

## Mi a növény?

„A növény egy élő, nem érzékelő test, amely egy adott helyhez vagy élettérhez rögzül, ahol táplálkozni, méretben növekedni, valamint önmagát szaporítani képes.”

J. Jung (1747)

„Naturalia dividuntur in Regna Naturae tria:  
Lapideum, Vegetabile, Animale.

Lapides crescunt, Vegetabilia crescunt et vivunt, Animalia crescunt, vivunt et sentiunt.”

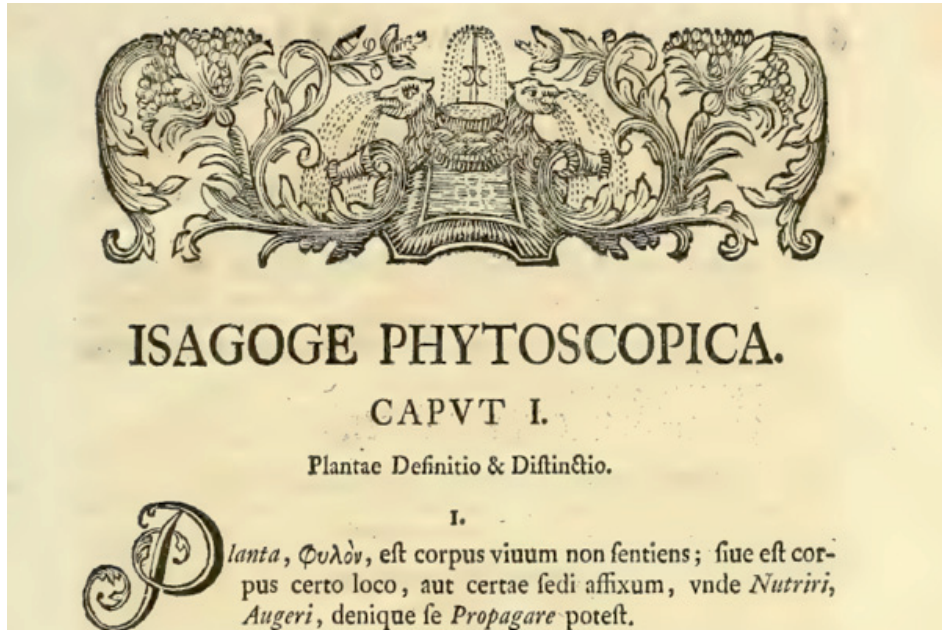
C. Linné (1751)

Jelen fejezet – történeti keretbe helyezve – meghatározza a könyv tárgyát, röviden áttekintve, hogy mit értettek elődeink növényen, és mi a mai tudományosan (de még nem általánosan és közismerten) elfogadott meghatározás. Az arisztotelészi világban, azaz a természet négy fő lépcsőjén a növények a második fokon álltak, mint a legegyszerűbb élőlények „vegetatív” lélekkel, érzés nélkül – alárendelve az érző állatoknak és az érző és racionálisan gondolkodó embernek. A filozófusok évszázadokon át próbálták ezt a fokozati sort pontosítani, de általában elvesztek a lélekkel kapcsolatos vitákban és nézeteltérésekben. Pontos definíció hosszú ideig nem született, de – az akkor még nehezen kezelhető szervezetek besorolásától eltekintve (vö. például a virágállatok esetét, lásd 33. old.) – ennek hiánya nem okozott különösebb gondot sem a tudomány művelői, sem az átlagember számára. Nagyjából mindenki tudta, mit tekintsen növénynek, amit a német gondolkodó, J. Jung (1587–1657) foglalt össze legtömörebben (2.1 ábra). Linné, mint sok minden máson, az arisztotelészi felfogáson is változtatott: alaposan felborzolta a kedélyeket például azzal, hogy az embert „lefokozta” és az állatok közé sorolta. Mint a fenti mottóból kiderül, a természeti objektumok hármasság felosztásában a növekedést általánosan jellemzőnek tartotta, az érzékelést pedig kizárólag állati képességnek tekintette. Osztályozásában a virágos növények, harasztok, mohák, algák, gombák és zuzmók kerültek a növények közé. Vagyis a korábbi felfogáson a növények esetében nem változtatott, és hosszú ideig megszabta a növényrendszertan kereteit.

A 18. században a növényekről rendelkezésre álló ismeretek döntő része a virágos növényekre vonatkozott. Ez tükröződik Linné munkájában is, hiszen az általa elkülönített 24 osztályból 23-at nekik szánt. Minden más növénynek tekintett szervezetet, amelyek szem előtt rejtve maradó szaporító szervvel bírnak, a 24. osztályba sorolt (*Cryptogamia*, vagyis „lopvanószók”, 2.2 ábra). Ezen belül négy rendet különített el, mai szemmel nézve furcsa összetétel-

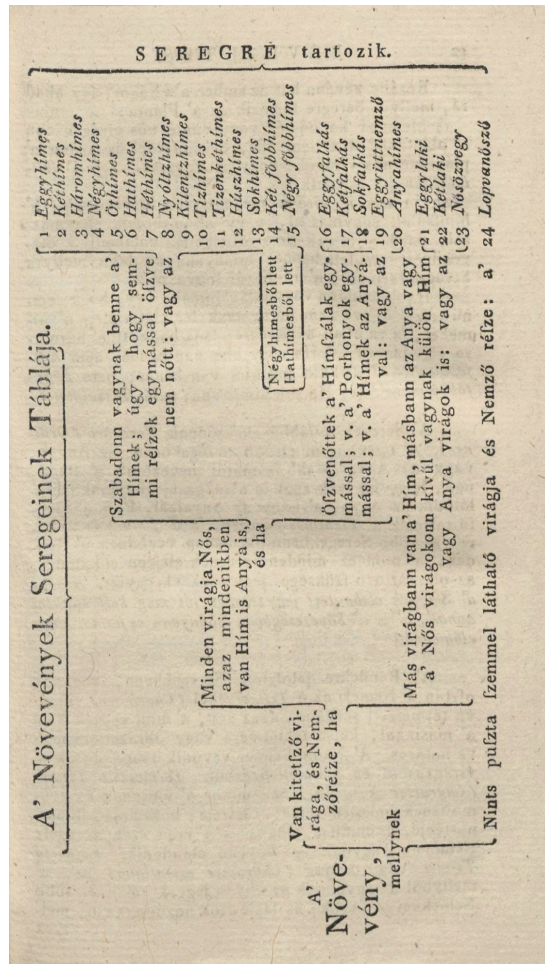
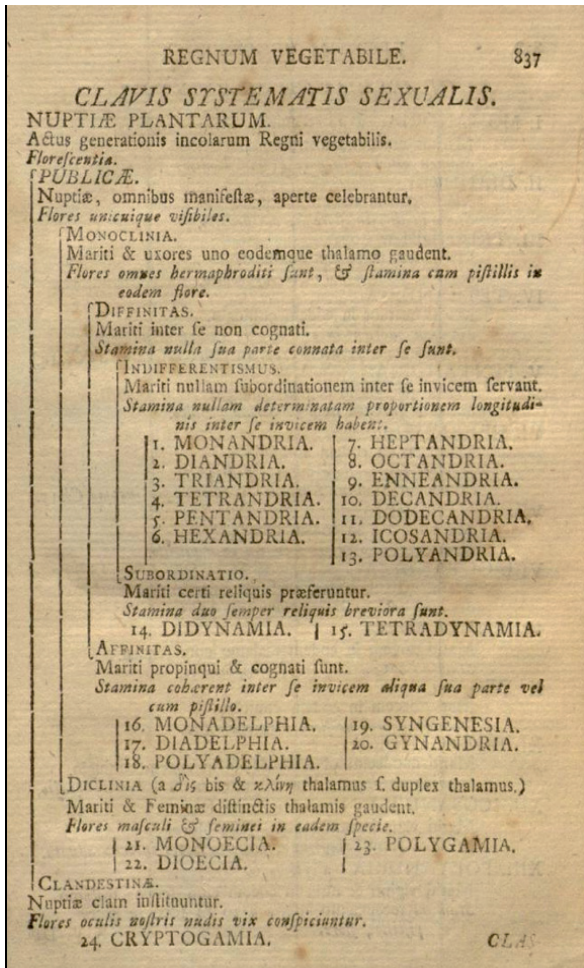
lél. A *Filicales* (páfrányok, lényegileg a harasztok) közé sorolta a cikászokat, a *Musci* (lombosmohák) között bukkant fel a korpafű, az *Algae* (moszatok) csoportjában szerepeltek a májmohák (ami ugyan nomenklaturai problémákat később sem okozott, vö. 1.4.1 rész első bek.), a becősmohák, a zuzmók és a rezgőgomba (*Tremella*). A negyedik rendben (*Fungi*) viszont csak ma is ismert gomba-taxonok szerepeltek. Ugyanakkor egyes algák (pl. *Corallina*, *Volvox*) az állatok osztályozásában, a férgek között kaptak helyet. A későbbi munkákból ezek a durva „hibák” fokozatosan eltűntek, pl. a Diószegi & Fazekas-féle (2.1 cédula) fordításban a korpafűvek már a harasztok között vannak feltüntetve. Bár a német C. G. D. Nees von Esenbeck (1776–1858) és főképpen a svéd E. M. Fries (1794–1878) a gombáknak megkülönböztetett figyelmet szentelt, ez a csoport igen sokáig növény maradt mindenki számára. Haeckel tölgydiagramján (1.36 ábra) ugyan külön oldalágat képeznek, a zuzmókkal együtt (*Inophyta* vagy fonalas növények, *Nematophyta* néven); ezt az összevonást mai szemmel is helyeselhetjük. Időközben, a mikroszkópia fejlődésével párhuzamosan egyre több ismeret gyűlt össze az algákról. Haeckel 1866-os növényi törzsfáján már számos csoportjuk megjelenik (csillárkamoszatok, barnamoszatok, vörösmoszatok, valamint az *Archeophyta* néven nevezett igen vegyes társaság, főleg egysejtű szervezetekkel). A Engler (1844–1930) 1892-ben ennél is több algacsoportot tárgyalt, külön törzsbe sorolva például a kovamoszatokat és a járommoszatokat. A növények rendszerébe azonban a prokariótákat is bevonta *Schizophyta* néven (ami jelentős visszalépés volt Haeckel osztályozásához képest, amelyben lényegileg a *Moneres* felelt meg a baktériumoknak, l. a következő bekezdést). A 20. század első kétharmadában a növényrendszertan művelői ragaszkodtak Engler szemléletéhez, amire a legjobb példa Soó R. (1903–1980) felfogása: az 1963-ban megjelent könyvében ő is a növények között tárgyalta a baktériumokat („*Bacteriophyta*”), sőt a vírusokat („*Virophyta*”) is.

2.1 ábra. A növény fogalmának meghatározása J. Jung *Isagoge Phytoscopica* című, a szerző halála után 1747-ben megjelent munkájának első oldalán: *Planta, φυλον, est corpus vivum non sentiens; sive est corpus certo loco, aut certae sedi affixum, unde Nutriri, Augeri, denique se Propagare potest.*



a

b



2.2 ábra. Linné (1758, p. 837) növényosztályozása a *Systema Naturae* 10. kiadásából (a) és ennek magyar változata Diószegi és Fazekas fordításában (b).

## 2.1 cédula: A magyar botanika klasszikusai

Diószegi Sámuel (1761–1813) református lelkész és sógora, Fazekas Mihály (1766–1828) költő, főhadnagy, mindkettő botanikus, nevéhez fűződik az első hazai, tudományos alaposággal szerkesztett növénytani munka. Az 1807-ben Debrecenben megjelent *Magyar Fűvész Könyv* a „két magyar hazában található” növényeket mutatja be Linné „alkotmánya szerént” 608 oldalon. A szerzők nem arra törekedtek, hogy Linné *Systema vegetabilium*-át egy az egyben lefordítsák, „nem ítélnék szükségesnek magyarul nevezni azon Indiai plántákat melyeket a mi földünkön soha sem fogunk látni”. Ez teljesen érthető, hiszen a magyar nyelv akkoriban nem bővelkedett botanikai kifejezésekben. A nyelvújító mozgalom részeként azonban a szerzőpáros új neveket honosított meg, és számos szakkifejezést vezetett be a tudományba, mint például a szírom, a porzó és a bibe. Különösen jól sikerült Linné összefoglaló táblázatának átültetése (2.2b ábra). Elsősorban az őshonos fajokra koncentráltak, de a természetű fajok és a dísznövények sem maradtak ki. A kötet folytatása, azaz „praktika része”, az *Orvosi Fűvész Könyv* 1813-ban jelent meg csaknem 400 oldalon. Ebben egy hosszú általános részt követően a 24 osztályba csoportosítva tárgyalják a gyógyászati és mezőgazdasági szempontból fontos növényeket, hazaiakat és idegenhonosakat egyaránt. Az érdekesség kedvéért álljon itt egy lista azon nevekből, amelyek valamiért nem állták ki az idő próbáját: hímboj (ricinus), gonye (földitök), leptse (békalencse), tsigatső (lucerna), kacsanyak (infű) és szigoráll (veronika).

Az élővilág egészéről alkotott felfogásunk, a főbb csoportok elkülönítése, az úgynevezett megataxonómia azonban már száz évvel korábban szakított a dogmatikus növény-állat dichotómiával, vagyis azzal, hogy az élőlények vagy állatok, vagy növények lehetnek. A brit J. Hogg (1800–1869) 1860-ban javasolta egy újabb birodalom bevezetését: *Protoctista* néven tárgyalta az egysejtűeket és más „alacsonyabb rendű” csoportokat, mint például a szivacsokat. Szerinte ezek jóval előbb léteztek, mint az állatok és a növények, ezért teljesen jogos külön birodalmat elkülöníteni számukra. Ezt fejlesztette tovább Haeckel pár évvel később: az élővilág törzsfája (1.25 ábra) három fő ágra válik a tövénél (*Radix communis*), ahol a legegyszerűbb élő szervezetek, a sejtmag nélküli egysejtűek (*Moneres*) vannak. Tehát Haeckel szemlélete szerint is van még egy, a növényekkel és állatokkal egyenrangúan kezelhető nagy természetes csoport, a sejtmagvas egysejtűek (*Protista*), amelyeket a fa középső fő ágára helyezett. Hogg és Haeckel javaslatai rendszertani változások olyan sorozatát indították el, amelyek friss fejleményeként ma már egészen másféleképpen nézünk a növényekre, az állatokra és az egysejtűekre is – de az igazi nagy áttörésre sokáig, a 20. század végéig várni kellett.

