

ÚJ ROKONOK – MOLEKULÁRIS ALAPON

Cikksorozatunk előző részében a földi élet törzsfájának „vastagabb” ágait mutattuk be. Láttuk, hogy az állatokat és a növényeket ma már szűkebben értelmezzük, mint egykor, bár fajszám tekintetében továbbra is az élővilág legnagyobb csoportjai maradtak. A „molekuláris forradalom”, persze, az állatok és a növények leszármazási viszonyairól is minden korábbinál pontosabb képet szolgáltat. Záró cikkünk erről, az olvasókat feltehetően leginkább érdeklő témáról szól.

**5.
rész**

Az élet fejlődéstörténetében a soksejtű szervezetek számos, egymástól független vonalon is kialakultak, alátámasztva a többsejtűség evolúciós előnyét az egysejtű létformával szemben. A molekuláris módszerekkel készült törzsfák igazolják, hogy ez a változás a gombák és a növények körében többször is bekövetkezett. Nem ez a helyzet az állatokkal: a földi élet fajokban leggazdagabb országa egyetlen fő átmeneti lépésnek köszönheti létét. Mint sok zoológus már korábban is sejtette, az állatok közös őse a mai galléros ostorosokhoz volt a leghasonlóbb, hiszen laza telepeiket idéző sejtcsoportok a szivacsokban és más állatokban is megtalálhatók. Mindezt a molekuláris rendszertan eredményei fényesen igazolják, hiszen a galléros ostorosok ága utolsóként válik le az állatok előtt. (Lásd az előző rész törzsfáját az ÉT/2007/30-ban! – *A szerk.*)

A további részleteket illetően azonban a klasszikus zoológia és a molekuláris biológia eredményei gyakran ellentmondanak egymásnak. A hagyományos felfogás szerint az állatvilág evolúciója az egysejtűekkel kezdődően egy lineáris komplexitási sort követ. Ezt a testfelépítés legalapvetőbb jellemzői támasztják alá, például a csíralemezek száma, a testüreg alakulása, a csíra barázdálódása, a szelvényezettség, a szájníválás és a lárvaalapot egy-egy sajátosága. Ennek megfelelően az első lépcsőn vannak a szivacsok (*Porifera*), amelyeknek még valódi szöveteik sincsenek. Előrelépést jelentenek az úrbélűek (*Coelenterata*, például a csalánozók), ezek szervezete két csíralemezből, az ekto-

dermából és az entodermből fejlődik, és sugaras szimmetriájú. A következő lépcsőfok egy harmadik csíralemez, a mezoderma megjelenése, ami egyúttal a kétoldali (bilaterális) szimmetria kialakulásával jár. Az ennek alapján *Bilateriánák* nevezett tagozaton belül a legegyszerűbb szervezeteknek nincs testüregük, vagy az csak nyomokban ismerhető fel (fonálférgék, kerekcséregék és több más kis csoport) – ami megindokolja a testüreg nélküliek, illetve az áltestüregesek elnevezéseket.

A valódi testüreges állatok mezodermaájában már hámsejtekkel borított üregeket találunk, és – a szájníválás kialakulásának megfelelően – két fő fejlődési vonaluk különíthető el: az *összjájúak* és az *újszájúak*. Az elsőbe igen nagy fajszámú törzsek tartoznak, mint például a puhatestűek, a gyűrűsférgék és az ízeltlábúak, az utóbbi kettő a szelvényezettség alapján közeli rokonként, egy szupertörzsből (*Articulata*). Az újszájúak körében visszatér a sugaras szimmetria (tüskésbőrűek), vagy pedig a belső váz megjelenésével a kétoldali részarányosság még erőteljesebbé válik (gerincesek).

