

EVOLÚCIÓ ÉS A GENETIKAI KÓD KONZERVATIZMUSA

Marx György

ELTE Atomfizikai Tanszéke

Az élet olyan jelenség, mint a népdal. Költője nincs, csak fejlődéstörténete. A biológiai evolúció egy három-milliárd éven át kibontakozó karrier története, amely elfelejtett minden kudarcot, de emlékszik minden sikerre. Erről írtam az előző cikkben. Az a szalag, amelyre sikereit feljegyezte a földi élet: a DNS molekula. A dezoxiribonukleinsav olyan struktúra, amely maga mellett önmagához hasonló másik molekulát képes kialakítani a környezetben fellelhető nukleotid építőelemekből. (Pillantsunk a kettős csavar rajzára.) A DNS-szalag mellé önként odailleszkedő nukleotid-sorozatot a replikáz-enzimek, mint katalizátorok kapcsolják össze új DNS molekulává. Az enzimek asszisztenciája által segített DNS molekula az a struktúra, amely önreprodukcióna képes, így a Földön valóraváltotta a fejlődés lehetőségét.



1 Kettős csavar: a másolat illeszkedik az eredetihez

A DNS-másolás minden véletlen hibája, amely hátrányos volt az önreprodukciónak szempontjából, amely fékezte a reprodukció ütemét, kiküszöbölődött a természetes kiválogatódás által. A DNS olyan megváltozásai, amelyek előnyösek voltak az önreprodukciónak szempontjából, átöröklődtek és elterjedtek. „Az élet a DNS molekula vállalkozása, hogy minél több új DNS molekulát hozzon létre.” Ez kicsit nagyképűbb megfogalmazása a népi ízű bölcsességnak, hogy „a tyúk a tojás vállalkozása új tojások létrehozására.”

A genetikai kód

Az ősi Földön, három-négymilliárd évvel ezelőtt az óceánba mosódtak olyan szénvegyületek, amelyeket a Nap ultraibolya sugárzása hozott létre a hidrogénvegyületekben gazdag óslégekörben. Köztük aminosavak is előfordultak, sőt aminosavak összekapcsolódásából vaktában kialakult fehérjék (S. M. Miller 1953-ban egy nevezetes kísérlettel laboratóriumban bizonyította ennek lehetőségét). A vak fehérjék egy része véletlenül olyan alakúra sikerült, hogy alkalmasnak bizonyult a DNS-szin-

Előadás az ELFT Szolnok megyei csoportja által Jászberényben rendezett „Az élet eredete” témájú szemináriumon (1978. augusztus 18.)

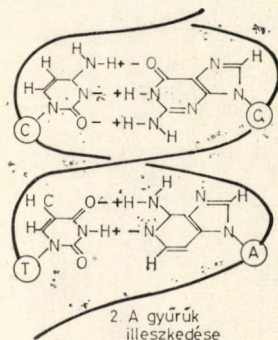
A világ vagyok. Minden, ami volt s van, a sok nemzetség, mely egymásra tör. A honfoglalók győznek velem holtan, s a meghaltak kínja meggyötör.

(József Attila)

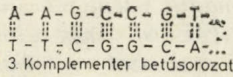
tézis katalizálására, a minta-DNS mellett felsorakozó nukleotid-láncszemek összekapcsolására, így új DNS-lánc kialakítására.

A szaporodó és mutáló molekulák közt szaporodási előnyhöz jutott egy DNS, ha az aminosav-készletből képes volt elősegíteni olyan fehérjelánc kialakítását, amelyek jól katalizálták a DNS-replikációt. A replikáz-enzimeket gyártó DNS gyorsabban terjedt. Ma ők működnek minden földi élőlényben. A kialakulási folyamat részleteit meggyőzően tárja fel Gánti Tibor kemoton-elmélete.