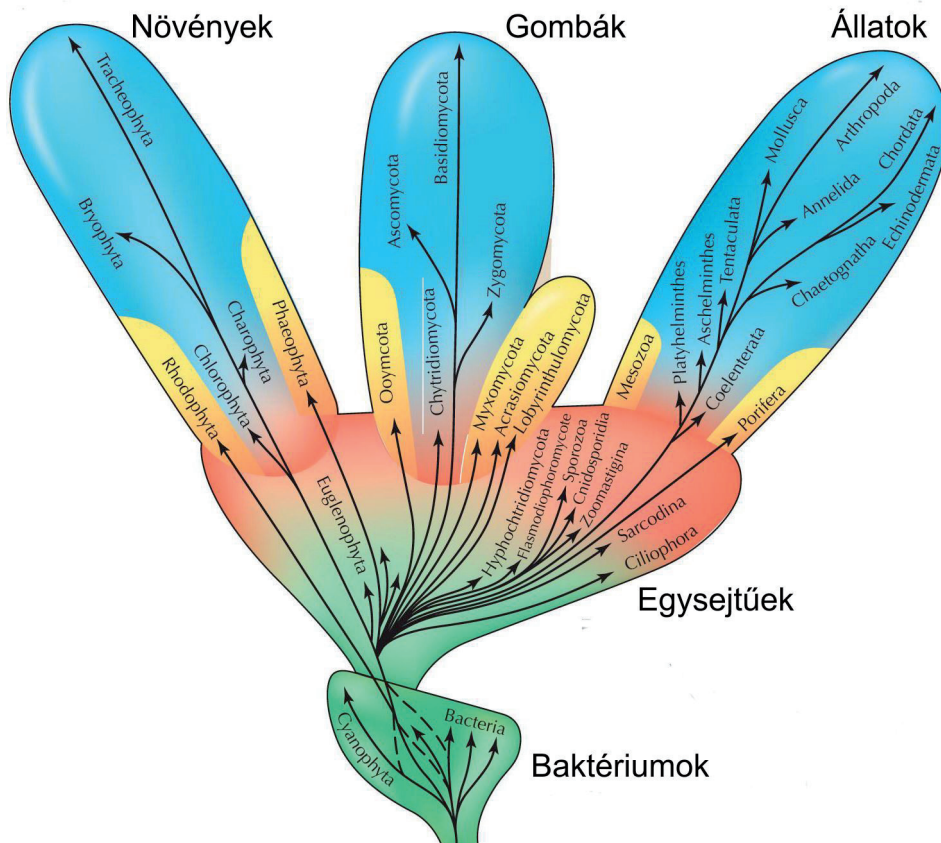
Az első lényeges előrelépés a *prokarióta* és az *eukarióta* szerveződési szint felismerése volt. A francia E. Chatton (1883–1947) használta először ezt a két fogalmat (1925), bár a prokarióták érdemi definíciója még váratott magára (l. 5. lábjegyzet). A prokarióta (azaz a bakteriális) sejtben nincs sejtmag, nincsenek sejtszervecskék, szemben az eukarióta sejtrel – hogy a számos eltérés közül csak a két legfeltűnőbbet említsük. Az a szemlélet, miszerint az élővilág felosztása alapvetően a sejtben belüli szerveződés kérdése, meghatározó volt abban, hogy a természetes osztályozásokról alkotott korábbi elképzelések hamarosan radikálisan megváltoztak. Így volt ez annak ellenére, hogy már Haeckel szerint is a magvas és a magnélküli sejtek kö-

zött legalább akkora a különbség, mint a „hidra és egy gerinces, vagy egy egyszerű alga és egy pálma között”. 1938-ban az amerikai H. F. Copeland (1902–1968) a prokariótákat lényegében véve azonosította Haeckel *Moneres*-ével, míg az eukariótákon belül megtartotta Hogg *Protoctista* birodalmát – azaz a sejtmaggal bíró egysejtűeket, hozzájuk sorolva a gombákat és az összes nem zöld algát is – a (soksejtű) állatok (*Animalia*) és a növények (zöld algák, mohák és száras növények, *Plantae*) mellett. Ezzel sok évszázados, sőt évezredek szemléletnek mondott ellent, hiszen *kiemelte a gombákat a növények közül, s a növények kategóriáját a zöld színűekre szűkítette le*. Egy későbbi munkájában (1956) a prokariótákat *Mychota* névvel illette, a növények (*Plantae*) birodalmának összetételét pedig az alábbiak szerint pontosította:

„Szervezetek, melyek sejtjeiben élénk zöld színű kloroplasztiszok vannak, bennük klorofill a és b, karotin és xanthofill pigmentekkel, másokkal nem; s amelyek cukrot, valódi keményítőt és valódi cellulózt termelnek.”

Ez egy figyelemre méltó meghatározás, amire még vizsgatérünk. Fontos megjegyeznünk, hogy Copeland a *Protoctista* birodalomba osztotta a vörösmozzatokat, a barnaalgákkal és a gombákkal egyetemben.

A szakmáját tekintve ökológus, R. H. Whittaker (1920–1980) a fő táplálkozási típusok alapján jogosnak látta (1969), hogy a „fotoszintetizálókat” (növények), az „emésztőket” (állatok) és a táplálékukat „abszorpcióval felvevőket” (a gombákat) külön birodalomnak tekintse. Véleménye szerint mindhárom a *Protista* birodalomból származtatható (2.3 ábra), amelyben csak egysejtűek szerepelnek. Az ötödik birodalom a „legalsó”, vagyis a prokarióták. Whittaker az ugyancsak amerikai L. Margulisszal (1939–2011) közös munkájában (1978) lényegileg megtartotta Copeland osztályozásából az egysejtűeket, a koloniális szerveződésű egysejtűeket



2.3 ábra. Whittaker „öt-birodalmas” rendszere Barton et al. (2007) után, tulajdonképpen egy kaktuszdiagram.

és más, egyszerűbb soksejtű formákat (a már régebben bevezetett *Protoctista* néven). Osztályozásuk azonban nem volt teljesen logikus: ugyanebben a csoportban szerepeltek például a kovamoszatok, a sárgamoszatok és a zöldmoszatok is, míg a barna- és vörösmoszatok már a növényekhez kerültek – vagyis a táplálkozási forma és a kloroplasztiszok színe sem volt igazán döntő az osztályozásban. A növényekkel ellentétben az állatok birodalma – érthető módon – sokkal jobban egyezett a mai elképzelésekkel. A Whittaker-Margulis-féle „öt-birodalmas” osztályozás egy-két évtizedig uralkodó volt a biológiai tankönyvekben. Lényegében véve a lamarcki evolúciós szemléletet tükrözte, s így nem meglepő, hogy két fő birodalom, a „gombák” és a „növények” hamarosan polifiletikusnak bizonyult, nem is beszélve a *Protoctista* mesterséges jellegéről.

## 2.1 A modern növényfogalom kialakulása

A biokémiai ismeretanyag növekedésével párhuzamosan egyre többet tudtunk meg a prokarióta és eukarióta sejtek belső, ultrastrukturális sajátosságairól is. Ennek eredményeképpen az egysejtű állapotot – Whittaker és Margulis rövid ideig uralkodó felfogásával szemben – ma már korántsem tekintjük elsődlegesnek (egyáltalán: fontosnak) a rendszerezés szempontjából, s csupán az

élő anyag alapvető szerveződési szintjét látjuk benne. Ma már jól tudjuk azt is, hogy az egysejtűek világán belül jóval nagyobb citológiai, biokémiai és genetikai eltérések mutatkoznak, mint mondjuk, az állatok és a növények között. Vannak egysejtűek, amelyeket teljes bizonyossággal a növények közé sorolhatunk, ugyanakkor viszont kiderült: a korábban egysejtű állatnak tartott szervezetek jelentős része igen távol esik az állatok országától – amelyben egysejtű gyakorlatilag nem is maradt. Éppen az egysejtűek alaposabb megismerése vezetett a megataxonómia jelentős átalakulásához. A velük történtek megismerése tehát alapvető a filogenetikai viszonyok és a modern növényfogalom kialakulásának megértéséhez.

### 2.1.1 A citológiai „forradalom”

A sejttanra alapozó osztályozás úttörője az angol T. Cavalier-Smith (1942–2021) volt, aki többnyire egyedül, de olykor munkatársaival együtt igen sok javaslatot tett közzé az 1981–2015 közötti időszakban. Alapos irodalmi tájékozottsága és saját vizsgálatai az eukarióta egysejtűek osztályozásának teljes átdolgozására ösztönözték. Az ultrastrukturális és egyéb sejttani ismérvek (pl. az ostorok száma, mérete, szerkezete, a centriólumok felépítése, a mitokondriumok belső

**2.1 táblázat.** Cavalier-Smith „egyszerűsített” megataxonómiai rendszere 1981-ből.

Szuperkingdom	Kingdom	Szubkingdom	Példák
1. Prokaryota	1. Bacteria	1. Eubacteria	cianobaktériumok
		2. Archebacteria	
2. Eukaryota	1. Fungi	1. Eufungi	bazidiumos gombák
		2. Ciliofungi	rajzospórák gombák
	2. Animalia	1. Parazoa	galléros ostorosok, szivacsok
		2. Mesozoa	sejthalmazosok
		3. Metazoa	állatok
	3 Protista	1. Protozoa	páncélos ostorosok, csillósok, nyálkagombák, foraminifera, radiolaria
		2. Euglenozoa	euglénák
	4 Plantae	1. Biliphyta	kékeszöld algák, vörösalgák
		2. Viridiplantae	mohák, harasztok
	5 Chromista	1. Cryptophyta	garatos ostorosok
2. Chromophyta		barnamoszatok, kovamoszatok	

felépítése, speciális sejtorganellumok megléte vagy hiánya, a sejtosztódás módja, a sejtfal, a táplálkozás mikéntje, a színanyagok típusa stb.) kiemelt fontosságúak voltak ebben a munkában. Cavalier-Smith gyakran módosította, finomította rendszerét; és a szuper csoportok és törzsek száma és tartalma oly sokszor változott, hogy eme folyamat minden részletéről itt nem számolhatunk be. Kritikusai szerint nem is volt mindig következetes az osztályozásban, és a régi nevek átvételében sem, vagyis saját maga is valamennyire megnehezítette javaslatainak széles körű elfogadását.

Figyelmünket most a számunkra legfontosabb eukarióta csoportokra összpontosítjuk. Cavalier-Smith egyik legelső jelentős eredménye a *Chromista* birodalom (kingdom) elkülönítése volt. Ebbe kerültek például az egysejtű mézmoszatok (*Haptophyta*), a garatos ostorosok (*Cryptophyta*) és kovamoszatok (*Bacillariophyta*), a főleg egysejtű sárgamoszatok (*Chrysophyceae*) és sárgászöld moszatok (*Xanthophyceae*), az óceánok hatalmas termetű barnalgái (*Phaeophyta*) és a korábban gombának tekintett petespórák „gombák” (*Oomycetes*) is (2.1 táblázat). Az idetartozó szervezeteknek mitokondriumi csöves szerkezetűek, szemben a kékeszöld moszatok, a vörösmoszatok és a zöld növények lemezes belső felépítésű mitokondriumaival (l. még 2.5 cédula, 70. oldal). Cavalier-Smith, ez utóbbiakat tekintette növénynek (*Plantae*), ily módon kibővítve Copeland növénykategoróját. A *Plantae*-n belül két fő evolúciós vonalat különített el: a kékeszöld moszatok (*Glaucophyta*) és a vörösmoszatok (*Rhodophyta*) a *Biliphyta* regnumba kerültek (a kloroplasztisban fikobiliszómák vannak, a ke-

ményítő a citoszolban tárolódik), míg a zöld növények (zöldalgák, mohák, hajtásos növények) a *Viridiplantae* regnumba (klorofill b, fikobiliszómák nincsenek, a keményítő a kloroplasztiszon belül tárolódik).

Cavalier-Smith következő javaslata (1991) az *Alveolata* csoport elkülönítése volt. Ebben erősen eltérő táplálkozási formák figyelhetők meg a fagotrófiától a parazitizmuson át a fotoszintézisig. Ugyanakkor minden idesorolt szervezet megegyezik abban, hogy a plazmamembrán alatt kis zsákocskák, alveólusok mutathatók ki (szünapomorfia!), s emellett még mitokondriumaik is hasonlóak, csöves szerkezetűek. Általánosan ismertek közülük a csillósok (*Ciliata*) és a páncélos ostorosok (*Dinophyta* vagy *Dinoflagellata*), valamint a spórák egysejtűek, pl. a malária kórokozója (*Plasmodium*). Ez utóbbiak az *Apicomplexa* törzsbe kerültek, melynek neve a sejt csúcsi részén található, a gazdasejtbe való bejutást segítő organellumra utal.

Az alveólusos egysejtűek mellett Cavalier-Smith másik két, viszonylag egységes egysejtű-csoportot is magasabb rangra emelt 2002-ben. A *Rhizaria* szuper csoport tagjait túlnyomórészt az amőboid, állábakkal (vagy gyökérlábakkal) való mozgás jellemzi. Az idetartozó foraminiferák és radiolariák („sugárállatkák”) ráadásul külső vázat is viselnek. Mitokondriumaik csöves szerkezetűek. Az *Excavata* csoport tagjai többnyire ostorosok, sokukat a sejt „hasi” oldalán húzódó nyílás jellemzi, melynek a táplálékfelvételen van szerepe (excavata = vájatos, latin). Legismertebb képviselőik a zöld szemesostorosok (*Euglenozoa*) és az álomkór-ostorosok (*Trypanosoma*). Mitokondriumaik nem egységes felépítésűek – már ha vannak. Több eukarióta

egysejtű ugyanis nem rendelkezik mitokondriumokkal. Ezeket korábban Cavalier-Smith (1993) *Archezoa* néven külön birodalomban szerepeltette a rendszerben – feltételezve, hogy ez a sejtípus egyfajta „átmenetet” képvisel a mitokondriumos eukarióták felé (a név is „ősi állat”-ra utal). Nukleotid szekvenciák elemzése később azonban megmutatta, hogy az archezoák nagy része az *Excavata* csoportba sorolható. Szó sincs átmeneti állapotról, mert a mitokondriumok hiánya másodlagos, főképpen az oxigénhiányos parazita életmódnak betudható jelenség (l. 2.5 cédula), karakter-visszaforulás csupán. Ezzel az *Archezoa* kategóriája el is veszítette rendszertani jelentőségét, amit maga Cavalier-Smith (2003) is elfogadott.

A fent említett csoportok mindegyike Cavalier-Smith szerint az eukarióta sejt ősi, kétostoros állapotát így vagy úgy megőrző ún. *Bikonta* kládon van, szembeállítva az *Unikonta* tagjaival, melyeket alapesetben egy ostor jellemez. Ez utóbbiak között igen érdekes a gombák és az állatok helyzete. Vannak ugyanis olyan gombák (rajzospórás gombák, *Chytridiomycota*), melyek spórái a sejt hátulsó végén található ostorral hajtják magukat előre, csakúgy mint az állatok hímvarsejtjei. Ezt a kapcsolatot már 1987-ben felismerte Cavalier-Smith, aki a gombákat az állatokkal egy nagy csoportba, a „hátulsó ostorosak” (*Opisthokonta*) kládjára helyezte. Emellett szól az is, hogy a legtöbb gombának és az állatoknak hasonló, lemezes belső szerkezetű mitokondriumai vannak. Cavalier-Smith javaslatát vonakodva fogadta a tudományos világ, hiszen – mint a fentiekben már említettük – a gomba-növény rokonság korábban szinte kizárhatatlanul belevésődött a biológusok gondolkodásába. 1993-ban azonban Wainright és munkatársai egyértelműen bizonyították, hogy a gombák és az állatok a riboszomális RNS-szekvenciák alapján közeli rokonok, vagyis testvérek az élet kladogramján, és mindketten egyforma távol vannak a növényektől! Az *Unikonta* még sok más kisebb-nagyobb csoportot is tartalmaz, közülük elsősorban az *Opisthokonta* testvércsoportját kell megemlítenünk. Ezt az amőbák (ahová a vérhas okozó *Entamoeba* is tartozik) és a nyálkagombák alkotják, elnevezése *Amoebozoa*. Nevük mutatja, hogy a nyálkagombák szintén amőbaszerű lények, de van egy nyeles, spóratermő életszakaszuk is. Emiatt sorolták be őket korábban a gombák közé, s innen ered az elnevezés is. A spóratartó egyébként sok különálló sejt sajátos aggregátuma, a sok közül az egyik első lépés a soksejtűség felé.

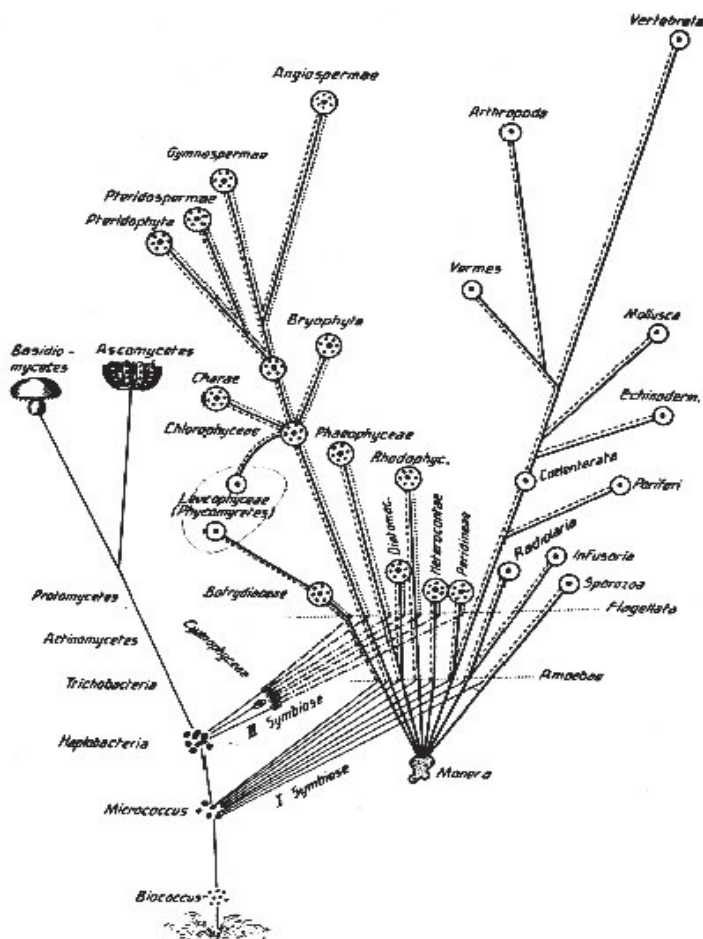
### 2.1.2 A kloroplasztisz, egy sok szempontból figyelemre méltó organelum

A növények életében kiemelt fontosságú sejtorganelumról, a kloroplasztiszról és színanyagairól eddig viszonylag keveset szóltunk, holott ismertük nélkülözhetetlen az élővilág evolúciójának és – következőképpen – osztályozásának a megértéséhez.