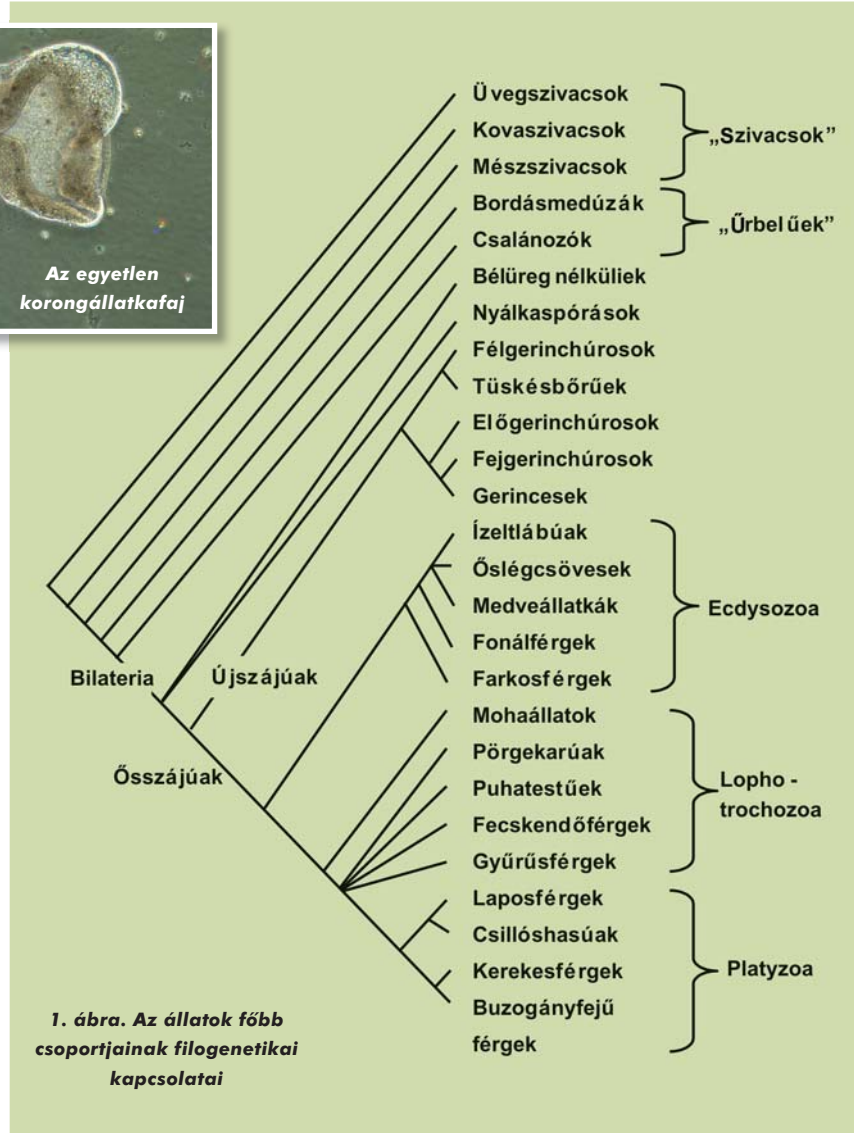
Az iménti sorba, persze, nem tudtak minden állatfajt beilleszteni: mindig voltak olyan talányos törzsek, amelyek rendszertani hovatartozásáról adóz viták dúltak. A komplexitási sor legfőbb problémája az, hogy a rejtélyes rokonságú (bár néha egészen jól ismert) csoportok némelyike nem a bonyolultság növekedésének, hanem életmódbeli változásoknak betudható leegyszerűsödésnek köszönheti létét. Példaként szolgál erre az állatvilág egyetlen egysejtűeket

is magában foglaló törzse, a nyálkaspórársok (*Myxozoa*), amelyeknél a parazita életmód következtében másodlagosan jött létre az egysejtjes állapot. Ilyen lények esetében a tradicionális morfológia tehetetlen, s a genetikai adatok kladisztikai elemzése jelenti az egyetlen megoldást, amelynek úttörői az amerikai *K. G. Field* és munkatársai voltak. Ők közölték 1988-ban az állatok első részletes molekuláris törzsfáját, a riboszóma kis alegységének RNS-nukleotidszekvenciája alapján. Az eltelt két évtized kutatásai azonban olyan eredményekkel szolgáltattak, amelyek számos új szempontot vetnek fel az állati evolúció értelmezésében.

