

- 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)*. 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 sejtdifferenciáció 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.

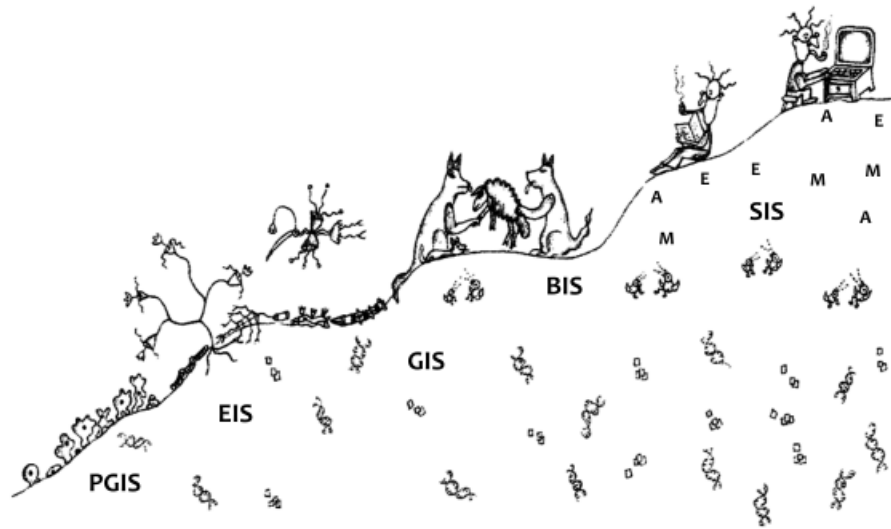
Az élővilág és a biológia rövid története

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.

Most arról számolunk be, hogy a mintázatok evolúciós átalakulása hogyan és miért ment végbe. Ahhoz, hogy ehhez a történehez hozzáfoghassunk, röviden vissza kell nyúlunk a biológia történetének egyes kiemelkedő állomásaihoz. A biológia rövid története nagyrészt híres képek, ábrák, diagrammok, modellek és metaforák története. Igen híres, közismert képek D'Arcy Thompson parafinba csöpentett olajból álló, élőkhöz hasonló műmedúzái. Hasonlóan emlékezetes August Weismann csíra-szóma szétválást bemutató ábrája. Méltán híres Conrad Hal Waddington epigenetikai tájképe, ami egy hegyes tájból a völgyekbe legördülő golyót ábrázol. Ezzel Waddington egy fejlődő élőlény történetét

szemléltette, és ezen a mechanikai allegórián keresztül az embriók előtt álló választási lehetőségeket mutatta be. A hegyből legördülő golyó a fejlődési pálya (ontogenetikai trajektória) előképe volt. Az evolúciót leggyakrabban a rátermetség tájképén való mozgásként mutatják be, ami Sewall Wright leleménye. Ám az egyik leghíresebb kép Ernst Haeckel nevéhez kapcsolódik. Ez a gerinces embriók összehasonlító ábrázolása. A kép azt fejezi ki, hogy az élőlények egyedi története, vagyis egyedfejlődése és evolúciója (törzsfajődése) között grandiózus párhuzam van. A párhuzam abban áll, vélte Haeckel, hogy az egyedfejlődés rövidített formában megismétli az evolúció fő lépéseit. Ha aktualizálva összevet-



1. ábra • Az evolúció egy tájképe 2009-ben. Az uralkodó evolúciós szemléletek az öröklődés fő evolúciós lépéseit képviselik. E fő öröklődési rendszerek a következők: PGIS = protogenetikai vagy korlátozott öröklődési képességű autokatalitikus öröklődési rendszerek, EIS = epigenetikai öröklődési rendszerek, például DNS-metiláció, GIS = genetikai vagy nukleinsav-alapú öröklődési rendszerek, BIS = viselkedési öröklődési rendszerek, például utánzás, szociális tanulás, SIS = szimbolikus öröklődési rendszerek, ilyen a nyelv. Az egyes öröklődési rendszerekhez új szerveződésű élőlények tartoznak. Az itt kifejtett fő tézisünk az, hogy az evolúció és az öröklődés fő lépéseiben új mintázatok keletkeznek.

jük Haeckel képét a mai tudásunkkal, a következőt láthatjuk:

A fejlődő embriók már egyedfejlődésük kezdetén is eltérhetnek egymástól, akár közeli, akár távoli rokonságban álló fajokba tartoznak. Az embriók különböznek megtermékenyített petéik méretében és összetételében, aminek életmenetbeli és ökológiai okai vannak. Az embriók fejlődésük egy meghatározott (ún. filotipikus) stádiumában hasonlítanak leginkább egymáshoz (ez persze nem mindig van így, legalább három modell írja le az embriók közti hasonlóság eloszlását zígótától a kifejlett alakokig). Az embriók, fejlődésük végeztével és a kifejlett állapot elérésevel, egyre inkább eltérnek egymástól.

Ezek a megfigyelések, az egyes szervezetek történetének különbségei és hasonlóságai, magyarázatot igényelnek. Ezek a magyarázatok ma még nem állnak rendelkezésünkre, de alapvetően örökletes és ökológiai tényezők hasonlóságára és különbségére próbáljuk ezeket visszavezetni. A biológia történetének leghíresebb képeiben az a közös, hogy mintázatok leírását tartalmazzák.