Indokolt tehát külön részben tárgyalni ezt a témát, ami egyébként is egy igen tanulságos mellékvonalat képvisel a biológiai osztályozás „makro”-históriájában.

A német ökológus, A. F. W. Schimper (1856–1901) – akinek mellesleg az „esőerdő” fogalmát is köszönhetjük – már 1883-ban észrevette, hogy a növényi sejtekben található szintestek nem „újonnan keletkeznek”, hanem egyszerű hasadással szaporodnak csakúgy, mint a kéalgák (ahogy annak idején nevezték a cianobaktériumokat). Megsejtette, hogy a növény tulajdonképpen két különböző organizmus konzorciuma. Mások is felismerték (pl. Haeckel) a kéalgák és a kloroplasztiszok közötti párhuzamosságot, és felvetették a növényi sejt szimbiotikus eredetének lehetőségét. Az orosz K. S. Merezkovszkij (1885–1921) 1905–1910-ben pedig már egy koherens tudományos elmélettel is előállt. Elsősorban a kovamoszatok érdekelték, de jól ismerte a zuzmókat, a zooxantellák és állatok kapcsolatát és általában a szimbiotikus eredetű szervezeteket. Nem volt tehát nagy logikai ugrás számára, hogy ismereteit a sejtek együttélésének már előtte felfedezett más formáira is kiterjessze. Bevezette a szimbiogenezis fogalmát, utalva arra a folyamatra, amelyben két egyszerűbb sejtől nagyobb, összetett felépítésű sejt alakul ki. Baktériumokból „levezetett” kéalgák (*Cyanophyceae*) bekebelezésével magyarázta a kloroplasztiszok eredetét, amelyeket a növényi sejt „kis zöld rabszolgáinak” nevezett (2.4 ábra). Az evolúció fő mozgatóerejét Merezkovszkij a szimbiogenezisben látta, s úgy vélekedett, hogy a különféle színű kloroplasztiszok más és más cianobaktériumoktól származnak. Szerinte a növények egyes csoportjai ily módon több vonalon, egymástól függetlenül alakultak ki. Sőt mi több, az eukarióta sejt magját is baktérium-leszármazottnak tekintette. Szerinte a sejtmag is több különböző útvonalon épült be a sejtbe, még a kloroplasztiszok keletkezését megelőzően. A gombákat viszont, ahogy a 2.4 ábrán is látható, teljesen külön, közvetlen baktérium leszármazottként kezelte.

Az orosz tudós elképzelései elég nagy vitát kavartak, főleg a sejtmag eredetét illetően, bár az egyetértők táborában igen kicsiny volt. A francia P. J. Portier (1866–1962) 1918-ban pedig azzal az ötlettel állt elő, hogy a mitokondriumok is szimbiogenetikus eredetűek és baktériumoktól származnak. 1927-ben az amerikai I. E. Wallin (1883–1969) is hasonlóan vélekedett. Érdekes tény, hogy Merezkovszkij ismerte és ellenezte Portier felvetését, mert szerinte ez a hipotézis az ő elméletének teljes kudarcát jelentette volna. Ezután a biológia könyvek ezekről az elképzelésekről legfeljebb becsmélő jelzők kíséretében szóltak, és tarthatatlannak tekintették. Nem keltett sokakban gyanút H. Metzner 1952-es felfedezése sem, miszerint a *Spirogyra* zöldalga kloroplasztiszai DNS-t lehetett kimutatni (l. még Stocking & Gifford 1959, Ris & Plaut 1962). Egy darabig szinte senkit se foglalkoztatott az a kérdés, hogy



2.4 ábra. Merezskovskij (1910) „életfája” leginkább egy akrón filogenetikai fának felel meg. A baktériumok és a gombák evolúciós vonala elkülönül a növények és állatok fájától, a kapcsolatot az I. szimbiózis (sejtmag) és a II. szimbiózis (kloroplasztisz) többszörös bekövetkezése jelenti.

„mit keres” egyáltalán a nukleinsav a szintestekben. Amikor az amerikai Margulis (nevét az öt-birodalmas osztályozással kapcsolatban már megismertük) a 60-as években újra „felfedezte” a már szinte teljesen elfelejtett elméletet, és kiterjesztette azt más organelumokra (ostor, csilló) is, a tudományos közvélemény még mindig erősen szkeptikus volt. Margulis kéziratát – a szerző visszaemlékezései szerint – 15 újság utasította el, míg végül a *Journal of Theoretical Biology* szerkesztői beadták a derekukat. A kérdéses cikk<sup>1</sup> ma már klasszikusnak számít a sejtbológia/evolúcióbológia irodalmában, csakúgy mint Margulis 1970-ben megjelent könyve, az „*Origin of Eukaryotic Cells*” is, amelyet a Yale egyetem kiadója gondozott. Margulis zsenialitásának és közismerten szívós munkájának köszönhetjük, hogy az *endoszimbiogenézis*<sup>2</sup> elmélete ma már teljesen elfo-

gadottá vált, és alapul szolgál számos makroevolúciós esemény megmagyarázásához. Közvetve neki köszönhetjük tehát könyvünk pontos tematikáját is.

Ma már bizonyított tény, hogy a kloroplasztiszok egy ősi eukarióta által bekebelezett, megemésztetlen, sejtszervecske formájában állandósult cianobaktérium leszármazottai (2.6 cédula). Erről a témáról még sok szó lesz ebben a fejezetben. A mitokondrium eredete is egyértelmű: ősei a ma is élő  $\alpha$ -proteobaktériumok egykori rokonsági körébe tartoztak (2.5 cédula) – bár az endoszimbiogenézis folyamatának részleteiről, pl. az ősi baktériumot bekebelező gazdasejt milyenségéről, illetve magának az eukarióta sejtnak az eredetéről már igencsak megoszlanak a vélemények. Margulis megállapításainak jelentőségét az sem csorbítja, hogy az ostorral kapcsolatban már rossz nyomon járt: a flagellum és cilium általa felvetett bakteriális (konkrétan: spirochaeta) eredete ugyanis teljes bizonyossággal kizárható.

### 2.1.3 Az elsődleges endoszimbiózis

A fotoszintetizáló eukaróták mindegyikét korábban növénynek tartották, kloroplasztiszai azonban különböző színanyagokat tartalmaznak, és szerkezetük is igen változatos. Leggyakrabban kettős membrán határolja

1 Sagan (1967). A szerző Lynn Alexander néven született, majd felvette első férje nevét (Sagan), míg a Margulis név a második férjének köszönhető. Ebben a cikkben Margulis Schimper nevét egyáltalán nem említi, és Merezskovskijra is csak egyszer hivatkozik, úgy általábanosságban.

2 Ebben a fejezetben endoszimbiózis alatt voltaképpen a sejten belüli szimbiózist értjük, ezért az „endocitoszimbiózis” kifejezés pontosabb lenne, megkülönböztetésül a szervezeten belüli, pl. a bélcsatornához kötött szimbiózistól. Az endocitoszimbiózis fogalma azonban még nem terjedt el széles körben.

őket. Biokémiai vizsgálatok arra utaltak, hogy ezek a bekebelezett cianobaktérium kettős sejthártyájának felelnek meg. Egy harmadik, a fagocitáló vakuólum<sup>3</sup> membránja viszont az evolúció során feloldódott, csak úgy mint a cianobaktérium peptidoglikánból álló sejtfa (néhány kivétellel, lásd *Glaucophyta*, 3.3 rész). Annak az egykori eukariótának, amely a cianobaktériumot megtartotta és organellum formájában sejtjeibe integrálta, jelenlegi tudásunk szerint „mindössze” három ma élő közvetlen leszármazott vonala, pontosabban utód-kládja van. Azokról van szó, amelyeket Cavalier-Smith korábban már említett *Plantae* csoportja foglal magába, vagyis a kékeszöld moszatokról, a vörösmoszatokról és a zöld növényekről (2.5 ábra). Az *elsődleges* endoszimbiogenezis folyamatára, illetve régi mivoltára utal a *Plantae* klád másik két elnevezése, a *Primoplantae* (elsődleges növények) és az *Archaeplastida* (ősi plasztisszal rendelkezők) is. Ahogy már említettünk, könyvünk tematikája erre a csoportra korlátozódik majd: a tudomány mostanság csak ezeket tekinti növénynek.

#### 2.1.4 Ami már nem növény

Feltűnő, hogy a többi fotoszintetikus csoportban a kloroplasztiszt nem a megszokott kettős membrán határolja, hanem három, sőt akár négy-öt membrán is körülveheti. A barnamoszatokról, a kovamoszatokról, a zöld szemesostorosokról, a páncélos ostorosokról és sok más kisebb-nagyobb csoportról van szó, amelyeket hosszú időn át a növényrendszertan ismertetett. Növényi mivoltuk – a gombákkal ellentétben – sohasem volt vita tárgya, legalábbis az utóbbi évtizedekig nem. Mi indokolja tehát különválasztásukat? Mi a sejthártyák számbeli növekedésének az üzenete? A két kérdésre a választ a bővített endoszimbiózis elmélet adja meg: ezek a fotoszintetizáló, tehát növénynek *tűnő* szervezetek nincsenek filogenetikai rokonságban az ősi kloroplasztisszal rendelkezőkkel. Jó részük (pl. barnamoszatok, sárgamoszatok, kovamoszatok) Cavalier-Smith *Chromista* csoportjába tartozik, amelyeket a már ismertetett tulajdonságokon kívül az köti össze egymással (s választja el a *Plantae*-től), hogy kloroplasztiszaik egy eukarióta sejt, nevezetesen egy vörösalga bekebelezéséből származnak! Általánosságban négy membrán határolja őket: a bekebelezett vörösalga kloroplasztisza (egykori cianobaktérium) két membránjához a vörösalga sejthártyája és a befogadó sejt megmaradt fagoszomális membránja adódik. A vörösalga-eredetet a kloroplasztiszból fellelhető DNS és a vörösmoszatok DNS-ének összehasonlító molekuláris elemzése egyértelműen bebizonyították. Ez a *másodlagos* endoszimbiotikus eredetű vörösalga kloroplasztisz azonban nemcsak a *Chromista* csoportban, hanem az

*Alveolata* egyes tagjaiban is fellelhető: működő formában megvan a páncélos ostorosok többségének a sejtjeiben, és – nem kis szenzációt keltve a tudományos világban – csökevényes formában előkerült az *Apicomplexa* kládba tartozó (egykoron „állati”) egysejtűek némelyikéből, mint például a malária kórokozójából is. Még nagyobb szenzáció volt, amikor kiderült, eme paraziták *Chromera* és *Vitrella* nevű rokonai aktív fotoszintetizálók! Cavalier-Smith és sokan mások kezdetben úgy vélték, hogy a vörösalga bekebelezése – hasonlóan a cianobaktériuméhoz – egyszeri esemény lehetett, s ezt csak úgy lehetett elképzelni, ha a *Chromista* és az *Alveolata* egy kládra kerül, feltételezve, hogy a közös ősök szerezték meg a kloroplasztiszt. Eme *chromalveolata* hipotézis (Cavalier-Smith 1999) támogatói nem jöttek zavarba attól sem, hogy az alveolaták többségében még csökevényes kloroplasztisz sem mutatható ki: a hiányt a kloroplasztisz teljes elvesztésével magyarázták, ami egymástól független evolúciós vonalakon többször is előfordulhatott. Ez a mozzanat, mint kiderült, egyáltalán nem lehetetlen, hiszen egyes csillósokból – bár kloroplasztiszaik közismerten nincsenek – nagyszámú kloroplasztiszgént sikerült kimutatni. Ezek nagy eséllyel egy korábbi alga-szimbiota nyomai, a kérdés csupán az, hogy az alga állandósult organellum volt-e, vagy csak a csillós egysejtűben rövid ideig működő, fagocitózissal bekebelezett szimbiota, azaz „lopott plasztisz” (kleptoplasztisz). Ez utóbbira a biológia számos példát ismer, pl. a *Strombidium* nevű csillósok különféle algatáplálékból származó kloroplasztiszokat akár egy hétig is működőképes állapotban tartanak – mindvégig hasznot húzva azok fotoszintéziséből.

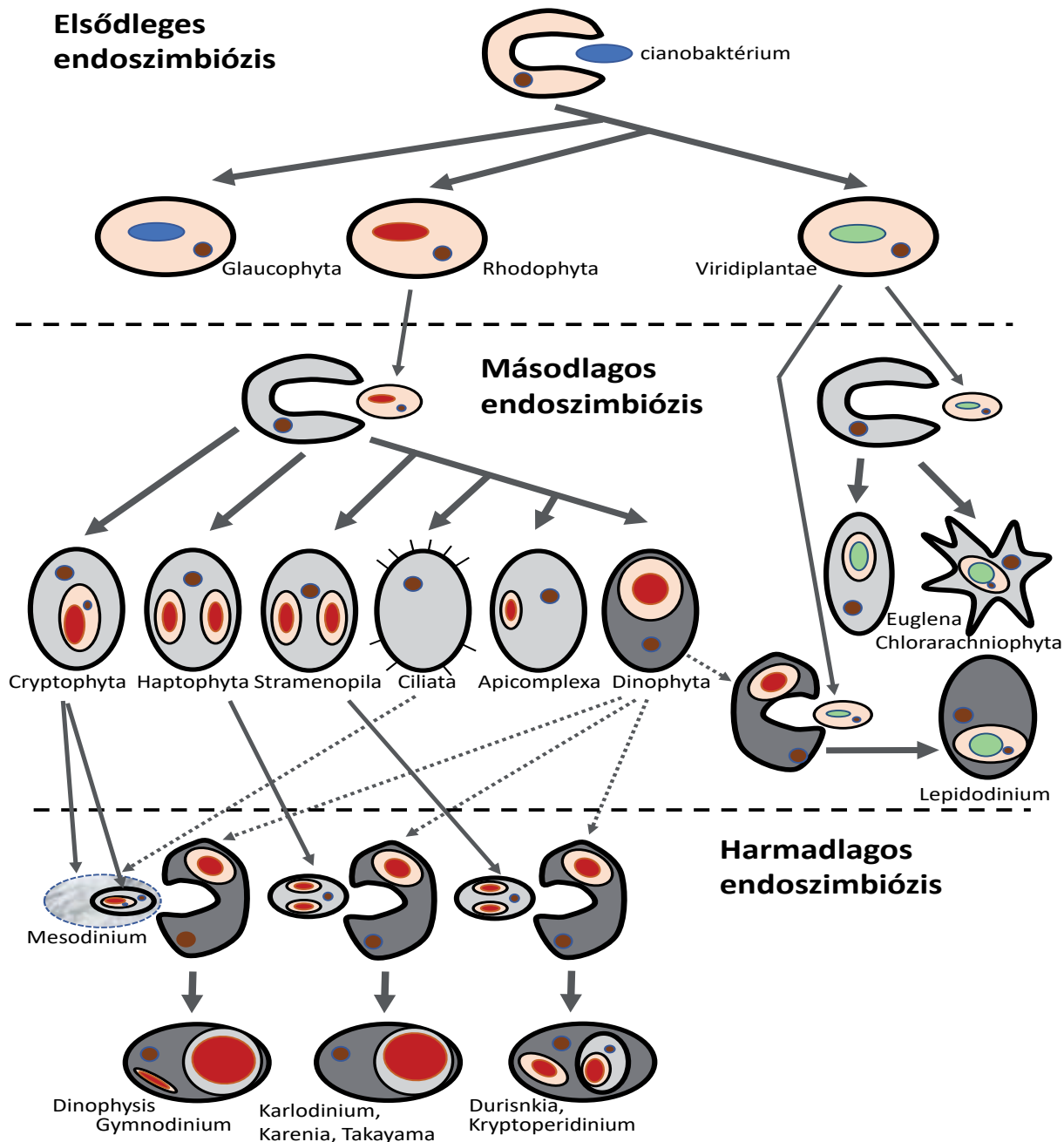
Másodlagos eredetű kloroplasztiszt azonban nemcsak vörösalgák adtak. Az *Excavata* csoport legismertebb képviselői, a zöld szemesostorosok (euglénák) és a *Rhizaria* kládba tartozó zöld amőbák (*Chlorarachniophyta*) fűzöld színű kloroplasztiszaik eredetileg egysejtű zöldmoszatok voltak – vagyis legalább még egy másodlagos endoszimbiotikus folyamat lezajlott az evolúció során, vélték a kutatók. Cavalier-Smith feltételezte, hogy ez is egyszeri esemény lehetett (*cabozoa* hipotézis), így próbálva kapcsolatot teremteni az *Excavata* és a *Rhizaria* kládjai között. Eltéréseik azonban túl nagyok: pl. az euglénák kloroplasztiszát három membrán határolja (a bekebelezett algasejt membránja esett ki), szemben a zöld amőbák szintestének négyrétegű hártájával, amelyek ráadásul az egykori zöldalga csökevényes sejtmagját is magukba zárják! Ez még valahogy megmagyarázható lett volna, de Rogers és munkatársai 2007-ben bebizonyították, hogy az euglénák és a zöld amőbák kloroplasztisz DNS-e teljesen eltérő algaősökre vezethető vissza – vagyis legalább két, egymástól független endoszimbiotikus folyamat vezetett a zöldalgák szintestté alakulásához (2.5 ábra). A *cabozoa* hipotézis így végérvényesen a megcáfolt teóriák virtuális múzeumába került. Újabb felfedezé-

<sup>3</sup> A kettős sejthártya eredetét újabban vitatják. Egyre több a bizonyíték ugyanakkor, hogy a bekebelező sejt ténylegesen fagotróf volt, de még itt is vannak kérdések.

sek azonban bármikor gazdagíthatják a másodlagos endoszimbiózisról alkotott ismereteinket (2.2 cédula).

