondolkodás középpontjában álló emberhez szorosan hozzátartozott az orvoslás is, ami akkoriban elsősorban gyógynövényeken alapult. Az orvosoknak feltűnt, hogy az egymással rokonságban álló növények nem minden esetben fejtik ki ugyanazt a hatást, és vice

---

<sup>4</sup> Cuvier szerint az állatoknak négy fő alaptípusa van: Radiata, Mollusca, Articulata, Vertebrata. Visszautasította a „scala naturae”-t mint egységesítő koncepciót: szerinte a négy alaptípus között hiátusok vannak, az alaptípusokon belül pedig alacsonyabb és magasabb rendű formák.

versa, a gyógyszerészetileg fontos növények külsőleg gyakran nagyon hasonlóak azokhoz, amelyek nem fejtenek ki gyógyhatást. Ebből fakadóan nagyon fontossá vált a gyógynövények korrekt határozása, ami a rendszertan fejlődéséhez vezetett. A XVI-XVII. században egyre több növényfajt írtak le (egy idő után már nemcsak azokat, amik gyógyászati jelentőségűek voltak). A rendszerezés területén **Carolus Linnaeus** (svéd természettudós, orvos, botanikus, 1707-1778) tevékenysége volt korszakalkotó. Minden élőlényt, amit abban az időben ismertek, rendszerbe foglalt, ezáltal keresve Isten teremtő munkájában a rendszert. Ő vezette be és tette általánossá a tudósok körében a kettős nevezéktant. Az általa bevezetett nevezéktani rendszer az arisztotelészi esszenciális meghatározáson alapult. Minden faj megjelölésére a genus név és a fajnév együttesen szolgált, amely logikai struktúráját tekintve a „legközelebbi nem” (*genus proximum*) és a „faji különbség” (*differentia specifica*) kategóriáinak felel meg. Az 1735-ben kiadott *Systema Naturae* című munkájában enciklopédikusan próbálta kategorizálni a teremtett világ dolgait. Szerinte az ásványok, a növények és az állatok birodalma jól elkülöníthető egymástól, mert elhatárolható osztályokra (*classis*) bontható. Az egyes osztályokon belül rendek (*ordo*) különíthetők el, a rendekbe besorolhatók a családok (*familia*), a családok tagjai nemzetségekbe (*genus*) csoportosíthatók, és a nemzetségeken belül élesen elhatárolódnak a legkisebb rendszertani egységek, a fajok (*species*). A fajokon belül megkülönböztethetők ugyan alfajok (*subspecies*), fajták és változatok (*varietas*), de ezek csak esetleges, nem állandó formák. A *Systema Naturae* című művével Linné tehát megteremtette a modern rendszerezés alapkategóriáit és e kategóriák hierarchiáját. Szerinte a fajok száma állandó, és annyi van belőlük, amennyit a Teremtő megteremtett. Szerinte a természetben nincs folytonosság, megszakíthatatlanság, hanem éppen ellenkezőleg, objektívan elhatárolható „típusok” vannak. Linnaeus egyik legkomolyabb kritikusa **Georges Buffon** (francia természettudós, 1707-1788) volt, aki úgy gondolta, hogy a „*scala naturae*” kontinuum. Buffon kortársai közül sokan megpróbáltak új fajokat találni a rendszerben levő hiátusok kitöltésére, így lett például az újonnan felfedezett kacsacsőrű emlősből (*Ornithorhynchus anatinus*) a madarak és az emlősök közötti „összekötő láncszem”. Ebben az időszakban tehát a statikus „*scala naturae*”-t kezdte felváltani a fejlődés új „mozgólépcsője”. Ennek az új megközelítésnek a legfontosabb képviselője **Jean-Baptiste de Lamarck** (francia lovag, természettudós, 1744-1829) volt, aki egyúttal az első tudományos szempontból fajsúlyos evolúciós elméletnek is a megalkotója. Lamarck a „*scala naturae*”-ra tehát úgy tekintett mint az élőlények egy dinamikus sorozatára, amelyben spontán nemzettel folyamatosan teremtődnek fajok a skála aljáról kiindulva. Szerinte a fajok mindig is léteztek, új volt azonban az az elképzelése, hogy a fajok időben nem változatlanok, hanem fejlődnek. 1809-ben kiadott művében, a *Philosophie Zoologique*-ben a fajok időbeli változásának folyamatára próbált választ adni. Nem véletlen, hogy a mű ezt a címet viseli, hiszen benne egy filozófiai gondolat, a transzformizmus jelenik meg. Ez az evolúciónak az a korai interpretációja, mely szerint az evolúciós változás egysége az egyed, alapja pedig az egyednek a környezeti változásokra adott adekvát, alkalmazkodási értékű válasza, amely alkalmazkodottság az utódaira is átörökítődik. Az elmélet filozófiai alapja a Descartes-féle reflextan. A reflex, a reflexió szó szerint valaminek a visszatükröződését jelenti. A descartes-i reflex gondolatában az van benne, hogy az élőlény az őt ért ingerekre válaszol, méghozzá ez a válasz az ingernek megfelelő, azzal adekvát. Lamarck feltételezte, hogy az élőlényekben van egy belső képesség, hajlam a változásra. Ez az, amit ő „*Le pouvoir de la vie*”-nek, vagyis életerőnek nevezett. Az evolúció magyarázatára két törvényt dolgozott ki. Az első – a használat és nem használat törvénye – azt mondja ki, hogy minden állatban, amely nem érte el a fejlődésének végső korlátait, az adott szerv intenzív használata azt fokozatosan megerősíti, fejleszti és megnagyobbítja. Míg azok a szervek, amelyek folyamatosan használaton kívül vannak, elgyengülnek, leromlanak, végül teljesen eltűnnek. A második törvény – a szerzett tulajdonságok örökölhetősége – szerint minden megszerzett tulajdonság, illetve a szervek

elvéstése, amelyet a környezeti hatások eredményeznek, a szaporodás során átadódik a következő generációnak. Lamarck szerint ezeknek a mechanizmusoknak köszönhető például a zsiráfok hosszú nyakának a kialakulása. Szerinte kezdetben rövid nyakú zsiráf-ös létezett, ami – a benne levő életerőnek köszönhetően – elkezdett hosszabb nyakat fejleszteni, hogy elérje a magasabban elhelyezkedő leveleket a fákon a táplálékhiány időszakában. A hosszabb nyak átörökítődött a következő generációra is, miközben minden nemzedékben tovább folytatódott a nyak hosszúságának a növekedése. Úgy gondolta, hogy a folyamat graduális, adaptív, és függ az állatban levő életerőtől. Ez az elmélet tehát feltételezi azt, hogy a genetikai anyag képlékeny, ezért a környezeti hatások alakítani tudják, és hogy a bekövetkezett változások a szerzett tulajdonságok öröklődése révén átadódnak a későbbi nemzedékeknek is. Ennek az elméletnek az alapja tehát a „gyenge” öröklődésbe („*soft inheritance*”) vetett hit. Lamarck különböző módokon próbálta megmagyarázni azt, hogy miért vannak hiátusok az állatok fő csoportjai között. Egyrészt különböző élőlénycsoportokkal próbálta meg kitölteni a hézagokat (pl. a kacsakagylókat a rovarok és puhatestűek közötti átmeneti formának tartotta, a tintahalakat pedig a puhatestűek és a gerincesek közöttinek), másrészt úgy gondolta, hogy minden faj adaptívan változott az életútja során, ezért nem alkotnak a fajok tökéletes sorozatokat. Az adaptáció jelensége tehát Lamarck illetve az environmentalisták elméletének lényeges eleme volt, ugyanakkor a gyengesége is, mivel a mechanizmusát nem tudták megmagyarázni. Elmélete a haláláig népszerű volt, de aztán különböző vallási és politikai nézetekkel került szembe. A francia forradalom, a napóleoni háborúk, majd a Szent Szövetség időszaka nem kedvezett a tudományos kapcsolatoknak, így három eltérő nemzeti tradíció alakult ki a természeti jelenségek magyarázatára. Franciaországban a már említett környezeti tradíció (environmentalizmus), amelynek a középpontjában az alkalmazkodás magyarázata állt. Angliában a teista természetfilozófia uralkodott, amely szerint a természetben a tervezettség és a harmónia a mindenható Isten bizonyítéka. Ennek az iránynak a legjelentősebb képviselője **William Paley** (lelkész, 1743-1805) volt, aki sok példát gyűjtött össze arra vonatkozóan, hogy az élőlények különböző szervei célratoró tervezettséget mutatnak (pl. a szem vagy a kéz működési mechanizmusának a tökéletessége). Ezek egyúttal az adaptáció figyelemreméltó példái voltak, ezáltal Darwin számára is kiindulópontként szolgáltak. A németországi romantikus tradíció (idealista morfológia) a teremtés egységét hangsúlyozta. Képviselői nagyon sok növény és állatfaj anatómiai tulajdonságait vizsgálták meg, és olyan strukturális hasonlóságokat kerestek, amelyek bizonyítékul szolgálnak az élővilág egységes voltára. Megállapították, hogy a különbségek ellenére a rokon élőlények ugyanazon az alaptípuson = „*Bauplan*” (német) alapulnak, ugyanazt az östípust tükrözik vissza. Tehát az olyan strukturális hasonlóságok, mint például a gerincesek különböző osztályaiba tartozó élőlények egységes vázfelépítése, szerintük a közös alapterv, az egységes teremtés bizonyítékai.

1700 és 1850 között az általánosan elfogadott nézet az volt, hogy az evolúció alapvetően spirituális jelenség, amely isteni elvek alapján zajlik. A XIX. század második felében bekövetkező szemléletbeli váltás **Charles Darwin** (1809-1882) munkásságának köszönhető, aki összefoglalta és egységes elméletrendszerbe fűzte össze az addigi evolúciós gondolatokat. Már nagyapja, **Erasmus Darwin** (angol polihisztor, orvos, költő, filozófus, botanikus, természettudós, 1731-1802) is evolúciós felfogású volt. *Zoonomia* című műve tartalmazta a fajok evolúciójának és közös őstől való leszármazásának a gondolatát, sőt a természetes szelekció ötlete is szerepelt benne. Fia, Robert jó módú orvos volt, aki gyermekét, Charles-t is hasonló pályára szánta. Mivel azonban Darwint nem különösebben kötötték le a tanulmányai, az – akkoriban érzéstelenítés nélkül végzett – élveboncolások (vivisekciók) látványától pedig kifejezetten irtózott, ezért egy idő után az apja számára is nyilvánvalóvá vált, hogy nem lesz belőle orvos. Miután a jog irányában sem mutatott semmilyen érdeklődést, ezért az apja úgy döntött, hogy teológiai pályára küldi, így Darwin Cambridge-be utazott. Abban az időben a

vallás Cambridge-ben egyet jelentett William Paley természettudományával. Paley könyvei magával ragadták Darwint, a természet pedig a továbbiakban is sokkal jobban érdekelte, mint a tanulmányai (szabadidejében vadászott és bogarakat gyűjtött). 1831-ben azonban sikerült diplomát szereznie. Ezzel egyidőben kapott egy levelet, amiben felkérték természettudósnak a Beagle nevű hajó fedélzetére, amelyet Dél-Amerika partvidékének geológiai vizsgálatára küldtek ki. Darwin az útra két könyvet vitt magával, az egyiket Paley, a másikat Lyell írta. Az út 5 évig tartott, amelynek során végül körülhajózták az egész Földet. Ez az utazás meghatározta Darwin egész munkásságát, és elméletének létrejöttében is kiindulópontként szolgált. Világkörüli utazása során számos fontos felfedezést tett. Legkorábbi megfigyelései közé tartozott, hogy a földtörténet korábbi rétegeiből előkerülő fosszilis alakok eltérnek a maiaktól (pl. Dél-Amerika vendégízületesei). Rájött, hogy az élővilág nem változatlan lényegekből (platonai kategóriákból) áll, hanem nagyfokú változatosságot mutató populációkból.<sup>5</sup> (Ezt az állattenyésztők is megerősítették, akik azt tapasztalták, hogy a szaporulatban soha sincs két teljesen azonos egyed.) A Galapagos-szigetvilágban tett megfigyelései szintén nagy jelentőségűek voltak. Megfigyelte és leírta, hogy az óriásteknősöknek az egyes szigeteken jól megkülönböztethető fajai vannak. Azt is meglátta, hogy a legnagyobb változatosságot ezeken a szigeteken a Geospizinae alcsaládba tartozó pintyek hordozzák, amelyeknek – az óriásteknősökhöz hasonlóan – a különböző szigeteken más-más fajaik fordulnak el. A különböző pintyfajok elsősorban a csőr méretében és alakjában, ezzel párhuzamosan a táplálkozásmódjukban térnek el egymástól. Ezek a megfigyelések vezették el Darwint a módosulással történő leszármazás gondolatához, amely elméletének egyik alappillérvé vált. Az evolúciót elágazó folyamatként képzelte el, amelyben minden rokon faj közös őssel rendelkezik. 1838-ban kezébe került **Thomas Robert Malthus**-nak (angol demográfus, 1766-1834) a népesedés törvényszerűségeiről írt könyve (*An Essay on the Principle of Population*), ami arról szólt, hogy míg az élelmiszertermelés legfeljebb számtani sor szerint tud növekedni (1, 2, 3, 4, 5, ...), addig a népesség mértani sor szerint nő (1, 2, 4, 8, 16, ...). Ennek megfelelően egységnyi élelmiszerre egyre több és több ember jut. Ahelyett tehát, hogy a gazdasági növekedés következtében a jólét kiterjedne a társadalom valamennyi csoportjára (ahogy azt korának jelentős gondolkodói hitték), Malthus szerint a nyomor ölt majd egyre nagyobb és nagyobb méreteket. Ha nincs valami külső kényszerfeltétel, amely ezt a növekedést korlátossá teszi, akkor exponenciális népességnövekedésnek kellene lennie. De – hogy az előbbieken vázolt tendencia ne váljon végzetessé – arról maga a természet gondoskodik a háborúk, a betegségek és a bűn által. Darwin Malthus elméleti levezetését megpróbálta a saját tapasztalataival egybevetni. Nagyon egyszerű volt rájönnie arra, hogy nincs olyan élőlény, amelynek a potenciális szaporulata mind életben maradhatna. Ha viszont erre nincs esély, akkor ebből az következik, hogy a variabilitás megléte esetén esélyegyenlőség sincs. Egy változatos jellegeket hordozó népességben a fennmaradás és továbbszaporodás esélye egyenlőtlen, ami mindenképpen valamiféle kiválogatódást, szelekciót eredményez (variációs evolúció). Ez az, amit ő úgy fogalmazott meg, hogy a szelekció a legalkalmasabbak túlélése. Lamarckkal szemben tehát azt állította, hogy az evolúciós változás alapegysége a populáció, és a generációk előrehaladtával a populáció különböző tulajdonságokkal rendelkező egyedeinek az aránya az, ami változik (a populációk tehát fokozatosan átsztruktúrálnak – gradualista szemléletmód). Mivel minden generációban hatalmas mennyiségű genetikai változat jön létre, ezért azok az egyedek élnek túl, amelyek az adott környezetben előnyös tulajdonságokkal rendelkeznek, és ezek a

---

<sup>5</sup> A populációs gondolkodás teljesen ellentétes a tipológiai szemlélettel. A populacionista a világ összes dolgának egyediségét hangsúlyozza. Nincs két egyforma egyed, sőt még ugyanaz az egyed is folytonosan változik az élete során. Minden élőlénynek és életjelenségnek egyedi jellegzetességei vannak. A tipologista számára a típus (*eidos*) a tényleges létező, a variáció csupán látszat, a populacionista számára a típus (ami a populációt alkotó egyedek átlaga) csupán absztrakció, és ténylegesen csak a variáció létezik.

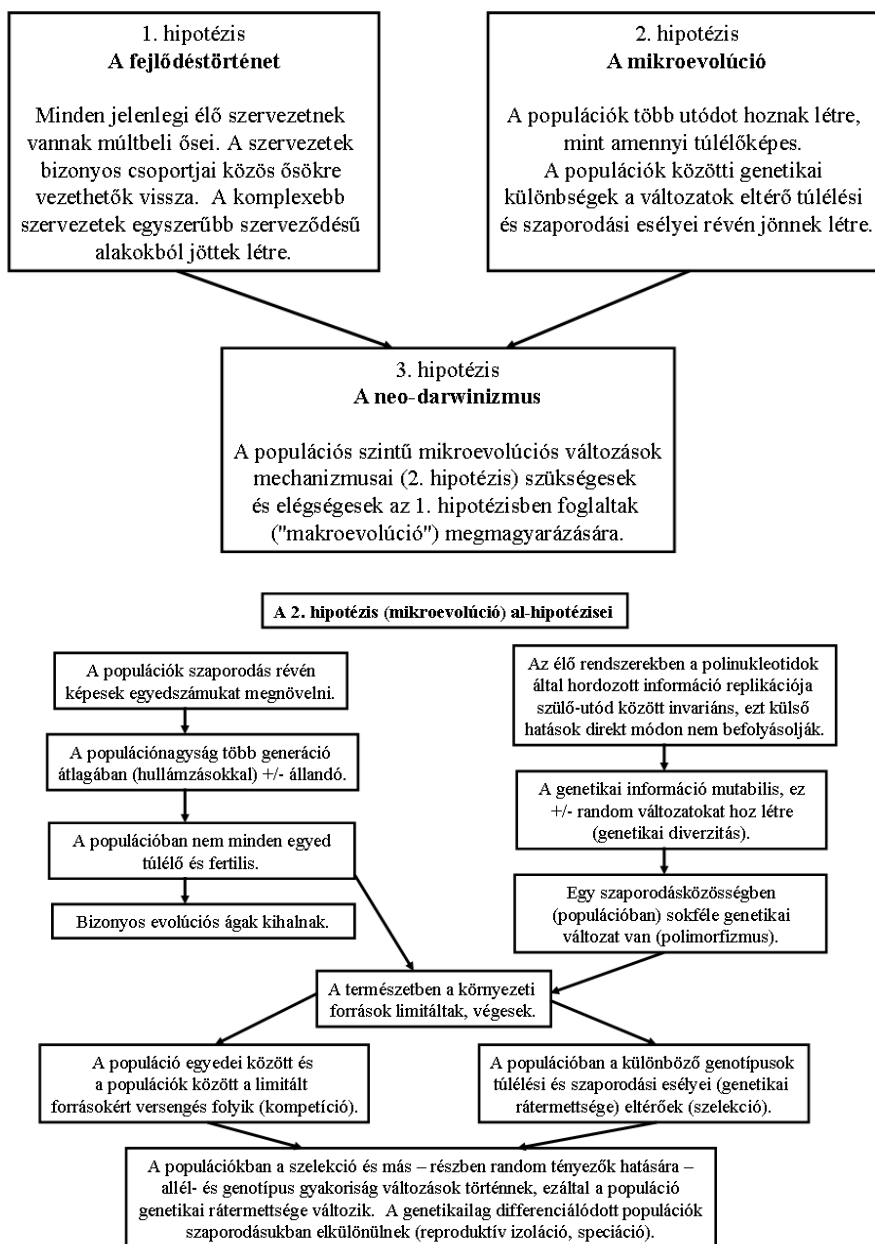
tulajdonságaikat átadják az utódaiknak. Darwin azonban nem ismerhette fel – a sejtosztódásra vonatkozó megfelelő ismeretek híján – Mendel alapvető genetikai felfedezéseinek jelentőségét. Az igazi megoldás ezért az öröklődés kérdésével kapcsolatban a mendeli genetika újra-felfedezésekor, a XX. század elején született meg, amikor már a mitózis és a meiózis menetének ismeretében rájöttek arra, hogy a tulajdonságok öröklődése olyan partikulumok révén zajlik, amelyek változatlan formában adódnak át egyik generációról a másikra („*particular inheritance*”). Sokan kifogásolták azt is, hogy Darwin evolúciós elmélete “helyben jár”, ugyanis ha az alkalmasságot definiáljuk a túléléssel, a túlélést viszont az alkalmassággal, akkor logikai körbenforgáshoz jutunk. A megoldást ebben a tekintetben **Sir Ronald A. Fisher** (angol matematikus, 1890-1962) és **Sewall G. Wright** (amerikai genetikus, 1889-1988) munkássága jelentette, akik a genetikai rátermettség (fitnesz) matematikai definíciójával feloldották a szóbeli megfogalmazás „*circulus vitiosus*”-át.

Darwin 1859-ben, a tervezettnél korábban publikálta elméletét. Vele egyidőben ugyanis **Alfred Russel Wallace** (brit természettudós, a „biogeográfia atyja”, 1823-1913) is eljutott a természetes szelekció gondolatához (szintén Malthus könyvét olvasva), amit levélben megírt Darwinnak. Ez arra sarkallta Darwint, hogy saját munkáját terveihez képest korábban tárja a nyilvánosság elé. A fajok eredete (*The Origin of Species*) éles vitákat váltott ki a kortárs tudósok körében. Még azok sem fogadták el maradéktalanul a benne foglaltakat, akik egyébként magával az evolúció gondolatával egyetértettek. A darwini evolúcióméletben a fő támadási felületet a természetes szelekció koncepciója jelentette, amit a tudósok egyhangúlag visszautasítottak, és más elméletekkel helyettesítettek. Így a Darwin halálát követő években az evolúciós gondolkodás több különböző ágra szakadt. A lamarcki örökséget magában hordozó neo-lamarckizmus a környezetnek a genetikai anyagra gyakorolt közvetlen hatásán és a szerzett tulajdonságok öröklődésén alapult. Az elmélet hívei szerint a különböző modifikációk a környezetnek a fejlődésre gyakorolt direkt hatásaként jelentkeznek (pl. a növények vastagabb leveleket fejlesztenek száraz, meleg környezetben). Mindennek azonban ellentmondtak **August Weismann** (német biológus, 1834-1914) megfigyelései, aki egerekkel kísérletezett. Nemzedékeken keresztül levágta az egerek farkát, de nem tapasztalta, hogy az hatással lett volna a farok növekedésére. Weismann zseniális megsejtése az volt, hogy rájött arra, hogy az öröklődés hordozójának rendelkeznie kell az önkettőzés képességével. Az ortogenezis elmélete azon a meggyőződésen alapult, hogy a világon minden valamiféle végcél, egy még tökéletesebb állapot felé törekszik. Eszerint tehát a variabilitás fix célok felé van irányítva, vagyis egy faj előre determinált irányban evolválódik. Ezek a trendek nem feltétlenül adaptívak, a fajt akár a kihalás irányába is terelhetik. A típusokat egy belső mozgatóerő folyamatosan tökéletesíti, az evolúció tehát nem új típusokat hoz létre, hanem a meglévő típusokat formálja át fokozatosan. Nem sikerült azonban semmiféle mechanizmust felfedezni, ami ezeket a tökéletesedési tendenciákat mozgatná. Ráadásul az ilyen mozgatóerők csak egyenes leszármazási vonalakat hoznának létre, márpedig a paleontológusok kimutatták, hogy minden evolúciós trend előbb-utóbb megváltoztatja az irányát (ld. George Gaylord Simpson: *Tempo and Mode in Evolution* (1944)). A különböző evolúciós elméletek közötti viták különösen kieleződtek a XX. század elején, a mendeli genetika újrafelfedezésének időszakában. Az öröklődés mendeli elméletének alapján álló kutatók, különösen a mutációk felismerése után, kezdetben elutasították a természetes szelekció elvét. Az egyedek közötti ugrásszerű különbségeket vizsgálva számos hirtelennek tűnő, örökletes változást tapasztaltak, amelyek ellentéteseknek tüntek a darwini gradualista felfogással. Úgy gondolták, hogy egy populáción belül nagy hatású és genetikailag öröklődő változások, ún. makromutációk által jön létre új típusú egyed, amely – utódaival és azok leszármazottjaival együtt – új fajt képvisel. Vagyis az új típusok már létező típusok ugrásszerű mutációja (szaltációja) révén jönnek létre (szaltacionizmus). Viszont számos kísérlet azt is bebizonyította, hogy a mutációk általában káros vagy halálos

következményekkel járnak. Kérdéssé vált tehát, hogy melyek azok a mutációk, amelyek élet- és szaporodóképes egyedek kialakulásával járnak. A folyamat eredményeként csak rendkívül ritka egyedeknek („reményteli szörnyek”) volna bármi esélye a túlélésre és a sikerre, miközben az ilyen makromutánsok nagy tömegei selejtnak bizonyulnának. Ezeknek a „selejtes” egyedeknek a sokaságát azonban sohasem találták meg. A XX. század elején a kutatók másik csoportja, akik magukat **biometrikusoknak** nevezték, más úton keresték a fenti dilemma megoldását. A **mutacionistákkal** ellentétben ők az egyedek közötti kis különbségeket vizsgálták, és különböző statisztikai módszereket dolgoztak ki annak a leírására, hogy a vizsgált, főként kvantitatív jellegek gyakoriságbeli eloszlása hogyan alakul egyik generációról a másikra. Úgy gondolták, hogy az evolúció sokkal inkább azáltal valósul meg, hogy az egész populáció folyamatos változáson megy keresztül, semmint hogy új geno- és fenotípusú egyedek jönnek létre benne hirtelen bekövetkező makromutációk által. A továbbiakban tehát a fő kihívást az jelentette, hogy az öröklődés mendeli elméletét összeegyeztessék a biometrikusoknak a populációk variabilitásának folytonosságáról szóló leírásával. Ebben a közel 30 évig tartó folyamatban az első mérőföldkövet Fisher 1918-as cikke jelentette, amelyben kimutatta, hogy a biometrikusok valamennyi eredménye levezethető a mendeli genetikából. A következő lépés az volt, hogy **Fisher, John B.S. Haldane** (angol genetikus és evolúcióbiológus, 1892-1964) és **Wright** egymástól függetlenül rájött arra, hogy a természetes szelekció összhangba hozható a mendeli genetikával, és hogy a természetes populációkban megfigyelt variabilitást ez a két tényező együttesen alakítja ki. Tehát a variabilitás magyarázásához semmilyen más tényező – sem a szerzett tulajdonságok öröklődése, sem makromutációk – nem szükségesek. Ők hárman hozták létre a klasszikus populációgenetika modellrendszerét. Jelentős hatású volt még, hogy a kezdetben természetes populációk variabilitásával foglalkozó Dobzhansky (1937) a populációgenetika eredményeire alapozva jelentette meg könyvét a fajképződés genetikai alapjairól. A darwini természetes szelekció és az öröklődés mendeli elméletének szintézise neo-darwinizmusként vagy másnéven szintetikus evolúcióelméletként illetve modern szintézisként ismert, **Julian S. Huxley** (angol biológus, 1887-1975) 1942-ben megjelent könyve után (*Evolution. The Modern Synthesis*). Huxley könyvében bemutatta Fisher, Haldane és Wright koncepcióit, nagy jelentőségű evolúciós kérdésekre vonatkoztatva azokat. Ezzel tehát a mutacionisták és a biometrikusok közötti vita végetért, a darwini evolúcióelmélet pedig kiegészült az öröklődés törvényszerűségeivel. A darwini és a mendeli elmélet harmonizálása új kutatási területeket nyitott meg, ráadásul az egykor elszigetelten dolgozó két tudóstábor tagjai között megindult az együttműködés: Angliában Fisher és Ford (angol genetikus, 1901-1988), az USA-ban pedig Wright és Dobzhansky között alakult ki szoros munkakapcsolat. A modern szintézis megszületésében Dobzhansky 1937-ben megjelenő, *A fajkeletkezés genetikai alapjai* című műve kiemelkedő hatású volt. Ez a könyv mintegy fordítói-közvetítői szerepet töltött be a mutacionisták és a biometrikusok között. Ebben Dobzhansky elsősorban az elméleti populációgenetika modellrendszerének biológiai jelentőségét emelte ki, és mivel ezt a könyvet szinte minden kortársa olvasta, így hatása rendkívül jelentős volt az evolúciós szintézis létrejöttében. A szintetikus evolúcióelmélet megszületéséhez Dobzhansky könyve mellett további fontos művek is hozzájárultak (ld. Ernst Mayr: *Systematics and the Origin of Species* (1942), Bernhard Rensch: *Evolution Above the Species Level* (1959), G. Ledyard Stebbins: *Variation and Evolution in Plants* (1950), George Gaylord Simpson: *Tempo and Mode in Evolution* (1944)). A tudományos köztudat az 1947-ben Princetonban megrendezett konferencián fogadta el egységesen. Az evolúciós szintézis legfontosabb állításai képezik a modern evolúciós biológia alapját. Bár ezeknek az alapelveknek némelyikét az 1940-es évek óta módosították, de a legtöbb evolúcióbiológus a mai napig is alapvetően helytállónak fogadja el azokat. Azóta vizsgálatok ezrei foglalkoztak a bizonyításukkal. Ráadásul az 1950-es évektől kezdve a genetika és a molekuláris biológia eszköztára forradalmasította ezeket a

kutatási irányokat, illetve újabbakat nyitott meg. Az 1960-as évek óta az evolúciós teória kiterjedt olyan területekre is, mint az ökológia, az etológia és a szaporodásbiológia, illetve olyan tulajdonságok evolúciójának a magyarázatára is elkezdtek elméleteket kidolgozni, mint például az élettartam, az elterjedés vagy a szociális viselkedés. A makroevolúciós folyamatok kutatása is megújult, mégpedig az újabb paleontológiai felfedezések révén, illetve a filogenetikai kapcsolatok tanulmányozására alkalmas új módszerek megjelenésének köszönhetően. Ahogyan a molekuláris módszerek egyre kifinomultabbakká és szélesebb körben elérhetőekké váltak, úgy nyíltak meg az evolúciókutatás újabb és újabb területei. Ilyen volt például a génszintű változásokat kutató molekuláris evolúció, az egyedfejlődési folyamatok evolúcióját kutató evolúciós fejlődésbiológia vagy a genomok evolúcióját kutató evolúciós genomika. Ezek a területek aztán kiegészültek olyan új ötletekkel, amelyek régóta fennálló kérdésekre vonatkoztak, mint például az adaptáció evolúciója, illetve új fajok keletkezése.

A szintetikus evolúcióelmélet felépítése és alaphipotézisei



## FAJ, FAJFOGALOM, FAJKÉPZŐDÉS

### Faj, fajfogalom

A Földön 1,8 millió leírt faj él (az agamofajokon = ivartalanul szaporodó élőlények fajain kívül). A fajok összlétszámának becsült értéke igen tág határok között mozog, aminek különböző okai vannak. Az egyik ilyen az, hogy az ivartalanul szaporodó élőlényeknek nincsenek olyan értelemben vett biológiai fajaik, mint az ivaros szaporodóknak. A prokariótáknak nincsenek szaporodási közösségeik, ráadásul az eu- és archebaktériumok gyakran cserélnek géneket horizontális génátvitel révén, ezért náluk a fajok (vagy ahogy Jacob nevezi: kvázi-speciesek) inkább csak ún. fenotipikus klaszterek. Az ivartalan (klonális) és az egyivarú szaporodás eléggé elterjedt az eukariótáknál is. Előbbi esetben a szaporodás szomatikus (pl. a növényeknél merisztematikus), utóbbi esetben pedig megtermékenyítetlen ivarsejtből (petesejtből) történik (parthenogenezis). Sok esetben találunk olyan szaporodásforgót (heterogónia), amelyben ciklikusan váltakozik az ivaros és a parthenogenetikus szaporodás. Számos állatcsoportban, többek között a kerekesszék törzsében (Rotatoria) is találunk olyan fajokat, amelyeknek csak nőstényei vannak, és parthenogenetikus szaporodnak. Minden ivartalanul szaporodó egyed (pl. a sarjtelep fiókhajtásai) genetikailag azonos egyedek klónjához tartozik, amelyek között új klónok mutációk révén jelenhetnek meg. Minden klónra hat azonban a természetes szelekció, aminek a következtében sok klón eltűnik, így szakadékok jönnek létre a sikeres klónok csoportjai között. Amennyiben ezen klóncsoportokat már elég nagy hiátusok választják el egymástól, akkor különböző fajoknak tekinthetők. Az állatvilágban a parthenogenetikus populációk földrajzi elkülönülése eredményez új fajokat, ahogyan ezt számos egyenesszárnyúnál (Orthoptera), zsákhordómolynál (Coleophoridae) és ormányosbogárnál (Curculionidae) láthatjuk. A másik fontos nehezítő tényező a fajok számának meghatározását illetően az, hogy minden évben újabb és újabb fajokat fedeznek fel és írnak le, és ez a tendencia a molekuláris eszközök fejlődésével („*barcoding*”) csak erősödik. A témánk szempontjából azonban a leglényegesebb a fajkonceptió változása.

Jelenleg több fajfogalom létezik, amelyek közül önmagában véve egyik sem tekinthető igaznak vagy hamisnak, ugyanis egy definíció csak egy adott koncepció keretein belül nyer értelmet. Ebből a szempontból nagyon lényeges a két alapvető logikai művelet megkülönböztetni. Amikor a fajokat elkülönítjük (diagnózis), leírjuk (deskripció) és rendszertanilag besoroljuk, akkor identifikáció (azonosítás) történik. Vagyis megállapítjuk, hogy a vizsgált egyedek melyik már leírt fajt képviselik, vagy melyik új, még leíratlan fajhoz tartoznak. Ez a művelet még ma is változatlanul tekintett (esszenciális) jellegek alapján történik, vagyis eljárásunk az esszenciális meghatározás elemeire (*genus proximum, differencia specifica*) épül, és lényegében nem különbözik a linnéi rendszerezéstől. Ez a rendszerezés olyan beágyazott hierarchiát használ, amelyben az alá- és fölérendelt egységek csak formális logikai kapcsolatban állnak egymással. Az evolúcióbiológiában a fajfogalom lényegében kettős tartalmú. A biológiai fajokat egyrészt mint természetes szaporodásközösségeket (ld. izolációs, felismerési és kohéziós fajkritériumok) definiálja populációs szinten, másrészt felismeri, hogy a fajok önálló fejlődéstörténettel, evolúciós „élettartammal” bíró egységek, amelyek leszármazási (genealogikus) kapcsolataik alapján értelmezhetők. A különböző típusú fajkonceptiók gyökerei az evolúciós gondolkodás kialakulásával párhuzamosan jöttek létre. A Platon ideatanára, majd Arisztotelész logikájára épülő, Linné által formalizált ún. tipológiai vagy esszencialista fajfogalom szerint a faj jól körülhatárolható osztály, egy sor csak rá jellemző tulajdonsággal, egyben konstans típus is, melyet áthidalhatatlan szakadék választ el az összes többi fajtól. Ez az abszolút és objektív fajfogalom relativizálódik Lamarck transzformizmusában. Az ő értelmezésében a faj

szubjektív gyűjtőkategória, amelybe a kutató valamilyen szempontból egymáshoz hasonló individuumokat sorol („a természet nem alkotott fajokat, csak egyedeket teremtett”). Darwin szerint az evolúciós változás folytonos és folyamatos, ezért egy születendő faj és egy erősebben kifejeződő változat között nincs elvi, lényeges különbség.