Noha lényegileg molekuláris alapon készült az állatok törzsfájának legfrissebb változata, az messzeemenően figyelembe veszi a morfológiai megfontolásokat is (*1. ábra*). A rajzon csak a legfontosabb és legismertebb csoportokat tüntettük fel. Az első szembeötlő jelenség az, hogy a szivacsok törzse nem egységes, hanem három kisebb, korán elkülönült ág formájában jelentkezik. Ez önmagában még nem jelentene gondot a filogenetikus rendszerezők számára, ha az összes szivacs legközelebbi közös őse nem volna egyúttal más szervezetek őse is. Itt azonban a szivacsok nem az egyedüli leszármazottak – amire a biológusok úgy hivatkoznak, hogy a törzs *parafiletikus*, szemben a kizárólagos közös ősrre visszavezethető *monofiletikus* eredettel. A parafiletikus jelensége a törzsfák más pontjain is gyakran megfigyelhető, időnként nem kis fejfájást okozva a rendszertan művelőinek.

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

A kétoldalúan részarányos állatok, a Bilateria törzscsoportjának monofiletikuságát a molekuláris törzsfa is igazolja. Ezen belül azonban a korábban átmenetinek gondolt csoportok, a testüreg nélküliek és az álltestüregesek többfelé szóródnak – és nem az első oldalágakat adják, amint az az előbbi fokozati sor logikájából következne. A nyálkaspórák és bélüreg nélküliek kis csoportján kívül ugyanis minden átmenetinek tűnő szervezet csak jóval később jelenik meg a törzsfán. A Bilateria ágon belül is felfedezhető az összájúak és az újszájúak kettős tagolódása, bár nem teljesen abban a formában, ahogyan korábban gondolták. (Emiatt sok



zoológus nem is javasolja e kategóriák megtartását.)

Az összájúak két fő ágra oszlanak tovább – és itt jelentkezik a legtöbb meglepetés. Az elsőbe olyan állatok tartoznak, amelyek kiiktatója a test növekedését csak vedléssel tudja követni – innen ered az *Ecdysozoa*, azaz vedlők elnevezés, amelyet *A. M. A. Aguinaldo* és kutatócsoportja alkalmazott először 1997-ben. Eszerint tehát az ízeltlábúak, öslégsővesek, fonálférgék, medveállatkák és más kis törzsek (például a korábban álltestüregesnek tartott farkosférgék) monofiletikus csoportot alkotnak – jelezve azt, hogy a vedlés képessége a legközelebbi közös őstükben alakulhatott ki.

Ellenben a szelvényezettség nem bizonyul alapvető ősi sajátágnak: megdől az Articulata szupertörzsről alkotott hipotézis, hiszen az ízeltlábúak és a gyűrűsférgék vonalai jóval előbb elváltak egymástól. Ezen a második vonalon, amelyet *Lophotrochozoa* néven különít el a tudomány, a koszorúslárva (trochophora) megléte jellemzi a gyűrűsférgéken kívül a puhatestűeket és a fecskendőférgéket. Továbbá itt találunk korábban újszájúaként ismert csoportokat is, mint például a pörgekarúak és a mohaállatok, amelyek közös sajátága a tapogatókoszorú (lophophor). Mellettük van még egy nagy törzscsoport, amelyet T. Cavalier-Smith javaslatára alapján *Platyzoa* („lapított állatok”) néven illethetjük, s ahova a testüreg nélküliek (csillóshasúak, illetve a laposférgék nagy része) és álltestüregesek (például kerekcsősférgék és buzogányfejű férgék) tartoznak. Helyzetük igazolni látszik azt a feltételezést, hogy felépítésük leegyszerűsödés eredménye, és nem egy korai fejlődési stádium tükrözője. A

bokorszerű sokszoros elágazás jól mutatja a Lophotrochozoa és a Platyzoa kapcsolatának bizonytalanságait, amelyeket csak további gének bevonásával lehet majd megszüntetni.

A fán „felfelé” haladva, az állattörzsekben belül is jelentősek és igen érdekesek a változások. A legismertebb példát a parafiletikuságra a gerincesek szolgáltatják: a madarak voltaképpen a hiülők egy igen erősen, sok újonnan kialakult sajátossággal jellemezhető vonalát képviselik. Ma is élő testvércsoportjuk a krokodilok, amelyekkel az *Archosauria* csoportba vonhatók. Ha pedig még feljebb megyünk a törzsfán, akkor a madara-



A gólyákkal rokon Andesi kondorkeselyű

kon belül a keselyűk esete emelhető ki: molekuláris elemzések igazolták némely ornitológus régi gyanúját, miszerint az újvilági keselyűk közelebb állnak a gólyafélékhez, mint a ragadozómadarakhoz, vagyis a „keselyűi jelleg” konvergencia eredménye csupán.