De ezzel még nincs is vége a zöldalga-plasztisz történetnek! A *Lepidodinium* nevű páncélos ostoros arról nevezetes, hogy benne nem a megszokott vörösalga, hanem egy zöldalga adja a kloroplasztiszt, történetesen négy membránnal elhatárolva az anyasejt ci-

toplazmájától – ami azt jelenti, hogy a zöldalga endoszimbiogenezis gyakoribb lehetett, mint korábban gondolták. A természet citológiai „Matrjoska babák” képzésére való fokozott hajlandósága azonban nem merül ki a másodlagos endoszimbiózisban sem! Az imént emlegetett páncélos ostorosok körében a kloroplasztiszt akár öt (!) membrán is határolhatja. Ennek magyarázata, hogy az anyasejt egy olyan eukarióta sejtet épített



**2.5 ábra.** Az endoszimbiotikus események három fő típusa és leggyakoribb példái. Vastag nyilak jelzik a közös őstől kifejlődött altípusokat (pl. az elsődleges esetben három ilyen van), vékonyabb nyil jelzi, amikor egy sejt endoszimbiontává válik (pl. egy egysejtű vörösmoszat (*Rhodophyta*) adja a kloroplasztiszt a másodlagos esetek jelentős részében), míg szaggatott nyilak jelzik azt, amikor egy sejt endoszimbionta befogadóvá válik (pl. a *Dinophyta* eseteiben).

## 2.2 cédula: Hatena – a nagy kérdés

Japán kutatók írták le a *Hatena* (= kérdés, japán) *arenicola* nevű ostoros egysejtűt, a heterotróf kétostoros egysejtűeket tartalmazó ún. katablepharid klád (a *Cryptista* része, 2.7 ábra) egy tengeri képviselőjét. Ez jó úton van affelé, hogy a másodlagos endoszimbiozisa egy újabb esetet szolgáltatson: mintha a szemünk előtt zajlana le éppen az endoszimbiotikus folyamat! A sejtek jelentős részében megtalálható a *Nephroselmis* genuszba tartozó zöldalga egy-egy példánya, ami úgy idomul a befogadó sejthez, hogy szemfoltját mindig annak csúcsi végéhez igazítja. A bekebelezést követően az alga elveszti az ostorait és citoskeletonját, a gazdasejt pedig megszabadul csőszerű táplálékfelvő organelumától, átáll autotróf táplálkozásra, és képessé válik a fény felé való mozgásra is. A *Hatena* osztódásakor azonban a zöldalga tétlen marad, így csak az egyik utódsejt örökli a szimbiontát. A másik utódsejt heterotróf módon kénytelen táplálkozni mindaddig, amíg rá nem talál egy még szabad *Nephroselmis* példányra. A zöldalga nélkül azonban nemcsak fotoszintetizálni, hanem osztódni sem tud! Régi vágású tankönyvek akár azt is írhatták volna erről a fajról, hogy hol ragadozó állatként, hol békésen fotoszintetizáló növényként viselkedik.

be kloroplasztiszként, amelyben már egy másodlagos endoszimbionta eredetű kloroplasztisz volt. Például a *Kryptoperidinium* esetében az asszimilációt olyan szintestek végzik, amelyek – szinte hihetetlen – egy kovamoszat bekebelezéséből származnak! Ezt egy találó elnevezés is rögzíti: *dinotóma* (utalva a diatóma, vagyis kovamoszat partnerre). Ennek a *harmadlagos* endoszimbiotikus folyamatnak az eredményeképpen a kovamoszat sejtmagja, riboszómái és mitokondriumai is megmaradtak – a kovahéjtól eltekintve majdnem az egész bekebelezett sejt. Hasonlóan a *Lepidodinium* esetéhez, az újonnan beépült kloroplasztisz kiszorította a korábbi, vörösalga eredetű szintestet. A páncélos ostorosok (2.3 cédula) közismerten a leginkább hajlamosak kloroplasztiszok felvételére, leadására és módosítására. A zöldmoszat és kovamoszat mellett vannak mézmoszatokat beépítő fajok is a *Kareniaceae* csoportban (2.5 ábra). További érdekesség a *Dinophysis* kloroplasztisza, ami lényegében véve egy garatos ostoros (aminek a nevét is tudjuk: *Geminigera*). Ezt azonban nem közvetlenül szerezte be, hanem a *Geminigera*-val táplálkozó *Mesodinium rubrum* nevű csillós egysejtű elfogyasztásával. Nem is igazán tekintjük állandó sejtszervecskének, hanem csak az utódokba át nem jutó kleptoplasztisznak; bár legalább két hónapig életképes, és a bekebelezés bonyolult folyamatában a sejtmagját is elveszíti. Más fajok (pl. a *Gymnodinium* genuszból) közvetlenül kebelezik be a garatos ostorost, de nem ilyen szerencsések az

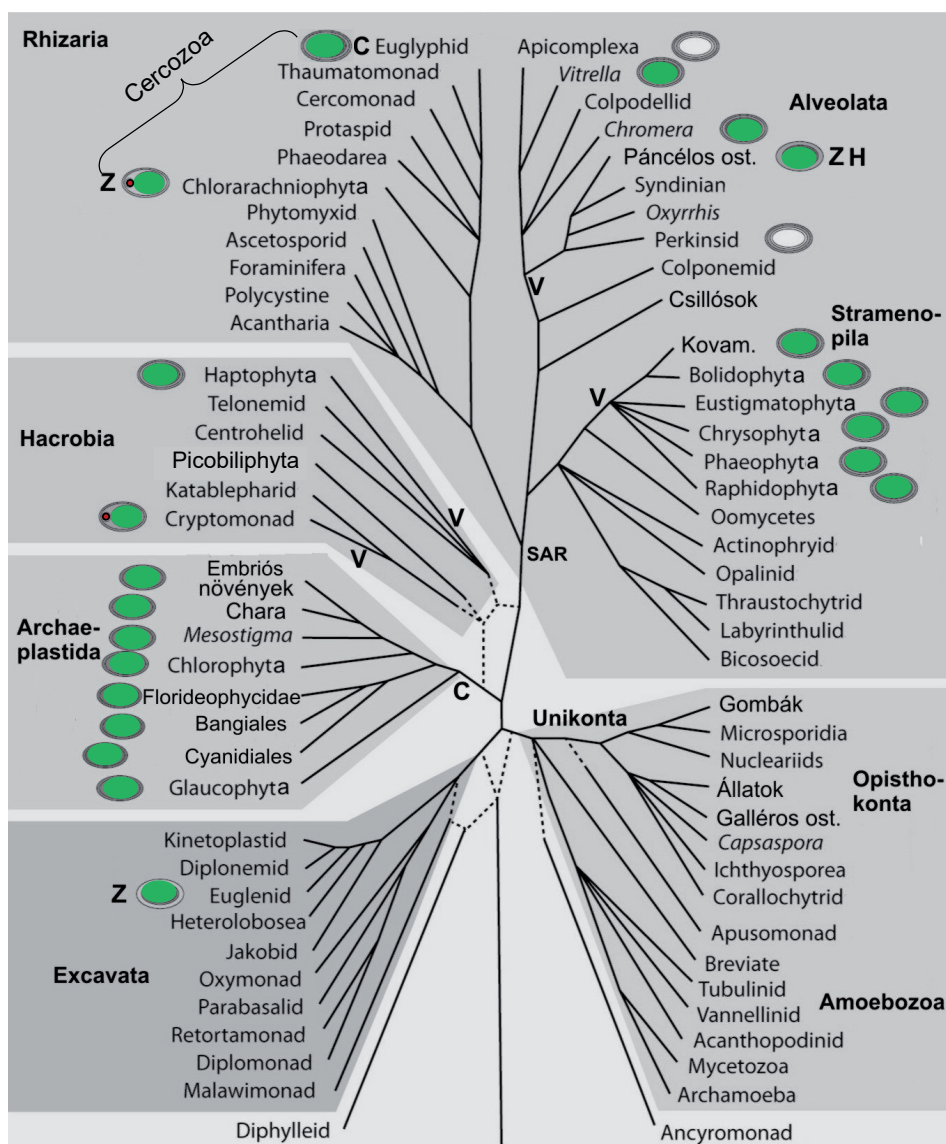
## 2.3 cédula: Az együttélési formák csúcstartói: páncélos ostorosok

A páncélos ostorosok nemcsak egyéb sejtek befogadói és módosítói, hanem valódi szimbiontaként is viselkednek. Zooxantellának nevezik azokat a fajokat, amelyek csigákban, kagylókban, csalánozóknak – főleg korallokban élnek le életüket. Fotoszintézisük révén a gazdaállat könnyen jut szerves anyagokhoz. Figyelemre méltó, hogy egysejtűekben, például foraminiferákban is megtalálhatók. Kloroplasztisz nélküli fajok pedig élősködőként jelennek meg más egysejtűek belsejében, megint csak foraminiferákban és radioláriákban is. Sőt mi több, közeli rokonaikban, egyéb páncélos ostorosok sejteiben is előfordulnak – mint pl. az *Amoebophrya* fajok az *Alexandrium* sejteiben, az utóbbiak gyors pusztulását előidézve. (Ennek alapján élénk fantáziával akár negyedleges endoszimbiozisz is elképzelhető: egy harmadlagos kloroplasztiszú ostoros sejtorganelummá válhat egy másikban! De ekkor már biztosan nem lenne 6 vagy 7 membránja, mert az túl sok lenne a citoplazma és a kloroplasztisz sztrómája közötti anyagtranszport számára.) Az élősködés klasszikusabb formáit is megfigyelték náluk. A *Blastodinium* fajok életük egy szakaszában planktonikus rákok bélcsatornájában lakoznak. Van kloroplasztiszuk, de az a parazita stádiumban gyakorlatilag inaktívvá válik. Egyes fajai pedig teljesen elveszítették fotoszintetizáló képességüket. Az *Oodinium*-ok halakon, bordásmedúzákban és csalánzókon élősködnek, sohasem fotoszintetizálnak. Számos heterotróf táplálkozású, kloroplasztisz nélküli páncélos ostorosról bizonyították be egyébként, hogy vannak bennük még működő kloroplasztiszgének – igazolva, hogy közös ősök rendelkezett ezzel az organelummal, ami számos független evolúciós vonalon elveszett. Ilyen a legismertebb páncélos ostoros, a fénykibocsátásáról híres *Noctiluca scintillans* is.

együttélés időtartamát tekintve: a kleptoplasztisz néhány nap, de maximum egy hét múltán már nem funkcionál.

### 2.1.5. A filogenetikus megataxonómia fejleményei

A citológiai vizsgálatokon kívül a gén- és genom-szekvenciák elemzése is jelentősen hozzájárult egy új mega-taxonómia kialakításához. Az *Eukaryota* csoport értékelése molekuláris adatok (elsősorban a 18S rDNS, de később már egyéb szekvenciák) alapján számos ponton megerősítette, de cáfolta is Cavalier-Smith és munkatársainak eredményeit. Könyvünk témája szempontjából igen fontos, hogy az *Archaeplastida* monokladisztikus-monofiletikus volta kiállta az újabb próbákat is. Kiderült ugyan, hogy az elsődle-



**2.6 ábra.** Az eukarióták kládogramja, bizonytalan részletekkel (szaggatott vonalak), Keeling (2013) után, módosítva. Ovális jelek utalnak kloroplasztisszal rendelkező csoportokra. Üres szimbólumok nem működő kloroplasztiszt jelölnek. Mellettük vagy az élek mentén jelöltük az endoszimbiózis típusát: C-cianobaktérium elsődleges, V-vörösalga másodlagos, Z-zöldalga másodlagos, H-harmadlagos. A kládnevek a teljesség kedvéért szerepelnek, legtöbbjüket e könyvben nem is említjük – bár némelyek a 2.7 ábrán is láthatók, mert kiemelt fontosságúak.

ges endoszimbiózis mégsem volt egyszeri esemény: a *Paulinella* nevű, *Rhizaria*-ba tartozó házas amőba három faja is rendelkezik közvetlen cianobaktérium eredetű szintesttel – de ez inkább csak különlegességnek tekinthető (részletesebben l. 72. oldal). Nem változott lényegesen az *Excavata* és az *Unikonta* összetétele sem. Kiderült viszont, hogy a chromalveolata hipotézis nem tartható eredeti formájában. A korábban *Chromista* rokonságúnak tartott mézmoszatok (*Haptophyta*) és garatos ostorosok (*Cryptophyta*) részletes elemzése megmutatta, hogy teljesen különálló evolúciós vonalat, akár kettőt képviselnek. Vörösalga eredetű kloroplasztiszuk valószínűleg a kovamoszatokétól és barnamoszatokétól független endoszimbiotikus esemény(ek) eredménye. Neveik kezdőbetűiből formálódott egy új elnevezés, a *Hacrobia*, de ennek létjogosultságát mindig vitatták, mert a kládnak nem volt kellő statisztikai támogatottsága. Ugyanakkor a korábbi *chromista* társaság jelentős

része továbbra is egyben maradt, és a kovamoszatokat, barnamoszatokat, sárgamoszatokat, a petespórás gombákat és sok egyéb kisebb csoportot magába foglaló kládot *Stramenopila* névvel látták el. A név minden idetartozó szervezet – egysejtű állapotában megfigyelhető – finoman pillás ostoraira, a retronémákra utal („stramen” = szalma, „pilus” = szőr, latin). Az *Alveolata* csoporton belül igazolódtott az *Apicomplexa* és a *Dinophyta* rokonsága, ami mögött még egy független vörösalga-bekebelezés húzódhat. A *Rhizaria* kládról pedig kiderült, hogy nem is annyira különálló, mint korábban gondolták, és valószínűnek látszik a *Stramenopila* és *Alveolata* csoportokkal közös eredete. Az így adódó nagy kládra a nomenklátúra újabban a kezdőbetűkből képzett „SAR”-klád néven hivatkozik.<sup>4</sup>

4 Adl et al. 2012-ben javasolták, hogy formálisan – azaz „hivatalosan” is „Sar” legyen a klád neve, amit a Phylonyms is átvett (de Queiroz et al. 2020).