Manapság közkeletű nézet, hogy az egyedfejlődés és az evolúció genetikailag meghatározott folyamatok. A genetikát általánosabban öröklődésnek kell mondanunk, mert nemcsak nukleinsav-alapú átöröklés létezik, hanem ún. epigenetikai, viselkedési és szimbolikus (például nyelvi) öröklődést is ismerünk (Jablonka – Lamb, 2005). Ezek egymással kölcsönhatásban érvényesülnek. Az öröklődésen alapuló magyarázatokkal szemben gyakran azt a kifogást támasztják, hogy a gének nem kódolhatnak geometriai elrendezéseket, formákat és mintázatokat. Ezért az öröklődésen alapuló magyarázatok kiegészülnek fizikai kémiai mintázatképző okok és ökológiai tényezők hatásaival.

A mintázatok természete

A mintázatok Wolpert megfogalmazásában a sejtdifferenciáció térbeli szerveződését jelentik. Ez a meghatározás soksejtűekre vonatkozik. De mintázatok az élettelen világban, az egysejtűekben, valamint társadalmakban, kultúrákban és ökológiai rendszerekben is jelen vannak és megfigyelhetők. Sokszor, mint például egy ezer pontból álló ponthalmozásban, még azt sem könnyű felismerni, hogy létezik-e egyáltalán mintázat, vagy pusztán a képzeletünk játszik velünk. Ilyenkor különféle tesztekhez folyamodhatunk, melyek alkalmasak mintázatok kinyerésére a jelek özönéből. A legegyszerűbb soksejtűekben, mint a Volvoxban, kétféle sejt típus van: testi és szaporító sejtek. A Volvox képviseli a soksejtűség esszenciáját, ha ilyesmi létezik. A többi soksejtű élőlény a volvoxos logika kibővítésén, egyfajta dekorációján alapszik. Az ember négy csíralemezében (ektodermában, endodermában, mezodermában, velósáncban) 411-féle sejt típus van, amelyből 145-féle idegsejt. Ezek között elvben 411×411 sejt átmenet létezhet. A 411-féle sejt különféle sejt vonalakon keresztül jön létre (a sejt vonal azonban önmagában még nem jelent mintázatot, ehhez az egyes sejteknek megfelelő térbeli helyzetet kell elfoglalniuk. Az evolúcióban az új sejtek vagy összejtekkel, vagy differenciált sejtekből keletkezhetnek. Egy egyszerű mintázat természetét mindenki képes önmagán is megérteni. Az emberi kez és láb azonos sejt típusból állnak, de a kéz és a láb ugyanazokat a sejteket más-más arányban és elhelyezkedésben tartalmazzák. A gerincesek végtagjai (jelentős leegyszerűsítéssel élve) úgy evolváltnak, hogy megváltoznak a csontok építőkövei és azok kapcsolatai

képződésének időbeli (heterokroniás) viszonyai. A csontok fejlődése kondenzálódó porcszövetből indul el. A kondenzált porcszövet ezután elágazásokat (bifurkációt) mutat, és a csontok részekre tagolódnak (szegmentálódnak). A kondenzáció, az elágazás és a részekre tagolódás időbeli variációi építik fel az uszonyok, a szárnyak és a lábak változatoságát. A láb csontmintázata meghatározott alakot vesz fel, és jellegzetes formát mutat. A formák képződésének megértéséhez az út a minták megértésén át vezet.

A mintázatok változatosága

Az élő és élettelen természet nagyszámú mintázatból épül fel. Mintázatok alkotnak színek, a testek felszínei, a testek részekre (például szelvényekre) tagolódása, és a testfüggelék (például pikkelyek, tollak, szőrök). Sokszor megfigyelhető, hogy a szervezetek ismétlődő egységekből állnak. A szervezetek abban térnek el egymástól, hogy más-más testrészek ismétlődnek, amelyek különböző megjelenésűek (színük, méretük, alakjuk, elrendezésük eltérő). Ilyen ismétlődő egységek izeltlábúakban és gerincesekben a testszelvények. Rovarokban a testszelvények száma tíz és száz közt is változhat, míg gerincesekben ez a szám kisebb. A szelvényekhez speciális testrészek kapcsolódnak, mint rovarokban a szárnyak, csápok vagy lábak, gerincesekben pedig a bordák. A mintázatok az evolúcióban azért fontosak, mert a változatok fő alkotórészei.

Meglepő, hogy közös elemekből épülnek fel komplikált, abiotikus szerkezetek, mint például a kémiai mintákban szereplő szinguláris, pontszerű elemek, gömbök, sávok, csíkok, körök, elágazó mintaelemek, spirálisok, hélixek, amelyek változatos kombinációkat alkothatnak.

Mi lehet a fő motivációja a mintázatok megismerésének? A biológia legtöbb problémája ún. terv-visszafejtéses eljárás alapján oldható meg. Ez azt jelenti, hogy egy megfigyelt mintázatból megpróbáljuk megérteni a mintázatot előállító folyamatot. Ez nem egyszerű eljárás, mert ugyanazt a mintázatot számos folyamat előállíthatja. Így például a különböző lábak csontelrendeződései vagy a bőrszervek (tollak, pikkelyek, szőrök, körmök, teknők, mirigyek) hasonló mechanizmusokkal írhatók le. Általában az a kiindulópontunk, hogy egy véletlenszerű elrendezést sztochasztikus folyamatok, míg az ettől való eltéréseket szelekció állítja elő, evolúciós léptékben. Ennek eldöntésére számos tesztet dolgoztak ki.

