



TÁMOP 4.1.2.B.2-13/1-2013-0007  
„ORSZÁGOS KOORDINÁCIÓVAL A PEDGÓGUSKÉPZÉS MEGÚJÍTÁSÁÉRT”

# Evolúcióbiológia

tanártovábbképzési segédanyag

Szerző: Pásztor Erzsébet

SZÉCHENYI 2020



MAGYARORSZÁG  
KORMÁNYA

Európai Unió  
Európai Szociális  
Alap



BEFEKTETÉS A JÖVŐBE

# 1.téma

## Darwin és a modern evolúcióbiológia

Kérdések:

1. Olvassunk Darwint?
2. Mi változott és mi maradt állandó Darwin evolúciós elméletéhez képest?
3. Hogyan magyarázta Darwin a fajok eredetét?

Olvasnivaló:

Charles Darwin: A fajok eredete (Kampis György fordítása)

III. fejezet [A létért való küzdelem](#)

IV. fejezet [A jellegek szétválása](#)

Ajánlott:

Pásztor – Botta-Dukát – Czárán – Magyar – Meszéna: [Darwini ökológia](#)

Magyar Tudomány 2009. december

Oktatási célok:

- A tudományos érvelés elemeinek felismerése, azonosítása
- Keresés tudományos szövegben, tudatosítás, gyakorlás
- Általános műveltség szélesítése

Olvassunk Darwint?

A: Nem, mert

1. elavult, meghaladott szöveg. Darwin nem ismerte az öröklődés mechanizmusát, nem ismerte az élet molekuláris mechanizmusait.
2. sok összetett mondat, gondolat, igényes szöveg

B: Olvassuk, mert

1. elmagyarázza az evolúcióelmélet és az ökológia alapjait
2. a tudományos munkák alapszövegét kiválóan illusztrálja
3. érdekes példákat tartalmaz

Mitől tudományos Darwin munkája, miért nem avult el?

# Darwin eredeti szövegeinek értelmezése

---

„Kevés modern mű van, amely olyan széles körben ismert lenne, mint „A fajok eredete”. Az ismertség azonban (szomorú tény) főleg a címre korlátozódik. Pedig Darwin e műve a mai olvasó számára is érdekes olvasmány, szakembernek és laikusnak egyaránt.” (Kampis György)

## Darwin elmélete a fajok eredetéről

### Mi a faj?

1. Darwin szerint
2. biológiai fajfogalom

„A gyakorlatban, ha egy természetkutató két megadott alakot közbülső láncszemek révén össze tud kapcsolni, akkor az egyiket a másik változatának tekinti, a gyakoribbat, vagy néha egyszerűen az elsőnek leírtat fajként, a másikat változatként sorolva be. De amikor arról kell dönteni, hogy az egyik forma a másik változata-e, akkor, ha mégoly szorosán kötik is össze ezeket közbülső láncszemek, néha nagyon nehéz példákkal találkozunk, amelyeket itt nem részletezek. A közbülső alakok rendszerint feltételezett hibrid természetűe sem mindig tünteti el a nehézséget. Sokszor azonban nem azért tekintjük az egyik formát a másik változatának, mert valóban megtaláltuk a köztes alakokat, hanem mert az analógia arra vezeti a megfigyelőt, hogy feltételezze: azok vagy ma is léteznek valahol, vagy léteztek korábban. Ezen a ponton tág kapu nyílik a kétségek és feltevések előtt.”

### 1. alaptörvény:

Az élőlények populációi mértani haladvány szerinti növekedésre képesek megfelelő körülmények között.

„Nincs kivétel tehát az alól a szabály alól, hogy minden élőlény oly gyorsan szaporodik, hogy ha nem pusztulnának el, egyetlen pár utódai is hamar beborítanák az egész Földet.”

### 2. alaptörvény: Az élőlény populációk növekedése korlátokba ütközik.

„Tehát, mivel több egyed jön létre, mint amennyi életben maradhat, minden esetben létrejön a létért folyó küzdelem, akár egyazon faj egyedei, akár különböző fajok egyedei között, akár pedig a fizikai életfeltételekkel szemben. Nem más ez, mint amit Malthus tanít, csak éppen sokszoros erővel alkalmazva az egész állati és növényi világra, merthogy ebben az esetben nem lehet szó a táplálék mennyiségének mesterséges növeléséről, sem a házasságtól való óvatos tartózkodásról. Bár egyes fajok lélekszáma éppen e pillanatban is (gyorsabban vagy lassabban) növekedhet, ez nem állhat fenn mindegyikükre, mert a világ nem tarthatná el őket....”

### 3. alaptörvény: Öröklődő változatok vannak.

„Azt a sok apró különbséget, ami az azonos szülők utódai között mutatkozik, vagy amelyekről feltehető, hogy ilyen jellegűek, mert egyazon fajnak egyazon lehatárolt területen élő egyedei között észlelhetők, egyedi különbségeknek nevezhetjük. Senki sem tételezi fel ugyanis, hogy egy adott faj valamennyi egyede ténylegesen ugyanabban az öntőformában készült volna. Ezek az egyedi különbségek nagyon fontosak a számunkra, mivel, mint bizonyára mindenki tudja, gyakran öröklődnek; így aztán nyersanyagot szolgáltatnak a természetes kiválasztás számára, hogy ugyanúgy működhessen, és halmozó hatása ugyanúgy érvényesülhessen, mint ahogy a házi fajtáknál is az ember bármely adott irányban felhalmozza az egyedi különbségeket.”

„Az előző fejezetben láttuk, hogy a természeti élőlények körében némi egyedi változékonyság található; nem tudok igazából arról, hogy ezt valaki is kétségbe vonta volna.”

### 4. alaptörvény: A rátermettebb fennmaradása, a kevésbé rátermett kiszorulása

„emlékeztvén arra, hogy sokkal több egyed születik, mint amennyi fennmaradhat, vajon kétségbe vonhatjuk-e, hogy azoknak az egyedeknek lesz a legjobb esélye a túlélésre és saját fajtájuk továbbszaporítására, amelyek valamilyen előnnyel rendelkeznek, legyen ez az előny egyébként bármilyen csekély is? Másfelől pedig biztosak lehetünk abban is, hogy bármely, akár a legkisebb mértékben is hátrányos változat kérelhetetlenül elpusztul. A kedvező egyedi eltérések és változások ilyen megőrzését és a hátrányosak elpusztítását neveztem én természetes kiválasztásnak, vagyis a legalkalmasabbak fennmaradásának.

5. alaptörvény: A hasonló változatok között legerősebb a versengés. A különböző változatok együttélésének az a feltétele, hogy különbözzenek a növekedési korlátaik

„Minden egyes faj esetén valószínűleg számos különböző korlát jut szerephez, amelyek különböző életszakaszokban, vagy az év különböző évszakaiban fejtik ki hatásukat. Ezek közül egy vagy egynéhány korlát a legjelentősebb, de a faj átlagos létszámának vagy akár a létének eldöntésében is mindegyik közreműködik. De a küzdelem mindig egyazon faj egyedei között lesz a legerőteljesebb, mivel ezek azonos vidékeken élnek, azonos táplálékot igényelnek, és azonos veszélyeknek vannak kitéve.”

„Az előző észrevételekből egy nagyon fontos további következtetést vonhatunk le, nevezetesen, hogy minden élőlény felépítése valamilyen lényeges, de rejtett módon összefügg minden más olyan élőlény felépítésével, amellyel a táplálékért vagy a lakhelyért versenybe kerül, vagy ami elől menekülnie kell, illetve ami az ő zsákmánya.”

„Láthatjuk ezért, hogy ha egy növényt vagy állatot új vidékre, új versenytársak közé helyezünk, életfeltételei rendszerint lényegesen megváltoznak, noha az éghajlat esetleg ugyanaz lehet, mint az előző lakhelyén volt. Ha az új helyen növelni akarjuk a létszámát, akkor másként kell módosítanunk a felépítését, mint a szülőföldjén kellett volna, mivel most eltérő versenytársakkal vagy ellenségekkel szemben kell némi előnyt biztosítanunk a számára. Érdeemes képzeletben kipróbálni, hogy valamely fajt előnyhöz juttassunk egy másikkal szemben. Valószínűleg egyik esetben sem fogjuk tudni, mit kell tennünk. Ez meg kell hogy győzzön bennünket arról, milyen keveset tudunk az élőlények egymás közötti viszonyairól. Ám amilyen szükség volna erre a meggyőződésre, olyan nehezen szerezhető meg. Csak annyit tehetünk, hogy mindig szem előtt tartjuk: minden élőlény törekszik a mértani haladvány szerinti szaporodásra, és életének vagy az adott évnek egyik szakaszában, nemzedékenként vagy nagyobb időközönként, mindegyiküknek meg kell küzdenie a létéért, és nagy számban el kell pusztulnia.”

„Hogy világossá tehessem, hogyan működik a természetes kiválasztás úgy, ahogyan én gondolom, engedélyüket kell kérjem, hogy egy-két képzeletbeli példára hivatkozhatok. Vegyük a farkas esetét, amely különféle más állatokat ejt zsákmányul. Egy részüket az erejével, más részüket az ügyességével, megint másokat a gyorsaságával győzi le. Tételezzük fel, hogy a leggyorsabb

zsákmányának, mondjuk egy szarvasnak, az adott vidéken végbement valami változás miatt megnövekedett a létszáma, a többi prédaállat száma pedig abban az évszakban lecsökkent, amikor a farkast a leginkább szorítja az élelemszerzés. Ilyen körülmények között a legfürgébb és a legsoványabb farkasoknak lesz a legjobb esélyük a túlélésre, és így a fennmaradásra és kiválasztódásra – feltéve mindig, hogy elég erejük maradt az uralmuk alá vonni a zsákmányt ebben az évszakban, vagy akár valamelyik másikban, amikor más állatokra voltak kénytelenek vadászni. Hogy ez lenne az eredmény, nem kétlem jobban, mint azt, hogy az ember a versenyagarak sebességét gondos és módszeres kiválogatás segítségével meg tudja növelni, vagy akár azzal a fajta szándéktalan kiválasztással is, amely abból fakad, hogy mindenki a legjobb kutyáit próbálja továbbtenyészteni, nem is gondolva arra, hogy az egész fajtát módosítsa. Hozzátehetem, hogy Pierce úr szerint a Catskill-hegységben a farkasnak két változata él: egy agár alkatú, amely szarvasra vadászik, és egy másik, tömzsibb, rövidebb lábú, amely gyakrabban támadja meg a juhászok nyájait.”

## Feldolgozás

---

### Csoportmunka

Kérdés értelmezése - Szövegben keresés - Értékelés

- Mivel támasztja alá Darwin, hogy minden egynél több utódot hagyó változat populációja mértani haladvány szerint növekszik?
- Gyűjtsetek össze, hogy példákon keresztül milyen növekedési (szaporodási) korlátokat ismert fel Darwin?
- Milyen tulajdonságaik hasonlósága miatt lesz erős a versengés az egy fajba tartozó változatok között Darwin szerint?
- Mikor tudja Darwin szerint két változat egymás jelenlétében növelni a létszámát?
- .....

### Milyen módszerekkel támasztja alá Darwin az elméletét?

Példák keresése a szövegben:

Módszerek:

*analógia:* „Nincs semmi okunk kételkedni abban, hogy a házasítás viszonyai között oly hatékonyan bizonyult elvek a természetben is működhetnek.”

