

Ezzel a hálózatos ábrázolással sikerült azt is kimutatni, hogy emberi tumorokban a genomstabilitás-gének változatai inkább öröklődő, míg az apoptózis-rendszer komponenseinek sokféleségét inkább az egyedi élet során (például környezeti hatásokra) kialakuló mutációk alakítják ki.

A génhálózatok kialakulásának, kapcsolati szövődésének, plaszticitásának megismerése többek között arra ad majd lehetőséget,

hogy új gyógyszerek tervezésénél a megfelelő célpontokat válasszák ki a betegségek eredményesebb kezelése érdekében. Ez a genetikusok, orvosok, bioinformatikusok közötti szorosabb együttműködést igényli és teszi lehetővé a közeli jövőben.

Kulcsszavak: *gén, génhálózat, nem átíró RNS-szekvenciák, mikro-RNS, transzkripció faktor, genomstabilitás, programozott sejthalál*

IRODALOM

- Caldas, Carlos – Brenton, James D. (2005): Sizing up miRNAs as cancer genes. *Nature Medicine*. **11**, 712–714.
- Castro, Mauro A. A. – Dalmolin, R. J. – Moreira, J. C. – Mombach, J. C. – de Almeida, R. M. (2008): Evolutionary Origins of Human Apoptosis and Genome-stability Gene Networks. *Nucleic Acids Research*. **36**, 19, 6269–283. <http://nar.oxfordjournals.org/cgi/reprint/gkn636v1>
- Elmore, Susan (2007): Apoptosis: A Review of Programmed Cell Death. *Toxicologic Pathology*. **35**, 4, 495–516. <http://tpx.sagepub.com/cgi/reprint/35/4/495>
- Feuer, Michael J. – Towne, L. – Shavelson, R. J. (2002): Scientific Culture and Educational Research. *The Educational Researcher*. **31**, 8, 4–14. (újraolvasás): http://www.stanford.edu/dept/SUSE/SEAL/Reports_Papers/FeuerTowneShavelson.pdf
- Hua, Zhong – Lv, Q. – Ye, W. – Wong, C. K. – Cai, G. (2006): miRNA-Directed Regulation of VEGF and Other Angiogenic Factors under Hypoxia. *PLoS ONE*. **1**:e116. <http://www.plosone.org/article/info:doi%2F10.1371%2Fjournal.pone.000116>
- Kerzendorfer, Claudia – O’Driscoll, Mark (2009): Human DNA Damage Response and Repair Deficiency Syndromes: Linking Genomic Instability and Cell Cycle Checkpoint Proficiency. *DNA Repair (Amst)*. **8**, 9, 1139–1152.
- Lander, Eric S. et al. (252 coauthors) International Human Genome Sequencing Consortium (2001): Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature*, **409**, 6822, 860–921. <http://www.nature.com/nature/journal/v409/n6822/full/409860a0.html>
- Sevignani, Cinzia – Calin, G. A. – Siracusa, L. D. – Croce, C. M. (2006): Mammalian microRNAs: A Small World for Fine-Tuning Gene Expression. *Mammalian Genome*. **17**, 189–202. <http://www.springerlink.com/content/11261j0815q78766/fulltext.pdf>
- Simkó Gábor I. – Gyurkó D. – Veres D. V. – Nánási T. – Csermely P. (2009): Network Strategies to Understand the Aging Process and Help Age-related Drug Design. *Genome Medicine*. **1**, 9, 90.
- Valencia-Sanchez, Marco Antonio – Liu, J. – Hannon, G. J. – Parker, R. (2006): Control of Translation and mRNA Degradation by miRNAs and siRNAs. *Genes Dev*. **20**, 515–24. <http://genesdev.cshlp.org/content/20/5/515.full.pdf+html>
- Venter, J. Craig et al (228 coauthors) (2001): The Sequence of the Human Genome. *Science*. **291**, 5507, 1304–1351. <http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/291/5507/1304>

A NÖVÉNYEK NÖVEKEDÉSI STRATÉGIÁINAK EVOLÚCIÓJA

Oborny Beáta

PhD, ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék
beata@ludens.elte.hu

A növény sokak szemében csak „lassú és unalmas állat”. Ebben az összefoglalóban azt szeretném megmutatni, hogy ez koránt sincs így: bár a növény az állatokéhoz hasonló környezeti kihívásokkal szembesül, ezek megoldására speciális módszerek állnak rendelkezésére. A kihívások közül a legfontosabb, hogy az egyednek fel kell derítenie és ki kell aknáznia a létfenntartásához szükséges – gyakran térben és időben heterogén eloszlású – forrásokat, mindezt versenytársak ellenében, predátorok (herbivorok) és paraziták jelenlétében. A speciális lehetőségek abból adódnak, hogy a növényi test moduláris felépítésű. A környezettel való kölcsönhatás szempontjából az élővilágon belüli legfontosabb választóvonal nem a taxonómiai hovatartozás mentén húzódik (növény, állat stb.), hanem a testszerveződési alapelvek szerint (unitér vs. moduláris szervezetek). Bemutatok néhány, moduláris szerveződésből adódó stratégiát, és hangsúlyozom, hogy napjainkig mind a populációdinamika, mind az evolúciobiológia főként az unitér szervezetek megértésére helyezte a hangsúlyt – ahova például a rovarok és emlősök is tartoznak –, részben figyelmen kívül hagyva a moduláris szervezetek specifikumait. A Darwin-év kapcsán fontos felidézni, hogy Charles Darwin a növényi

viselkedés tanulmányozásának egyik kezdeményezője volt, számos művet szentelt e témának. Céлом, hogy áttekinsem, ma mit mondhatunk arról, hogy a növényegyed hogyan válaszol a környezetében előforduló ökológiai források (fény, víz, tápanyagok) mintázatára, és e válaszoknak mi a jelentőségük az adaptációban.

