

Evolúcióbiológia

Kun Ádám

Evolúcióbiológia



A könyv a Magyar Tudományos Akadémia támogatásával készült.



© Kun Ádám, Typotex, Budapest, 2017

Engedély nélkül semmilyen formában nem másolható!

ISBN 978 963 279 913 1

Témakör: *biológia*

Kedves Olvasó!

Köszönjük, hogy kínálatunkból választott olvasnivalót!

Újabb kiadványainkról és akcióinkról

a www.typotex.hu és a facebook.com/typotexkiado
oldalakon értesülhet.

Kiadja a Typotex Elektronikus Kiadó Kft.

Felelős vezető: Votisky Zsuzsa

Főszerkesztő: Horváth Balázs

Felelős szerkesztő: Széll Szilvia

Műszaki szerkesztő: Erő Zsuzsa

Nyomás: Séd Nyomda Kft.

Felelős vezető: Katona Szilvia

„A biológiában minden csak
az evolúció fényében nyer értelmet.”

Theodosius Dobzhansky

Tartalomjegyzék

Előszó	1
I. A kiterjesztett evolúciós szintézis	3
1. Az evolúciós gondolat darwini gondolat	4
Az evolúció helye a modern biológiában	4
Az evolúciós gondolkodás alapjai	6
Szaporodás, öröklődés, változatosság	6
Az exponenciális növekedés	7
A korlátozott növekedés	10
Darwini evolúció	11
Az evolúciós gondolkodás története	12
A fajok eredete	12
Mendel és az öröklődés	13
A modern szintézis	14
A molekuláris forradalom	16
Új módszerek, régi viták	18
Az evolúció nagy átmenetei – a kiterjesztett szintézis	21
Az evolúció tárgyalásának módozatai	22
Az evolúció vizsgálati módszerei	22
2. Darwini medicina	32
Miben halunk meg?	32
Védekezés	34
Fertőző betegségek	35
Patogén–gazda koevolúció	36
Új gazdán való megtelepedés	36
Antibiotikum-rezisztencia	37
Sebesülések	39
Mérgek	40
Gének és betegségek	41
Tervezési kompromisszum	43

Evolúciós történetünk örökségei	45
Csuklás	45
A félrenyelés kockázata	47
Az inverz szem problémája	48
Új környezet	48
Rák	56
Öregedés	57
3. Mi öröklődik? – Evolúció négy dimenzióban	64
Genetikai öröklődés	64
A mendeli öröklődés	64
A csíra–szóma elválás	66
A centrális dogma	68
Epigenetikus öröklődés	69
Strukturális öröklődés	71
Öfenntartó transzkripció visszacsatolás	72
A korai befolyások hatása a későbbi generációkra	73
Növényi szörnyek – kromatinjel alapú epigenetikai öröklődés	74
A félelem öröklődése	75
Jaynus	75
Viselkedési öröklődés	76
Ételpreferencia örökítése	77
Patkányok a fenyőerdőben	79
Konformizmus széncinegék körében	80
Békés tradíció páviánoknál	80
Hangutánzás énekesmadarakban	81
Szimbolikus öröklődés	82
Kultúra és intelligencia	83
4. Mutáció és változatosság	95
A mutációk hatása	96
A változatosság megjelenésének rátája	97
Mutációs ráta	100
A nem hatása a mutációs rátára	102
Epimutációs ráta	103
A nem véletlen mutációs változás molekuláris alapjai	104
Pontmutáció	104
Beékelődések és kivágódások (indelek)	106
A nem véletlen helyen keletkező mutációk	107
Transzpozonok	108
Rekombinációs „hotspot”-ok	109
A nem véletlen időben keletkező mutációk	109
A természetes génmérnökség	110
Moduláris fehérjeevolúció	114

Alternatív kivágódás	115
Horizontális géntranszfer	116
Endogén vírusok	117
Magasabb rendű élőlények közötti horizontális géntranszfer	117
Változatosság generálása a kiterjesztett evolúciós szintézisben . .	119
5. Az ideális populáció és evolúciós következményei	127
Haploid aszexuális populáció	128
Migráció	130
Génáramlás kontinensről sziget felé	131
Hardy–Weinberg tehetetlenségi törvény	132
Egy lokusz, 2 allél, autoszóma	132
Nem Hardy–Weinberg-egyensúlyban levő kiindulási populáció . .	134
Ivari kromoszómán öröklődő gén, 2 allél	135
Több lokusz, lokuszonként két allél	137
Eltérés a Hardy–Weinberg-egyensúlytól	140
Strukturált populációk – a Wahlund-effektus	142
6. Sodródás. Az evolúció neutrális elmélete	145
Egy főből álló populáció	145
A sodródás Fisher–Wright-modellje	146
Peter Buri <i>Drosophila</i> -kísérlete	148
Szimulált populációk	149
Effektív populációméret	151
Alapító és palacknyak-hatás	152
Az evolúció neutrális elmélete és a molekuláris óra	152
Különböző génszakaszok evolúciója	154
Majdnem semleges elmélet: kissé rossz mutációk elterjedése	156
Ádám és Éva	157
A leszármazási vonalak egyesülése és a történelemkutatás .	159
A magyarság őstörténete a genetika fényében	161
7. Szelekció	165
Szelekció haploid populációban	166
Egy lokusz, két allél	166
Egy biológiai példa	167
Szelekció diploid, szexuális populációban	167
Irányító/direkcionális szelekció	172
Heterozigóta-hátrány	174
Heterozigóta-előny	175
Rátermettségfogalmak	177
Átlagos, felnőttkort megélt utódszám	178
Probléma: kis populációk	179
Probléma: unokátlan fenotípus	179