*általánosítás:* ami egy halmaz egy elemére igaz, az az összes elemre igaz.

*induktív módszer: sok esetből általánosítás*

*deduktív módszer: logikai kapcsolatban álló alapelvek alátámasztása példákkal.*

*falszifikáció: „A fajok eredete elsősorban is nem azt mutatja ki, hogy a fajok természetes kiválasztással keletkeznek, hanem, egyrészt azt, hogy változnak, másrészt, hogy a különböző fajok egymással leszármazási kapcsolatban állnak. Egyszerre cáfolja tehát a fajok változatlanságának elvét és a külön teremtés elméletét.” (Kampis)*

*megcáfolt elmélet: Isten egyenként teremtette a fajokat, melyek változatlanok a teremtés óta.*

### ● ● ● | Alapelvek

on the principle of geometrical increase, its numbers would quickly become so inordinately great that no country could support the product.

It is the doctrine of Malthus applied with manifold force to the whole animal and vegetable kingdoms;

### ● ● ● | Esettanulmányok

But we have better evidence on this subject than mere theoretical calculations, namely, the numerous recorded cases of the astonishingly rapid increase of various animals in a state of nature, when circumstances have been favourable to them during two or three following seasons.

### ● ● ● | Kalkulációk

The elephant is reckoned to be the slowest breeder of all known animals, and **I have taken some pains** to estimate its probable minimum rate of natural increase:



# Darwin aktualizált elméletének alapelvei

---

- Exponenciális növekedési kapacitás:  
Szabályozó visszacsatolások hiányában *bármely* önreprodukáló egységekből álló populáció létszáma exponenciálisan növekszik.
- Öröklődő változatosság:  
*Minden* önreprodukáló egység másolódása során előfordulnak hibák (mutációk), amelyek az utódokban megjelenve befolyásolhatják azok szaporodási/túlélési sikerét.
- Szabályozott növekedés:  
*Minden* növekvő populáció előbb-utóbb a saját további növekedésének gátjává válik: a populációnövekedés negatív visszacsatolással szabályozott folyamat, mely végül a populáció nulla gyarapodását eredményezi hosszú távon.
- Kompetitív kizárás:  
Ha több populáció növekedését egyetlen környezeti tényező szabályozza, akkor *mindig* csak az az egy populáció marad fenn (nulla növekedési ütemmel), amelyet ez a tényező a legkevésbé gátol a növekedésben; a többi populáció kihal.
- Robusztus együttélés:  
Különböző önreprodukáló egységek populációinak tartós együttélése *kizárólag* akkor lehetséges, ha növekedésük szabályozásában elegendő mértékben eltérnek egymástól.
- Csereviszonykorlátok:  
Az egyedi tulajdonságok változatossága egyedszerveződési vagy energetikai okokból *mindig* korlátozott; a szaporodási egységek populációinak növekedésére ható tulajdonságok (rátermetség komponensek) egymással többnyire csereviszonyban állnak.
- Sztochaszticitás: A populációk véges méretéből eleve következik az ökológiai jelenségek sztochaszticitása. Az egyedek véges számából következően változataik száma is véges, és bármelyik változat pusztán véletlenül is kihalhat.

## Alapfogalmak:

- önreprodukáló egység
- populáció növekedés
- rátermetség
- exponenciális növekedés
- szabályozott növekedés
- visszacsatolás
- sztochaszticitás

# Szaporodási egységek

Milyen egységek változatainak számát kövessük nyomon? Mi öröklődik és mi nem?

- ● ● | **Reprodukálódó egységek**
- egy klón egy egyede
- egy gén egy példánya
- egy faj egy egyede

reprodukálják a klónt, a gént, a fajt

## Ötlet – Fejlesszük tovább!

Babszemjankó kísérlet

Gamétaképződés

1 allélpár

felsőtagozatban: 2 különböző színű bab „másolatai”, 10 gaméta 5:5 megoszlás

gimnázium: pénzfeldobálással dől el az utódokba bekerülő 10 gaméta genotípusa

szülőgeno típus	gaméta geptípusa									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
fekete										
fehér										
tarka										
barna										

2 gén, 2 allélpár

felsőtagozatban: 12 gaméta, 3:3:3:3 arányban a négyféle babszem párosítva

gimnázium: pénzfeldobálással dől el az utódba kerülő gaméta genotípusa, osztályadatainak egyesítése

szülő genotípus	gaméta genotípusa											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
fekete (a)												
fehér (f)												
tarka (t)												
barna (b)												

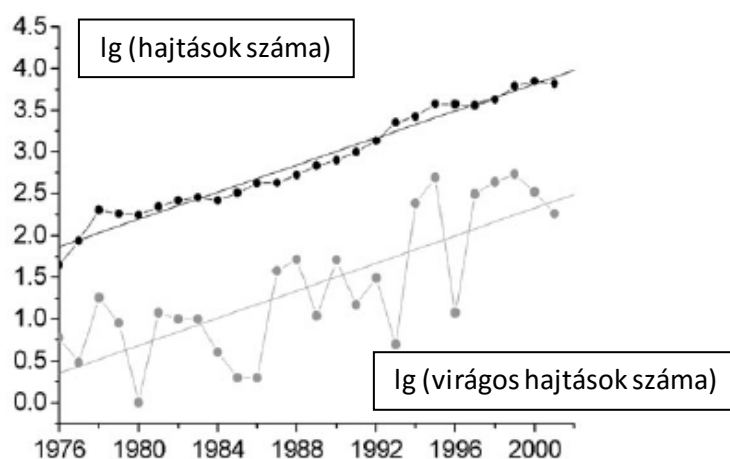


Tanulság:

- A kombinációk eltérhetnek a szülőitől, az allélok maguk nem. Gének öröklődnek, génkombinációk nem öröklődnek.
- Gimnázium: van bizonytalanság az utódokat képző gaméták genotípusát illetően, de a bizonytalanság mértéke csökken az egyedszám növekedésével

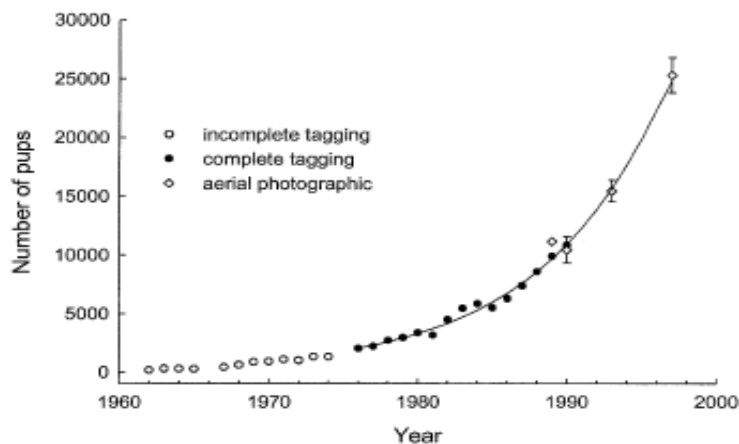
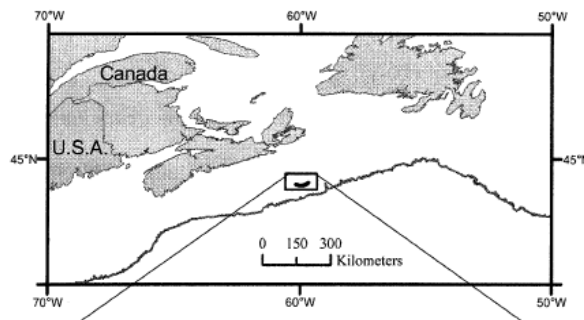
# Exponenciális növekedés

Exponenciális növekedésre ma is vannak példák a természetben. Az özönnövények, mint hazánkban a *Solidago gigantea*, a kanadai aranyvessző vagy az *Impatiens glandulifera*, a bíbor nebáncsvirág néhány évtized alatt országnyi területeket foglaltak el. A klímaváltozás egyes, a fagyokat nem tűrő fajok európai, északi irányú terjedésének is kedvez. Egy Jéna közelében fekvő mészkedvelő száraz gyepeben az észak felé terjedő, egyébként mediterrán illetve észak-afrikai elterjedésű bakbúúz sallangvirág *Himantoglossum hircinum* hajtásainak száma 26 éven keresztül exponenciálisan növekedett. A grafikonon az egyedszám logaritmusát ábrázolták. Az exponenciális növekedés logaritmikus skálán lineáris, azaz a populáció növekedése lineáris. A grafikon mutatja, hogy a virágos hajtások aránya ugyanazon érték körül ingadozik (a két egyenes gyakorlatilag párhuzamos). Az összetétel (kor, méret) szerinti állandóság általában jellemző az exponenciálisan növekvő populációkra.



Érvelés típusa: általános összefüggésre példa (analógia)

Hosszan tartó exponenciális növekedésre másik példa egy kúpos foka *Halichoerus grypus* populáció, esete Sable szigetén (Kanada). A kúpos foka olyan generalista ragadozó, amelyik a 40 cm-nél rövidebb halakat fogyasztja. A térségben túlhalászat miatt összeomlott a tőkehal állomány, s felszaporodtak azok az általuk korábban fogyasztott kisebb halak is, amiket a kúpos fókák is fogyasztanak. Ez magyarázhatja a foka populáció negyven évig tartó töretlen, exponenciális növekedését.



1. ábra Egy kúpos foka (*Halichoerus grypus*) populáció növekedése a kölykök száma alapján. Az egyedszámot az egymást követő időszakokban különböző módszerekkel becsülték, ezt jelzik a különböző jelek.

Az Atlanti óceán északi részében a körzetében változik legnagyobb mértékben évről-évre a tenger hőmérséklete, és só koncentrációja. A vizsgált időszakban jelentősen lehűlt a víz és ezzel párhuzamosan a tenger kovamoszat, fitoplankton összetétele változott. Az alacsonyabb vízhőmérséklet következtében folyamatosan érkeztek a térségbe északi fajok. Egy másik tanulmány szerint a 2000-es években stabilizálódott ennek a foka állományának a létszáma.

Tanulságok:

1. exponenciális növekedésnek nem feltétele az állandó és kedvező fizikai környezet, elég a megnövekedett táplálékmenyiség.
2. ha megváltozik egy terület táplálékellátottsága, exponenciálisan növekszik a fogyasztó fajok létszáma, egy új egyensúlyi állapot eléréséig

## Feldolgozás

---

### **Probléma:**

Flamand kutatók kimutatták, hogy az alsó tagozatosok 1 és 5. osztály között egyre növekvő mértékben hajlamosak az arányosságot alkalmazni szöveges feladatok megoldására, akkor is, ha az helytelen. Valószínűleg ez sok felnőttre is igaz. Az exponenciális növekedéssel jellemezhető folyamatok esetén hajlamosak vagyunk alábecsülni az időegység alatt várható változások nagyságát, ami azért is nagy probléma, mert esetenként számos populáció (így a sajátunk is) exponenciálisan növekszik.

### **Példa** (Meadows: A növekedés határai, 1972)

Egy tavon vízililiom populáció növekszik. Ha hagyjuk, akkor teljesen benövi a tavat, elzárja a fényt és a tóban elpusztul minden más élőlény. Minden nap megduplázódik a vízililiomokkal borított felület. A kertész úgy dönt, hogy megvárja, amíg a tó felét borítják növények, akkor aratja le a vízililiom populációt. A munkához legalább két napra van szüksége. Helyesen teszi?