Történeti visszatekintés

A növények növekedési formáinak leírása egyidős a botanika történetével. Az i. e. IV. században Theophrasztosz már alapformák szerint fákra, cserjékre és lágyszárúakra választotta szét a növényeket. Érdekes módon, a hajtás determinált és determinálatlan növekedését is megkülönböztette, ami a modern leírásban is az egyik legfontosabb szempont (Bell, 1991). A formák leírásának története az ókortól Idősebb Plinius (i. sz. 23–79) és Dioszkoridész Pedaniosz (i. sz. 40–90) nyomán a középkoron át húzódik olyan jeles újkori tudósokig, mint Joseph Pitton de Tournefort (1656–1708) és Carl von Linné (1707–1778). Munkáikban a rendszertani célkitűzés és a formák leírása még nem vált el egymástól. Az első kutató, akinek műveiben a rendszertani és alaktani osztályozás már tudatosan szétvált, Alexander von Humboldt (1769–1859), Dar-

win idősebb kortársa volt. Humboldt – a különböző kontinenseken tett felfedezőútjainak tanulságait összegezve – ún. főformákra (Hauptformen) bontotta a növényvilágot, leírt például banán, kaktusz, erika, mimóza formát. Hangsúlyozta, hogy ugyanaz a forma egymástól földrajzilag távol eső helyeken, rendszertanilag különböző növénycsoportokban is megjelenhet. A környezethez való adaptáció, pontosabban annak mechanizmusa legelőször Darwin munkásságának nyomán, az evolúciós gondolat megjelenésével vált tanulmányozhatóvá. Darwin igen sok munkát szentelt a növényeknek (*Függelék*; lásd még Molnár, 2009). E felsorolás a növényekkel foglalkozó könyveinek listája, ezek közül is kizárólag az első kiadásoké; a művek már Darwin élete során is több kiadást éltek meg, némelyik négy-öt újrakidatást is.

Jelen témánkhoz legszorosabban két műve kapcsolódik: *On the Movements and Habits of Climbing Plants* (első kiadás 1865; lásd *Függelék*) és *The Power of Movement in Plants* (fiával, Francis Darwinnal közösen; első kiadás 1880). Mindkettőben számos megfigyelést és, az 1880-as műben, igen sok saját kísérletet is közöl arról, hogy a növények milyen környezeti ingerekre miképp reagálnak, mi határozza meg növekedésük irányát. E kérdésfeltevések – mai szóhasználattal – az egyedi optimalizációra vonatkoznak, tulajdonképpen a növényekkel kapcsolatos viselkedéstani kutatásoknak tekinthetők. Darwin e tekintetben is úttörő kutató volt. A növényegyed környezetre adott adaptív válaszainak vizsgálata csak Darwin után jó pár évtizeddel lendült fel, elsősorban a fenotípusos plaszticitás kutatása kapcsán (Novoplansky, 2002). A hosszú útból csak néhány mérföldkövet említenék. A legelső fontos mozzanat annak felismerése volt, hogy a növényi test modu-

láriss szerveződésű. E felismerés és ökológiai következményeinek első áttekintése John L. Harper (1977) és James White (1979) nevéhez fűződik. További mérföldkövet a morfológia eszköztárának kibővítése, az ún. dinamikus morfológia megszületése (Bell, 1984). A korábbi, klasszikus morfológia a „kész” formák – esetleg az egymást követő stádiumok – leíró tudománya volt; a dinamikus morfológia közvetlenül a formát *generáló* algoritmust tanulmányozza. Ez az irányzat segített abban is, hogy a növekedési válaszok genetikai és élettani hátterét megismerhessük (vö. Novoplansky, 2002), valamint abban, hogy megérthessük, hogyan „használja” a növény e válaszokat természetes környezetében.

A moduláris szerveződés

A többsejtű szervezeteket unitér és moduláris szervezetekre oszthatjuk (Harper, 1985; Vuorisalo – Tuomi, 1986). Az unitér szervezetekre példák az ízeltlábúak, puhatestűek és valamennyi gerinces, például az ember. A moduláris szervezetekhez tartoznak a növények és számos állatcsoport, például a szivacsok, korallok, mohaállatok. Az elkülönítés alapja a genetikai értelemben vett egyed – egyetlen zigóta terméke, szakkifejezéssel genet (Harper 1977) – testének szerveződése (*1. táblázat*).

1. *Egyedfejlődési program*. Az unitér szervezetekben egyetlen egyedfejlődési program fut végig a zigóta állapottól a teljes kifejlődés állapotán át a halálig. A moduláris szervezetekben „a növekedés és fejlődés öröklött programja nemcsak egyszer fejeződik ki, hanem ismétlődik” (Harper, 1985, 4.). Hogy egy-egy példával illusztráljuk, a feketeterítő (*Turdus merula*) tipikus unitér szervezet, morfogenezisének egyetlen, összehangolt folyamat írja le. A kajsziabaráckfa (*Prunus armeniaca*) ezzel szemben

| | Unitér | Moduláris |
|--|--------------------------------------|-------------------------------|
| 1. <i>Egyedfejlődési program</i> | egyszeri végrehajtás | iteráció |
| 2. <i>Test alapterv</i> | fix | flexibilis |
| 3. <i>A program vége</i> | zárt | nyílt |
| 4. <i>A sejtvonalak elköteleződése</i> | általában korai | késői |
| 5. <i>Életciklus</i> | egy | több az egyen belül |
| Példák | ízeltlábúak, puhatestűek, gerincesek | növények, korallok, szivacsok |

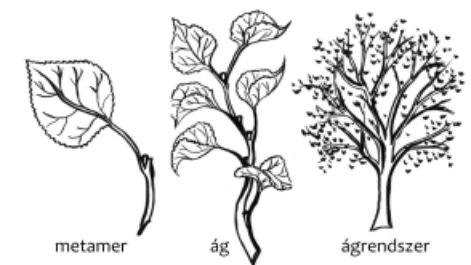
1. táblázat • A többsejtű szervezetek felosztása a testszerveződési alapelv szerint (Forrás: Jackson et al., 1985; Jerling, 1985; Vuorisalo – Tuomi, 1986; Schmid, 1990).

moduláris: testén belül minden metamernek megvan a saját morfogenetikai folyamata, s ugyanez többször ismétlődhet (*1. ábra*). Ezen iteratív növekedés a moduláris szervezetek egyik fontos specifikuma.

2. *Test alapterv*. Az unitér szervezetnek egyetlen, jól megadható alapterve van meghatározott számú szervvel, az egyedfejlődés ezt valósítja meg. Például a feketeterítő két szemmel, egy szívvel, két szárnyal rendelkezik, az ettől való eltérések ellen erős szelekció hat. Ezzel ellentétben, a moduláris test alapterve flexibilis. A szervek száma változó. Mindenképpen változik a korral, de erősen befolyásolja a környezet is. Például ugyanazon a fán, ha az erdőszélen nő, a fényben gazdagabb oldalon jóval több levél lehet, mint az árnyékos oldalon.