Mintázatok dinamikája

A mintázatok mintázatképződési mechanizmusok állítják elő. Különböző evolúciós stádiumokban és eltérő térskálákon más-más minták keletkeztek. Elemi biológiai mintázatképződési mechanizmusok a következők: reakció-diffúziós rendszerek, előmintázatok, embrionális indukció, generikus fizikai kémiai folyamatok, mint az ülepedés, konvekció, gravitáció, adhézió, fázis szeparáció, és a pozicionális információs mechanizmus.

A mintázatképződés lényege, vagyis a mintázatképző mechanizmusok hatása leegyszerűsíthető egy általános kijelentésre: a mintázatképződés szimmetriasértésen alapul, amit a 2. ábra mutat be. Ez a helyzet egy sima tükrű tó esetében. Ha ebbe kavicsot dobunk, onnan koncentrikus körökből álló hullámok indulnak ki. A mintázatképződés megértéséhez teljesen mindegy, hogy a tó tejből, vízből vagy alkoholból áll-e. A mintázatképződés elsődleges kérdése az, hogy a sima, homogén, szimmetrikus víztükrön szimmetriasértő instabilitások jönnek létre, amelyek víz hullá-

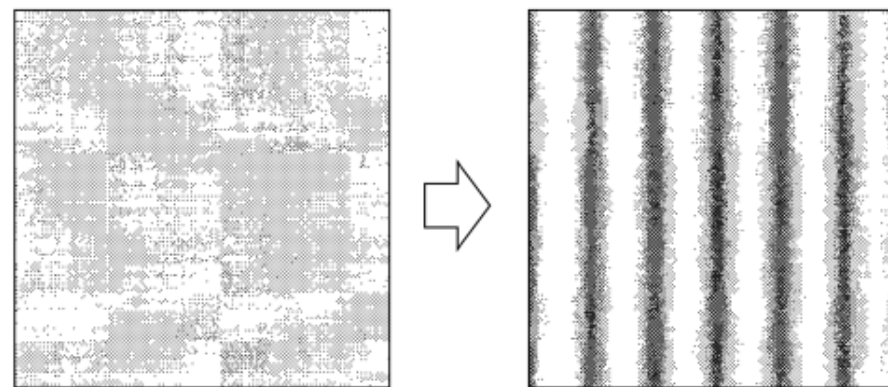
mokat keltenek. Fontos kérdés az is, hogy honnan származik a tó vize vagy maga a kő, és hogy a vízfelszín egyáltalán mennyire tekinthető eleve simának, homogénnek. A természet mintázatait úgy teremti meg, hogy szimmetriasértő műveleteit folyamatosan megismétli. Az sem egyszerű kérdés, hogy ezek a szimmetriasértő mechanizmusok honnan erednek. Nem ismert teljes bizonyossággal egyetlen biológiai mintázatképző mechanizmus evolúciós eredete sem.

Mintázatképződési változók a mintázatok keletkezését kormányzó anyagok koncentrációja. Molekuláris szinten a mintázatképződés a mintaképződésben szereplő ún. morfogén molekulák reakciója és mozgása (diffúziója) kombinálódásából szerveződik. Ez a lelke a Turing–Gierer–Meinhardt-hármas által leírt modellcsaládnak (Meinhardt, 1982). Sejtek szintjén a fő mintázatképződési változók a sejtek sűrűsége és mozgása.

A biológiai mintázatok eredetének szemléleti keretei

A mintázatok evolúciós eredetének legalább hét felfogása alakult ki, amelyeket itt röviden összefoglalunk.

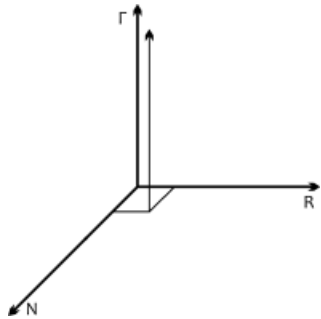
1. Mintázatok szülehetnek olyan képződésmintákból, melyek maguk nem mintázatok, vagy keletkezhetnek már létező mintázatokból.
2. Új minták új mintaképződési mechanizmusok feltárással állíthatók elő. Ez a képáryaltabbá tehető, ha megfontoljuk az ősök és a leszármazottaik közti mintázatképződési folyamatok kombinatorikáját. Ősi mintákból ősi minták jöhetnek létre minták és generáló mechanizmusaik konzerválásával. Ősiből leszármazott minták keletkezhetnek evolúciós újdonságok kialakulásával (ezt a korai képet bővítjük itt most ki). Leszármazott mintákból ősi



2. ábra • A mintázatképződés lényege és prototípusának szemléltetése. Átmenet egy viszonylag homogén anyageloszlású rendszerből rendezett inhomogenitásba, itt egy periodikus mintázatba, egydimenziós periodikus perturbáció hatására. Az egyik legegyszerűbb módja a mintázatképződés leírásának a Szentírásban, Mózes I. könyvében található. A teremtés olyan mintázatképződési lépések sorozatával kezdődött, mint a világosság és a sötétség, az éjjelek és a nappalok elválasztása, a mennyek, a vizek és a szárazföld szétválasztása, az égen az égítetek megjelenése, valamint a tengerek és a szárazföld élőekkel történő benépesülése.

minták jöhetnek létre ősökre való visszautással vagy atavizmussal. Leszármazott mintákból leszármazott minták képződhetnek mintázatok és mechanizmusaik (pl. stabilizáló szelekciós) fenntartásával.