Fokozatosság, persze, a zöld növények tárgyalásában is felmerülhet: elegendő, ha az egysejtű, fonalas, lemezes és parenchimatikus alga, moha, haraszt, nyitvatermő, zárvatermő sorozatra gondolunk. Ez a „komplexitási sor” azonban már csak azért is félrevezető, mert a többszemes állapot a zöld növények világában (*Viridiplantae*) többször, egymástól függetlenül is kialakult. A mohák pedig nem ősei a harasztoknak, mint ahogy a mai harasztok sem lehetnek ősei a nyitvatermőknek, illetve a mai nyitvatermők sem előfutárai a zárvatermőknek. A zöld növényeken belüli viszonyokat a lineáris sor helyett egy törzsfá ábrázolhatja hitelesebben (2. ábra). A rajz sok független elemzés egyfajta szintézise, de elsősorban a kloroplasztisban található gének nukleotidszekvenciáján alapszik. Miután a leegysze-

rűsödés a növényvilágban nem annyira gyakori, mint az állatoknál, a növények rendszerében – legalábbis törzsi szinten – valamivel kisebb a felfordulás, mint az állatokéban. Mindenesetre sok jól ismert csoport parafiletikusnak bizonyult (az ábrán idézőjelben).

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

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

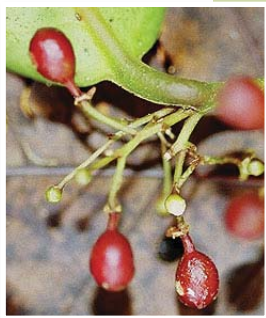
A szárazföldi növények közös sajátossága az *embrió* (csíra) léte, vagyis az, hogy a megtermékenyítést követően az új egyed egy ideig az anyanövény

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

A szárazföldi lét másik fontos feltétele a *szállítószövetek* megjelenése. Ez a mohákkal párhuzamosan kialakuló harasztok körében figyelhető meg. A harasztok nem monofiletikus csoport, egyik águk a korpafűfélék irányába fejlődött, amelyek legnagyobb része régés-rég kihalt (például a kőszentelepeket adó pécset- és pikkelyfák). A másik fő vonalon jelenik meg a többi haraszt már monofiletikus csoportja, amelyeket akár páfrányoknak is nevezhetnénk, mert az ide tartozó fajok 98 százalékának valóban páfrányszerű a megjelenése. A bökkenő csak az, hogy közbüki élőknek a töltik morfológiailag nagyon is eltérő zsurlók és a villás elágazású, sokszor levéltelen psilotumfélék, amelyek a növényeknél megfigyelhető leegyszerűsödés szép példái. Esetükben annyira drasztikus volt ez a változás, hogy sokáig a legősibb harasztok máig élő képviselőinek tartották őket, s csak a molekuláris elemzések bizonyították be egykori páfrány mivoltukat.

A harasztok szaporodása, szállítószöveikkel ellentétben, nem mutat előrelépést a mohákhoz képest, mivel spórákkal terjednek. A szárazföldi léthez való alkalmazkodás fontos jeleként azonban kialakult a *mag*, benne a fiatal utódnövényvel, az embrióval. A mag tette igazán sikeressé a nyitvatermőket és a zárvatermőket, amelyekre együttesen magvas növények (*Spermatophyta*) néven hivatkozhatunk. A mag evolúciós előnyeit a spórás szaporodással szemben bizonyítja, hogy a nyitvatermőktől függetlenül több harasztcsoportban is megjelent.

A ma élő nyitvatermők négy ágra oszlanak. Ezek külön-külön biztosan monofiletikusak, de együttesükről mindezt csak sejtjük. A gyógynövényként ma már széles körben ismert *Ginkgo biloba* az evolúció során „magára maradt” törzsében, míg a fenyőfélék voltaképpen virágkorukat élik ma is. A molekuláris vizsgálatoknak köszönhetően bizonyosodott be teljesen, hogy a toboz nélküli tiszafák nem külön osztályt, hanem csupán egy leegyszerűsödési vonalat jelentenek a többi fenyő között.