### **Ötlet – Fejlesszük tovább!**

### **Feladat**

Papírlapon körberajzolt tó, konfetti „virágok” száma duplázódik lépésenként (a), illetve lépésenként eggyel (b), kettővel (c) növekszik. Hány lépés a tó felének illetve egészének beborítása? Grafikonon ábrázoltassuk a virágok számát lépésenként mind a három esetben.



2. ábra Egy naponta duplázódó populáció növekedése 30 illetve a betét grafikonon 10 nap alatt.

### Van-e késleltetési periódus az exponenciális növekedés során?

A grafikonon úgy tűnik, mintha 25 napig alig lenne növekedés a populációban. Ez azonban csalóka. Ezt beláthatjuk, ha most csak az első 10 napon mutatott növekedést ábrázoljuk. A betét grafikon mutatja, hogy hasonló alakú növekedési görbét kapunk. A növekedés sebessége végig azonos (duplázódás), a lépésenkénti növekmény a létszámmal arányosan növekszik.

## Miért érdekes?

### Gyűjtés – tájékozódás:

1. Meadows jelentés: A növekedés határai
  - Miről szól a jelentés?
  - Mi a jelentősége?
2. Magyarország népesedése. Előrejelzések.  
Ha egy populációban egy egyednek átlagosan fél utódja van egész élete során, akkor hogyan alakul a népesség létszáma?

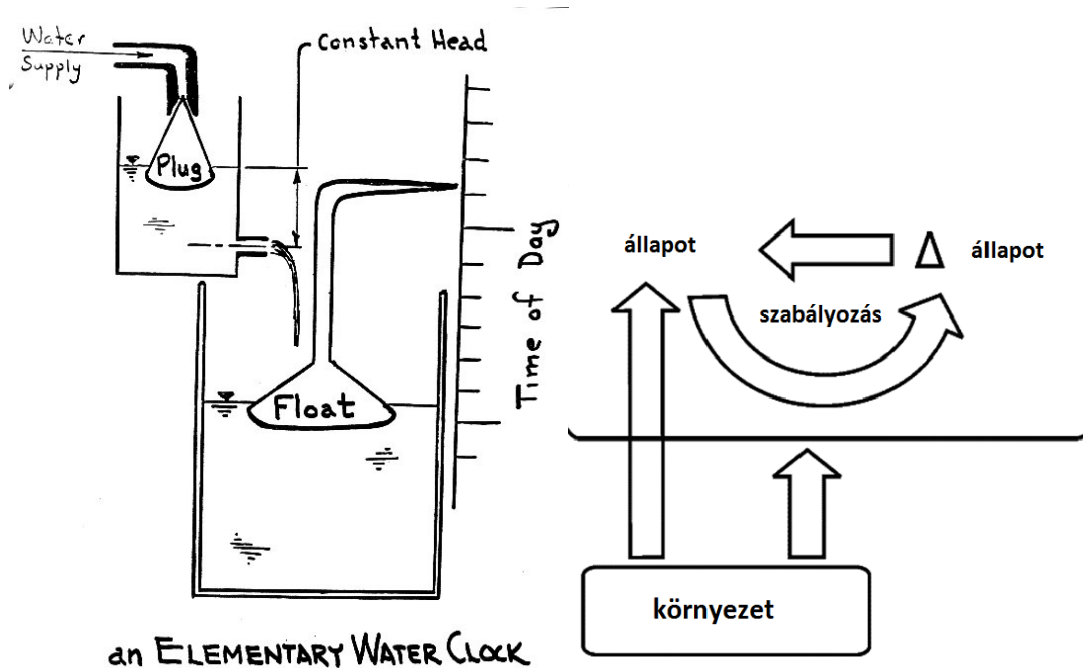
### Vita:

- Magától leáll-e az emberiség exponenciális növekedése? Kell-e a kormányoknak tenniük valamit ennek érdekében?
- Probléma-e, hogy Magyarország népessége exponenciálisan csökken?



# Szabályozás

Talán a legősibb ember készíttette eszköz, ami visszacsatolást tartalmaz, a vízóra. Már az ókorban használták és a XVII. század közepéig általánosan elterjedt időmérő eszköz volt. Azt a problémát kellett megoldani, hogy a víz azonos sebességgel folyjék a mérő tartályba, amin egy úszó lebegett, aminek a teteje mutatta az időt. Az első kiegyenlített vízszintű tartályban az ék alakú dugó alacsonyabb vízszintnél több vizet enged be időegység alatt, magasabb vízszintnél kevesebbet. Ezáltal a tartály vízszintje nem függ a külső víznyomástól. Mivel az állandó vízmagasság azonos nyomást gyakorol a kifolyó vízre, a kifolyási sebesség állandó, a mérőtartályban a vízszint egyenletesen emelkedik, s ezáltal a mutató is egyenletesen emelkedik. A jobb oldali ábrán a szabályozás általános fogalmát ábrázoltuk. Az állapot megváltozása (a vízóra példájában az állapot a kiegyenlítő tartályban lévő víz mennyisége) visszahat az állapotra. A külső környezet hat az állapotra, illetve a rendszer paramétereire is. Manapság a legismertebb szabályozott rendszerek a lakások belső hőmérséklete. A termosztát, ha csökken a hőmérséklet, bekapcsolja a fűtést, a beállított értékhez érve pedig kikapcsolja.

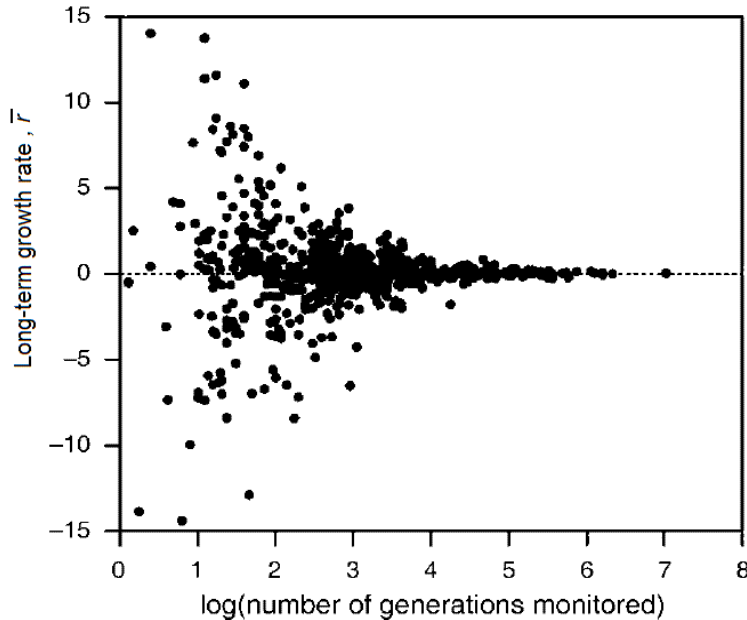


3. ábra Vízóra sematikus rajza (a), a szabályozott rendszerek visszacsatolást tartalmaznak az állapot megváltozása és az állapot között (b).

## Módszer: konkrét példa alapján elvonatkoztatás, egy általános rendszerre absztrahálás

A természetes populációk növekedése szintén szabályozódik. Hosszú távon a növekedési sebesség nulla, azaz nincs változás. Ha ugyanis, akár egy kicsit is növekszenek a szabályozatlan populációk, akkor hosszú idő alatt óriásira nő a létszámuk. Ha viszont kicsit is csökkenek, de huzamos ideig, akkor kihalnak.

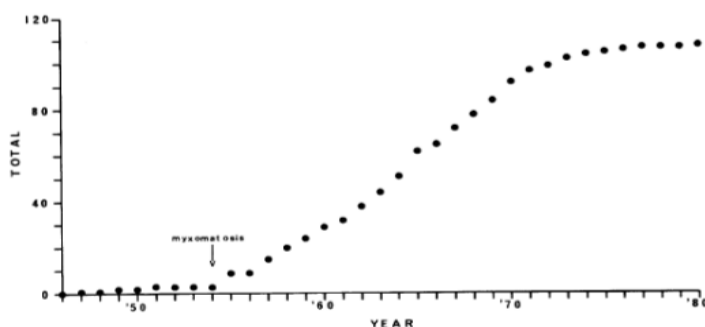
Ha a természetes populációk szabályozottak, akkor mennél hosszabb ideig figyeljük meg egy populáció növekedését, a növekedés sebességének becslése, az időegységenkénti növekedési ráták átlaga annál közelebb lesz nullához. A grafikon elkészítéséhez 1198 darab, különböző populációkban folyó független vizsgálat eredményeit gyűjtötték össze. Minden vizsgálatban kiszámolták, hogy hányszorosára nő, vagy hányadrészére csökken időegységenként a populáció létszáma. Ennek az aránynak vették a logaritmusát és átlagolták az így kapott értékeket. Mennél hosszabb volt a vizsgálat, annál több értékből számolták az átlagot. Ha nem változik a létszám a számolt arány ( $N_{t+1}/N_t$ ) egyenlő eggyel. Egy logaritmus 0. A grafikonon egy pont egy vizsgálat eredménye. Látható, hogy mennél hosszabb ideig tartott a vizsgálat annál közelebb van a becsült növekedési sebesség nullához.



4. ábra 1198 darab populáció vizsgálata alapján készített grafikon. Az x tengelyen a generációszám logaritmus az y skálán a növekedési sebesség van.

## Módszer: a alapelv érvényesülésének igazolása sok vizsgálat eredményének együttes feldolgozásával

Egy-egy növény populáció felszaporodhat azért, mert a csemetéket legelő állatok denzitását vagy egy ragadozó, vagy egy kórokozó (természetes ellenség) alacsony szinten tartja. Ez történt szerte Európában, például a tengerparti dűnéken, ahol az üregi nyúl *Oryctolagus cuniculus* populációk vagy kihaltak vagy nagyon alacsony a denzitásuk a mixomatózis járvány következtében. Egy angliai vizsgálatban egy terület elcserjésedését követték nyomon. Az egybibés galagonyák *Crataegus monogina* száma logisztikus függvény szerint növekedett. A mixomatózis elterjedését az üregi nyúl populációkban a nyulak denzitásának megnövekedése tette lehetővé, miután természetes ragadozók emberi hatások (vadászat, élőhely csökkenés) következtében megfogyatkoztak.



5. ábra Cserjésedő tengerparti dűne. Egybibés galagonya csemeték száma két tengerparti transzekt mentén, miután az üregi nyúl (fotó) populáció denzitása kb. ezerről 20-ra csökkent a mixomatózis járvány következtében a nyíllal jelölt időpontban.

Módszer: példa, általánosítás

## 2. téma

# Fajképződés

### Kérdések

1. Úgy generálódik a diverzitás, ahogyan azt Darwin elképzelte?
2. Ma is képződnek új fajok? Megfigyelhető fajképződés a természetben? Létrehozott az ember új fajokat?
3. Miért van különbség a fajképződés ütemében különböző élőlénycsoportokban vagy különböző korszakokban?