3. Egy másik nézet szerint a mintázatképződés digitális→analóg állapotváltozásokon nyugszik. E felfogás hátterében az a feltevés húzódik meg, hogy a mintaképződésben a DNS egydimenziós információtartalma háromdimenziós szervezeteké fordítódik le. Azonban a digitális-analóg kombinatorika ettől gazdagabb. Digitális→digitális átmenetek is mintaképz-



3. *ábra* • A mintázatképződési szentháromság. N a rendszerben szereplő anyagfeleségek számát, R a termodinamikai egyensúlytól való távolságot, G pedig a rendszer méretét jellemző mennyiség. Ez az állapottér ígéretszerűen alkalmas lehet a mintázatképződés egyesített vagy egységes leírására. Ha evolúciós aspektusból kívánjuk a mintázatképződést tanulmányozni ebben a keretben, akkor a G-, R- és N-hármaszt össze kell kapcsolni a HMV-hármaszal, azaz az öröklődéssel, szaporodással és a variációval. E kép különös bája lehetne, hogy nem csupán a variáció generálását, hanem az öröklődési, a szaporodási rendszerekben végbemenő változásokat is mintázatképződésként írhatja le.

ződéshez vezethetnek, például replikációkor. Nemrégiben erre az alapra helyeződött a molekuláris evolúció egyik irányzata. Analóg→analóg mintázatképződések alakulhatnak ki hullámok egymásba történő átalakulásakor, például álló és utazó hullámok konverziójában. Végül, analóg→digitális átmenetek képződhetnek például röntgensugaras mutagenézisben.

4. A negyedik lehetőség a mintázatok eredetének leírására a következő: mintaképződéskor a sejtállapot (s) és a sejtek helyzete (p) közt létesül kapcsolat. Ennek a kapcsolatnak három formája lehet.

I. A helyzet megszabja a sejtek állapotát, ez a $p \rightarrow s$ kapcsolat. Ilyenek az átrendeződéssel kapcsolatos mintázatképződési módszerek, mint a differenciális sejtadhézió vagy Sperry kemoaffinitási hipotézise.

II. Az állapot megszabja a sejt helyzetét, ez az $s \rightarrow p$ kapcsolat. Ilyen a pozicionális információ A pozicionális információs mechanizmus illusztrálja a mintázatképződés napjainkban uralkodó képét. Eszerint a sejtek a térbeli helyzetüknek, az egyedfejlődés során befutott történetüknek és genetikai állapotuknak megfelelő sorsot szereznek, melyet egymásnak jelzéseken át mondanak el. Ebben a Wolpert által kidolgozott modellben a mintázatképződés kétlépéses folyamat:

1. lépés • Van egy sejtparaméter, ez a pozicionális érték. A pozicionális érték hozzárendelődik a sejt helyzetéhez a fejlődő embrióban.
2. lépés • A sejtek genomjuktól és történetüktől függően értelmezik a pozicionális értéket. A sejtek leolvannak egy kémiai miliót, és beáll a sejtállapot.

Az értelmezést követően más-más módon differenciálódnak. Ebben a keretben nincs kényszer, vagyis korlátozás, ami megszabná azt a lehetséges tartományt, amivé az egyes sejtek differenciálódhatnak, és így szinte minden minta lehetséges. Ebben a keretben a mintázat azért változik, mert a pozicionális érték értelmezése megváltozik (megváltozhat a sejtek örökítőanyaga és a sejtek története).

III. A sejtek állapota és helyzete egy harmadik tényezőtől függ, ez a $z \rightarrow (s, p)$ kapcsolat. Ilyen például a sejt vonal mintaképződés.

5. Egy további nézet három elemre épül: a mintákat nagyszámú ágens építi fel, ezek kombinációi gazdagok, melyekből a szelekció válogatja ki az életképeseket.
6. Ezen a képen már csak pár módosítást végezve, további mintázatképződési eredetre vonatkozó hipotézisek sorozata gyártható. E kép kiegészíthető mutációval, rekombinációval és sodródással történő mintaképződéssel. A mintázat működési képessége vagy megbízhatósága lehet a mintázat megvalósulásának kritériuma.
7. A legelterjedtebb felfogás szerint a mintázatok forrása aktiváló és gátló természetű mintaképző anyagok (morfogének) autokatalitikus önaktiválása és oldalirányú vagy laterális gátlása. A morfogének, az autokatalízis és a laterális gátlás evolúciós eredete és e három tényező összekapcsolódásának születése ismeretlen.

A sokféle mintázat ma három osztályba sorolható: ezek a pontmintázatok, csíkok, cellák és rácsok, valamint származékaik, végül más, ráccsal nem lefedhető minták (például ún. oszcillonok).

A mintázatképződés evolúciós aspektusai

Mi a kapcsolat az evolúció története és a mintázatképződés között? Az evolúció során új mintázatok képződnek. Az evolúció egyes szakaszaiban meghatározott, jellegzetes mintázatok uralkodtak.