Biztosan nyitvatermő – de a maiaktól távol álló – őse volt a zárvatermőknek, amelyek „találmánya” a mag jobb védelmét, és szélesebb körű elterjedését biztosító termés. Az amerikai *M. W. Chase, D. E. Soltis* és munkatársaik 1993-as vizsgálatai óta tudjuk, hogy a zárvatermők ága nem a klasszikus kétszikű/egyszikű szembeállítás alapján válik ketté. Az első, apró leágazások mind kétszikűek, és csak később következik az egyszikűek önmagában monofiletikus oldalága.

A zárvatermők törzsfájának meghatározása az utóbbi évtizedben az egyik legintenzívebben kutatott témává lett a filogenetikai rendszertanban: egyre növekvő számú fajt vonnak be az értékelésbe, és ezzel párhuzamosan változik a legelső oldalágat adó taxon neve is. Erre a megtisztelő címre egyre biztosabban Új-Kaledónia bennszülött cserjéje, az *Amborella trichopoda* tarthat számot. Közeleli rokonságát a zárvatermők közös őseivel számos nyitvatermő jellege igazolja. A zárvatermők törzsfáján a sziklevelek száma helyett a virágporszem sajátosságai váltak fontossá: alapesetben a zárvatermők pollenszeme egyetlen hasítékkal nyílik. Ezt a típust azonban a fa egy pontján a hármas felnyílású pollen váltja fel. Ilyen virágporszem jellemzi a kétszikűek később kialakult nagy fajszerű csoportját, a valódi kétszikűeket.

A molekuláris eredményeknek köszönhetően számos igen nagy család (például fészkesek, rózsafélék, hüvelyesek) monofiletikussága egyértelműen bebizonyosodott. Vannak azonban olyanok is, amelyekről ez nem mond-



ható el: például a tátogatók (*Scrophulariaceae*) legtöbb képviselője az útifűfélék és a vajvirágfélék családjába került át. A családok összetételének megerősítése, illetve megváltozása mellett a zárvatermők esetében a legérdekesebb eredmények az élősködő fajok pontos helyére vonatkoznak. Az állatokhoz némiképp hasonlatosan, esetükben is a parazitává válás következtében leegyszerűsödött morfológia jelentette eddig a legtöbb gondot a botanikusoknak. A molekuláris kladisztika mutatta ki például, hogy a világ legnagyobb virágának, a borneói *Rafflesianak* mi a rokonsága. Nos, ezek a rendszertanilag eddig besorolhatatlan élősködők a kutyatejfélék (*Euphorbiaceae*) családjának egy igen erősen specializálódott belső vonalának felelnek meg.

Hely hiányában csak néhány példával illusztráltuk, hogy a molekuláris módszerek mekkora változtatásokat eredményeztek az állatok és növények törzsfáján, a vastagabb ágaktól egészen a gallyakig. Cikksorozatunk végső üzenete legyen az, hogy az élővilág törzsfája és rendszere nem állandó, „kőbe véssett” alkotás, legfeljebb csak közelítés egy pontosan nem azonosít-

ható állapot felé. „Pesszimizmusunkat” az támasztja alá, hogy a törzsfá múltbéli események rekonstrukciója, így soha sem nyerhetünk teljes bizonyosságot annak helyességéről, és az evolúció soha sem áll meg, és egyes csoportok esetében igen rövid idő alatt is lényeges változásokat produkálhat.

Bár a molekuláris módszerek igen sok új eredménnyel gazdagították a rendszertant, számos esetben tisztáztak vitás kérdéseket, és új elképzeléseknek adtak teret, mégsem mentesek a problémáktól. A *Trichoplax* példája arra int bennünket, hogy a genetikai információ különböző forrásai eltérő eredményekre vezethetnek, az *Amborella* pedig arra figyelmeztet, hogy mindig felbukkanhat egy addig figyelmen kívül hagyott „meglepetés taxon”, amelynek bevonása nagy felfordulást okozhat az addig biztosnak vélt törzsfában. Mindenesetre sohasem voltunk még olyan közel a biológusok álmához: az „egyetlen igazi törzsfá” megszerkesztéséhez és az arra alapozó filogenetikai rendszertan kidolgozásához, mint manapság.

PODANI JÁNOS
(<http://ramet.elte.hu/~podani>)