### Oktatási célok:

- a fajképződés különböző módjainak megértése
- a földtörténeti időskála és az aktuális történések összekapcsolása
- niche fogalom konkretizálása példákon keresztül

### Fogalmak:

- allopatrikus fajképződés
- parapatrikus fajképződés
- szimpatrikus fajképződés
- szaporodási izoláció
- biológiai fajfogalom
- ökotípus
- neutrális mutáció
- genom
- kódoló és nem-kódoló szekvencia
- szabályozó és struktúrgének
- niche
- funkcionális, térbeli és időbeli niche szegregáció
- robusztus koegzisztencia
- speciációs ráta
- kihalási ráta

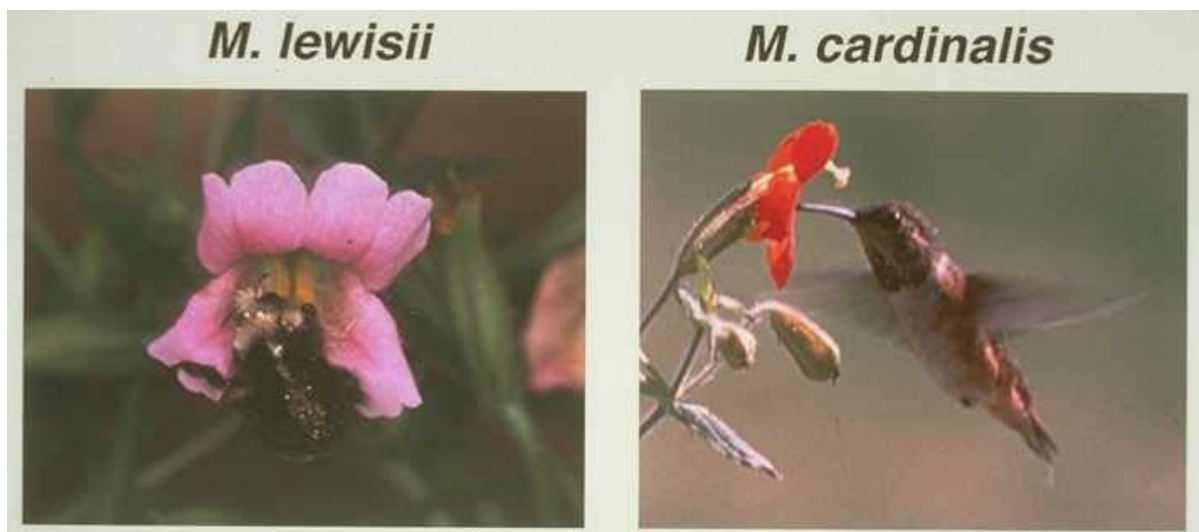
# A fajképződés formái

A biológiai fajfogalom – a faj más fajoktól szaporodásilag izolált egységekből, populációkból áll - a magasabb rendű szervezetek populációgenetikai vizsgálata során vált fontossá. Míg Darwin a köztes formák hiányával definiálta, és többé-kevésbé önkényesen elhatárolhatónak tartotta a fajokat, addig a huszadik század közepétől az evolúcióbiológusok között elterjedt nézet, hogy a fajképződés megindulásának feltétele a szaporodási izoláció. Ez többféle módon történhet:

- egyetlen lépésben például poliploidizációval, azaz a kromoszómaszám megduplázódása révén vagy egyetlen gén mutációjának hatására,
- több lépésben, valamilyen földrajzi barrier (folyó, hegység, sivatag, tenger) következtében.

## Szaporodási izoláció egy lépésben

A *Mimulus* (bohócvirág) Észak-Amerikában elterjedt, igen fajgazdag nemzetség. Egyetlen, YUP névre keresztelt (yellow upper) lokusz határozza meg, hogy képződnek-e sárga pigmentek a poszméhek által látogatott *Mimulus lewisii* rózsaszín szirmaiban illetve a kolibrik által látogatott testvérfajának, az *M. cardinalis* piros szirmaiban. Genetikusok olyan, csaknem teljesen beltenyésztett, vonalakat hoztak létre mindkét fajból, amelyekben a YUP lokuszon a másik faj allélját hordozták.

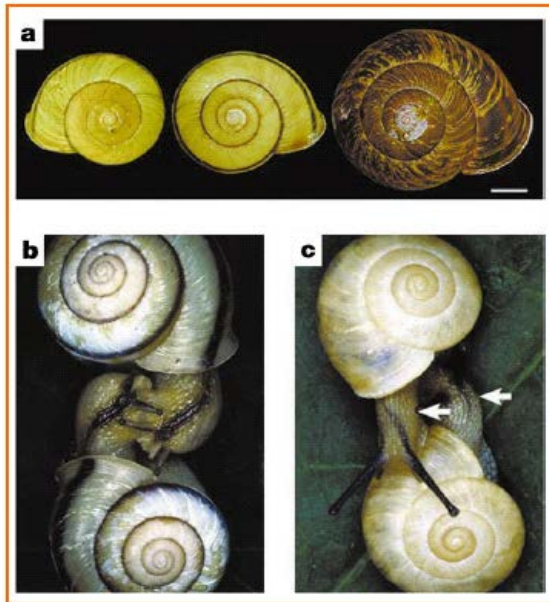


6. ábra A virág színében különböző két közelrokon *Mimulus* faj. A beporzó "személye" a virágszín függvénye.

A *cardinalis* YUP allélját hordozó *M. lewisii* egyedek virágait ezek után nem a poszméhek, hanem a kolibrik látogatták, s ugyanilyen pollinátor váltás történt a másik fajban is. Mivel a különböző

pollinátorok által beporzott virágok populációi között nincs génáramlás, ezzel sikerült bizonyítani, hogy egyetlen gén mutációja szaporodási izolációhoz vezethet.

Hasonlóan, egyetlen mutáció vezethet fajképződéshez csigák között, ugyanis morfológiai kényszerek miatt, csak az azonos irányban csavarodó házzal rendelkező csigák tudnak egymással párosodni.



7. ábra Egyetlen mutációval kialakult csiga fajok. a.) Balról az első csiga *Euhadra quaesita* (sinister, balra csavarodó forma); középen, *E. aomoriensis* (dexter, vagy jobbra csavarodó); jobbra pedig az *E. senckenbergiana* (dexter) faj egy-egy egyede látható. A lépték hossza 10 mm. A két sárga csiga faj kiemelkedő hasonlósága arra utal, hogy a jobbra csavarodó forma a balra csavarodóból jött létre, habár korábban a nagyobb *E. senckenbergiana* alfajának tartották. b.) Sikeres kétoldali kopuláció két dexter *E. congenita* fajba tartozó egyed között. c.), Genitális összeférhetetlenség egy sinister mutáns (fenn) és egy dexter vad típusú (lenn) *Bradybaena similaris* fajba tartozó egyed között. A nyilak az összeköthetetlen ivarnyílásokat jelölik.

A csigaház csavarodásának irányát egyetlen anyai lokusz alléljai határozzák meg, s független az utód genotípusától. Egy dexter *Bradybaena similaris* nőstény csupa sinister utódot hozott. Ez azt jelenti, hogy homozigótának kellett lennie a recesszív sinister allélra. A feltehetőleg heterozigóta sinister testvéreket egymás közt párosítva 131 dexter fenotípusú csiga keletkezett, amiből csak 30 képzett sinistral utódot, azaz 30 volt homozigóta a recesszív allélra. A 30:101 arány nem tér el szignifikánsan a 1:3 aránytól, amiből arra következtethetünk, hogy egyetlen lokusz mutációja felelős a csavarodás irányának megváltoztatásáért, s a két allél közül a dexter a domináns. A kutatók arra gyanakszanak, hogy a nemzetségben több faj is ezen a módon keletkezett.

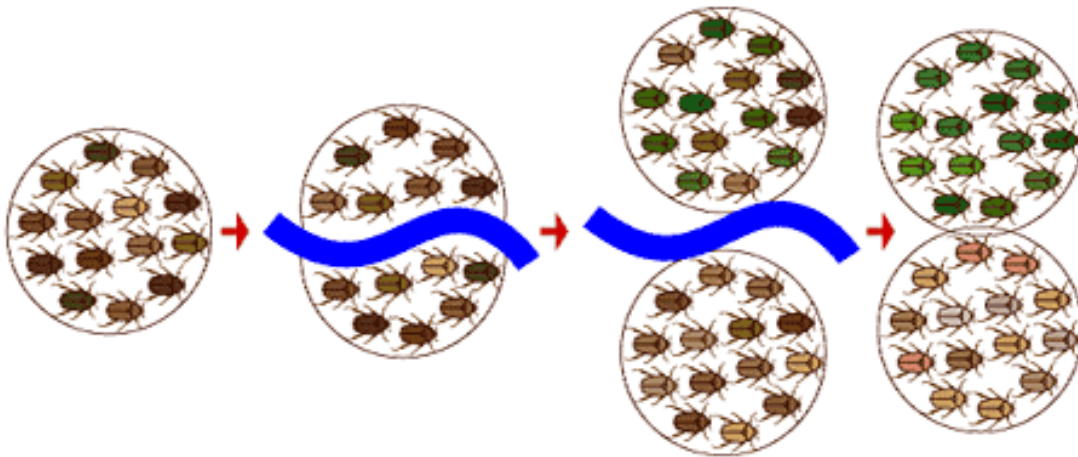
## Allopatrikus speciáció

A szigetek bennszülött élővilága számos példát szolgáltatott arra az elképzelésre, hogy a fajképződés folyamat kezdeti szakasza a génáramlás lecsökkenéséhez kötött, földrajzi elkülönülés révén. Az így induló folyamat az allopatrikus fajképződés. Legismertebb példái vulkanikus szigetcsoportokon élő

fajcsoportokra vonatkoznak. A galapagoszi Darwin pintyek illetve a Kis-Antillák szigetein az *Anolis* nemzetségbe tartozó iguának, szigetenkénti divergenciája. A klasszikus elképzelés szerint, mivel az egyes szigetek kora, domborzata és vegetációja különböző, ezért az egy-egy szigetre vetődött pintyek, iguának, stb. különböző táplálékra, élőhelyre specializálódva egyre különbözőbbé válnak egymástól.

A Nagy-Antillákon egy-egy szigeten belül is számolnak fajképződéssel, mert az olyan nagy szigeten, mint Kuba, a domborzat gátolhatja a populációk közti génvándorlást. Ugyanakkor az a nehézség áll fenn, hogy bár nagyok a morfológiai különbségek, nem szokás tesztelni, hogy szaporodásilag is izoláltak-e ezek a formák. Van arra példa, hogy a várakozással szemben, nem azok.

Az ábra sematikus egy ilyen allopatrikus speciációs folyamatot hivatott szemléltetni. A színváltozatokat tartalmazó populációt két kis populációra választ egy barrier. A helyi körülményeknek megfelelően az egyik populációban a sötét, a másik populációban a világos változatok terjednek el. Ha az elterjedési területek újra átfedésbe kerülnek, vagy egyáltalán nem képződnek hibridek (prezigotikus izoláció) vagy alacsonyabb rátermettségűek, mint a szülői formák, ami a szaporodási izoláció megerősödésének kedvez (posztzigotikus izoláció).