A XIX-XX. század fordulóján – miután a nagy expedíciók révén hatalmas gyűjteményes anyagok kerültek feldolgozásra – számos kutató (mindenekelőtt ornitológusok) rájött(ek) arra, hogy az élőlények fajai nem típusok vagy osztályok, hanem inkább populációk vagy populációcsoportok (politipikus faj fogalma). Mayr fogalmazta meg a legvilágosabban, hogy a biológiai fajfogalom lényege a közös génkészlettel (gene-pool) rendelkező szaporodásközösség, amely reprodukív izoláció révén van elválasztva más gene-pooloktól. Az izolációs fajkritérium nála központi jelentőségűvé vált. A **reprodukív izoláció** a populációk közötti génáramlás (nem feltétlenül teljes) redukciója, ami abban az esetben is fennáll, ha a populációk földrajzilag nem különülnek el egymástól, és amelyet olyan genetikailag kódolt jellegek idéznek elő, amelyek a populációk között különbségeket mutatnak. A biológiai fajfogalom gyakorlati alkalmazásával kapcsolatban azonban sokszor nehézségek merülnek fel. Ilyen például az, hogy a szimpatikus populációk egyedei gyakran nem kereszteződnek egymással annak ellenére, hogy nem mutatnak külső morfológiai jellegekre alapozott taxonómiai eltérést. Az ilyen fajokat **kriptikus fajoknak** nevezik. Ezek olyan természetes populációk, amelyek a szaporodás szempontjából egymástól elszigeteltek. Bár gyakran szimpatikusan együtt élnek, mégsem kereszteződnek egymással, ugyanakkor a hagyományos taxonómiai jellemzők alapján gyakorlatilag megkülönböztethetetlenek. Ilyen a maláriaszúnyog (*Anopheles maculipennis*), amelyről először a peték morfológiai vizsgálata és a peterakóhelyek különbségeinek felismerése révén, majd DNS-vizsgálatok alapján kiderült, hogy nem egy faj, hanem hat testvérfajból álló fajkomplex. Előfordulhat azonban az is, hogy egy populáción belül feltűnően különböző egyedek vannak jelen, melyek különbözőségük ellenére sikeresen párosodnak. Például a *Chen caerulescens* (sarki lúd és kék lúd komplex) populációiban fehér és kék színű ludak vegyesen vannak jelen a teljes elterjedési területen, és a különböző színű egyedek termékenyen szaporodnak egymással. Régebben a nagy színbeli különbségek miatt úgy gondolták, hogy két különböző fajról van szó, de később kiderült, hogy a kék színváltozat kialakításáért egy domináns allél a felelős. Egy faj populációi földrajzi léptékben is különbözhetnek egymástól. Az egymástól nagy földrajzi távolságokra levő populációk között nagy különbségek vannak, míg a kereszteződéseket bizonyító köztes formák ott jelennek meg, ahol a populációk találkoznak egymással. A biológiai fajfogalom gyakorlati alkalmazásának éppen az a legnagyobb korlátja, hogy ez a fajkonceptió megköveteli tőlünk annak az eldöntését, hogy a földrajzilag elkülönült populációk vajon ugyanahhoz a fajhoz tartoznak-e vagy sem, tehát potenciálisan képesek-e egymással kereszteződni. A jelenleg még elkülönült populációk a jövőben különböző mechanizmusok révén (pl. expanziók, kolonizációk, antropogén hatás, klímaváltozás) kapcsolatba kerülhetnek egymással, így további fejlődéstörténetük attól fog függeni, hogy kialakultak-e közöttük az izolációs mechanizmusok. Az allopatrikus populációkat akkor tekintjük elkülönült fajoknak, ha a köztük levő genetikai és fenotípusos különbségek olyan mértékűek, mint amekkorák a szimpatikus fajok közötti különbségek ugyanabban a csoportban, illetve olyanok, amelyek közvetlenül utalnak a reprodukív izoláció fennállására (pl. ivarszervi különbségek, kromoszómális eltérések, feromon-különbségek).

### **Izolációs mechanizmusok (izolációs fajkritérium)**

Az izolációs mechanizmusok az egyes élőlények olyan tulajdonságai, amelyek megakadályozzák a különböző fajok populációinak kereszteződését, ahol azok szimpatikusak. A biológiai fajkonceptió értelmében a speciáció (két új faj létrejötte egy közös ősi fajból) a génáramlás útjában álló biológiai akadályok kialakulásából áll.

**Prezigótikus vagy párosodás előtti izolációs mechanizmusok:** azok a tulajdonságok, amelyek meggátolják a különböző fajokhoz tartozó egyedek párosodását, az ivarsejtek átadását.

**a. Ökológiai izoláció:** a potenciális szülőpárok el vannak zárva a találkozás lehetőségétől.

- **Szezonális izoláció:** a populációk szaporodása eltérő évszakban vagy időszakban zajlik.

Az USA északkeleti részén a *Gryllus pennsylvanicus* peteként telet át, és kifejlett egyedei nyár végére jelennek meg, míg a *G. veletis* nimfaként telet át, imágóinak aktivitása pedig májustól júliusig tart. Ebből fakadóan az adultak nem találkozhatnak egymással.

A keleti sün (*Erinaceus concolor*) téli álmából közel egy hónappal korábban ébred, mint a nyugati sün (*E. europeus*), így a két faj párosodási időszaka között is közel egy hónapos a különbség. Fogságban könnyen és termékenyen szaporodnak, de a szabadban ritkák a hibridek.

- **Élőhelyi izoláció:** a populációk ugyanannak az elterjedési területnek az eltérő élőhelyein szaporodnak, így térben elkülönülnek egymástól.

Két japán katicabogár-faj (*Henosepilachna nipponica* és *H. yasutomii*) eltérő tápnövényen fejlődik (*Cirsium*- illetve *Caulophyllum*-fajokon). Mindkét faj kizárólag a saját tápnövényén párosodik, így génáramlás nem mehet végbe közöttük.

**b. Etológiai izoláció:** a párosodást viselkedésbeli inkompatibilitás akadályozza meg.

A pókok (ld. Lycosidae) esetében a hím párzást megelőző, illetve a párzás kezdeti szakaszában tanúsított magatartása elfogadó vagy elutasító választ vált ki a nőtényben. Ezen a „döntésen” (*female choice*) múlik a párzás további „sikeres” lefolyása. A hím pók a spermatofort specifikusan alakult *pedipalpus*-ával viszi át a nőtény ivarnyílásába, azonban ezt megelőzően a *pedipalpus*-szal „üresben” tesz néhány stimuláló kísérletet, és csak akkor ismétli meg az aktust „élesben”, ha a nőtény „elfogadó” magatartást tanúsít.

A muslicafajok (*Drosophila*) hímje, ahogy megközelíti a nőtényt, genetikailag programozott viselkedésformákat mutat be, miközben a szárnyrezgetés meghatározott frekvenciával történik. Adott *Drosophila*-faj nőténye erre kedvezően reagál, míg a más frekvenciával előadott szárnyrezgetésre elutasítja az illető hímét.

**c. Mechanikai izoláció:** a párosodást megkísérlik, de spermaátvitel nem történik a reproduktív szervek mechanikai illeszkedésének hibás volta miatt.

Sok rovarcsoportban a közelrokon fajok ivarszerve morfológiailag különbözik egymástól. Minden egyes faj hímjeinek ivarszerve egy speciális „kulcs”, amely az azonos fajba tartozó nőtények ivarszervéhez illik (zár-kulcs mechanizmus). A nőtények abbahagyják a párzást, és megakadályozzák a sperma átvitelt, ha a hím ivarszerve nem nyújt megfelelő stimulációt. Például három közelrokon muslicafaj, a *Drosophila simulans*, *D. sechellia* és a *D. mauritana* között az egyetlen morfológiai különbség a hím ivarszerv egyik része esetében van, ami a fajok között reproduktív izolációt okoz.

A lepkék párosodásának bonyolult fiziológiai folyamatait amerikai kutatók speciális technikával vizsgálták. A párosodás különböző fázisaiban az egyedeket mélyhűtéssel rögzítették, ezáltal sikerült a párosodás különböző szakaszaiban lezajló változásokat a reproduktív izoláció szempontjából megérteni. A nőtény lepkénél (a fejlettebb csoportokban) kettős ivarnyílás van. Az egyik nyílás azonos az anális nyílással, és ezen keresztül rakja le a nőtény lepke a petéit is. Ettől elkülönült a párzónyílás, amely erősen szklerotizált csőben (*ductus bursae*), majd az ún. párzótáskában (*bursa*

*copulatrix*) folytatódik. A petevezeték a *bursa* meghatározott részébe (az *appendix bursae*-ba) torkollik. A hímek a szilárd, csőszerű párzószerű belső zsákja (*vesica seminalis*) segítségével spermatorokokat juttatnak be a nőtény *bursa copulatrix*-ába. Ha a párosodás sikeresen létrejön, a belső zsákból kilépő spermatoroknak úgy kell elhelyezkedni, hogy az a nyílás, ahol a spermiumok kiszabadulnak, a petevezeték közvetlen közelében legyen, mert így a spermiumoknak a lehető legrövidebb utat kell megtenniük. A rosszul elhelyezett spermatorokból a spermiumoknak jóval kevesebb esélyük van eljutni a rendeltetési helyükre. Tehát valójában itt egy olyan zár-kulcs van, ahol nem az erősen szklerotizált rész a kulcsfontosságú, hanem a párosodásnál aktív szerepet játszó, a párosodás során kiforduló, megfelelő alakú és méretű rész az, amely biztosítja a spermiumoknak az optimális elhelyezkedését. Amennyiben a nőtény több hímrel párosodik, a különböző hímek spermiumai között versengés zajlik. Ebben az a hím „nyer”, amely tökéletesebben képes a spermatorjait pozicionálni. Ezért az ivari szelekció fontos ható tényező a zár-kulcs szerkezetekben mutatkozó faji eltérések kialakulásában. Ez azonban csak a dolgok egyik része, mert a hímek ezen kívül még változatos fogókészülékekkel (ld. a párosodás időtartama ezeknél a rovaroknál hosszú, gyakran több óra!) és stimuláló funkciójú járulékos szervekkel (pl. „feromon-porlasztó” speciális szőrpamacsok, pikkelyek) is rendelkeznek.

- d. Pollinátor izoláció:** a különböző növénypopulációk beporzását eltérő állatfajok végzik (ezeket különböző tulajdonságú – színű, formájú, illatú – virágok vonzzák), vagy ugyanazon faj egyedei, de más-más testrészeik révén.

A *Mimulus lewisii* nevű bohócvirág-fajt méhek porozzák be. Ennek a növényfajnak széles pártájú, rózsaszín virágai vannak, amelyeken sárga szőrök kalauzolják a pollinátorokat a nektár felé. A közelrokon *M. cardinalis*-nak szűk, csöves pártájú, vörös virágai vannak, amelyeket kolibrik poroznak be.

Bizonyos növényfajok abban különböznek egymástól, hogy a pollenjüket a beporzást végző faj egyedeinek mely testrésze szállítja. A *Platanthera bifolia* (kétlevelű sarkvirág) pollináriumi a beporzást végző szender pödörnyelvére ragadnak, míg a *P. chlorantha*-é (zöldes sarkvirág) a szeméire, ami abból adódik, hogy a két orchideafaj virágainak jellegzetességei különbözőek (ld. a pollináriumokat).

**Posztzigotikus vagy párosodás utáni izolációs mechanizmusok:** csökkentik a fajok közötti kereszteződések sikerét.

- a. Gaméta inkompatibilitás:** spermaátvitel van, de a petesejt nem termékenyül meg.

Ez az izoláció típus különösen fontos azoknál a külső megtermékenyítésű tengeri gerincteleneknél, amelyek az ivarsejtjeiket a vízbe eresztik ki. Mivel a sejt felszíni fehérjék határozzák meg, hogy melyik hímivarsejt tud átjutni a pete sejtthártyáján, így ezeknek a proteineknek a különbözősége gametikus izolációt eredményezhet. A gyöngyragyó fajok sperma proteinjé csak az azonos fajhoz tartozó nőtények petéinek a membránját oldja. A különböző fajokhoz tartozó egyedek petéi és spermasejtjei nem képesek egyesülni egymással, ugyanis a petesejt, illetve a hím ivarsejték membrán proteinjé nem kompatibilisek egymással.

A növények esetében, ha a bibére fajidegen pollen kerül, akkor a pollentömlő növekedése nem jut el a petesejtig, vagy lassabb a növekedése, mint amikor fajazonos pollen révén történik a megporzás. Abban az esetben, hogy ha az *Iris tenax* a saját fajához tartozó pollen révén termékenyül meg, akkor a pollentömlő növekedése 30 óráig tart, ha az *I. tenuis* pollenje kerül rá a bibéjére, akkor a pollentömlő növekedése lassabb, kb. 50 óra.

**b. Zigóta-mortalitás:** a petesejt megtermékenyül, de a zigóta elhal.

Egy kecskebak és egy juh keresztezése esetén a megtermékenyült petesejt beágyazódik, de az embrió hamarosan kilökődik vagy felszívódik.

**c. Hibridsterilitás:** az F<sub>1</sub> hibrid teljesen életképes, de részben vagy egészében steril vagy fogyatékos F<sub>2</sub>-t produkál. A hibrid sterilitás gyakran csak a heterogametikus ivarra jellemző (Haldane-szabály).

Az öszvér a háziszamár és a ló keresztezéséből származó fajhibrid. Az anya szerint van lóöszvér (*Equus mulus*) és szamáröszvér (*Equus hiunus*), az előbbinél ló az anya, míg az utóbbi esetében szamár. A hibridek életképessége felülmúlja a szüleikét. A ló kromoszómaszáma 64, a szamáré 62, az öszvére azonban 63. Mivel a kromoszómák nem képesek maradéktalanul párba rendeződni, ezért az öszvér általában nem képes utódot létrehozni. Az öszvér csődör mindig steril, az öszvér kanca azonban termékeny is lehet, bár nagyon ritkán, de ló- vagy szamár csődörtől megtermékenyülhet.

A *Panthera*-hibridek olyan keverékek, melyek a *Panthera* nemzetség fogságban tartott képviselőinek keresztezésével jönnek létre. Leggyakrabban az oroszlánt (*Panthera leo*) és a tigrist (*Panthera tigris*) párosítják. A hibridek neveit a keresztezett állatok neveiből kapcsolják össze úgy, hogy mindig a hím állat nevének eleje áll elől és a nőstény nevének vége hátul. A hibrid nagymacskák többnyire rövidebb ideig élnek, mint szüleik, mert hajlamosabbak a különböző betegségekre. Közös jellemzőjük, hogy a hibrid hímek gyakran sterilek, de a nőstényeknek születhet utódja bármely szülő fajtól, sőt időnként más nagymacskáktól is. Az utódok már nem hibridek lesznek, hanem köztes változatok.

### **Specifikus felismerési mechanizmusok (felismerési fajkritérium)**

A génekészlet generációkon keresztül történő továbbadását az biztosítja, hogy az adott génekészletet hordozó egyedek egymást mint összetartozókat valamiféle jelzések alapján felismerik, és ez biztosítja az eredményes szaporodást. Ezek a specifikus felismerési mechanizmusok (SMRS = *Specific Mate Recognition System*) fajra jellemzőek. Minden faj rendelkezik egy specifikus párfelismerő rendszerrel, amely lehetővé teszi a génekészlet nemzedékről nemzedékre történő továbbörökítését az adott fajt megjelenítő szaporodásközösségekben.

#### **Vizuális jelzések.**

A homlokfolt (ld. nagy és kis lilik – *Anser albifrons* és *A. erythropus*), a bajusz- vagy kantársáv (ld. harkályok – Picidae) is szexuális szignálok. Az örgébics-fajok esetében a szemsáv a párfelismerő mechanizmus fontos eleme. A kis örgébics (*Lanius minor*) szemsávja felhúzódik a homlokára, míg a nagy örgébicsé (*L. excubitor*) nem.

A közép-afrikai *Colobus*-fajoknál a hímek fején levő szőrsapkák és pamacsok alakja illetve színei fontos szexuális szignálok.

A kelet-afrikai bölcsőszájú halak (Cichlidae) esetében a hímek színe és mintázata fajoként változó. A nőstények hím fajtársaikat ezalapján ismerik fel.

#### **Kémiai szignálok.**

Sok rovarcsoport használ különböző összetételű feromonokat. A fajok közötti különbségek nemcsak a feromonok eltérő kémiai jellegéből adódhatnak, hanem az összetevők aránya is különbözhet a fajok között. Például az európai kukoricamolynak (*Ostrinia nubilalis*) két testvérfaja van, amelyek a nőstények által kibocsátott kétféle feromon (E- és Z-tetradecenil-acetát) arányában különböznek egymástól. A különbséget egyetlen autoszómális gén okozza. A hímeket csak a megfelelő feromon-arányú nőstények vonzzák. Csápjaik által adott

fiziológiai válaszukat szintén egy autoszómális gén irányítja (nem a nőstényekének megfelelő), viselkedési válaszuk azonban nemhez kötött.

### **Akusztikus szignálok.**

Az egyenesszárnyú rovarok (Orthoptera) esetében a cirpelés fajra jellemző lehet. A különböző tarszafajok (*Isophya*) oszcillogramjai jelentősen különböznek egymástól. A nőstények a konspecifikus hímek énekére válaszolnak.

A zöldfátyolkák (*Chrysoperla*) hímjei és nőstényei duettet énekelnek, amelyet a hím kezd alacsony frekvencájú hangok kibocsátásával. Csak abban az esetben történik pázás, ha a nőstény válaszol a hím énekére. Három, egymástól morfológiailag megkülönböztethetetlen zöldfátyolka-faj (*C. plorabunda*, *C. adamsi* és *C. johnsoni*) vizsgálata során kiderült, hogy ezeknek a fajoknak az éneke nagyon különböző, és a nőstények sokkal gyakrabban reagálnak a saját fajú hímek énekére, mint a más fajokhoz tartozókéra. Sőt, negatívan diszkriminálják a hibridek által hallatott köztes hangokat is.

A különböző fajok sok esetben a jelzések kombinációját használják.

### **Vizuális és akusztikus jelzéskombináció.**

A kerepelő sáska (*Psophus stridulus*) és több más rokon sáskafaj esetében a hátsó szárnyak színe, illetve a felrepülő hímek által kiadott kerepelő-zörgő hangok frekvenciája egyaránt fajra jellemző bélyegek.

### **Kémiai és viselkedésbeli jelzéskombináció.**

A *Leptidea juvernica* és a *L. sinapis* mustárlepke-fajoknak jellegzetes násztánca van. Miután kiszemelték a megfelelő nőstényt, elhelyezkednek vele szemben, majd csápjaikkal integetnek és nyújtogatják a pödörnyelvüket. Ezen a ponton rögtön megtörténik az első jelzés, ugyanis annak ellenére, hogy a két fajnál ez a viselkedés hasonló módon zajlik, a csápjaik alakja és a feromonjaik különböznek. Ezen kívül megfigyelték azt is, hogy a *L. sinapis* „tapsol” a szárnyaival, míg a *L. juvernica* nem.

### **Fajon belüli kohézió (kohéziós fajkritérium)**

A fajok állandóságát, a fajon belüli kohéziót integrációs folyamatok biztosítják, így (i) a felismerési mozzanatok viszonylagos állandósága, (ii) az egy fajhoz tartozó populációk közti génáramlás, (iii) az adott faj beilleszkedése egy ún. szupraközösségbe, amelyen belül van egy saját pozíciója (stabil niche-foglalás interspecifikus kapcsolatok – pl. kompetíció, préda-predátor, gazda-parazitoid – révén). Ezeknek az eredményeként a genotípus alapvetően konzervatív marad, a szelekció ugyanis kiselejtezi az optimumtól való mindenfajta eltérést, a génáramlás pedig meggátolja a csupán részlegesen elszigetelt populációk divergenciáját. Ennek megfelelően a hierarchikus genetikai elemzések során a genetikai variabilitás legnagyobb része a fajon belül, az egyedek között jelentkezik. Ugyanakkor a fajspecifikus tulajdonságok nem állandóak, hanem képesek változni (fejlődni) a generációk előrehaladtával a szelekció folyamatában. Adott esetben egy fajon belül a különböző generációk között (időbeli komponens) is nagy különbségek lehetnek. Miután a szelekciós tényezők nem mindenütt azonosak az adott faj elterjedési területén, ezért a fajok térben is változatosak. A különböző földrajzi régiókban elhelyezkedő populációk között szintén jelentős különbségek alakulhatnak ki. A klimatikus grádiensekkel párhuzamosan tulajdonság grádiensek, ökoklínek jöhetnek létre (ld. Allen-, Bergmann-, Gloger-szabály). Ha egy tulajdonság földrajzi gradiens mentén változik, akkor **földrajzi klin**ről beszélünk.

Mindezek alapján a faj viszonylag önálló és földtörténeti léptékben stabil génkészlettel rendelkező olyan rendszer, amelyen belül a génállomány nemzedékről nemzedékre történő továbbadását specifikus felismerési mechanizmusok, a közösségbe való beilleszkedést a

viszonylag stabil niche-foglalás, a más fajoktól való elkülönülést pedig a reprodukció izoláció biztosítja.

## Fajkeletkezés

Egy fajból újabb, leszármazott faj(ok) kétféle úton keletkezhetnek. Az **anagenezis** során egy kiindulási fajból sok ezer vagy millió év elteltével egy másik, leszármazott faj jön létre. Ebben az esetben tehát egy adott fejlődéstörténeti ágon bekövetkező időbeli változásról van szó, és az egymást időben követő generációk között megvan a genetikai folytonosság. Ezzel szemben a **kladogenezis** során egy kiindulási fajból fajmultiplikációs folyamatok révén több utód faj jön létre, miközben a kiindulási faj vagy közel változatlan formában megmarad, vagy megváltozik, vagy kihal. A kladogenezis tehát a filogenetikai szétválások és elkülönült evolúciós irányok létrejöttére reprodukció izoláció és divergens továbbfejlődés révén. A **kladisztika** a fejlődéstörténeti elágazások létrejöttének módjaival, szabályszerűségeivel (dendrogramokon ábrázolva), illetve a vizsgált taxonok genealogikus alapon (leszármazás szerint) történő rendszerezésével foglalkozik (filogenetikus rendszerezés).

### A fajkeletkezés módjai a reprodukció barrierek földrajzi eredete szerint

A fajképződés a reprodukció izolációs akadályok földrajzi eredetét tekintve három eltérő módon mehet végbe (ld. allo-, para- és szimpatikus fajkeletkezés). Ezek a fajkeletkezési folyamatok abban a tekintetben különböznek egymástól, hogy a génáramlás kezdeti redukciója a populációk közötti fizikai barrierek révén valósul meg, vagy az élőlények biológiai tulajdonságaiban áll be valamilyen változás.

#### *Allopatrikus fajkeletkezés*

Az allopatrikus fajkeletkezés olyan fajkeletkezési folyamat, amelynek elsődleges mozzanata a populációk elterjedési területeinek földrajzi szétkülönülése, amihez később további izolációs tényezők járulnak. Ebben az esetben az izoláltan fejlődő populációk az idő előrehaladtával genetikailag fokozatosan átszruktúrálnak, így új fajok jönnek létre, amelyek reprodukció izolálódnak egymástól.

A széles földrajzi elterjedésű fajok esetében a fajkeletkezés kiindulópontja gyakran az, hogy az egymástól távoli populációk között a génáramlás korlátozott. Például az Allegheny-szalamandra (*Desmognathus ochrophaeus*) különböző populációi között a szaporodási siker fordítottan arányos a földrajzi és a genetikai távolsággal. A speciáció akkor válik teljessé, ha az egymással határos populációk között megszűnik a génáramlás. Ebben az esetben egymástól reprodukció izolálódott fajokról van szó. Ilyenek például az észak-amerikai leopárdbékák (*Rana pipiens*), amelyeknek a különböző fajtái a hibridzónákban nem párosodnak egymással. Más esetekben, például nagyobb mozgásképességű fajoknál, a nagy elterjedésű fajokon belüli korlátozott génáramlás csupán földrajzi alfajok (pl. barázdabillegető – *Motacilla alba*) vagy földrajzi jelleg-grádiensek (klinek, pl. az ún. „földrajzi szabályok” esetében, ld. egerészölyv – *Buteo buteo*) kialakulását eredményezi.

#### *Dichopatrikus fajképződés*

A földrajzi izoláció az elterjedési terület megváltozása, refúgiumokká váló szétszakadozása révén jön létre. A különböző refúgiális területeken ható szelekció eltérő irányú, ami divergens evolúcióhoz vezet.

Refúgiális izoláció következett be a negyedidőszak eljegesedési fázisaiban is, amikor a sarki jégtakaró egyre délebbre nyomult, és a magashegységi gleccserek egyre alacsonyabb szintekre húzódtak, így a különböző élőlénycsoportok a jégtakaró határain kívül eső menedékterületeken vészelték át a kedvezőtlen időszakot. Mivel ezek a menedékterületek az

eurázsiai lombdők és a hozzájuk kapcsolódó állategyüttesek esetében leginkább a dél-európai félszigetek klimatikus kedvezőbb részein, illetve ezektől nagy távolságban, Kelet-Ázsiában voltak, ezért a mérsékeltövi növény- és állatvilágban egyaránt gyakori jelenség az, hogy földrajzi izolációs eredetű európai – kelet-ázsiai vikariáns fajpárok (pl. ibériai és mandzsúriai kékszarka – *Cyanopica cyanea*, *C. cooki*; európai és kínai zöldike – *Chloris chloris*, *C. sinica*) vagy alfaj-párok (esetleg hármas-négyes csoportok, pl. magyar színjátszólepke – *Apatura metis*, Metelka-medvelepke – *Rhyparioides metelkana*) jöttek létre. Számos esetben azonban az európai – kelet-ázsiai vikariancia jóval régebbi, harmadidőszaki eredetű, például az európai és kelet-ázsiai tölgyek (*Quercus*), vagy az európai és kelet-ázsiai unkákat (*Bombina*) esetében.

A glaciális refúgiumokban számos fajon belül genetikailag jelentősen eltérő népségek (pl. európai tölgyek, bükkök kloroplasztisz haplotípusai esetében), gyakran akár szűk elterjedésű endemikus alakok jöttek létre (pl. mediterrán félszigetek bennszülött göte- és ásógyík-, illetve röpképtelen sáskafajai), ezért ezek az ún. endemizmus gócterületek a genetikai variabilitás ún. forrópontjai („hot spots”). Számos esetben viszont az derült ki, hogy a délre szorult népségeknek az utolsó glaciális maximum utáni északra terjedésében a „vezérszerepet” („leading edge”) nem ezek a déli refúgiális népségek, hanem a szélsőségekhez jobban alkalmazkodott északi perempopulációk játszották, amelyek sok esetben (pl. kis apollólepkék – *Parnassius mnemosyne*, kerekfoltú szerecsenlepke – *Erebia medusa*, mocsári béka – *Rana arvalis*, keresztes vipera – *Vipera berus*, erdei pocok – *Chlethrionomys rutilus*, barna medve – *Ursus arctos*) éppen a Kárpát-medencében vagy annak peremhegységeiben őrződtek meg.

Hasonló szabályosságok érvényesülnek azokban a trópusi esőerdő-refúgiumokban is, ahol a pleisztocén csapadékszegény periódusaiban számos faj menedéket talált. Nyilvánvaló, hogy a vikarianciának a taxonómiai szintje különböző lehet, de abban az esetben, ha nagyon közeli rokon fajok mutatják ezt a vikariáns elterjedést, akkor nagyon valószínű, hogy ezek közös eredetre, s ezen belül is allopatrikus szétválásra vezethetők vissza. A dél- és közép-amerikai elterjedésű *Pionopsitta* papagáj- és a *Selenidera* tukán-genuszok elterjedési területe nagyjából azonos, mivel tipikus trópusi esőerdő-lakó állatok. Elterjedésük Közép-és Dél-Amerikában, követve a trópusi esőerdők tagolódását, három földrajzilag elkülönülő régióra válik szét: a közép-amerikai, alapvetően hegyvidéki esőerdők, az amazóniai trópusi esőerdők, illetve a tengerparti hegység (*Serra do Mar*) esőerdő övezeteire. Az alapvető területi tagolódás mindhárom esetben azonos, és az is látható, hogy az amazóniai területen négy vagy öt nagyjából hasonló elterjedési egység mutatkozik, kis rész-különbségekkel. Ennek az elterjedési mintázatnak a kialakulása annak a következménye, hogy az utolsó eljegesedés klimatikus mélypontján (és hasonlóképpen a korábbi mélypontokon is) a dél-amerikai esőerdő terület, a mai potenciális esőerdő-területnek mintegy 16%-ára szorult vissza. Tehát ez azt jelenti, hogy ami ma egy potenciálisan összefüggő nagy esőerdő tartomány Amazóniában, az ebben az időszakban különböző foltokra szakadozott szét, amelyek rovására a „campo cerrado”, a szavanna-szerű nyílt formáció volt az, amely teret nyert, s amely izolálta ezeket a kis esőerdő szigeteket. Hogy ez valóban így volt, arra számos klímátörténeti bizonyíték van. Egy botanikus csoport, Prance vezetésével tanulmányozta a dél-amerikai esőerdők növényeinek endemizmus centrumait, Haffer pedig a madaraknál vizsgálta az endemizmus központokat. Kiderült, hogy ezek a centrumok egymással igen jó egyezést mutatnak. Jó egyezéseket találtak továbbá azoknál a centrumoknál is, amelyeket anolisz gyíkok (*Anolis*) elterjedése alapján, és amelyeket esőerdő-lakó lepke-tribuszok (Heliconiinae: Heliconiini, Ithomiini) fajgazdagsága alapján állapították meg. Ha ezeket a többféle módszerrel megállapított centrumokat egymásra vetítjük, akkor az a kép rajzolódik ki, hogy a fajkeletkezési mechanizmus, amit a papagájoknál láttunk, meglehetősen általános az egész neotropikus élővilágban.

### Peripatrikus fajkeletkezés

A földrajzi izoláció az elterjedési terület megváltozása, szétterjedés után periférikus izolátumok kialakulásával jön létre. Ebben az esetben a nagy populációból kiválik néhány egyed, és új élőhelyet kolonizál (alapító hatás = *founder effect*). A néhány, véletlenszerűen kiváló egyed genetikai összetétele nem reprezentálja a nagy populációt. A nagy populációtól való eltérés mindenekelőtt a genetikai variabilitás csökkenésében nyilvánul meg, ami többek között azáltal valósul meg, hogy a ritka allélok nem kerülnek be az új populációba. Az első néhány generációban a kivált populáció egyedszáma alacsony lesz, így továbbra is érvényesülni fog benne a drift hatása, tehát a genetikai összetétele méginkább eltávolodik az eredeti nagy populációtól. Ráadásul a továbbiakban a genetikai sodródás hatását a természetes szelekció is tovább erősíti, divergens adaptációt és reprodukív izolációt okozva. A folyamat eredménye gyors fajkeletkezés.

Az allopatrikus fajkeletkezés további, számos esetben ismert módja tehát az, amikor a fajkeletkezés a szigetekre bomló elterjedési területek periférikus részein indul meg, ami lehet sziget, de lehet a kontinensen belüli szigetszerű elterjedés is. Például a boreális tajga-övben elterjedt fajoknak lehetnek szigetszerű izolátumai az ettől az övezettől délre levő hegyvidékeken (pl. siketfajd – *Tetrao urogallus*, császármadár – *Tetrastes bonasia*, fehérhátú fakopáncs – *Dendrocopus leucotus*, stb.), és ez is elindíthatja az allopatrikus fajkeletkezést. Lehetnek a kontinens nagy részén elterjedt alakoknak izolátumai a kontinens peremi szigeteken (pl. Brit-szigetek: nagy tűzlepke – *Lycaena dispar* elterjedése; itt a nagy-britanniai alak kipusztult!). Allopatrikus fajkeletkezés zajlik le azokon a szigeteken is, amelyek nem a kontinensekről fűződnek le, hanem újonnan keletkeznek az óceánokban, például vulkáni működés révén (ld. Galapagos- és Hawaii-szigetek). Ilyenkor az egyik szigetről a másikra átjutó alapító egyedek hoznak létre új populációkat, amelyek a kolonizáció „mintavételi hibája” következtében gyorsan elkülönülnek azoktól a populációktól, amelyekből eredtek. A földipintyek (*Geospiza*) például a dél-amerikai kontinensről kolonizálták a Galapagos-szigetcsoport legrégebben kialakuló szigetét, majd lépésről-lépésre zajló kolonizációs események zajlottak a szigetcsoport többi tagjának kialakulásával párhuzamosan. A pintyek különböző táplálékforrásokhoz alkalmazkodtak a különböző szigeteken, így eltérő méretű és alakú csőr típusokkal rendelkező fajok jöttek létre. A muslicák (*Drosophila*) különböző szárnymintázatú fajainak kialakulása a Hawaii-szigeteken hasonló kolonizációs események során, szexuális szelekció révén valósult meg.

