

- Pietsch, Theodore W. (2012): *Trees of Life. A Visual History of Evolution*. Baltimore, MD: John Hopkins University Press
- Podani János (2010): Evolúció, törzsfá, osztályozás. *Magyar Tudomány*. 171, 10, 1179–1192. • <http://www.matud.iif.hu/2010/10/03.htm>
- Podani János (2013): Tree Thinking, Time and Topology: Comments on the Interpretation of Tree Diagrams in Evolutionary/Phylogenetic Systematics. *Cladistics*. 29, 315–327. DOI: 10.1111/j.1096-0031.2012.00423.x • <http://tinyurl.com/hvxx6vz>
- Podani János (2016): *A növények evolúciója és osztályozása. Rendhagyó rendszertan*. Budapest: Eötvös Kiadó
- Priestly, Tom M. S. (1975): Schleicher, Celakovsky, and the Family-Tree Diagram. *Historiographia Linguistica*. 2, 299–333. DOI: 10.1075/hl.2.3.03pri
- Rosenstein, Neil (2004): *The Lurie Legacy. The House of Davidic Royal Descent*. Bergenfield, NJ: Avotaynu Tartalomjegyzék • <http://tinyurl.com/q956bzj>
- Tassy, Pascal (2011): Trees before and after Darwin. *J. Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 49, 89–101. DOI: 10.1111/j.1439-0469.2010.00585.x
- Wiley, Edward O. – Lieberman, Bruce S. (2011): *Phylogenetics. Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. Hoboken, NJ: Wiley and Blackwell DOI: 10.1002/9781118017883.ch8
- URL1: https://en.wikipedia.org/wiki/Family_tree_of_Confucius_in_the_main_line_of_descent
- URL2: https://en.wikipedia.org/wiki/List_of_family_trees
- URL3: <http://majt.elte.hu/Tanszekek/Majt/Magyar%20JogtorteNET/magyarazatok/listvan.htm>
- URL4: <http://olvasmanyaid.blogspot.hu/p/ii-rakoczi-ferenc-szarmazasa-es.html>
- URL5: <https://www.pinterest.com/brodyl/awesome-tattoos/>
- URL6: <http://www.amazon.com/Darwin-Think-Tree-T-Shirt-Spreadshirt/dp/Book786SYC>
- URL7: Darwin Correspondence Project <https://www.darwinproject.ac.uk>
- URL8: http://wikiszotar.hu/wiki/magyar_ertelmezo_szotar/Család



EVOLÚCIÓ HIERARCHIKUS SZINTEKEN: POPULÁCIÓK, FAJOK, KÖZÖSSÉGEK

Varga Zoltán

professor emeritus, a biológiai tudomány doktora,
Debreceni Egyetem Természettudományi Kar Evolúciós Állattani Tanszék
varga.zoltan@science.unideb.hu

Összefoglalás

A bioszféra hierarchikus szerveződésű rendszerek rendszere. A szerveződési szintek beágyazott hierarchiájából következik a biológiai sokféleség, és létrejöttének, az evolúciónak és az evolúciós mechanizmusoknak a többszintűsége. Központi jelentőségű a szelekció többszintűsége, illetve az, hogy van-e szelekció a fajok szintjén. Lehetőségét a koevolúciós kapcsolatok vizsgálata erősíti meg. A molekuláris genetikai módszerek alkalmazása a fajok keletkezésének és elterjedéstörténetének vizsgálati lehetőségeit nyitotta meg (filogeográfia). Gazdasági és természetvédelmi szempontból jelentős modellfajok és fajcsoportok többszintű vizsgálatával feltárhatókká váltak a földrajzi izolációs fajképződés gócterületei, felfedve a fajgazdagság földrajzi mintázatainak lehetséges okait is. Kitént, hogy a negyedidőszak ciklikus (glaciális-interglaciális) klímaváltozásai során a növényzeti övezetek átrendeződése, felbomlása és újjászerveződése zajlott. Ezekben a folyamatokban a klímaváltozások fajonként „egyediek” és nehezen prediktálhatók. Feltáráshoz populációgenetikai, filogenetikai és paleoökológiai módszerek kombinációja szükséges. Többszintű módszertani megközelítéssel azonban a jelenlegi és a

lehetséges jövőbeni klímaváltozásokra adott faji és ökoszisztéma-szintű válaszok is jó eséllyel prognosztizálhatók.

Hierarchikus szintezettség és a nagy átmenetek

Az élő rendszerek komplexitásának alapvető jellege a *sokszintűség*: a bioszféra hierarchikus szerveződésű *rendszerek rendszere*. Mivel ez a hierarchia *beágyazott*, vagyis ami adott szinten *rendszer*, az egyúttal *elem* egy magasabb szintű rendszernek, ezért a biológiai sokféleség is egymásba épülő szinteken valósul meg. Ezt nevezhetjük akár úgy is: *a sokféleség sokfélesége*. Az egyes rendszerek elemei funkciójukat tekintve kétféleképpen lehetnek: *replikátorok* – mint valamilyen módon önreprodukcióna képes, információhordozó és -továbbító egységek, illetve *interaktorok*, amelyek az adott rendszerek környezetükkel való kapcsolatát, anyagforgalmát és energiaáramlását valósítják meg.¹

Az előbbiekből adódóan *a diverzitás is alapvetően kétféle: genealogikus*, mint a származási kapcsolataikat tekintve (filogenetikailag) sokféle *replikátorok* (genetikai változatok, fajok, monofiletikus egységek), mint informá-