Probléma: klonális élőlények	180
Probléma: átfedő generációk	180
Növekedési ráta átfedő generációkban	181
Rossz rátermettségfogalmak: egyedszám, gyakoriság és várható gyakoriság	183
Konklúzió helyett	184
Szelekciós–mutációs egyensúly	185
Szelekciós–mutációs egyensúly haploid populációban	185
Szelekciós–mutációs egyensúly diploid populációban	187
Szelekció, sodródás és mutáció	188
Szelekció halálos behatással szemben	190
8. Fenotípusos evolúció	192
Mennyiségi jellegek evolúciója – az additív modell	193
Szelekció környezeti hatás nélkül	194
Szelekció környezeti zajjal	196
Mennyiségi genetika a genomika korában	197
Episztázis és dominancia	198
Fenotípusos variancia	199
Heritabilitásértékek emberi tulajdonságokra	202
A heritabilitásértékek értelmezése	203
Fenotipikus evolúció	204
Hosszú távú szelekció mennyiségi jellegeken	205
Gyakoriságfüggő szelekció	206
Ritka előny	206
Ritka hátrány – a Müller-féle mimikri	206
A Bates-féle mimikri	208
Fenotípusos plaszticitás	209
9. Adaptáció	214
Az adaptáció fogalma	214
Az adaptációs magyarázatok szerkezete	217
Adaptációs történetek	217
Tüskés pikó páncélpikkelyei	218
Rejtőszín	218
A fakopáncs kopácsolása	221
Nagyobb csoportban élő fajok hímjeinek nagyobb a heréje	222
Az evolúciós filozófolgatás hátulütői	223
A szarvasmarha és a nyúvágó	223
A zsiráf hosszú nyaka	224
Amikor az adaptációs történetek nem működnek	226
Szerkezeti kényszerek	227
Evolúciós örökség	227
Pleiotrópia	227

Közvetetten szelektált melléktermékek	228
Niche-konstrukció	229
A niche-konstrukció definíciója	230
Példák a niche-konstrukcióra	230
Zombiapokalipszis	232
A gazda kívánatossá tétele	234
A gazda más környezetbe kényszerítése	235
Vektormanipuláció	237
Testőr-manipuláció	238
Hivatkozott irodalom	239
10. Fajképződés	244
Fajfogalom	245
Biológiai fajfogalom	245
Faji elkülönülés térben és időben	246
Filogenetikai fajfogalom	247
Reproduktív izoláció	249
Prezigotikus reproduktív izoláció	249
Az ellenkező nemű egyedek nem találkoznak	249
Az ellenkező neműek nem ismerik fel egymást szexuális part- nerként	250
Nemi szervek inkompatibilitása	252
Megtermékenyítés nem történik	253
Posztzigotikus reproduktív izoláció	253
A fajképződés földrajzi módozatai	255
Allopatrikus fajtaképződés	255
Peripatrikus fajképződés	258
Szimpatrikus fajképződés	259
Parapatrikus fajképződés	262
A reproduktív izoláció okai	263
Ökológiai fajképződés	264
Fajképződés egy lépésben	264
Mutáció sorrend fajképződés	266
Adaptív radiáció	266
Despeciáció / Reverz speciáció	268
11. Az evolúció bizonyítékai és az evolúcióval kapcsolatos tév- hitek	275
Az evolúció bizonyítékai	275
Ősmaradványok	276
Közös ős	277
Csoportos földrajzi elterjedés	278
Csökevényes szervek	280
Evolúciós kísérletek	280

SELEX-kísérlet	281
Lenski baktériumai	284
Evolúciós tévhitek	286
Az élet létrája	286
Csak azok az élőlények léteznek, amelyek most élnek	287
A csimpánzoktól származunk	288
Az utolsó közös ős nagyon egyszerű élőlény volt	288
Az utolsó közös ős egymaga éldegélt	289
„Vértől vöröslő karmok és fogak”	290
Az evolúció előrelátó	292
Az evolúció lassú	292
Az evolúció véletlen	292
Gyors evolúciós változások	295
Guppi-evolúció más predációs nyomásra	295
Tüskés pikó	296
Túlhalászás – darwini adósság	296
Amerikai ginzeng (<i>Panax quinquefolius</i>)	300
12. Makroevolúció – az evolúció nagy átmenetei	303
A nagy evolúciós átmenetek jellemzése	304
Az evolúciós nagy átmenetek lefolyása és stádiumai	306
Nagy evolúciós átmenetek osztályozása	308
A nagy evolúciós átmenetek felsorolása	310
A sejt kialakulása	310
A transzkripció evolúciója	312
Kromoszómába kapcsolt gének	312
A genetikai kód és a fehérjetranszláció eredete	313
Mitochondrium mint sejt szervecske	314
Aszexuális klónokból szexuális populáció	315
Plasztisz kialakulása	317
Egysejtűekből többsejtű szervezetek, differenciálódott sejtekkel	317
Kémiai integráltból neuronálisan integrált élőlény	318
Adaptív immunrendszer megjelenése	319
Euszociális társadalmak eredete	320
Az állati kultúra megjelenése	321
Az emberi nyelv evolúciója	322
Evolúciós visszafordulás?	322
Egyszerű és nehéz átmenetek	324
Hivatkozott irodalom	326
13. Koevolúció	329
Fegyverkezési versenyek	331
Vörös királynő-hipotézis	332
Álomkór és az ellene való védekezés	332

Fegyverkezési verseny több faj között	335
Mutualizmus	336
Beporzási mutualizmus	338
A jukka és a jukkamoly	339
A füge és a fügeradarázs	340
Mutualizmus hangyákkal	341
Növények és hangyák	342
Állattartás: a mézharmattermelő rovarok és a hangyák	343
Mezőgazdaság: a levélvágó hangya és gombája	344
Tápanyag-szimbiózisok	345
Rovarak és endoszimbiótáik	346
A fotoszintetizáló csiga	347
Nitrogénfixáló szimbionták	348
14. Ember és evolúció	354
Kihalások: az ember mint szuperragadozó	354
Despeciáció: Észak-Amerika farkasai	357
Niche-konstrukció: mezőgazdaság és állattenyésztés	359
Növénytermesztés	362
Háziasítás	363
A kutya házasítása	366
Van-e evolúció az emberi populációban?	368
Sodródás: véges populációméret	369
Génáramlás: jelentős migráció	370
Mutációk	370
Szexuális szelekció: preferenciális párválasztás	371
Szelekció: differenciál túlélés és fekunditás	372
Az ember recens evolúciós változásai	372
Bőrszínváltozás	373
Tejfogyasztás	374
Élet magas területeken	374
II. Az evolúció nagy átmenetei	379
1. Replikátorok	380
Replikátorok	380
Autokatalízis és az exponenciális növekedés	381
Nukleotid alapú biológiai replikátorok	383
Gének	383
Ribozimok	384
Xenozimok	385
Biológiai replikátorok	388
A kemoton	388