3. *Az egyedfejlődési program vége*. Unitér egyedfejlődés esetén megadható egy végső forma, amely a fejlődés során idővel létrejön. Moduláris fejlődés esetén ilyen általában nem definiálható, a folyamat vége nyitott. Az iterációk leállhatnak vagy folytatódhatnak a szervezet és a környezet aktuális állapotának függvényében. Még az erősen korlátozott fejlődésű moduláris élőlények, például az egyéves növények

is mutatnak bizonyos flexibilitást az iterációk számát illetően (Novoplansky, 2002): az egyed biomasszája és a külső környezeti szignálok (például a nappal hossza) is befolyásolják, mikor terminálódik az egyedfejlődés. A spektrum másik végén találjuk azokat a vegetatív szaporodású (klonális) növényfajokat, melyeknél nem figyelhető meg öregedés, tehát az iterációk száma gyakorlatilag korlátlan (Watkinson, 1988). Néhány példa arra, hogy a genetikai egyed milyen életkort képes megélni: a *Populus tremuloides* – sarjakkal szaporodó nyárfafaj – egy genetikai egyede a becslés szerint tízezer éves volt, és 81 hektárt borított. Egy másik „bajnok”, a *Gaylussacia brachycera* – egy áfonyához hasonló cserje – ma is élő egyede 13 ezer



1. ábra • A növény moduláris testfelépítése. A legkisebb építőelem a metamer.

évvel ezelőtt volt zigóta, s azóta mintegy két kilométerre terjedt ki (Oborny – Bartha, 1995, valamint az ott idézett irodalom; a téma tanulmányozásának egyik úttörője a magyar Pénzes Antal volt). A „bajnokoktól” eltekintve általánosságban is elmondható, hogy a moduláris szervezetekben a felnőtt testméret és a maximális élettartam sokkal lazábban determinált, mint az unitér szervezetekben (Jackson et al., 1986; Tuomi – Vuorisalo, 1989).

4. *A sejtvonalak elköteleződése.* Néhány unitér állattörzsből – jellegzetesen például az ízeltlábúak és a gerincesek körében a szóma- és a csírvonal korán szétválak az embriogenezis során: a sejtvonalak viszonylag hamar elköteleződnek az egységes test alapterv szerint (Buss, 1983; Pál – Szathmáry, 2000). A moduláris szervezetekben ilyen korai elköteleződést nem találunk, ehelyett az egyedben végig fennmarad a totipotens sejteknek egy populációja, egészen az utolsó modul kialakításáig, rendszerint az élet végéig. A funkcionális elköteleződés a teljes egyed helyett egy alacsonyabb hierarchiaszinten, a modulon belül történik, így jönnek létre a modulon belül a különböző szövetek, szervek. A morfogenetikai folyamat minden egyes modulnál újratekődik: szomatikus embriogenezis történik (Tuomi – Vuorisalo, 1989). Sok moduláris szervezetnél a *szomatikus mutációknak* – melyeket jelen esetben helyesebb lenne *preszomatikusaknak* nevezni – komoly esélyük van arra, hogy bekerüljenek a csírvonalba, s így örökölhetővé váljanak, evolúciós jelentőségük legyen (Klekowski, 1988).

5. *Életciklus.* Unitér szervezet esetén a genetikai egyed (genet) élete a zigóta létrejöttével indul, és a teljes genet egyszerre bekö-

vetkező halálával végződik. A moduláris szervezetben minden modulnak megvan a maga születése és halála, s a modulok populációjának viselkedését akár demográfiai folyamatként is leírhatjuk (White, 1979; Harper, 1985; Watkinson, 1988; Schmid, 1990). Lényeges tehát, hogy a moduláris élőlény részei „eldobhatók” a teljes élőlény halála nélkül. Kevésbé drasztikus esetben a különböző részek különböző növekedési és/vagy fejlődési rátával bírnak, s már ennek is lényeges ökológiai következményei vannak.

E következmények bemutatása előtt néhány megjegyzés: a többsejtű szervezetek nagy változatossága megkívánja, hogy a modularitást néhány egyéb, belső tagolózással kapcsolatos fogalomtól elválasszuk (pl. szegmentáció, szektorialitás). Ezt és az idevonatkozó definíciókat egy – egyelőre kéziratban formában meglévő – angol nyelvű összefoglaló tartalmazza (Oborny Beáta: *Adaptation to Heterogeneous Environments by Modular Growth*). Fontos még megjegyezni, hogy a moduláris szervezetekhez való tartozáshoz elégséges kritérium, hogy legyen moduláris életfázis; nem kizáró ok, ha létezik unitér életfázis is (például szivacsok esetén a lárvállapot).

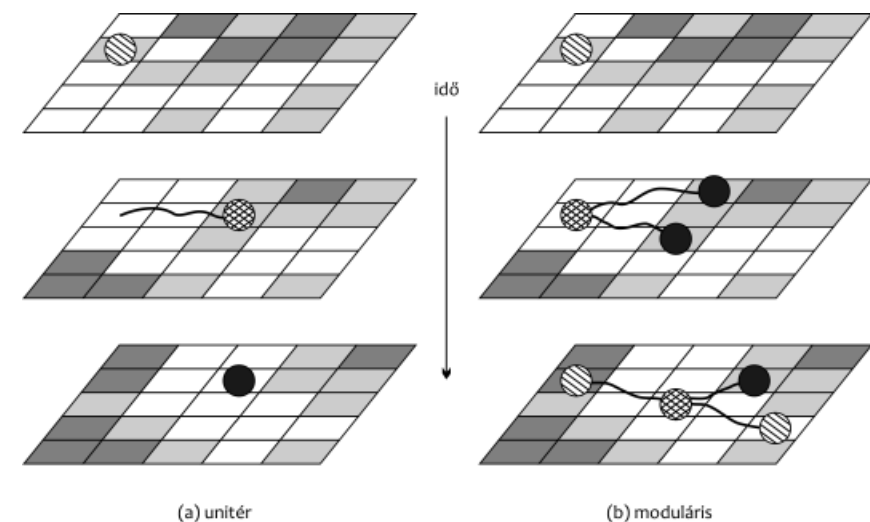
Ökológiai következmények, adaptációs lehetőségek