¹ A replikátor-interaktor fogalomrendszeréről részletesebben: *Interactors versus Vehicles* (Hull, 2001).

cióhordozó *evolúciós egyediségek* sokfélesége, illetve *kompozicionális*, az *interaktorok* sokfélesége; az egyedi sokféleség a populációban, illetve a populációk sokfélesége az ökoszisztémában mint nyílt rendszerben. A rendszerré szerveződés folyamatai is alapvetően kétszintűek: (i) kooperatív csoportok kialakulása, (ii) ezekből integrált, magasabb szintű individualitások létrejötte (i. ábra), illetve ahogy John Maynard-Smith és Szathmáry Eörs (1995) megfogalmazta: „A nagy evolúciós átmenetek visszatérő, közös vonásai: (i) magasabb szintű evolúciós egységek szerveződése az alacsonyabb szintűekből, (ii) új típusú öröklődési rendszerek megjelenése és (iii) a munkamegosztás szerepe a komplexitás növekedésében. A legkorábbi nagy átmenet a prokarióták kialakulása volt a molekuláris replikátorokból, az utolsó pedig a kooperatív, nyelvet használó emberi közösségek megjelenése.” Mind-ebből következően a *szerveződési szintek hierarchiája is kettős*, ahogy első kísérletként korábban megfogalmaztam (Varga, 1966, 2. ábra), illetve ezt később Niles Eldredge és Stanley N. Salthe (1984) és Eldredge (1985) kifejtette (3. ábra).

Korábban a „nagy átmenetek” gondolatát (McShea – Changizi, 2003) az „egyedi” létformák kialakulásának hierarchiájára korlátozták. Ebben benne van: (i) az *eukarióta* sejt szimbiotikus eredete; (ii) *többsejtű kolóniák* kialakulása egymástól függetlenül, számos filogenetikai ágon; illetve (iii) a *differenciált*

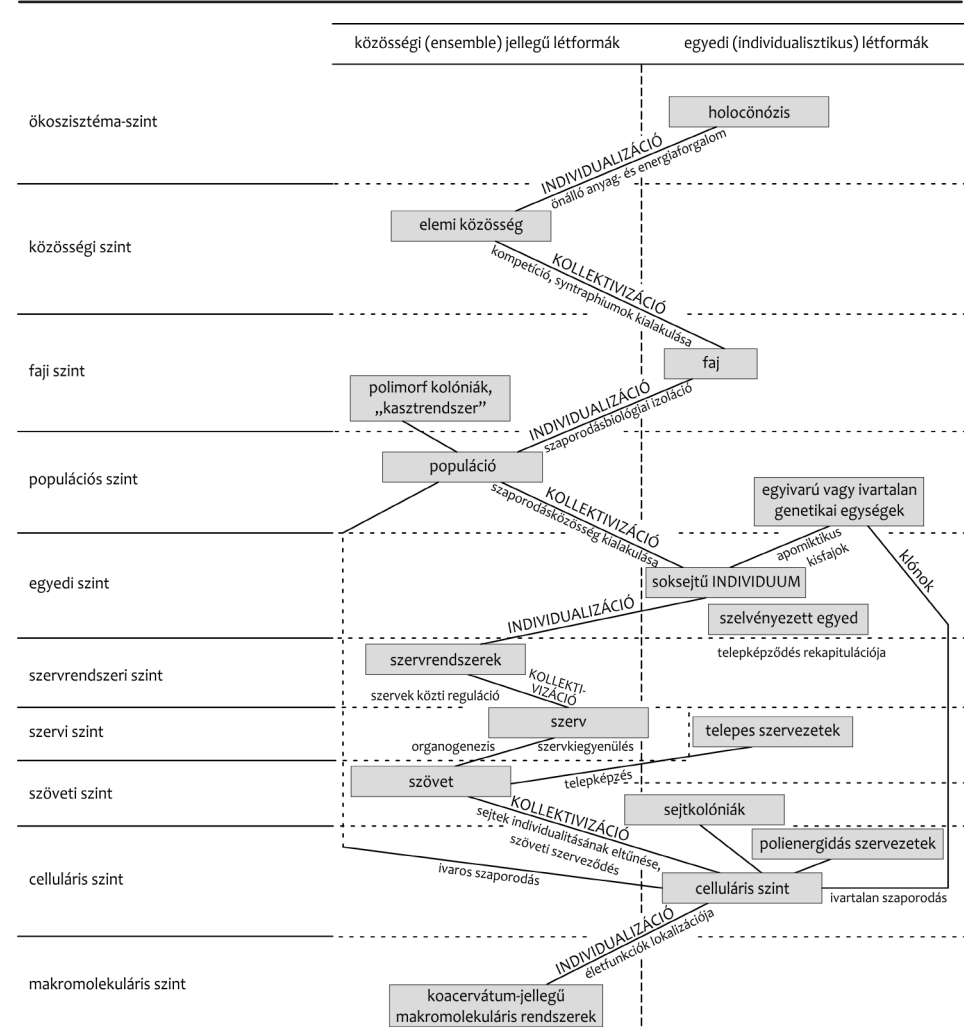
soksejtű egyediség kialakulása, melynek egyik fő evolúciós iránya az állatvilágban a telepességétől a test hosszanti polaritásának kialakulását követően, szintén több filogenetikai ágon a szelvényesség létrejötte. Ismeretes, hogy az egyediség evolúciója mindig is az evolúcióbiológia egyik alapkérdése volt Ernst Haeckel óta (1866, *Generelle Morphologie*: VIII–XI, melyben az egyediség hat „osztályát” különbözteti meg). Jellemző, hogy a „nagy átmenetek” újratöltésével (Szathmáry, 2015) egyidejűleg jelenik meg Stuart A. West és munkatársai *review*-cikke (2015) az egyediség kialakulásának „átmeneteiről”, melynek lépései (i) a kooperáció, (ii) a munkamegosztás, (iii) a kompartmentizáció, majd (iv) a konfliktusok létrejötte (4. ábra).