Ezeket a változásokat a 2.6 ábra szinkron kladogramja foglalja össze, melynek fő erénye, hogy a kloroplasztisz többszörös, egymástól független leszármazását is bemutatja. A diagram egyébként nem „tisztá” kladogram: a gyökéknél lévő hálózatos részek árulkodnak arról, hogy igen régi eseményeket már csak nagy bizonytalansággal lehet rekonstruálni, ha lehet egyáltalán.

Az utóbbi évek filogenetikai/megataxonómiai vizsgálatai egyre több gént, illetve teljes genomot is bevontak az értékelésbe. Nincs teljes konszenzus, hiszen ez eredmények a felhasznált adatoktól és a módszerektől is függhetnek. A számunkra kiemelten fontos fejleményt az alábbiakban foglalhatjuk össze, fokozatosan közelítve könyvünk témájához, a növényekhez:

- Az *Excavata* csoportról, a vájatos ostorosokról egyre inkább bebizonyosodik, hogy filogenetikailag egyáltalán nem egységes, hanem polifiletikus. Kisebb rész-kládokra bomlik, legnagyobb közülük a *Discoba* (2.7 ábra).
- Az unikonta – bikonta dichotómia lényegileg fennmarad. Mindkét kládhoz további kis csoportok csatlakoznak, így az elnevezések is megváltoznak. A) Az amőbákat, gombákat és állatokat magában foglaló nagy klád, az ismert fajok háromnegyedét tartalmazó bővített unikonta neve *Amorphea*. Ezen belül *Holomycota* és *Holozoa* néven szerepelnek a kisebb egysejtű csoportokkal kiegészült gombák (*Fungi*), illetve az állatok (*Metazoa*). B) A kétostorosok nagy kládjának másik neve a *Diaphoretickes* (~sokféle [görög: διάφορος], utalva a klád morfológiai és sejttani diverzitására). Idetartozik a fotoszintetizáló eukarióták döntő többsége (az euglénák kivételével mind, 2.7 ábra): az *Archaeplastida*, a SAR, a *Haptophyta* és a *Cryptista* (benne a *Cryptophyta*). Érdemes megadni a *Diaphoretickes*

**Definíció.** *Diaphoretickes*: A legnagyobb klád, amely tartalmazza a *Bigeloviella natans*-t (*Rhizaria: Chlorarachniophyta*), a *Tetrahymena thermophila*-t (*Alveolata: Ciliata*), a *Thalassiosira pseudonana*-t (*Stramenopila: Bacillariophyta*) és az *Arabidopsis thaliana*-t (*Plantae: Angiospermae*) de nincs benne a *Homo sapiens* (*Opisthokonta: Metazoa*), a *Dictyostelium discoideum* (*Amoebozoa*) és az *Euglena gracilis* (*Excavata: Euglenozoa*) (az eredetihez képest az auktorokat most mellőztük, a rendszertani helyet viszont pontosabban adtuk meg). Más szóval: egy zöld amőba, egy csillós, egy kovamoszat és egy virágos növény jelenléte, illetve az ember, egy nyálkagomba és az eugléná kimaradása határozza meg a klád összetételét. De egy referencia-kladogramot is meg kell adni arra az (itt nem valószínű) esetre, ha drasztikus változások következnenek be a mega-taxonómiában.

klád filogenetikai definícióját (Adl et al. 2012), ami egy testvércsoport alapú (stem-based) megfogalmazás csak ma élő fajok megnevezésével (vö. 46. oldal). Vagyis megmondjuk, mi tartozik biztosan ebbe a kládba, s mi nem. Az *Excavata* fent vázolt szétesése természetesen nem érinti ezt a kládot. Egyébként az összes említett faj teljes genom-szekvenciáját ismerjük – modellorganizmusnak számítanak, magunkat is beleértve. Megjegyezzük, hogy ez a klád nincs benne a Phylonyms katalógusban (de Queiroz et al. 2020).

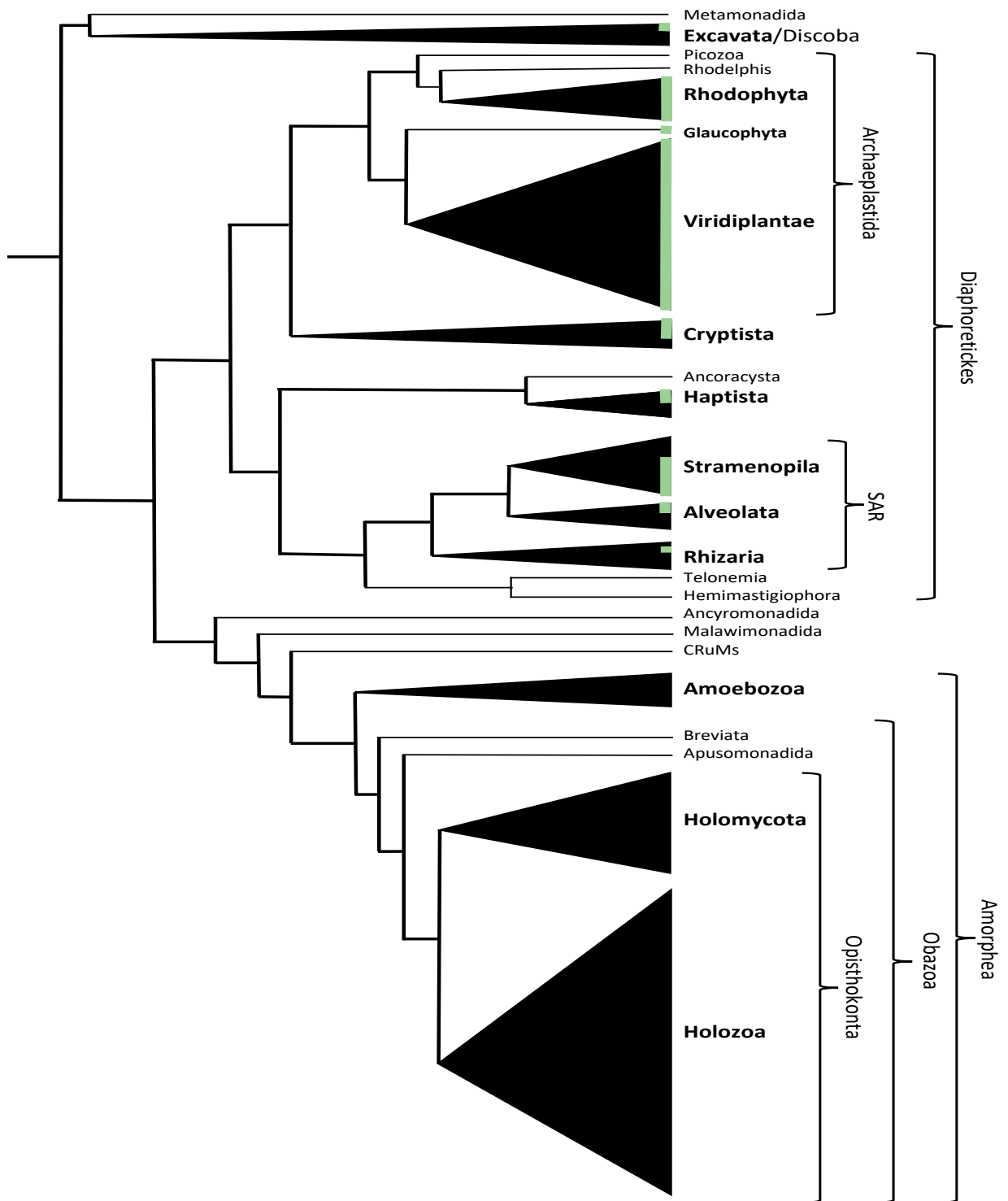
- A *Hacrobia* klád, igazolva a vele kapcsolatos korábbi fenntartásokat, nem tartható tovább. Teljesen külön csoportot képeznek a mézmoszatok (*Haptophyta* v. *Prymnesiophyta*) és rokonsági körük, a *Haptista* klád: ezek a SAR testvércsoportjaként jelentkeznek az élet nagy kladogramján. A garatos ostorosok és szomszédai (*Cryptista*) viszont az *Archaeplastida* testvércsoportjának bizonyultak (2.7 ábra).
- Az *Archaeplastida* megtartotta a korábban is ide eső *Glaucophyta*, *Rhodophyta* és *Viridiplantae* (azaz a *Primoplantae*) kládokat. E három testvércsoporti viszonyai kissé bizonytalanokká váltak: míg korábban egyértelműen a *Glaucophyta* volt az első leágazás, újabban a *Rhodophyta* került ebbe a pozícióba. Még frissebb vizsgálatok szerint néhány nemrég felfedezett, nem fotoszintetizáló egysejtű (pl. *Picozoa*, 2.7 ábra) is idetartozik (2.7 cédula).

## 2.2 A kloroplasztiszevolúció kezdetei

Mint láttuk, a kloroplasztisz jelenléte és sajátosságai döntően meghatározzák a növényi életformát, az egyes csoportok különbségeihez is hozzájárulnak, és alapvetőek a filogenetikai megataxonóma megértésében. A kezdeteket elintéztük azzal, hogy volt egyszer egy eukarióta sejt, ami cianobaktériumot kebelezett be. Nos, ennél azért érdemes többet szólni a kloroplasztiszok őseiről, a cianobaktériumokról és általában, a prokariótákról – vagyis az endoszimbiotikus folyamat kezdeteiről. Mindezek ismerete igen hasznos lehet, mielőtt a növények részletes ismertetésébe fogunk.

### 2.2.1 Fototrófia és fotoszintézis

A prokarióták pár milliárd évvel ezelőtt élt képviselői szinte minden alapvető biokémiai folyamatot „feltaláltak”, s ezek jelentős része az eukarióta létformában is nélkülözhetetlen. Változatos biokémiai tulajdonságaiknak köszönhetően a Föld korai, redukált légkörét nyilvánvalóan csak a prokarióták tudták elviselni. Arról, hogy milyenek lehettek ezek a szervezetek, szinte semmi közvetlen információ sincs – de a mai képviselőik ismeretében sok mindenre következtethetünk. Kezdetben valószínűleg az összes mikroorganizmus anaerob módon, fermentációval ju-



**2.7 ábra.** Az eukarióták sűrített (kondenzált) kládogramja a legfrissebb kutatási eredmények összesítéseként (Burki et al. 2020, Strassert et al. 2021, Tice et al. 2021). A nagy kládok elrendezése megfelel az 1.35 ábra koralljának (bár a vastag betűvel szedett nevek nem feltétlenül egyeznek meg a korall neveivel, mert az korábban, 2019-ben készült). A kis méretű betűvel feliratozott kládok néhány vagy csak egy fajt tartalmaznak, mind egysejtűek, és abban is megegyeznek, hogy filogenetikai helyzetük igen gyakran megváltozott – és ma sem biztos. Ilyen például a *Hemimastigiophora* és a CRuMs mozaikszóval jelzett *Collodictyonidae* (más néven *Diphyllidae*), *Rigifilida* + *Mantamonadidae* csoport. A háromszögek alapjának hossza itt csak nagyon durván jelzi a fajgazdagságot, a lényeg a főbb csoportok kládisztikai kapcsolatrendszerének bemutatása. A zöld sávok a fotoszintetizáló szervezetek relatív részesedését érzékeltetik az egyes kládokban.

#### 2.4 cédula: *Archaea* és *Bacteria* – a prokarióták két külön világa

A prokariótákat hosszú ideig egységes csoportként kezelte a biológia, de a molekuláris genetika és a citológia eredményei ezt a felfogást lényegesen megváltoztatták. Woese & Fox (1977) riboszomális RNS-vizsgálata derítette ki, hogy a baktériumok két, egymástól erősen elkülönülő csoportra, az *Eubacteria* („valódi” baktériumok) és *Archebacteria* („ősbaktériumok”) birodalmára osztható. Az *Archebacteria* akkoriban ismert képviselői extrém körülmények között élnek (azaz „extremofil”, pl. nagy sótartalom, szélsőséges pH, vagy magas hőmérséklet), ami a néhány milliárd évvel ezelőtti földi állapotokat idézi. Erre utal az „arche-” előtag – amiről később Woese és munkatársai (1990) maguk mutatták meg, hogy nem igazán korrekt, mert az „ősbaktériumok” nem az eubaktériumok közvetlen ősei. Ráadásul nem a többi baktérium, hanem az eukarióták testvércsoportjaként jelentek meg a kladoqramon (1.40 ábra). Ezért változtatták meg a neveket *Archaea*-ra, illetve a másikat egyszerűen *Bacteria*-ra.

Miben is különbözik ez a két prokarióta csoport egymástól? Nos, sok mindenben. A 16S riboszomális RNS bázissorrendjének jelentős eltérései mellett megemlíthetjük a sejtfal alapanyagát (*Bacteria*: peptidoglikán, *Archaea*: más, pl. pszeudopeptidoglikán), valamint a sejtmembrán lipidszerkezetét (*Bacteria*: glicerinsav észteres kötés, *Archaea*: glicerín-fitánil éterkötés). Élőhelyeik is nagyon különböznek, az archaeákat hőforrásokban, sós tavakban, mocsarakban, óceánokban, valamint gerincesek, így az ember emésztőrendszerében is megtaláljuk, míg a baktériumok a leginkább extrém élőhelyeket kivéve szinte mindenütt előfordulnak. Anaerob viszonyok között egyes archaeák metánt fejlesztenek, erre egyik baktérium sem képes. A baktériumok jellemzője az endospóráképzés, a másik csoportban nem ismerünk ilyesmit. A baktériumok egy része kórokozó, míg az archaeákról úgy tudjuk, hogy nem idéznek elő humán betegséget – bár újabban összefüggésbe hozzák őket a fogíny károsodásával. Míg a baktériumok jelentős része, elsősorban az aerob szervesanyag-hasznosításra képes képviselőik, viszonylag könnyen tenyésztethők, az archaeákról ez nem mondható el.

Az utóbbi évek intenzív kutatásainak köszönhetően egyre többet tudunk az archaeákról. Mélytengeri hőforrásokból kerültek elő az *Asgardarcheota* (Asgard a skandináv mitológiában az istenek erődserű lakóhelyét jelenti) nevű csoport képviselői, amelyekről kiderült, hogy számos biokémiai sajátágban teljesen megegyeznek az eukarióta szervezetekkel. Egyes kladsztikus értékelésekben az eukarióták egyenesen beékelődnek az asgard archaeák közé – tovább bonyolítva a prokarióták és eukarióták leszármazásáról alkotott elképzeléseinket. Ma már a három-birodalmas osztályozás helyett többen támogatják a kétbirodalmas felosztást (*Bacteria* és *Archaea*, utóbbiban az eukariótákkal), mert az pontosabban tükrözi az evolúciós viszonyokat (az Élet Korallján is ez látható, vö. 1.35 ábra). Feltételezések szerint (bár leegyszerűsítve): az eukarióták egy archaeon-szerű anyasejt és baktériumok fúziójából származnak, megtartva az archaeon örökítő rendszerét, emellett sokat átvéve a baktériumok metabolikus enzimeiből. Persze a mai ismeretek alapján nagyon nehéz felderíteni, hogy pontosan milyen folyamatok vezettek több milliárd évvel ezelőtt az eukarióta sejt kialakulására. Összesítésükre inkább egy bonyolult, a génátadás vertikális és horizontális módozatait jobban kifejező hálózat, mintsem a szigorúan dichotomikus fastruktúra lenne alkalmas.

tott energiához és abiotikus úton keletkezett szerves vegyületeket dolgozott fel. A fototrófia, vagyis a fény energiájának kémiai energiává történő átalakításának képessége feltehetőleg jóval később alakult ki. A fény befogásához, a fotonok csapdázásához és az energia átalakításához speciális színyanyagok szükségesek. A mai archaeák (2.4 cédula) egyes csoportjaira jellemző rhodopszin-jellegű pigmentek segítségével például ATP termelődik. Ezek az egysejtűek viszont csak szerves eredetű szenet képesek felhasználni – tehát heterotrófok. Más archaeák ugyan meg tudják kötni a légköri CO<sub>2</sub>-t, de ehhez kémiai energiát használnak fel. Mai ismereteink szerint az archaeák egyáltalán nem képesek fotoszintézisre – ami persze nem zárja ki teljesen egy valaha volt fotoszintetikus archebaktérium létezését. Akárhogy is történt, az archaeák fototrófiás képessége teljesen független a növényekétől.