Ezen a ponton megfogalmazzuk ennek a közleménynek a legfontosabb tézisét. Az evolúció nagy lépéseiben új szimmetriasértő mechanizmusok és ezek nyomán új mintázatok keletkeznek. Ilyen lépések a független replikátorok összekapcsolódása kromoszómákká, a prokarióta→eukarióta átmenet, az ivartalan klónok ivaros népességeké történő átalakulása, az egysejtű→soksejtű átmenet, valamint a magányos egyedek állati kolóniákká történő átalakulása (társas lények; hangyák, darazsak, méhek, természetek) (Maynard Smith – Szathmáry, 1995). A főemlősök emberré válásakor megszülető ember s vele a nyelv eredete is hordozhatja jellegzetes mintázatok képződését (ilyet leírtak az agy evolúciójában), de az itt körvonalozott tézis ezen a ponton a legkevésbé illusztrálható látványosan, míg más evolúciós átmenetben ez csaknem nyilvánvaló. Most ezeknek eredünk a nyomába a sejtek, soksejtűek és állati társadalmak evolúciójában megjelenő néhány karakterisztikus mintázat bemutatásával. Szükséges és elégséges hangsúlyozni, hogy sejtekben sejtekre jellemző, soksejtűekben soksejtűekre (vagyis sejtcsoportokra) jellemző, társadalmakban pedig társadalmakra jellemző mintázatok jelentek meg az evolúció nagy lépéseiben, és hogy ezek nem léteztek korábban. Vagyis minden új ún. evolúciós egység karakterisztikus mintázatkészlettel, ennél fogva pedig jellegzetes változatkészlettel rendelkezik. Most röviden áttekintjük a mintázatoknak az evolúcióban bekövetkezett megváltozásait.

Egysejtű mintázatok

A prokarióták alakját és jellegzetes fő mintázatait a sejteikben levő molekulák eloszlása szabja meg. A prokarióták (eubaktériumok és archebaktériumok) testalakját a sejtplazma ozmózisnyomásának kölcsönhatása szabályozza. A prokarióták alakvilága a viszonylag merev sejtfa miatt eléggé szegényes, bár alakviláguk gazdagsága nincs feltárva. Jellegzetes prokarióta mintázattal a sejtfa rendelkezik, amit gyakran egy szótteszhez is hasonlítanak. A molekuláris heterogenitás eloszlása is ismeretes. Például, ismert a különböző vegyületeknek a bakteriális sejt ozmotikus nyomásához való hozzájárulása. Eszerint a DNS, az RNS, a riboszómák, a tRNS, a proteinek, az ionok, az oldatok ozmózishoz való hozzájárulása az oldatok irányában növekvő mértékű. Prokarióták és eukarióták eltérő ozmotikus stratégiákat mutatnak. Nemrégiben világossá vált, hogy a prokarióták sejt-pólusai indukcióhoz hasonló magatartást mutatnak, ami segít a sejtosztódás megszervezésében. A sejt pólusai periodikus minták kiindulópontjai lehetnek. A sejtek sejtciklusban élnek. Az élővilág történetének öthatoda egysejtű állapotban telt el. Így az élet történetének legnagyobb részét az egysejtűekre jellemző minták uralták.

A protistákban a prokarióta-eukarióta sejtek átmenete során kialakult a pókhálószerű sejtváza. A sejtváza, a sejtfa és a sejtmembránok kölcsönhatása rendkívül gazdag forma- és mintázatvilágot hozott létre. A protisták lenyűgözően gazdag sejt felszíni és sejt belüli mintázatokkal rendelkeznek. Egysejtű eukarióták uralkodó sejt mintázatai a membránok kompartmentalizációjával keletkeznek. A kompartmentalizáció evolúciós modellje lehet membrándinamikai természetű, ami

leírja a membránok hierarchikus begyűrődését a sejtek belső terébe. (Egy másféle kompartmentalizációs modell a sejtek membránal elhatárolt területeit ún. paralóg expanzióval magyarázza meg). Meglepő egy híres sejt kutató véleménye, miszerint a membrán kompartmentek száma nem változott az eukarióta sejt evolúciós megjelenése óta. Ennek biztosan ellentmond a különböző plazmizok keletkezésével megjelenő további sejtes térfelosztás. A protisták híresek sejt felszíni mintázataikról: a csillókról, ostorokról, az alapi testekről, a pigmentekről, a pilusokról és más testfüggelékéről. A soksejtűekben a mintázatképződést leggyakrabban a differenciális génkifejeződéssel magyarázzák, amit rendszerint kiegészítenek különböző fizikai kémiai mintázó mechanizmusokkal, mint a reakció-diffúzió, a konvekció, az ülepedés, a fázisszeparáció, sejtadhézió és mások. A genetika és a fizikai kémia együttesen segít megérteni, hogy miképp alakul ki emberben a körülbelül 40-féle sejt típus térbeli elrendeződése. Ez a differenciális génexpressziós magyarázat biztosan nem működik egysejtűekben, mert egyetlen sejtben belül ez megoldhatatlan. Sokan keresik azokat az alapelveket, melyek közősek egysejtűekben és soksejtűekben egyaránt. Egy ilyen közös alapelv lehet a pozicionális információ alapuló mintázatképződés, egysejtűekben és soksejtűekben egyaránt, valamint tipikus (generikus) fizikai kémiai mintázatképződési mechanizmusok univerzális jelenléte.