Csaknem minden élőlény heterogén környezetben él, legalábbis bizonyos ökológiai tényezőkre nézve. Például egy fekete terítő szármára foltosan oszlik el a táplálék, s egy növény növekedésének körzetében is többnyire foltos mintázatúak a források (fény, víz, talajbeli tápanyagok). A foltmintázat időben változó is lehet. Szelekció hat arra, hogy az egyed a környezeti forrásokat minél nagyobb hatékonysággal vegye fel. A felvétel két fő moz-

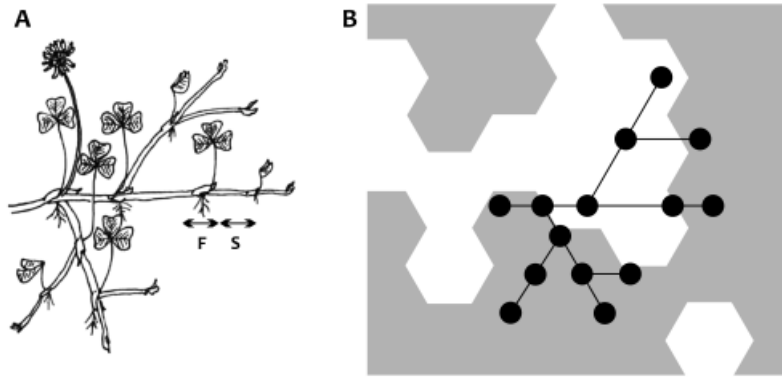
zanata: a forrásfoltok felderítése (exploration) és a megtalált foltok kiaknázása (exploitation). Mindkettő energiaigényes folyamat, és a felderítés és kiaknázás közti energiamegosztás érdekes optimalizálási probléma (lásd a „foraging” elmélet irodalmát; növényekről egy összefoglaló: Oborny – Cain, 1997). Különböző környezeti foltmintázatokon más-más az optimum, ráadásul egy élőhelyen, az adott foltmintázaton nem csak egyetlen egyed él, hanem alternatív módszerek – stratégiák – találkoznak, és küzdenek az erőforrásokért.

Hasonlítsunk össze egy helyváltoztatásra képes, unitér szervezetet, például egy madarat, egy helytűlő, moduláris szervezettel, például egy növényvel (2. ábra)! Az általánosítás végett Adrian D. Bell (1984) azt javasolta, hogy a moduláris szervezetnél a kétféle funkciót – a felderítést és a kiaknázást – kétféle növekedéssel azonosítsuk. Ha rátekinünk egy nö-

vény testére, azt látjuk, hogy az egyes környezeti forrásokkal csak meghatározott pontokon lép kapcsolatba. Például egy szamóca növény (*Fragaria sp.*), amely a földön kúszó indákkal terjed, minden második szárcsomónál (nodusnál) képes fejleszteni egy tőlevélrózsát. Itt vannak a levelek, amelyek a fény hasznosításának legfőbb helyei, és itt fejlődnek a gyökerek, amelyek a talajbeli vizet és tápanyagokat tudják felvenni. A tőlevélrózsák közti szakaszokon, az indákon nem fejlődik gyökérzet, és a fotoszintézisben játszott szerepük is elhanyagolható a levelekéhez képest (bár ez fajfüggő). A *Fragaria* testét tehát kétféle alegységre lehet bontani: a tőlevélrózsa egy ún. táplálkozóelem (feeding site), az inda pedig egy térelválasztó elem (spacer). A moduláris testszerveződésnek megfelelően e kettő fejlesztése többször ismétlődik. Visszatérve a 2. b ábrához, a táplálkozóelem fejlesztés-



2. ábra • Egy helyváltoztatásra képes, unitér és egy helytűlő, moduláris szervezet táplálékkeresésének összehasonlítása. A különböző színezetű cellák különböző minőségű lokális környezeteket, a körök pedig az élőlény (illetve egy modulja) különböző állapotait jelentik. A mozgási útvonalakat vastag vonalak jelölik.



3. ábra • A fehér here (*Trifolium repens*) növekedése forrásgazdag és -szegény foltok között. Az (a) rajzon S jelöli a térelválasztó elemet és F a táplálkozóelemet. A (b) ábra ugyanez a növényegyet sematikusan ábrázolva. Fekete a forrásgazdag folt, fehér a szegény.

tése (kör) a megtalált tápanyagfolt kiaknázását teszi lehetővé, míg a térelválasztó elem fejlesztése (vonal) a foltok felderítésére ad lehetőséget. Igen érdekes ebből a szempontból tekinteni a különböző növényfajokra: föld alatt (a talajbeli források felvételénél) és föld fölött (a fényfelvételnél) mennyire válik szét a felderítés és kiaknázás, és milyen az energiamegosztás közöttük?

Az energiaallokációjával kapcsolatban fontos, hogy környezetfüggő lehet. Vannak ugyan merev növekedésű fajok, ahol környezetfüggés nem figyelhető meg, legalábbis bizonyos tulajdonságokra nézve nem. Egyes gyömbérfélék (például az *Alpinia speciosa*) gyöktörzsének elágazásmintázata annyira szabályos, hogy a 120°-os elágazási szögekkel és egyenlő hosszú térelválasztókkal felülnezetből szinte hatszöges kristályrácsnak tűnik (Bell, 1991). A legtöbb növényfaj azonban képes plasztikusan reagálni a környezetre, akár finom térbeli felbontásban a lokális környezetre is (3. ábra). A kerek repkény (*Glechoma hederacea*) például mindössze 25 × 25 cm-es talajtápanyag-foltokat is képes „letapogatni”,

biomasszájának nagy részét ezeken belül tartva növekedni (Hutchings–Wijesinghe, 1997).

A fenotípus környezetfüggését – a fenotípusos plaszticitást – az ún. reakciónormával írjuk le. Egy genotípushoz egy reakciónorma tartozik, s azt adja meg, hogy az adott környezetben (független változó) milyen fenotípus alakul ki (függő változó). Evolúciós szempontból izgalmas kérdés, hogy egy populáción belül, az egyes genotípusok között a reakciónormák milyen változatosságát találjuk, s ezekre az adott környezet(ek)ben milyen szelekció hat. Ökológiai szempontból nem csak a fajon belüli, hanem a fajok közötti változatosság is lényegessé válik, s arra is érdemes rákérdezni, hogy az egymástól gyakran lényegesen eltérő reakciónormákkal rendelkező fajok miként versengenek a forrásokért, és kiszorítják-e egymást vagy képesek az együttélésre, társulásalkotásra (bővebben lásd Oborny–Bartha, 1995).