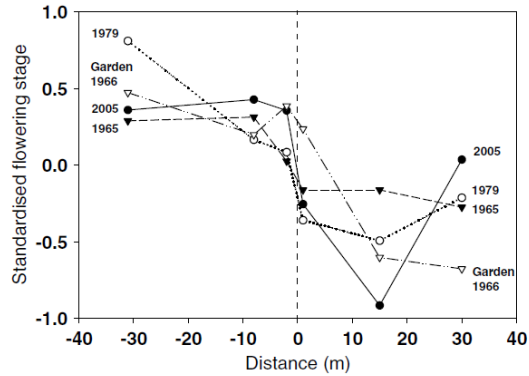
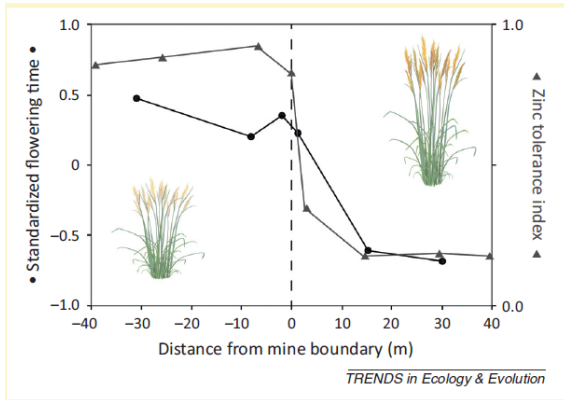


8. ábra Az allopatrikus speciációs helyzet sematikus rajza. A kék öv, a földrajzi elszigeteltséget, pl. egy folyó miatt, kívánja szemléltetni. A rovarok színváltozása pedig a fenotípus megváltozását.

## Parapatrikus speciáció

Egyes fűfélék nehézfém bányák talaján élő toleráns ökotípusainak kialakulása közismert példa. Az érintkező, szomszédos populációkban történő fajképződést parapatrikus fajképződésnek nevezik. Például, az illatos borjúpázsit (*Anthoxanthum odoratum*) nehézfémet toleráló egyedei 6-7 nappal korábban virágznak, fele olyan magasak mind az intoleráns ökotípus, valamint négyszer magasabb zink koncentráció mellett képesek növekedni. A nehézfém-szennyezett talajhoz történő

alkalmazkodást az igen erős szelekció (nagy szelekciós koefficiens) és a génáramlás csökkenése (kis génmigrációs ráta) teszi lehetővé.



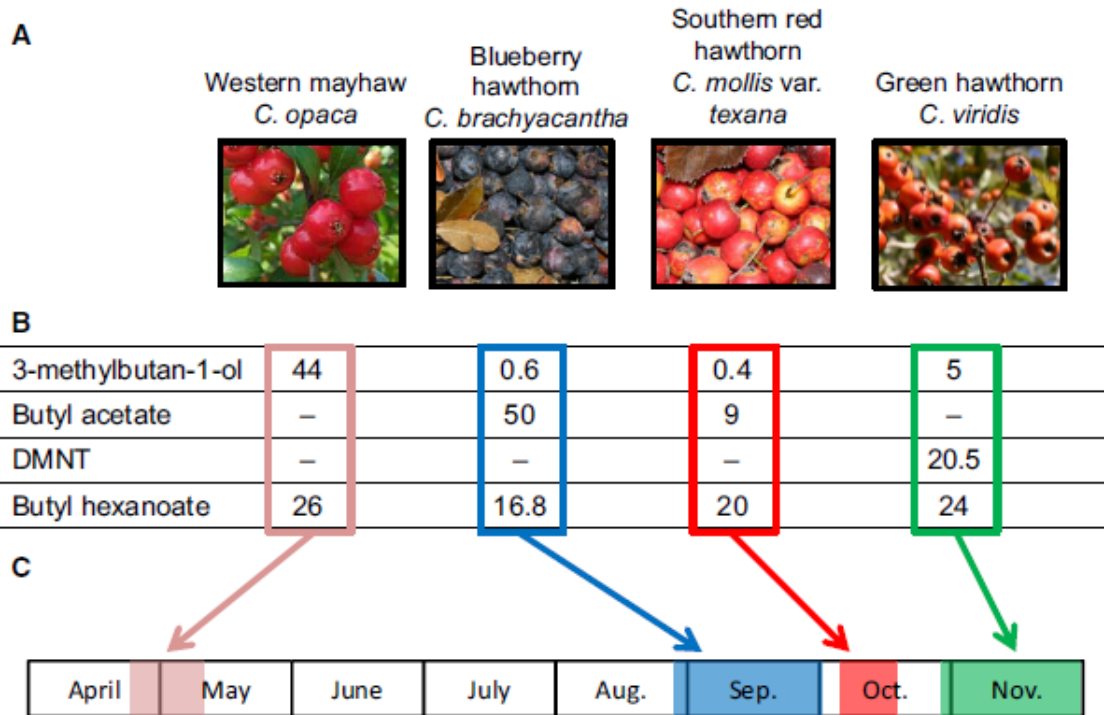
9. ábra Nehézfém bányák határán (0 távolság) néhány méteren belül szaporodásilag nagymértékben izolált ökotípusok alakulnak ki. Az illatos borjúpázsit (*Anthoxanthum odoratum*) magas cink tartalmú talajon növekedni képes öröklődő változata (negatív távolságok) korábban virágzik, mint az intoleráns változat. A virágzás időzítésében fennálló különbségek évtizedekig fennmaradnak, és szaporodási izolációhoz vezetnek.

## Szimpatikus speciáció

Az evolúcióbíológusok közt a 2000-es évek elejéig uralkodó nézet szerint nagyon valószínűtlen, hogy a fajképződés egy pánmiktikus populációban, egyetlen helyen, szimpatikusan menjen végbe. A fajok közt ugyanis egyszerre számos tulajdonságban van különbség. Ha ezek különböző kromoszómákon öröklődnek és a fajokat majdan jellemző változatok hibridizálnak, akkor a rekombináció miatt felbomlanak a kedvező allélkombinációk. Ha a szétválásra folyó szelekció gyenge, akkor nem két faj keletkezéséhez, csupán a populáción belüli változatosság fenntartásához vezet. A klasszikus példák egyike az eredetileg galagonya (*Crataegus mollis*) specialista fitofág légy (*Rhagoletis pomonella*) almaültetvényekhez adaptálódott rasszának kialakulása az USA északi részén az 1800-as évek közepén. A fitofág rovarok gyakran gazdanövény specialisták, abban az értelemben is, hogy nemcsak, hogy egyetlen növényfaj fogyasztására specializálódtak, hanem sokszor ezekhez a növényekhez kötődik a szaporodásuk is. A növények által kibocsátott illatanyagok és virágzásuk, termésérésük időpontja gyakran különbözik, ami elősegíti a különböző növényekre specializálódott rasszok közti génáramlás csökkentését (ökológia alapú pre-zigotikus izoláció). Az *R. pomonella* egyedek például a gazdanövényen, leggyakrabban a megtámadott termésen – gyümölcsön párzanak, amit az érésben lévő termés illata alapján találnak meg. Ezek a legyek 4-6 hétig élnek, csak egyszer szaporodnak és egyetlen generációjuk van egy szaporodási szezonban. Az almára specializálódott legyek pár héttel korábban bábóznak be, mint a galagonya specialisták, mivel az alma is pár héttel korábban ér.

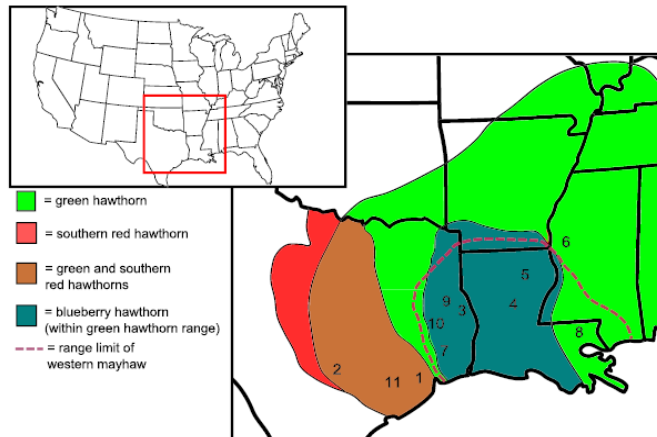


Azonban nemcsak az ember által betelepített almán alakult ki az *R. pomonellának* szaporodásilag részben izolált, genetikailag eltérő rassza, hanem a déli elterjedésű bennszülött galagonya fajokon is



10. ábra Különböző galagonya fajok termésének illatanyagai és érési időszaka az USA dél-nyugati részén.

Az egyes fajokhoz adaptálódott változatok neutrális molekuláris változatosságát vizsgálva megállapították, hogy az áfonya galagonyára (blueberry hawthorn) specializálódott változat külön fajnak tekinthető, míg a többi rasszban az északi és a déli populációk közti különbségek nagyobbak, mint a különböző gazdanövényű változatok közöttiek.



11. ábra A különböző gazdanövényhez adaptálódott *R. pomonella* legyek elterjedési területe és a mintavételi helyek.

Egy másik híres csoport, ami elsősorban, gerincesek közt extrém fajgazdagsága miatt ismert, a bölcsőszájú halfélék családja, a ciklidák (Cichlidae). A kelet-afrikai nagytavakban 15 ezer év alatt 500 faj keletkezett. A fajképződés módja vitatott, mert a tavak részben kiszáradtak, s elképzelhető, hogy az egymástól elszigetelt vizes foltokban, refugiumokban, allopatrikus módon indult meg a fajképződés. Ezért a kutatók egy olyan tavat kerestek, ahol ez nem fordulhatott elő. Nicaraguában találtak egy elszigetelt, meredek falu kráter tavat, s abban egy bentikus és egy limnetikus ciklida fajt.



12. ábra Az Apoyo tó elhelyezkedése térképen (a), műhold felvételen (b) és habitusa fényképfelvételen (c).

A halak morfológiája, állkapcsuk alakja

a



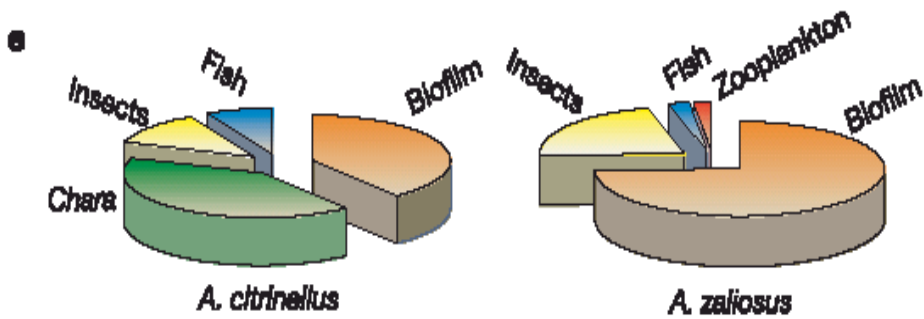
● *Amphilophus citrinellus*



■ *Amphilophus zalius*

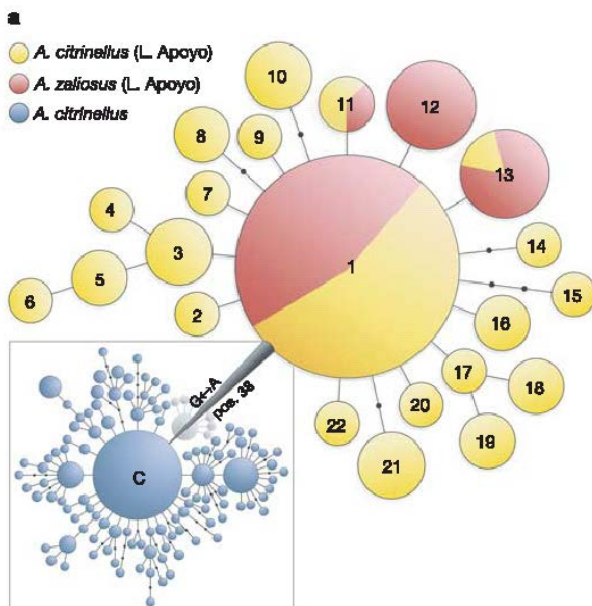
13. ábra

és táplálék összetétele különbözik.