Látható tehát, hogy amit mi allopatrikus fajkeletkezésnek nevezünk, az nagyon különböző tér-idő-dimenziójú eseményeknek a halmaza. Allopatrikus fajkeletkezés zajlott le földtörténeti méretekben, amikor a Gondwana feldarabolódott. Ez több hullámban zajló evolúciós folyamatokat indított el, amelyek tovább folytatódtak az ős-kontinens egymástól elkülönült darabjain is. A déli féltéke bükkjeinek a felső-krétában még megvolt az összeköttetése az Antarktiszon keresztül, de ez az eocéntől a miocénig több szakaszban megszűnt, illetve a miocén végére az Antarktisz nagyrészt el is jegesedett. A legfiatalabb kontinentális kapcsolat Ausztrália és Új-Guinea között jött létre a felső miocénben. Az első lépés az északi illetve déli féltéke bükkjeinek (*Fagus* vs. *Nothofagus*) a szétválása volt. További izolációkkal különültek szét a dél-amerikaiak, az új-zélandiak és az ausztráliaiak, a legfiatalabb „hullám” pedig az új-guineai *Nothofagus*-ok elkülönülése volt az ausztráliaktól. Allopatrikus fajkeletkezés zajlott le akkor is, amikor például az Atlanti-óceán medencéje felnyílt, és elszigetelődtek egymástól a dél-amerikai, illetve az afrikai kontinensen maradt rokonpopulációk (pl. földigiliszták).

Az allopatrikus fajkeletkezés tehát nagyon sokféle típust foglal magába, ráadásul időben és taxonómiai hierarchiáját tekintve is többszintű folyamatról van szó. Vannak hosszú földtörténeti időtávlatban lezajló változás-sorozatok, amelyeknek a lezajlása több tízmillió éves, hiszen a *Nothofagus*-ok felső krétabeli szétválása több mint hatvan millió évvel ezelőtti.

Vannak azonban viszonylag gyors folyamatok is, mint például a Hawaii-szigetek endemikus fajainak a létrejötte. A Hawaii-szigeteknek a kialakulása legfeljebb 6 millió évre vezethető vissza, és ezalatt a földtörténetileg nagyon rövid idő alatt például a *Laupala* pirregő tücsköknél két endemikus genusz 33 faja jött létre. Még nagyobb mérvű elkülönülést tapasztalunk a Hawaii-szigeteki *Drosophila*-knál, amelyek esetében a háromszázat közelíti meg azoknak a fajoknak a száma, amelyek ezekre a szigetekre nézve endemikusak, s ezek a világfaunának közel 2/3-át képezik.

Mindebből látható, hogy vannak emberi időléptékkel mérve rendkívül lassú folyamatok, és vannak olyanok is – elsősorban a kicsiny szigetek populációiban végbemenő izolációk – amelyek viszonylag rövid idő alatt zajlanak le, és viszonylag nagyszámú taxon létrejöttéhez vezetnek. Ebből természetesen az is következik, hogy az allopatrikus fajkeletkezés genetikai tartalma nagyon heterogén, sőt részben ismeretlen. Allopatrikus fajkeletkezéssel létrejöhetnek olyan kis populációk, amelyek a genetikai drift hatására a genetikai lokuszok nagy részére homozigóták, és egy szigetsorozat szigetein létrejöhetnek olyan gyorsan elkülönülő alakok is, amelyek csak valamilyen meghatározott szempontból különböznek el (pl. forrásfelosztás), de egyébiránt a genetikai hasonlóságuk igen nagy marad. Allopatrikus elkülönüléssel kialakulhatnak olyan populációk, amelyek további kolonizációra képesek, de periférikus lefűződésekkel létrejönnek olyanok is, amelyek igen rövid idő alatt veszélyeztetettekké válnak és kipusztulnak. Például az euroszibériai elterjedésű nagy tűzlepke (*Lycaena dispar*) elterjedésének a nyugati perifériáján olyan perempopulációk fűződtek le, amelyek a történelmi időkben kipusztultak (Anglia, Hollandia). Ha az izoláció egyben az élőhely leszűküléséhez is vezet, akkor ezek a perempopulációk nagyobb evolúciós potenciál nélküli, evolúciós zsákutcákká válnak, amelyeknek a megőrzése nehéz, különösen akkor, ha ez olyan területet érint, ahol már az emberi tevékenység a természetes vagy természetközeli élőhelyek nagy részét felszámolta.

Az allopatrikus fajkeletkezés kapcsán utalnunk kell bizonyos **reliktumok** kialakulására is. Ezek lehetnek olyan maradványjellegű taxonok, amelyek korábban elterjedt, nagy fajszerű csoportok ún. „élő fossziliaként” megmaradt, izolált képviselői (filogenetikai reliktumok). Allopatrikus fajkeletkezés zajlott le például a tüdőshalaknál (Dipnoi) is, itt azonban a hosszú időn keresztül zajlott elkülönülések, számos alak kipusztulásával kombinálva, olyan helyzetet hoztak létre, ahol a különbségeket a taxonómia ma már fajföldtörténeti rangúnak tekinti. Allopatrikus elkülönüléssel létrejöhetnek azonban olyan reliktumfajok is, amelyek csak a földtörténet legfiatalabb időszakainak maradványai (pl. az ún. jégkorszaki reliktumok). Ezek filogenetikai elkülönülése általában csupán faji vagy alfaji szintű (mint pl. a Bakony dealpin eredetű medvefű kankalinja – *Primula auricula* ssp. *hungarica*). Ilyen, ún. életföldrajzi (biogeográfiai) reliktumok gyakran különleges környezeti viszonyok között maradhatnak fenn, mint amilyenek a barlangi vizek, hőforrások, különleges geológiai formációk (pl. dolomit sziklagyeppek). A pilisi len (*Linum dolomiticum*) ilyen negyedidőszaki reliktumfaj, amely egyben endemikus (bennszülött) is, csak egy adott, kis elterjedési terület határain belül él (a Budapest közelében levő Nagy-Szénáson). Legközelebbi rokonai a Balkán-félsziget déli részének magashegyi sziklagyepeiben fordulnak elő (pl. Olymposz).

Általánosan elfogadott nézet szerint az allopatrikus speciáció oka a természetes szelekció, amely pre- és posztzigotikus izolációt eredményező genetikai különbségeket hoz létre. Ha a fajkeletkezés végbement, akkor a populációk elterjedési területeinek expanziójakor a létrejött reproductív barrierék az ismételt találkozók populációk közötti génáramlást megghiúsítják. A fajkeletkezés tehát gyakran a divergens szelekció mellékterméke, ami akkor alakul ki, amikor a populációk elterjedése allopatrikus. A divergens szelekció lehet: (a) ökológiai szelekció vagy (b) szexuális szelekció (illetve a kettő kombinációja).

a. Amennyiben a reproductív izoláció az ökológiai adaptáció mellékterméke, akkor az allopatrikus rovarpopulációk esetében azt várjuk, hogy a különböző tápnövényekhez

adaptálódott populációk kezdetben erősebben izolálódnak egymástól, mint azok az allopatrikus populációk, amelyek ugyanazon a tápnövényen fejlődnek. Egy észak-amerikai levélbogár-faj (*Neochlamis bebbianae*) esetében pontosan ezt a mintázatot tapasztalták, ugyanis a faj egy fűzfán élő populációja sokkal jobban izolálódott reprodukciósan két másik, juharon táplálkozó allopatrikus populációtól, mint az utóbbi kettő egymástól.

- b. A szexuális szelekció alapja a „nőstény választ elv” (*female choice*). A különböző populációkban a nőstények eltérő preferenciájúak, aminek az eredménye a hímek párválasztással kapcsolatos jellegeinek óriási változatossága (ld. madarak tollszínjei). Úgy tűnik, hogy a szexuális szelekció a fajkeletkezés egyik fontos oka, különösen az olyan nagy diverzitású csoportokban, mint az afrikai bölcsőszájú halak (Cichlidae), a paradicsommadarak (Paradisaeidae), a kolibrik (Trochilidae) vagy a hawaii-szigeteki muslicák (Drosophilidae). A madarak különböző testvércsoportjainak fajdiverzitását összehasonlítva azt látjuk, hogy a szexuális szelekció növeli a diverzitást (ld. paradicsommadarak különböző testvércsoportjai, kolibrik és sarlósfecskék). Azok a madárcsoportok, amelyeknek a hímjei és nőstényei nem állnak tartósan párba, sokkal diverzebbek, mint a tartós párkapcsolatokat kialakítók. Ezekben a csoportokban a szexuális szelekció erősebb, a fajképződési ráta magasabb, az extinkciós ráta pedig alacsonyabb.

A szubterrán életmódú földikutya-fajok (*Nannospalax*) elkülönülésében mindkét szelekciótípus közrejátszik. Ezekben az elsődleges mozzanat „robertsoni fúziók” révén a különböző kromoszómális rasszok létrejötte. Stabil populációk létrejöttének az a feltétele, hogy kiküszöbölődjenek a csökkent fertilitást eredményező kombinációk a különböző kromoszómaszámú egyedek között. Ezt fajspecifikus akusztikus kommunikáció biztosítja azáltal, hogy eltérő frekvenciával adják le a „morse-jeleket” járataik falának ritmikus ütögetésével. Ezzel együtt a populációk élőhelyi és klimatikus preferenciáik alapján is elkülönülnek, így például a Kárpát-medencében is négy, kromoszómáisan és területileg is elkülönült, monofiletikus eredetű, allopatrikus *Nannospalax*-faj él.

Egy másik nézet szerint a reprodukciós izoláció (legalább részben) a csökkent rátermettségű hibridek kialakulását megelőzendő kényszerek hatására alakul ki. A legtöbb élőlény esetében a természetes szelekció nem tudja megerősíteni a posztzigótikus izolációt a hibridizálódó populációk között, mivel egy ilyen folyamat azt kívánná meg, hogy azoknak az alléloknak, amelyek redukálják a fertilitást és a viabilitást, növekedjen a gyakoriságuk, ami viszont teljesen ellentétes a szelekció jelentésével. Ehelyett a különböző lokuszokon levő allélok fixálódása révén alakul ki posztzigótikus izoláció a populációk között, amelyek történetesen csökkentik az életképességet és a termékenységet, amikor kombinálódnak a hibridekben. Egy hibridpopulációban tehát valószínűleg azoknak a mutációknak a frekvenciája nő meg, amelyek növelik a rátermettséget, így mérséklődik a prezigótikus izolációt erősítő géneknek az előnye, ami lehetővé teszi a különböző populációk fúzióját. A különböző, de közelrokon fajok szimpatikus populációiban az eltérő jellegek hangsúlyosabbakká, markánsabbakká válása a **jelleg eltolódás** (*character displacement*). Ez a jelenség általában a párválasztással (szexuális szignálok) és a forrásfelosztással kapcsolatos jellegeket érinti. A szirti csuszka (*Sitta neumayer*) a Balkán nyugati részétől egészen Afganisztán nyugati, illetve Irán északi részéig hatol, míg a kövi csuszka (*Sitta tephronota*) alapvetően közép-ázsiai elterjedésű, de Iránban, Afganisztánban és Transzkaspia területén is jelentős területi átfedés van közöttük. Ha összehasonlítunk egy dalmáciai példányt egy belső-ázsiaival, ahol mindkét területen csak egy-egy faj él, akkor a jellegek elkülönülése minimális. Ha viszont összehasonlítjuk ugyanezeknek a fajoknak az együttélési területen előforduló populációit, akkor látjuk, hogy a jellegekben markáns elkülönülés van. A *Sitta neumayer* csőre vékonyabb, szemsávja elmosódóbb, míg a *S. tephronota* csőre robusztusabb, szemsávja pedig markáns,

éles. A variációgörbe átlaga a *S. neumayer* esetében a minuszvariánsok, a *S. tephronota* esetében pedig a pluszvariánsok irányába tolódik el. Látható, hogy az egyik jelleg a forrásfelosztásra (sziklarepedésekből kiszedett rovar-táplálék) utal, a másik pedig szexuális szignál. Mindkettő a különböző fajok határozott elkülönülését mutatja.

Az **introgresszió** két különböző populáció egyedei közti olyan hibridizáció, amelynek során a génáramlás aszimmetrikus (tehát a hibridizáció például csak az egyik populáció immigráns hímjei révén történik). Az erdei pinty (*Fringilla coelebs*) esetében az európai és dél-ázsiai népesség között különbség van abban a tekintetben, hogy az európai hím által előadott strófából valamilyen elem a dél-ázsiai hím énekéből hiányzik. Az európai nőstény a teljes strófaára van beállítva, vagyis ha ebből valami hiányzik, akkor nem reagál rá. Tehát az indiai hím hiába énekel neki, ezt a nőstény nem veszi jelzésként, viszont az indiai nőstény elfogadja az európai hím jelzését, mert ugyan „bőbeszédűbb”, mint amit ő megszokott, de minden benne van, amire reagál. A hímek által hordozott génáramlás az egyik irányba megy, a másik irányba viszont nem. Tehát a reprodukív izoláció részleges: a hímek által hordozott gének csak egyik irányba tudnak áramlani, viszont kölcsönösen már nem.

A földrajzi izoláció értékét akkor látjuk meg, ha az megszűnik, és területi átfedés jön létre. A vöröshasú és a sárgahasú unka (*Bombina bombina*, *B. variegata*) közötti területi átfedés nagyon csekély mértékű hibridizációhoz vezet, mert itt a korábbi területi elkülönüléshez még eltérő élőhely preferencia is járul (a vöröshasú unka az alföldi élőhelyeket preferálja, a sárgahasú a hegy- és domvidékieket). Viszont a nyugat-európai kormos varjú (*Corvus corone corone*) és a kelet-európai dolmányos varjú (*C. corone cornix*) találkozásakor az Elbánál hibridpopulációk jöttek létre. Ez csupán egy keskeny sáv, hiszen más-más klímatarományhoz alkalmazkodott az egyik és a másik, de a csekély genetikai eltérések miatt létrejön egy olyan hibridzóna, amelyben megvalósul a kölcsönös génáramlás mindkét irányban, hiszen a hibridek teljes fertilitásúak.

Vannak olyan esetek, amikor a populációk hosszú láncolata visszaér a kiindulási ponthoz, és a lánc két vége átfedi egymást. Ha a lánc két vége annyira elkülönült, hogy egymással szemben különböző fajokként viselkednek (nem szaporodnak egymással), akkor távolságból adódó fajkeletkezésről van szó, amelynek az eredményeképpen **gyűrűfajok** alakulnak ki. Korábban ilyennek tartották a heringsirály-ezüstsirály-fajkört. A heringsirály rokonsági köre egy atlantikus–nyugat-mediterrán és egy északnyugat-európai + belső-ázsiai csoportra tagolódik. A heringsirály (*Larus fuscus*) az utóbbihoz tartozik. Feltételezték, hogy az ezüstsirály (*L. argentatus*) az észak-amerikai heringsirályok leszármazottja, és posztglaciálisan Amerika felől népesítette be az észak-atlanti térséget. Ez azonban, és vele együtt a gyűrű-fajképződés hipotézise is megcáfolódott, mivel kiderült, hogy a *L. argentatus* az észak-atlanti *L. glaucoides* európai vikariánsa. A távolabbi rokon tengeri sirály (*L. marinus*) észak-amerikai eredetű, majd ez is másodlagosan fedte át az ezüstsirály és heringsirály elterjedését. Mai ismereteink szerint leginkább a széncinege (*Parus major*) fajköre felel meg a gyűrűfaj-képződés elvárásainak. Itt négy faj, az euroszibériai *P. (major) major*, a kelet-ázsiai *P. (major) minor*, a közép-ázsiai *P. (major) bokharensis* és a dél-ázsiai *P. (major) cinereus* elterjedése gyűrűszerűen veszi körbe a faj ökológiai igényei számára alkalmatlan belső-ázsiai sivatagi övezeteket. Korábbi (glaciális) izolációjuk után jelentősen szétterjedve négy területen kerültek egymással érintkezésbe: a Kászpi-tengertől keletre (*major/bokharensis/cinereus*), Dél-Szibériában (*major/bokharensis*), Kelet-Szibériában (*major/minor*) és Dél-Kínában (*minor/cinereus*). Korlátozott mértékű hibridizációt korábban csak egy keskeny zónában, az Amur folyó mentén észleltek (*P. major* x *P. minor*), ma azonban molekuláris elemzésekből tudjuk, hogy alkalmi géncsere a posztglaciális terjedés idején valamennyi taxon között végbement. Ezért az ilyen fajképződési határeseteket a *semispecies* (félíg-faj) megjelöléssel is illetik. Hasonló mértékű hibridizációt azonban a

többször nem vitatott faji rangú kékcinege (*P. caeruleus*) és lazurcinege (*P. cyaneus*) között is megfigyeltek.

Az allopatrikus fajkeletkezés a speciáció általánosan elfogadott módja, amelynek a létrehozásához többféle bizonyíték áll rendelkezésünkre. Az egyik a **politipikus fajok** léte, amelyek földrajzilag eltérő és taxonómiaiilag elkülöníthető populációkból álló fajok. Ilyen például a Woodhouse kengurupatkány (*Dipodomys ordii*), amelynek 35 allopatrikus elterjedésű alfaja van Észak-Amerikában. Egy másik bizonyíték a **vikariancia**. Ez – szigorúan definiálva – az a jelenség, amikor bizonyítottan monofiletikus testvérfajok vagy fajfőlötti egységek tagjai allopatrikus elterjedésűek, mintegy egymást „helyettesítik” a különböző kontinensek hasonló jellegű biómaiban. Ilyen például az európai és az amerikai bölény (*Bison bonasus*, *B. bison*), az európai- és a kelet-ázsiai viza (*Huso huso*, *H. dahuricus*). Vikariáns alpin és arktikus-alpin fajok Eurázsia és Észak-Amerika különböző magashegységeiben az eurázsiai arktikus-alpin *Parnassius phoebus* apollólepké és észak-amerikai vikariánsa, a *P. smintheus* a Sziklás-hegységben, vagy például az *Erebia aethiopella* szerezsenlepké-fajcsoport fajai (*Erebia rhodopensis*, *E. aethiopella*, *E. gorgone*) Dél-Európa magashegységeiben. Tágabb értelemben vikariánsok azonban az északi és déli félteke bükkjei (*Fagus/Nothofagus*) is, vagy a tüdőshalak genuszai (*Lepidosiren*, *Protopterus*). Gyakran, helytelenül vikarianciának nevezik azt a jelenséget is (holott legfeljebb megtévesztő „ál-vikarianciáról” beszélhetnénk), amikor az „egymást-váltó” allopatrikus elterjedést nem monofiletikus eredetű, hanem csak konvergencia vagy parallel fejlődés révén hasonló taxonok mutatják, vagyis nem monofiletikus csoportok helyettesítik egymást földrajzilag elkülönült élőhelyeken. Ilyenek például az eurázsiai ugróegerek (*Dipus*) és az észak-amerikai kengurupatkányok (*Dipodomys*). Esetenként, az eredeti fogalomtól eltérően, „ökológiai vikariancia” néven, szintén helytelenül kiterjesztik a fogalmat olyan esetekre is, amikor kétségtelenül közel rokon fajok egymást a hasonló, de bizonyos szempontból eltérő élőhelyeken mintegy „helyettesítik” (pl. a kék és a szalagos karcúsztatkötő – *Calopteryx virgo*, *C. splendens*). Ennek azonban szintén nincs köze az allopatrikus fajkeletkezéshez.

### **Parapatrikus fajkeletkezés**

A parapatrikus speciáció esetében két szomszédos területen élő populáció között alakul ki diszkontinuitás valamilyen mechanizmus alapján. A határ két oldalán különböző irányokban ható szelekció divergenciát okoz, amelynek eredményeként a szomszédos területeken élő egyedek reprodukciójukban izolálódnak egymástól. A borjúpázsitról (*Anthoxanthum odoratum*) kimutatták, hogy az elmúlt néhány évszázadban a bányatelepek közelében levő populációikban nehézfém-tolerancia alakult ki. Azoknak a populációknak az evolúciója, amelyekben erős szelekció hatott a nehézfém-tolerancia kialakulásának az irányába, különvált a nem-toleráns populációk fejlődésétől, nemcsak a nehézfém-tolerancia, hanem a virágzási periódus és az öntermékenyítés mértékének a tekintetében is. Ezeknek köszönhetően a szomszédos populációk reprodukciójukban izolálódtak.

### **Szimpatrikus fajkeletkezés**

A szimpatrikus speciáció a fajkeletkezésnek mindazon eseteit foglalja, amelyek kezdeti szakaszában nem történik meg a populációk földrajzi léptékű térbeli elkülönülése. A speciáció ebben az esetben valamilyen más mechanizmus alapján zajlik (pl. élőhely, tápnövény, gazdaállat szerint). Kezdetben egy nagy, véletlenszerűen párosodó egyedekből álló populáció egyedei közötti különbségek különböző habitatok és partnerek választására sarkallják az egyes egyedeket, majd a habitat-specializáció és a nem-véletlenszerű párosodás következtében az egyedek genetikailag differenciálódnak. A folyamat eredményeképpen

kialakult két, együttesen előforduló faj populációinak egyedei között reproduktív izoláció lép fel, amely a populációk között folyó géncsere akadályát jelenti.

A szimpatrikus fajkeletkezés módjai.

### **Tápnövény-specializációval együtt járó szimpatrikus fajkeletkezés.**

A gyümölcslegyek (*Rhagoletis*) eredeti tápnövénye a galagonya volt, majd bizonyos egyedek áttértek az almára. Mivel azonban az egyedeknek nagy a tápnövényhűsége (kb. 6%-uk migrál a két tápnövény közt), ezért nagy valószínűséggel a saját tápnövényük körül röpködő egyedek közül fognak maguknak párt választani. A speciációhoz hozzájárul még a galagonya és az alma közötti fenológiai különbség is (a kettőnek a virágzási csúcsa időben elkülönül).

### **A fejlődési ritmus megváltozásán alapuló (fenológiai) fajkeletkezés.**

Az Észak-Amerika nagy részén elterjedt *Gryllus pennsylvanicus* peteként telet át, és kifejlett egyedei nyár végére jelennek meg, míg a *G. veletis* nimfaként telet át, imágóinak aktivitása pedig májustól júliusig tart. Ennek következtében a két faj szaporodási periódusa is más-más időszakra esik, így nem párosodnak egymással.

### **A szaporodási rendszer megváltozásán alapuló szimpatrikus speciáció.**

A pollinátorok által előidézett rendkívül speciális megporzási mechanizmusok is magukban hordozzák a szimpatrikus fajkeletkezés lehetőségét. Az Észak-Amerikában szimpatrikusan előforduló négy bugatölcsér-faj (*Penstemon*) speciális pollinátorokkal rendelkezik. A *Penstemon*-fajok között fennáll a hibridizáció lehetősége, genetikai függetlenségüket azonban a szelektív pollináció biztosítja.

### **Szimpatrikus fajkeletkezés a gazdaállat szerinti elkülönülés alapján.**

Az apró termetű, parazita és hiperparazita hártványászárnyúak (*Chalcididae*, *Braconidae*) óriási fajszáma szimpatrikus speciációval magyarázható. Hasonló, földrajzi izolációt nem igénylő evolúciómóddal alkalmazható a vérszívó tetvek (*Anoplura*) fajaira is.

## **A fajkeletkezés genetikai mechanizmusai**

### ***Gének közötti episztatikus kapcsolat***

A reproduktív izolációs mechanizmusok genetikai alapjaival kapcsolatban a leggazdagabb információ bizonyos muslicafajokkal (*Drosophila*) kapcsolatban áll a rendelkezésünkre. Több keresztezési kísérlet során kimutatták, hogy az F<sub>1</sub> generáció hímjei sterilek voltak, míg a nőstények fertilisek (ld. Haldane-szabály). Kiderült, hogy a hibridek életképtelenségét illetve sterilitását a keresztezett fajok különböző génjei közötti episztatikus kölcsönhatások okozták. A kísérletek arra is rávilágítottak, hogy az X-kromoszóma hatása ebből a szempontból sokkal jelentősebb, mint az autoszómáké. Az X-kromoszóma, amennyiben konspecifikus autoszómákkal kombinálódik, nem okoz sterilitást. Viszont abban az esetben, ha az egyik faj X-kromoszómája egy másik faj autoszómáival lép episztatikus kölcsönhatásba, akkor a hibridek terméketlenek lesznek. Emiatt tehát a hímek esetében a sterilitás sokkal hamarabb kialakul, mint a nőstényekben, és ebből adódóan az X-kromoszómán levő gének sokkal gyorsabban evolválódnak, mint az autoszómálisak, ugyanis az X-hez kapcsolt kedvező recesszív allélok sokkal inkább ki vannak téve a természetes szelekció hatásának. Ráadásul a szexuális szelekció miatt a hímsterilitásra hatást gyakorló autoszómális gének sokkal gyorsabban evolválódnak, mint a nőstények sterilitását okozók. Kimutatták azt is, hogy az a gén (Nup96), amelyik a *D. simulans* és a *D. melanogaster* hibridjeinek életképtelenségét okozza, egy nukleoporin proteint kódol, ami a fehérjéknek és az RNS-nek a sejtmagból a sejtplazmába való átjutását szabályozza. Mindkét faj esetében magas volt az aminosav-cserét okozó szubsztitúciók száma a szinonim báziscserékhez képest, ami azt mutatja, hogy a divergenciát ebben az esetben a szelekció okozta.

## **Citoplazmás inkompatibilitás**

A rovarok esetében a fajkeletkezés egy lehetséges oka a citoplazmás inkompatibilitás, amit (többek között) a *Wolbachia* nemzetségbe tartozó intracelluláris baktériumok okozhatnak. Ezek a baktériumok a rovarpeték sejtplazmájában öröklődnek. A *Wolbachia*-kat hordozó peték normálisan fejlődnek, akár fertőzött, akár baktériummentes hímek termékenyítik meg őket. Ha egy fertőzött hím és egy baktériummentes nőtény kereszteződik egymással, akkor az utódokban az apai kromoszómák a fejlődés folyamán elvesznek. Úgy tűnik, hogy a *Wolbachia*-k manipulálják a hím ivarsejteket, mégpedig úgy, hogy az apai kromoszómák a zigótában megsemmisülnek. Az apai kromoszómák elvesztése a diploid fajokban (pl. a muslicák esetében) zigóta mortalitást okoz. A haplodiploid rovarok esetében (pl. hártvány szárnyúak – Hymenoptera) a megtermékenyített petékből nőtények, míg azokból, amelyeket nem termékenyítettek meg, hímek fejlődnek. Ennek következtében azok a zigóták, amelyekben az apai kromoszómák megsemmisülnek, túlélnek, és olyan hím egyedek fejlődnek ki belőlük, amelyek csak anyai kromoszómákat hordoznak. Diploid fajok esetében a párosodó hímnek és nőténynek ugyanazt a *Wolbachia*-törzset kell hordoznia ahhoz, hogy életképes utódok jöhessenek létre a két fertőzött szülő kereszteződéséből. A haplodiploid fajoknál viszont, ha különböző törzset tartalmazó egyedek párosodnak, akkor az utódok anyai kromoszómákat tartalmazó hímekké fejlődnek. Ez történik a *Nasonia vitripennis* és a *N. giraulti* parazitoid darázs fajok esetében is. Ha a két faj hímjei és nőtényei párosodnak egymással, akkor minden esetben haploid (csak az anyai kromoszómákat tartalmazó) hímek jönnek létre. Amennyiben a hímeket sugárkezelésnek vetették alá (így a *Wolbachia*-k nem módosíthaták a hímek ivarsejtjeit), akkor a másik faj nőtényeivel való párosodások eredményeképpen diploid kromoszómaszerelvénnyel rendelkező nőtények jöttek létre, ami tehát azt bizonyítja, hogy valóban ezek a baktériumok felelősek az inkompatibilitásért. A két darászfaj között más reproduktív izolációs barrierék is vannak, tehát ebben az esetben nem a *Wolbachia*-k által indukált inkompatibilitás okozott fajképződést, bár lehetett annak a kezdeti lépése.

## **Kromoszómális különbségek**

A **stasipatrikus fajkeletkezés** kariológiai változásokkal egybekötött fajképződési folyamat, amelynek során az areadinamikusan változások révén létrejött kezdeti fajon belüli divergenciát különböző kromoszómális mechanizmusok erősítik meg, illetve stabilizálják annak határait. A fajok közötti genetikai eltérés radikálisabb genetikai átrendeződés, kromoszómális inverzió, transzlokáció, duplikáció és „robertsoni fúzió” révén jön létre. Ezek a mechanizmusok kromoszómaszerkezeti és -számbeli eltéréseket hoznak létre a fajok között.

A kromoszómaszerkezet változásainak a posztzigótikus izolációban és a fajkeletkezésben betöltött szerepe bizonytalan. A kérdés az, hogy a heterozigóták esetében a kromoszómák átrendeződése csökkenti-e a fertilitást a hibridekben (tehát okoz-e posztzigótikus izolációt köztük) az aneuploid gaméták meióziszban való szegregációjának köszönhetően. Bizonyos fajok többszörös transzlokációk révén különböznek egymástól. A *Datura stramonium* és a *D. discolor* nevű maszlagnövények egyaránt 12 pár kromoszómával rendelkeznek. Az F<sub>1</sub> hibridekben 7 pár normál párokat képez a meióziszban, míg 5 pár többszörös transzlokációt szenved. Az utóbbi kromoszómák esetében egy 10 kromoszómából álló gyűrű jön létre, amelyben a *stramonium*-kromoszómák karjai a *discolor*-kromoszómák egy-egy karjával kapcsolódnak. Ennek következtében az aneuploid szegregációkra számos lehetőség adódik. A tarajos gőtefajcsoport (*Triturus cristatus*) esetében a kromoszómák „lámpakefe”-mintázatai (amelyek a szikanyagot kódoló gének amplifikációja révén jönnek létre) mutatnak fajspecifikus eltéréseket.

A levantei földikutya (*Spalax ehrenbergi*) közel-keleti elterjedési területén belül különböző kromoszómaszámú állományok találhatóak, melyek előfordulása földrajzilag jól körülhatárolható, és egybeesik Izrael különböző klímájú területeivel. Az állományok találkozásánál hibridzónák találhatóak, melyekben steril állatok vannak. Az egyébként külső morfológia tekintetében teljesen azonos megjelenésű állatok a kromoszómaszámbeli eltérések mellett a különböző kromoszómális típusokra jellemző differenciált territoriális szeizmikus kommunikációval rendelkeznek.

### **Homoploid hibrid speciáció (rekombinációs fajképződés)**

Két faj hibridizációja diploid utódok létrejöttét is eredményezheti. Az  $F_1$  hibridek között lesznek fertilis egyedek is, amelyek reprodukciójukban izolálódnak a szülőfajuktól. Ezeknek az egyedeknek a gyakorisága idővel megnő, így a továbbiakban külön populációt hoznak létre. A diploid fajok hibrid eredetét morfológiai, kromoszómális és egyéb molekuláris markerek révén lehet kimutatni. Például az észak-amerikai bugatölcsér-fajok (*Penstemon*) esetében enzimpolimorfizmus vizsgálatok és egy nukleáris, valamint egy kloroplasztisz DNS-szakasz restrikciós fragment mintázata alapján kimutatták, hogy a *P. clevelandii* a *P. spectabilis* és a *P. centranthifolius* hibridje. Hasonlóképpen három különböző napraforgó-fajról (*Helianthus anomalus*, *H. paradoxus*, *H. deserticola*) kiderült, hogy azok a *H. annuus* és a *H. petiolaris* diploid hibridjei. Bár az  $F_1$  hibridek alacsony fertilitásúak, de leszármazottaik termékenyek, és posztzigótikus izolációs mechanizmusok révén izolálódtak a szülőfajuktól. A rekombinációs fajok a szülőkéthetől eltérő élőhelyeken élnek, később virágzanak és egyedülálló morfológiai és kémiai tulajdonságokkal bírnak. A *H. anomalus*-nak például vastagabb, szukkulens levelei vannak és kisebb virágfeje, mint bármelyik szülőfajnak. Ez a fajkeletkezési folyamat viszonylag gyors. A *H. anomalus*-ról például kimutatták, hogy körülbelül 60 generációval ezelőtt alakulhatott ki.

### **Poliploidia**

Két faj hibridizációja során poliploid populációk is létrejöhetnek, amelyek posztzigótikus izolációs mechanizmusok révén izolálódnak a diploid (vagy egyéb ploidiáfokú) szülőfajuktól, és új fajjává válnak. A poliploid speciáció az egyetlen mód, ami azonnali fajkeletkezéshez vezet. A poliploidia nagyon gyakori a növények körében (a virágos növények 35%-a többszörös kromoszóma állománnyal rendelkezik). A poliploidia két szélsőséges esete az **auto-** és az **alloploidia**. Az autopoliploid élőlények konspecifikus egyedek párosodásából jönnek létre, de a meiózis során a kromoszómák nem válnak szét, így a létrejött egyedek kromoszómakészlete a szülőkének a többszöröse lesz. Például a burgonya (*Solanum tuberosum*) egy dél-amerikai faj autotetraploidja ( $4n$ ). Az alloploid élőlények két különböző faj hibridizációja révén jönnek létre. A többszörös kromoszómaszámú hibridek a genetikai és kromoszómális inkompatibilitásnak köszönhetően részben sterilek. Az autopoliploidok gyakran aneuploid gamétákat képeznek, ezért sterilek. Az alloploidok kromoszómái viszont normál bivalenseket képeznek a meiózisban, ivarsejtjeik életképesek, így általában majdnem teljesen termékenyek. Az auto- és alloploidia között azonban számos köztes eset létezik. Például egy diploid ( $2n$ ) és egy haploid ( $n$ ) ivarsejt egyesüléséből triploid ( $3n$ ) egyed jön létre, a triploid ( $3n$ ) és a haploid ( $n$ ) gaméták összeolvadásakor pedig tetraploidok ( $4n$ ) alakulnak ki. A páratlan ploidiáfokú növények általában sterilek. Mivel a tetraploid ( $4n$ ) és a diploid ( $2n$ ) egyedek hibridjei triploidok, és nagyrészt terméketlenek, ezért a tetraploidok ( $4n$ ) reprodukciójukban izolálódnak, és új fajjává alakulnak. Három diploid európai bakszakáll-faj (*Tragopogon dubius*, *T. pratensis*, *T. porrifolius*) széles elterjedésűvé vált Észak-Amerikában, ahol elkezdtek hibridizálódni, amelynek eredményeként két allotetraploid új faj jött létre (*T. mirus*, *T. miscellus*). DNS-vizsgálatokkal kimutatták, hogy ezek az új fajok egymástól független hibridizációs események során alakultak ki a diploid szülőfajuktól. Az

allohexaploid ( $6n$ ) termesztett búza (*Triticum aestivum*) szintén többszörös hibridizáció és poliploidia terméke. A hibridizáció tehát általában nem egyszeri esemény, a kereszteződés és az azt követő izolálódás egymást váltogatják. Az  $F_1$  hibridek gyakran poliploidia vagy apomixis révén állandósulnak. Az apomixis a szaporodás mindazon formáinak összefoglaló neve, amelyekben a meiózis és szüngamia (zigóta-képződés) teljesen vagy részben meghiúsul. Az embrió kialakulása megtermékenyülés nélkül történik (a redukciós osztódás elmarad). A különböző ploidiáfokú formák közül több reprodukciósan izolálódik. Egy újonnan kialakult tetraploid egyed egy diploid populációban random kereszteződik, de a reprodukciós sikere alacsonyabb, mint a diploidoké, mivel az utódainak a nagy része életképtelen vagy steril triploid lesz. Minél alacsonyabb a tetraploidok aránya a populációban, annál alacsonyabb lesz a magtermelés mértéke, mivel a tetraploidokat ebben az esetben főleg a diploidok termékenyítik meg. Viszont önmegtermékenyítés, vegetatív szaporodás, illetve a diploidoktól való niche-szegregáció eredményeképpen létrejöhét egy új, életképes poliploid populáció. A poliploidok számos fiziológiai és ökológiai tulajdonság tekintetében lényegesen eltérhetnek a diploid élőlényektől, ezért képesek lehetnek új niche-ek elfoglalására rögtön a kialakulásukat követően. Például a gyermekláncfű (*Taraxacum officinale*) esetében a kétivarú és a partenogenetikus (apomiktikus) szaporodás kombinációja nagy ökológiai változatossággal jár.