A fehérje enzimek	389
A genetikus membránok	390
Az anyagcsere autokatalitikus magja	391
A prionok	394
Kémiai replikátorok	395
A formóz reakció	396
Molekuláris replikátorok	397
Evolúció és a nem biológiai replikátorok	399
2. Rátermettségtájképek	405
A genotípustér	408
A szerkezet mint fenotípus	410
RNS-tájképek	411
Az RNS másodlagos szerkezetének megállapítása	411
RNS-tájképek általános tulajdonságai	412
Teljes genotípus – fenotípus tájkép	413
Minimális aptamerek	414
Ribozim rátermettségtájképek	415
<i>Neurospora</i> Varkud-szatelit ribozim	416
A VS ribozim szerkezete	416
A kettős mutánsok és az episztázis kérdése	419
A VS ribozim rátermettségtájképe	419
Evolúció rátermettségtájképeken	420
3. Az élet keletkezése I.	425
A prebiotikus szintézisek	427
A Miller–Urey-kísélet	428
A lipidek szintézise	429
A nukleotidok szintézise	430
A legújabb szintetikus utak	431
Az infrabiológiai rendszerek	432
Az RNS-világ	433
A természetes ribozimok	434
A transláció és a funkcionális RNS-ek	434
Koenzimek	435
Az RNS-enzimek katalitikus repertoárja	436
A nem enzimátikus replikáció	439
Az RNS mint enzim	439
Az RNS mint információhordozó	440
Önmásoló molekulák	440
Az RNS-függő RNS-polimeráz	441
A hibridizált állapot problémája	441
A hibaküszöb – a genetikai információ fenntartásának korlátai	442

4. Az élet keletkezése II.	454
A felületi anyagcsere	454
Független replikátorok felületeken	455
A membránba zárt információ	456
A kromoszóma létrejötte	458
Az összetett anyagcsere megjelenése	460
A genetikai kód evolúciója	463
A korai aminosavak és a katalízis	465
Az aminosav repertoár	466
A genetikai kód „benépesülése”	467
A genetikai kód szerkezete	470
A fehérjeszintézis evolúciója	471
A DNS-genomra való áttérés	472
5. Makrotaxonómia	479
Baktériumok	481
Deferribacteres–Chrysiogenetes–Thermodesulfobacteria	483
Thermotogae–Dictyoglomi–Synergistetes	483
Terrabacteria	483
Proteobacteria és rokonsági köre	485
FCB szupertörzs	485
PVC szupertörzs	486
Egyéb, az 1-es kládba tartozó baktériumtörzsek	486
Archaeák	486
Euryarchaeota leszármazási vonal	487
TACK szupertörzs	487
DPANN szupertörzs	488
Eukarióták	488
Eozoa	489
Corticates/Diaphoretickes/Diphoda	490
Podiates/Amorphea	503
Vírusok	509
I. Kettős szálú DNS-vírusok	513
II. Egyszálú DNS-vírusok	517
III. Kettős szálú RNS-vírusok	518
IV. Egyszálú (+) RNS-vírusok	519
V. Egyszálú (–) RNS-vírusok	522
VI. Egyszálú reverz transzkripció RNS-vírusok	523
VII. Kettős szálú reverz transzkripció DNS-vírusok	523
Viroidok	524
Virofágok	524

6. A nagy birodalmak evolúciója, az eukarióták kialakulása	534
Archezoa-hipotézis	538
Közösségi anyagcseréből fúzióval új sejt	540
Ragadozó baktériumok és fagocitáló eukarióták	541
A vírus eukariogenezis hipotézis	543
A belső membránrendszer eredete	544
A legjobb fúziós elmélet, ami attól még valószínűleg nem igaz . .	546
A nagy birodalmak független keletkezése	549
Eukariótaszerű LUCA	550
Az organellummá válás evolúciója	552
Mitokondrium	553
Plasztiszok	555
7. A többsejtűség eredete és a morfológiai evolúció	565
A többsejtűség előfeltételei	566
Sejtdhézió	566
Sejtközötti állomány	566
Kommunikáció	567
Programozott sejthalál	567
Sejtdifferenciáció	568
Az oxigén hiánya	569
A többsejtűség eredete – a nagyobb méret előnye	570
A ragadozás elkerülése	570
A megfelelő sűrűség elérése	571
A termőtest kialakulása: messzebb kerülő propagulumok . .	573
A többsejtűség megjelenése a törzsfán	573
Többsejtű baktériumok	574
Többsejtű archaeák	576
Többsejtű eukarióták	576
Excavata	576
Rhizaria	577
Alveolata	577
Stramenopiles	578
Archaeplastida	579
Hacrobia	580
Opisthokonta	580
Amoebozoa	581
Evolúciós egyedfejlődési biológia (Evo-Devo)	582
Az egyedfejlődés alapjai – mintázatképződés	582
Mindenféle szörnyek	584
Morfológiai változások és mechanizmusok	585
A tetrapoda végtag evolúciója	588