Az evolúciós változások többszintűsége

A szerveződés többszintűsége egyúttal magával hozza az evolúció, illetve az evolúciós mechanizmusok többszintűségét. Központi jelentőségű a szelekció többszintűsége (Oka-sha, 2005). A génközpontú evolúciófelfogás szerint a szelekció egysége a(z *önző*) **gén** mint az öröklődés viszonylag stabil alapegysége (Dawkins, 1986, 1999). Ismert viszont, hogy a szelekció mindig az adott fenotípust hordozó egyedre irányul, így a szelekció egysége az – egysejtű, illetve soksejtű – **egyediség** (lásd: Buss, 1987; Michod, 2007). Viszont még az egyedfejlődés során is eltérő szelekciós kényszerek valósulhatnak meg, amennyi-

- átmenetek**
- független replikátorok → replikátorok populációja
 - egyes egysejtűek → szimbiotikus egysejtűek
 - sejtszintű egyedek → soksejtű egyedek
 - egyes soksejtű egyedek → euszociális egyedcsoport
 - soksejtű egyedek → obligát mutualisztikus kapcsolat

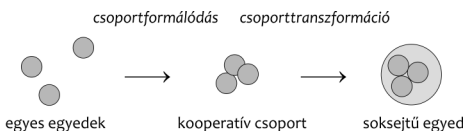
1. ábra • A „nagy átmenetek” szintjei, David L. Hull (2001) szerint, módosítva. Részletesebb magyarázat a szövegben.



2. ábra • A biológiai szerveződési szintek (Varga, 1966) – a kettős hierarchia első megjelenése az irodalomban.

- genealogikus hierarchia
 - információáramlás
 - az élet törzsfája (Tree of Life)
 - monofiletikus egység
 - faj
 - csírvonal
 - a sejt mint replikátor
 - DNS mint az önreprodukció templátja
- ↑
- kompozicionális hierarchia
 - anyag- és energiaforgalom
 - biórok
 - közösség
 - populáció
 - organizmus mint interaktor • szövetek, szervek, szervrendszerek
 - a sejt mint interaktor • organelumok, kompartmentalizáció
 - DNS mint a fehérjeszintézis templátja

3. ábra • A kettős hierarchia szintjei Eldredge és Salthe (1984) szerint, módosítva



4. ábra • A nagy evolúciós átmenetek lépései West és munkatársai (2015) szerint, módosítva. Részletesebb magyarázat a szövegben.

ben a fejlődési alakoknak eltérő fenotípusos megjelenésük van, illetve eltérő környezeti forrásokat használnak, és eltérőek a rájuk ható releváns tényezők (például: holometabol rovarok, kétélűek lárvaalakjai). Tovább bonyolítja a szelekció hatásának megítélését, ha az illető állat vagy állatcsoport olyan külső védőépítményt hoz létre, amely populációs szintre, vagy egy populáción belüli rokon egyedcsoportra terjeszti ki a szelekció hatását, amilyenek például a szociális rovarok és gerincesek sokféle fészkeképződményei (vö. Dawkins, 1999). Ezzel pedig már el is érkezünk a csoport szelekció „forró” témaköréhez, amely akár a társadalmi szerveződéstípusok szelekciójának megvitatásához is elvezethet (Greif, 1994).

Szintén erősen vitatott kérdés, *van-e szelekció a faj szintjén*, illetve a *fajfőlötti szinten*? Ha a fajképződés egyfajta replikáció, hiszen a reprodukció izoláció révén elágazó folyamatként valósul meg (Emerson – Kolm, 2005), akkor a fajok számának *exponenciális növekedését csak a fajok kihalása fékezheti le*. Ebből pedig adódik a kérdés, hogy a fajok túlélése, illetve kihalása értelmezhető-e szelekcióként egy filogenetikailag diverz sokaság szintjén? A gondolatmenet tovább folytatható, mert ahogyan a szelekció hatására (i) változhat a *génfrekvencia*, (ii) változhat az adott *fenotípusú egyedek* relatív *gyakorisága* (amely hat a génfrekvenciára), ugyanígy (iii)

változhat bizonyos életforma-jellegű fajok fennmaradásának, illetve kihalásának a valószínűsége. Ilyen szelekciós helyzet például annak változása, hogy egy óceáni ökoszisztémában a szikanyagából élő lecitotróf vagy a planktonfogyasztó lárvaalak, a szabadon úszó vagy a helyhez kötött (szesszilis) életforma-e az előnyösebb? Mindegyikre bőven kínál példákat a bioszféra története. Vagy, ha a források szűkösek, kis egyedszámú, fragmentált élőhelyen tenyésző populáció számára nem éppen a szűznemzés (parthenogenezis) lehet-e a túlélés kulcsa, vagy épp ellenkezőleg, az utódok számának korlátozásával járó sokférjű/soknejtű (poliandrikus vs. poliginikus) szaporodási rendszer?