Soksejtű mintázatok

Az egysejtűek után az evolúcióban megjelentek a soksejtűek. Soksejtűek a gombák, a növények és az állatok. Ez az evolúciós átmenet legalább tizennégyezer végbemehetett. A soksejtűek egyedfejlődésen mennek át. Az

egyedfejlődés egy pályát fut be, ez az egyedfejlődési pálya, amit egyedfejlődési mechanizmusok hajtanak zígótától a kifejlett szervezetig (feltéve, hogy létezik ilyen kifejlett állapot, ami inkább csak unitér szervezetekben jellegzetes (ettől a moduláris szervezetek különböznek). A soksejtűek szintjén megfogalmazható mintaképződés a sejtosztódásból, a sejt kölcsönhatásokból és a sejt halálból kovacsolódik össze. Ezek a komponensek ősbib, korábbi mintaképződési módokat bővítettek ki a soksejtűek sejt csoportjai megszületésének pillanatában.

Ha az egyes soksejtűek élete az egyedfejlődési pályákban zajlik, akkor a soksejtűek evolúciója pályamódosításnak tekinthető. Ilyen pályamódosító mechanizmusok az allometria (differenciális testméret-növekedés különböző térbeli irányokba), a heterokronia (az egyedfejlődési események kezdőpontjainak, végpontjainak és rátáinak megváltozása), az embrionális indukció, a homeózis (egyes testrészek más testrésze, például lábának csáppá történő átalakítása, a jelátviteli változások, a génszabályozási megváltozások, a génkifejeződési régiók eltolódása a test tengelyek mentén, vagy a gének számának növekedése, valamint a transzkripció faktor variánsok átalakulása, mint a homeotikus, Sox, POU, T-box génekben és géncsaládokban).

A gombák testalakját a fal és a fal által határolt anyag kölcsönhatása szabja meg. A fal képlékenysége szabja meg, hogy hol lehet alakváltozás a gombák testében. A fal képlékenységet gének irányítják, de ma még nem tudjuk, hogyan. A fal képlékenységén át a testalak szabályozása nem csupán gombasajátosság vagy specialitás. Hasonló elven nyugszik mindazon lények alakjának szabályozása, amelyek fallal rendelkeznek, vagyis prokarióták, sok protista, gomba s növény egyaránt.

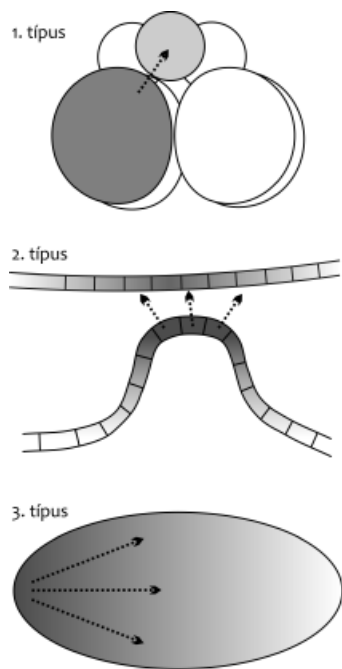
A növények testalakját is a merev fal és a sejteikben levő folyadék uralja. Ha az egyes sejteket egy-egy képlékeny, de merev falú gömbnek tekintjük, akkor a növények egy metaforája a gömbhálózat lehetne (ezt más-képp csatolt hidrosztatnak vagy sejtes szilárd anyagoknak – *cellular solids* – is nevezik).

Az állatok epitéliumból álló hólyagcsírából fejlődnek ki, melyek gasztruláció alatt test alaptervet és abban szervezdeményeket fejlesztenek ki. Az állatok sokfélesége embrióik, és a belőlük fejlődő egyedfejlődési pályáik gazdagságán alapszik. Az egyedfejlődési pályákon az embriók fejlődését egyedfejlődési mechanizmusok hajtják. Ilyen mechanizmusok a sejtadhézió, a sejtjelzések, az indukció, a különböző, ún. generikus fizikai kémiai mechanizmusok, mint a fázisszétválás, a reakció-diffúzió, az ülepedés, a gravitáció és az anyagkeveredés.

Milyen fő mintázatképződési mechanizmusok működnek a soksejtűekben, és ezeken belül az állatok evolúciójában (mert ez ismert), és ezeknek milyen a rendszertani csoportok közti eloszlása? Az állatok mintázatképződésének vázlatos áttekintése meggyőzően illusztrálja a soksejtűkre jellemző, karakterisztikus mintázatok és mintázatképződési mechanizmusokat, melyek egysejtűekben még nem léteztek.

Egy átfogó kép szerint az állati embriogenezisnek három fő módszere alakult ki, melyeknek a rendszertani eloszlása is ismert (Davidson, 1991) (*4. ábra*). A három fő embriogenezis-mód a következő. Az 1. típusú embriogenezisben az osztódó megtermékenyített petesejtből alapító sejtek képződnek (invariáns barázdálódással). Az alapító sejtek sejt vonalakat hoznak létre. A sejt vonalakat a sejt leszármazási út vonaljai. A sejt vonalakat fontos szerepet játszanak a korai embriók térbeli

szerveződésében. A sejtek differenciációja önállóan és feltételes módon történik, többnyire sejt-vándorlás nélkül. Feltételes esetben a sejt-differenciáció sejt-párok közti (indukciós) jelátvitellel megy végbe. Az ilyen embriók mozaikosak, azaz az embriók részei viszonylag függetlenül fejlődnek egymástól. Az embriók kb. tíz sejtosztódás után jönnek létre. Az ilyen embriók főképp gerinctelenekre jellemzők, de minden állati törzsben előfordulnak, bár rovarokban és gerincesekben ritkábbak. A 2. típusú embriogenezis sejt-csoportok közt megy végbe (változatos barázdálódással), helyi induktív kölcsönhatásokkal és sejtek közti jelátvitellel, ez jellemző a gerincesekre. A 3. típusú embriogenezist transzkripciós faktorok



4. ábra • Az 1., 2., és 3. típusú állati embriogenezis lényege. T₁, T₂ és T₃ az állati evolúció fő embriogenezis formáit jelentik meg (magyarázat a szövegben).