A pegazus	591
8. A szex evolúciója	600
Szexuális és aszexuális szaporodás eukariótákban	600
A szex evolúciója és fennmaradása	602
A genomhígulás problémája	602
A szex kétszeres ára	603
A szex gyorsabb adaptációt tesz lehetővé	604
Muller kilincskereke	607
Klonális interferencia	609
A nemmeghatározás evolúciója	610
Nemmeghatározás zöldalgákban – Izogámia-anizogámia átmenet	610
Nemmeghatározás növényekben – a kétlakiség evolúciója	613
Nemmeghatározás gerinctelenekben	616
A környezeti nemmeghatározás evolúciója	622
A nemmeghatározási rendszerek egymásba alakulása	624
9. Játékelmélet és gyakoriságfüggő szelekció	632
Egy kis játékelmélet: a kalózzjáték	633
Kompetíciós játék	634
Kő–papír–olló játék	636
Héja–galamb játék	641
Aszimmetrikus játék. Burzsoástratégia	644
Halálos agresszió	646
Termelők és potyázók – táplálékkeresés	647
10. Szexuális szelekció	654
A nemarány evolúciója	656
Azonos neműek versengése.	659
. . . közvetlen harccal	659
. . . a partner kevésbé izgalmassá tételével	660
. . . az ivarnyílás eltömésével	661
. . . spermakompetícióval	661
Szexuális szelekció növényekben	662
Szexuális szelekció gombákban	662
Párválasztás	663
Közvetlen előny	664
Megfelelő territórium	664
Nászajándék	665
Túlzaladó evolúció / Szexi fiú	668
„Jó gének”-modell	668
Szexuális konfliktusok	669
Gyerekgyilkosság	672

11. Az együttműködés evolúciója I. –

Rokonszelekció és euszocialitás	677
Az együttműködés dilemmája	678
A rabok dilemmája	678
Feloldási lehetőségek	679
Rokonszelekció és a Hamilton-szabály	681
Segítők a fészeknél	682
Euszocialitás	684
Az euszocialitás kialakulása	685
Az euszocialitás evolúciója	687
Az euszocialitás elterjedése a törzsfán	688
Mézelő méhek	690
Az <i>Allodapini</i> nemzetségbe tartozó fadongók	690
Szitásdarazsak (<i>Crabronidae</i>)	690
Karcsuméhek <i>Halictini</i> nemzetsége	691
Karcsuméhek <i>Augochlorini</i> nemzetsége	691
Valódi darazsak	692
Szivárványfűrkészek (<i>Encyrtidae</i>)	692
Termeszek	693
Levéltetvek	694
Gubót indukáló ausztrál tripszek (<i>Kladothrips</i>)	694
<i>Austroplatypus incompertus</i> ambróziabogár	695
Euszociális rákok	695
Szociális pókok	696
Csupasz turkálók	696

12. Az együttműködés evolúciója II. –

Társas viselkedés, állati társadalmak	701
Az együttműködés kialakulásának öt módja	701
Direkt reciprocitás	702
Hálózatreciprocitás	703
Csoportszelekció	706
Indirekt reciprocitás	707
Társadalmi dilemmák	709
A szarvasvadász játék	711
A hótorlasz játék	712
Együttműködés a természetben	714
Közös vadászat	714
Közös területvédelem és predátorfigyelés	715
Emberi együttműködés	716
A közjó játék	716
Az ultimátum játék	720

13. Az ember evolúciója	726
Ősmajmok és ősemberek	726
Korai emberősök	727
A <i>Homo</i> nem	729
Az anatómiailag modern ember	732
Az állati és emberi kultúra evolúciója	735
A nyelvkészség evolúciója	737
Az ember evolúciós jövője	742
A nagy génkeveredés	743
Génterápia	743
Kiborgok	744
Euszocialitás	746
Újabb bolygók meghódítása	747

Előszó

Széles olvasóközönségnek szóló evolúcióbiológia-tankönyvet tart a kezében az olvasó. Magyarul utoljára az 1980-as években jelent meg összefoglaló mű a témában Vida Gábor szerkesztésében. Az elmúlt három évtizedben az evolúcióbiológia a biológiai ismeretek újabb szintézisét adta, amelyet kiterjesztett evolúciós szintézisnek nevezünk. Erről szól a könyv első része, amely egyben bevezetést nyújt az evolúcióbiológia alapjaiba. A másik előrelépés az evolúciós történet egységes keretben való tárgyalása a nagy evolúciós átmenetek azonosításával és tárgyalásukkal. Erről lesz szó a könyv második részében.

A tankönyv két félévnyi egyetemi előadás anyagát fedi le, s azokat az alapokat, amiket szerintem minden biológusnak legalább tudnia kell evolúcióbiológiából. Az érdeklődők a bőséges irodalmi hivatkozások alapján elmélyedhetnek azokban a kérdésekben, amelyeket nem fejtettem ki részletesen.

A nem biológus olvasóknak ajánlom, hogy az első rész 1., 11., 2., 14., 9., 13. fejezeteivel kezdjen, folytassa a második rész 13. és 1. fejezeteivel, s ezt követően olvassa el a könyv többi részét. Szándékom szerint a könyv minden érdeklődő számára érthető és élvezetes, bár nem magyarázok meg minden genetikai, biokémiai vagy rendszertani fogalmat. Feltételezésem szerint az olvasó vagy már találkozott ezekkel, vagy könnyen megismerheti őket más forrásból, például a Wikipédia segítségével.

Az érthetőség és a szakmai precizitás nem mindig összeegyeztethetők. Néha az egyik, néha a másik javára döntöttem. Van, ahol az érthetőség kedvéért nem figyelmeztetek minden kivételre, és nem vezetem le a modelleket minden részletükben. Másutt viszont adatokat sorolok, amelyeknek egy szakkönyvben van helyük, de lehet, hogy a lendületes olvasást megakasztják.

Ez a mű reményeim szerint tükrözi azt a szellemisséget, amit mestereimtől – Oborny Beátától, Szathmáry Eörsztől és Scheuring Istvántól – tanultam. Elméleti biológusként mindig a biológiai realitás tiszteletét követelték meg: az adatokkal és a kísérletekkel való összevetés nélkül egy modell nem állhatja meg a helyét. Köszönöm Ulf Dieckmannak, hogy belém oltotta a precizitás iránti vágyat, és tudatosította, hogy egy jó ábra többet mond ezer szónál. Hálás vagyok Pásztor Erzsébetnek, hogy megmutatta hogyan lehet hatékonyan és jól tanítani, s rávilágított az evolúcióbiológia általam kevésbé kedvelt részeinek szépségeire is. Köszönöm mindazoknak, akik a könyv egyes részeit átnézték, és értékes megjegyzéseikkel segítettek, hogy pontosabb, olvashatóbb és kiforrottabb tankönyvet adhassak a diákok kezébe: Apari Péter, Garay József, Könnyű Balázs, Král Adrienn, Podani János, Radványi Ádám, Scheuring István, Szilágyi András, Vásárhelyi Zsóka és Zachar István. Szeretném továbbá megköszönni a hallgatóimnak, hogy tőr-

ték kísérleteimet a tanmenettel kapcsolatban, és köszönöm visszajelzéseiket a könyv egyes részeinek kezdeti verzióival kapcsolatban.