### A fajkeletkezés köztes esetei

Bizonyos esetekben a szokásostól eltérő taxonómiai rangú egységek jönnek létre. A fajfeletti evolúció gyakori kezdeti szakasza, amikor a rokon taxonok közti reprodukciós izoláció már többé-kevésbé kialakult, de elterjedésük még a földrajzi alfajokra tagolódó politipikus fajok allopatrikus mintázatát mutatja. Az igen közel rokon, (döntően) allopatrikus elterjedésű fajok (illetve *semispecies*-ek) láncolatai a *superspecies*-ek („fajkörök”). A *semispecies* (**fél-faj**) olyan populáció vagy populációcsoport, amely a reprodukciós izoláció tekintetében már meghaladja az alfaji szintet, de még nem tekinthető teljesen elkülönült, önálló fajnak. Gyakran jön létre földrajzi izoláció eredményeként. *Semispecies*-ek kialakulhatnak kisebb mértékű kromoszómális változással is, például egyes nappali lepkéknél, ahol a holocentrikus kromoszómák fragmentációja miatt ún. számfeletti (a meiózis során rendellenesen viselkedő) kromoszómák is létrejöhetnek, amelyek különböző keresztezési kombinációkban csak részleges sterilitást (pl. csak az  $F_2$  sterilis, vagy a visszakereszteződés már részben fertilis, stb.) mutatnak. Ilyenek lehetnek például a repcelepke (*Pieris napi*) és a hegyi fehérlepke (*P. bryoniae*) hibridjei, amelyeknél emellett még aszimmetrikus génáramlás is létrejöhet, mivel csak a tágtűrűsű *P. napi* hímjei hatolnak be a *P. bryoniae* élőhelyeire, fordított irányú migráció nem jön létre.

Az **ökotípusok** (**ökológiai rasszok**) térben szorosan egymás mellett élők, de eltérő élőhelyeken pontszerűen elterjedt populációi egy adott fajnak, melyek sokszor genetikailag is különböznek egymástól. A hangyaboglárkák (*Maculinea*) obligát mirmekofil rovarok, amelyek *Myrmica* hangyafajok fészkeiben nevelődnek ki. A szürkés hangyaboglárkának (*Maculinea alcon*) két különböző alakja van: az egyik száraz gyepekben fordul elő, és a keresztstárnicsot (*Gentiana cruciata*) használja iniciális tápnövényként, míg a másik nedves rétek lakója, és a lárvái kezdetben a kornistárnics (*Gentiana pneumonanthe*) éretlen magkezdeményeivel táplálkoznak. A két forma tehát eltérő élőhelyeken fordul elő, és fenológiai is elkülönül, mivel a keresztes- és a kornistárnics virágzási periódusa között körülbelül egy hónapos különbség van. Ráadásul a hangyagazda-használatban is különbségek vannak. Ennek ellenére genetikailag nem különböznek el, csak lokális adaptációknak tekinthetők. A hajtetű és a ruhatetű (*Pediculus humanus capitis* és *P. humanus humanus*) termékenyen hibridizál egymással, bár különböző helyeken élnek. A ruhatetű a hajtetűnek az emberré válás során kialakult új ökológiai változata, amely a ruha szövetei között való élésre specializálódott.

# KOEVOLÚCIÓ

## Mi a koevolúció?

A koevolúció alapvetően két faj (vagy fajfölötti taxon) egymással kölcsönhatásban történő fejlődése. A fogalmat két amerikai kutató, Ehrlich és Raven használta először az 1960-as évek közepén, akik növények illetve herbivor rovarok (lepkék) kölcsönhatásait vizsgálva megállapították, hogy azok egymásra reciprok és szimmetrikus szelekciós kölcsönhatást gyakorolnak. A tápnövény és a tápnövény-specialista állat kölcsönös változássorozata úgy zajlik, mint egy „fegyverkezési verseny”, lépések és ellenlépések sorozatából áll. A növény azzal igyekszik védekezni az őt fogyasztó rovar rágásával szemben, hogy riasztó hatású vagy mérgező másodlagos anyagcseretermékeket (szekunder metabolitokat) termel, a növényt fogyasztó rovar pedig egyre jobban ellenállóvá válik a növény toxikus anyagaival szemben detoxikációs mechanizmusok kifejlesztése révén. Ez a kölcsönös lépés-válasz lépés sorozat a végén egy „döntetlen” egyensúlyi állapottal végződik, amikor egyik sem tudja a másikat viszonylagos egyensúlyi helyzetéből kilendíteni. Az adott növénycsoport és a rájuk specializált fitofágok tehát egymással párhuzamosan fejlődnek, és ennek a párhuzamos fejlődésnek a során a fitofágok evolúciós folyamatai visszahatnak a tápnövényeik evolúciós fejlődésére. Ennek eredményeként időnként az adott növénycsoport és a fogyasztásukra specializált fitofágok molekuláris markerek alapján szerkesztett törzsfái tükörképi mintázatot mutatnak. Ez azt jelenti, hogy adott fitofág csoport egymással közelrokon növények fogyasztására specializálódott, és az egymásra gyakorolt kölcsönhatásaik során „kofilogenetikusan” fejlődtek.

A koevolúciós folyamatoknak léteznek azonban más megközelítési módjai is. Az egyik ilyen a Jermy Tibor által az 1980-as években javasolt szekvenciális evolúció. Ő szintén növények és herbivorok kapcsolatait vizsgálta, amelynek során megállapította, hogy a növények evolúciós kibontakozása nagymértékben autonóm folyamat, és a növényevők fejlődése csupán követi a gazdanövény evolúciós fejlődését anélkül, hogy lényegesebben visszahatna rá. Tehát a különbség a koevolúció előbbi meghatározásához viszonyítva az, hogy míg az előbbi azt állítja, hogy a fitofágok visszahatnak a tápnövényük evolúciós fejlődésére, addig a szekvenciális evolúció szerint a fitofágok csak követik a növény fejlődését, csak válogatnak a lehetséges tápnövények közül anélkül, hogy visszahatnának azoknak az evolúciós fejlődésére. További különbség, hogy a koevolúcióra számos matematikai modellt is kifejlesztettek, például arra, hogyan változik a populáció dinamikája, illetve génfrekvenciája a populációs kölcsönhatások közben. A szekvenciális evolúciónak ilyen modelleszaládjára nem keletkezett, megmaradt empirikus jellegű példatárnak. A másik szemléleti különbség az, hogy a koevolúciós elmélet a biotikus kölcsönhatások (kompetíció, predáció) erősségének feltételezéséből indul ki, a szekvenciális evolúció hívei viszont inkább a lazább, esetlegesebb szerveződésű koegzisztenciák feltételezéséből indulnak ki, tagadva, hogy a közösségek szerveződésében szigorúbb kényszerek, szabályok érvényesülnének.

A koevolúciós folyamatok lezajlásának mechanizmusát, illetve magának a koevolúciónak a fogalmát illetően ma sincs teljes egyetértés, viszont valamennyi definíció az egymásra hatás kölcsönösségére teszi a hangsúlyt, ami az evolúciós időskálán előrehaladva genetikai változásokat idéz(het) elő. A koevolúciós folyamatokban zajló genetikai változások az alábbiak szerint modellezhetők. Az egyszerűség kedvéért vegyünk figyelembe két genetikai lokuszt, rajtuk egy-egy allélpárral. Ez azt jelenti, hogy adott esetben bármely populáció az A illetve B genetikai lokuszok alléljainak egy bizonyos relatív gyakoriságával jellemezhető, és minden egyes géngyakorisági eloszláshoz hozzárendelhető az adott géngyakoriságú populáció megfelelő genetikai rátermettségi (fitnesz) értéke. Ha bármely tetszőleges x-y értékpárhoz hozzárendelünk egy fitnesz értéket, akkor belátható, hogy ezek az értékek domborzati képet

adnak, olyan lesz a fitness felület, mint egy hegyekkel-völgyekkel tarkított táj. A populációk ennek a „tájnak” a csúcsain rendelkeznek egy-egy viszonylagos fitness-optimummal.

Ezeknek az erősen leegyszerűsített modelleknek alapvető tulajdonságuk, hogy a korlátozott populációnövekedés növekedési sebesség egyenletéből kiinduló, ún. egyensúlyi modellek. Amennyiben a növekedési sebességet nullának tekintjük (egyensúly!), megkereshetjük az egyensúly feltételeit. Ezek a modellek az abszolút fitnessszel operálnak, mivel a populációk növekedésére és génfrekvencia-változására is vonatkoznak. Ez az abszolút fitness a viabilitás és a fertilitás szorzata. Ennek a szorzatnak az egyik tagja, a viabilitás, egy relatív túlélési arány, ami azt fejezi ki, hogy az adott genotípus mekkora hányada éri el a szaporodóképes életkort. A másik tagja, a fertilitás, az adott genotípus egy átlagos egyedére jutó abszolút utódszámot fejezi ki. A fertilitás tehát egy abszolút szám, vagyis a túlélési aránnyal való szorzata is abszolút szám, ami azt fejezi ki, hogy az adott genotípus hány egyede lesz jelen a következő nemzedék felnőtt, fertilis egyedei között. Amennyiben ezt a populációban valamennyi genotípusra megadjuk, akkor megkapjuk a következő nemzedék túlélő x fertilis egyedeinek számát. Ezért a populáció egyedszáma – időben át nem fedő nemzedékek esetén – nagyon egyszerűen megadható:

$$N_{t+1} = N_t \cdot W$$

ahol  $W$  a populáció abszolút átlagfitnessze, amelyet az egyes genotípusok abszolút fitnessének és az egyes genotípusok relatív gyakoriságának a szorzataként kapunk meg. Abban az esetben, ha a populáció abszolút átlagfitnessze 1-gyel egyenlő, akkor ún. stacioner populációról van szó, aminek az egyedszáma nem növekszik, és nem csökken. Ez adott esetben az egyensúlynak a feltétele, ami akkor következik be, ha a populáció növekedési sebessége 0. Ekkor

$$dN/dt = 0 \quad \text{illetőleg} \quad N_t = K$$

gondolva a korlátozott növekedés ismert egyenletére, amelyet ezekben a számításokban az alábbi formában szokás használni:

$$dN/dt = r \cdot N (1 - N/K)$$

ahol  $r$  az egyedenkénti növekedési ráta, azaz a születések és a halálozások rátájának a különbsége,  $K$  pedig a környezet eltartóképessége.

Amennyiben stacioner populációról van szó:  $r \cdot N - r \cdot N^2 / K = 0$ . Belátható, hogy a stacioner populáció tehát meghatározott genotípus arányok esetén jön létre.

Amennyiben egymással kölcsönható populációk (pl. kompetíció vagy préda-predátor kapcsolat esetén) egyensúlyba jutnak, akkor egymás genotípus-eloszlását is bizonyos egyensúlyi értéken stabilizálhatják. Tehát lényegében ezek azok az abszolút fitnessen alapuló modellek, amelyek segítségével le lehet írni az egymásra ható populációknak az egyedszám-változását, illetve kicsit bonyolultabb formában a génfrekvencia változásait is.

Ettől eltérő, ún. nem egyensúlyi modelleket is kifejlesztettek. Természetesen az egymásra ható populációk gyakorlatilag sohasem jutnak el egy abszolút nyugalmi helyzethez, hanem ahogyan a fitness csúcsok változnak, úgy próbálják állandóan ezt a folyamatot követni. Ezekre a folyamatokra fogalmazták meg (az angol nyelvterületen népszerű „*Alice in Wonderland*” meséjére utalva) az ún. „*Red Queen*”-elvet, aminek az a lényege, hogy valójában a populációk soha sincsenek egy abszolút optimális helyzetben, hanem egy viszonylagos optimumnak az idők folyamán „el kell romlani” ahhoz, hogy egy korábbi

optimumtól eltérő, újabb, viszonylagos optimum helyzetbe jussanak. A „Red Queen”-elv úgy fogható fel, hogy adott esetben nem egy populáció mozog egy fitnessz domborzatú tájon, hanem egymással kölcsönhatásban lévő populációknak a halmaza. Mivel ennek a fitnessz-tájnak a relatív csúcsai maguk is mozognak, ezáltal a populáció az egymáshoz viszonyított egyensúlyát csak akkor tudja megőrizni, ha a korábbi helyzetéhez képest eltolódik. Arról van szó, hogy a populáció vagy populációk túléléséhez a korábbi optimumoknak az „elrontása” szükséges ahhoz, hogy egy változó szituációban újra egy viszonylagos egyensúlyi helyzetet vegyenek fel egymáshoz képest. Szokták ezt még ahhoz is hasonlítani, hogy ha valaki egy futószalagra rááll, és helyben akar maradni, akkor el kell kezdenie futni, mégpedig olyan sebességgel, hogy a futószalag mozgását ezzel ellensúlyozza. Itt tulajdonképpen a fitnessz csúcsoknak a mozgását kiegyensúlyozó ellenirányú mozgásról van szó, amellyel az egymással kölcsönhatásban lévő populációk a viszonylagos egyensúlyi helyzetüket meg tudják őrizni. [„Lassú egy ország lehet – mondta a Királynő. Minálunk, ha teljes erődből rohansz, az épp csak arra elég, hogy egy helyben maradj. Ha máshová akarsz jutni, legalább kétszer olyan gyorsan kell futnod!” (Lewis Carroll: *Alice Tükkörországban*)]

Ez azt is jelenti, hogy ebben a játékban az is benne van, hogy ha ez a bizonyos fitnessz tájkép két vagy több csúcsú, akkor egy genetikailag heterogén populáció adott esetben „szétfolyhat” több csúcs irányába is, és ennek az eredménye az, hogy idővel egymástól eltérő csúcsokat foglal el. Ezt a jelenséget nevezzük diszruptív szelekciónak. Adott esetben a diszruptív szelekció is lehet koevolutív: olyan esetekben, amikor a kompetítorok a támadási pontjai éppen a köztes mezőkre irányulnak. Ilyen esetet írtak le például az erdei fenyő (*Pinus sylvestris*) és a zárt állományokat alkotó lombos fák esetében. Az erdei fenyő populációknak a lápok, a homokterületek illetve a sziklás termőhelyek egymástól élesen eltérő termőhelyi viszonyai, relatív optimumai felé kellett divergálni azáltal, hogy a mélyebb termőrétegű talajokról az erőteljesebb kompetítor, zárt állományokat alkotó fák (magassági övezetenként: tölgy, bükk, luc) nyomása következtében kiszorultak. Végül is a több különálló ökológiai niche elfoglalása, és az ezeken való viszonylagos stabilizálódás is lehet adott esetben koevolutív eredetű.

Az abszolút fitnesszen alapuló koevolúciós modellekből az is következik, hogy adott populációnak a túlélése érdekében két alapvető stratégiai lehetősége van. Az egyik véglet az, amikor a populáció a túlélésért folytatott versenyben a reprodukтивitásával, a szaporulatával próbál nyerni (ún. r-stratégista), a másik pedig az, hogy a populáció egy viszonylag magas környezeti eltartóképességi értékre áll be, és a telítettség állapotában a viszonylag magas túlélőképességével próbál meg felülmárni (ún. K-stratégista). Ezek az alternatív r- illetve K-stratégiák nyilvánulnak meg a koevolúciós folyamatokban is. Ezek a koevolúciós példák az élővilág bizonyos csoportjainak a nagyfokú sokféleségét próbálják megértetni.

Kínálgató példa a pollen- és nektártermelő virágos növények és a pollinátor állatok koevolúciója. Ez a trópusi esőerdők diverzitásának egyik lényeges tényezője. Egy trópusi erdőközösségben vannak például denevérpórozta virágok. Ezeknél lényeges az, hogy a pollen lehetőleg nagy szemcséjű és ragadós legyen, hiszen a pollinátor állat a fején lévő szőrzetén viszi tovább a pollen legnagyobb részét. Emellett a nektárnak olyannak kell lennie, hogy az a denevér által felvehető legyen. Ezeknek a virágoknak megfelelően nagyméretűnek és éjszaka illatozóknak kell lennie. Más a madár-, például kolibriporozta virág, amelynek általában hosszú tölcsére van. Ez a hosszú tölcsér válaszképpen specializált lehet aszerint, hogy egy kis- vagy egy jóval nagyobb termetű faj porozza-e be. Mivel ezek nappali állatok, fontosak a virág nagy mérete mellett a rikító színek is. A nektárnak könnyen felszívhatónak, viszonylag hígnak kell lennie. Több tekintetben hasonlóak egymáshoz a méhek és a lepkék által megporzott virágok. Egyrészt azért, mert a méh-alakú hártáyszárnyúaknál kialakul egy csőrszerű, nyáló típusú szájszerv, illetve a lepkéknél kialakult az állkapocs külső karéjaiból a pödörnyelv, amellyel mélyen be tud hatolni a virágba. A méhek és a lepkék is vizuális lények, és látásuk jelentős

része az UV-tartományba esik. Következésképpen a hártványúak- és a lepkék-porozta virágokon ultraibolya megvilágításban fluoreszkáló jelek vannak, amelyeket UV-lámpával lehet detektálni, és amelyek abban a fenofázisban jelennek meg, amikor az adott virág nektártermelő stádiumban van. Ez évszakosan is, de napszakosan is igaz, tehát abban az esetben, ha az illető pollinátornak egy délelőtti és egy délutáni aktivitási maximuma van, akkor ehhez igazodik a növénynek a nektártermelése is. A nektártermelés csúcsait a rovar számára a virágok UV-mintázata jelzi. A következő csoportot a bogárporozta virágok alkotják. A bogár a virágon rendszerint össze-vissza mászkál és turkál (bundásbogár – *Tropinota hirta*, virágbogarak – Cetonidae), következésképpen a virágnak kellő szilárdsággal alátámasztottnak kell lenni, tányérszerűnek, amelyen a bogár meg tud telepedni. Ezeknél a pollentermelés a lényeges, kevésbé fontos a nektár mennyisége. Végül vannak a légyporozta virágok, melyek általában vöröses, barnás vagy hullára emlékeztető, törtvér színűek, és gyakran még hullafoltszerű foltozottság is van rajtuk, és ezt az ingert nem éppen kellemes illat erősíti meg. A légyporozta virágok jelentős része még ráadásul csapda is, mert mint rovarfogó növény, adott esetben a pollinátor rovarot foglyul ejti és megemészti.

## A koevolúció típusai

- a. **Fajok közötti koevolúció.** Ebben az esetben két faj evolválódik kölcsönösen egymásra hatva. Ilyen kölcsönhatás van a ragadozók és prédaállataik között, például a farkas és a szarvasok, vagy a gepárd és a gazellák között.
- b. **Diffúz (vagy guild) koevolúció.** Számos faj evolválódik egymással kölcsönhatásban, miközben minden részt vevő faj hat a többire valamilyen mértékben. Például egy gazdafaj két különböző parazitafaj elleni rezisztenciájának a háttérében levő genetikai változatosság korrelálhat.
- c. **ER-típusú (*escape-and-radiate*) koevolúció.** Egy faj olyan védekezési mechanizmust fejleszt ki az ellenségeivel szemben, ami lehetőséget biztosít arra, hogy kilépjen a velük való kapcsolatrendszerből és diverzifikálódjon. Ilyenek azok a növényfajok, amelyek hatékony kémiai védelmet tudtak kifejleszteni számos fitofág rovar ellen. Ennek következtében a tápnövények a predációs nyomás alól felszabadulva diverzifikálódhattak, ezáltal a táplálékforrás kémiai változatos repertoárját biztosítják a rovaroknak, amelyek később adaptálódtak hozzájuk, és ezáltal számos új fajuk jöhetett létre. Ez lényegében a szekvenciális evolúció egyik konkrét lehetősége.

## Koevolúció táplálkozási kapcsolatban

### Növények és fitofágok

A fitofágia evolúciója is koevolúciós probléma. A növényi táplálék fogyasztásának valószínűleg a nedvszívás volt az elsődleges formája, először a fatermetű harasztok sporofillum-füzereiből a középső karbonban. A perm végén erősebb váltás történt. Ekkor jelentek meg a nagy fajszerű szipókás és teljes átalakulású csoportok. A ragadozó alakok már a karbonban nagy számban voltak jelen, a rágó szájszervű növényevők pedig a permben illetve a triászban tettek szert nagy fajgazdagságra. Ezek részben már nyitvatermők tobozaival és magvaival táplálkoztak. Nagyjából a földtörténeti középkor derekán alakultak ki a növények belsejében aknázó, a mezozoikum vége felé pedig a növényeken gubacsokat képező alakok, több különböző rovarcsoportban (hártványúak, legyek, lepkék). Ha összehasonlítjuk a rovarok különböző csoportjainak a fajszerűségeit, akkor láthatjuk, hogy a növényevő alakok zömmel a nagy fajszerű csoportokban vannak, például a bogarak, lepkék, hártványúak, kétszárnyúak, poloskák és kabócák, illetve a lényegesen kisebb fajszerű egyeneshártványúak között. Ez még világosabbá válik, ha megfigyeljük a következő arányokat.

Mintegy 1,8 millió a jelenleg ismert leírt fajoknak a száma. Ennek valamivel több, mint a fele rovar (kb. 57%-a), ezen belül 26% illetve 31% a fitofágok és a nem fitofágok aránya. A többsejtű növények fajszáma nagyon közel áll a fitofág rovarok fajszámahoz. Az egyéb gerinctelenek csupán 15%-ot, míg a gerincesek csak 4%-ot tesznek ki.

Milyen evolúciós kihívásokkal kellett a fitofágoknak szembenéznük? Először is, nagyon lényeges tényező a kiszáradással szembeni védekezés. Ez nagyon sok fitofágot indított arra, hogy a tápnövény belsejébe húzódjon. Ha az aknázó rovarot eltávolítjuk a növény belsejéből, akkor rohamos testsúlycsökkenés tapasztalható, ugyanakkor a hemolimfa ozmotikus értéke rendkívül magasra szökik. Ez a stádium már irreverzibilis, a növény belsejéből eltávolított rovar pusztulásához vezet. A másik alapvető akadály a növényi szöveteknek az állat testéhez képest csekély szárazanyag-, és ezen belül is, a különösen csekély nitrogéntartalma. Tehát a rovarnak a saját testösszetételéhez képest alapvetően eltérő nitrogénforráshoz kell alkalmazkodni. Nagyon lényeges tényező ebből a szempontból, különösen a nedvszívó fajok számára, a tápnövénynek a szabad aminosav-tartalma. A fenyőn élő, gubacsokozó levéltetvek sajátos szezonalitást mutatnak. A nagymértékben elszaporodó és tápnövényről-tápnövényre vándorló szárnyas alakoknak (*migrans alata*) a megjelenése egybeesik a tápnövény tavaszi aminosav-csúcsával, és amennyiben ősszel van még egy szárnyas alak-csúcs (szintén tápnövény-váltással), akkor az az őszi aminosav-csúchoz igazodik. Egy másik nagyon lényeges ható tényező a növényeknek a szekunder metabolit tartalma, illetve a tápanyagnak és a szekunder metabolitoknak az aránya. Ha megnézzük például a tölgyleveleknek a víz-, a fehérje- és a lárvákra nézve toxikus tannin tartalmát, illetve a protein-tannin arányt, akkor láthatjuk, hogy ez az arány az áprilisi lombfakadást közvetlenül követő időszakban optimális. Erre a fitofágoknak az a válaszuk, hogy függetlenül attól, hogy az imágó megjelenésének az ideje melyik évszakban van, az életmenetüket úgy időzítik, hogy a lárvális táplálékfelvétel fő időszaka a lombfakadást követő periódushoz igazodjon. A lombfogyasztó közösségen belül vannak azonban specialisták és generalisták. Tehát vannak olyanok, amelyek specialistaként alkalmazkodtak a magas szekunder metabolit tartalmú, más rovar számára esetleg toxikus tápnövényhez, és vannak generalisták, amelyek szükségből ugyan megeszik, de nem alkalmazkodtak speciálisan az adott tápnövény válaszához, az adott tápnövénynek a rágás hatására megerősödő tanninszintjéhez. Ezért olyankor, amikor a növény válasza még gyenge, akkor a generalisták kompetíciós előnyben vannak a specialistákkal szemben. A generalisták általában r-stratégisták, tehát nagyszámú utóddal rendelkeznek, és ebben a helyzetben elszaporodhatnak, mivel a csekély tannintartalom mellett a túlélésük kedvező. Ilyenkor a specialisták kiszorulnak az idősebb hajtásokra, ahol a megemelkedett tannintartalmat jobban tudják tolerálni. A rágás hatására általánosságban megemelkedik a tápnövény tanninszintje, és – amennyiben a rágás évről-évre ismétlődik – ez a megemelkedett tanninszint tartóssá válik. Ez azt eredményezi, hogy a megemelkedett tanninszinttel szemben gyengén védett generalistáknak a túlélési aránya lecsökken, erőteljes fluktuáció áll be, ugyanakkor a K-stratégista specialistáknak az egyedszáma növekszik, bár korántsem hasonló mértékben. Tehát egy ilyen lombfogyasztó közösség egy viszonylag állandó, viszonylag stabil niche-foglalású, K-stratégista csoportra, és egy erősen fluktuáló egyedszámú, r-stratégista populációkból álló opportunistá társaságra tagolódik. Utóbbiak nagy mennyiségű utódot tudnak létrehozni, de gyenge kompetitorok, és a megemelkedő tanninszinttel szemben gyakorlatilag védtelenek, a specialisták viszont jóval stabilabb és egyenletesebb egyedszámokban vannak jelen. Abban az esetben, ha ez a közösség telített, akkor nyilván az élesen fluktuáló opportunistá csoportoknak eleve kevesebb az esélyük arra, hogy gradációszerűen elszaporodjanak, amit egyébként még a parazitoidoknak a predációs hatása is tovább formál. Ez a jelenség jelentősen hozzájárul ahhoz, hogy a sokfajú, sok specialistát is tartalmazó közösségek nemcsak diverzek, hanem stabilabbak is, szemben a kevés és többnyire generalista fajokat tartalmazó, csekély diverzitású közösségekkel, amelyeknek a stabilitása is csekélyebb.

Vannak olyan növények is, amelyek kifejezetten erősen toxikus hatású szekunder metabolitokkal rendelkeznek, például ilyenek a cianogén glükozidok vagy az alkaloidok, amelyek a fitofágok nagy részére erősen toxikusak, de amelyeket egy egészen kevés számú specialista képes elfogyasztani. Ezáltal létrejön az az általános tendencia, hogy ezek a növények majdnem minden rovar számára mérgezőek, de még a legmérgezőbb növényt is fogyasztja egy-két specialista (ezt nevezhetjük a fitofágia paradoxonjának). Ezáltal szélsőséges körülmények között is létrejöhetnek a fajszegénység ellenére is aránylag stabil együttesek, amennyiben ezek zömmel különleges adaptációkat mutató specialistákból állnak. Ez a helyzet azokban a halofitikus illetve szukkulens növényekből álló közösségekben is, ahol a növények szintén különleges kémiai összetételűek (pl. magas sótartalom, magas szerves savtartalom, stb.).

Az Észak-Amerikában élő *Tetraopes* bogárfajok a selyemkórófélek családjába (*Asclepias*) tartozó növényekkel táplálkoznak. Az *Asclepias*-fajok mérgező kardenolidokat (szteroid típusú szekunder metabolitok) tartalmaznak, amelyek a táplálkozás útján a bogarakba átjutva raktározódnak. A bogárfajok mindegyike vörös-narancsos-fekete színezetű, aposzematikus, amivel felhívják a ragadozók figyelmét arra, hogy nem érdemes őket elfogyasztani. Az *Asclepias*- és a *Tetraopes*-fajok filogenetikai vonalai egymás tükörképei, néhány gazdaváltással magyarázható kivételtől eltekintve. A kofilogenetikus fejlődés ebben az esetben úgy képzelhető el, hogy bizonyos *Asclepias*-populációk/populációcsoportok allopatrikusan elváltak a többi populációtól valamilyen földrajzi barrier közbeiktatódása révén. Az így elkülönült populációk eltérő módon folytatták tovább evolúciós fejlődésüket. Ebből adódóan ezek más típusú kardenolidokat tartalmaztak, amelyekhez speciális bogárpulációk alkalmazkodtak a megfelelő detoxikációs mechanizmusok kifejlesztésével. Az adott növénycsoport evolválódása tehát fajképződéshez vezetett, ami az adott bogárcsoportban is speciációt okozott.

A növények és herbivorok koevolúciós folyamatai csak ritkán vezetnek „kofilogenetikus” tükörképi mintázatok kialakulásához a két, egymásra hatást gyakorló taxon törzsfája esetében. Vannak ugyanis olyan esetek, amikor az adott fitofág csoportok egymással nem közelrokon növényeken táplálkoznak, hanem az általuk termelt szekunder metabolitok kémiai jellege alapján válogatnak közülük. Ebben az esetben a növények szekunder metabolitjai alapján felállított fa mutat tükörképi mintázatot az őket fogyasztó rovarok törzsfájával, mint ahogyan ezt a dél-amerikai *Bursera* növényfajok és a hozzájuk alkalmazkodott *Blepharida* nemzetségbe tartozó bogarak esetében is láthatjuk. A díszes tarkalepke (*Euphydryas maturna*) hernyói iridoglikozidokat tartalmazó tápnövényeket fogyasztanak. A nőstények petecsomóikat kőrifajokra (*Fraxinus*) és fagyalra (*Ligustrum vulgare*) rakják le. A kikelő lárvák kezdetben ezeken a növényeken táplálkoznak, majd télre az erdei avarba húzódnak, és lárvák alakban telelnek át. Tavasszal már lombfakadás előtt előbújnak az avarból, és lágyszárúakon folytatják tovább a táplálkozást (*Veronica*, *Plantago*, *Centaurea*). Ezután bebábozódnak, majd az imágók kikelése után a ciklus kezdődik előlről. A lárvák táplálkozásában tehát történik egy gazdanövény-váltás (fásszárúakról lágyszárúakra térnek át). A táplálékként használt növények nincsenek egymással rokonságban, viszont hasonló szekunder metabolitokat (iridoglikozidokat) tartalmaznak.

### **Ragadozó – préda koevolúció**

Az Észak-Amerikában élő érdesbőrű göte (*Taricha granulosa*) fejlesztette ki az egyik leghatékonyabb védelmet a ragadozójával, a vörös szalagoskígyóval (*Thamnophis sirtalis*) szemben. Egyetlen göte 25 ezer laboratóriumi egér megöléséhez elegendő mérget (tetrodotoxin) termel, viszont a kígyó mégis képes elfogyasztani, mivel egy mutáció révén alkalmazkodott a göte mérgehez. Azt is kimutatták egy vizsgálat során, hogy a különböző populációkba tartozó gótek eltérő mennyiségű mérget termelnek, így egy adott

gőtepopulációval szimpatrikusan előforduló kígyópopuláció a mérgeanyag mennyiségének megfelelő mértékben alkalmazkodik. A legkevésbé rezisztens kígyópopuláció előfordulási helyén nem élnek mérgező gőté, a három legellenállóbb kígyópopuláció pedig a legerőteljesebben toxikus gőtepopulációkkal él együtt.

A préda-predátor koevolúcióra a fosszilis leletek között is találhatunk indirekt bizonyítékokat. Például a mezozoikum idején a puhatestűeknek számos nagyon hatékony predátora (halak, rákok) alakult ki, amelyek képesek voltak összetörni a héjaikat. A csigák és a kagylók különböző módokon védekeztek ellenük. Egyesek vastagabb héjat fejlesztettek, mások tüskékkel és egyéb képződményekkel igyekeztek megvédeni magukat.

## Mutualisztikus koevolúció

A mutualista kapcsolatokban a fajok sokszor szélsőségesen adaptálódnak egymáshoz. Például azoknak a növényeknek, amelyeket hosszú szájszervű molyok poroznak be, hosszú, csőszerű, fehér pártájú virágaik vannak, és éjjel-nappal illatoznak. Darwin, amikor egy londoni üvegházban meglátta a 30 cm-es sarkantyúval rendelkező *Angraecum sesquipedale* nevű madagaszkári orchideafajt, előre megjósolta, hogy ennek a növénynek valószínűleg egy hosszú szájszervű szender a beporzója. Bő száz év múlva meg is találták azt a több mint 24 cm hosszú pödörnyelvvel rendelkező szenderfajt (*Xanthopan morgani predicta*), amely ezeknek az orchideáknak a beporzását végzi.