Az evolúciós változások következő szintjeként az egymással kölcsönhatásban álló populációk ún. *koevolúciós* folyamatait említhetjük. Elemi példái minden tankönyvben benne vannak: ilyenek a ragadozók és a prédaállatok egyedszám-változási ciklusai, a virágok és beporzók egymáshoz illeszkedő változásai, a lombfakadás és a lombfogyasztó rovarok megjelenésének összehangoltsága stb. Ezek a kölcsönhatások a nagy fajszerű közösségekben, mint a trópusi esőerdőkben, a leginkább sokfélék és a legfinomabban szabályozottak, ezáltal a fajkeletkezés felgyorsuló üteméhez vezethetnek (lásd: „kolumbiánus” koevolúció, számos dél-amerikai példa alapján). A koevolúciós modellek lényege abban áll, hogy az ilyen kapcsolatban álló populációk kölcsönösen befolyásolják bizonyos gének gyakoriságát az adott populációkban, ami kölcsönös alkalmazkodáshoz vezet, és biztosítja az adott közösségben való túlélésüket. Ebből a szempontból különösen érdekesek az egyedek viselkedését, stressztűrését befolyásoló gének hatásai. Ilyen például a szerotonin transzporter gén (Bagdy, 2012),

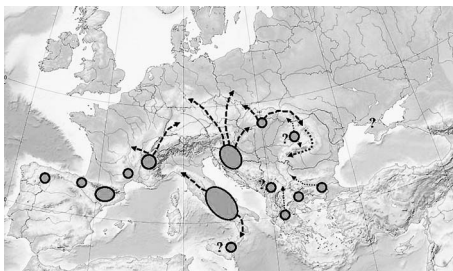
amelynek „S”-allél-gyakorisága erős összefüggést mutatott azzal, hogy egyes népessegek szocializációjára a kollektivistikus vagy az individualisztikus vonások-e a jellemzők (Chiao – Blizinsky, 2010; Gintis, 2011). Ezek a különbségek a különböző betegségek iránti fogékonyságban is tetten érhetők, hiszen a lelki diszpozíciót befolyásoló gének gyakoriságai erre is hatással vannak.

Az evolúciós változások földrajzi vetülete – a filogeográfia

Az evolúciós folyamatok hatásait mindennapi tapasztalataink szintjén is jól lemérhetjük abban, hogy a Föld különböző területein nagyon eltérő a fajgazdagság, és ennek szabályos trendjei vannak. Európában ez abban mutatkozik meg, hogy a legnagyobb faji sokféleség mind a hajtásos növények, mind a szárazföldi gerincesek esetében nagyjából a mediterrán övezet északi határának közelében, illetve Közép-Európa déli részén mutatkozik, addig az egy-egy szűkebb területre nézve kizárólagos, „bennszülött” (endemikus) fajok száma a Mediterrán térség hegyvidékein a legmagasabb. Ezt általában azzal magyarázzák, hogy a földtörténeti közelmúlt jégkorszakai (Pleistocén) során ezek a területek mint menedékterületek és mint fajkeletkezési központok is jelentősek voltak (Petit et al., 2003). Ugyane szabályosság a gének szintjén is tapasztalható. A legtöbb faj genetikailag legerősebben differenciált populációi a *mediterrán térségben* vannak, főleg az ún. hullótermésű fajoknál, mint a tölgyek. Viszont a *genetikailag legváltozatosabb* populációik ettől északra, pl. a Kárpát-medencében találhatók, mivel itt találkoznak és keverednek a különböző gócterületekből terjedő génállományok. Az evolúciós folyamatok megértése szempontjából is lényeges tehát az egyes fajok

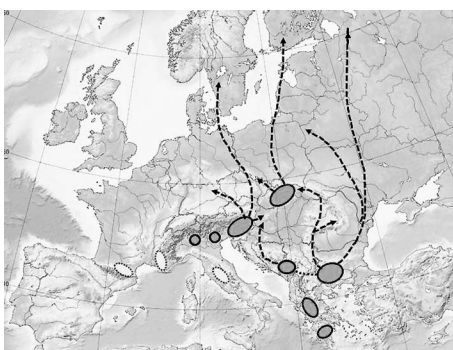
földrajzi múltjának feltárása, amely ma két fő eszköz együttes igénybevételével történik. Az egyik a molekuláris genetika, amely a sejtmagban, a mitokondriumban és – a növényeknél – a zöld színtestben tárolt genetikai információ változatosságát tárja fel. A másik fő módszer a *klimatikus niche modellezés*, amely a jelenlegi elterjedési adatokhoz illesztett éghajlati adatokból prediktálja azokat a területeket, amelyeken az illető faj a klimatikus igényei alapján tenyészhet, megmutatva ennek optimális tartományát és tűréshatárát. Ha ezt a klimatikus niche modellt rávetítjük az utolsó jégkorszaki hőmérsékleti mélypont (LGM) ősföldrajzi térképére, kijelölhető, hogy az adott faj mely területeken vészeltette át ezt az időszakot. Az így megjelölt fennmaradási területek egybevetethetők a genetikai markerek alapján azonosított gócterületekkel, és megmutatható, hogy a vizsgált faj jelenlegi elterjedési területének egyes részterületei honnan népesültek be. Ezen kívül prediktálható az is, hogy adott mértékű klímaváltozás milyen eltolódást eredményezhet a faj elterjedési területében.