Hogy a DNS miként irányítja az enzimgyártást, jól tudott a gimnáziumi biológia-órakeről. A DNS-ben poláros gyűrűk vannak felfűzve egy hosszú cukor-foszforsav-cukor-foszforsav-... fonálra. A poláros gyűrűk aromásan delokalizált elektron-szerkezete igen stabil, a gyűrűlapok jól fekszenek és tapadnak egymásra, így önként kialakul az az oszlop, amelyet a tartófonál rögzít. A gyűrűk N-tartalmú pontjain és O-tartalmú függelékein (az N és O atommagok C-nél erősebb elektronvonzása miatt) olyan töltéscsomók alakulnak ki, amelyek magukhoz húzzák (hidrogénhidakkal magukhoz kötik) egy másik DNS-lánc megfelelő pontjait. A földi DNS négyféle gyűrűt használ: adenin, timin, guanin, citozin. A DNS-csavarban az oszlop átmérője által meghatározott módon egy nagy gyűrűnek egy kis gyűrűhöz történő kapcsolódására van lehetőség. A nagy guanin a kicsi citozint illeszti magához, mert köztük hármass elektromos kötődés (három hidrogénhid) alakulhat ki, ez pedig erősebb kapcsolatot létesít. A nagy adeninnek pedig a kicsi timin jut, kettős elektromos csatlakozással (két hidrogénhiddel). A DNS-szalagon sokmillió (az emberben milliárdnyi) gyűrű váltakozó sora tartalmazza azt a genetikai információt, amelyben „fel van jegyezve hárommilliárd éves kísérletezés minden sikere...” Az egyik szál adeninje (A) mellé a másik szálban timin, timin (T) mellé adenin, guanin (G) mellé citozin, citozin (C) mellé guanin illik, így alakul ki a kettős csavar másik száljának komplementer betűsorrendje.



2 A gyűrűk illeszkedése



A fehérje megfelelő aminosav-sorrendjének kialakításához a recept a DNS-ben található. A sejt-magban védett helyen levő DNS-szöveg egy mondatát (egy ponttól pontig terjedő gént) lemásolja a DNS-hez hasonló szerkezetű (de rövidebb) hírnök-RNS, majd az információt a sejt-magon kívülre továbbítja. (RNS=ribonukleinsav.)

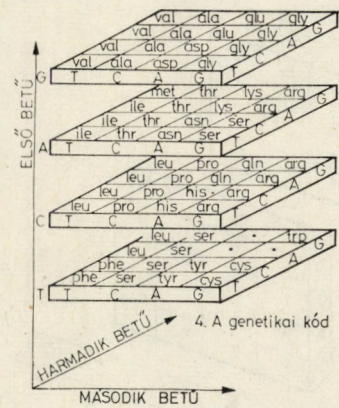
Az RNS-ben az adeninhez nem timin, hanem a timinhez nagyon hasonló szerkezetű uracil-gyűrű kötődik. Egyszerűség kedvéért ebben a cikkben a timint és uracilt egyaránt T betűvel fogjuk jelölni.

A sejt-magon kívül mennek végbe az anyagcsere kémiai folyamatai. Itt a hírnök-RNS molekulán sorakozó gyűrűbetűket hármassával olvas-sák le a transzfer-RNS molekulák. Ha pl. a hírnökmolekula soron következő betűhármasa AAG, akkor ezt az a transzfermolekula ismeri fel, amelynek leolvasófeje a komplementer TTC kombinációt tartalmazza. A TTC-fejű transzfermolekula kezébe viszont a TTC-transzfermolekulára specifikus enzim a lizin nevű aminosavat illeszt. Minden hárombetűs szóznak külön leolvasója, specifikus transzfermolekulája van. Ezek egymás után kapcsolódnak a hírnökmolekula által tartalmazott mondat szavaihoz, egymás mellett sorakozó ke-zükkel egymás mellé illesztik a szavaknak megfelelő aminosavakat. A sorbarakott aminosavak sav-, illetve bázis-végződéseit egy alkalmas enzim (-OH és H- leválasztásával, tehát víz ki-vonása mellett) kémiailag összekapcsolja. Amino-savakból olyan fehérjelánc alakul ki, amilyent a DNS egy gén-mondatának receptje megkíván. Ez már nem vak, hanem informált fehérje: jól képes katalizálni egy speciális biokémiai átalakulást. Sokmilliószorosa gyorsítja a kívánatos kémiai reakció sebességét.