Komplex koevolúciós kapcsolat alakult ki a fügék (*Ficus*) és a megporzásukat végző fügedarazsak (*Blastophaga*) között, amihez ráadásként a fügedarázs részéről még egy parazitikus kapcsolat is társul. A fügedarázs nőtényei a füge termős virágaira rakják le a petéiket, miközben elvégzik a megporzást. A füge virágzatába való bemászás közben a fügedarázs nőtények gyakran elvesztik a szárnyaikat, és a füge virágzatának a nyílása sokszor be is záródik, miután a darázs bemászott. A már lepetézett nőtények tehát a füge virágzatán belül csapdába esnek, és elpusztulnak. A kikelő lárvák a füge magvaival táplálkoznak, majd bebábozódnak. Elsőként a szárnyatlan hímek kelnek ki, amelyek felkeresik a még inaktív állapotban levő nőtényeket, és párosodnak velük. Aztán a hímek közösen rágnak egy járatot a füge terméscsőbe, aminek következtében megváltoznak a füge belsejében a körülmények, ennek hatására a nőtények aktivizálódnak. A porzós virágok zónáján áthaladva aktívan vagy passzívan pollent gyűjtenek, és a füge termését elhagyva átviszik a virágport egyik növényről a másikra, és a ciklus kezdődik elölről. (A gazdanövény megporzása nekik is érdekükben áll, hiszen utódaik a megtermékenyítés következtében kialakuló magkezdeményekkel táplálkoznak.) Vannak füge virágzatok, amelyekbe csak egy fügedarázs nőtény petézik, míg másokba több. Ennek a fügedarázs parazitáló fonálféreg (Nematoda) szempontjából van jelentősége. A még kifejletlen fonálféreg odakúszik a fügedarázs imágóhoz, és befúrják magukat a testükbe. A darázs szöveteivel táplálkoznak, majd a már elhullott állatok testét hagyják el. Ezt követően lepetézik abba a füge virágzatba, ahova a gazdájuk petézett. Ezen a ponton válik jelentőssé az, hogy az adott füge virágzatába hány fügedarázs nőtény petézett. Ha csak egy, akkor a fonálféreg csak az adott nőtény utódait tudja parazitálni, így vertikális génátadás zajlik, aminek a következtében az adott fonálféreg genetikai változatossága kisebb mértékű lesz, így alacsonyabb lesz a virulenciája. Amennyiben olyan virágzatba petézik, ahova több fügedarázs nőtény rakta a petéit, akkor horizontális génátadás is megvalósulhat azáltal, hogy egyazon fügén belül több nőténynek az utódait is tudja parazitálni a fereglárvák, így nagyobb lesz a genetikai variabilitásuk, egyúttal a virulenciájuk is.

Némely mutualista kapcsolat parazita vagy más kizsákmányoló kapcsolatrendszerből alakult ki. Például a jukkákat (*Yucca*) kizárólag a *Tegeticula* és *Parategeticula* nemzetségbe tartozó jukkamolyok nőtényei porozzák be, amikor lerakják a petéiket a virágokra. Ezeknek

a molyoknak a szájszerve a jukka beporzására specializálódott, lárváik a jukka magvaival táplálkoznak. E molyok legközelebbi rokonai között vannak olyan fajok, amelyek anélkül fogyasztják el a magvakat, hogy beporoznák a növényt, míg mások csak véletlenül porozzák be őket. Ez arra utal, hogy ebben az esetben a predációs viszony az evolúció során eltolódott a mutualizmus irányába.

A mutualista viszonyban mindig fennáll a lehetősége annak, hogy valamelyik fél csal, ami úgy tűnik, hogy szelekciósan előnyös. A mutualizmus éppen emiatt hosszútávon nem mindig stabil. Például az orchideák között sok olyan faj van, amelyik nem termel nektárt, hanem különböző módszerekkel megtéveszti a pollinátorokat. Egyesek jellegzetes UV-mintázattal bírnak, ami kísértetiesen emlékeztet bizonyos hártványú-fajok összecukott szárnyú nőstényeinek a mintázatához, illetve a szőrözöttségük is hasonlít azokéhoz. Ráadásul hasonló illatanyagokat is árasztanak, így a hímek nem tudnak ellenállni a csábításnak, és a növényre szállva pározó mozdulatokat végeznek azon. Ennek során leszakítják annak a pollináriumát, és átviszik a következő növényre anélkül, hogy bármilyen ellenszolgáltatást kapnának cserébe. A megporzást nem végző jukkamolyok azáltal játsszák ki a jukka védekező rendszerét, hogy nagymennyiségű petét raknak le, miután lezajlik a virágaborció kritikus szakasza.

Amennyiben azonban az egyik partner sikere a másik fitnessétől függ, a csalóknak nem lesz szelekciós előnye. Az ilyen esetekben a partnerek között élethosszig tartó kapcsolat jön létre, amelyben korlátozott az esélye a gazdaváltásnak vagy más forrásokra való áttérésnek, és ha a kapcsolat szimbiotikus, akkor az egyedek kizárólag vertikális génátvitel révén jutnak át a szülőkből az utódokba. Ez jellemző a *Buchnera* nemzetségbe tartozó triptofán-termelő endoszimbionta baktériumokra is, amelyek levéltetvekben (*Aphididae*) élnek. A baktériumok és gazdatetveik törzsfája tökéletes tükörképei egymásnak, ami azzal magyarázható, hogy a két csoport közötti kapcsolat nagyon régen, a tetűcsalád kialakulásakor jött létre. A különböző baktériumvonalak a gazdaszervezetek fajképződési folyamataival párhuzamosan divergálódtak. Az evolúciós stabilitás a már említett jukka-jukkamoly kapcsolatban is kialakult. Megfigyelték, hogy a növény a virágainak csak kb. 15%-át képes gyümölcsé érlelni, a többit abortálja. A molyok általában csak néhány petét raknak le minden egyes virágra, ugyanis a növény többek között abortálja azokat a virágokat is, amelyeken túl sok pete van. Tehát erős szelekció hat az egy virágra sok petét lerakó molyok ellen, hiszen ezeknek az utódai elvesznek.

## Parazitikus koevolúció

A tükörképi törzsfamintázatokat alapvetően gazda-parazita viszonylatban írták le. Az egyik ilyen tükörképi törzsfamintázatot eredményező gazda-parazita viszony a *Geomyidae* családba tartozó hörcsögök és tetvek (*Mallophaga*) koevolúciós kapcsolata. A két taxon dendrogramjai esetében a tükörképi mintázatoktól való eltérések gazdaváltásokkal, horizontális transzferrel, esetleg parazita vonalak kihalásával magyarázhatók. A hörcsögök elterjedési területén belül bekövetkező, fajkeletkezéshez vezető földrajzi izolációk a tetvek esetében is új fajok kialakulását eredményezték, hiszen azok erőteljesen kötődnek a gazdaállataikhoz.

A gazda-parazita kapcsolaton belüli „fegyverkezési verseny” ismerhető fel az üregi nyúl (*Oryctolagus cuniculus*) és a mixomatózis vírusa között. A vírus hatására az állat fején és a testnyílásai környékén savóval telt vizenyős duzzanatok jelennek meg. A betegség általában halálos kimenetelű. Az állat vakcinálás, illetve a vírust terjesztő ízeltlábúak (elsősorban szúnyogok) elleni védekezés nélkül 7-10 napon belül légzési nehézségek illetve tüdőgyulladás közepette elpusztul. A vírus eredeti gazdája egy dél-amerikai nyúlfaj (*Sylvilagus brasiliensis*), amelyben alacsony a virulenciája. Az üregi nyúl Európában natív, Ausztráliába betelepítették, ahol annyira elszaporodott, hogy populációját kontrollálására 1950-ben betelepítették a

myxoma vírust. Kezdetben a vírus 100%-os mortalitást okozott, így 1952-ben betelepítették Franciaországba, majd 1953-ban Angliába is. Az idő előrehaladtával azonban, ahogyan a nyulak egyre többször találkoztak a fertőzéssel, egyre kisebb arányban hullottak el. Ezzel párhuzamosan a különböző vírustörzsek egyre kevésbé voltak virulensek, tehát a csökkenő vírusvirulenciához a nyulak egyre fokozódó rezisztenciája társult.

A kakukkok és gazdáik közötti „fegyverkezési verseny” a kakukkok részéről az egyre tökéletesebb tojásmimikri kifejlesztése, míg a gazdák részéről az idegen fajú tojások felismerése révén zajlik. Magyarországon a kakukknak (*Cuculus canorus*) síkvidékeken a nádírigó (*Acrocephalus arundinaceus*), hegyvidékeken a vörösbecgy (*Erithacus rubecula*) a gazdája. A kakukkok igyekeznek egyre tökéletesebben utánozni a gazda tojásait. A gazda öröklött illetve tanult magatartásformák révén képes felismerni a saját tojásait, és védekezik az idegen fajú tojásokkal szemben: vagy kidobja a kisebbségben levő, idegen fajú tojásokat, vagy dezertál (elhagyja a fészket). Abban az esetben, ha a kakukkfióka mégis sikeresen kikel a gazdamadár fészkében, akkor a többi tojást vagy a már kikelt gazdafiókákat kidobja a fészkekből. A gazdamadarak valószínűleg azért nevelik fel a kakukkfiókákat, mert azok olyan kéregető hangot adnak ki, ami ugyan nem hasonlít a gazdafiókák hangjára, de a szülőkből olyan hatást vált ki, hogy elkezdik etetni a sokkal nagyobb energiabefektetést igénylő kakukkfiókákat.

Többirányú koevolúciós kapcsolat valósul meg a szociálp parazita életmódú hangyaboglárka-fajok (*Maculinea*) esetében is. Ezek a lepkék obligát mirmekofilek, vagyis csakis hangyafészkekben képesek kifejlődni. A nőtények speciális tápnövényükre rakják le a petéiket. A kikelő lárvák az iniciális tápnövény éretlen magvaival táplálkoznak, majd lepotyognak a talajra, és várják, hogy a megfelelő *Myrmica* hangyafajok dolgozói megtalálják és adoptálják őket. A hernyók édes váladékot termelnek (dorzális mirigyszerv, anális szekréció), ami vonzó a hangyák számára. Az adoptálásukat követően az adott hangyagazda fészkében fejlődnek, majd a bebábozódás is itt történik. A hangyaboglárka-fajok parazitizmusa alapvetően kétféle lehet: a mimikrizáló lárvái a hangyafészkekbe bejutva a hangyalárvákat utánozva etettetik magukat a dolgozókkal, míg a predátor típusú lárvák hangyalárvákkal táplálkoznak. Ennek köszönhetően a mimikrizáló típusok esetében egy hangyafészkekben több tíz hernyó is kifejlődhet, míg a predátor típusúak esetében általában csak kevés számú hernyó fejlődik ki egy fészkekben. Magyarországon több *Maculinea*-faj él, melyek mindegyikének megvan a maga speciális iniciális tápnövénye, illetve hangyagazdája. A hangyagazdák tekintetében vannak átfedések a hangyaboglárkák között, ráadásul egy *Maculinea*-fajnak több hangyagazda faja is van. Többek között ez is azt eredményezi, hogy a hangyaboglárkák és hangyagazdáik törzsfái nem mutatnak tükörképi mintázatot. Ehhez a speciális életmenethez még parazitoid hártáásszárnyúak (*Neotypus*, *Ichneumon*) is társulhatnak a hangyákat parazitáló lepkehernyók parazitálása révén.

A gazda-parazita koevolúcióval kapcsolatban sokáig azt gondolták, hogy a parazita kényszeríti a gazdaszervezetet olyan viselkedésformákra, ami előnyös számára. Ennek az elméletnek ellentmondani látszik a *Meconema thalassinum* (Orthoptera) és a *Spiniochordodes tellinii* (Nematomorpha) kapcsolata. Ez a húrféreg kifejtetten szabadon él (vízben), míg a lárvái egyenesszárnyú rovarok belső élősködői. Az egyenesszárnyúakat a húrféreg lárvái fertőzik meg akkor, amikor azok a víz közelében tartózkodnak. Megfigyelték, hogy azon fertőzött rovarok közül, amelyek beugrottak a vízbe, és a húrféreg ki tudott bújni belőlük, többen képesek voltak túlélni a fertőzést, és a vízből kievickélve még szaporodni is tudtak. Tehát feltételezik, hogy a rovarok részéről ez a viselkedés egy koevolúciós adaptáció. A másik ehhez hasonló példa bizonyos szárazföldi csigafajok és parazita mótelyeik (Trematoda: *Leucochloridium*) esete. A mótelylárvák megfelelő fejlettséget elérve a köztigazda csigák szemnyelébe vándorolnak, aminek a hatására az megduzzad, feltűnő színűvé válik, és lüktetni kezd, így felhívja magára a végleges gazdául szolgáló madarak figyelmét. A fertőzött csigák

kimásznak a növényzet árnyékából, felhívva magukra a madarak figyelmét, így próbálnak megszabadulni a parazitáktól, hiszen képesek túlélni azt, hogy a madarak kicsípik a lárvát tartalmazó részt a szemnyelükből. Az elmélet egyik ellenpéldája az, ahogyan a *Glyptapanteles* nemzetségbe tartozó gyilkosfürkészek arra kényszerítik a lárváikat „kihordó” lepkehernyókat (*Thyriniteina leucocerae*), hogy miután kikeltek belőlük és bebábozódtak, őrizték őket. Miután a parazitoidok elhagyják a lepkehernyó testét, az megszünteti a táplálkozást, és őrzi a bábokat, elűzi a predátorokat a közelükből. A hernyónak semmilyen haszna nem származik ebből a viselkedésből. Miután a darazsak kifejlődtek, a hernyó elpusztul.

### **A koevolúció földrajzi mozaik elmélete**

A koevolúció földrajzi mozaik mintázata akkor jön létre, amikor egy fajra a más fajokkal való interakciók által ható szelekció különböző földrajzi helyeken eltérő erősségű, és más-más jellegnek kedvez. A csavarttűjű fenyő (*Pinus contorta*) sziklás-hegységi elterjedési területének nagy részén a kanadai vörösmókus (*Tamiasciurus hudsonicus*) az elsődleges fenyőmag fogyasztó. Ez a mókusfaj a keskeny tobozokat kedveli, amelyek nagymennyiségű magot tartalmaznak, tehát azokon a helyeken, ahol a mókusok előfordulnak, a szelekció a kevés magot tartalmazó, széles tobozú növényeknek kedvez. A keresztcsőrű (*Loxia curvirostra*) majdnem kizárólag fenyőmagvakkal táplálkozik, amelyeket erősen specializált csőrrel szed ki a tobozokból. A mókusokhoz hasonlóan a kisebb, vékonyabb pikkelyekkel rendelkező tobozokat részesíti előnyben, ezekből ugyanis könnyebben ki tudja szedni a magokat. Azokban a kisebb, periférikus populációkban, ahol mókusok nem élnek, a keresztcsőrű sokkal nagyobb egyedszámban van jelen, mint azokon a területeken, ahol mókusok is vannak. Ez nyilvánvalóan annak köszönhető, hogy ezekben a periférikus populációkban nem hat szelekciós nyomás a kisebb tobozú fenyők ellen. Azok a keresztcsőrűek, amelyek a mókusokkal együtt fordulnak elő, hosszabb és erőteljesebb csőrrel rendelkeznek, hiszen nekik meg kell birkózniuk a vastagabb pikkelyű, nagyobb tobozokkal.

## MAKROEVOLÚCIÓ

Az evolúciós jelenségeknek alapvetően két fő csoportja van: (i) **mikroevolúció**, amely a fajon belül lejátszódó evolúciós folyamatokat jelenti, beleértve a fajképződést is; (ii) **makroevolúció**, amely a faj szintje fölött játszódik le, és az új filogenetikai ágak (kláduszok), magasabb szintű filogenetikai egységek létrejöttét, diverzifikálódását és kihalását foglalja magában. Emellett makroevolúciónak tekintik a jelentős szervezeti, fiziológiai és/vagy egyedfejlődési változások, „innovációk” létrejöttét is, amilyen például a tökéletes átalakulás létrejött a rovarokban, a keringési rendszer és a szív evolúciója, a homiothermia kialakulása a gerincesekben. Szintén makroléptékű evolúciós változásokat eredményeznek az ún. „ritka genomikus változások”, amelyek egy-egy nagyobb monofiletikus csoportot definiálnak. Ilyenek lehetnek a hosszabb (LINE) vagy rövidebb (SINE) genetikai szakaszok inszerciói, a génduplikációk, új gének illetve exonok létrejötté, intronok beiktatódása (stb.).

### A fajfölötti evolúció alapfolyamatai

A fajfölötti evolúció alapvető folyamata a **kladogenezis**. A kladogenezis, definíció szerint, a filogenetikai szétválások és elkülönült evolúciós irányok létrejötté reproduktív izoláció és továbbfejlődés révén. E folyamatok eredménye a közös ősből (*ancestor*) szétváló monofiletikus testvércsoportok („*sister group*”) létrejötté.

A kladogenezis folyamatát akkor érthetjük meg és ábrázolhatjuk helyesen, ha a vizsgált jellegeket eredetük és változási irányaik szerint kategorizáljuk. A jellegek eredete szempontjából alapvető fogalom a homológia.

A **homológia** a taxonok közötti olyan alapvető strukturális (ill. funkcionális) hasonlóság, amely közvetlen vagy távolabbi közös ősnél is megvolt, tehát leszármazásuk során lényegileg nem változott, legfeljebb az alapvető strukturális sajátságok megőrzése mellett adaptív jelleggel módosult. Ilyen például a Tetrapoda gerincesek (Amphibia, Reptilia + Aves, Mammalia) ötújjú (pentadaktilus) végtag-alapformája, amely erősen módosulhat az egyes csoportok életmódja szerint, de megőrzi alapvető anatómiai sajátságait (ld. madarak szárnya, lovak patája, stb.).

A jellegek elemzésében az alábbi fogalmakat és definíciókat használjuk.

**Pleziomorfia** („közeli forma”): „ősi”, adott összehasonlításban elsődleges jellegállapot, például az előrovarok (Protura), a lábaspotrohúak (Diplura), az ugróvillások (Collembola), az ugró ősróvarok (Machilida) és a pikkelykék (Lepismatida) elsődleges szárnyatlansága. Az ezzel kapcsolatos hipotézis az, hogy a legősibb rovarok szárnyatlanok voltak (a fosszilis anyag ugyanis ezt mutatja).

**Apomorfia** („elkülönült forma”): levezetett, leszármaztatott jellegállapot, amely az illető csoport evolúciója során a pleziomorf jellegállapot megváltozásával jött létre. A négylábúság például leszármaztatott jellegállapot a gerinceseknél, mert a gerincesek evolúciója során jött létre, de pleziomorf jelleg a Tetrapodákra nézve (vö. leszármaztatott csoportok lábatlansága vagy a madarak szárnya, stb.), amely a „négylábúság” megváltozásával jött létre.

**Szünapomorfia** („közös apomorfia”): két vagy több csoport közös leszármaztatott jellege. Ezeknek a csoportoknak kell, hogy legyen olyan közös ősök, amelynél már megvolt ez a jelleg, vagyis a jelleg nem egymástól függetlenül jött létre a különböző csoportokban (ld. homoplázia). Kialakulásakor ez a jelleg csak egyetlen taxonra volt jellemző, kezdetben ún. autapomorf jelleg volt.

Az emlősökre vonatkozóan a pentadaktilus végtag olyan viszonylag ősi (pleziomorf) jelleg, amely már a legősibb tetrapodáknál is megvolt, tehát csak a legkorábbi, más tetrapodákkal közös (ún. **szünpleziomorfia**). Ennek többirányú változásaival különböző

leszármaztatott (apomorf) jellegek jöttek létre. A lófélék (*Equus*) középső ujjon kialakult egyetlen patája az adott családra kizárólagosan jellemző leszármaztatott, ún. **autapomorf jelleg**, kialakulásakor ugyanis egyetlen taxonra, a lovak nemzetségének közös őseire volt jellemző. Ha viszont ezt a jelleget a családon belül a lovak (beleértve a zebrákat is) és szamarak közös leszármaztatott jellegeként tekintjük, akkor ez már az előbbieket monofiletikus eredetét igazoló szünapomorf jelleg.

Látható tehát, hogy a filogenetikus jellegelemzésben használt fogalmak mindig viszonyításon alapulnak, a jelleg változásának irányát (polaritását) fejezik ki. A pleziomorf jelleg tehát csupán az adott összehasonlításban ősi jelleg. A rovarok végtag-eredetű rágó szájszervei az adott csoport rendjeinek vonatkozásában pleziomorf jellegek. Szünpleziomorfia például a csótányok, a sáskák, a fátyolkák és a bogarak rágó szájszerve, ami csupán arra utal, hogy egy távolabbi közös ősök (a szárnyas rovarok közös őse) is rágó szájszervű volt, és ez a jelleg az adott filogenetikai ágakon nem változott meg. Ha viszont megnézzük például a maxilla felépítését, akkor ebben fellelhetjük a hasadt-láb típusú végtag alapelemeit, vagyis ahhoz képest leszármaztatott, apomorf jelleg. Sőt, mivel a maxilla mint végtageredetű szájszerv a rákoknál (Crustacea) és a rovaroknál (Insecta) a hasadt lábhoz képest hasonló módon változik meg, még azt is mondhatjuk, hogy a maxilla azonos felépítése a Crustacea-Insecta vonatkozásban szünapomorfia, amit az is igazol, hogy a középső garatalatti dűcből való beidegzése is azonos a két csoportban.

A fenti példákból az is kitűnik, hogy a pleziomorf jellegek, bár megmutatják az evolúció korábbi sajátosságait, a közvetlen leszármazási kapcsolatok meghatározása szempontjából kevésbé informatívak. Csak a korábbi, „valamikor” közös őseire utalnak, mint például a szárazföldi gerinces embriók kopolyúívei. A közvetlen közös őstől való leszármazást, vagyis a monofiletikus eredetet nem igazolják. Más a helyzet az apomorf és a szünapomorf jellegek esetében. Az apomorf jelleg önmagában csupán a korábbi, pleziomorf jellegállapottól való eltérést jelzi, például a pödörnyelv eltér a maxillától. Az apomorfia létrejötte tehát egyszeri evolúciós esemény. Amennyiben ez két vagy több csoport közös ősenél jön létre, akkor ez a jellegállapot mint szünapomorfia, együttesen jellemzi a közös őst (*ancestor*) és leszármazottait. Az ancesztorból kladogenezissel szétvált taxonok filogenetikai **testvércsoportok** (*sister groups*), amelyek filogenetikailag egyenrangúak, függetlenül attól, hogy a továbbiakban milyen mértékben differenciálódnak tovább. Filogenetikai testvércsoportok például a tegzesek (Trichoptera) és a lepkék (Lepidoptera), függetlenül attól, hogy a lepkék sokkal nagyobb mértékű további diverzifikációra voltak képesek.

Az ancesztor és valamennyi leszármazottja együttesen **monofiletikus csoportot** képez. Monofiletikus csoport például a diapszid koponyájú Archosauria hüllők, a madarakat is beleértve, ahogyan ezt az ősi koponyatípusú madarak (Palaeognathae) archosauria-típusú koponyája (ld. csontos szájpaplás) jelzi. Ha viszont a toll és más továbbfejlődött (autapomorf) jellegek alapján a madarakat kivesszük ebből a nagyobb monofiletikus egységből, akkor a pleziomorf „hüllő” jellegek (pl. pikkelyzet, négy lábúság) alapján összefoglalt csoport **parafiletikussá** válik. Látható tehát, hogy a parafiletikus csoportok is közös őseire vezethetők vissza, azonban nem tartalmazzák a közös őst valamennyi leszármaztatott taxonját. Ilyenek például az elsődlegesen szárnyatlan rovarok, mivel a holofiletikus Insecta (=Hexapoda) csoportból hiányzik a Lepismatida filogenetikai testvércsoportja, a Pterygota (szárnyas rovarok). A parafiletikus csoportok közös jellege itt is szünpleziomorfia: az elsődleges szárnyatlanság.

Hasonlóságot mutató, de nem közös eredetre valló jellegek szintén gyakran kialakulnak. Ezek az ún. **homopláziák**. A homoplázia-fogalom csupán morfológiai hasonlóságra utaló megnevezés a különböző típusú, nem-szünapomorf hasonlóságok megjelölésére (pl. a denevérek és a madarak szárnya). A homopláziák eredetüket tekintve többfélék lehetnek.

- a. **Reverzió:** ha a másodlagos hasonlóság egy korábbi jellegállapothoz való visszatéréssel jön létre. Ez viszonylag ritka esemény.
- b. **Parallelizmus:** ha a hasonlóság többé-kevésbé hasonló kiindulási állapotból eredő, egymástól független párhuzamos fejlődés eredménye.
- c. **Konvergencia:** ha a hasonlóság eltérő korábbi állapotból kiinduló, hasonlóná váló fejlődés eredménye, rendszerint a hasonló életmódra való áttérés következtében (ld. a szárnnyal kapcsolatos példát). Amennyiben konvergens jellegek alapján hozunk létre taxonómiai csoportokat, akkor azok nem tükrözik a valós filogenetikai összefüggéseket. Az ilyen csoportok polifiletikusak, és a filogenetikus rendszerezés számára elfogadhatatlanok, mint például a régi madárrendszerek életmód szerint létrehozott csoportjai (ld. nappali illetve éjjeli ragadozók, gázlók, üldögélők, stb.).

## A kladogenezis leképezése, kladisztika

A fajfölkötti evolúció alapfolyamatát, a kladogenezist törzsfán, kladogramon ábrázoljuk. A kladogenezis folyamatának az egyes ágait **kláduszoknak** (angolosan: klád) nevezzük. Egy kládusz bazális (alapi), ha más kláduszt is tartalmaz, mint valamely részrendszere. Tehát a Vertebrata kládusz bazális a Sarcopterygii illetve a Tetrapoda kláduszhoz képest, mert más „al-kláduszt” is tartalmaz (Agnatha, Chondrichthyes, Osteoichthyes). A (tág értelemben vett) Sarcopterygii kládusz, amelyet a páros végtagok homológiái alapján definiálunk, bazális mind a Tetrapoda, mind pedig az Amniota kláduszokkal szemben (stb.). Megjegyzendő, hogy a bazális a filogenetikai összefüggésekre, és nem a „fejlettségre”, egyszerűsége vagy bonyolultságra utaló fogalom. Nincs köze ahhoz sem, hogy az adott kládusz fajgazdag-e vagy sem. Ha egy kládusz egy nagyobb kládusz részrendszerét képezi, akkor a rész-kládusz a fölérendelt hierarchikus szintbe beágyazott (*nested*), például a madarak az Archosauria-n, illetve a „hüllőkön” (stb.) belül.

Aszerint, hogy a kláduszt a dendrogramon milyen helyzetűek, három alapvető típust különíthetünk el.

- a. **Nódusz-alapú kládusz:** a legközelebbi közös ősfaj alapján definiálható. Ez hipotetikus, de a jelenleg élő A és B fajok közös levezetett (szünapomorf) jellegeiből számos jellege rekonstruálható.
- b. **Elágazás-alapú kládusz:** a legközelebbi rokon másik kládusztól való elválás alapján definiálható. Az előbbinél mélyebb filogenetikai elválást jelez.
- c. **Apomorfia-alapú kládusz:** azon alapul, hogy mikor jött létre autapomorf jellegként az a jelleg, amely ma az A és B fajok (taxonok) szünapomorfiája.

A kladogramon az egyes taxonok vagy a filogenetikai ágak végein helyezkednek el mint ún. terminális taxonok, vagy pedig a filogenetikai elágazások pontjainál, ez utóbbiak az interkaláris (köztes) taxonok. Terminális taxonok például a jelenleg élő fajok, az interkaláris taxonok ezek ősei.

A kladogenezis kiindulása definíció szerint fajkeletkezés (speciáció), tehát elkülönülés. Ezért a kezdeti szakaszra mindig – valamilyen mértékű – különbözővé válás jellemző.

- a. **Divergens evolúció:** a közös ősből kialakuló filogenetikai testvércsoportok különböző irányú fejlődése. Ennek kiindulása egyszerű esetben lehet például különböző éghajlatú területekhez való alkalmazkodás (ld. allopatrikus fajkeletkezés), forrásfelosztás, különböző tápnövényhez vagy gazdaállathoz alkalmazkodás (ld. szimpatrikus fajkeletkezés), stb. Jellemző rá a genetikai különbségek felhalmozódása a tartós reprodukív izoláció következtében, melynek során a változások mértéke gyakran aszimmetrikus. Ilyen aszimmetrikus divergens evolúció történt például a hominid ágnak a csimpánzoktól való elkülönülése során. Megjegyzendő, hogy az adaptív radiáció is a

divergens evolúció sajátos esete. Erre a folyamatra az jellemző, hogy a filogenetikai elágazások igen rövid időtávon belül követik egymást, és divergenciájuk során határozott forrás- és ökológiai niche-felosztási tendencia érvényesül.

- b. Paralell evolúció:** ugyanannak a tulajdonságnak az önálló felbukkanása két, közös őstől származó, egymással rokonságban levő származásvonalban. Ebben az esetben az adott jelleg kialakítására való genetikai hajlam már a közös ősből is megvolt. Például a nyeles szem önállóan és szabálytalanul jelentkezik az Acalyptera legyek különböző származásvonalaiiban. Az összes származásvonal örökölte a közös őstől e szemtípus kialakításának genotípusos képességét, de ez a képesség csak néhány leszármazási vonalban bontakozott ki.
- c. Konvergens evolúció:** eltérő filogenetikai ágakhoz tartozó taxonok másodlagos morfológiai hasonlóságainak létrejötte, általában a hasonló életmód, a hasonló élethely, az azonos környezeti források hasonló módon való használata következtében. Ilyen például az ausztráliai erszényesek és a többi kontinensen élő méhlepényes emlősök sokféle életmódhoz hasonló módokon alkalmazkodott testformája, amely a konvergens evolúció miatt hasonló.
- d. Mozaikos evolúció:** az élőlények különböző tulajdonságainak gyakran osztályozási nehézségeket okozó eltérő fejlődési üteme. Az élőlények nem típusokként fejlődnek, vagyis egyes tulajdonságaikra mindig nagyobb szelekciós nyomás nehezedik, mint másokra, s ezek a jellemzők gyorsabban fejlődnek a többinél. Így jöttek létre például a kacsacsőrű emlős (*Ornithorhynchus anatinus*) „vegyes” tulajdonságai is.

## Evolúciós trendek

Az evolúciós változások, amennyiben az illető csoport számára előnyös adaptív jellegek kialakulását eredményezik, hosszabb ideig hasonló irányúak lehetnek. Ekkor ún. evolúciós trendek kialakulásáról beszélhetünk. Ilyen evolúciós trend látható például a lovak középső ujján létrejövő pata kialakulásának folyamatában, amely abban áll, hogy a középső ujjon a pata egyre erősebbé válik, miközben a többi ujj több fázisban redukálódik (vö. 3-ujjú ősllovak). Az ilyen evolúciós trendeket általában más, korrelatív változási trendek is kísérik. A lovaknál ilyen az állat testtömegének megnövekedése, végtagjainak hosszabbá és erőteljesebbé válása, helyváltoztatási dinamikájának megnövekedése. A hominid evolúcióban ilyen korrelatív trend például a bipedális járás és az egyre erősödő cerebralizáció. Mindezek a változások a fossziliákban is nyomon követhetők. Létrejöttük időbeli mintázatára vonatkozóan kétféle hipotézis létezik:

- a. Gradualizmus.** A változások mértéke fokozatos. Mivel a jellegek változása időarányos, így a fajok közötti általános genetikai távolság arányos az evolúciós elkülönülésük óta eltelt idővel. Ez a felfogás érvényesül Darwin evolúcióelméletében és a neodarwinista „szintetikus” evolúcióelméletben is. Ilyen graduális mintázatot mutat például a háromkarjú ősrák (Trilobita) különböző leszármazási vonalaiban a karjuk számának változása.
- b. Puntuacionalizmus („pontozott” egyensúlyok elmélete).** A fosszilis leletek tanúsága szerint bizonyos jellegek evolúciója a Gould és Eldredge által képviselt puntuacionalista mintázatot követi, vagyis a csupán kismértékű változásokat felölelő hosszabb periódusokat (*stasis*) sokkal gyorsabb változásokat magukban foglaló rövidebb időszakok szakítják meg. A mohaállatok egy miocén korú nemzetségében (*Metrarabdotos*) a fajok évmilliókon át változatlanok maradtak, majd hirtelen új fajok tűntek fel, látszólag átmeneti alakok nélkül.

# A FÖLD TÖRTÉNETE ÉS A BIOSZFÉRA EVOLÚCIÓJA

## Kormeghatározás és a földtörténeti időbeosztás

Az evolúciós változások dinamikájának megértése nem lehetséges történeti földtani alapok ismerete nélkül. A földtörténeti események datálása, illetve a kőzetek és a bennük rejlő fossziliák korának a meghatározása abszolút és relatív módszerek segítségével történik. A relatív kormeghatározás azon az elven alapul, hogy a fiatalabb geológiai rétegek a régebbiek fölött találhatók. Eszerint azok a fossziliák, amelyek az üledék-rétegsor alsóbb részein találhatók, valószínűleg idősebbek (kivéve, ha például geotektonikai változások következtében a rétegek megfordulnak). A radioaktív módszerek megjelenésével azonban a kőzetek abszolút korának a meghatározása is lehetővé vált. A különböző módszerek a vulkáni kőzetekben megtalálható radioaktív elemek bomlását mérik. A kiindulási radioaktív atomok konstans rátával bomlanak le a megfelelő végtermék atomokká, tehát minden elem radioaktív izotópjának van egy rá jellemző felezési ideje (az az időtartam, amely alatt a kiindulási atomok fele lebomlik). A felezési idő, illetve a kőzetben levő kiindulási és végtermék atomok mennyiségének az ismeretében a kőzet abszolút kora meghatározható. Mivel azonban ezzel a módszerrel csak a vulkáni kőzetek kora állapítható meg, ezért a fossziliákat tartalmazó üledékes kőzetek korának a meghatározása az azokat körülvevő magmás kőzetekhez viszonyítva történik.