Az elmondottak jól nyomon követhetőek erdeink egyes fajainak, így például a bükknek (*Fagus sylvatica*) az elterjedéstörténetében. Kitérünk, hogy ennek a fajnak a genetikai állományában vannak helyben maradó (a mediterrán félszigeteken) és terjedőképes (Közép-Európában) genetikai típusok (Magri, 2007; 5. ábra). A különböző genetikai markerek alapján kapott eredmények egymással egyezők. A Közép-Európa jelentős részét benépesítő szintest- (kloroplasztisz) és mikroszatellit-génváltozatok egy ÉNy-balkáni és egy kárpát-medencei refugiumra utalnak. Több hasonló vonás mutatkozik a szintén többközpontú áreaszerkezetű erdei pocok (*Clethrionomys glareolus*) elterjedéstörténetében. A fosszilis



5. ábra • A bükk (*Fagus sylvatica*) jégkorszaki menedékterületei és jégkorszak utáni terjeszkedési irányai (Magri, 2007 után, módosítva).

leletek szerint ez a faj az utolsó jégkorszak idején végig megvolt a Kárpát-medencében. A mitokondriális DNS jelzései alapján a keleti Közép-Európa és Dél-Skandinávia a jégkorszak után innen népesült be (Filipi et al., 2015). Rajta kívül volt azonban egy északnyugati-balkáni gócterületű, Nyugat-Európa felé terjedő genetikai vonal is, amelynek genállománya a Kárpát-medencében is jelen van. A dél-európai félszigetekre jellemző genetikai változatok viszont helyben maradtak ennél a fajnál is. A kis apollólepke (*Parnassius mnemosyne*) genetikai struktúrája is az előbbiekhöz hasonló. A mitokondriális genetikai



6. ábra • A kis apollólepke (*Parnassius mnemosyne*) jégkorszaki menedékterületei és terjedési irányai Délkelet-Európában (Pecsénye et al., 2016 alapján, módosítva).

variabilitás alapján a lepke keleti filogenetikai ágának két fő gócterülete van, az egyik az Alpok keleti–délkeleti előterében, a másik a Balkán-félsziget keleti hegyvidékein (6. ábra). Még a 90-es évek végén elkezdett vizsgálataink alapján kitűnt, hogy a Kárpát-medencében három különböző eredetű genetikai csoport található (Pecsénye et al., 2016). Nyugat felől érkező, csekély arányban jelen van a kelet-alpesi eredetű génanyag, a balkáni eredetű viszont két különböző ágon is eljut a Kárpát-medencébe: a Nyugat-Balkán felől a Dunántúli-középhegységbe és a Déli-Kárpátok felől Erdélybe és az Északi-középhegységbe, ahol önálló változatokat is képez. Ez a genetikai mintázat több egymást követő glaciális–interglaciális ciklus alatt alakulhatott ki. A legnagyobb genetikai sokféleségű populációk egyrészt ott vannak, ahol a faj populációi feltehetően több glaciális ciklust is átvészelhettek (kelet-balkáni hegyvidékek), illetve ahol több irányból érkezett génanyagok találkoztak, és új variációk is létrejöttek (Dunántúli- és Északi-középhegység).

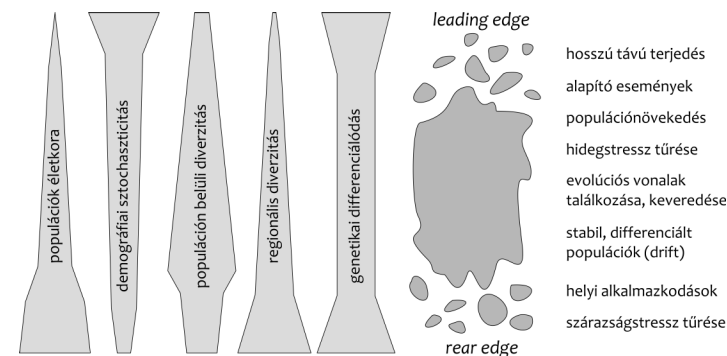
A fenti példákból látható, milyen módszerű vizsgálatokkal tárható fel az elterjedési területek „anatómiája” és dinamikája. Az európai mérsékelt övi fajoknál az egymástól leginkább differenciálódott populációk az elterjedési terület felszakadó déli peremterületein (rear edge) vannak, szétterjedési kapacitásuk minimális (Hampe – Petit, 2005). Ezt követi az éghajlati övezetességnek leginkább megfelelő, potenciálisan többé-kevésbé összefüggő elterjedési terület. Az elterjedés észak felé nyomuló pereme ismét felszakadzik (leading edge), az egyre kedvezőtlenebb helyi ökológiai körülményeknek megfelelően. Ezek a populációk elszigeteltek, csekély egyedszámúak, csekély genetikai változóságúak, és az alapító hatásoknak megfelelően

véletlenszerűen eltérnek egymástól (7. ábra). Az elterjedési terület változásaiban mindig benne van a fajkeletkezés, mindenekelőtt a földrajzi izolációban bekövetkező allopatrikus speciáció lehetősége. Mivel azonban az allopatrikus fajkeletkezés általában lassú folyamat, így fajként, szaporodásilag elkülönült egységek csak tartósan, a hideg és meleg fázisokat egyaránt túlélő népeségekből alakulhatnak ki (kettős refugialis hatás), ez pedig leginkább a dél-európai hegyvidékek kiegyenlített klímájú, jó vízellátottságú részein lehetséges. Ebből adódik, hogy új fajok kialakulására a legtöbb esély a jelentős genetikai differenciálódású déli perempopulációkban van, ilyen a mediterrán-hegyvidéki bennszülött fajok jelentős része.