A gyűrűk négybetűs ABC-t alkotnak (A, T, G, C). Ezen ABC minden szavát a megfelelő leolvasófejet hordozó transzfermolekula ismeri fel, az illeszt a fehérjeszintézis sorába a megfelelő aminosavat. A transzfermolekulák együttese az a szó-tár, amely a DNS exkluzíven absztrakt gyűrűszavait a munkás fehérjék köznapi aminosav-nyelvére fordítja. A fordítókulcs neve: genetikai kód.

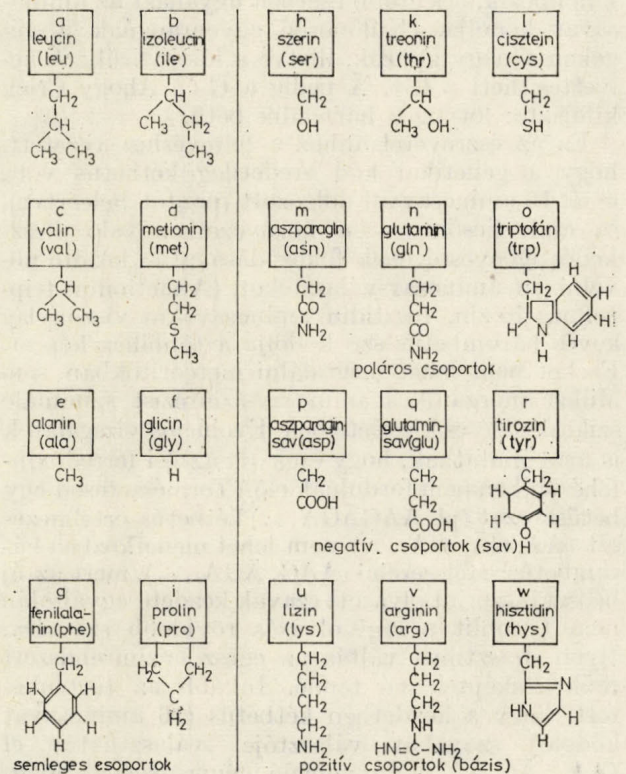
A genetikai kód történetisége

A négybetűs ABC-ből összesen $4^3 = 64$ különböző hárombetűs szó alkotható (AAA, AAC, ACC, ...). Minden szóznak egy-egy aminosav felel meg. De a fordítás nem kölcsönösen egyértelmű: a természet ma mindössze 20-féle aminosavat használ, ezért egy aminosavat általában több hárombetűs gyűrűszó kódol, mégpedig elég szé-szélyesnek tűnő módon. (A genetikai kód tábláin a pont a génmondat végét, egy-egy enzim „receptjének” lezárását jelző szócsoporthoz utal.)