A könyv nem jöhetett volna létre az ELTE Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai tanszékének támogató és baráti légköre, a Bolyai János Kutatási Ösztöndíj és az Európai Kutatási Tanács ERC 294332 számú pályázatának anyagi támogatása nélkül.

I. rész

A kiterjesztett evolúciós szintézis

I.1. fejezet

Az evolúciós gondolat darwini gondolat

„Ezt az elvet, amelynek alapján minden csekély változás megőrződik, ha hasznos, természetes kiválasztásnak neveztem [...]”

Charles Darwin

Az evolúció helye a modern biológiában

A könyv Theodosius Dobzhanskytól eredő mottója – miszerint *„A biológiában minden csak az evolúció fényében nyer értelmet”* (*„Nothing makes sense in biology except in the light of evolution”*) – egyben megadja az evolúcióbiológia helyét a modern biológiában. A biológia még fejlődésének egy igen kezdeti szakaszában tart, állítom mindezt annak ellenére, hogy rendkívüli fejlődésen ment keresztül az elmúlt évszázadban. Az új, a korábbi ismereteinket jelentősen felforgató felfedezések manapság sem ritkák, s számos fontos kérdés vár megoldásra (többet érinteni is fogunk). A tudományágak fejlődésük elején leíró jellegűek, adatokat gyűjtenek. Ezen adatok szintézise, koherens egységgé való cementálása ez után következik. Az evolúcióbiológia adja a szintézist a biológián belül. Minden élőlény evolválódik. Az evolúció meghatározza múltjukat, jelenüket és jövőjüket, s így a biológia minden entitását, a biológiai szerveződés minden szintjét vizsgálhatjuk az evolúcióbiológia látásmódjával. Az evolúcióbiológia tehát megadhatja a biológián belül az egységes gondolati keretet, amely mentén a biológiai objektumokról gondolkodhatunk. Minden biológiai entitásról, legyen az egy enzim, egy sejtalkotó, egy szövettípus, egy szerv, egy egyed, egy faj vagy egy közösség, megkérdendő, hogy milyen evolúciós utat járt be, hogy miért alakult ki, s miként növelte az evolúciós egység rátermettségét, amikor kialakult. Az a fajta integrált szemléletmód, amely az evolúcióbiológiát áthatja, segíthet bármely élő rendszer megértésében, mert mindig figyelmeztet, hogy egy egység részeként tekintsünk az objektumokra. Tehát az egyes élőlényeket vagy azok részeit – legyenek azok szervek, sejtek, sejtalkotók vagy molekulák – nem kiragadva vizsgáljuk, hanem egy törzsfajlódási folyamat részeként. Tulajdonságaik és működésük megértésekor figyelembe vesszük, hogy evolúciós múltjuk van. Az evolúciós múlt majdnem annyira korlátozhatja egyes objektumok lehetséges tulajdonságait, mint a fizika vagy kémia törvényei (bár ez utóbbiak nem áthághatóak, az evolúciós kellően sok idővel eltörölhető).

A biológiai szerveződés minden szintjén ható, azonos elvek szerint működő folyamatok lehetővé teszik, hogy a biológia egészét tárgyaljuk, azaz a példák széles választéka áll rendelkezésünkre. A biológia egésze bemutatható egy evolúciós történet részeként: a biokémiai folyamatok jelentős része az élet keletkezésekor kialakult (II. 3-4. fejezet), beleértve a biológiailag

fontos makromolekulákat és az alapvető anyagcsereutakat. A fehérjedomé-
nek sokszínűségének fejlődését felhasználjuk törzsfajlódási kérdések megvá-
laszolásánál (II.6. fejezet), hasonlóan az RNS-ek szerkezetének sajátosságait
általános evolúciós folyamatok bemutatására használjuk fel (II.2. fejezet).
A szokásosan **molekuláris biológia** és **biokémia** tárgyak keretében tár-
gyaltakra szükségünk van, s azokat itt be is vezethetnénk. A sejt alapvető
felépítése is ekkor alakult ki, de sok fontos sejttani újítás történt előbb a
nagy birodalmak kialakulásakor (II.2. fejezet), majd később a többsejtűség
kialakulásakor (II.7. fejezet) is. Az alapvető **sejttani** és **mikrobiológiai**
ismeretekre itt van szükség. A többsejtűség kialakulásával megnyílt az út a
szöveti differenciálódás előtt. A biológiai formák sokféleségének tárgyalása
nem más, mint az **anatómia** (legyen az állat-, növény- vagy gombaszerve-
zettan). Az élőlények nem magukban élnek, hanem egy közösség részeként,
s legnagyobb hatással nem az élettelen környezet van egy élőlényre, hanem
a saját és az őt körülvevő fajok egyedei. Az evolúciós fegyverkezési ver-
senyekre (I.13. fejezet) gondolva általában a zsákmány–ragadozó kapcsolat
jut az emberek eszébe, pedig a gazda–parazita kapcsolatból sokkal több van.
Az **immunológia** pont arról szól, hogy milyen molekuláris trükköket tud
bevetni az egyik a másik ellen. Az már csak hab a tortán, hogy az adaptív
immunválasz maga is egy, a szervezeten belül lezajló evolúciós folyamat.
Tovább szemezgetve az evolúciós újítások között elérkezünk az idegrend-
szerhez, amelynek megjelenése jelentősen megnövelte a viselkedési formák
számát (**etológia**), s teret nyitott az állati társadalmak felé (II.11–12. fe-
jezet). Az egyik ilyen társas emlősfaj aztán szert tett az összetett beszéd
képességére (II.13. fejezet), és úgy tartja magáról, hogy kiemelkedett az ál-
lati sorból (de az evolúciója nem állt le, sőt bizonyos szempontokból még
fel is gyorsult). Cserébe viszont erőteljes hatása – evolúciós hatása – van
földi bioszférára (I.14. fejezet).