Az adaptív növekedés szempontjából hasznos distinkció, hogy a plaszticitás a táplálkozóelemeken belül vagy azok között (eggyel magasabb hierarchiaszinten, a táplál-

kozóelemek halmazán) jelenik-e meg. Három alapelethez van, s ezek kombinációi is léteznek: [A] Plasztikus maga a táplálkozóelem, például a tölevélrózsa kevesebb fényben kevesebb levélből áll. [B] Plasztikus a táplálkozóelemek térbeli elrendezése, például a tölevélrózsák kevesebb fényben egymástól távolabb kerülnek. [C] Plasztikus a táplálkozóelemek közötti fiziológiai kapcsolat, például ha egy táplálkozóelem árnyékba kerül, a fényben lévő elemek felől szénhidrát-transzport indul ebbe az irányba.

A „többszajú lény”

Maxine Watson növényfiziológus fogalmazott úgy, hogy „a növények többszajú lények” (Watson, 1986). Minden egyes táplálkozóelemforrást (vagy forrásokat) vesz fel, ezáltal a növény egyszerre több ponton „vesz mintát” a környezetből (2. b ábra). Nem mindegy, hogy az egyed hány ilyen mintavételi pontot alakít ki, és ezeket hogyan rendezi el a térben. A térelválasztó elem szerepe az, hogy a mintavétel minél inkább torzított legyen a forrásgazdag helyek felé. A különböző növényfajok a fenti, [B] típusú plaszticitás gazdag tárházát mutatják (összefoglalásként lásd Oborny–Cain, 1997). Két egyszerű, viszonylag gyakori stratégiát mutatok be.

A *Trifolium repens* – és számos más növényfaj – a fényben gazdag helyen rövidebb indát növeszt, mint árnyékos helyen (3. ábra). Ezáltal megnő annak a valószínűsége, hogy a növény benn marad a már egyszer megtalált jó foltban, és viszonylag kevés energiabefektetéssel nő át a rossz területeken, egyik jó foltból a másikba. Számítógépes szimulációk megmutatták, hogy ez a növekedési válasz mindenféle környezetben kedvező, tekintet nélkül a jó foltok mennyiségére, méretére és időbeli állandóságára (Oborny–Cain, 1997). Ter-

mészetesen ez csak a feltétellel igaz, ha a foltmintázat kívülről adott, például élettelen tárgyak vagy az adott fajnál sokkal erősebb kompetitorok alakítják ki. Ez esetben a növény „feladata” mindössze az, hogy hozzáigazítsa növekedésmintázatát a környezeti mintázathoz. Más a helyzet, ha a faj aktívan befolyásolni képes a környezeti mintázatot, például ahova belenő, onnan ki tudja szorítani a versenytársakat. E lehetőséget is tekintetbe véve két alapstratégiát lehet elkülöníteni: az ún. *falanx* és *gerilla* stratégiát (Lovett Doust, L. – Lovett Doust, J., 1982).

Mint az elnevezés is mutatja, a gondolat a hadviselésből ered; a tipikus kísérletekben azt veszik figyelembe, hogyan reagál egy faj a kompetícióra. A gerilla – például a *Trifolium repens* – elkerülő stratégiát folytat. Ha nő a kompetíciós nyomás, növeli a térelválasztók hosszát, tehát a következő jó folt felderítésére kezd több energiát fordítani. A falanx ezzel szemben eleve is viszonylag rövidebb térelválasztókkal rendelkezik, és kompetíció hatására ezeket tovább rövidíti, tehát „tömöríti” a frontot, és fokozatosan szorítja ki az ellenfelet. Példa erre a csomós fűfajok növekedése. A stratégiák egymáshoz képesti előnye/hátránya a környezettől függ, például a forrás összennyiségétől. A falanx és gerilla tartósan is együtt élhet, ha a falanx faj olyan növénytakarót alakít ki, melyben a gerilla számára elegendő üres folt kínálkozik (lásd kompetíciós–kolonizációs csereviszony). A növénytársulások szerkezetének kiépülése, stabilitása az együtt élő fajok növekedési stratégiáinak „illeszkedésén” múlik (Oborny–Bartha, 1995).

Mennyire integrált az egyed?

Az unitér szervezetek magasan integrált lények, a moduláris szervezetekben az integráltság foka változatos. Szélsőséges esetben

akár minden egyes modul önállóvá, a többiekől fiziológiailag függetlenné válhat. Ezt találjuk a vegetatív szaporodású (klonális) növényeknél, például az indával, gyöktörzsszel, gumóval szaporodó fajoknál. Érdekes átgondolni, hogy ez esetben a genetikai értelemben vett egyed (genet) több fiziológiai egységből (rametből) áll. Az individuumból fogalma a moduláris élőlényeknél (még) kevésbé egyértelmű, mint az unitérekénél (vö. Buss, 1983; Pál – Szathmáry, 2000), az adott problémához mindig pontosan specifikálni kell, melyik fajta egyedre gondolunk. A legkisebb építőegység (metamer) és a teljes genetikai egyed között (*t. abra*) gyakran több, köztes hierarchiaszintet is érdemes figyelembe venni. A *Trifolium repens* (*3.a abra*) esete viszonylag egyszerű: itt a legkisebb építőegység, a metamer felel meg a rametnek. Születése után egy ideig még a szülő támogatására – víz, tápanyagok stb. transzportjára – szorul, ezután képessé válik kifejleszteni minden olyan szervet, amely az önálló élethez szükséges: gyökérzetet, vegetatív és reprodukív hajtást. Más fajoknál nem a metamer, hanem egy ág vagy egy ágrendszer a ramet, a fehér akácnál (*Robinia pseudoacacia*) például egy teljes fa.