Szerves anyagok fényenergiával történő előállításához, vagyis a fotoszintézishez klorofillra van szük-

ség. Ezt azért állítjuk ilyen magabiztossággal, mert a recens élővilágban nem ismerünk olyan fotoszintetikus szervezeteket, amelyekből ez a pigment hiányozna. Fehérje-komplexumokba beágyazódva a klorofill képes arra, hogy elektront vegyen fel, továbbadja azt, illetve a fény energiáját felhasználva gerjesztődjön – amely szén megkötésére és energiadús vegyületek előállítására vezet. A baktériumok körében (2.4 cédula) – a cianobaktériumokat egyelőre figyelmen kívül hagyva – több csoportban előfordul, úgynevezett bakterioklorofill formájában.<sup>5</sup> Ennek legalább hétféle természetes változatát ismerjük, de szerkezetileg mind-

5 A bakterioklorofill felfedezését a holland-amerikai C. B. van Nielnek (1897–1985) köszönhetjük: egy 1932-ben megjelent cikkben számolt be felfedezéséről. Ő mutatta ki először azt is, hogy a növényi fotoszintézis során víz bontásából származó oxigén fejlődik. R. Y. Stanierrel adta meg a prokarióták első szabatos meghatározását: olyan sejtek amelyek maganyagát nem veszi körül membrán – ez lényegileg ma is érvényes.

### 2.5 cédula: A mitokondriumok eredete, funkciója, belső szerkezete

A mitokondriumok az eukarióta sejt organelumai, fő funkciójuk az ATP szintézise, de emellett sok más biokémiai folyamatnak (protein-szintézis, aminosav- és nukleinsav-anyagcsere stb., Roger et al. 2017) is helyt adnak. Ma már elfogadott tény, hogy endoszimbiotikus eredetűek. A befogadó sejt egy prokarióta lehetett, amelyhez a mai szervezetek közül filogenetikailag legközelebb az Asgard archeobaktériumok állanak. A befogadott sejt egy bíbor nem-kénbaktérium, az  $\alpha$ -proteobaktériumok rokonsági köréhez esik legközelebb, amelyek kivétel nélkül obligát sejten belüli endoszimbioták vagy paraziták. Az eukarióta evolúció a tudomány mostani állása szerint tehát két prokarióta fúziójával vehette kezdetét. Nem tudjuk, valaha kiderül-e, hogy pontosan milyen folyamatok vezettek az eukarióta szerveződési szint megjelenéséhez, illetve hogy pontosan mely  $\alpha$ -proteobaktérium-típus volt a mitokondrium közvetlen elődje. Az évmilliók során a bekebelezett sejt DNS-állománya részben redukálódott, részben átkerült – az önszerveződés révén kialakult – sejtmagba, de a legfontosabb gének megmaradtak benne. A helyzetet bonyolítja, hogy laterális géntranszfer révén idegen bakteriális DNS is beépült a mitokondriumok genomjába.

A teljes funkcionalitású mitokondrium általánosan jellemző az eukariótákra. Ugyanakkor szinte minden csoportban találunk a szokásostól eltérő formákat, amelyek elsősorban az adott szervezet speciális életmódját, pontosabban az oxigénhiányos környezetet tükrözik. A csótányok élősködő csillósa, a *Nyctotherus ovalis* mitokondriuma megtartotta a DNS-t, de az anaerob körülmények között hidrogént fejleszt. Ez egy átmeneti állapot a hidrogenozóma felé, melynek DNS-e már teljesen átvándorolt a sejtmagba. A hidrogenozómák is fermentáció révén valósítják meg az ATP termelését oxigénmentes környezetben, s közben hidrogén fejlődik. Különösen gyakoriak a *Metamonada* (*Excavata*) kládon (pl. *Trichomonas*), de megtalálhatók amóbakban, apicomplexa fajokban (*Cryptosporidium*) vagy kérődzők bendőjében élő rajzospórás gombákban (*Chytridiomycota*). Az úgynevezett mitoszómák pedig még ATP-t sem termelnek (példákat ugyancsak a *Metamonada* csoportban [*Giardia*] és az amóbak körében találunk). Egyetlen feladatuk az ún. vas-kén klaszterek szintetizálása, amelyek számos enzim központi alkotórészei. Az állatok emésztőrendszerében élő, négyostoros *Monocercomonoides* (szintén *Metamonada*) sejteiben pedig már nyoma sincs a mitokondriumnak; ez a teljes kiesés egyetlen ismert esete az eukarióták körében. Vagyis lehetséges az eukarióta élet mitokondrium nélkül is, és nem kizárt, hogy valamikor léteztek elsődlegesen mitokondrium nélküli eukarióták is (vö. az *Archezoa*-ról mondottakat).

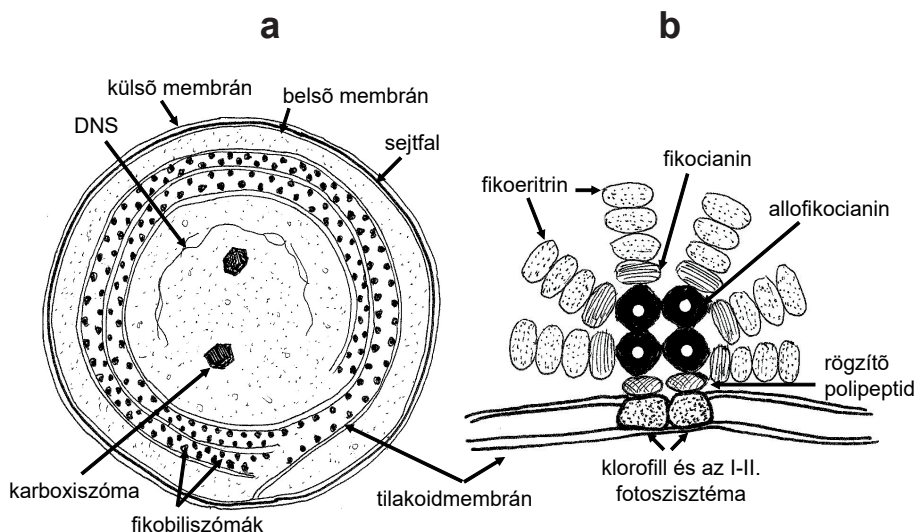
A mitokondriumok belső hártájának a betüremkedései, az úgynevezett kriszták sokszorosára növelik az oxidatív foszforilációknak helyt adó membránfelületet. Az eukariótákat alapállapotban csöves (tubuláris) felépítésű kriszták jellemzik; ezt figyelhetjük meg a bikonta csoport sok kládján (pl. *Stramenopila*, *Alveolata*) és az unikonta *Amoebozoa* kládon is. Ez Cavalier-Smith szerint bakteriális örökség lehet, hiszen az  $\alpha$ -proteobaktériumok csöves kromatofóriái hasonló felépítésűek. A lemezes kriszták tehát evolúciósan újak, s egymástól függetlenül jelentek meg az *Archaeplastida* és az *Opisthokonta* kládon és másutt, pl. az euglénáknál (*Excavata*) és a garatos ostorosoknál (*Cryptophyta*) is. A kriszták alakja azonban nem olyan egységes, mint a kloroplasztiszok szerkezete. Egy szervezeten belül sejttípustól függően többféle kriszta-altípus is megjelenhet (zsákos, prizmás), és a kriszták még egy mitokondriumon belül sem feltétlenül állandó alakúak: összeolvadással és hasadással változnak. Ez magyarázhatja, hogy a mitokondrium struktúrája kevésbé lényeges a késői eukarióta evolúció értelmezésében, mint a színtesteké.

egyik nagyon hasonlít a „közönséges” klorofill molekulához. A baktériumok esetében nem is annyira a pigment pontos képlete és színe a fontos, hanem az, hogy milyen reakciókban vesz részt.<sup>6</sup> A bíborbaktériumok (*Alphaproteobacteria*) a fény energiáját a sok mindenre használható „energiavaluta”, az ATP szintetizálására használják, de továbbra is külső szerves szénforrásra vannak utalva. A zöld kénbaktériumok (*Chlorobiaceae*) klorofill-protein komplexe viszont egészen másképpen működik: a fényvel gerjesztett elektront szervesetlen vegyületből, nevezetesen kénhidrogénből pótolja, az

elektron a NADP-t redukálja, ami pedig a CO<sub>2</sub> megkötésére, cukormolekulába történő beépülésére használandó. A keletkezett elemi kén a környezetben halmozódik fel. A bíborbaktériumok és a kénbaktériumok meg egyeznek abban, hogy anaerob módon élnek, oxigént nem fejlesztenek.

A cianobaktériumok több szempontból hasonlítanak az előzőekre, s egyúttal jelentősen el is térnek tőlük: fény hatására ATP és redukált NADP is keletkezik bennük. A redukált NADP a légköri CO<sub>2</sub> megkötésében vesz részt, de nem H<sub>2</sub>S (vagy H<sub>2</sub>, stb.) az elektrondonor, hanem közönséges víz! A vízmolekula oxigénje pedig a légkörbe távozik. Vagyis megvalósul mindaz, amire a bíborbaktériumok és a zöld kénbaktériumok egyedül nem képesek. Ez természetesen nem véletlen, a cianobaktériumokban ugyanis mind a két fényelnyelő rendszer, a bíborbakté-

<sup>6</sup> A reakciók igen bonyolultak, s a részleteket természetesen meghagyjuk a biokémia és a növényélettan tankönyveknek. A jelen leírás lényeges leegyszerűsítésekkel él, és a legfontosabb mozzanatokra összpontosít.



2.8 ábra. Egy kokkoid cianobaktérium rajza (a) és a fikobiliszóma vázlatos felépítése (b).

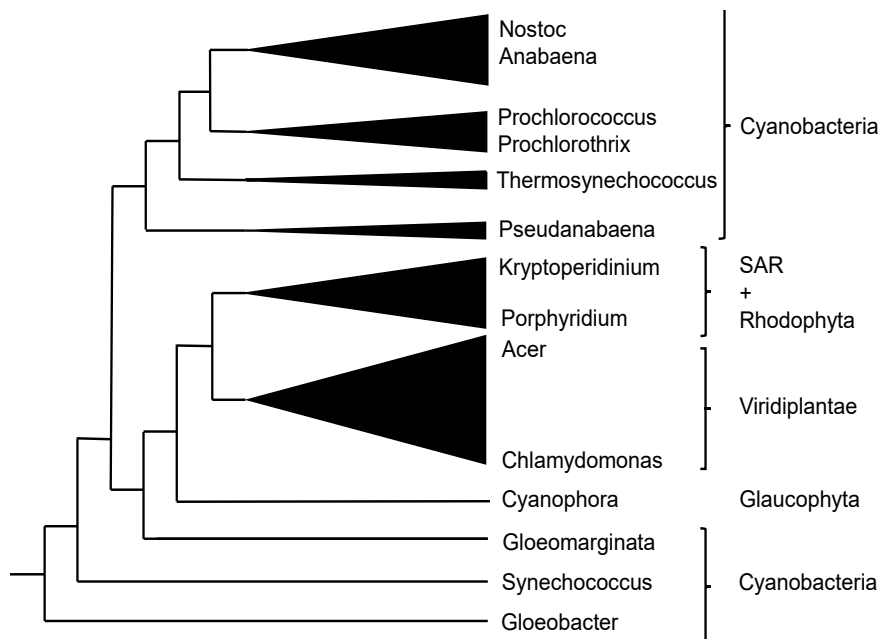
riumok ún. II. típusú és a zöld kénbaktériumok I. típusú fotoszisztémája egyaránt megtalálható. Az már „csak” ráadás, hogy még oxigén is keletkezik.

Magától értetődő a kérdés: a fentiek ismeretében hogyan magyarázhatjuk a cianobaktériumok kialakulását? Milyen lehetséges a két rendszer együttes jelenléte ugyanabban a sejtben, egymás közvetlen közelében? Először talán arra gondolhatnánk, hogy a cianobaktériumok afféle „kiméra”, vagyis független egyedekből összetákoltszörny-szervezetek. Az ós-óceán vizében a különböző fotoszisztémájú baktériumok valahogy egymásra találtak, összeolvadtak, s egy ilyen fúzió eredményeképpen alakult ki a „szülőknél” jóval előnyösebb tulajdonságokkal rendelkező utód. Nos, amennyire tetszetős ez az elképzelés, annyira tarthatatlan. A két fotoszisztéma klorofillja és proteinjai szerkezetileg rendkívül hasonlóak, s annak az esélye pedig, hogy ennyire közel álló biokémiai struktúrák egymástól függetlenül, párhuzamos evolúció során alakuljanak ki, gyakorlatilag nulla! Az már komolyan felvetődött, hogy egy közös őstől indult ki a két fotorendszer evolúciója, s a szerkezet lényeges megváltoztatása nélkül módosult a funkciójuk a két evolúciós vonalon. De a fúzió mikéntjére ez sem ad magyarázatot. Sokkal inkább valószínű, hogy kezdetben csak egy fotoszisztéma jött létre, feltehetően az I. típusú. Később, de még mindig egy igen ősi baktériumban megjelent a másik fotoszisztéma is. Az angol J. F. Allen (2005) hipotézise szerint ez azért történhetett meg, mert a baktérium így alkalmazkodott az erősen változó környezethez: ha volt bőven kénhidrogén (vagy hasonló szubsztrát) akkor bekapcsolta a II.-t, ha ez nem állt rendelkezésére, akkor átváltott az I. rendszerre. Eme ősi fototróf baktériumok leszármazottai lennének a cianobaktériumok. Megtartották mindkét fotoszisztémát és időközben vízbontást elősegítő enzimet is kifejlesztettek. A bíborbaktériumok és zöld

kénbaktériumok pedig azután alakultak ki, amikor a cianobaktériumok evolúciós vonala már önállóvá vált. Környezeti hatásra egyszerűen elvesztették valamelyik fotoszisztémájukat (ne feledjük: az evolúció során bonyolult dolgokat elveszíteni jóval könnyebb, mint beszerezni vagy kifejleszteni) – és a klorofilljuk is megváltozott valamennyire.

### 2.2.2 Cianobaktériumok

A cianobaktériumok (*Cyanobacteria*) vagy régebbi nevükön kéalgák jelentős része egysejtű vagy laza kolóniákat alkot, de fonalas felépítésűek is vannak közöttük. Két sejtmembránjuk között, mint minden baktériumnál, peptidoglikánból (murein) álló sejtfa húzódik (2.8a ábra). Színüket különféle pigmentek kombinációi alkotják: a zöld a-klorofill mellett a kék fikocianin és a vörös fikoeritrin is általánosan elterjedt. A fotoszintetikus komplexek a sejtmembrán betűrődő lemezein, az ún. tilakoidokon, illetve a rajtuk lévő szemcsékben, a fikobiliszómákban csoportosulnak (2.8b ábra). Ez azonban nem kizárólagos a cianobaktériumok körében. A *Prochloron*, *Prochlorococcus* és *Prochlorothrix* egyes fajai arról nevezetesek, hogy nincsenek fikobiliszómáik és – ami talán még inkább meglepő – nagy mennyiségben tartalmaznak b-klorofillt! Márpedig erről a pigmentről korábban úgy tudták, csak a zöld növényekben fordul elő. Fel is vetődött a hipotézis, miszerint a *Prochlorococcus*-félék őseinek köze lehetett a kloroplasztisz kialakulásához. Hamarosan kiderült azonban, hogy a proteinek tekintetében áthidalhatatlanok a *Prochlorococcus* és a zöld növények kloroplasztiszai közötti különbségek – így tehát a közvetlen *Prochlorococcus*-eredet kizárható. További bizonyítékot szolgáltat a cianobaktériumok és a kloroplasztiszok együttes kladsztikus elemzése (Moore et al. 2019) a riboszomális peptidok figye-



**2.9 ábra.** Cianobaktériumok és kloroplasztiszok kondenzált kladogramja Moore et al. (2019) ábrájának leegyszerűsítésével (riboszomális fehérjék alapján). A *Gloeobacter* az egyetlen cianobaktérium (két fajjal), amelynek nincsenek tilakoid membránjai. A *Gloeomarginata* a kloroplasztiszokkal van egy kládon. A háromszöggel jelölt kládokon 1-2 példát is megneveztünk. Megjegyzendő, hogy a vörösmoszatok (*Rhodophyta*) és a SAR csoport vörösmoszat-eredetű kloroplasztiszt tartalmazó képviselői nem különülnek el kladisztikailag.

lembevételével. A 2.9 ábra tanúsága szerint a mai növények kloroplasztisza monofiletikus eredetű, kládjuk korábban ágazik le, mielőtt a *Prochlorococcus*-ok kialakultak volna.