Három tantárgy maradt ki a fenti felsorolásból: a **genetika**, az **öko-
lógia** és a **rendszer-tan**. Mindháromnak igen speciális és meghitt kapcso-
lata van az evolúcióbiológiával. A modern, filogenetikai törzsfákon alapuló
rendszer-tan az evolúciós történetet próbálja rekonstruálni, hogy a jelen-
kori fajok rokoni kapcsolatait feltárva rendszerbe ossza őket. A **genetika**
(örökléstan) vizsgálja az evolúció egyik alapfeltételét, magát az öröklődést
(ezért is szentelem az I.3. fejezet egészét az öröklődésnek). A következőkben
tárgyaltak egy része populációgenetika vagy evolúciógenetika néven is fut,
s bizony sokszor elbizonytalanodom, hogy egy bizonyos fogalmat inkább
a genetikusoknak kéne bevezetniük vagy nekünk, evolúcióbiológusoknak.
Az evolúcióról továbbá azt mondták, hogy olyan dráma, amely az **ökoló-
gia** színpadán játszódik [1]. A populációk növekedése és versengése, ami
elengedhetetlen az evolúcióhoz, ökológiai folyamat. Ez a tankönyv az *Öko-
lógia* tankönyvhöz [2] hasonlóan az exponenciális növekedéssel kezdődik.

Nem véletlenül hivatkoztam tantárgyakra, mert a biológiát tantárgya-
kon keresztül ismerik meg az egyetemi hallgatók. Sajnálatos módon keveset

teszünk meg mi, oktatók, hogy tudatosítsuk a hallgatókban (és minden-
kiben), hogy a biológia tantárgyakra osztása az emészthető méretre való
szabást szolgálja, ami után mégiscsak unalmas lenne a tantárgyakat bioló-
gia I–XV néven nevezni. A biológia azonban mégiscsak egy egység, amely az
élő rendszereket vizsgálja a legkülönbélebb módszerekkel. Mint említettem,
az evolúciós történet is lehetővé tenné a biológia egészének bemutatását,
csak akkor Evolúcióbiológia I–XV-nek neveznék a tantárgyakat, ami megint
csak nem túl praktikus.

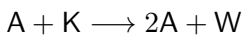
Az evolúcióbiológia így is központi szerepet tölt be a biológián belül.
Mondhatnám, hogy a legfontosabb diszciplínája a biológiának. Ez így is
van. De a biológia általános, minden részterületére kiterjedő ismeretére van
szükség az evolúciós történések megismeréséhez, megértéséhez. Az evolúció-
biológiai ismeretek, az evolúciós szemléletmód segítséget nyújtanak a többi
biológia ismeret elhelyezésére a biológia összetett rendszerén belül. De az
evolúcióbiológia egyben épít is mindazon ismeretekre, amelyeket a bioló-
gushallgatók más kurzusaikon elsajátítottak, hiszen ha az egész biológia
rendszerező elve az evolúcióbiológia, akkor példáit az egész biológia tudó-
mányterületéről merítheti. S ezt a széles merítést érdemes is megtenni, hogy
minden tudományterület művelője láthassa saját részét az egészben.

Az evolúciós gondolkodás alapjai

Az evolúció központi szerepet tölt be a biológiai gondolkodásban. Ehhez
képezt az egész elmélet nagyon egyszerűen leírható: *amennyiben valamilyen
entitások szaporodnak, van öröklődő tulajdonságuk, és ezen öröklődő tulaj-
donságaikban valamilyen változatosságot mutatnak, úgy lehet **evolúció***. Az
evolúció pedig ezen *öröklődő tulajdonságok populáción belüli gyakoriságá-
nak megváltozása*. Vegyük észre, hogy az evolúció alapgondolatában nincs
semmi biológiai, a populációt is itt inkább statisztikai értelemben, sokaság-
ként értjük, s nem egyfajta szaporodási közösségként. Ennek megfelelően
az evolúció nem csak biológiai entitásokkal történhet, hanem minden **evo-
lúciós egységgel**. Evolúciós egység az, amely rendelkezik a szaporodás, az
öröklődés és a változatosság tulajdonságokkal (a II.1. fejezetben erre még
visszatérünk).

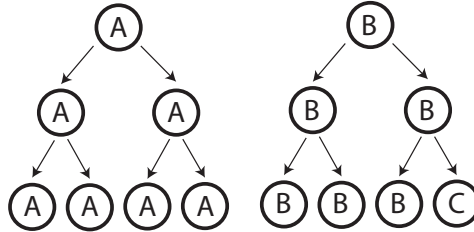
Szaporodás, öröklődés, változatosság

A **szaporodás** azt jelenti, hogy egy entitás autokatalitikus módon képes
sokszorozódni. Az **autokatalízis** legegyszerűbben az



kémiai egyenlettel szemléltethető, amelyben A az autokatalitikus entitás,
amely katalizálja a saját keletkezését, K a „kaja”, azaz bármilyen más anyag
vagy entitás, ami A-vá alakítható, végül W a melléktermék vagy hulla-
dék, ami a reakció/átalakítás során keletkezik. Egysejtű, aszexuális fajokra

A maga az élő sejt, míg K azon források együttese, amelyek a növekedéséhez szükségesek. A sejt ezen forrásokat felvéve növekszik, ami végül a sejt osztódásához vezethet, emígyen megvalósítva a sokszorozódást.