14. ábra

Mitokondriális DNS-ük szekvenciájának elemzése azt mutatja, hogy a tóban élő két faj monofiletikus, mindegyikük azonos pozícióban, azonosan különbözik a régióban élő *Amphilophus citrinellus* nevű fajtól.



15. ábra Az Apoyo tóban (színes és sötét) illetve a régió tavaiban (kék) élő halakból származó mtDNA gyökértelen származási fája. A tóban 637 mtDNA-t vizsgáltak. A körök nagysága az azonos szekvenciával (haplotípussal) rendelkező egyedek számával arányos. Az 1. haplotípussal például 65 egyed rendelkezik, a 2. haplotípust egyetlenegyedben találták. Az összes Apoyo tavi hal mtDNA-e egyetlen, a 38-as pozícióban, egyformán különbözik a régió tavaiban talált 549 halétól. A többi Apoyo tavi haplotípus egy vagy két (pont) pozícióban tér el a központi formától. A pirossal jelzett haplotípusokat a bentikus formában is megtalálták. A bentikus forma kevesebb haplotípust tartalmaz, tehát ez a faj keletkezhetett az Apoyo tóban.

A kutatóknak a morfológiai, ökológiai és genetikai divergencia mellett azt kellett bizonyítaniuk, hogy a két faj monofiletikus eredetű, azaz nem két független bevándorlás eredménye. A bizonyítékot az mtDNA analízise szolgáltatta, amire alapozva a szimpatrikus fajképződés valószínűsíthető.

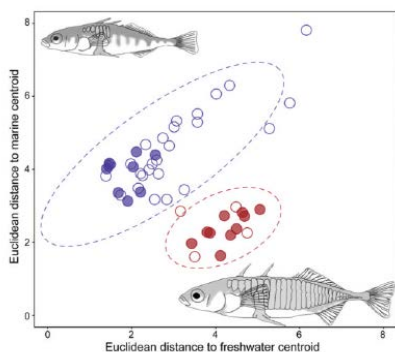
## Egy összetett példa

A tengeri háromtüskés pikó (*Gasterosteus aculeatus*) kiváló lehetőséget nyújt a fajképződés összes potenciális formájának vizsgálatára. Az északi félteke parti régióiban elterjedt faj változatai mind sós, mind édesvizekben megélnek. A jégkorszak után a tengeri faj kolonizálta az újonnan képződött édesvízi élőhelyeket. Eközben többször, egymástól részben függetlenül változott a faj testformája, a csontrendszere, a tápláléka, a pigmentációja, a sóháztartása, életmenete és párosodási preferenciái. Mivel a párosodás és ezzel együtt a génáramlás sem szűnt meg a különböző formák között, keresztezésekkel lehet vizsgálni e fenotípusok öröklődését, illetve molekuláris meghatározottságát. Az édesvízi formákban azonos, de a tengeri változatokhoz képest különböző gének kiszűrésével meg lehet találni azokat a génszakaszokat, amelyek a különböző földrajzi helyeken párhuzamosan változtak. Ezek az ökotípusokra jellemző különbségek a genom 0,5%-ánál kisebb részét érintik.

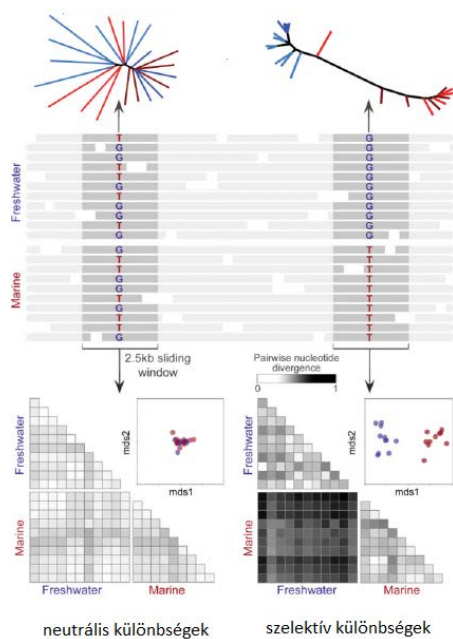


16. ábra 10 helyszínen, összesen 20 darab tipikusan tengeri, illetve tipikusan édesvízi egyed teljes genomját szekvenálták.

Az ökotípusokra jellemző, tipikus egyedeket testalakjuk alapján választották ki.

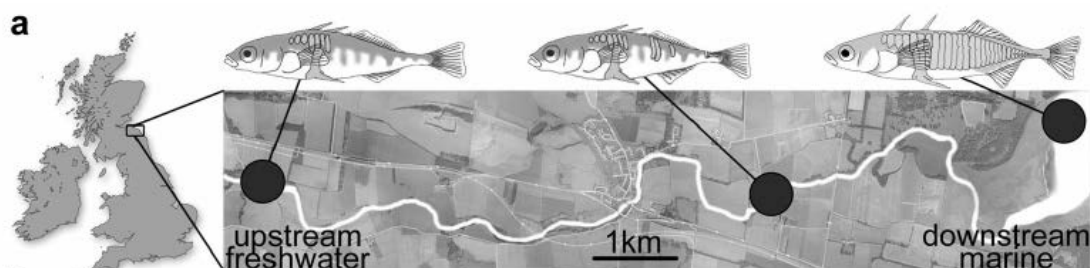


17. ábra A tengelyeken azt ábrázolták, hogy milyen mértékben tér el a vizsgált egyed testalakja az édesvízi illetve a tengeri példányok átlagától. A teli körök a tipikus egyedeket jelzik, a szaggatott vonalak határolják az egyes ökotípusokat. A vonalakon belüli területre esik az adott ökotípusba tartozó halak 95%-ának morfológiája.



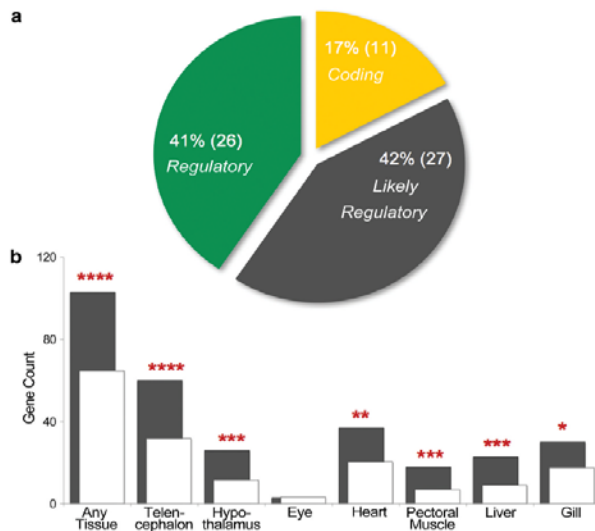
18. ábra Neutrális és szelektív szekvenciabeli különbségek elkülönítése különböző módszerekkel. Legfelül a gyökértelen baloldali fa színézése azt mutatja, hogy az adott szakaszon lévő különbségek nem csoportosulnak ökotípus szerint, míg a jobboldalin igen (kék:édesvízi, piros:tengeri ökotípus). A vizsgált jobb oldali szekvenciákon van egy pozíció, amely az ökotípussal teljes összhangban változik. Az e körüli 2500 bázist tartalmazó szakaszon páronként összehasonlítva a szekvenciákat, és a különbségek nagyságával arányosan sötétítve, neutrális különbségek esetén nincs mintázat, míg ökotípus függő különbségek esetén az ökotípusok közti különbség nagyobb a vizsgált szakaszon, mint az ökotípuson belüli különbség.

A skóciai Tyne folyóban hosszan elterjedt a faj. A hibridizáció ellenére a szelekció különböző ökotípusokat tart fenn a folyó különböző szakaszain. Két, a torkolatnál, illetve az elterjedés belső határán fogott egyed teljes genomjának szekvenálásával vizsgálni lehetett, hogy mely lokuszokban különböznek az édesvízi és tengeri formák. Az eredményeket összevetve azzal, hogy milyen közös megváltozott géneket találtak azokban a vizsgálatokban, amelyeket az azonosan változó gének kiszűrésére terveztek és sok populáció bevonásával végeztek, meg lehet becsülni, hogy az édesvízhez történő adaptáció egy-egy helyen hányadrészen tartalmaz speciális, csak az adott helyen megváltozó géneket.



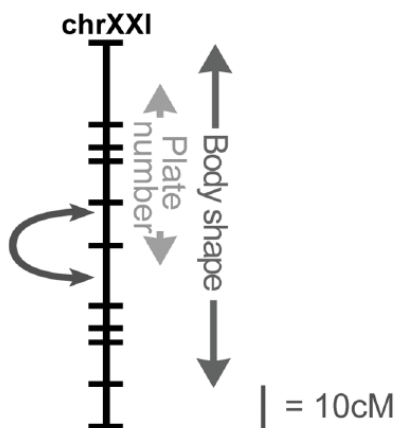
19. ábra A Tyne folyó földrajzi lokalizációja és a benne előforduló háromtűskés pikó változatok. A kiterjedt hibridizáció ellenére tartós különbség van a szélső formák között. Az édesvízi formán figyeljük meg az oldalsó csontlapocskák hiányát, a hibriden pedig kevésbé redukált számát!

A leginkább divergáló kromoszóma szakaszok 35%-a tartalmaz olyan géneket, amelyek sok földrajzi helyen egyaránt divergálnak. Az érintett kromoszóma szakaszok nagy részén szabályozó génekben van különbség. A sárgával jelzett csoportba tartozó gének úgy változtak, hogy az aminosav különbség a különböző helyeken azonos a tengeri és az édesvízi formák között. A zöld csoportba tartozó szakaszok nem tartalmaznak kódoló szekvenciákat. A kódoló és nem-kódoló részeket egyaránt tartalmazó szakaszokat, amelyek viszont nem vezetnek egységes különbséghez az aminosav szekvenciában feketével jelölték. A teljes genom analízise azt mutatja, hogy a divergáló szakaszokban gyakrabban fordulnak elő gén expressziós különbségek a vártnál, ami a szabályozó gének divergálására utal.