Közösségevolúció – filogenezis és cönogenezis: filocönogenezis?!

A globális klímaváltozás idején különös élességgel jelentkezik a kérdés: hogyan válaszolnak a közösségek? Vajon egységként reagálnak, vándorolnak, kiterjednek és fragmentálódnak, vagy inkább komponenseikre bomlanak szét, majd új összetételben szerveződnek újjá? Korábban a zonalitás általános el-

veiből kiindulva, egyben a kérdést leegyszerűsítve, a kutatók hajlamosak voltak a – főként fosszilis virágporszem-profilokból (pollenanalízis) nyert – adatokat úgy értelmezni, hogy a jégkorszakok alatt a jelenlegi sarkvidéki tundrák egészen délre szorultak, Közép-Európáig, a mérsékelt övi erdőzónák pedig a mediterrán félszigetek irányába húzódtak. Ez az interpretáció az eljegesedési időszakok átlagos hőmérsékleti értékeinek modellezése alapján is elfogadhatónak tűnt, azonban több lényeges kérdésre nem tudott választ adni. Ilyen mindenekelőtt az, hogy a sarkvidéki szélességeken a sugárzó energia mennyisége és évszakos eloszlása is teljesen más, és a szervesanyag-termelés szempontjából is sokkal kedvezőtlenebb, mint azokon a közepes földrajzi szélességeken, ahová korábban a tundraövegetet prediktáltak. Ezen kívül az is kimaradt a számításokból, hogy a jelenlegi tundrákhoz hasonló ökoszisztéma nem tarthatta volna el a legelő nagy növényevők tömegeit, amelyek – szintén a fosszilis bizonyítékok tanúsága szerint – a periglaciális öveget benépesítették. Ennek a jelenleg „mamut-sztyeppnek” (tundro-sztyeppnek) nevezett ökológiai rendszernek a sokoldalú vizsgálatá-



7. ábra • Az elterjedési területek térbeli és genetikai szerkezetének általánosított modellje. (Hampe – Petit, 2005 alapján, módosítva. Magyarázat a szövegben.)

ból az tűnt ki, hogy nem lehetett azonos egyetlen jelenlegi zonális vegetációtípussal sem, mint ahogy az állatközössége is „nem-analóg” módon olyan fajokból tevődött össze, amelyek jelentős része ma sehol sem él együtt, illetve sok közülük ki is halt. Ezen kívül a pollenanalízis és az egyéb fosszilis maradványok azt sem igazolták, hogy a mediterrán félszigeteken kiterjedt erdőövezetek voltak. Az is kitűnt, hogy a jelenleg „melegkedvelő” fajoknak tartott sztyepei elemek jelentős része nemhogy visszahúzódtott volna a lehülési időszakok során, hanem elterjedésük a jelenleginél nagyobb és összefüggőbb volt.

Ezért századunk első évtizedében radikális paradigmaváltás történt. Mivel a ténylegesen ható tényezők minden faj populációjának esetében többé-kevésbé eltérőek (lásd: „multiplurális környezet” elv, Juhász-Nagy, 1986), ezért a klímaváltsaikkal is jelentős mértékben „egyediek”, ebből következően a glaciálisok-interglaciálisok váltakozása során a közösségek *felbomlanak* és *újraszerveződnek* (Stewart et al., 2010; Varga, 2010; Schmitt – Varga, 2012), ami *szelekciós* és *koevolúciós* hatásokkal jár. Annak a növényfajkészletnek, amely egy lehülési időszak kontinentális hidegsztyeppjén együtt van, egy része megtalálható a mai lösz-sztyepeken, néhány tagja az északi kiterjedésű, be nem erdőszülő dolomit-lejtőkre húzódtott, egyes tág tűrésű fajok még a szikeseken is jelen vannak, mások pedig az erdőhatár fölé szorultak. Korábbi összefüggő elterjedésük jelentős részét pedig a hidegfázisokban fragmentált élőhelyeken fennmaradt erdei fajkészlet foglalta el, sokféle új, a hidegfázisokban még nem létezett kombinációban, mint ahogy egy fajgazdag lomberdőben különböző menedékerületen túlélő flóra- és faunaelemek keverednek. Hasonló képet

mutat az állatközösségek összetétele is, főleg a kisebb testű és életterigényű csoportoké. Ebből a szempontból leginkább a nagytestű emlősök elterjedési és kihalási viszonyai térnek el, amelyekre az utolsó jégkorszak kezdetétől folyamatosan és egyre erősebben hatott az ember élőhely-átalakító és predációs tevékenysége.

Végkövetkeztetések

A földtörténeti közelmúlt glaciális-interglaciális ciklusainak „laboratóriumában” a dinamikus elterjedési változásokkal együtt változtak a gényakoriságok, új géntípusok és fajok jöttek létre, végeredményként pedig ökoszisztémák bomlottak szét és szerveződtek újra. Hasonló, de sokkal jelentősebb nagyságrendű folyamatok a Föld történetében a tíz- és százmillió éves lemeztektonikai és éghajlati ciklusok során is lejátszódtak. A geológiai, éghajlati és evolúciós változások szintjeit és a hozzájuk illeszkedő módszertani megközelítéseket legjobban táblázatos formában tekinthetjük át (1. táblázat).