1.1.1. ábra. Az evolúció elméletének alapjai. Az entitások képesek további entitásokat létrehozni (*szaporodás*). Az új entitások általában megőrzik a „szülő” entitás típusát (*öröklődés*), bár néha új típus alakul ki (*változatosság*)

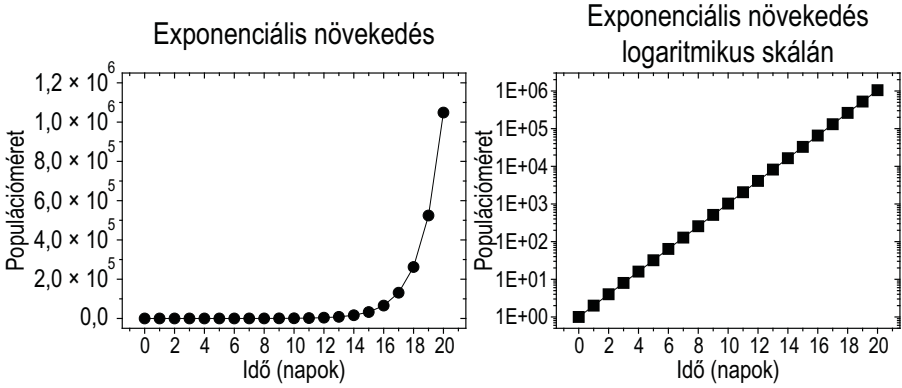
Öröklődés alatt alapvetően azt értjük, hogy egy bizonyos típus sokszorozódása során megtartja a típusát. Tehát A típusból A típus lesz, míg B típusból B típus lesz.

A **változatosság** legegyszerűbb esetben annyit tesz, hogy egynél több típus van jelen a populációban. Az evolúcióhoz a legszorosabb értelemben nem szükséges az új változatok megjelenésének képessége. Amennyiben van két öröklődő változat, úgy azok egymáshoz viszonyított aránya változhat, s ez evolúció. Az evolúció megáll, ha nincs több változat, így a változatok megjelenésének lehetősége elengedhetetlen a hosszú távú evolúcióhoz.

Az exponenciális növekedés

Darwin a *Fajok eredete* harmadik fejezetében említi az exponenciális növekedést („*mértani haladvány szerinti növekedés*”), amire minden élőlény képes: „*Még az amúgy lassan szaporodó ember létszáma is huszonöt év alatt megkétszereződik, és ebben a tempóban kevesebb mint ezer év alatt oda jutnánk, hogy szó szerint nem jutna talpalatnyi föld sem az utódainknak.*” Ezt a gondolatot Thomas Malthusnak tulajdonítjuk, aki az 1798-ban kiadott *Tanulmány a népesedés törvényéről* (*An Essay on the Principle of Population*) c. művében kifejti, hogy az emberi populáció mértani haladvány szerint nő.

Vegyünk egy egysejtű élőlényt, amely osztódással szaporodik. Egy sejtől osztódva két sejt lesz. Amikor ez a két sejt osztódik, akkor lesz belőlük négy sejt. A négy sejtből nyolc sejt lesz. A leszármazottak száma ebben az egyszerű gondolatmenetben 2^G , ahol G az eltelt generációk száma. Tegyük fel, hogy az entitásunk naponta osztódik.



1.1.2. ábra. Exponenciális növekedés normál (bal) és logaritmus (jobb) skálán ábrázolva. A populáció naponta megkétszereződik. Logaritmus skálán a populációméret egyenest ad az idő függvényében

Egy t időpillanatban a populációnk aktuális egyedszáma $N(t) = N_0 2^{t/T_d}$, ahol N_0 a kezdeti populációméret és T_d a megkétszereződéshez szükséges idő, esetünkben 1 nap.

Ez egy exponenciális növekedést ír le, amelyben az aktuális egyedszám ($N(t)$) leírható az

$$N(t) = N_0 e^{rt} \quad (1.1.1)$$

egyenlettel. A növekedés paraméterét, az r -t **egyedenkénti pillanatnyi növekedési rátának** nevezzük.

Az exponenciális növekedést diszkrét, úgynevezett differenciaegyenlettel is leírhatjuk:

$$N_t = N_0(1 + R)^t = N_0 \lambda^t, \quad (1.1.2)$$

ahol R egy **egyedre eső nettó növekedési ráta**, míg λ a **bruttó növekedési ráta**. A növekedést leíró paraméterek bármelyike elégséges a folyamat leírásához, a többit – ha valamiért ki szeretnénk számolni – könnyen megkaphatjuk az

$$(1 + R) = \lambda = e^r \quad (1.1.3)$$

egyenlőségek alkalmazásával.

Azt állítottam az előző alfejezetben, hogy egy exponenciális szaporodásra képes populációban, amelyben legalább kétféle típusa van jelen egy öröklődő tulajdonságnak, evolúció lehetséges. Legyen tehát egy populációnk, amelyben A és B típus van, s amely típusoknak r_A és r_B az egyedenkénti, pillanatnyi növekedési rátája. A tulajdonságok tökéletesen öröklődnek, A-nak csak A utódai vannak, B-nek csak B utódai vannak. A kezdeti populációméret mindkét típusra pozitív, azaz $N_{A,0} > 0$ és $N_{B,0} > 0$, s mindkét populáció exponenciálisan növekszik:

$$N_A(t) = N_{A,0} e^{r_A t}, \quad (1.1.4)$$

$$N_B(t) = N_{B,0} e^{r_B t}. \quad (1.1.5)$$

A két populáció arányát az

$$\begin{aligned} N_A(t)/N_B(t) &= N_{A,0}e^{r_A t}/N_{B,0}e^{r_B t} = \\ &= (N_{A,0}/N_{B,0})(e^{r_A t}/e^{r_B t}) = (N_{A,0}/N_{B,0})e^{(r_A - r_B)t} \end{aligned} \quad (1.1.6)$$