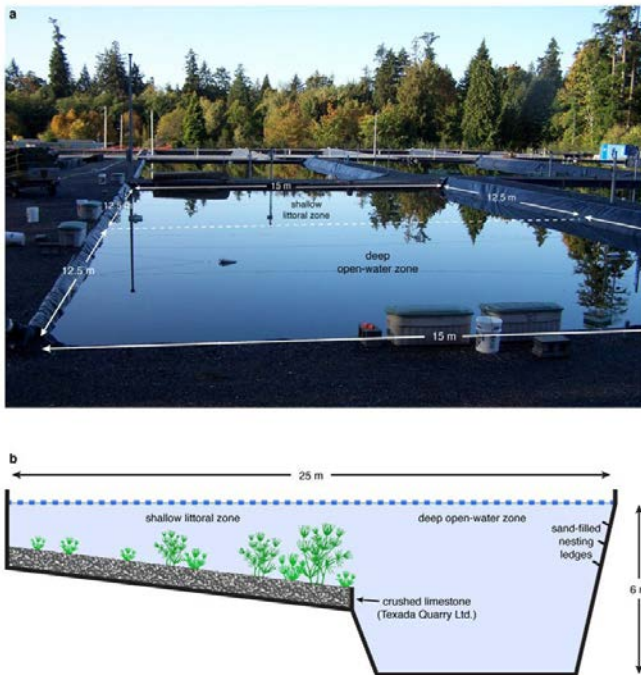
20. ábra A szelekció alatt álló DNS szakaszok jellemzése a megszállásuk funkció szerint b. A várt (fehér oszlop) és a tényleges (fekete) különbség abban, hogy a divergáló szakaszokon hány gén expressziója különbözik a kétféle ökotípusban.

Az ökotípusok közötti különbségben az egyik leggyakoribb tulajdonságban van különbség. Az egy kromoszómán lévő gének esetén, a rekombinációt akadályozó inverziók segítik az adaptív mutációk együtt tartását. Például a XXI. kromoszómán a testalakra és az oldalpáncélra egyaránt ható mutációk helyezkednek el, az invertált szakaszon.



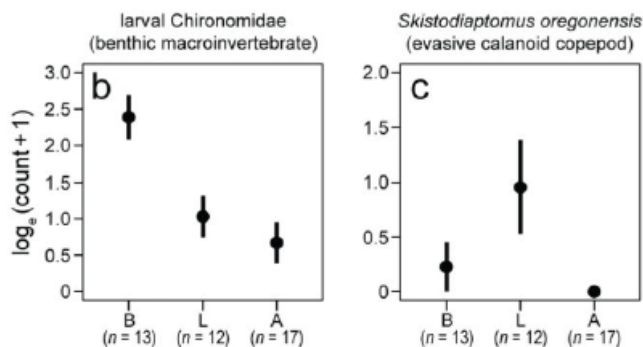
21. ábra A XXI. kromoszómán görbe nyíl jelzi az invertált szakaszt, amely egy olyan régióban fekszik, ahol a jelzett két tulajdonságra ható mutációk fordulnak elő.

A fajok szimpatrikus képződése leginkább tavakban vizsgálható, ahol - más halfajokhoz hasonlóan - limnetikus és bentikus ökotípusok elkülönülése tapasztalható. Egy kísérletben, egy mesterséges tóba bentikus és limnetikus ökotípusok F1 hibridjét helyezték ki, majd az F2 generáció juvenilis egyedeit vizsgálták.



22. ábra A mesterséges tó fényképe (a) és hosszmetzeti rajza (b).

Az elfogyasztott táplálékra gyomorösszetétel és izotópos vizsgálatból következtettek. A táplálékellátottságot jelző testméretek és a táplálék összetétel alapján három csoportba sorolták az egyedeket: két nagy forma: B és L illetve egy kicsi: A. Mint az ábra mutatja, ezek táplálék összetétele is jelentősen eltért. A táplálék összetétel alapján következtetni lehetett arra, hogy elsősorban hol táplálkoznak az egyes csoportokba tartozó egyedek: a B jelűek inkább a talaj közelében, az L jelűek a víztestben.





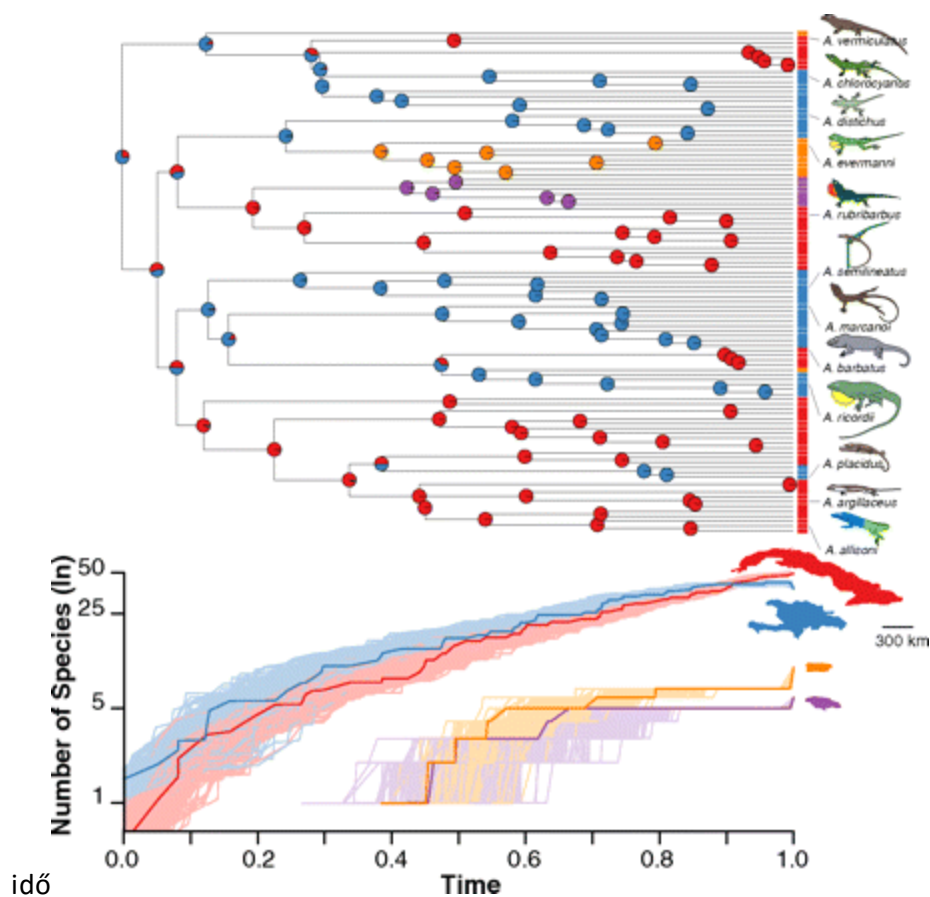
23. ábra Három tusképipró csoport (definíció a szövegben) különböző arányban fogyasztja a megjelölt táplálék állatokat.

Az egyedek genom analízise azt mutatja, hogy a bentikus és limnetikus formák közti különbségért számos lokusz, számos jellegre tett, főként additív (összegződő) hatása felel. Ezek a hatások együtt felelősek a bentikus-limnetikus gradiensen való elkülönülésért - niche szegregációért. A rossz táplálék ellátottságú, lassabban növekvő hibridek nagyobb predációs nyomás alatt vannak a természetben, ezért valószínűleg nagyobb a mortalitásuk és alacsonyabb a termékenységük. Ez a hátrány tehát táplálékellátottság, azaz környezetfüggő. A niche szegregáció tehát, posztzigótikus szaporodási izoláción keresztül fajképződéshez vezethet.

## Speciációs ráták

Darwin és nyomában a XX. századi szintetikus evolúcióelmélet lassú, fokozatos, egyenletes ütemű makroevolúciós változást tételezett fel. Ez a kép lassan átalakult a földtörténeti kutatások és a fosszilis leletek bővülése nyomán. Tudjuk, hogy a makroevolúció üteme nem volt egyenletes, a nagy kihalásokat egy-egy fajcsoport gyors bővülése, radiációja követte. Ugyanakkor ehhez az elképzeléshez a XX. századi molekuláris módszerek nem szolgáltattak evidenciát. A molekuláris filogenetikai módszerek fejlődésével azonban századunkban általánossá vált a datált molekuláris alapú filogenetikai törzsfák készítése, ami egy-egy nagyobb taxon vizsgálata alapján lehetővé teszi a speciációs ráták idő és fajszám-függésének vizsgálatát.

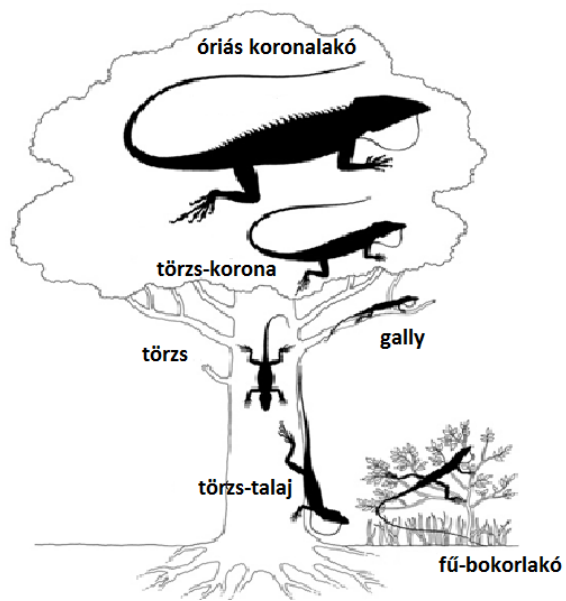
A szigetekre sodródott egy-egy fajból keletkezett az összes többi, ez az adaptív radiáció. Hasonló példák adaptív radiációra, a Darwin pintyek a Galapagosz szigetcsoporton, hawaii gyapjas madarak, vagy a kelet-afrikai nagytavakban a ciklidák. Az Anolis iguánáknak az a különlegességük, hogy az adaptív radiációt négy nagy szigeten párhuzamosan lehet megfigyelni. Az adatok azt mutatják, hogy a fajszám telítődik, s annál magasabb a telítési fajszám, minél nagyobb a sziget. Ennek több oka lehet. Egyrészt a földrajzi izoláció a szigetekeken belül a különböző hegységekben különböző fajok kialakulásához vezet. Másrészt a nagyobb szigetekeken többféle élőhely fordul elő. Például parapatrikusan fordulnak elő a törzs-talaj ökomorf fajok háromféle erdőtípusban. A magasabb fajszámhoz az is hozzájárulhat, hogy ugyanabban a társulásban nagyobb szigeten több faj van – finomabban osztják fel egymás közt a lehetőségeket a fajok.



24. ábra Az *Anolis* gyíkok adaptív radiációja a Nagy-Antillák négy (különböző színnel jelölt) szigetén. Három szigeten telítődött a fajszám, míg Kubában nem. Az adaptív radiáció elején a fajszám exponenciálisan nőtt. Az időskála relatív.

## Fajképződés és niche szegregáció

Darwin elképzelésével összhangban a fajképződéshez vezető divergencia alapja a korlátozó tényezőkért vagy korlátozó tényezőkkel szemben folyó verseny. Hiába képződik két szaporodásilag izolált populáció egy élőhelyen, ha nem tökéletesen egyformák, akkor csak abban az esetben maradhat mindkettő fenn egymás jelenlétében, ha különböző tényezők korlátozzák a növekedésüket, ha a populációik különbözőképpen szabályozódnak. A magevő Darwin pintyek kialakulását az magyarázza, hogy többféle méretű és keménységű magot hozó vegetáció fordul elő a szigeteken. Mivel hiányoznak a ragadozók, a magevő madár populáció fenntartásához viszonylag alacsony maghozam is elegendő, a különböző nagyságú és keménységű magokra specializálódott típusok több szigeten is megélik egymás mellett, s morfológiailag jól elkülönülnek, annak ellenére is, hogy ugyan nem túl gyakran (<10%), de rendszeresen keletkeznek hibrid egyedek. Komplexebb különbségeket mutatnak a Kis- és Nagy-Antillákat benépesítő iguanaszerű *Anolis* nemzetségbe tartozó gyíkok, mert táplálékszerzésük helye és módja, valamint védekezési módszereik is látványosan különböznek.