Az önállósodás képessége nem feltétlenül jelent tényleges önállósodást. Külön érdekes kérdés, hogy melyik fajnál milyen források mozognak egyik metamerből a másikba, egyik ágból a másikba stb., s ezeknek az áramlásoknak milyen az időbeli mintázata, például szezonálisan vagy évek között összehasonlítva (Watson, 1986). A kísérletezés legegyszerűbb formája a forrás radioaktív jelölése (például a nitrogéné, foszforé). Közvetettebb, de terepen jobban alkalmazható módszer, ha a genet különböző részeit különböző forrás-ellátottságnak tesszük ki (például sok/keves nitrogén, fény/árnyék), és nyomon követjük

a részek fejlődését. Sok fajnál az is megtehető, hogy eközben a rametek közötti összeköttetést (például indát) elvágjuk – a vágás miatti sérülés hatását megfelelően kontrollálva –, s összehasonlítjuk az érintetlen esettel.

A kísérletek tanúsága szerint a növényfajok rendkívüli változatosságot mutatnak abban a tekintetben, hogy milyen az integráltság térbeli és időbeli mintázata (IPU – Integrated Physiological Unit; lásd Watson, 1986). Számos fajnál azt látjuk, hogy a rametek vagy aktívan szétválnak egymástól (például abszcíziós szövethépzéssel), vagy összekötve maradnak ugyan, de az anyagmozgás közöttük elhanyagolható. E fajok az ún. *splitter* stratégia képviselői. Ellenészetben a növény részei fiziológiai összeköttetésben maradnak. Leggyakrabban azt látjuk, hogy emiatt csökken a részek közötti különbség, azaz az anyagmozgás az átlagolás irányába hat. Ezt gyakran nevezik *integrátor* stratégiának. Megjegyzendő, hogy ritkábban az ellenkezője is előfordul, mikor az összeköttetés hatására a részek közötti különbségek felfokozódnak. Összességében a növény növekedése a részek közti kompetíció és kooperáció során alakul; eközben a releváns evolúciós egység az öröklött stratégia hordozója, a genet, tehát ennek rátermettségét kell maximalizálni.

Munkatársaimmal – Kun Ádámmal, Mezőszéna Gézával, Mágori Krisztiánnal és Ulf Dieckmannal – számítógépes szimulációk segítségével kimutattuk, hogy az integrátor akkor kerül előnybe a splitterrel szemben, ha viszonylag kevés a forrásban gazdag folt, ezek kicsik, és időben változók. A splitter ugyanis a jó foltokban erősebb kompetitor, mint az integrátor, hiszen „a gazdagnak nem kell támogatnia a szegény rokont”. Tehát mindaddig kiszorítja az integrátort, amíg viszonylag nagy esélye van annak, hogy jó foltból jóba

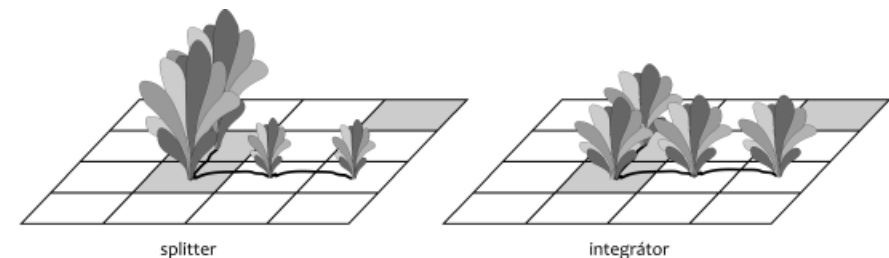
lépve a teljes jó területet vagy annak nagy részét el tudja özönlíteni. (A kis, szigetszerű jó klaszterekben az integrátor már nem képes tartós túlélésre.) Ha viszont előzőnlésre nincs lehetőség, akkor az integrátor tartósan megél a splitter által meghagyott területeken, sőt, van a paraméterternek olyan része is, ahol legyőzi ellenfelét. A „szegény rokon támogatásának” ugyanis megvan az az előnye, hogy a távolabbi jó foltokba is el lehet jutni a rossz területen átkelve (*4. abra*), sőt, a kölcsönös támogatás miatt változó foltmintázathoz is jobban lehet alkalmazkodni. A probléma alapján lefordítható egy perkolációs problémára. Adaptív dinamikai modellben megmutatható, hogy mindkét irányban lehetséges evolúciós átmenet – a splittertől az integrátor felé és viszont –, kis mutációs lépésekkel is.

Talán a fentiekből is látszik, hogy ha a fiziológiai integráció következményeit vizsgáljuk, ugyanúgy a forrás-felderítés és -kiaknázás kérdése merül föl, mint a morfológiai plaszticitás vizsgálatakor (lásd: Alpert – Stuefer, 1997, Hutchings – Wijesinghe, 1997). A két problémakör azonban még nincs összekötve; hiányzik egy átfogó áttekintés. Erre azért is szükség volna, mert a két jelenség nem független egymástól: minél inkább átlagol az

integráció, annál kevésbé tud kifejeződni a morfológiai plaszticitás.

Térbeli munkamegosztás

Az [A] és [C] típusú plaszticitás egy érdekes kombinációja az ún. térbeli munkamegosztásra ad lehetőséget. A jelenséget több fajon is kimutatták (összefoglalásként lásd Alpert – Stuefer, 1997; Hutchings – Wijesinghe, 1997). A tesztekben általában a növény két, egymással összeköttetésben lévő rametjét vizsgálták. Az egyiket fényben szegény, talajtápanyagokban gazdag helyen tartották (X ramet), a másikat éppen fordítva, jó fényellátottságú, de gyenge tápanyag-ellátottságú helyen (Y ramet). Ez nagyjából megfelel annak a helyzetnek, mikor a növény egy nem túl jó vízellátottságú gyeperben él, ahol egyes rametek fűcsomókban (X) mások a fűcsomók közötti területeken nőnek (Y). A kísérletek azt mutatták, hogy az X ramet a gyökérzetbe, az Y a hajtás növesztésébe fektet több energiát, tehát rametszinten specializáció történik a lokálisan bőségben lévő forrás felvételére. Ez az eredmény éppen ellentétes azzal, amit a Liebig-törvény alapján várnánk! Az ellentmondás az eggyel magasabb szerveződési szinten oldható fel: a rametek megosztják egymással a forrásokat, az X → Y irányban



4. abra • Két stratégia összehasonlítása foltos környezetben. A sötét forrásgazdag, a fehér a szegény folt. (a) A *splitter* esetén az egyes modulok egymástól függetlenül veszik fel és hasznosítják a helyileg elérhető forrást. (b) Az *integrátor* esetén a modulok megosztják egymással a forrást, tehát az összeköttetésekön keresztül forrás áramlik a gazdagabbtól a szegényebb helyek felé.

víz és ásványi tápanyagok, az $Y \rightarrow X$ irányban asszimilált szénhidrátok mozognak. Az [A] és [C] típusú plazticitás ilyen kombinációja jelentős előnnyel járhat. Michael J. Hutching és Dushyantha K. Wijesinghe például a kerek repkénnyel (*Glechoma hederacea*) kísérletezett. Ugyanazt a talajtápanyag-mennyiséget homogén, illetve heterogén módon osztották el a kísérleti parcellában. Utóbbi esetben változtatták a foltméreteket. Azt találták, hogy azonos összetápanyag-mennyiség mellett a megfelelő méretű foltokban való elosztás akár meg is négyszerezheti a termelt biomasszát!