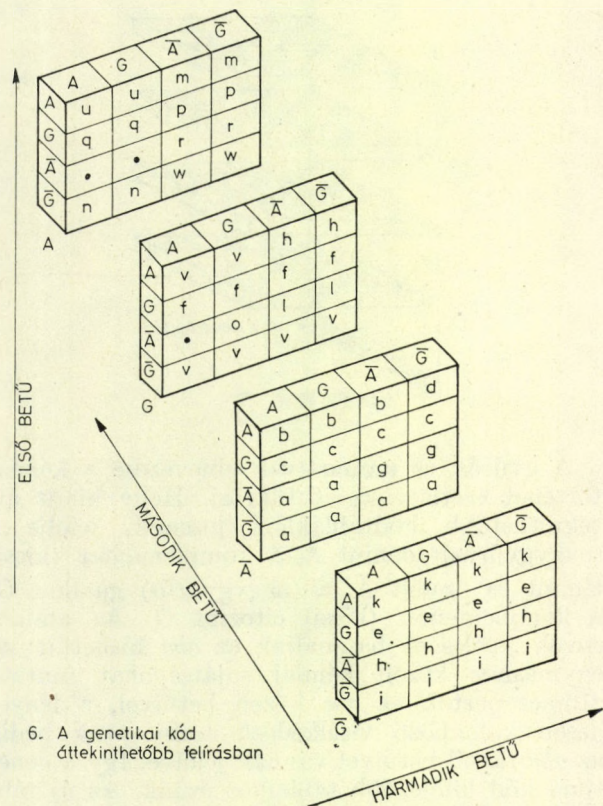


A gyűrűk és aminosavak elnevezése a kémiatörténet esetlegességeit tükrözi. Hogy kicsit áttekinthetőbb kódtáblához jussunk, jelölje a (nagygyűrűs) adenint A, a komplementer (kicsi) timint és uracilt \bar{A} , a (nagygyűrűs) guanint G, a komplementer (kicsi) citozint \bar{G} . Az aminosavak jelölésére használjuk az *abc* kisbetűt: az egymáshoz közeli kémiai sajátságokat mutató atomcsoportok az *abc* közeli betűivel, a lényegesen különböző viselkedésű aminosavak pedig az *abc* távoli betűivel vannak jelölve. Így a genetikai kód kifejezőbb tábláihoz érünk. Az új táblákon a következő szabályosságok ötlenek szemünkbe:

1. A betűhármak *középső betűje* döntően determinálja az aminosav jellegét (körülbelüli helyze-



5. A 20 biológiai aminosav: $H_2C-CH-COOH$



tét az *abc*-sorban). Az *első betű* módosítása nem változtat erősen az aminosav kémiai viselkedésén. Két olyan szó, amely csak *harmadik betűjében* különbözik, a legtöbb esetben ugyanazt az aminosavat kódolja. (Különösen egyenrangúak a végeken a nagy gyűrűk, illetve a kis gyűrűk: A helyettesítheti a G-t, \bar{A} pedig a \bar{G} -t.) Ahogy Crick kifejezte: lötyög a harmadik betű.

Ez az észrevétel ahhoz a feltevéshez vezetett, hogy a genetikai kód eredetileg kétbetűs volt, $4^2 = 16$ aminosavval dolgozott (pontot beleértve), és csak később — a környezethez való illeszkedés igényességének fokozódásával — kezdte növelni az aminosav-választékot. (A metionin, triptofán, tirozin, hisztidin aminosavakat viszonylag kevés hárombetűs szó kódolja a többihez képest. Ezeket nem lehet megtalálni meteoritokban, sem Miller anorganikus aminosav-szintézist szimuláló szikrakísülési kísérleteiben. Evolúciós vizsgálatok is arra mutatnak, hogy ezek pl. az ősi ferredoxin-fehérjékben nem fordulnak elő.) Természetesen egy betűsorozat (pl. AAG \bar{A} GA...) kétbetűs értelmezését (AA, $\bar{G}\bar{A}$, GA, ...) nem lehet menetközben hárombetűsre felcserélni (AAG, \bar{A} GA, ...), mert az új beosztás szerint olvasott szavak kezdete egyáltalán nem hasonlít a régi olvasás rövidebb szavaira. Ilyen drasztikus váltás az egész enzimerendszert működésképtelenné tenné. Inkább az történhetett, hogy a kezdetben kétbetűs (16 aminosavat kódoló) szavakat választójel választhatta el ($\bar{A}\bar{A} - \bar{A}\bar{G} - \dots$). Az evolúció igényességének növekedtével kezdett a választójel árnyalt jelentést felvenni (az AAG különbözni az AAG-tól), majd a

választójel *harmadik jelentéshordozó betűvé alakult*. De a mai genetikai kód ennek a történeti fejlődésnek csupán kezdeti szakaszát mutatja: már néhol van megkülönböztető szerepe a harmadik betűnek, de csak ritkán. A genetikai kód mai alakja tehát egy történeti fejlődés közbelső állomásának tűnik. Semmiképpen nem a hárombetűs lehetőség információelméletileg optimális kihasználását megvalósító végállomás.