További információkat szolgáltathatnak a mágneses polaritásnak a földtörténet során bekövetkezett változásai. Ha a vizsgált kőzetekről nem tudjuk biztosan eldönteni, hogy ugyanabból az időszakból valók-e, akkor össze kell hasonlítani a mágneses polaritásukat, ugyanis az a földtörténet egyes korszakaiban mindenhol ugyanolyan volt.

Az egyes csoportok divergenciájának az időpontját molekuláris óra segítségével határozzák meg. Ez a módszer azon alapul, hogy egy génben az evolúció során a mutációk feltételezhetően konstans rátával halmozódnak fel, ezért az ilyen gének molekuláris óraként használhatók. A vizsgált csoportok közötti szekvencia különbségek és a molekuláris óra kalibrálása révén meghatározható a vizsgált csoportok divergenciájának az időpontja. A kalibrálásához a mai leszármazottakkal is rendelkező, pontosan meghatározott korú leletek kínálják a mércét. Ezen a ponton tehát a radiometrikus kormeghatározás és a molekuláris óra módszer összekapcsolódik.

A geológiai időskála különböző eonokra, korszakokra, időszakokra és korokra tagolódik. A legtöbb időegységet már Darwin előtt elnevezték olyan geológusok, akiknek a gondolkodásmódja még nélkülözte az evolucionizmust. Az egyes szakaszokat a rájuk jellemző fosszilis leletek alapján különböztették meg. A fauna összetételében a tömegkipusztulási események miatt bekövetkező nagy változások jelzik a különböző időszakok (vö. perm-triász, kréta-tercier) és korok közötti határokat. A különböző állattörzsek felbukkanása (kambriumi radiáció) óta eltelt időt a fanerozoikum foglalja magában, ami három fő geológiai időre – paleozoikumra, mezozoikumra és kainozoikumra – illetve rövidebb időszakokra és korokra tagolódik.

## Lemeztektonika

Alfred Wegener (1915) volt az első, aki geológiai és paleontológiai bizonyítékok alapján először megfogalmazta a kontinensvándorlások elméletét. Ezt a „permanencia” elvet valló geológusok eleinte elutasították, de az egyre meggyőzőbb bizonyítékok hatására végül az 1960-as években elfogadottá vált. A Föld külső szilárd rétege, a litoszféra magában foglalja a kontinentális és az óceáni kérget. Nyolc nagy és számos kisebb lemezre tagolódik, amelyek a sűrű, de képlékeny anyagú asztenoszféra felszínén mozognak. A Föld magjából hő áramlik fel az asztenoszférába, aminek a következtében az asztenoszférából magma tör fel a felszínre,

ahol szétterjed és lehül, így új kéregrészt jön létre, ami a meglévő lemezeket oldalirányba nyomja. Például az Atlanti-óceán talapzatán végighúzódozó óceánközépi hátság mentén kialakuló új kéreg évente 5-10 cm-t halad előre. Azokon a helyeken, ahol két lemez érintkezik, ott az egyik a másik alá nyomul (szubdukció), aminek az eredménye a hegységek felgyűrődése. A vulkáni tevékenység révén a kontinentális kéreg széthasadhat. Ilyen tektonikus mozgások eredménye a kelet-afrikai vulkanizmus (Kilimandzsáró, Kenya), és az így keletkezett tektonikus árokban helyezkednek el a kelet-afrikai nagy tavak.

A különböző földtörténeti időszakokban a lemeztektónikai folyamatok következtében a kontinensek elhelyezkedése változott, hegységrendszerek alakultak ki. Mindez hatást gyakorolt az éghajlatra és a tengerszint magasságára is. A **kambrium** elején a kontinensek többsége a déli féltekén helyezkedett el. Egy részük (Afrika, India, Dél-Amerika, Ausztrália, Új-Guinea, Antarktika) már ekkor hatalmas szuperkontinentet (Gondwana) alkotott. Észak-Amerikát (Laurencia) és az ős-Európát (Baltika) a Japetus-óceán választotta el, míg Szibéria és Kazahsztán az Egyenlítőhöz közeli önálló kis földrészek voltak. Az **ordoviciumban** az északi félgömböt szinte teljes egészében óceán borította, míg a déli kontinensen jégtakaró, szárazföldi gleccserek alakultak ki az időszak késői szakaszában. A szilurban a kontinensek jelentős területeit tenger árasztotta el. A nagyobb földrajzi szélességeken folytatódott a jégkorszak. A Japetus-óceán egyre keskenyebbé vált, majd be is zárult. Megindult a Kaledóniai hegységképződés. A **devonban** a kontinensek még inkább összetömörültek. A Kaledóniai-hegység ősenek lepusztuló anyagából rakódott le a devon jellegzetes rétegsora, a „Régi Vörös Homokkő” (*Old Red Sandstone*). A sekélytengerek domináns meszes vázú szervezetei között ekkor jelentősek voltak a telepalkotó mohaállatok (Bryozoa). Erre az időszakra utalnak például a Brit-szigetek devonkori bryozoás mészkövei. A **karbon** időszak legfontosabb lemeztektónikai eseménye a Variszkuszi hegységképződés volt. Jórészt a hegyláncok előtt kialakult mélyedések sorozatában halmozódtak fel Európa késő karbon korú kőszéntelepei. A **perm** időszak közepére a kontinentális földkéreg nagyobb darabjai egyetlen szuperkontinenssé (Pangea) álltak össze. Ezt a Panthalassa világóceán vette körül, amelynek a kelet-nyugati irányú, keletre nyitott hatalmas öblözete volt a Tethys-óceán. A tengerszint ekkor volt a legalacsonyabb a földtörténet során, mivel a Gondwana nagy részét összefüggő jégpajzs borította. A perm rétegsorokban gyakoriak a jég által lerakott, és a száraz időszakra utaló homokkő üledékek. A **triásban** a kontinensek még mindig többé-kevésbé egységes szuperkontinentet alkottak, amit az Egyenlítő tájékán húzódozó Tethys egyre erősebben két részre tagolt (Laurázsia és Gondwana). A bolygó többi részét a Panthalassa ősóceán borította (benne kisebb kontinensekkel és szigetekkel), melynek szintje a gondwanai eljegesedés megszűntével jelentősen megemelkedett. A **jurában** folytatódott a Pangea feldarabolódása. Bár Laurázsia több kisebb darabra esett szét, de Észak-Amerika, Grönland és Nyugat-Európa között megmaradt az összeköttetés. A **kréta** időszak során felgyorsult a kontinensek mozgása és feldarabolódása, amely ekkor érte el maximumát. Az Atlanti-óceán déli medencéjének felnyílásával párhuzamosan Afrika az óramutató járásával ellentétes irányba mozdult el, így a Tethys fokozatosan összeszűkült. Megkezdődött az alpi-kárpáti térségben a hegységképződés. A mezozoikum során a tengerszint szinte folyamatosan emelkedett, és a kontinenseket sok helyen sekély tenger borította. A Föld éghajlata alapvetően enyhe, kiegyenlített volt, és a sarkokon sehol sem alakult ki szárazföldi jégpajzs. A globális hőmérséklet elérte minden idők egyik legmagasabb értékét, amit aztán több fázisban lehülés követett. A **kainozoikum** elején Észak-Amerika nyugati irányba mozdult el, és elkülönült Európától, de az Alaszkát és Szibériát összekötő Bering-földszoros ennek az érának a nagy részében kiemelkedett az óceánból. A Gondwana szintén teljesen feldarabolódott. Ausztrália és az Antarktisz az eocénben különült el egymástól, így megszűnt a gondwanai élővilág fő kapcsolata, a transz-antarktikus összeköttetés. Egyes gondwanai kéreglemezek már a krétában elérték DK-Ázsiát (ilyenek ma Malaysia, Dél-Kína és Dél-Tibet területén vannak). A miocén alatt Afrika DNy-

Ázsia felé tolódott, és kapcsolatba került az Arábiai-félszigeten keresztül. Ennek az lett a következménye, hogy Afrika faunája jelentősen átalakult a laurázsiai eredetű patások, ragadozók és főemlősök bevándorlásával. Az indiai tábla Dél-Ázsiához ütközése hatalmas orogenezist indított el, ennek eredményeként gyűrődött fel a Himalája, és emelkedett ki számos korábbi eredetű hegység. Ausztrália északi irányba mozdult el, és erősen megközelítette Új-Guineát. A pliocénben létrejött az Észak- és Dél-Amerikát összekapcsoló Panama-födszoros. A kontinensek és óceánok átrendeződése klímaváltozásokhoz vezetett. A klíma a kainozoikum elején még enyhe és kiegyenlített volt, sőt újabban egy eocén-kori klíma- és biodiverzitás optimumot is feltételeznek. Ezt követően a klíma kontinentálisabbá és szárazabbá vált. Az éghajlatromlás fokozatos volt, és valószínűleg a késő eocénben vette kezdetét. A poláris területeken, elsőként a déli sarkon kialakult a szárazföldi jégtakaró. A tengerszint ezzel egyidejűleg ingadozott, az oligocén végén pedig jelentősen lecsökkent. A pliocénben átmeneti hőmérsékletnövekedés következett be, de a kornak a végére ismét lecsökkent a hőmérséklet, majd ettől kezdve a pleisztocén végéig jégkorszakok követték egymást.

## **A bioszféra evolúciója**

### **Az univerzum kialakulása**

Az univerzum kialakulására vonatkozó tudományos elmélet az ősrobbanás („Big Bang”), miszerint a világegyetem kb. 14 milliárd éve egy olyan állapotból kezdett tágulni, melyben az anyag és az energia rendkívüli hőmérsékletű és sűrűségű volt. A Naprendszer – benne a Földdel – kb. 4,6 milliárd éves. A Föld valószínűleg kisebb égitestek összeütközése és aggregációja révén jött létre, óriási hőtermelés közepette. A kihűlése közben vízgőzt bocsátott ki, kérge megszilárdult. Kb. 4,5 milliárd évvel ezelőttre már folyékony víz borította a felszínét. Fél milliárd évvel később már valószínűleg kis protokontinensek is léteztek, de a nagyobb szárazföldek csak 1 milliárd évvel később alakultak ki.

### **Az élet megjelenése**

Az élet megjelenését megelőzte a kémiai evolúció folyamata, melynek során az egyszerű molekulákból létrejöttek a bonyolult összetételű óriásmolekulák (makromolekulák: fehérjék, nukleinsavak), illetve azok alkotórészei. Stanley Miller híres kísérlete (1953) az ősi, földi körülményeket mintázta. Az általa megépített berendezésben alul folyékony víz, a gáztérben pedig vízgőz, metán és ammónia volt. Ősi villámlások utánozó elektromos kisüléseket hozott létre, és ezeket keresztülvezette az említett gázelegyen. A kísérlet során abiogén úton állított elő cukrokat, purin- és pirimidinbázisokat, valamint aminosavakat. Később ezek az egyszerű molekulák polimereket hozhattak létre, amelyek képesek voltak replikálódni. Valószínű, hogy a legkorábbi replikátorok rövid RNS (vagy RNS-szerű) molekulák voltak, amelyek katalitikus aktivitással rendelkeztek, és korlátozott pontossággal képesek voltak az önkettőződésre is. Bizonyos RNS-szekvenciák képesek más oligonukleotidok vágására, összeillesztésére és szálhosszabbítására, illetve a rövid RNS templát szekvenciák katalizálni tudják komplementer szekvenciák kialakulását szabad nukleotidokból. A hosszú RNS-szekvenciák viszont nem tudnak elég hatékonyan replikálódni, mivel ezekben olyan magas a mutációrata, hogy nem képesek semmiféle identitás fenntartására. Nagyobb genomok úgy jöhettek létre, hogy két vagy több makromolekula társult egymással, és az egyik katalizálta a másik replikációját. Ennek ismert modellje Manfred Eigen hiperciklus-modellje. A replikáció eleinte lassú és pontatlan lehetett, csak később alakult ki a mai élőlényekre jellemző másolási hűség. Mielőtt a fehérjék kialakultak, csak ős-genotípusok léteztek, a fenotípust ugyanis a proteinek alakítják ki. Szathmáry Eörs szerint a fehérjék kialakulása úgy kezdődhetett, hogy az aminosavakból és rövid oligonukleotid szekvenciákból álló kofaktorok segítették az RNS ribozimeket az

önkettőződésben. Azután a különböző típusú koenzimek kapcsolatba léptek egymással, majd a ribozimekből riboszómák jöttek létre, a kofaktorok oligonukleotid komponenseiből RNS, az aminosavakból pedig katalitikus fehérjék. Ezek a makromolekula együttesek – ahogy ezt Gánti Tibor modellezte (chemoton-elmélet) – lipidmembránba burkolózva az első sejtek elődei lehettek. A részrendszerek kompartmentizációja vezethetett el az első prokariotikus szerveződések létrejöttéhez.

Ezeknek a makromolekula-együtteseknek már rendelkezniük kellett az információhordozó makromolekula önreprodukciónak és mutabilitásának képességével, a katalitikus rendszernek pedig biztosítania kellett (i) az önreprodukciónak és a transzkripciónak viszonylag nagy pontosságát, és egyben (ii) a környezettel való szabályozott nyílt-rendszer-kapcsolatot. Ezáltal az élet kialakulása egyúttal az első ökoszisztéma kialakulása is volt. Mindezt az evolúciobiológia egyik nagy teoretikusa, J. Maynard-Smith (1969) a következőképpen fejezte ki: „Élőnek tekinthetjük az olyan entitásokat populációját, amely rendelkezik a szaporodás, az öröklődés és a variáció képességével. Ennek a meghatározást az alábbiak igazolják: egy ilyen sajátos populáció a természetes kiválasztódás révén fejlődik, ezáltal alkalmazkodik a környezetéhez.” A fentiekből még az alábbiak következnek: (i) az élet tömegjelenség, (ii) minden élő evolvál, (iii) az evolúció csak olyan populációkra értelmezhető, amely önreprodukáló és variabilis egyediségekből áll.

Az összes élő rendszer valószínűleg egyetlen közös ősrendszerből alakult ki, amire többféle bizonyíték is van. Ilyen például az, hogy valamennyi élő szervezet kizárólag L-aminosavakat használ a fehérjék építőköveiként, pedig a D- és L-aminosavak egyforma valószínűséggel keletkezhetnek abiotikus körülmények között. A genetikai kód és a fehérjeszintézis mechanizmusának univerzális jellege szintén alátámasztja az élővilág monofilétikus eredetét.

## Élet a prekambriumban

A legrégebbi ismert kőzetek 3,8 milliárd évesek, és szén lerakódásokat tartalmaznak, ami arra utal, hogy élet már akkoriban is létezhetett. Az első biztosnak mondható életnyomok 3,5 milliárd évesek, és valószínűleg vasbaktériumoktól származnak. Az első egymilliárd év során valószínűleg csak prokarióta szervezetek léteztek, amelyeknek a fosszilis maradványai hiányosak vagy közvetettek (kemofossziliák). Egyes jobb megtartású maradványokat ősbaktériumok (Archaea) illetve cianobaktériumok (Cyanobacteria) nyomaiként azonosítottak. Ilyen mikrobiális eredetű kőületek a sztramatolitok, amelyek baktériumszönyegek által megkötött, finoman rétegzett üledékszerkezetek.

Úgy gondolják, hogy a földi élet bölcsői az óceánok fenekén ma is létező kéményszerű Archaea-telepekhez lehettek hasonlóak, amelyeken keresztül szén-dioxid, ammónia és kén-hidrogén áramlik fel („*Black Smokers*” = fekete füstölők). A hőmérséklet ezekben szélsőségesen magas (>300°C). Ma az itt élő autotróf baktériumok kén-hidrogén oxidációjából nyerik az energiájukat. Mivel az ősléggör eleinte redukáló jellegű volt (csak kevés oxigént tartalmazott), ezért kezdetben az élőlények anaerob anyagcserét folytattak. A cianobaktériumok és más autotróf szervezetek életfolyamatai révén azonban molekuláris oxigén kezdett felhalmozódni a légkörben, ami utat nyitott az aerob anyagcsere számára.

Az élőlényeket ma három fő-regnumba sorolják: (i) Eukaryota, (ii) Archaea, (iii) Bacteria (az utóbbi két csoport összefoglalóan: Prokaryota). A molekuláris filogenetikai tanulmányok azt mutatják, hogy az eukarióták genetikailag közelebb állnak az ősbaktériumokhoz, mint a két prokarióta fő-regnum egymáshoz. Ezt az bizonyítja, hogy az eukarióták DNS-replikációs és transzkripciós rendszerének enzimeit Archaea-eredetűek. Abban az időszakban, amikor még nem léteztek jól meghatározható, integrált genomok, a különböző csoportok között jelentős mértékű lehetett a horizontális génátvitel. A sejtek csak később tettek szert olyan mértékű

komplexitásra és integráltságra, amely akadályozta a beépülő idegen DNS működését. Bár a legkorábbi eukarióta fossziliák kb. 1,5 milliárd évesek, az első eukarióták azonban már 2,7 milliárd évvel ezelőtt megjelenhettek, ugyanis az anyagcseréjük melléktermékei közé tartozó lipideket nemrég megtalálták 2,7 milliárd éves kőzetekben. Gyors diverzifikációjukat a felvehető nitrogén-források megnövekedése válthatta ki. Sejtalkotóik, a mitokondriumok és a kloroplasztiszok bakteriális eredetűek, oly módon, hogy az Archaea-eredetű őseukarióták baktériumokat kebeleztek be, amelyek később az endoszymbiontáikká váltak. A mitokondriumok  $\alpha$ -Proteobacteria típusú baktériumok bekebelezéséből származnak, a kloroplasztiszok pedig cianobaktériumokból jöttek létre az eukarióták eltérő leszármazási vonalaiban 6-9 különböző alkalommal. Az eukarióták kialakulásuk után mintegy 1 milliárd éven keresztül egyszéjtűek voltak. Legalább 5 különböző fő filogenetikai vonaluk jött létre. Többségük a plasztiszok beépülésével autotróffá, illetve ezek elvesztésével másodlagosan heterotróffá vált, mint az ún. „állati” egyszéjtűek jelentős része. A sokszéjtű szerveződés egymástól függetlenül, több filogenetikai ágon is kialakult az evolúció során. Egy ősheterotróf ághoz tartoznak bizonyos állati protiszták, például a karéjos állabú amóbbák (az axopodiummal és reticulopodiummal rendelkező Radiolaria-k és Foraminifera-k másodlagosan váltak heterotróffá), a gombák, valamint a galléros-ostorosok és az állatok (Animalia). A sokszéjtű állatok legkorábbi fossziliái 640 millió évesek. A legkorábbi leletegyüttes ebből az időszakból az ún. Ediacara-fauna, amely az ausztráliai Ediacaradombságról kapta a nevét (bár elsőként Új-Foundlandon találtak meg). Azóta a világ több pontjáról kerültek elő ilyen leletek, amelyek sekélytengerekben élő, változatos életmódot folytató (bentikus, nekton, plankton) élőlényektől származnak. Mivel ezek az állatok lágytestűek, szilárd váz nélküliek, ezért a kvarchomokkő csak a lenyomataikat őrizte meg. Identifikációjuk nehézségekbe ütközik, de közülük egyes maradványok valószínűleg a csalánozóktól (Cnidaria), bordásmedúzákától (Ctenophora), esetleg közelebből nem ismert kétoldalian részarányosoktól (Bilateria) eredeztethető.

### A kambriumi robbanás

A kambrium első 10 millió éve alatt az állatvilág diverzitása alacsony volt, majd hirtelen (10-25 millió évig) a szilárd vázzal rendelkező tengeri állatoknak majdnem minden modern törzse és osztálya megjelent, valamint sok, mára már kihalt csoport képviselői tűntek fel. Ebből az időszakból származnak a legrégebbi pörgekarúak (Brachiopoda), ízeltlábúak (köztük a háromkaréjú ősrákok – Trilobita), puhatestűek (Mollusca) és tüskésbőrűek (Echinodermata), sőt a legősibb állkapocs nélküli gerincesek (Agnatha) is. A nemrégiben felfedezett *Haikouichthys* már rendelkezett szemekkel, kopolyúzsákokkal, gerinchúrral, izomzata tagolt volt, és más tulajdonságai is hasonlítottak az ingola lárvákéhoz. A konodonták (Conodonta) bizonytalan rendszertani helyzetű tengeri állatok, illetve azok 0,1-6 mm-es fog(sor)szerű, fluor-apatit anyagú maradványai. Feltehetően az állkapocs nélküli gerincesek rokonai lehettek. A kambriumban jelentek meg, és a triász végén haltak ki. Többnyire a trópusi-szubtrópusi övben lerakódott, általában nem mélyebbtengeri kőzetekben található. A legjelentősebb kambriumi leletegyüttest a sziklás-hegységi (Brit-Columbia) Burgess-pala tartalmazza. Ez áthalmozott ősmaradvány-együttes, amely valószínűleg katasztrófaszerű betemetődés révén jött létre anoxikus környezetben. Az ebben található állatfajok kb. 70-80 méteres vízmélységben élhettek, trópusi környezetben. A Burgess-pala egyik érdekes faunaeleme az *Anomalocaris*, amely egy 60 cm-re is megnövő, bizonytalan rokonságú ragadozó ízeltlábú volt. Szájszerve 32, körben elhelyezkedő lapocskából állt, ami egy fényképezőgép blendéjéhez hasonlóan nyílt és zárult. Csápjaival a táplálékot segítette a szájához, harapásának nyomai sok Trilobita-n megtalálhatók. A szokatlan testfelépítésű *Hallucigenia* háti tüskesora a védekezésben segíthetett, a táplálkozasmódjáról nincsenek pontos ismereteink. Egy másik fontos lelőhely Dél-Kínában (Chenjiang fauna – Yunnan

tartomány) van, ahol alsó kambriumi rétegekből sokféle üvegszivacs (Hexactinellida), gyűrűsféreg (Annelida), ízeltlábú (őszi rákok és csáprágósak), valamint *Haikouichthys*-szerű állkapocsnélküli gerincesek (Agnatha) maradványai kerültek elő.

A kambrium jellegzetes szintjelző kövületei a háromkaréjú ősrákok (Trilobita), amelyek alapján további korszakokra osztják a kambriumot. Az ízeltlábúak törzsének (Arthropoda) egyik kihalt, az ősi csáprágósakkal rokon csoportjába tartoznak (vö. Merostomata „trilobitoid” lárvája). Nevüket a testüket borító meszes anyagú kitinpáncél hosszanti irányú hármas tagolódásáról kapták. Méretük 5 mm-től 80 cm-ig terjedt. A legtöbbjük az üledék felszínén élő ragadozó lehetett, bár voltak az iszapba ásódók és úszók is. A kambrium legelején jelentek meg, és virágkoruk is erre az időszakra esett. Perm végi kihalásukat hosszas hanyatlás előzte meg.

A **kambriumi robbanás** – az állatvilág diverzitásának ez a hirtelen megnövekedése – régóta viták tárgyát képezi a tudósok között. A molekuláris vizsgálatok eredményei azt mutatják, hogy az állattörzsek már jóval azelőtt kialakultak, hogy megjelentek volna a fosszilis leletanyagban. Ennek leginkább az lehet az oka, hogy a prekambriumban a legtöbb állat még nem rendelkezett fosszilizációra alkalmas szilárd vázzal, illetve kisméretű vázképződményeiket eddig nem találták meg a prekambriumi rétegekben. A kambriumi robbanás tehát a már sokkal korábban kialakult csoportok diverzifikációját, illetve a váz szerteágazó evolúcióját foglalja magába. Ez a jelenség genetikai és ökológiai okok kombinációjával magyarázható. A különböző testrészek differenciálódását irányító szabályozó gének ebben az időszakban jelentős változásokon mehetek keresztül, az ősi típusú állatoknak az oxigénkoncentráció jelentős lecsökkenése által okozott kihalása pedig lehetővé tette a túlélést és a diverzifikációt más állatok számára, mint ahogyan az emlősök nagyobb mértékű adaptív radiációjára is a dinoszauruszok kihalása után nyílt lehetőség. A kambrium végén jelentős tömegkipusztulási esemény következett be. A kambriumi Trilobita-családok több mint 90%-a nagymértékben megtizedelődött, a mohaállatok (Bryozoa), pörgekarúak (Brachiopoda) és a tüskésbőrűek (Echinodermata) számos osztálya kipusztult.

### **Az ordoviciumtól a devonig**

A víz fotodisszociációjából (UV hatására történő bomlás) keletkezett naszcens oxigénből (O) és az oxigén molekulákból létrejövő ózonréteg fontos előfeltétele volt az élőlények szárazföldre való kilépésének (UV-sugárzás elleni védelem). Az első szárazföldi élőlények az ordovicium közepén megjelent apró, valószínűleg a recens májmohákkal (Hepaticophyta) rokon növények spórái és sporangiumai voltak. A szilur közepén már kisméretű (kevesebb, mint 10 cm-es) edényes növények is léteztek, amelyeknek a sporangiumai rövid, levéltelen, dichotómikusan elágazó nyélen ültek, valódi gyökerük pedig nem volt. A devon végére a szárazföldi növények nagymértékben diverzifikálódtak, már jelen voltak a páfrányok (Pterophyta), a pikkelyfák (Lepidodendron) és a zsurlók (Equisetopsida), amelyek között sok fatermetű volt. A devon végén az első magvas növények is megjelentek.

Sok állattörzs az ordoviciumban diverzifikálódott. A tüskésbőrűeknek (Echinodermata) ebben az időszakban 21 osztálya létezett, amelyek jelentősen eltértek egymástól és a máig is fennmaradt 5 osztály képviselőitől. A legtöbb ordoviciumi állat a tengerfenéki üledék felszínén élt, csak néhány kagylófaj ásta be magát az aljzatba. Ennek az időszaknak a fő ragadozói a tengeri csillagok (Asteroidea) és a nautilusok (Nautiloidea) voltak. Ez utóbbiak a külső vázas lábasfejűek közé tartoznak. Házuk kezdőkamrából, válaszfalakkal tagolt kamrasorozatból (fragmokónusz) és lakókamrából áll. Valószínűleg nehézkesen úsztak, viszont kiválóan lebegtek a tengerekben. Fragmokónuszukban a kamrákat egy szifó kapcsolta össze, amelyen keresztül az állat tudta változtatni a ház belsejében levő gázok és testfolyadék arányát, így képes volt felemelkedni vagy lesüllyedni. A kambriumban jelentek meg, különösen változatosak a paleozoikus maradványok. Ekkoriban egyenes és görbe vázú alakok

is éltek. A triász/jura határon majdnem kihaltak. Recens képviselőik az indopacifikus térségben fordulnak elő. Az ordovicium és a szilur kiváló korjelzői a graptoliták (*Graptolithina*) egyes csoportjai. Nevüket (*graptos* = írott, *lithos* = kő) onnan kapták, hogy sokuk fossziliái a sziklára írt hieroglifákra emlékeztetnek. Kolóniaképző, félgerinchúros szervezetek voltak, amelyek a kambriumban jelentek meg, és a karbonban haltak ki. Az alsó-szilurban megjelent páncélos őshalak (*Placodermi*) a devon és a karbon tengerek uralkodó csúcsragadozói voltak („a devon tengerek kardfogú tigrisei”). Általában 10-40 cm-esek voltak, de több 5-10 m-es fajuk is volt. Testüket külső csontos pikkelyekből álló páncél borította. A fej és a testpáncél mozgatható ízület révén kapcsolódott egymáshoz. A perm végére kihaltak. A pörgekarúak (*Brachiopoda*) legnagyobb alakgazdagságukat a devonban érték el. Már a korai kambriumban megjelentek, és a paleozoikumban a bentosz faunák leggyakoribb elemei voltak. Nevüket felcsavarodott tapogatókoszorús lophophorjokról kapták. Külsőjüket tekintve a kagylókhoz hasonlóak, teknőik azonban nem oldalsók, hanem hát-hasi helyzetűek. Recens fajaik max. 8 cm-esek, a kihaltak között akadtak 30 cm-sek is. Többnyire mészanyagú teknőik nagyon változatosak (domborúak vagy homorúak, simák vagy díszítettek, gyakran pórusokkal átjártak). Táplálkozásmódjuk szintén a kagylókéhoz hasonló (vízben lebegő, szerves anyagú szemcséket esznek). Többségük nyéllel rögzül, bár vannak köztük cementálók is, valamint a kihalt fajok között voltak szabadon heverők és úszók is. A mezozoikumban és a kainozoikumban – akárcsak ma – általában alárendeltek voltak a kagylókhoz képest. Az első szárazföldi ízeltlábúak (pókszabásúak: skorpiók, ugróvillások, pikkelyke-szerű szárnyatlan rovarok) a kora-devonból ismertek. Devon rétegekben találták meg az első, a vízi és a szárazföldi életforma közötti átmenetet mutató gerincesleletet, a *Tiktaalikot*. 2004-ben, Kanadában került elő 20, jó állapotban levő példány fossziliája. Ezek kihalt bojtosúszójú halak (*Crossopterygii*) voltak, amelyek átmenetet mutatnak a halak és a kétélűek között, és számos jellegük rokonságot mutat a négylábú állatok jegyeivel. Sekély, oxigénszegény, vizes élőhelyeken éltek.

### **A karbon és a perm**

A karbonban a szárazföldet nagy kiterjedésű erdőségek borították, amelyek fatermetű páfrányokból, korpafüvekből és zsurlókból álltak. Ezen növények intenzív fotoszintézisének köszönhetően a légkör oxigén-tartalma valószínűleg jóval meghaladta a mait. Ebből a nagymennyiségű növényi anyagból képződtek a karbon korú geológiai rétegek hatalmas széntelepei (amiről a korszak a nevét is kapta: *carbo* = szén). A paleozoikum végén a magvas növények is megkezdték diverzifikációjukat. Mivel ekkoriban a klíma jelentősen lehűlt, ezért a növények közül a hidegtűrő nyitvatermők, a magvaspáfrányok (*Glossopteris*) voltak uralkodók ekkoriban. Ezek fatermetű, lombhullató, nyelv alakú levelekkel rendelkező (innen kapták a latin nevüket) magvas növények voltak. Az alsó kambriumból már ismert likacsoshéjúak (*Foraminifera*) első felvirágzása a karbon és perm időszakokban következett be. A gyökérlábúak (*Rhizopoda*) közé tartozó likacsoshéjúak jellegzetessége a sejtplazma gyökérszerű kitüremkedése. Ennek a segítségével mozognak, és ezzel ragadják meg a táplálékul szolgáló moszatokat, sugárállatkákat vagy más apró szervezeteket. Magyar nevüket a sokuk vázát áttörő nyílásokról kapták. Vázuk a sejttel együtt, egy vagy több irányban növekszik, és lehet szerves vegyületekből álló, az állat környezetében talált szemcsékből összeragasztott (agglutinált) vagy mész anyagú. Egymással összeköttetésben levő kamrákból áll, melyek alakja és kapcsolódási módja rendkívül változatos lehet. Többségük tengerekben, az aljzaton él, és aktív mozgásra képes. A planktonikus, rögzült és üledéklakó formák száma csekély. Első felvirágzásukat a *Fusulina*-féle nagyforaminiferák katasztrófászerű kihalása zárta le. A krétában, majd a kainozoikum elején újra felvirágoztak. Ez utóbbit újabb tömeges kihalás követte. A recens fauna alapvető jellege a miocénben alakult ki. Földtani jelentőségük nagy. Sok fajuk kőzetalkotó mennyiségben van jelen. A nagyforaminiferák a sekélytengeri, a

planktonikus alakok a mélyebb vízi rétegsorok fontos korjelző fossziliái. Környezetjelző szerepük szintén kiemelkedő. Különböző környezeti tényezők rekonstruálására használhatók fel (pl. tengervíz hőmérséklete, sótartalma, oxigén- és tápanyag-ellátottság). A karbonban alakultak ki az első szárnyas rovarok is. Gyors evolúciójukból adódóan hamarosan számos rovarrend képviselői jelentek meg, így a szitakötők (Odonata), egyenesszárnyúak (Orthoptera) és a kabócák (Hemiptera). A permben kialakultak az első holometabol rovarok, köztük a bogarak (Coleoptera), a legősibb recésszárnyúak és hártyásszárnyúak, és ekkor válhattak szét a legyek (Diptera), valamint a tegzesek (Trichoptera) és a lepkék (Lepidoptera) ősei. A karbonban a kétélűek (Amphibia) rendkívül változatosak voltak, mivel azonban a permben az éghajlat hűvösebbé és szárazabbá vált, ezért a kétélűek visszaszorultak a nedvesebb élőhelyekre, és a hüllők kezdtek elterjedni. Ebben az időszakban már megjelentek az első emlősszerű hüllők is. Ilyen volt például a *Lystrosaurus* is, amelynek a maradványait minden kontinensen megtalálták, fennmaradása több millió évig tartott.