Konklúziók

A növény számára ugyanúgy kihívást jelent a környezeti heterogenitás, mint az (unitér) állat számára (2. ábra), az adaptív válaszok repertoárja azonban jóval kevésbé ismert. Az bizonyos, hogy a növény – moduláris felépítésének köszönhetően – rendelkezik néhány olyan „trükkkel”, amellyel az unitér állat nem. Először is, a növény egyidejűleg több ponton tud mintát venni az élőhely minőségéből. (Az a és b részre összehasonlíthatósága végett szögezzük le, hogy mindkettőt külön-külön úgy skálázzuk, hogy a rács celláinak mérete akkora legyen, mint az általunk vizsgált mozgási vagy növekedési válasz legfinomabb felbontása. Ami a növénynél néhány centiméter, az az állatnál több méter is lehet, az alapprobléma azonban ugyanaz: a forrásfoltok felderítése és kiaknázása.) A növény nemcsak több ponton érzékeli a környezetet egyszerre; lokális fenotípusos plazticitása [A] révén arra is képes, hogy az adott (mikro)környezettől függően más-más fenotípust alakítson ki.

A modularitás lehetőséget teremt a genetikai egyed feldarabolására (splitter stratégia). Feldarabolódás esetén a genet mortalitásának kockázata több, egymástól független ramet-

mortalitás között oszlik meg (spreading of risk; Eriksson – Jerling, 1990). Ugyanaz a genom többféle környezetben „tesztelődik le”, ráadásul [A] típusú plazticitás esetén többféle fenotípus formájában.

Ha a genet nem darabolódik fel, hanem teljesen vagy részben összekötött marad (integrátor stratégia), akkor a kockázat szétszórása helyett megosztására van lehetőség, és kooperáció működhet a rametek között. Ennek egyik fejlett formája az [A] és [C] típusú plazticitást egyesítő térbeli munkamegosztás.

Az unitér állat mozgási útvonala a növény növekedési útvonalának felel meg (1. ábra). A [B] típusú plazticitás lehetőséget teremt ennek az útvonalnak az optimalizálására. Érdekes, hogy a növény nem feltétlenül hagyja el azokat a helyeket, amelyeken járt; ennek ütemezését a modulok mortalitása dönti el. Múltbeli helyekről így forrás mozoghat a későbbi helyek felé, sőt ellenirányban is.

A moduláris szerveződés következtében felfokozódik néhány olyan evolúciós jelenség fontossága, amely az unitér élőlényeknél is megvan. Ilyen a hierarchikus szelekció (Tuomi – Vuorisalo, 1989), amely a növényeknél a makroszkópos szinten is megnyilvánul (egy fa vagy egy óriásklón cserje esetén akár a több méteres térbeli nagyságrendben is). További fontos jelenség, hogy a szomatikus folyamatok számottevő evolúciós jelentőséget nyernek. Ez abból ered, hogy a moduláris élőlényeknél nyílt az egyedfejlődési program, és viszonylag késői a sejtvonalak elköteleződése, így a (pre) szomatikus mutációk bejuthatnak a csíravonalba (Klekowski, 1988). Különösen fontos ez a hosszú életű klónok esetén, amikor – több száz vagy ezer év alatt – a szomatikus mutációk fellépésére számottevő esély adódik. Ugyanemiatt jelentőssé válnak az epigenetikai öröklődéssel átadott jelek (lásd Jablonka

– Lamb, 1995, Pál – Szathmáry, 2000), például egy kártevő elleni „készültség” foka). A modulpopuláció dinamikájának, a modulok össze- és szétkapcsoltságának megértése

A tanulmány a Nest (Új Európai Iskola az Elméleti Biológiáért és Ökológiáért) Alapítvány és az MTA támogatásával, a szerzőnek ítélte 2009. évi Juhász-Nagy Pál-díj keretében készült. Köszönöm továbbá az OTKA (K61534) támogatását. Hálás vagyok Fekete

IRODALOM

- Alpert, Peter – Stuefer, Josef (1997): Division of Labour in Clonal Plants. In: De Kroon, Hans – Van Groenendael, Jan M. (eds.): *The Evolution and Ecology of Clonal Plants*. Backhuys Publishers, Leiden, 137–154.
- Bell, Adrian D. (1984): Dynamic Morphology: A Contribution to Plant Population Ecology. In: Dirzo, Rodolfo – Sarukhán, José (eds.): *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer Assoc., Sunderland, 48–65.
- Bell, Adrian D. (1991): *Plant Form. An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology*. Oxford University Press, Oxford.
- Buss, Leo W. (1983): Evolution, Development, and The Units of Selection. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA – PNAS. 80, 387–1391. <http://www.pnas.org/content/80/5/1387.full.pdf+html>
- Eriksson, Ove – Jerling, Lenn (1990): Hierarchical Selection and Risk Spreading in Clonal Plants. In: Van Groenendael, Jan – De Kroon, Hans (eds.): *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. Spb Academic Publ., The Hague. 79–94.
- Harper, John L. (1977): *The Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Harper, John L. (1985): Modules, Branches, and the Capture of Resources. In: Jackson, Jeremy B. C. – Buss, L. W. – Cook, R. E. (eds.): *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press, New Haven. 1–33.
- Hutchings, Michael J. – Wijesinghe, Dushyantha K. (1997): Patchy Habitats, Division of Labour and Growth Dividends in Clonal Plants. *Tree*. 12, 390–94.

alapvetően fontos e fajok evolúciójának megértése szempontjából, márpedig a moduláris élőlények a Föld többsejtű élővilágának el nem hanyagolható részét alkotják.

Gábornak és Podani Jánosnak a kézirat átnézéséért, a javaslatokért.