2. A kizárólag A és \bar{A} betűkkel jelzett aminosavak sokkal szerteágazóbb tulajdonságúak, mint a G és \bar{G} betűk felhasználásával kódolt aminosavak. Ezt érdemes összevetni azzal a ténnyel, hogy az adenin és uracil sokkal egyszerűbben szintetizálható, mint a guanin és citozin. Az *első nukleinsavak talán a könnyen képződő, tehát gyakori A, \bar{A} betűket tartalmazták* (vonás-pont típusú Morse-ABC, azaz bináris kód volt használatban). Csak később kezdett szerephez jutni a nehezebben előállítható, de hármas kapcsolódása miatt a kettős csavarnak nagyobb stabilitást kínáló G és \bar{G} . Ez az áttérés azonban nem fejeződött be, a négyféle betű kiaknázása távolról sem tökéletes, hiszen a G- \bar{G} betűpár mai szerepe még korlátozottabb és redundánsabb, mint az árnyaltabban kihasznált A- \bar{A} betűpáré.

3. Megfigyeléseinket abban összegezhethetjük, hogy a genetikai kód mai alakja egy történeti fejlődés egyik, korántsem befejező állomásának tűnik. Ezzel az utalással szembenáll az a tény, hogy ma minden földi lény (mikróba, növény, állat) azonos genetikai kódot alkalmaz. A genetikai kód ma egyedül ismert alakja tehát a törzsfajlás elágazása előtt (talán közel hárommilliárd évvel ezelőtt) kialakult és megmerevedett. A genetikai kód egy befagyott történeti pillanatot rögzít, mintegy álló pillanatkép az élettörténet hajnaláról. Izgató kihívás megvizsgálni, mit árul el ez a kép, mi a benne rejlő üzenet. Ha tapasztalt fejlettségét néhány százmillió év alatt elérte, vajon miért nem fejlődött tovább a közben eltelt évmilliárdok során?

A genetikai kód univerzalitása

Hogy a ma élő komplex organizmusokban miért nem változékony a genetikai kód, azt könnyű megértenünk. Képzeljük el, hogy egy emberben az AAA szóhoz a semleges leucin helyett pozitív glutaminsavat kapcsolna a mutált transzfermolekula. Ekkor az ember biokémiai enzimerendszerében a milliónyi enzim mindegyikében a semleges leucin-pont helyén pozitív töltés jelenne meg. Ez úgy deformálná az enzimek alakját és hatását, hogy a természetes kiválasztódás által nemesített katalizáló hatékonyság mindegyikénél csökkenne vagy eltűnne, sőt hamis kémiai reakciókat kezdenének katalizálni. Az egész biokémiai reakcióhálózat összegubancolódna, ami a mutált „AAA=glutaminsav” transzfermolekulával dolgozó egyedét életképtelenné tenné. A genetikai kód bármilyen mutációja fejlett fajoknál azonnal kiküszöbölődik. A genetikai kód változékonyága

csak a komplex enzimrendszer kifejlődése előtt (a prokarióta sejtek megjelenése előtt) volt megengedett. Ebben a korai fejlődési szakaszban azonban helyi történeti esetlegességek több egyenértékű kódot kialakíthattak. Ugyanazt a kiválasztódott hatékony enzimet (a transzfermolekulák eltérése miatt) talán különböző nukleinsav-szövegek írhatták le különböző genetikai nyelveken. Hiszen nem találunk meggyőző érveket a mai kód gyűrű-hármas=aminosav hozzárendeléseinek kémiai ki-tüntettségére! Vajon a különböző kódokat használó korai törzsekből miért nem fejlődtek ki olyan lények, amelyek most is eltérő kód szerint működnek? Mi magyarázza a mai kód egész Földre kiterjedő univerzalitását? A kérdés azért izgalmas, mert szemünkben a genetikai kód univerzalitása — nem egészen világos értelemben — a földi élet eredendő egységét fejezi ki.