Látjuk tehát, hogy a negyedidőszaki glaciális-interglaciális ciklikus klímaváltozásokra az élővilág populációs, faji és közösségi szinten válaszolt:

- Populációs szinten gén- és genotípus változások zajlottak, erre vonatkoznak az említett mitokondriális-, plasztisz- és nukleáris DNS vizsgálati alapú esettanulmányok, lásd: bükk, erdei pocok, lepkek stb.
- A folyamatok általánosíthatónak bizonyultak az elterjedési terület „anatómiájának” és dinamikájának vizsgálata során, feltárva a földrajzi izolációs fajképződés egyes göcsterületeit, és felfedve a fajgazdagság földrajzi mintázatainak lehetséges okait. Ebben a populációgenetika és klíma-modellezés módszereinek kombinációjával

geológiai korok	éghajlatváltozások	biogeográfiai folyamatok	evolúciós változások	vizsgálati módszerek
recens < 10 ³ évek	recens / posztglaciális klímaingadozások	recens áreadinamika	génfrekvencia-változások, polimorfizmus	molekuláris populációgenetika, morfometria
glaciálisok és interglaciálisok 10 ⁴ – 10 ⁵ évek	jeges, ill. jégközi klímajellegű időszakok	refugiumokba szorulás, illetve expanzió	fajon belüli evolúció, fajképződés	politipikus fajok és fajkörök (molekuláris) filogeográfiája
Negyedidőszak + Neogén 10 ⁶ – 10 ⁷ évek	„jégváhatás”, az Antarktisz, a poláris és magashegységi területek eljegesedése	nyílt zonobiómok kiterjedése, glaciális és interglaciális zonalitási típusok létrejötte	fajföldtörténelmi evolúció, adaptív radiációk	filogenetikus szisztematika és biográfia, génusz-szintű revíziók
nagy lemeztektonikai ciklusok 10 ⁷ – 10 ⁸ évek	„üvegház és jégház” hatású korok ciklikus váltakozása	tömegkihalások, új domináns növény- és állategyüttesek kialakulása	magasabb taxonok filogenezise (makroevolúció)	nagy taxonok filogenetikus szisztematikája és biogeográfiája

1. táblázat • Hierarchikus nagyságrendek a földtörténetben, a bioszférában és az evolúcióban

jával hatékonyan bizonyult a monofiletikus fajcsoportok többszintű vizsgálata. • Bebizonyosodott, hogy a ciklikus klímaváltozások során a növényzeti övezetek teljes átrendeződése, felbomlása és újraszerveződése zajlik, „nem-analóg” zónák (mamutsztyepp), fragmentált erdőtüpusok és átmeneteik (ökotonok) jönnek létre. Ezekben a folyamatokban a válaszok fajoként „egyediek”, többtényezősök, többnyire nem lineárisak, és nehezen prediktálhatók. Feltáráshoz populációgenetikai, filogenetikai és paleoökológiai módszerek kombinációja szükséges. Többszintű módszertani megközelítéssel azonban a jelenlegi és a lehetséges jövőbeni klímaváltozásokra adott faji és ökoszisztéma-

szintű válaszok is jó eséllyel prognosztizálhatók.

Az evolúció többszintűsége is rávilágít arra, amelyet Theodosius Dobzhansky nyomán oly sokan szoktak idézni: „a biológiában bármi is csak az evolúció fényében válik érthetővé”.¹

Kulcsszavak: *szinteztettség, szelekció, egyediség, diverzitás, genealogikus, kompozicionális, fajképződés, glaciális refugiumok, újraszerveződés*

¹ „Nothing in biology makes sense except in the light of evolution.” (Dobzhansky *Amer. Biol. Teacher* 35: 125-129, 1973)