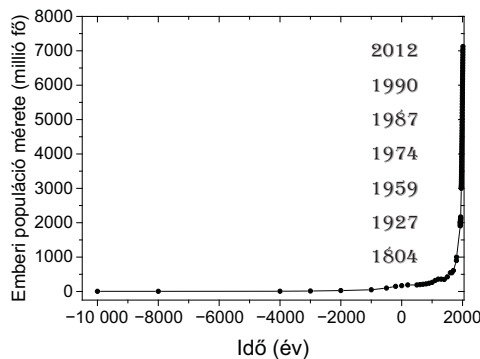
egyenlet írja le. Vegyük észre, hogy az arányra vonatkozó egyensúlyi állapot csak az $r_A - r_B$ tagtól függ! Amennyiben $(r_A - r_B) = 0$, úgy az arányuk nem változik a kezdeti $(N_{A,0}/N_{B,0})$ arányhoz képest. Amennyiben $r_A - r_B > 0$, úgy A gyorsabban növekszik, mint B, és $\lim_{t \rightarrow \infty} (N_A(t)/N_B(t)) = \infty$ (azaz kellő idő múlva A egyedszáma végtelenül nagyobb lesz B egyedszámánál). Mivel a populációkat inkább az egyes típusok gyakoriságával jellemezzük (l. az I.4. fejezetet), így azt is írhatjuk, hogy

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N_A(t)}{N_A(t) + N_B(t)} = 1. \quad (1.1.7)$$

Amennyiben $r_A - r_B < 0$, úgy A egyedszáma lassabban nő, mint B egyedszáma, s végül

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N_A(t)}{N_A(t) + N_B(t)} = 0. \quad (1.1.8)$$

Ez olyan, mintha $(r_A - r_B) > 0$ esetben A típus fixálódna a populációban, azaz egyeduralmukodóvá válik. Hasonlóan $(r_A - r_B) < 0$ esetben B lesz egyeduralmukodó. Mivel a kezdeti arányukhoz, $0 < N_{A,0}/N_{B,0} < 1$ -hez képest más az arányuk egyensúlyban, így a populációban evolúció folyik, hiszen egy öröklődő tulajdonság gyakorisága megváltozik. A példa – szerintem – rendkívül egyszerű és szemléletes. A legegyszerűbb absztrakt leírása egy evolúciós folyamatnak.



1.1.3. ábra. Az emberi populáció mérete időszámításunk előtt 10 000-tól napjainkig. Az exponenciális növekedés jól látható az ábrán. Az egyes milliárdok elérésének ideje az ábra belsejében van feltüntetve. Egyre kevesebb év kell a következő milliárd eléréséhez. Az 1925 előtti adatok Colin McEvedy és Richard Jones *Atlas of World Population History* (Penguin, Middlesex, 1978, 342–344, 347, 350, 353) c. művéből származnak. Az 1925–1939-es adatokat a Nemzetek Szövetsége Évkönyveiből vannak, míg az 1961 utáni adatokat az ENSZ statisztikai adatbázisából vettem

Ha az emberi népességgel kezdtem az alfejezetet, akkor illik azzal is zárni. Az elmúlt évszázadokban az emberi populáció növekedése tökéletes példája az exponenciális növekedésnek. Ez a növekedés szerintem mind Malthust, mind Darwint igencsak meglepné. Az exponenciális növekedés jelenleg is tart, igaz, úgy tűnik, egyre lassuló mértékben.

A korlátozott növekedés

Az előző alfejezet példája biológiailag nem teljesen tökéletes. Semmi nem képes korlátlanul növekedni, s a fenti példában lehet, hogy a két típus populációméretének aránya végtelenhez vagy nullához tart, de a populációméretnek mindkét típusra a végtelenhez tartanak. Egy entitásnak lehet exponenciális növekedési potenciálja, de az exponenciális növekedés nem tarthat örökké. Előbb vagy utóbb valami korlátozni fogja a növekedést. Ez a korlát lehet tápanyag, fizikai tér, ragadozó jelenléte vagy bármi más, ami-re az entításoknak szükségük van a sokszorozódáshoz, s ami korlátosan áll rendelkezésre.

$$\frac{dN_A}{dt} = r_{A,0}N_A \left(1 - \frac{N_A + N_B}{K_A}\right), \quad (1.1.9)$$

$$\frac{dN_B}{dt} = r_{B,0}N_B \left(1 - \frac{N_A + N_B}{K_B}\right). \quad (1.1.10)$$

A fenti egyenletrendszer logisztikus növekedést leíró egyenletek két, közös forrást használó típusra. Tegyük fel, hogy $r_{A,0} > 0$ és $r_{B,0} > 0$, tehát mindkét típus képes az exponenciális növekedésre kezdetben (a nullás index ezt jelöli, ez a kezdeti növekedési ráta). Valamint $K_A > 0$ és $K_B > 0$, azaz mindkét típust külön-külön a környezet képes eltartani valamilyen pozitív egyedszámon. Az egyenlet – a matematika tiszta, de absztrakt nyelvén – az exponenciális növekedés lehetőségét és a növekedés korlátosságát egyben tartalmazza. A zárójeles részek nélkül exponenciális növekedést ír le, amely alacsony egyedszámnál meg is mutatkozik. Amikor az egyedszám, $N_A + N_B$ közelít K -hoz, akkor telítési görbébe megy át, s egy egyensúlyi értékre áll be (annál a típusnál, amelyik nyer, a másik kihal).

Az terjed el (annak lesz pozitív egyedszáma), amely számára a környezet eltartóképessége (K) nagyobb. Ennek belátására tegyük fel, hogy az A típus egyedszáma egyensúlyban van, azaz $dN_A/dt = 0$. Ez csak úgy lehet, ha a jobb oldali szorzat valamely tényezője 0. A pillanatnyi fejenkénti növekedési ráta pozitív ($r_{A,0} > 0$), tehát vagy $N_A = 0$, vagy $(1 - (N_A + N_B)/K_A) = 0$. Az az eset, amikor A típus nincs a populációban ($N_A = 0$) minket most nem érdekel, tehát azt vizsgáljuk, hogy mikor lesz 0 a zárójeles tag.

$$(1 - (N_A + N_B) / K_A) = 0, \quad (1.1.11)$$

$$\frac{K_A - (N_A + N_B)}{K_A} = 0, \quad (1.1.12)$$

$$K_A - (N_A + N_B) = 0, \quad (1.1.13)$$