A cianobaktériumok paleontológiai koráról megoszlanak a vélemények. Annyi bizonyos, hogy a Föld reduktív légköre kb. 2,5 milliárd évvel ezelőtt megváltozott, oxigéntartalma fokozatosan növekedett – mégpedig kizárólag a cianobaktériumoknak köszönhetően. Az oxigén megjelenése jelentős környezeti változásokat eredményezett. A légkörben megjelent az ózon, ami erősen lecsökkentette az ultraibolya sugárzás káros hatásait, kedvezőbb körülményeket teremtve az élet számára. De a cianobaktériumok szerepe nemcsak múltbéli, mert ma is a legfontosabb elsődleges termelők közé tartoznak. Becslések szerint egyedül a *Prochlorococcus* megtermelheti a trópusi Csendes-óceán fotoszintetikus produkciójának 40%-át is. És a cianobaktériumoknak köszönhető az a folyamat, amely később a szárazföldi növények kialakulására, az ezeket fogyasztó állatok, vagy a velük együtt élő gombák sokféleségére, valóságos evolúciós robbanásra vezetett. Ez pedig a már sokat emlegetett elsődleges endoszimbiózis fő esete.

### 2.2.3 Változások a mikrovilágban

Az oxigénszint emelkedése erősen „megnyírbálta” az anaerob anyagcseréjű szervezetek létfeltételeit. Ez evolúciós változásokat indíthatott el a mikroorganizmusok világában. Akadtak olyanok, amelyek szerves anyagok oxidációjával tettek szert energiára – ami sokkal hatékonyabb, mint bármely más energiatermelő folyamat az élővilágban. A fotoszintetizáló anaerob bíborbaktériumok is válhattak, először eltérve, majd fel-

használva a levegő oxigénjét. Az eukarióták kialakulásában lényeges szerepük volt: mitokondrium képében a sejtek energiatermelő egységeivé, „erőműveivé” váltak (2.5 cédula). Újabb vélemények szerint (Mills et al. 2022) azonban az oxigénszint növekedése nem hatott közvetlenül az eukarióta sejt evolúciójára. Szerintük az eukarióták obligát aerob léte akkor alakult ki, amikor a légköri oxigén koncentrációja már a mai értékeket közelítette.

Az eukarióták nyilvánvalóan heterotrófok voltak, tápanyagaikat egyesek fagocitózissal szereztek be. A bekebelezett anyagok, akár egész egyszetű példányok, a mitokondrium hathatós segítségével megemésztődtek. Az emésztés folyamata azonban nem mindig volt teljes. Feltehetően sokszor el is maradt, és az anyasejt és a fagocitált sejt között valamiféle kooperáció alakult ki. Erre számtalan példát látunk az élővilágban: már említettük, hogy egyes foraminiferák páncélos ostorosokat tartanak nagy méretű sejtjeikben (2.3 cédula), de a *Hatena* esetét is felidézhetjük (2.2 cédula). Az endocitoszimbiózis folyamata azonban a cianobaktériumok esetében ennél sokkal szorosabb és tartósabb kapcsolatra vezetett. A bekebelezett sejt csak az anyasejten belül tudott szaporodni, amely nagy hasznot húzott továbbra is a szolgálatba vont partner fotoszintetikus termékeiből. Ennek fejében viszont számos fehérjét már ő maga bocsátott az endoszimbionta rendelkezésére. A kapcsolat egyre szorosabb lett, kialakult a kloroplasztisz. Ez egyre többet elveszített önállóságából, feleslegessé vált génjei vagy eltűntek, vagy az anyasejt nukleuszába vándoroltak, s csak egy töredékük maradt meg. A fagocitáló membrán eltűnt, csakúgy mint a cianobaktérium sejtfa, de a citoplazmától való különállást az eredeti bakteriális membránok továbbra is megtartották. A folyamat fő eredménye, hogy az eu-

## 2.6 cédula: Bizonyítékok a kloroplasztisz cianobakteriális eredete mellett

A kloroplasztiszok, ugyanúgy hasadásal szaporodnak, mint a baktériumok. Ha eltávolítjuk őket, a sejt nem képes újakat létrehozni.

A kloroplasztiszban maradt DNS és a cianobaktériumok DNS-e között erőteljes a homológia.

A kloroplasztisz DNS cirkuláris formája bakteriális nukleinsavat idéz.

A kloroplasztisz-membrán és a cianobaktériumok membránja közötti sok a biokémiai hasonlóság, pl. a porin nevű transzport protein jelenléte.

A kloroplasztisz egyes eukariótákban (*Glaucophyta*) megőrizte az eredeti bakteriális peptidoglikán sejtfalat.

Az eukarióta sejt nukleusza igen sok cianobakteriális gént őriz.

A kloroplasztisz riboszómái a prokarióták riboszómáira emlékeztetnek, méretük egyöntetűen 70S – szemben az eukarióta sejt saját, 80S ülepdedési állandójú riboszómáival.

A kloroplasztiszok a cianobaktériumok kladogramján egy korai, de belső leágazásként jelentkeznek (2.9 ábra).

A kloroplasztisz megőrizte a cianobaktériumok mindkét fotorendszerét, benne a-klorofillal és – egyes evolúciós vonalakon – a fikoeritrinnel és hasonló pigmentekkel.

Egyes növényekben (l. a 3. fejezetet) a kloroplasztisz belső felépítése rendkívül hasonló a cianobaktériumokéra: megvannak a tilakoidok és a rajtuk ülő fikobiliszómák is.

karióta sejt a heterotróf létformát oxigéntermelő autotrófiára cserélte, ami – ma már jól tudjuk – evolúciós változások özönét indította el.

Az utóbbi években természetesen sokan részletesen is megvizsgálták azt a kérdést, hogy a kloroplasztiszok pontosan mely ma élő cianobaktériumok rokonai. Viszonylag régen tudjuk, hogy a cianobaktériumok *Synechococcales* csoportjában kell keresgélni. Ponce-Toledo et al. (2017) széles körű vizsgálatai szerint a kloroplasztiszokhoz legközelebb a *Gloeomargarita lithophora* nevű faj áll, amelyet csak 2007-ben fedeztek fel egy mexikói tóban (Laguna Alchichica, Puebla). Eme baktérium életkörülményei arra utalnak, hogy a kloroplasztiszok édesvízi körülmények között, és nem az óceánokban jöhettek létre. A *Gloeomarginata* a 2.9 ábrán látható kladogramon ráadásul közelebb áll a növények kloroplasztiszaihoz, mint a többi cianobaktériumhoz! Ezek az eredmények tehát azt sugallják, hogy

a kloroplasztisz igen korán, a legtöbb mai cianobaktérium klád elválását megelőzően kialakulhatott. Ez körülbelül 1,5-1,6 milliárd évvel ezelőtt történhetett – becslések szerint ennyi tehát a minket kiemelten érdeklő *Archaeplastida* hozzávetőleges kora.

Az elsődleges kloroplasztisz keletkezése általános vélemény szerint egyetlen evolúciós esemény volt. Kérdőjelek vannak ugyan – de elvi szempontok és molekuláris vizsgálatok inkább az egyszerű eredet mellett szólnak. Egy ilyen bonyolult kapcsolatrendszer, mint ami a kloroplasztisz és az anyasejt között fennáll, nem nagy eséllyel alakul ki többször az evolúció során. A kékeszöld moszatok egyik képviselőjének (*Cyanophora paradoxa*) genom szintű vizsgálata is az egyetlen eredet mellett szól (Price et al. 2012). A valóság azonban egy kicsit összetettebb ennél, vannak ismert kivételek, melyekről részletesebben a 2.7 cédula számol be.

A fent elmondottakat kiegészítve némi új információval az alábbi összefoglaló jellemzést adhatjuk a növények kládjáról:

*Archaeplastida* (növények) ága: Elsődleges eredetű, két membránnal határolt kloroplasztisszal rendelkeznek, bár az el is veszítheti eredeti funkcióját (pl. számos parazita életmódot folytató növény esetében). A kloroplasztiszban az a-klorofill színanyag jelenléte általános. Táplálkozási módjuk oxigéntermelő fotoszintézis. A sejtfal – ritka kivételektől eltekintve – cellulózt tartalmaz. A mitokondrium krisztái lemezesek. Centriólum egyáltalán nem jellemző minden csoportra. A felhalmozott tápanyag keményítő – ennek tárolási helye változó (a kloroplasztiszban vagy a citoplazmában). Feltételezzük, hogy a cianobaktérium bekebelezés egyszerű esemény volt (de lásd 2.7–8 cédula), így az első kloroplasztisz-organellummal bíró, kétstoros eukarióta sejtet és annak összes leszármazottját magába foglaló ágat monofilikusnak tartjuk.

Ma élő képviselőik (mintegy 450.000 faj) a legtöbb értékelés szerint tehát ugyanattól a közös őstől származnak, bár akadnak olyan elemzések, amelyek ezt nem támogatják egyértelműen.

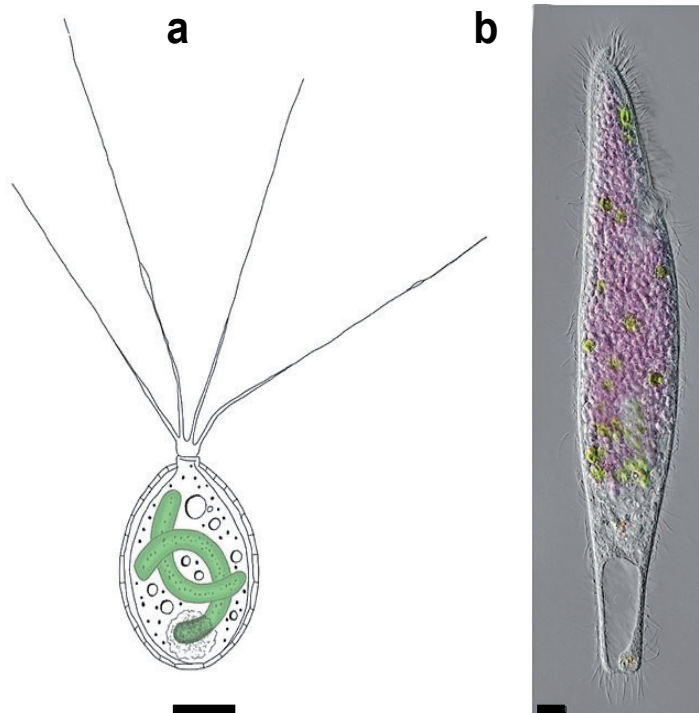
A klád egyszerűsített kladisztikai definíciója a Phylonoms (de Queiroz et al. 2020, p. 129) alapján a következő:

Koronaklád melynek apomorfiája az elsődleges kloroplasztisz jelenléte, mint pl. az *Arabidopsis thaliana*-ban. Ezen kívül a kládba tartozik a *Galdieria sulphuraria* nevű vörösmoszat is, míg a *Homo sapiens* kimarad.

### 2.7 cédula: Az elsődleges endoszimbiózis egyéb esetei

Régóta ismerjük a *Rhizaria* kládon, az *Euglypha* csoport (2.6 ábra) házas amóbját, a *Paulinella chromatophora*-t. A 19. század végén fedezték fel a Rajnában, s azóta a világ számos pontján megtalálták, alacsony pH-jú édesvízi üledékekben. Kovalemezkékből felépülő háza kb. 30 µm hosszú. Fonális állábak (filopódiumok) segítségével mozog (2.10a ábra). Legérdekesebb jellemzője a kolbász alakú, viszonylag nagy kloroplasztiszok (kromatofórák, rendszerint 2) jelenléte. Ezek önállóságukat elvesztett cianobaktériumok, az osztódás során ámennek az utódsejtbe, génállományuk 75%-át elvesztették – vagyis biztosan nem kleptoplasztiszok, hanem állandósult organellumok. Az utóbbi években találtak még két hasonló fajt, a *P. microphora*-t, ami szintén édesvízi, és a tengeri *P. longichromatophora*-t (Lhee et al. 2019). A *Synechococcus* cianobaktériumokhoz közel álló kloroplasztisz e három faj közös őse körülbelül 90-140 millió évvel ezelőtt kebelezte be, az elsődleges endoszimbiózis egy másik, a növényektől teljesen független eseteként (Delaye et al. 2016). Közeli rokonaik, például a *P. ovalis* viszont heterotróf szervezetek, és éppen cianobaktériumokkal táplálkoznak. A *Paulinella* fajok tehát igazolják, hogy a fagocitált egysejtűek sorsa teljes megemésztődés és teljes integráció is lehet.

A fentieknél még inkább mehökkentő esetet egy csillós egysejtű, a *Pseudoblepharisma tenue* szolgáltatja. A német protisztológus Alfred D. Kahl (1877–1946) majd száz évvel ezelőtt írta le ezt a lápos területeken élő fajt, megjegyezve, hogy sok zöldalga és rózsaszínű baktérium is található benne (2.10b ábra). Megfigyelése – sajnos – hosszú időn át elkerülte a szimbiózissal foglalkozó biológusok figyelmét, mire Muñoz-Gómez és munkatársai (2021) „újra felfedezték” ezt az egysejtűt. Az még talán nem is akkora meglepetés, hogy egy zöldalga (a *Chlorella* rokonsági köréből) kloroplasztiszként funkcionál benne. Ez ugyanis kleptoplasztisz formájában egyéb szervezetekben is előfordul, míg más zöldalgák másodlagos endoszimbiotikus organellumként is megjelennek az euglénák és a zöld amóbak körében (2.5 ábra). A rózsaszínű baktérium viszont egy, még nem leírt bíbor kénbaktérium (Ca. *Thiodictyon cellulare*, *Cromatiaceae*), ami szintén fotoszintetizál, mégpedig anaerob körülmények között. A baktériumsejtek génállománya redukálódott (a kén-anyagcsere egyes génei elvesztek), azt sugallva, hogy önállóságukat elvesztett sejtorganellumoknak tekinthetők. Így az elsődleges endoszimbiózis egy újabb, a cianobaktériumoktól független esetéről beszélhetünk! Az egysejtű ezáltal az autotróf táplálkozási típusok különleges formáját valósítja meg: oxigén jelenlétében a zöldalga, annak hiányában a baktérium segíti a túlélésben. Ráadásul az anyasejt fagocitózisra is képes, vagyis fénytmentes környezetben áttér heterotróf életmódra. Ez a hármas kombináció eddigi ismereteink szerint egyedülálló az élővilágban.



**2.10 ábra.** Az elsődleges endoszimbiózis speciális esetei. **a:** *Paulinella chromatophora* (Delaye et al. 2019, CC BY 2.5), **b:** *Pseudoblepharisma tenue* (Muñoz-Gómez et al. 2021, CC BY-SA 4.0). <https://commons.wikimedia.org>. Lépték: 10 µm.

## 2.8 cédula: Apró sejtek – nagy változások

A helyzet ma már nem annyira egyértelmű, mint ahogy pár éve gondoltuk. Az élet korallja (1.35 ábra) és kondenzált kladogramja (2.7 ábra) már jelezte, hogy az *Archaeplastida* kládon a fenti három csoporton kívül két, eddig nem említett kis taxont is találunk. A *Rhodolphis* géneusból két faj ismeretes, a *R. marinus* tengeri, a vietnami Bay Canh sziget partjainál fedezték fel, a *R. limneticus* pedig édesvízi, É-Ukrajnából, a Trubintó hordalékából került elő (Gawryluk et al. 2019). Tojásdad egysejtűek, 10-13 µm átmérővel, két, egymásra merőleges ostorral (2.11a ábra). Ragadozók, baktériumokkal és más egysejtűekkel táplálkoznak. Van ugyan egy csökevényes, kevés funkciót ellátó plastiszuk, de ebben nincs színanyag – vagyis fotoszintézisre képtelen –, és a DNS is teljesen hiányzik belőle! A *Rhodolphis* fajok genomja ugyanakkor jóval nagyobb, mint a testvércsoportot alkotó vörösalgáké, mert nagy mennyiségű intront tartalmaz. Emellett vannak benne ostorfehérjéket kódoló gének is, amelyek a vörösalgákból teljesen hiányoznak (l. 3. fejezet).