Kulcsszavak: *modularitás, elágazásmintázat, adaptív növekedés, kooperáció és kompetíció, hierarchikus szelekció, darwini evolúció*

- Jablonka, Eva – Lamb, R. Marion (1995): *Epigenetic Inheritance and Evolution*. Oxford University Press.
- Jackson, Jeremy B. C. – Buss, L. W. – Cook, R. E. (eds.): (1985): *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press, New Haven
- Jerling, Lenn (1985): Are Plants and Animals Alike? A Note on Evolutionary Plant Population Ecology. *Oikos*, 45, 150–153.
- Klekowski, Edward J. (1988): *Mutation, Developmental Selection, and Plant Evolution*. Columbia Univ. Press, New York
- Lovett Doust, Lesley L. – Lovett Doust, Jon L. (1982): The Battle Strategies of Plants. *New Scientist*. 95, 81–84.
- Molnár V. Attila (2009): Kétszáz éve született Darwin. Az elfelejtett botanikus. *Élet és Tudomány*. 6, 166–169.
- Novoplansky, Ariel (ed.) (2002): Developmental Plasticity in Plants. Special Issue of *Evolutionary Ecology*. Vol. 16.
- Oborny Beáta – Bartha Sándor (1995): Clonality in Plant Communities: An Overview. In: Oborny Beáta – Podani János (eds.): *Clonality in Plant Communities. Special Features in Vegetation Science II*, Opulus Press, Uppsala. 115–127.
- Oborny Beáta – Cain, Michael L. (1997): Models of Spatial Spread and Foraging in Clonal Plants. In: De Kroon, Hans – Van Groenendael, Jan (eds.): *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backhuys Publ., Leiden, 115–127.
- Pál Csaba – Szathmáry Eörs (2000): The Concept of Fitness and Individuality Revisited. *Journal of Evolutionary Biology*. 13, 348–357.

- Schmid, B. (1990): Some Ecological and Evolutionary Consequences of Modular Organization and Clonal Growth in Plants. *Evolutionary Trends in Plants*. 4, 1, 25–34.
- Tuomi, Juha – Vuorisalo, Timo (1989): Hierarchical Selection in Modular Organisms. *Tree*. 4, 7, 209–13.
- Vuorisalo, Timo – Tuomi, Juha (1986): Unitary and Modular Organisms: Criteria For Ecological Division. *Oikos*, 47, 382–385.
- Watkinson, A. R. (1988): On the Growth and Reproductive Schedules of Plants: A Modular Viewpoint. *Acta Oecologica (Oecologia Plantarum)* (Oecologia Plantarum). 9, 67–81.
- Watson, Maxine A. (1986): Integrated Physiological Units in Plants. *Tree*, 1, 5, 119–123.
- White, James (1979): The Plant As a Metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 10, 109–145.

FÜGGELÉK

- Darwin növényekkel foglalkozó könyveinek első kiadásai:
- Darwin, Charles (1862): *On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilised by Insects*. John Murray, London
- Darwin, Charles (1865): *On the Movements and Habits of Climbing Plants*. The Linnean Society of London
- Darwin, Charles (1875): *Insectivorous Plants*. John Murray, London
- Darwin, Charles (1876): *The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom*. John Murray, London
- Darwin, Charles (1877): *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. John Murray, London
- Darwin, Charles – Darwin, Francis (1880): *The Power of Movement in Plants*. John Murray, London



BIOLÓGIAI MINTÁZATOK EREDETE

Molnár István

PhD, ELTE Biológiai Intézet Genetikai Tanszék
im54@invitel.hu

Összefoglalás

Az élővilág történetében és az evolúció nagy lépéseiben megváltozott az élőlények térbeli szerveződése. Az élőlényeket mintázatok hálózatai alkotják. A mintázatok legáltalánosabb értelemben rendezett időbeli vagy térbeli inhomogenitások. Sejtekben molekuláris eloszlások, soksejtűekben a sejt differenciáció térbeli szerveződése, állati társadalmakban pedig a kasztok vagy a szociális aktivitás eredményei, például a természetvárok vagy hangyabolyok karakterisztikus mintákat mutatnak. A minták átalakulásának okai öröklődési rendszerek hatásai, fizikai kémiai, embrionális és ökológiai tényezők együttes változásai. A mintázatok az organizáció egyik fő építőkövei. Ezért a minták és a formák az élővilág sója és legkáprázatosabb *show*-jai.

Az élővilág és a biológia rövid története

Az élővilág története sokféleképp mesélhető el. A mi történetünk veleje röviden megfogalmazva az, hogy az élővilág története mintázatok története. Az evolúció különböző stádiumaiban eltérő mintázatok keletkeztek. Az élet történetének legmarkánsabb lépéseit általában az öröklődés fő evolúciós lépéseire alapozzák (Maynard Smith – Szathmáry, 1995; Jablonka – Lamb, 2005). Az öröklődés fő lépései túlegyszerűsítve az 1. ábrán láthatók.

Az öröklődés megváltozásai azonban nem önmagukban, elszigetelten mennek végbe. Eva Jablonka magyarázata csak egy evolúciós tulajdonságra redukálja az evolúció magyarázatát a háromból: az öröklődés megváltozására. Az öröklődés csak egy sajátosság az evolúció három fő tulajdonságából: az öröklődésből, a változatosságból és a szaporodásból. Csak az a rendszer képes evolválni, amely ezt a hármasságot együtt mutatja. Mintázatok egyaránt felismerhetők öröklődésben, változatosságban és szaporodásban (ivaros és ivartalan szaporodás formájában). Változatok lehetnek molekulák, sejtek, soksejtűek vagy társadalmak különbségei. Most itt a változatosság keletkezésének megvilágítására összpontosítunk. A mintázatok ezekben a változatokban megnyilatkozó rendet, szabályosságokat tükrözik, inhomogenitások, szimmetriák, aszimmetriák, polaritás, kezesség, topológia és szervezethezesség alakjában. Legáltalánosabban fogalmazva, a mintázatok, rövidebben a minták, térbeli elrendezések (rendezett inhomogenitások vagy heterogenitások). A *pattern formation* = mintázatképződés fogalom hivatalos keresztapja Lewis Wolpert, angol embriológus, aki 1969-ben vezette be ezt a fogalmat. A mintázatok szerveződést vagy organizációt jelentenek, ami az élet forrása.