és más mintaképző molekulák diffúziója korlátozza, és változatos szincíciumokban megy végbe (amelyben a sok sejt-mag még nem határolódik el sejt-membránokkal egymástól), és jellegzetes képviselőik a rovarok. A 2. és 3. embriogenezis típus a 1.-ből alakulhatott ki a mintázódás felgyorsításával. A 3. csoportban a mintázódás oly gyors, hogy sok élőlény még nem is soksejtű, máris megkezdődik a testszelvények határainak lefektetése. Az egyedfejlődés és az evolúció kapcsolatának egy mai képét az 5. ábrán foglaltuk össze.

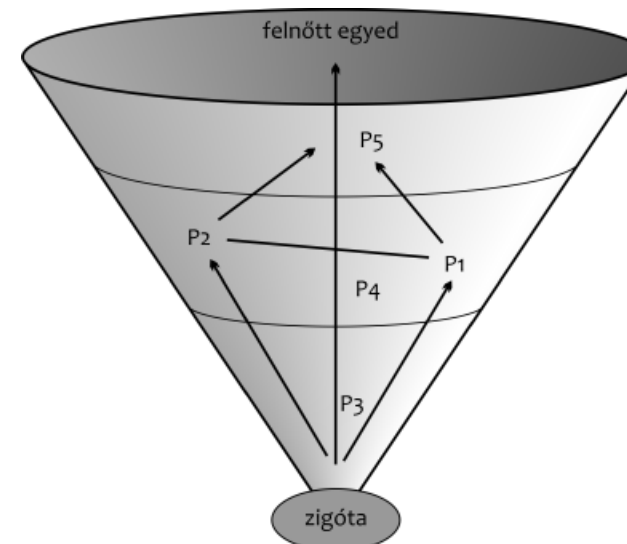
Társadalmi mintázatok

A soksejtűek közül az állatok csoportokat, kolóniákat és társadalmakat alkothatnak. A társadalmak mintázatait legegyszerűbb a rovarok kasztjaiban megérteni. A kasztok képződéséhez a testarányok megváltozása vezet, ami egyaránt áll genetikai és környezeti szabályozás alatt. Az egyes kasztokba tartozó élőlények arányai alapvető jelentőségűek a munkamegosztásban. A munkamegosztás során az egyes kolóniatagok magatartásaikat ún. kompozit struktúrákba szervezik, melyek soros, párhuzamos vagy ezekből képződő vegyes kapcsolású elrendezések. A kompozitok a kasztképződés hatékonyságát jelentősen befolyásolják. Párhuzamosan elvégzett munkák megnövelik a kolóniák hatékonyságát. A kompozitok univerzálisan előforduló szerkezetek, melyek szinte minden térbeli skálán megfigyelhetők (Molnár, 2001).

Jellegzetes mintázatokot alkotnak a társas élet szereplői szociális kölcsönhatásaik megvalósításában. A társas életet is, mint szinte minden evolúciós átmenetet, az együttműködés és a konfliktusok együttélése jellemzi. Az ilyen helyzetek kezelésére alakult ki az együttműködés és a csalásban testet öltő konfliktusok stratégiai leírása. A társas maga-

tartási formák négy fő kategóriája, a kölcsönös előnyösség, az önzetlenség, az önzés és a rosszindulat, valamint ezek sorozatai, a szociális csoportok egyik legfőbb vonása. Jellegzetesen társas minta a szaporodási aránytorzulás. Ez akkor keletkezik, ha bizonyos élő-

lények nagyobb arányban járulnak hozzá az utódok génjeihez, mint mások. Ugyancsak karakterisztikus társas minta a szociogenezis, ami alatt egy kolónia növekedését és fejlődését értjük. Kolóniák képződésekor szuperorganizmus fejlődik ki. Szuperorganizmusban



5. ábra • Az egyedfejlődés fordított kúp modellje. A fejlődés a megtermékenyített petéből (a zigótából) indul ki, és különböző stádiumokon halad keresztül. A kúp metszetei a fejlődési stádiumokat ábrázolják. Az egyes stádiumokban mintázathálózat alakul ki. A mintázatokot P-vel jelöltük. Az egy síkba eső és a síkok közti mintahálózat kapcsolási rajzzal jellemezhető. A minták kapcsolatai soros, párhuzamos és vegyes kapcsolású elrendezést mutathatnak (ún. kompozit struktúrák) (Molnár, 2001). Ennek szép példái a végtagok, a testszelvények vagy a bőrszervek (például tollak, szőrök, mirigyek, fogak, pikkelyek) és ezek fejlődési útvonalai. Az időben egymást követő mintahálókat egymással kölcsönható genetikai eszközkészlet és a környezet alakítja át egymásba. A genetikai eszközkészlet főképp transzkripciós faktorokból és jelátviteli utak komponenseiből áll. Az eszközkészlet használatát átkapcsolók (switch-ek) terelik. Eszközkészlet, genetikai átkapcsolók, testrészek (modulok) és minták együtt evolválhatnak. A mintaháló egyes időbeli szeleteit mintázatképződési mechanizmusok és transzformációs szabályok alakítják át egymásba. A mechanizmusokat és a szabályokat főképp ökológiai tényezők és a belőlük fakadó szelektív faktorok kormányozzák. Eképp fonódhat össze genetika, fizikai kémiai önszerveződés és szelekció. A fejlődésre ható szelektív hatásokra az egyedfejlődés menete megváltozik. Ebből fakadnak az evolúciós változások, soksejtűekben. Az élet történetében az egyedfejlődés láncolatot alkot, melyet az evolúció módosítva megismétel. Az evolúciós fejlődésbiológia (= *evo devo*) az evolúciós sejt-tanban gyökerezik, és a szociobiológia alapjául szolgál.