A *Rhodolphis* sajátos filogenetikai helyzete még megmagyarázható a kloroplastisz erőteljes redukciójával – ehhez hasonló, bár nem ennyire erőteljes folyamat a virágos növények körében is előfordul. Annál inkább zavarba ejtő a *Picozoa* csoport jelenléte mint a {vörösalga, *Rhodolphis*} klád testvére (egy leírt fajjal: *Picomonas judraskeda*). Mindössze 3 µm átmérőjű, kétostoros egysejtűek (2.11b ábra), az Atlanti-óceánból és a Földközi-tengerből. Igen kicsi méretük ellenére a táplálékszegény, északi vizekben a biomassza 50%-át is kiadhatják. Ezeket az apró „pikoalgákat” (régebbi néven *Picobiliphyta*) a kladsztikai vizsgálatok korábban a *Hacrobia* klád közelébe helyezték (2.6 ábra). Később derült ki, hogy még csökevényes plastiszuk sincs, heterotróf módon táplálkoznak – a belőlük korábban kimutatott fikobiliproteinek ugyanis a táplálékul szolgáló cianobaktériumoktól származhattak (Seenivasan et al. 2013). Filogenetikai pozíciójukat a legfrissebb vizsgálatok (Schön et al. 2021) is megerősítették. Következésképpen a *Picozoa* képviselői vagy az első ismert, kloroplastiszukat teljesen elvesztett növények, vagy pedig – ami még izgalmasabb – a {vörösalga, *Rhodolphis*} klád testvéreként plastiszsal még nem rendelkező ősök leszármazottai lennének. Ha ez utóbbi az igaz, akkor az *Archaeplastida*-n belül két, egymástól független elsődleges endoszimbiotikus folyamat zajlott le – ami alapjaiban megváltoztatná elképzeléseinket a növények filogenezisééről. Miután igen kicsiny és kevésbé ismert szervezetekről van szó, a következő évek esetleges újabb felfedezései majd eldönthetik ezt a kérdést is, vagy még tovább bonyolítják az összképet.

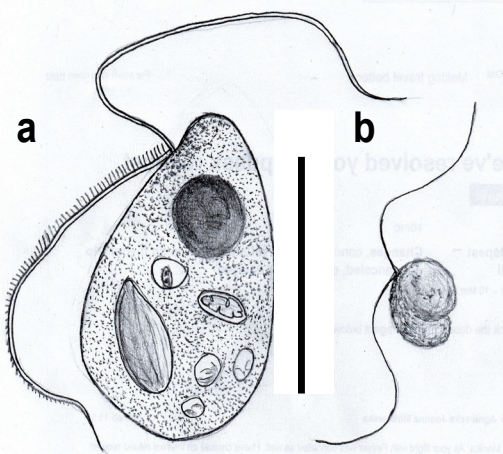
### Summa summarum

A fejezet fő üzenete a következő:

- A növény fogalma nagy változásokon ment át Arisztotelésztől máig.
- A tudomány ma azokat a szervezeteket tekinti növénynek, amelyek kloroplastiszja cianobaktériumok elsődleges endoszimbiózisából származik.
- Fotoszintézisre nem csak a növények képesek. A fény energiáját archeák, baktériumok, és a kloro-

plastiszt másodlagos vagy harmadlagos endoszimbiózissal megszerzett eukarióták is fel tudják használni szerves anyagok szintézisére. Az élővilág *Amorphea* kládján, ahova az állatok, a gombák és sok amőboid szervezet tartozik, ez a képesség teljesen hiányzik.

- Ahogy a *Paulinella*, a *Pseudoblepharisma*, a *Rhodolphis* és a *Picozoa* esete is mutatja, a mikrovilág még tartogat meglepetéseket. Ismeretük tovább finomíthatja a nagy csoportok filogenetikai kapcsolatairól alkotott elképzeléseinket.



2.11 ábra. Különleges egysejtű szervezetek az *Archaeplastida* kládról. a: *Rhodolphis* sp. b: *Picomonas* sp. Lépték: 10 µm.

### Kérdezz! – Válaszolok...

**K:** A vége felé már kezdtem érteni, hogy mennyire leszűkült a növény fogalma a szisztematikában – és azt is, hogy miért. Az ókori felfogástól kezdve, miszerint minden növény volt, ami élt, de nem változtatta a helyét, mostanra eljutottunk oda, hogy a kloroplastisz milyensége a döntő. Kifejezetten érdekesnek tartom, hogy ez a sejtszervecske ennyire fontossá vált a rendszerezésben. Tudnál pár szót szólni a mai kloroplastisz-kutatások egyéb fontos területeiről?

**V:** A kloroplastiszzevolúció korunk biológiájának egyik legizgalmasabb fejezete, s köteteket lehetne róla írni. Ebben a fejezetben csak egy rövid, vázlatos áttekintésre jutott hely. A rendszertani vonatkozásokon kívül

igen érdekes még annak vizsgálata, hogy mely gének tűntek el a kloroplasztisz genomából, s melyek vándoroltak át az anyasejt magjába. Sokan kutatják azokat a biokémiai folyamatokat, amelyek a kloroplasztisz és a sejtmag közötti kommunikációt és munkamegosztást biztosítják. Érdekesek a színanyagokkal, illetve azok evolúciós változásaival kapcsolatos vizsgálatok is. És szinte minden nap szolgálhat újabb felfedezésekkel, amit a *Hatena*, a *Pseudoblepharisma* vagy éppen a *Paulinella* három faja is mutatja.

**K:** De vajon eljut-e ez a teljes közvéleményhez? Mennyire lesz majd elfogadható az új növényfogalom az átlag olvasó számára?

**V:** Az első fejezetben is felvetettél egy hasonló problémát: a tudomány javasol valamit a rangokkal és nevekkal kapcsolatosan, de az majd lassan megy át a köztudatba, ha átmegy egyáltalán. Nos, a növényfogalom esetében a legnehezebb feladat talán az, hogy a gombákat ne tekintsük növénynek. Miután ezt már a Whittaker-féle öt-birodalmas osztályozás is egyértelművé tette, az eltelt pár évtized láthatólag elég volt ahhoz, hogy a fiatal korosztályt meggyőzzük. A középiskolai oktatás szerepe ebben igen nagy. Abban már nem vagyok biztos, hogy a kevésbé képzettek is értesültek erről a változásról. Például én gyakran kapok e-mail-értesítést kedvenc antikváriumtól a „Növények” kategóriájában beérkezett újabb könyvekről, s mikológiai tárgyú művek is szerepelnek közöttük. Ez azt mutatja, hogy a klasszikus növény/állat dichotómia még erősen tartja magát. A következő lépés az lesz, hogy a klasszikus „alga” vagy „moszat” fogalmat pontosítsuk, hiszen itt is ütközik a régi és az új felfogás. Miután a „kékalgák”, azaz a cianobaktériumok, már sikeresen kikerültek az alga kategóriából, manapság moszaton fotoszintetizáló, elsősorban vízi életmódú, hajtással nem rendelkező eukarióta szervezeteket („növényeket”) értenek (vö. Wikipédia-szócikkek). Az alga tehát nem rendszertani kategória többé. S miután, legalábbis nálunk, a kloroplasztiszukat nem elsődleges endoszimbiózissal szerzett algák szerepe viszonylag alárendelt a vörösalgákhoz és a zöld növényekhez képest, kisebb figyelem irányul erre a kérdésre. Az, hogy a barnamoszat, a kovamoszat és a mészmoszat nem tekinthető növénynek, nem igazán éri el a közvélekedés ingerküszöbét.

**K:** Szerintem kicsit igazságtalan vagy az antikváriumokkal szemben. Aligha várható el tőlük, hogy a gomba témájú könyveket egyhamar külön kezeljék a növényektől, pláne, hogy az állatokkal közösen listázzák. Gondolom, nem ez a legfőbb probléma...

**V:** Valóban, az élővilág növényekre és állatokra való felosztása nemcsak a közgondolkodásban hanem a tudományban és az oktatásban is érzékelhető mind a mai napig. Az egyetemi tanszékek elnevezésében, tankönyvek címében vagy pedig a természetvédelmi

jogban a „növény” és az „állat” szó csaknem mindig a hagyományos értelemben szerepel. Nehezen tudom elképzelni, hogy e tekintetben áttörésre számíthatunk a közeli jövőben. Mikológiai (gombatani) tanszékek már vannak ugyan pár helyen, de a „SAR-tudományi tanszékek” túlzott elharapódzására biztosan nem számíthatunk.

## Felhasznált és ajánlott irodalom

- Adl, S.M. et al. 2012. The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 59: 429–93.
- Allen, J.F. 2005. A redox switch hypothesis for the origin of two light reactions in photosynthesis. *FEBS Letters* 579: 963–968.
- Barton, N.H. et al. 2007. *Evolution*. Cold Spring Harbor Press, New York.
- Burki, F. et al. 2020. The new tree of eukaryotes. *Trends in Ecology and Evolution* 35: 43–55.
- Cavalier-Smith, T. 1981. Eukaryote kingdoms: Seven or nine? *Bio Systems* 14 (3–4): 461–81.
- Cavalier-Smith, T. 1987. The origin of fungi and pseudofungi. In: Rayner, A.D.M. (ed.), *Evolutionary Biology of Fungi*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 339–353.
- Cavalier-Smith, T. 1991. Cell diversification in heterotrophic flagellates. In: Patterson, D.J. & Larsen, J. (eds.), *The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates*, Oxford University Press, Oxford. pp. 113–131.
- Cavalier-Smith, T. 1993. Kingdom protozoa and its 18 phyla. *Microbiological Reviews* 57: 953–94.
- Cavalier-Smith, T. 1998 A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews* 73: 203–266.
- Cavalier-Smith, T. 1999. Zooflagellate phylogeny and the systematics of Protozoa. *Biological Bulletin* 196: 393–395.
- Cavalier-Smith, T. 2002. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of protozoa. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 52: 297–354.
- Cavalier-Smith, T. 2003. Genomic reduction and evolution of novel genetic membranes and protein-targeting machinery in eukaryote-eukaryote chimaeras (Meta-Algae). *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 358: 109–134.
- Chatton, E. 1925. *Pansporella perplexa*. Réflexions sur la biologie et la phylogénie des protozoaires. *Annales des Sciences Naturelles Zoologie* 10e serie 7: 1–84.
- Copeland, H.F. 1938. The kingdoms of organisms. *Quarterly Review of Biology* 13: 383–420.
- Copeland, H.F. 1956. *The classification of lower organisms*. Pacific Books, Palo Alto, California.
- Delaye, L. et al. 2016. How really ancient is *Paulinella chromatophora*? *PLoS Currents* 15: 8.
- De Queiroz, K. et al. (eds.) 2020. *Phylonyms. A Companion to the PhyloCode*. CRC Press, Boca Raton.
- Diószegi, S. & Fazekas, M. 1807. *Magyar Fűvészkönyv*. Csáthy, Debrecen.
- Engler, A. 1892. *Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik. Eine Uebersicht über das gesammte Pflanzensystem mit Berücksichtigung der Medicinal- und Nutzpflanzen*. Gebrüder Borntraeger Verlag, Berlin.

- Gawryluk, R.M.R. et al. 2019. Non-photosynthetic predators are sister to red algae. *Nature* 572 (7768): 240–243.
- Hogg, J. 1860. On the distinctions of a plant and an animal and on a fourth kingdom of Nature. *The Edinburgh New Philosophical Journal* (N. Ser.) 12: 216–225.
- Jung, J. 1747. *Isagoge phytoscopica*. In: *Ioachimi Iungii Lubecensis med. doct. et gymnasii Hamburg. quondam prof. publ. atque rectoris Opuscula botanico-physica*. G. Ottonis, Coburgi. <https://archive.org/details/ioachimiungiiu00jung/page/n33/mode/1up?ref=ol&view=theater>
- Keeling, P.J. 2013. The number, speed, and impact of plastid endosymbioses in eukaryotic evolution. *Annual Reviews of Plant Biology* 64: 583–607
- Lhee, D. et al. 2019. Evolutionary dynamics of the chromophore genome in three photosynthetic *Paulinella* species. *Scientific Reports* 9: 2560.
- Linné, C. 1751. *Philosophia botanica: in qua explicantur fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rariorum, adiectis figuris aeneis*. R. Kiesewetter, Stockholm & Z. Chatelain, Amsterdam.
- Linné, C. 1758. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. (10 th ed.). Laurentius Salvius, Stockholm
- Margulis, L. 1970. *Origin of Eukaryotic Cells*. Yale University Press, New Haven.
- Merezhkowsky, C. 1905. Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. *Biologisches Zentralblatt* 25: 595–596.
- Merezhkowsky, C. 1910. Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenese, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. *Biologisches Zentralblatt* 30: 277–303; 321–347; 353–367.
- Metzner, H. 1952. Über den Nachweis von Nucleinsäuren in den Chloroplasten höherer Pflanzen. *Naturwissenschaften* 39: 64.
- Mills, D.B. et al. 2022. Eukaryogenesis and oxygen in Earth history. *Nature Ecology and Evolution* 6: 520–532.
- Moore, K.R. et al. 2019. An expanded ribosomal phylogeny of cyanobacteria supports a deep placement of plastids. *Frontiers in Microbiology* 10: 1612.
- Muñoz-Gómez, S.A. et al. 2021. A microbial eukaryote with a unique combination of purple bacteria and green algae as endosymbionts. *Science Advances* 7(24): eabg4102.
- Ponce-Toledo, R.I. et al. 2017. An early-branching freshwater cyanobacterium at the origin of plastids. *Current Biology* 27: 386–391.
- Portier, P. J. 1918. *Les Symbiotes*. Masson, Paris.
- Price, D.C. et al. 2012. *Cyanophora paradoxa* genome elucidates origin of photosynthesis in algae and plants. *Science* 335: 843–847.
- Ris, H. & Plaut, W. 1962. Ultrastructure of DNA-containing areas in the chloroplast of *Chlamydomonas*. *Journal of Cell Biology* 13: 383–391.
- Roger, A.J. et al. 2017. The origin and diversification of mitochondria. *Current Biology* 27(21): R1177–R1192.
- Rogers, M.B. et al. 2007. The complete chloroplast genome of the chlorarachniophyte *Bigeloviella natans*: evidence for independent origins of chlorarachniophyte and euglenid secondary endosymbionts. *Molecular Biology and Evolution* 24: 54–62.
- Sagan, L. 1967. On the origin of mitosing cells. *Journal of Theoretical Biology* 14: 225–274.
- Schimper, A.F.W. 1883. Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. *Botanische Zeitung* 41: 105–14, 121–31, 137–46, 153–62.
- Schön, M.E. et al. 2021. Single cell genomics reveals plastid lacking Picozoa are close relatives of red algae. *Nature Communications* 12: 6651.
- Seenivasan, R. et al. 2013. *Picomonas judraskeda* gen. et sp. nov.: the first identified member of the Picozoa phylum nov., a widespread group of picoeukaryotes, formerly known as 'picobiliphytes'. *PLOS ONE* 8 (3): e59565.
- Soó, R. 1963. *Fejlődéstörténeti növényrendszertan*. Tankönyvkiadó, Budapest.
- Stocking, C.R. & Gifford, E.M. 1959. Biochemical and biophysical incorporation of thymidine into chloroplasts of *Spirogyra*. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 1: 159–164.
- Strasser, J.F.H. et al. 2021. A molecular timescale for eukaryote evolution with implications for the origin of red algal-derived plastids. *Nature Communications* 12: 1879.
- Tice, A.K. et al. 2021. PhyloFisher: A phylogenomic package for resolving eukaryotic relationships. *PLOS Biology* 19 (8): e3001365.
- Van Niel, C.B. 1932. On the morphology and physiology of the purple and green sulphur bacteria. *Archiv für Mikrobiologie* 3: 1–112.
- Wainright, P.O. et al. 1993. Monophyletic origins of the metazoa: an evolutionary link with fungi. *Science* 260: 340–342.
- Wallin, I.E. 1927. *Symbiogenesis and the Origin of Species*. Williams & Wilkins Company, Baltimore.
- Whittaker, R.H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science* 163: 150–160.
- Whittaker, R.H. & Margulis, L. 1978. Protist classification and the kingdoms of organisms. *Biosystems* 10: 3–18.
- Woese, C.R. et al. 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87 (12): 4576–9.
- Woese, C.R. & Fox, G.E. 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 74 (11): 5088–90.