25. ábra Az iguánaszerűek csoportjába tartozó *Anolis* nemzetség tipikus képviselői a Karib-tenger Nagy-Antillák szigetein hasonló élőhelyeket foglalnak el és hasonló morfológiájúak. Ezért ökomorfológiai változatoknak (ecomorph) nevezik.

A négy nagy sziget ökomorfológiai típusai egymástól függetlenül, különböző időpontokban keletkeztek, hasonlóságuk konvergencia eredménye.

### óriás koronalakó

nagy test, nagy tapadókorongok

Cuba—*Anolis equestris*

Hispaniola—*A. ricardii*

Jamaica—*A. garmani*

Puerto Rico—*A. cuvieri*



### törzs-korona

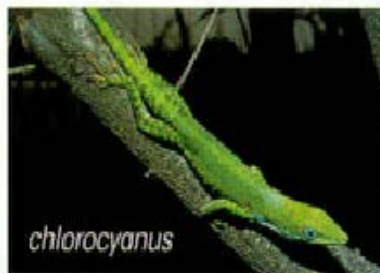
nagy tapadókorongok, színváltó

Cuba—*Anolis porcatus*

Hispaniola—*A. chlorocyanus*

Jamaica—*A. grahami*

Puerto Rico—*A. evermanni*



### törzs-talajlakó

zömök test, hosszú  
hátsóvégtag

Cuba—*Anolis sagrei*  
Hispaniola—*A. cybotes*  
Jamaica—*A. lineatopus*  
Puerto Rico—*A. gundlachi*



### fű-bokorlakó

karcsúbb test, igen hosszú  
farok

Cuba—*Anolis altaceus*  
Hispaniola—*A. olssoni*  
Jamaica—none found  
Puerto Rico—*A. pulchellus*



26. ábra Négyféle ökomorfológiai típus testalakja és a megfelelő fajok neve az egyes szigeteken

## A fajképződés folyamata

A fajképződés folyamatáról szóló elképzelések két kontrasztos sémára egyszerűsíthetők, ha a különbségeket akarjuk kiemelni. Az allopatrikus speciáció a földrajzi elkülönülés révén megakadályozza a génáramlást a faj populációi között. A különböző környezetekhez történő független adaptálódás ökológiai különbségekhez vezet. Ha az elterjedési területe a korábban elszigetelt populációknak újra átfedésbe kerül, akkor az izolációban már divergált változatok képesek az együttélésre, s a versengés következtében, mind ökológiai különbségeik növekszenek (jellegek eltolódás), mind szelekció folyik a szaporodási izoláció tökéletesedésére is, a hibridek alacsonyabb rátermettsége miatt (rosszabb versenyzők). A fajképződésnek ezt a szakaszát megerősítésnek nevezik. Ezzel szemben, a sympatrikus fajképződés a versengés következtében keletkező ökológiai differenciációval, szétválasztó szelekcióval indul, amihez nagyon gyakran, már a folyamat elején ökológiai körülményekhez kapcsolódó pre- és post-zigotikus izoláció társul, az eltérő életmód, különböző tulajdonságok illetve a közbülső formák alacsonyabb rátermettsége következtében. Az új fajok kialakulását szétterjedésük követi.

## A fajképződés folyamata

### Allopatrikus

1. Szaporodási izoláció
2. Ökológiai különbségek
3. Izoláció megerősítése

### Szimpatrikus

- Ökológiai differenciálódás  
- szétválasztó szelekció
- Szelekció szaporodási izolációra
- Szétterjedés

## Összegzés

---

A fajképződés vizsgálata az elmúlt másfél évtizedben óriási ütemben fejlődik. Jelentősen átalakultak a vizsgálati módszerek és szempontok. A korábbi időszakokhoz képest sokkal nagyobb hangsúlyt kapnak az ökológiai szempontok. Egyre több esetben derül fény arra, hogy szétválasztó szelekció működik, illetve ökológiai interakciók gyakoriságható szelekció tartja fenn a populációk genetikai heterogenitását.

# Feldolgozás

---

## Mitől érdekes?

Filmrészletek:

- trópusi esőerdők, övezetesség, fajszám gradiens a globuszon
- antropogén hatásokból bekövetkező fajszám csökkenés – lépést tarthat-e ezzel az evolúció?
- antropogén hatások miatti környezetváltozás – lépést tarthat-e ezzel az evolúció?
- .....

Csoportmunka:

- Kárpát-medencében endemikus fajok, hogyan jöhettek létre?
- Egy-egy szimpatikus, parapatikus, allopatikus esetleírás kiadása egy-egy csoportnak, mutassák be, rekonstruálják a folyamatot – hogyan történhetett?

Vita:

- A biotikus vagy az abiotikus tényezők lehetnek meghatározóak a fajképződésben?
- Képződhetnek fajok a külső feltételek változatlansága mellett?
- Mit kutassanak az evolúcióbiológusok?
- .....

## Minek a megértése jelenthet nehézséget?

- Állítsunk össze egy listát!
- Válasszunk ki egyet! Hogyan tanítanánk?

## 3. téma

# Gyors szelekciós folyamatok

1. Rezisztens változatok terjedése
2. Új kórokozók megjelenése és terjedése
3. Környezeti változások és adaptáció

### Kérdések:

1. Mennyi idő kell egy faj átalakulásához?
2. Milyen jellegűek a változások?
3. Adaptálódhatnak-e a fajok a gyors klímaváltozáshoz?
4. Hogyan érinti egyes fajok gyors adaptációja a mindennapi életünket?
5. Megállítható-e az evolúció?
6. Mindig ugyanolyan sebességű?

### Oktatási célok:

- dinamikus rendszerek általános jelenlétének tudatosítása
- egyensúlyokban, egyensúlyok változásában való gondolkozás fejlesztése
- evolúciós korlátok felismertetése
- időskálák összevetése
- alap kutatás közvetett hasznainak illusztrálása
- mikroorganizmusok fontossága

### Feladatok:

Vita:

- Evolválódik-e az ember napjainkban?
- A mesterséges és a természetes szelekció összevetése

## 4. téma

# Az evolúció bizonyítékai

### Gyakori kérdések

1. Változnak a fajok?
2. Lehetségesek a nagy változások?
3. Létre jöhetnek evolúcióval komplex struktúrák?
4. Volt elég idő ilyen sok forma kialakulására?
5. Evolúcióval jött létre a mai ember?
6. Jelenleg is evolválódunk?

### Oktatási célok:

- tudományos világkép fejlesztése
- tudományos eredményekhez való viszony tudatosítása
- bizonyítékok sokféleségének és tömegének tudatosítása
- .....

### Módszer

- Milyen tudományos elméletekhez hasonlítható az evolúcióelmélet státusza?
- Hogyan lehetne cáfolni?

### Feladatok

- Keressünk bizonyítékokat!
- Csináljunk listát! Milyen bizonyítékok állnak rendelkezésre?
- Csoportosítsuk a bizonyítékokat! Adjunk nevet a csoportoknak!

### Alapfogalmak:

- hipotézis
- elmélet
- bizonyíték
- falszifikáció



# Az evolúció bizonyítékai

---

1. Nukleinav alapú öröklődés
2. Azonos aminosavkészlet, L-aminosavak, nem D-sztereoizomerek
3. Hasonló felépítésű, funkciójú és szekvenciájú fehérjék
4. Alapanyagcsere utak hasonlósága
5. Genetikai kód univerzalitása miközben más is lehetne
6. RNS-alapú fehérjeszintézis – közös translációs mechanizmus
7. Az élőlények hierarchikusan – egymásba ágyazottan - osztályozhatóak. Minden magasabb szintet egy-egy közös tulajdonság definiál.
8. Tulajdonságok leszármazási vonala azonosítható – homológ tulajdonságok.
9. Többféle tulajdonság szerinti osztályozás azonos eredményre vezet.
10. Valamilyen közeli kontinensen élő fajhoz hasonló faj nagyfokú differenciálódása izolált szigetcsoporton (pl. Galapagos).
11. Földtörténetileg izolált területek élővilága közti rokonság kicsi.
12. Jelenleg földrajzilag elszigetelt, de korábban egybefüggő szárazföldek élővilága rokon.
13. Egy szigetcsoporton belül szigetek képződési sorrendje és a rajtuk élő fajok képződési sorrendje azonos.
14. Kövületek alapján leszármazási sorok rekonstruálhatóak számos esetben.
15. Kövületek kora izotóptechnikával becsülhető.
16. Különböző lelőhelyekről azonos korszakból hasonló leletek származnak.
17. Recens élőlények klasszifikációja alapján jóslott megjelenési sorrendjük egyezik a kövületek korával.
18. „egy pre-kambriumi nyúl-lelet alapján cáfolni lehetne az evolúció hipotézisét” – Haldane - nincs ilyen típusú lelet
19. Egy-egy terület recens élővilága a területen talált fossziliákhoz a leghasonlóbb
20. HIV rezisztencia kialakulása
21. Baktériumok antibiotikum rezisztenciájának kialakulása
22. Ipari melanizmus, populációk genetikai összetétele, egyedek öröklődő tulajdonságai változnak.
23. Házasítás és állattenyésztés nyomán bekövetkező változások
24. Fajképződés
25. Kigyók végtagcsont csökevényei
26. Barlangi halak szemcsökevényei
27. Pszeudogének
28. Denevérek szárnya és mellső végtagja
29. Szirom és csészelevelekszámának, elhelyezkedésének hasonlósága
30. Hox gén határozza meg a korai egyedfejlődést minden állatban

## 5. téma

# Az evolúcióbiológia eredményeinek alkalmazása más tudományterületeken

1. Történelemtudomány: az emberi faj eredete, népvándorlások, demográfiai folyamatok rekonstrukciója
2. Orvostudomány: betegségekre hajlamosító gének megtalálása populációkra vonatkozó DNS vizsgálatok segítségével
3. Konzervációbiológia - Ökológia: populációk eredetének, hálózatának felderítése, a kis populációméretből adódó problémák Miért tűnnek el kis populációkból a ritka változatok? Mivel jár az öröklődő változatosság elvesztése?

### Problémagyűjtés

1. Népek összehasonlítása. Ki-kinek rokona? Hogyan lehet ezt vizsgálni?
2. Tú a szénakazalban. Milyen betegségekre hajlamosító géneket hordozunk? Hogyan lehet megállapítani? Min alapszik a genetikai tanácsadás?
3. Mivel jár a természetvédelmi területek méretének csökkentése, a trópusi esőerdők zsugorodása?

### Szakmai háttér

[A mendeli öröklődés populáció szintű következményei](#) 2:Kapcsoltsági egyensúly két lokuszra

[Genetikai sodródás](#) in: Pásztor-Fedor-Kovács: Elemi populációgenetikai modellek és feladatok on-line jegyzetanyag

### Oktatási célok

- alapkutatás és alkalmazások viszonyáról példákat mutatni
- példák az tudomány hasznáról
- felkészítés, az idevágó információk feldolgozására
- egyéni élethelyzetekben a szükséges ismeretek megszerzésének lehetőségei

### Feladat

Mit csinálnál ha

.....gyereket terveznétek a pároddal?

.....ha kiderül, hogy egy közeli rokonod valamilyen betegsége hajlamosító allélt hordoz?