új fajta munkamegosztás (szociális anatómia) és új típusú, csoportszintű koordináció (szociális élettan) születik meg, egyedek hálózaiból. Társadalmak szintjén lépnek fel a kolóniákon belüli és a kolóniák közötti kölcsönhatások, például táplálékelosztás, védelmek és támadások.

Állati társadalmakban, kiváltképp pedig emberben, létrejött a kultúra. A kultúra több

hagyomány együttese, mely szintén bővelkedik mintázatokban. Ilyenek az oktatás, az életmód, az étkezés, az öltözködés, az utazás, és az ember által készített művek, műtermékek és alkotások sokasága.

Kulcsszavak: *mintázatképződés, evolúciós átmenetek, szimmetriasértés, embriók evolúciója, genetikai tool-kit, evo devo*

IRODALOM

Carroll, Sean B. (2005): *Endless Forms Most Beautiful. The New Science of Evo Devo*. Norton, New York

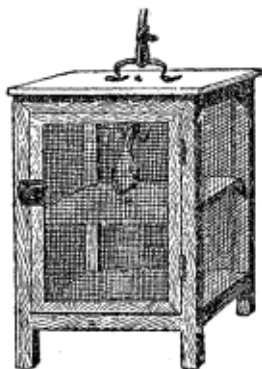
Davidson, Eric H. (1991) *Spatial Mechanisms of Gene Regulation in Metazoan Embryos*. *Development*, 113, 1–26.

Jablonka, Eva – Lamb, Marion. (2005): *Evolution in Four Dimensions*. MIT Press, Cambridge

Maynard Smith, John – Szathmáry Eörs. (1995): *The Major Transitions in Evolution*. WH Freeman, Oxford

Meinhardt, Hans. (1982): *Models of Biological Pattern Formation*. Academic Press, London

Molnár, István (2001) *The Reliability Theoretical Aspects of Evolution*. Nagy és Társa, Eger



Kína, globális válság, nemzetközi pénzügyek

ELŐSZÓ

Farkas Péter

kandidátus, Csc, főmunkatárs,
MTA Világgazdasági Kutatóintézet
pfarkas@vki.hu

Kína divattéma. Nem véletlenül. A gigantikus óriás hatalmas léptekkel halad. A globális válság (egyelőre?) alig ingatta meg. Kína a világ első exportőre, és 2010-ben már Földünk második gazdasági hatalma a vásárlóerő alapján mért GDP (bruttó hazai termék) alapján. Kína az emberiség új ipari műhelye.

Az utóbbi években hazánkban is ráébredt a politika és a tudomány arra, hogy Kína – sok belső társadalmi ellentmondással járó – felemelkedésének korszakos világpolitikai és világgazdasági jelentősége van. A Magyar Tudományos Akadémia és a Miniszterelnöki Hivatal közös stratégiai kiemelt projektjeként megvalósuló Kína-kutatás 2006 óta tart (kutatásvezetők: Inotai András, Juhász Ottó). A projektvezető Világgazdasági Kutatóintézet által szervezett munkálatok széles témakört érintenek: Kína belpolitikai és gazdasági helyzetét, kapcsolatait a különböző térségekkel, különösen az EU-val és Magyarországgal, s nem utolsósorban Kína növekvő hatását a világpolitikára és a világgazdaságra. A kutatás méreteire és mélységére utal, hogy a munkálatokban mintegy ötven kutató vesz részt, nap-

jainkig közel száz dolgozat született. A kutatás eredményei eddig hat kötetben jelentek meg. A korábbi eredmények összefoglalója az MTA–MEH *Stratégiai kutatások 2007–2008 és 2008–2009* kötetben olvasható. A Kína kutatási projektnek külön honlapja is van: <http://www.chinanetwork.hu/> Ezen a címen az elkészült dolgozatok is olvashatók.

A *Magyar Tudomány*-ban most megjelenő összeállításunkban két olyan írás szerepel, melyek előzménye az említett nagy kutatási programban született, s melyeket a szerzők az új fejlemények alapján felfrissítettek. Szabó Zsolt dolgozata a világválság hatását és Kína gazdaságpolitikai válaszait taglalja. Farkas Péter cikke Kínának a nemzetközi pénzügyi válsághoz kapcsolódó konkrét lépéseit, törekvéseit és javaslatait foglalja össze. A tematikus blokkban megjelenő harmadik írás pedig azt mutatja, hogy a Kína-kutatás szélesebb körben is folyik. Gábor Tamás szegedi kutató tanulmánya Kína és az USA fizetési és főleg tőkeáramlási kapcsolatát vizsgálja, mivel ezekkel magyarázható Kína szokatlan kettős többlete a nemzetközi fizetési és tőkemérlegében.