### Élet a mezozoikumban

A tengerek a perm végi tömegkipusztulást követően ismét benépesültek. A modern (Scleractinia) korallok ekkor indultak máig tartó diadalútjukra. A fenéklakó közösségekben a kagylók egyre inkább átvették a korábban domináns pörgekarúak szerepét. A tüskésbőrűeknek számos új csoportja jelent meg. Az ammoniteszek (Ammonoidea) változatossága meghaladta a paleozoikumban élőkét. Az ammoniteszek a lábasfejűek legalakgazdagabb, földtani szempontból legjelentősebb csoportja. Nevüket Ammonról (egyiptomi főisten) kapták, akit gyakran ábrázolnak csigavonalban felcsavart szarvakkal. Méretük nagyon változó, 1 cm-1,5 m. A Nautiloidea-khoz hasonlóan a külső vázas lábasfejűek közé tartoznak. Vázuk és mozgásuk hasonlított egymásra, viszont evolúciós tempójuk jóval gyorsabb volt azokénál, különböző csoportjaik földtörténeti értelemben gyorsan váltották egymást. Többségük kiváló szintjelző. Az alsó devonban jelentek meg, és a kréta végén haltak ki. Vázaik helyenként kőzetalkotó mennyiségben halmozódtak fel (*ammonitico rosso*). A triász végén bekövetkező tömegkipusztulás során bizonyos csoportok – például az ammoniteszek és a kagylók – újra jelentősen megtizedelődtek. A jurában ismét megindult ezeknek a csoportoknak az adaptív radiációja, ami a „mezozoikus tengeri forradalom” kezdetét jelentette, ugyanis a meszes héjak és egyéb védekező struktúrák összetörésére képes rákok és csontos halak evolúciója miatt a puhatestűeknek hatékonyabb védekezési mechanizmusokat kellett kifejleszteni (vastagabb héj, tüskék, stb.). A tengeri hüllők egy csoportja, a halgyíkok (Ichthyosauria) a triásztól a kréta végéig éltek virágkorukat. A hüllők közül a legváltozatosabbak a Diapsida-k voltak, közülük is elsősorban az Archosauria csoport tagjai. Számos erősen specializált alak vezethető le belőlük, köztük a repülő őshüllők is (Pterosauria). A dinoszauruszok szintén az Archosauria-kból alakultak ki. A kréta-tercier határon bekövetkező extinkciót csak a madarak és a krokodilok éltek túl. A paleozoikus Synapsida-k, amelyekből az emlősszerű hüllők (Therapsida) kialakultak, a jura közepéig éltek virágkorukat. A triász és a jura határán jelent meg az első emlősnek tekinthető élőlény (Morganucodon). Az erszényesek (Marsupialia) és a méhlepényesek (Placentalia) legkorábbi fosszilis leletei a kréta végéről származnak. A jura korszakból származó *Archaeopteryx lithographica*-leletek a madarak ebben az időszakban kezdődő kialakulására utalnak. A bajorországi solnhofeni mészkőpalában felfedezett leletek átmenetet mutatnak a hüllők és a madarak között. Állkapcsukban fogak ültek, hosszú, elkülönült csigolyákból álló farkkal rendelkeztek, szárnyhajlataikon három ujjkarom ült, ezzel egyidejűleg tollaik voltak és rendelkeztek villáscsonttal. A korszak végén újabb tömegkihalási hullám pusztított, melynek során kihaltak az ammoniteszek, belemniteszek, a dinoszauruszok és a repülő őshüllők is.

A mezozoikum flórájában a nyitvatermők (Gymnospermatophyta) domináltak. A fő csoportok a cikászok (Cycadophyta) illetve a tűlevelűek és rokonaik voltak, köztük a páfrányfenyők (*Ginkgo*) – egy olyan triász nemzetség, amelynek egyetlen faja (*Ginkgo biloba*) maradt fenn „élő fossziliaként”. A zárvatermők (Angiospermatophyta) a kréta elején jelentek meg, majd intenzív adaptív radiációjuknak köszönhetően még ebben az időszakban átvették az uralkodó szerepet. A zárvatermők és a rovarok evolúciója a krétában és azután is egymással szoros összefüggésben zajlott. A köztük kialakuló pollinációs kapcsolatok következtében mindkét csoport diverzitása jelentősen megnövekedett. A korábbi időszakokban valószínűleg abiotikus tényezők (víz, szél) által történt a megporzás, viszont ez eléggé esetleges, véletlenszerű dolog. Nem biztos, hogy a megfelelő célba kellően nagy arányban eljutnak a megfelelő pollenszemek. Intenzívebb evolúciós fejlődést tett lehetővé a speciális pollinátorok általi megporzás, ugyanis ők a megfelelő célba juttatják el a virágok pollenjét éppen az erőteljes specializáltságuk miatt (az adott pollinátor adott típusú virágokat látogat).

### **Kainozoikum**

A kréta-tercier tömegkihalási eseményt túlélő csoportok a kainozoikum elején ismét diverzifikálódni kezdtek. A kainozoikumban a klímaváltozás következtében a kontinenseken kiterjedt szavannák alakultak ki, ami maga után vonta a fűvek intenzív adaptív radiációját. Az eocénre a legtöbb modern zárvatermő és rovar család kialakult. Számos recens madárcsoport első képviselői az eocénből és az oligocénből ismertek. A legnagyobb madárrend, a verébalakúak (Passeriformes) elsőként a miocénben ért el nagy diverzitást. A kígyók nagy adaptív radiációja az oligocénben indult el. A kréta-tercier extinkció lehetőségét biztosított az emlősök adaptív radiációjára is. A csontshalak (Teleostei) adaptív radiációja is folytatódott, aminek a következtében a legváltozatosabb vízi gerinces csoporttá vált. A kainozoikus tengeri közösségek összetétele hasonló volt a maihoz.

A harmadidőszak éghajlati változásai szempontjából döntő jelentőségű volt, hogy az Antarktisz egyre inkább a déli pólusra tolódott, ezáltal a kezdetben lokális hegyvidéki eljegesedések egyre nagyobb kiterjedésű, majd az egész kontinenst befedő jégpajzzsá váltak. Ennek következtében az eocénben és oligocénben még működő növény- és állatföldrajzi, evolúciós kapcsolatok (pl. déli féltekei bükkök: *Nothofagus*, erszéyes emlősök) megszakadtak, az Antarktisz körül pedig jégolvadékkal táplált hidegvíz-gyűrű alakult ki, amely átformálta a „nagy óceáni szállítószalagot”, és jelentős hatással volt a nagy planktonsűrűségű hideg óceáni életterek fontos állatcsoportjainak (pl. pingvinek, cetek) evolúciójára. Ezt követte a fiatal harmadidőszakban (felső miocén) a nagy hegységrendszerek (Andok, Cordillerák, Eurázsiai hegységrendszer) felgyűrődése és a nagy kiterjedésű hegyvidéki eljegesedések kezdete. A nagy tömegű víz szilárd halmazállapotba kerülése, és a nagy kiterjedésű jégfelszín reflexiója jelentősen megváltoztatták a Föld víz- és hőháztartását. Az eocénben és oligocénben még szinte kizárólag fás vagy vizes ökoszisztémákkal uralt szárazföldeken a miocénra már egyre nagyobb kiterjedésűekké váltak a nyíltabb, szavannaszerű vagy füves pusztai életterek, ami számos lágyszárú növénycsoport (pillangósok, ernyősök, fészkesek, fű- és sásfélék), valamint az előbbieket uralta ökoszisztémák domináns állatcsoportjainak (páratlan- és páratlanújjú patások, rágcsálók, nyílt területekhez alkalmazkodott főemlősök, pl. páviánok és a korai hominidek) adaptív radiációit váltotta ki. A Föld a mezozoikum és a korai terciér üvegházhatású időszaka után ún. „jégházhatású” állapotba került, vagyis fokozottan érzékennyé vált a földpálya-elemek ciklikus változásaiból következő éghajlati hatásokra. Ezeknek a változásoknak az eredményeként a Földön az éghajlati övezetesség már a harmadidőszak végén (pliocén) lényegében a maihoz vált hasonlóvá.

A pleisztocén kezdetén a lehülési klímafázisok még rövidebbek voltak, mint a viszonylag hosszabb enyhébb időszakok. Majd az utóbbi 1 millió évben legalább négy nagy eljegesedési (glaciális) periódus követte egymást, köztük hosszabb jégközi időszakokkal (interglaciálisok) és a jeges időszakokon belül is enyhébb időközökkel (interstadiálisok). A mintegy 100 ezer évig tartó utolsó nagy glaciális hullám (Würm) leghidegebb éghajlati fázisa (utolsó glaciális maximum) 20-18 ezer évvel ezelőtt volt. Mivel a jégkorszakok idején a légköri széndioxid-szint csökkent, és a klíma szárazabbá, kontinentálisabbá vált, ezért az erdővel borított területek aránya globálisan csökkent. A trópuson a szavanna-szerű formációk, a mérsékelt övi tájakon pedig a sztyeppek, tundrák és átmeneti övezeteik váltak kiterjedtekké. Az erősebb eljegesedések idején a tengerszint annyira lecsökkent (kb. 115-130 méterrel), hogy számos olyan régió, amelyeket ma óceánok vagy tengerágak választanak el egymástól, összeköttetésbe került (pl. Japán Ázsiához kapcsolódott, Új-Guinea Ausztráliához, a Maláj-szigetvilág pedig DK-Ázsiához). Ez jelentős hatással volt az élőlények elterjedésére is, hiszen például a Bering-földszoros lehetőséget teremtett bizonyos csoportoknak (ld. gyapjas mamutok, bölények, ember) az Észak-Amerika és Ázsia közötti vándorlásra. Az élőlények a kedvezőtlen időszakokban délebbre szorultak, és különböző menedékterületeken vészelték át a jégkorszakokat. Az interglaciális fázisokban ezekből a refúgiumokból indult meg a különböző csoportok északi irányú benépesedése. A pleisztocén klímaváltozásoknak köszönhetően számos sekélytengeri gerinctelen csoport kihalt, különösen a trópusi területeken (például Észak-Amerika atlanti partjai mentén a puhatestűek 70%-a). A szárazföldön az utolsó glaciális végén ún. „megafaunális kihalás” következett be, ami különböző csoportokat érintett (ld. mamutok, kardfogú tigrisek, óriás bölények, óriás hódok, óriás farkasok, lajhárok), ami jórészt a *Homo sapiens* hatékonyabbá váló vadászó tevékenységével, illetve a vándorlásaikat lehetővé tevő nyílt tájak beerdősődésével függhetett össze. A mezőgazdaság kb. 11 ezer évvel ezelőtti megjelenése tovább formálta a földi élővilág képét.

## TÖMEGKIPUSZTULÁSOK ÉS ADAPTÍV RADIÁCIÓK A BIOSZFÉRÁBAN

### Adaptív radiációk

Az adaptív radiáció viszonylag gyors evolúciós diverzifikáció, amely új adaptív zónába való kerüléskor (pl. valamely sziget, illetve új környezeti forrásokkal bíró élettér meghódítása), a korábbi ökológiai kényszerfeltételek megszűnésével, az új zóna forrásainak kihasználásával és felosztásával, a különböző forrásokra való divergens és konvergens specializációkkal, az adaptív zóna feltagolódásával megy végbe. A folyamat eltérő földrajzi skálákon játszódhat le, így különböző taxonómiai rangú csoportok lehetnek érintettek benne.

### Lokális adaptív radiációk

A lokális adaptív radiációk esetében a speciációs események egy szűkebb területen belül zajlanak. Ezeknek az adaptív radiációknak számos példája ismert az újonnan keletkező vulkáni szigetek faunája esetében. A Karib-szigeteken élő gyíkoknak (*Anolis*) hat különböző ökotípusa van. Az egyes típusok valamennyi szigeten egyformák. Az ágakon élőknek például hosszú farka, és rövid lábai vannak, a füves területeken élők rövid farkúak, míg az alacsony fatörzseken élők hosszú lábúak. Felmerül tehát a kérdés, hogy például az ágakon élőknek az azonos szigeten élő más ökotípusokba tartozó gyíkokkal, vagy a más szigeteken élő, ágakon élőkkel közös-e az ősük? Másképpen fogalmazva: az ágakon élők egyszerre alakultak-e ki, és azután terjedtek szét a szigeteken, vagy minden egyes szigeten egymástól függetlenül jöttek létre, alkalmazkodva az ottani viszonyokhoz? Molekuláris filogenetikai vizsgálatok (mtDNS szekvenciák) alapján kiderült, hogy a gyíkok különböző ökotípusai egymástól függetlenül

jöttek létre a különböző szigeteken. Vagyis a gyíkok ősei minden egyes szigetet külön-külön kolonizáltak, majd az ottani forrásokhoz adaptálódva különböző ökotípusaik jöttek létre. A kubai állatok kivételek, mivel két különálló filogenetikai ágon helyezkednek el, ami valószínűleg két különböző kolonizációs eseménynek köszönhető. A különböző szigeteken élő hasonló ökotípusok jellegeinek hasonlósága inkább homoplázia, mint homológia (párhuzamos fejlődés eredménye).

A Geospizinae alcsaládba tartozó pintyek változatosságát a Galapagos-szigeteken már Darwin is megfigyelte. A különböző szigeteken más-más fajaik fordulnak elő, amelyek elsősorban a csőr méretében és alakjában, ezzel párhuzamosan a táplálkozásmódjukban térnek el egymástól. A fiatal geológiai korú, vulkanikus eredetű Galapagos-szigeteket egy Dél-Amerikából származó pintypopuláció kolonizálta. Belőle az idő előrehaladtával adaptív radiáció révén 14 különböző faj jött létre.

Hasonló események zajlottak a Hawaii-szigetek gyapjasmadarainál (Drepanididae) is. A folyamat ebben az esetben is kontinentális kolonizációs eseménnyel indult. A kiindulási, kevésbé specializált (magevő és rovarevő) alakokból több irányú adaptív radiáció és specializáció zajlott a nektárfogyasztó és specializált magevő alakok irányába. Ennek során szigetről-szigetre kolonizációs események zajlottak, majd pedig az egyes szigeteken forrásfelosztás és koevolúciós folyamatok mentek végbe.

A Hawaii-szigeteken élő muslicák (Drosophilidae) legközelebbi rokonának szintén egy Dél-Amerikában élő csoportot tekintenek, amely leginkább a szigetcsoport legidősebb szigetén (Kauai) élő *Drosophila primaeva*-hoz és *D. attigua*-hoz hasonlít. Minderre a szigetvilág geológiai története alapján következett. Hawaii a legfiatalabb, Kauai a legidősebb sziget, tehát a csoport őse a Kauai-t kellett, hogy kolonizálja. Ha az ősi faj még mai napig is fennmaradt, akkor a legidősebb szigeten található. Ebben az esetben is szigetről szigetre zajlottak a kolonizációs események, majd allopatrikus speciáció által új fajok alakultak ki. Egyetlen példát sem ismerünk arra vonatkozólag, hogy az idősebb szigetek lakói fiatalabb szigetek fajainak leszármazottai lennének. A hawaii-szigeteki *Drosophila*-fajok törzsfája eltér a karib-szigeteki *Anolis*-gyíkokétól, mivel a muslicák nem különülnek el ökotípusokra, így a fajképződés nem ökológiai kompetíció, hanem szexuális szelekció révén történt.

Adaptív radiáció azonban nem csak szigeteken mehet végbe, hanem kontinenseken megtalálható szigetszerű élőhelyeken is. A kontinentális „ökológiai szigeteken” végbemenő fajkeletkezés egyik példája a Kelet-Afrika hegyvidéki erdeiben élő pápaszemes madarak (*Zosterops*) esete. Ezeknek a madaraknak 10 allopatrikus faja alakult ki a szigetszerűen körülhatárolt esőerdő területeken.

A kelet-afrikai tavak szintén kontinentális szigeteknek számítanak a fajkeletkezés és az adaptív radiáció szempontjából. A bölcsőszájú halaknak (Cichlidae) számos faja alakult ki ezekben a tavakban: a Viktória-tóban több mint 200, a Tanganyikában legalább 140, a Malawiban több mint 500 (talán az 1000-et is meghaladja). Az egyes tavakban élő fajok nagyon változatosak színüket, testformájukat, valamint az állkapcsuk és a fogaik alakját tekintve. Ebből adódóan táplálkozási szokásaik szempontjából is sokfélék: vannak közöttük rovarevők, detrituszevők, plankton-fogyasztók, csigaevők, kisebb illetve nagyobb halakkal táplálkozók. Néhány faj más halak pikkelyeit eszi, és van egy olyan faj is, ami kitepi más halak szemét, és azzal táplálkozik. Bizonyos közelrokon fajok fogai sokkal jobban különböznek egymástól, mint némely halcsaládé. Az egyes tavak fajai monofiletikus eredetűek, diverzifikációjuk nagyon gyorsan ment végbe.

## Adaptív radiációk nagy földrajzi léptékben

Az adaptív radiáció folyamata azonban nagy földrajzi léptékben, nagyobb földtörténeti korszakokat átívelően is végbemehet. Például az emlősök (Mammalia) nagy radiációjának kezdete egyidős a dinoszauruszok kréta végi kihalásával. A méhlepényes emlősök kora terciér kori radiációja az északi félteke szárazföldi területein játszódott le, míg az erszéyeseké a Gondwana-n. Mindkét csoport esetében hasonló ökológiai formák alakultak ki, mivel a különböző kontinenseken hasonló niche-eket töltöttek be (ld. konvergens evolúció, vikariancia). Hasonló folyamatok zajlottak le akkor is, amikor a virágos növények (Angiospermatophyta) felváltották a nyitvatermőket (Gymnospermatophyta). A pörgekarúak (Brachiopoda) perm végi megtizedelődése után a helyüket a kagylók (Bivalvia) vették át. Európának az utolsó jégkorszak utáni újbóli benépesedése több irányból, több refúgiális területről kiindulva zajlott le. A különböző refúgiumokból érkező leszármazási vonalak a vándorlásaik során összetalálkozva hibridzónákat hoztak létre (ld. varjak, unkák, stb.).

A nagy földrajzi léptékben zajló adaptív radiáció alapvetően kétféle mechanizmus révén mehet végbe.

**Passzív kicserélődés.** Ebben az esetben bizonyos élőlénycsoportok valami miatt kipusztulnak, az utánuk megürült ökológiai niche-eket pedig más csoportok foglalják el. Ez történhet úgy, hogy:

- a. megváltozik a környezet, és az adott csoportok nem tudnak adaptálódni a megváltozott feltételekhez;
- b. tömegkipusztulási esemény történik, így a domináns taxonok kihalnak, ami teret enged más taxonok diverzifikálódásának. Ennek a klasszikus példája sokáig az volt, ahogyan a kréta végi tömegkihalás után a dinoszauruszokat felváltották az emlősök. Ezt sokáig a fosszilis leletek is alátámasztani látszottak, mivel a legkorábbi méhlepényes emlősök 80 millió évvel ezelőtről voltak ismertek, a modernek pedig 55 millió évvel ezelőtről. A legújabb genetikai vizsgálatok azonban megváltoztatták ezt a képet, ugyanis a molekuláris óra azt mutatta, hogy a modern emlősök már 90-100 millió évvel ezelőtt is léteztek. Ha ez így van, akkor az emlősöknek kb. 30 millió éven át együtt kellett élniük a dinoszauruszokkal. Ez nem jelenti azt, hogy versengtek velük vagy hogy ők okozták a kihalásukat, a kréta kori emlősök ugyanis kisméretűek és teljesen más ökológiai igényűek voltak, mint a modernek. A molekuláris óra eredményeit azonban a legújabb fosszilis leletek is megerősítették, ugyanis Kínában, a Yixian formációban 125 millió éves emlősöket fedeztek fel. A fosszilis leletanyag tehát nyilvánvalóan jobban tükrözi az emlősök proliferációját, mint a kialakulásukat.

**Kompetitív átrendeződés** (kettős ék alakú mintázat). Egy adaptív előnnyel bíró fiatalabb csoport kiszorítja az ősbibb csoportot, annak a kihalását okozva. Valószínűleg ez történt a mohaállatok (Bryozoa) esetében is. Kb. 150-50 millió évvel ezelőtt az egyik csoportjuk (Cheilostomata) felváltotta a másikat (Cyclostomata). Ez annak következtében történhetett, hogy az egymással való versengésben a Cheilostomata-k kompetitív előnnyel rendelkeztek, intenzívebb növekedésre voltak képesek. Nagyobb területen szétterjedve jobban tudtak táplálkozni, így a Cyclostomata-kat akadályozták a táplálkozásban, és ennek eredményeként azok alulmaradtak a versenyben. Ennek a mechanizmusnak a másik példája lehet a kambriumi radiáció. Ez az esemény amiatt következhetett be, mert ebben az időszakban a megnövekedett predációs nyomás miatt a szilárd váz nagy előnyt jelenthetett. Ha ez igaz, akkor a szilárd vázas élőlények kompetitív előnnyel rendelkeztek a szilárd váz nélküli elődökkel szemben. Ezt a feltételezést az erősíti meg, hogy ebben az időszakban számos, filogenetikailag távoli csoportban (pörgekarúak, puhatestűek, ízeltlábúak, állkapocs-nélküli gerincesek) közel egyszerre jelentek meg a robusztus külső vázzal rendelkező alakok.

## Extinkciók

Azt, hogy a fajok kihalnak, a XVIII-XIX. század fordulóján fedezték fel. A fossziliákat persze már jóval előbb ismerték, de ebből azért sem következtek a fajok kihalására, mert erősen tartotta magát az a nézet, mely szerint „annyi faj van, amennyi kezdetben teremtett” (ld. Linné). Ezen kívül még nagyon sok felfedezetlen hely is volt a Földön, ezért nem tudhatták biztosan, hogy amit kihaltak hisznek, az nem él-e valahol, valamilyen kutatatlan területen. Aztán a kutatások előrehaladtával egyre kevesebb feltáratlan terület maradt, így egyre nyilvánvalóbbá vált, hogy bizonyos fossziliáknak már biztosan nincsenek recens képviselőik. Így a század végére már általánosságban elfogadták, hogy például bizonyos tengeri gerinctelenek, köztük az ammoniteszek már kihaltak. A legjobban ismert csoport, a gerincesek, köztük is leginkább az emlősök esetében azonban nehézségek merültek föl. A leletanyag hiányos volt, ezért nem tudták eldönteni, hogy az egyes részek nem valamilyen recens fajhoz tartoznak-e. Így például a párizsi medence édesvízi mészkő rétegeiben meglelt óriási ősszalmandrát az „özönvízelőtti ember” maradványainak vélték. Cuvier volt az, aki ezt a hiedelmet megcáfolta, és elkezdte a különböző csontleleteket szisztematikusan összeállítani és belőlük rekonstrukciókat készíteni. Ezek után főleg a nagyméretű fajok (pl. *Mastodon*) esetében már rendkívül valószínűtlen volt, hogy valahol élnek még recens képviselőik, csak nem fedezték fel őket. Emellett azonban számos esetben arra jöttek rá, nem egyszer szerencsés véletlennek köszönhetően, hogy olyan állatcsoportok élő képviselőit fedezték fel, amelyeket rég kihaltak vélték (*Latimeria chalumnae* – bojtosúszójú hal; *Neopilina galathea*, a Monoplacophora élő képviselője, stb.). Az ilyen fajokat nevezték el aztán „élő fossziliáknak”, helyesebben filogenetikai reliktumoknak (ld. Fajkeletkezés).

Vannak viszont olyan esetek is, amikor a fosszilis anyagban hiátus keletkezik. Az adott csoport egy földtörténeti időszakban domináns, majd más formában újra megjelenik. Az ilyen eseteket nevezzük pszeudoextinkciónak. A jelenség kétféle eredetű lehet:

- a. **Taxonómiai eredetű.** Bizonyos esetekben egy folytonos leszármazási vonal korai alakjait a taxonómusok más fajként írják le, mint a későbbieket. Ez lehet amiatt, mert a leszármazási vonal két végéről vizsgálják meg egyedeket, és hibásan azonosítják őket, vagy azért, mert a taxonómusok fenetikusan osztályozzák a fajokat. A fenetikus osztályozás a parafenetikus csoportok esetében is félreértésekhez vezethet abban az esetben, ha az egyik filogenetikai ágak nem maradnak képviselői, más ágak leszármazottai azonban túlélnek. Ebben az értelemben például a dinoszauruszok kihalása is pszeudoextinkció, mert vannak élő leszármazottaik, mégpedig a madarak.
- b. **A fosszilis leletanyag hiányosságainak következménye.** Vannak olyan taxonok (ún. Lazarus-taxonok, vö. a bibliai Lázár története), amelyek fossziliái időszakosan eltűnnek, majd a későbbi geológiai rétegekben ismét felbukkanak. Ez valószínűleg azért van, mert hiátusok vannak azoknak a rétegeknek a képződésében, amelyek az adott fossziliákat tartalmazzák, vagy egy földtörténeti időszakban átmenetileg annyira megritkultak, hogy nem lehet megtalálni őket. Ráadásul a fossziliáknak illetve az azokat tartalmazó kőzet rétegeknek a megtalálási esélye is különböző, mivel az egyes élőlénycsoportok fosszilizálódásának a mértéke különböző, a fossziliákat tartalmazó rétegek pedig nem egyenlő arányban kerülnek a felszín közelébe.

Az extinkciók a Föld történetében jellegzetes időbeli mintázatot mutatnak. A különböző kihalási eseményeket feltérképező, legátfogóbb és legszélesebb körben használt publikációt Jack Sepkoski amerikai paleontológus készítette (1981), aki irodalmi forrásokból összeállította a tengeri élőlények családjainak és nemzetségeinek az időbeli eloszlását. Az ezek alapján megrajzolt ún. Sepkoski-görbéről két dolog olvasható le.

**A háttérkihálások intenzitása az idő előrehaladtával csökkent.** Ez kétféleképpen magyarázható:

- a. az idő előrehaladtával a családonkénti fajok száma növekedett, a nagyobb fajszámú családok pedig valószínűleg jobban ellenállhattak a kihalásoknak, mint a kisebbek;
- b. az idő előrehaladtával az egyes csoportok egyre ellenállóbbakká válnak az extinkciókkal szemben.

Észszerű lenne azt feltételezni, hogy minél idősebbek az egyes leszármazási vonalak, annál inkább alkalmazkodhatnak a környezeti változásokhoz, ezáltal egyre ellenállóbbakká válnak a kihalásokkal szemben. Az evolúcióelméletből azonban ilyen predikció nem következik, ugyanis a természetes szelekció nem látja előre a környezeti változásokat, így nem is készítheti fel a fajokat ezekre. Ha a változások sokfélék, akkor nem feltételezhető az, hogy a velük szembeni rezisztencia időről-időre továbbadódik, vagyis a taxonok kihalási valószínűségének kortól függetlenül konstansnak kellene lennie. Ha a kihalási ráta független az egyes élőlénycsoportok korától, akkor azt kellene látnunk, hogy a hosszú ideig fennmaradó taxonok aránya exponenciálisan csökken, tehát logaritmikus skálán ábrázolva egy egyenest kapnánk. Amennyiben az egyes taxonok a koruk előrehaladtával a kihalással szemben egyre ellenállóbbakká válnak, akkor a görbénk felfelé konkáv lesz. Van Valen (1973) viszont az ammoniteszek túlélését vizsgálva egyenest kapott, ami arra enged következtetni, hogy a ráta konstans. Van Valen szerint a jelenség azzal magyarázható, hogy az adott taxon környezete más taxonok evolúciója miatt egyre kedvezőtlenebbé válik. Egy élőlénycsoport tehát olyan gyorsan evolválódik, ahogy csak tud, hogy túlélhesse annak a környezetnek a változásait, amelyben a kompetítor, parazita és predátor populációk is folyamatosan evolválódnak (*Red Queen*-hipotézis: változz, hogy „helybenmaradhass”!).

**A kihalási görbén vannak csúcsok**, amik azt jelzik, hogy a kihalások intenzitása periodikusan szélsőségesen magassá vált. A földtörténet folyamán tehát bizonyos időközönként tömegkipusztulások következtek be, vagyis viszonylag rövid földtörténeti időléptéken belül nagyon sok élőlénycsoport kipusztult. A tömegkihalásnak ez a definíciója azonban önkényes, így a paleontológusok különböző számú tömegkipusztulási eseményt azonosítottak. A kambrium végén is volt extinkció, de ennek részleteit nem ismerjük kellően. Az ordoviciumtól kezdve 5 nagy kihalási eseményt tartunk nyilván (késő ordovicium, késő devon, késő perm, késő triász, késő kréta), amiből a perm illetve a kréta végén bekövetkező volt a legjelentősebb. Becslések szerint a perm végén a fajok 80-96%-a, a kréta-tercier határon pedig a 60-75%-a pusztult ki. Ezzel egybeesnek a XIX. századi geológusok felfedezései, akik három fő faunatípust azonosítottak: a paleozoikus, a mezozoikus és a kainozoikus faunatípusokat. Ezeket a perm-triász illetve a kréta-tercier korszakok határán végbemenő fauna-átrendeződési folyamatok alakították ki, amelyek egybeesnek a két fő tömegkipusztulási hullámmal. A fő korszakokon belüli kisebb fauna átrendeződések a kisebb kihalási eseményekkel (=háttérkihalások) mutatnak egyezést (ld. Sepkoski-görbe kisebb csúcsai).

A leginkább tanulmányozott kihalási esemény a kréta végi, amelynek a nyomait az összes kontinensen megtalálták. Ennek az extinkciónak a finomléptékű mintázatára a legjobb bizonyítékokat a mikrofossziliák (pl. Foraminifera-k) szolgáltatják, míg a nagyobb csoportok (pl. dinoszauruszok) kihalása a legizgalmasabb. A kréta végi tömegkipusztulás ma általánosan elfogadottabb magyarázatát Walter Alvarez és munkatársai dolgozták ki (1980). Alvarez és kutatócsoportja kréta végi kőzeteket tanulmányoztak Olaszországban. Különösen nagy koncentrációban találtak bennük irídiumot, ami a Földön nagyon ritka elem, viszont földönkívüli objektumok magas koncentrációban tartalmazzák. Ebből adódóan Alvarez a kréta végi kipusztulási eseményt, illetve az irídium-anomáliát egy nagy aszteroidának a Földdel való ütközésével magyarázta. Ennek az ütközésnek a következtében olyan globális porfelhő jöhetett létre, ami éveken keresztül jelentősen csökkentette a besugárzást, amíg csak le nem ülepedett. Amikor a Krakatoa vulkán 1883-ban kitört, akkor 18 km<sup>3</sup> anyagot lövellt ki

a légkörbe, és 2,5 évig tartott, amíg leülepedett a por. A kréta végén becsapódott üstökös 12-15 km átmérőjűnek becsülik, ami kb. 1000-szer akkora robbanást produkálhatott, mint a Krakatoa vulkán. A besugárzás megakadályozása már önmagában is okozhatott tömegkihalást, ezen kívül azonban más káros mellékhatásai is lehettek, például időjárási szélsőségek, savas esők, extrém vulkanizmus, esetleg globális tűz. Ezek mind hozzájárulhattak a kréta végi kihaláshoz. Ma egyre jelentősebb azoknak a bizonyítékoknak a száma, amelyek alátámasztják ezt az elméletet. A bizonyítékok négy fő csoportja különböztethető meg:

- a. Az irídium-anomáliát Olaszországon kívül más helyeken is megtalálták. Emellett az aszteroida-hatást más geokémiai bizonyítékok is alátámasztják.
- b. A Yucatan-félszigeten (Mexikó) találtak egy kb. 180 km átmérőjű krátert (Chicxulub) a kréta-tercier rétegekben.
- c. A kréta-tercier rétegekben olyan összetorlódott meteorüveg és kvarc kőzeteket találtak, amelyek egy óriási erejű, hirtelen ütközésre utalnak.
- d. A fosszilis anyag mintázata is alátámasztja Alvarez elméletét, ugyanis a leletek arról tanúskodnak, hogy ez a kihalási esemény hirtelen és szinkron következett be a különböző csoportok esetében, emellett összhangban van az irídium-anomáliával is.

A földtörténet legnagyobb kipusztulási hulláma a perm végén következett be, ami a tengeri és szárazföldi csoportokat egyaránt érintette. Legvalószínűbb az a magyarázat, hogy intenzív vulkáni tevékenység okozta, amit a kontinensek belsejében megtalált, hatalmas területet beborító vulkáni területek (szibériai trapbazalt, az indiai Dekkán-fennsík lávatakarója) megléte is alátámaszt. A kontinentális kéreglemezek belsejében sokkal ritkább a magmás tevékenység, mint a tengerek mélyén, viszont az ereje nagyságrendekkel nagyobb lehet. A földkéregben keletkezett repedések hatalmas mennyiségű lávát onthatnak (ez történt a szibériai trap esetében is). Ha a bazaltláva bő tizenöt magyarországi területet vastagon ellep, akkor annak globálisan érezhető következményei lehetnek, ha ez a folyamat rövid idő alatt játszódik le. A szibériai vulkanikus kőzetek összetétele heves kitörésekre utal, melyek során számottevő mennyiségű vulkáni por juthatott a légkörbe. Ráadásul a magma kén-dioxid és egyéb illóanyag tartalma is valószínűleg magas volt. A kitörések közvetlen hatásaként tehát olyan mennyiségű por és szulfátos aeroszol kerülhetett a légkörbe, ami félhomályt vagy sötétséget illetve globális lehűlést idézett elő, valamint savas eső okozta krízist teremtett. Mivel a por és a kén-dioxid a csapadékkal kimosódik a légkörből, ezért a hatásuk csak rövidtávon állhatott fenn. A későbbiekben a vulkáni emisszió által a légkörbe jutott széndioxid által okozott üvegházhatás és a globális felmelegedés drasztikus hatása dominált. A globális felmelegedés többek között megváltoztatja az óceáni áramlatokat is, aminek a következtében a perm végén a mélytengerekben az oxigén mennyisége csaknem nullára csökkent. Ennek köszönhetően a tengeri élőlények kb. 95%-a kipusztult. Az elméletet azáltal is igazolták, hogy a szibériai bazaltömlés és a perm végi kihalás egyidejűségét radiometrikus kormeghatározási módszerekkel sikerült kimutatni.

A két fő kipusztulási hullámon kívül azonban más extinkciós események is zajlottak a földtörténet folyamán, amelyeknek a hátterében valószínűleg komplex kiváltó okok rejlenek:

- a. a tengerszint és a klíma változásai,
- b. intenzív vulkáni tevékenység,
- c. a kontinensek kiterjedésének a megváltozása a lemeztektonikai események hatására.

A tengerszint csökkenése együtt járhat a klímaváltozással, viszont a tengerszint akkor is változott, amikor nem voltak tömegkihalások. Ezért nem valószínű, hogy önmagában ezzel megmagyarázhatóak volnának a tömegkipusztulások. A vulkáni tevékenység nagy földrajzi léptékben is okozhat kihalásokat, viszont egy aszteroida becsapódása is okozhat vulkáni tevékenységet, ami a klíma és a tengerszint megváltozásával járhat. A lemeztektonikai

események szintén hatással lehetnek a klímára és a tengerszintre, sőt a vulkáni működést is erősen befolyásolják. Nem valószínű tehát, hogy egyetlen általános okkal lehetne magyarázni a kihalásokat, valószínűbb az események kombinációja. Mivel a földtörténet folyamán a kihalások bizonyos ciklikusságot mutatnak, feltételezhető, hogy okaik között ciklikus folyamatok is vannak. A legáltalánosabb magyarázatot a lemeztektonikai cikluselmélet kínálja, amely szerint a Föld történetében periodikusan váltakozik a szuperkontinensek kialakulása (ld. permi Pangea) és azok szétszakadozása. Amennyiben előbbi azzal jár együtt, hogy egy nagyobb kontinentális tömeg kerül valamelyik pólusra, ez poláris jégpajzs kialakulásával, ezáltal az egész Föld energia- és vízháztartásának megváltozásával jár együtt. Amikor viszont egy szuperkontinens szétagulódik, megnövekszik a partközeli sekélytengerek kiterjedése, amely a tengerek élővilágának jelent új élettereket és diverzifikációs folyamatokat indíthat el. Ebben az összefüggésben a kihalási ciklusok egy dinamikus földi bioszféra működésének természetes folyamatai.