IRODALOM

- Bagdy György (2012): Génjeink és a lelki egészség – a stressz hatásának és a depresszió genomikájának összefüggései és tanulságai. *Magyar Tudomány*. 173, 6, 660–672. • <http://www.matud.iif.hu/2012/06/03.htm>
- Buss, Leo (1987): *The Evolution of Individuality*. Princeton: Princeton University Press • <http://tinyurl.com/zavrf6s>
- Chiao, Joan Y. – Blizinsky, Katherine D. (2010): Culture–Gene Coevolution of Individualism–Collectivism and the Serotonin Transporter Gene. *Proceedings of the Royal Society B*. 277, 529–537. DOI: 10.1098/rspb.2009.1650 • <http://tinyurl.com/hsok8hl>
- Dawkins, Richard C. (1986): *Az önző gén*. Budapest: Gondolat (Eredeti cím: *The Selfish Gene*, 1976)
- Dawkins, Richard C. (1999): *The Extended Phenotype: The Long Reach of the Gene*. 2nd ed. Oxford University Press
- Dobzhansky, Theodosius (1973): Nothing in Biology Makes Sense except in the Light of Evolution. *The American Biology Teacher*. 35, 3, 125–129. • <http://tinyurl.com/83kpfyg>
- Eldredge, Niles (1985): *Unfinished Synthesis*. New York: Columbia University Press
- Eldredge, Niles – Salthe, Stanley N. (1984): *Hierarchy and Evolution*. (*Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 1) 184–208.
- Emerson, Brent C. – Kolm, Nicolas (2005): Species Diversity Can Drive Speciation. *Nature*. 434, 21, 1015–1017. • <http://tinyurl.com/jyhy2fg>
- Filipi, Karolina – Marková, Silvia – Searle, Jeremy B. – Kotlík, Petr (2015): Mitogenomic Phylogenetics of the Bank Vole *Clethrionomys glareolus*. A Model System for Studying End-glacial Colonization of Europe. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 82, 245–257. DOI: 10.1016/j.ympev.2014.10.016 • <http://tinyurl.com/hhztvnx>
- Gintis, Herbert (2011): Gene–Culture Coevolution and the Nature of Human Sociality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 366, 878–888. DOI: 10.1098/rstb.2010.0310 • <http://tinyurl.com/z03vv40>
- Greif, Avner (1994): Cultural Beliefs and the Organisation of the Society: A Historical and Theoretical Reflection on Collectivist and Individualistic Societies. *The Journal of Political Economy*. 102, 5, 912–950. • <http://tinyurl.com/z7aburw>
- Haeckel, Ernst (1866): *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-theorie*. Berlin: Georg Reimer • <https://archive.org/stream/generellemorpholo1haec#page/n9/mode/1up>
- Hampe, Arndt – Petit, Rémy J. (2005) Conserving Biodiversity under Climate Change: the Rear Edge Matters. *Ecology Letters*, 8, 461–467. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x
- Hull, David L. (2001): Interactors versus Vehicles. In: Hull, David L. (ed.): *Science and Selection: Essays on Biological Evolution and the Philosophy of Science*. Cambridge University Press, 13–45. • <http://tinyurl.com/jbj8ph4> (részlet)
- Juhász-Nagy Pál (1986): *Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai*. Budapest: Akadémiai Kiadó
- Magri, Donatella (2007): Patterns of Post-glacial Spread and the Extent of Glacial Refugia of European Beech (*Fagus sylvatica*). *Journal of Biogeography*. 35, 3, 450–463. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2007.01803.x • <http://tinyurl.com/hfhg43v>
- Maynard Smith, John – Szathmáry Eörs (1995) *The Major Transitions in Evolution*. Oxford: Oxford University Press
- McShea, Daniel W. – Changizi, Marc A. (2003) *Three Puzzles in Hierarchical Evolution*. *Integrative and Comparative Biology*. 43, 1, 74–81. DOI: 10.1093/icb/43.1.74 • <http://tinyurl.com/zu3bw8>
- Michod, Richard E. (2007): Evolution of Individuality during the Transition from Unicellular to Multicellular Life. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 104, (suppl. 1) 8613–8618. DOI: 10.1073/pnas.0701489104 • http://www.pnas.org/content/104/suppl_1/8613.full.pdf
- Okasha, Samir (2005): Multilevel Selection and the Major Transitions in Evolution. *Philosophy of Science*. 72, 1013–1025. DOI: 10.1086/508102 • <http://tinyurl.com/gqgd4vf>
- Pecsenye Katalin – Tóth János P. – Bereczki Judit – Szolnoki Noémi – Varga Zoltán (2016): Genetic Structure of *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae) Populations in the Carpathian Basin. *Organisms, Diversity and Evolution*. (in print). DOI: 10.1007/s13127-016-0281-7 • <http://real.mtak.hu/41384/2/PMfinal-rev.pdf>
- Petit, Rémy J. – Aguinagalde, Itziar – Beaulieu, Jacques-Louis de et al. (2003): Glacial Refugia: Hotspots But Not Melting Pots of Genetic Diversity. *Science*. 300, 5625, 1563–1565. DOI: 10.1126/science.1083264 • <http://tinyurl.com/zzqmc7w>
- Schmitt, Thomas – Varga Zoltán (2012): Extra-Mediterranean Refugia: The Rule and Not the Exception? *Frontiers in Zoology*. 9, 22, DOI: 10.1186/1742-9994-9-22. • <http://tinyurl.com/j8zq7z7>
- Stewart, John R. – Lister, A. M. – Barnes, I. – Dalén, L. (2010): Refugia Revisited: Individualistic Responses of Species in Space and Time. *Proceedings of the Royal Society B*. 277, 661–671. DOI: 10.1098/rspb.2009.1272 • <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/277/1682/661>
- Szathmáry Eörs (2015): Toward Major Evolutionary Transitions Theory 2.0. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 112, 33, 10104–10111 • <http://www.pnas.org/content/112/33/10104.full>
- Varga Zoltán (1966): A biológiai szerveződési szintek dialektikájának néhány alapvonása (Some Basic Features of Dialectics of the Biological Organisational Levels). *Magyar Filozófiai Szemle*. 719–736.
- Varga Zoltán (2010): Extra-Mediterranean Refugia, Post-glacial Vegetation History and Area Dynamics in Eastern Central Europe. In: Habel, Jan – Assmann, Thorsten (eds.): *Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology*. Springer-Verlag, 57–87. DOI: 10.1007/978-3-540-92160-8_3
- West, Stuart A. – Fisher, Roberta M. – Gardner, Andy – Toby, Kiers E. (2015): Major Evolutionary Transitions in Individuality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 112, 33, 10112–10119. DOI: 10.1073/pnas.1421402112 • <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4547252/>