Ebből a bioszférikus szintű dinamikából következik, hogy egy élőlénycsoport kipusztulása lehetőséget ad más fajoknak, hogy betöltsék az utánuk megürült ökológiai niche-t. Ha egy nagyobb filogenetikai egység (ld. dinoszauruszok) hirtelen pusztul ki, akkor olyan környezeti források maradnak átmenetileg kihasználatlanul, amelyek lehetővé teszik, hogy az „üres niche-eket” más csoportok adaptív radiációval töltsék ki. A nagy kihalások és az azokat követő nagy adaptív radiációk tehát egymással összefüggésben levő események.

### **A biodiverzitás változása a földtörténet során**

A biodiverzitásnak a földtörténet során bekövetkező változásai különböző modellekkel írhatók le. Nehéz eldönteni azt, hogy melyik tükrözi leginkább a valós helyzetet, mivel az eredmények nagymértékben függenek a képződött üledék mennyiségétől, az élőlénycsoportok fosszilizálódásának a mértékétől, illetve az adott taxon és közetréteg tanulmányozottságának a szintjétől.

A Sepkoski-görbe alapján három fő faunahullám azonosítható: a kambriumi, a paleozoikus és a modern, amelyek a tömegkipusztulási eseményeknek megfelelően alakultak. Eszerint a modell szerint tehát a tömegkipusztulásoknak nagy szerepe volt a diverzitás alakításában.

Benton modellje (1997) szerint a diverzitás a földtörténet során exponenciálisan nőtt. Ebben a modellben a tömegkipusztulásoknak nincs akkora szerepe. Feltételezése szerint az élőlények egyre finomabb léptékben osztják fel maguk között a niche-eket, és ha ennek a felosztásnak van végső határa, akkor azt még nem érték el. Ez a feltételezés mindenekelőtt a trópusi esőerdők élővilágára vonatkozóan állja meg a helyét, ahol a sokrétű koevolúciós kapcsolatok valóban azt eredményezik, hogy „a diverzitás generálja a diverzitást”. Hasonló módon mutat szinte exponenciális növekedést azoknak a magas hatóanyag-tartalmú (pl. cianogén glikozidok, piretroidok) növényeknek (Fabaceae, Asteraceae) a fajszáma, amelyek speciális fogyasztóikkal állnak „fegyverkezési verseny”-szerű, szoros koevolúciós kapcsolatban.

A California Egyetem (Santa Barbara, USA) kutatócsoportja hozta létre az eddigi legteljesebb adathalmazt, amit a statisztikai torzításoktól is megtisztítottak. Az erre az adathalmazra alapozott modell szerint a diverzitás a paleozoikumtól az oligocénig alig változott. Eszerint a speciáció és az extinkció tehát az elmúlt 500 millió évben nagyjából kiegyensúlyozta egymást, bár voltak benne visszaesések (kipusztulási hullámok) és kiemelkedő csúcsok. A legújabb vizsgálatok szerint ilyen volt a kréta-tercier kipusztulási hullámot követő eocénbeli diverzitási optimum, amely kiegyenlített klíma mellett a szárazföldek szinte teljes erdősültségével járt együtt. Ezek szerint a tömegkipusztulásoknak a hatása a biodiverzitás csökkenésére mindig csak átmeneti volt. A domináns csoportok más „sikeresebb” és még nagyobb fajszerű csoportokra cserélődtek le. Ilyenekké váltak a kréta

időszaktól kezdve a teljes átalakulású rovarok, és nagyjából az eocén diverzitási optimumtól kezdve a madarak és a méhlepényes emlősök.

### **A kihalási és fajképződési rátát befolyásoló tényezők**

Mind a növények, mind az állatok esetében vannak olyan taxonok, amelyeknek nagy a fajképződési és nagy az extinkciós rátája is (pl. az ammoniteszeké és a trilobitáké nagyobb, mint a csigáké és a kagylóké). A fajképződési és kihalási ráta korrelációjának számos oka lehet.

#### **a. Földrajzi elterjedés, populációdinamika és fajgazdagság.**

A széles földrajzi elterjedésű fajok kevésbé hajlamosak a kihalásra, mivel a környezeti változások nem érintik őket olyan súlyosan, mint a szűk elterjedésűeket. Viszont ugyanemiat a fajképződési rátájuk sem magas. Az alacsony vagy fluktuáló mérettel rendelkező populációkból álló fajoknak különösen nagy esélyük van a kihalásra, ahogyan a fajszegény élőlénycsoportoknak is. Például a csigák (Gastropoda) esetében kétféle fejlődési típus van: planktonikus és direkt. A planktonikus fejlődésű fajok petéiket az óceán felszínére bocsátják ki. A lárvák mikroszkopikus plankton szervezetekkel táplálkoznak, és viszonylag nagy területeket járnak be, majd az aljzatra süllyedve adultakká fejlődnek. A direkt fejlődésűek esetében az utódok a szülőkhöz vagy azok közelében fejlődnek ki. Számos tanulmány kimutatta, hogy a planktonikus alakok extinkciós rátája kisebb, mivel szélesebb földrajzi területen elterjedtek, így nagyobb az esélyük a túlélésre. A direkt fejlődésűeknek a speciációs rátája magasabb, mivel ezek sokkal szűkebb elterjedésűek, lokálisan és izoláltan fordulnak elő, így nagyobb az esélyük az allopatrikus fajkeletkezésre. A planktonikus alakoknál intenzívebb a génáramlás, és kevésbé valószínű az allopatrikus speciáció. Ezeket a törvényszerűségeket fosszilis alakoknál is vizsgálták (a ház formája alapján következtették ki, hogy milyen típusú fejlődésmentel rendelkezett az adott faj). Kimutatták, hogy a planktonikus fejlődésű fajok a háttérkihalásokban kevésbé voltak érintettek, mint a direkt fejlődésűek. A tömegkipusztulások azonban 40%-os kihalást okoztak mindkét csoportban, ami arra utal, hogy ezek az események kevésbé szelektívek. A fajgazdag csoportok mind a háttér-, mind a tömegkipusztulások során nagyobb arányban éltek túl, mint a fajszegények.

#### **b. A kolonizált ökológiai niche kora.**

Azoknak a fajoknak, amelyek hosszabb ideje meglevő niche-eket foglalnak el, kisebb az extinkciós rátája, mint a rövid idő óta létező niche-eket elfoglaló fajoké. Például a tüskés pikó (*Gasterosteus aculeatus*) széles elterjedésű az északi félteke tengerparti élőhelyein, illetve helyenként kolonizálja az édesvízi folyókat, illetve azok mellékfolyóit is. A lokális ökológiai körülményekhez alkalmazkodva számos alfajuk és rasszuk jön létre. Az édesvízi élőhelyek élettartama általában rövidebb, mint a tengerpartiaké, mivel ezekben a habitatokban sokkal gyakrabban következnek be ökológiai és földrajzi változások (pl. kiszárad a folyó). Ez a halak lokális kihalásához vezethet. Amikor kialakul egy újabb mellékfolyó, akkor azt inkább a tengerparti populációk közül kolonizálja egy, mint más édesvízi. Vagyis a tengerparti populációk extinkciós rátája kisebb, speciációs rátája pedig nagyobb.

#### **c. Az ökológiai specializáció foka.**

A specialista fajok sokkal érzékenyebbek a környezeti változásokra, mint a generalisták, így ökológiailag sérülékenyebbek. Ugyanakkor magas a fajképződési rátájuk, mivel diszjunkt elterjedésűek, így nagyobb az esélyük az allopatrikus fajkeletkezésre. Különböző forrásokra specializálódva valószínűbb, hogy fennmaradnak, elkerülve a másokkal való kompetíciót. Labandeira és munkatársai (2002) fosszilis levelek sérüléseit vizsgálva kimutatták, hogy a kréta végi tömegkipusztulást az összes generalista rovarfaj túlélte, míg a specialisták 70%-a kipusztult, amit nyilvánvalóan a tápnövény-populációk kihalása okozott.

## FOGALOMJEGYZÉK

- Adaptív radiáció:** viszonylag gyors evolúciós diverzifikáció, amely új adaptív zónába való kerüléskor (pl. valamely sziget, illetve új környezeti forrásokkal bíró élettér meghódítása), a korábbi ökológiai kényszerfeltételek megszűnésével, az új zóna forrásainak kihasználásával és felosztásával, a különböző forrásokra való divergens és konvergens specializációkkal, az adaptív zóna feltagolódásával megy végbe. A folyamat eltérő földrajzi skálákon játszódhat le, így különböző taxonómiai rangú csoportok lehetnek érintettek benne.
- Adaptív zóna:** adott taxonómiai csoport által elfoglalható ökológiai niche-k tartománya, amely több alzónára tagolódhat (ld. adaptív radiáció). Nem topográfiai tér!
- Allopatrikus:** olyan taxonok (alfajok, fajok és fajfölkötti egységek), amelyek elterjedési területe (áreája) nem átfedő, hanem földrajzilag különálló (legfeljebb érintkező).
- Allopatrikus fajkeletkezés:** olyan fajkeletkezési folyamat, amelynek elsődleges mozzanata a populációk elterjedési területeinek földrajzi szétkülönülése.
- Allopatrikus hibridizáció:** adott faj allopatrikus alfajainak, esetleg egy szuperspeciesz allopatrikus szemispecieszeinek hibridizációja elterjedésük érintkezési zónájában.
- Allopoliploid fajkeletkezés:** a poliploid fajkeletkezésnek az az esete, amikor a hibridogén új faj genomja két (vagy több) előző faj genomját tartalmazza.
- Allotetraploid:** olyan poliploid (tetraploid) alak, amely két különböző genomú diploid faj hibridizációja és a hibrid kromoszóma-garnitúrájának kétszereződésével jön létre.
- Anagenezis:** a fajképződés illetve fajfeletti evolúció során magasabb fejlettségi szint elérése (pl. szervek működésbeli tökéletesedése, teljesítmény javulása).
- Aneuploidia:** a kromoszómaszám-változásnak, növekedésnek vagy csökkenésnek az az esete, amikor a változás nem az egész genomot érinti, hanem csak meghatározott kromoszómákat. Pl. homológ pár helyett három kromoszóma jelenléte, ún. triszómia (ld. Down-kórt előidéző 21-triszómia).
- Apomixis:** a szaporodás mindazon formáinak összefoglaló neve, amelyekben a meiózis és szüngámia (zigóta-képződés) teljesen vagy részben megghiúsul.
- Apomorf jelleg:** a korábbi (pleziomorf) jelleg-státuszhoz képest levezetett, módosult jellegállapot. Pl. a pikkelyhez képest a toll, a rovar rágó szájszervéhez képest a szűrő-szívó szájszerv.
- Areadinamikus fajkeletkezés:** az allopatrikus fajkeletkezésnek az az esete, amikor a földrajzi izoláció az elterjedési terület megváltozása, refúgiumokká történő szétszakadozása vagy éppen ellenkezőleg, szétterjedés után periférikus izolátumok kialakulásával jön létre.
- Autapomorf jelleg, autapomorfia:** adott taxon (faj illetve bármilyen rangú fajfeletti egység) által kizárólagosan hordozott jelleg, ami legtöbbször specializációs jellegű változás eredménye. Pl. a lovak esetében (*Equus*) a középső ujjon kialakult pata, a lepkék (*Lepidoptera*) pödörnyelve.
- Autopoliploid:** identikus genom megkettőződése vagy megtöbbszöröződése révén létrejövő poliploid alak.
- Autotetraploid:** négy identikus genomot tartalmazó poliploid alak.
- Barrier:** elterjedési akadály, adott faj egyedei számára áthághatatlan („fizikai” barrier), túlélhetetlen („ökológiai” barrier) vagy visszariasztó hatású környezeti adottság. Jelentősége általában a földrajzi izolációk kialakulásában van.
- Deláció:** a kromoszóma meghatározott szakaszának elvesztése (pl. besugárzás hatására, rendellenes crossing over következtében). Általában letális.

- Dichopatrikus fajképződés:** a földrajzi izoláció az elterjedési terület megváltozása, refúgiumokká való szétszakadozása révén jön létre.
- Divergencia, divergens evolúció:** közös őscsoportból történő evolúciós különválás, amely során a szétvált fejlődési ágak tagjai egyre eltérőbbek lesznek (pl. az ember és az emberszabású majmok divergens fejlődése). A divergencia oka általában az eltérő körülményekhez történő, fokozott alkalmazkodás.
- Duplikáció:** adott kromoszómaszakasz illetve gén megkettőződése. Jelentős evolúciós tényező, mivel a duplikáció révén például dimer vagy tetramer molekulaszervezetek jöhetnek létre (ld. enzimek), továbbá a duplikáció és a mutáció a genetikai variációs lehetőségek növekedéséhez vezet (ld. hemoglobin  $\alpha$ - és  $\beta$ -lánca).
- Felismerési fajkritérium:** a biológiai fajfogalom egyik lényeges komponense. Azt fejezi ki, hogy minden fajra jellemző egy ún. specifikus párfelismerő rendszer (SMRS: Specific Mate Recognition System), amely lehetővé teszi a genetikai információ nemzedékről nemzedékre történő továbbadását az adott fajt reprezentáló szaporodásközösségekben (populációkban illetve „deme”-kben). Az SMRS-ben fontos szerepük van a fajspecifikus szex-feromonoknak, a vizuális és akusztikus szignáloknak, a násztáncnak és más, a párzást megelőző, stimuláló funkciójú magatartásformáknak.
- „Female choice” (a nőtény választ) elv:** a hím párzást megelőző illetve a párzás kezdeti szakaszában tanúsított magatartása elfogadó vagy elutasító választ vált ki a nőtényben. Ezen a „döntésen” múlik a párzás további sikeres lefolyása.
- Feromonok:** fajspecifikus kémiai szignálok, amelyeket a kültakaró mirigyei termelnek és rendszerint specifikus szervek juttatnak a külvilágba. Evolúciós szempontból legfontosabbak a szex-feromonok, amelyek a fajazonos párok egymásra találását és sikeres párzását biztosítják. A rovaroknál a szűz nőtények által kibocsátott feromonok távhatásúak, igen kis koncentrációban is hatékonyak. A hímek stimuláló feromonjai viszont közvetlenül párzás előtt lépnek működésbe (pl. lepkék androkoniális szörpamacsai és pikkelyei). A szex-feromon gyakran nem egyetlen vegyület, hanem többféle komponens meghatározott arányú elegye. A feromon kémiai jellege filogenetikai értékű bélyeg.
- Filogenezis:** valamely élőlénycsoport illetve általánosságban az élővilág fejlődéstörténete. Szigorúbb értelmezésben adott monofiletikus taxon genealogikus kapcsolatainak rendszere földtörténeti időtávlatban.
- Filogenetika:** a filogenezist kutató tudomány. Alapvető alkalmazási területe a filogenetikus rendszerezés: az élővilág monofiletikus egységekre tagolása és ezek genealogikus kapcsolataik szerinti csoportosítása.
- Forrásfelosztás („resource partitioning”):** adott környezeti forrást használó, kompetitor populációk stabil niche-foglalása azáltal valósul meg, hogy az adott forrás más-más frakcióját használják, ezáltal az adott niche-tengely mentén elkülönülnek.
- Gradualizmus:** az evolúcióról alkotott azon felfogás, amely szerint a változások mértéke fokozatos és időarányos. A fajok közötti általános genetikai távolság arányos az evolúciós elkülönülésük óta eltelt idővel.
- Guild:** azonos környezeti forrást hasonló módon használó populációk csoportja, amelyhez tartozás általában független az adott populációk taxonómiai besorolásától. A guild-szerveződés a guild tagjai közötti kompetíció-csökkentő mechanizmusok kialakulása révén jön létre.
- Heterogametikus ivar:** az az ivar, amelynek diploid genomjában két genetikailag eltérő szex-kromoszóma van, s ezáltal kétféle típusú kromoszómaszerelvényű gamétákat hoz létre. Az állatvilág legtöbb csoportjában a hím a heterogametikus ivar, míg más csoportokban (pl. madarak, lepkék) a nőtény. A heterogametikus ivarnál a szex-kromoszómákban lokalizált gének recesszív alléljai is manifesztálódnak (ún. hemizigóta

- állapotban), míg a homogametikus ivar heterozigóta egyedei csupán hordozók, a jelleg manifesztálódása nélkül (ld. vérzékenység).
- Hibridizáció:** általában a genetikailag eltérő (pl. adott lokusz más-más allélját hordozó illetve különböző populációkhoz, esetenként fajokhoz tartozó) egyedek szaporodásának vagy szaporításának megjelölésére használt fogalom.
- Introgresszió:** két különböző populáció egyedei közti olyan hibridizáció, amelynek során a génáramlás aszimmetrikus (tehát például a hibridizáció csak az egyik populáció immigráns hímjei révén történik).
- Inverzió:** kromoszómakar adott szakaszában a génsorrend megfordulása, amely általában rendellenes crossing over révén jön létre.
- Inverziós polimorfizmus:** a kromoszómális polimorfizmusnak az az esete, amikor adott kromoszóma illetve kromoszómakar az illető populációban többféle variánsban van jelen.
- Izolációs fajkritérium:** az az általános szabály, amely szerint a különböző fajokhoz tartozó populációk egyedei között vagy nem jöhetnek létre hibridek, vagy azok csökkent viabilitásúak illetve fertilitásúak. A fenti helyzetet előidéző, a nem fajazonos populációk közötti génáramlást korlátozó tényezőket nevezzük izolációs tényezőknek
- Jellegeltolódás („character displacement”):** különböző, de közelrokon fajok szimpatrikus populációiban az eltérő jellegek hangsúlyosabbakká, markánsabbakká válása. Ez általában a párválasztással (szexuális szignálok) és a forrásfelosztással kapcsolatos jellegeket érinti.
- Kladisztika, kladisztikus rendszerezés:** a taxonok közti genealogikus, közös ősről visszavezetett „testvércsoport”-kapcsolatok elemzése, ezek dendrogramon (kladogram) történő ábrázolása, illetve a genealogikus kapcsolatok alapján való rendszerezés.
- Kladogenezis:** a filogenetikai szétválások és elkülönült evolúciós irányok létrejöttét reprodukív izoláció és divergens továbbfejlődés révén. E folyamatok eredménye a közös ősből (ancestör) szétváló monofiletikus testvércsoportok („sister group”) létrejöttét, amelyeket a közösen meglévő, a közös eredetet bizonyító levezetett (ún. szünapomorf) sajátosságok jellemeznek.
- Klin:** valamely jelleg grádiensszerű változása adott irányban. Amennyiben ez valamely földrajzi iránnyal függ össze, akkor földrajzi klinről, ha valamely környezeti tényező grádiensével függ össze, ökoklinről beszélünk.
- Konvergencia, konvergens evolúció:** eltérő filogenetikai ágakhoz tartozó taxonok másodlagos morfológiai hasonlóságainak létrejöttét, általában a hasonló életmód, a hasonló életközeg, az azonos környezeti források hasonló módon való használata következtében. Pl. erszéyes és méhlepényes emlősök.
- Kromoszómális polimorfizmus:** a genetikai polimorfizmusnak az az esete, amikor egy populációban eltérő kromoszómaváltozatok vannak jelen.
- Lámpakefe („lampbrush”) kromoszóma:** megsokszorozódott (amplifikált) géneket hordozó szakaszok, amelyek a sokszikú pete nagymennyiségű szikanyagának gyors szintézisét biztosítják a róluk történő egyidejű transzkripció révén. A mikroszkópos képen mint sajátos alakú, „kefésű” hurkok jelennek meg. Mintázatuk fajspecifikus jelleg (pl. farkos kételtűeknél).
- Metapopuláció:** „populációk populációja”, ami akkor jön létre, ha egy, az adott faj számára csak „foltosan” benépesíthető tartományban egyrészt a metapopulációs szerkezetet alkotó populációk között rendszeres géncsere (migráció) van, másrészt e populációk az élőhely foltosságának dinamikája által meghatározottan, folytonosan kipusztulnak illetve újralétesülnek. Gyakori jelenség olyan fajoknál, amelyek a vegetáció átmeneti szukcessziós stádiumaihoz (pl. beerdősődő gyep, irtás) kötődnek.
- Mimikri:** általában kétféle értelemben használt kifejezés. Egyrészt az állat környezetében lévő, élő (levél, ág, zuzmó) vagy élettelen (kő, kopár talajfelszín) objektumhoz való hasonlóságot jelenti (pl. botsáska, levélutánzó lepke). Másrészt valamely más, nem rokon

állatfajhoz, ún. „védett modellhez” való külső hasonlóság. A Bates-féle mimikri a „védett modell” (mérgező vagy a predátorral szemben védekezni képes organizmus, pl. bűzpillangó, fullánkös hártványsszárnyú) utánzásának az az esete, amikor az utánzó szervezet nem rendelkezik védekezéssel biztosító jellegekkel (pl. bűzpillangót utánzó *Papilio*-faj, darazsat utánzó lepke). Amennyiben adott faj több alakja többféle védett modellt utánoz (pl. a *Papilio dardanus* többalakú nőstényei több *Danidae*-fajt), a többalakúságot a diszruptív szelekció biztosítja. A Müller-féle mimikri a mimikrinek az az esete, amikor mind az „utánzott”, mind az „utánzó” (ez ebben az esetben erősen viszonylagos, mivel a hasonlóság irányába ható szelekció kölcsönös!) „védett” (=fogyaszthatatlan), tehát valamilyen védő jelleggel (pl. mérgező, bűzös hemolimfa) rendelkezik (pl. dél-amerikai esőerdők „védett” *Heliconiini* illetve *Ithomiini* nappali lepkéinek nem rokon fajainak külső hasonlósága).

**Monofilum, monofiletikus csoport:** közvetlen közös ősből levezethető, filogenetikailag egyenrangú testvércsoportok.

**Mozaikos evolúció:** az élőlények különböző tulajdonságainak eltérő fejlődési üteme. (A jelenség sokszor rendszerezési nehézséget okoz.)

**Niche:** adott populáció niche-e egy n-dimenziós hipertérnek az a tartománya („fülkéje”), amelyet az adott populációra ható tényezőknek a populáció számára tolerálható tartományai jelölnek ki. „Fundamentális niche”: amennyiben ez az elméletileg konstruált hipertér-tartomány független a más populációkkal fennálló interakcióktól. „Realizált niche”: a más populációkkal fennálló interakciók (pl. kompetíció, forrásfelosztás) által behatárolt hipertér-tartomány.

**Parafiletikus csoport:** közös „ősi” (adott összehasonlításban viszonylag elsődleges) jellegek alapján felállított taxon, amelynek vannak/lehetnek korábbi genealogikus kapcsolatai, de nem vezethetők vissza közvetlen közös ősrre (ld. *Reptilia*).

**Parallelizmus, parallel evolúció:** valamilyen szempontból hasonló, de nem közös ősi alakok leszármazottainak hasonló irányú fejlődése.

**Periférikus izolátum:** az elterjedési terület peremén elkülönülő populáció illetve populációcsoport, amelynek egyedszáma és élőhelye általában korlátozott, csekély, és általában csekély a genetikai kontaktus (génáramlás) lehetősége is az area belső (centrális) részeit benépesítő populációkkal. Ezért az ilyen népegekben a drift hatása általában erős.

**Peripatrikus fajkeletkezés:** periférikus izolátum általában gyors lefolyású, önálló fajú fejlődése. Gyakori jelenség például kontinens-peremi szigeteken illetve szigetszerű élőhelyeken (ld. magashegységek).

**Pleziomorf jelleg:** viszonylag ősi, adott összehasonlításban elsődleges jelleg (pl. a rovarok szárnyatlansága, rágó szájszerv típusa). Mivel pleziomorf jelleg megőrződhet egymástól független fejlődési ágakon, ezért a közösen birtokolt pleziomorfia („szünpleziomorfia”) nem bizonyíthatja adott csoportok monofiletikus eredetét.

**Polifiletikus csoport:** mesterségesen létrehozott olyan taxon (szupraspecifikus kategória), amelynek tagjai bár hasonlóak, de nem vezethetők vissza közös ősrre, hanem más-más ősi alakokból konvergens vagy parallel fejlődés révén jöttek létre. Ilyen kategória például a régi madár-rendszerezésben a „ragadozóké”, amelybe beleértették a sólyomalakúakat (*Falconiformes*), az újvilági keselyűket (amelyek filogenetikailag a góyalakúakhoz – *Ciconiiformes* – tartoznak), sőt – mint „éjjeli ragadozókat” – a baglyokat (*Strigiformes*) is. Mesterséges kategória a „*Pisces*” (halak) is, amely a porcoshalak (*Chondrichthyes*), a sugaras úszójú csontoshalak (*Actinopterygii*) és a szárazföldi gerincesek (*Tetrapoda*) testvércsoportját képező *Sarcopterygii* osztályokat foglalta egybe. A filogenetikus rendszerezés ezeket a mesterséges kategóriákat elveti, és a monofiletikus taxonokra tagolás elvét érvényesíti.

**Polítipikus faj:** több, genetikailag eltérő populációcsoportra tagolódó faj, amelyet taxonómiaiilag több alfajra (subspecies) bontanak fel. Nagyon sok nagy elterjedésű faj politipikus (pl. mátyásszajkó, barázdabillegető, széncinege, erdei pinty). A politipikus fajok megjelölésére a zootaxonómia a háromneves (trinominális) nomenklatúrát használja (genus, species, subspecies).

**Puntuacionalizmus („pontozott” egyensúlyok elmélete):** az evolúcióelméletnek az az irányzata, amely szerint adott csoport evolúciója során a gyors és sokirányú változásokat magukban foglaló időszakokat hosszabb evolúciós egyensúlyi helyzet (stasis) követi. A felfogás a gradualizmussal ellentétes, fő jelenkori képviselői Gould és Eldredge amerikai kutatók. Számos állatcsoport összehasonlító elemzése azt bizonyítja, hogy míg bizonyos csoportok evolúciója a puntuációs modellt követi (például ott, ahol valamely korábbi kényszerfeltétel hirtelen szűnik meg, s ezt követően gyors radiáció indul meg, ld. új élőhelyek, szigetek kolonizációja), míg másoké inkább graduális.

**Refúgiális izoláció:** a földrajzi izolációnak az a típusa, amikor az elterjedési terület (általában az éghajlati viszonyok jelentős változása, pl. eljegesedés következtében) két vagy több menedékterületre, ún. refúgiumra szakadozik szét. A refúgiális izoláció hatása eltérő lehet aszerint, hogy az adott refúgiumban nagy egyedszámú, genetikailag variábilis populációk maradnak-e fenn (ennek a népességnek ugyanis megváltozott klimatikus helyzetben nagy a szétterjedési esélye) vagy csupán kis, izolált népességek (ilyenkor valószínű szűk elterjedésű endemizmus gyors kialakulása).

**Reliktum:** maradványjellegű taxon, amely lehet: (i) filogenetikai reliktum: korábban elterjedt, nagy fajszerű csoport ún. „élő fossziliaként” megmaradt, izolált képviselője, pl. a hidasgyíkok (*Rhynchocephalia*) két recens faja; (ii) biogeográfiai reliktum: korábban széles földrajzi elterjedésű csoport maradványjellegű faja adott térségben, pl. egy makákófaj, a magót (*Simia inuus*) Gibraltárban, a zömmel trópusi szálfarkúak (*Palpigradi*) európai barlangi alakjai (ld. *Eukoenia vagvoelgyii* az Aggteleki-karszton).

**Reproduktív izoláció:** bizonyos populációk között a génáramlás korlátozódása vagy megszűnése ún. izolációs tényezők hatására, amelyek vagy a párosodást, vagy a párosodás eredményeként a zigóta kialakulását illetve abból életképes és fertilis utód kialakulását akadályozzák meg. A reproduktív izoláció a biológiai fajfogalom egyik alapvető kritériuma.

**Robertson-féle fúzió:** akrocentrikus illetve telocentrikus (tehát gyakorlatilag egykarú) kromoszómák metacentrikus illetve szubmetacentrikus (kétkarú) kromoszómává történő egyesülése. Fontos változási típus több állatcsoport (pl. rágcsálók, főemlősök) fajkeletkezési folyamataiban.

**Speciáció:** fajképződés reproduktív izoláció révén. Adott faj népességeinek két vagy több fajjává történő divergens szétválása, a fajképződés legáltalánosabb módja.

**Stasipatrikus fajkeletkezés:** kariológiai változásokkal egybekötött fajképződési folyamat, amely allopatrikus kromoszómális rasszok kialakulása révén valósul meg.

**Szemispecies („fél-faj”):** olyan populáció vagy populációcsoport, amely a reproduktív izoláció tekintetében már meghaladja az alfaji szintet, de még nem tekinthető teljesen elkülönült, önálló fajnak. A fajkeletkezés köztes esete, gyakran jön létre földrajzi izoláció eredményeként.

**Szuperspecies („fajkör”):** igen közel rokon, (döntően) allopatrikus elterjedésű fajok (illetve szemispeciesek) láncolata. A fajfeletti evolúció gyakori kezdeti szakasza, amikor a rokon taxonok közti reproduktív izoláció már többé-kevésbé kialakult, de elterjedésük még a földrajzi alfajokra tagolódó politipikus fajok allopatrikus mintázatát mutatja.

**Szünapomorfia:** két vagy több taxon közös levezetett (nem konvergens!) jellege, amely az adott taxonok monofiletikus eredetét bizonyítja. E bizonyítás alapvető része az adott jelleg konvergens keletkezésének kizárása, amely általában a szünapomorf jellegben kimutatható

homológiák segítségével történik. Pl. a bojtosúszójú halak (*Crossopterygii*) és a szárazföldi „négy lábú” gerincesek (*Tetrapoda*) páros végtagvázainak homológiái bizonyítják a fenti végtagok szünapomorf jellegét, ezáltal az említett csoportok filogenetikai testvércsoport viszonyát, monofiletikus eredetét.

**Szünpatrikus (=szimpatrikus) fajkeletkezés:** a fajkeletkezésnek mindazon eseteit magában foglalja, amelyek kezdeti szakaszában nem történik meg a populációk földrajzi léptékű térbeli elkülönülése. A speciáció ebben az esetben valamilyen más mechanizmus alapján zajlik (pl. élőhely, tápnövény, gazdaállat szerint).

**Szünpleziomorfia:** több élőlénycsoportban közös, viszonylagosan ősi jelleg (pl. a rovarok elsődleges szárnyatlansága), amely nem bizonyítja az adott csoportok közvetlen monofiletikus eredetét, legfeljebb távolabbi rokonságát. Mivel az elsődlegesen szárnyatlan rovarok (*Apterygota*) egyik rendje (*Lepismatida*) a szárnyas rovarok testvércsoportja, ezért a fenti csoport taxonómiaiailag nem homogén (ún. parafiletikus csoport).

**Transzformizmus:** az evolúciónak az a korai (a XVIII. század második felére jellemző) interpretációja, mely szerint az evolúciós változás egysége az egyed (individuum), alapja pedig az egyednek a környezeti változásokra adott adekvát, alkalmazkodási értékű válasza, amely alkalmazkodottság az utódaira is átörökítődik. Filozófiai alapja a Descartes-féle reflex-tan. Legteljesebb rendszere Lamarck „Philosophie Zoologique” című művében jelent meg.

**Vikariancia:** az a jelenség, amikor monofiletikus testvércsoportok tagjai allopatrikus elterjedésűek, mintegy egymást „helyettesítve” vannak jelen a különböző kontinensek hasonló jellegű biómjaiban. Amikor ezt az „egymást-váltó” allopatrikus elterjedést nem monofiletikus eredetű, hanem csak konvergencia révén hasonló taxonok mutatják, akkor szokásos (bár elvileg nem helyes) „ál-vikarianciáról” is beszélni.

## AJÁNLOTT IRODALOM

- Barton, N.H., Briggs, D.E.G., Eisen, J.A., Goldstein, D.B. & Patel, N.H. 2007. Evolution. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York.
- Darwin, Ch. 2001. A fajok eredete. Typotex Kft.
- Forró, L. 2007. A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.
- Főzy, I. & Szente, I. 2007. A Kárpát-medence ősmaradványai. Gondolat Kiadó, Budapest.
- Futuyma, D.J. 2005. Evolution. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- Mayr, E. 2003. Mi az evolúció? Vince Kiadó, Budapest.
- Minkoff, E.C. 1985. Evolutionary Biology, Addison-Wesley Publishing Company.
- Kutshera, U. 2011. From the scala naturae to the symbiogenetic and dynamic tree of life. Biology Direct, 6(33): 1-20.
- Ósi, A. 2012. Dinoszauruszok Magyarországon. GeoLitera SZTE TTK Földrajzi és Földtani Tanszékesport, Szeged.
- Pálfy, J. 2000. Kihaltak és túlélők. Félmilliárd év nagy kipusztulásai. Vince Kiadó Kft., Budapest.
- Pecsenye, K. 2006. Populációgenetika. Pars Kft., Nagykovácsai.
- Rácz, I.A. 2008. Állatrendszertani gyakorlatok. Egyetemi jegyzet. Kossuth Egyetemi Kiadó, Debrecen.
- Ridley, M. 2004. Evolution. Blackwell Science Ltd.
- Storch, V. & Welsh, U. 1995. Evolúció. A származástan tényei és problémái. Springer, Budapest.
- Szentesi, Á. & Török, J. 2000. Állatökológia. Egyetemi jegyzet. Kovásznai Kiadó, Budapest.
- Udvardy, M. 1983. Dinamikus állatföldrajz. Tankönyvkiadó, Budapest.
- Vida, G. 1981. Az evolúció genetikai alapjai. Natura, Budapest.