Ádám és Éva

Egy lehetséges válasz az, hogy az első élőlény (első önreprodukáló nukleinsav), méginkább pedig a fehérjegyártás irányítására elsőként vállalkozó élőlény megjelenése olyan valószínűtlen esemény, annyira egyedi jelenség volt, hogy szaporodási előnyét kihasználva hamarabb elterjedt, és felért minden táplálékot, mielőtt tőle függetlenül egy másik változat támadhatott volna. E szerint a hipotézis szerint minden földi növény és állat ugyanattól az ősi lénytől származik egyenes ágon, miként a bibliai hagyomány szerint minden ember Ádámától és Évától.

Az Ádám-hipotézis az élet megjelenését, de legalábbis az evolúció egyes döntő lépéseit (a fehérjeszintézis feltalálását és hatékony enzimrendszer kifejlesztését) nagyon kis valószínűségűnek ítéli. Az óceánok kialakulása és az első fotoszintézist végző egysejtű algák megjelenése közt pedig meglepően rövid (félmilliárd évnél kevesebb) idő telt el. (Vessük össze ezt a többsejtűek megjelenéséig ezután eltelt két és fél milliárd esztendővel!) A kékeszöld algák pedig nagyon komplex rendszerek, amelyek ma is hatalmas mennyiségben élnek, és rendelkeznek a mai élet minden lényeges vonásával! Ha az élet a Földön keletkezett, mégpedig röviddel az óceánok megjelenése után, akkor a keletkezés és az evolúció sejthez vezető első lépéseit inkább tekintenénk nagy valószínűségű eseménynek.

Földöntúli eredet

Az ellentmondást látva elevenítette fel Crick és Orgel a hetvenes években a klasszikus pán-spermia-hipotézist. E szerint az élet mai sejtes formája nem a Földön bontakozott ki anorgánisan képződött molekulákból, hanem valahol másutt, esetleg hosszú-hosszú idő alatt. A más bolygón kifejlődött sejtes organizmusok egyik példánya (vagy genetikailag egységes törzse) a

világűrön át vetődött el a Földre. A kedvező környezetben szaporodásnak és fejlődésnek indult, kialakította a mai flórát és faunát. De az evolúció földi szakasza már olyan előrehaladott stádiumot képvisel, amelyben nem tűrhető a genetikai kód változékonysága.

Amikor a század elején felmerült a Galaktikában szétterjedő egységes élet gondolata, Arrhenius a világűrbe fénynyomás által kisodort spórákra gondolt. Ma már tudjuk, hogy ezek védtelen genetikai anyagát szétromcsolná az ultraibolya és kozmikus sugárzás. 1973-ban Crick és Orgel a szándékos pán-spermia gondolatát vetette fel: a Galaktikában elsőként kifejlődött értelmes lények hiába kerestek rádiókapcsolatot, egyedül találták magukat. Így pszichológiailag indítatva érezték magukat, hogy a riasztóan steril Galaktikát étellel fertőzzék be. Űrszondák ezer és millió évek alatt eljuthatnak egyik bolygórendszerrel a másikig. Kézenfekvő lehetett természetes mélyhűtést kibíró, mostoha körülmények közt is alkalmazkodóképes mikroorganizmusok (pl. fotoszintézisre képes zöldsárgák) szétküldése automatizált és sugárzás ellen árnyékoló kicsiny űrszondákon. Egyesek célbaértek, szaporodásnak és fejlődésnek indultak, illeszkedve új hazájuk körülményeihez. A szándékos pán-spermia hipotézise semmi természetellenes, természetfölötti elemet nem tartalmaz. Felveti a kérdést: a Földre juttatott egysejtűek az anyabolygón spontán kifejlődött élőlények természetes lezármazottai-e (egy pocsolnyából gyűjtötték őket), vagy pedig tudatosan tervezett és laboratóriumban szintetizált szerkezetek. Előbbi esetben a Földön található genetikai kód a távoli bolygón végbement evolúció megmerevedett állóképe. Így a földi lények valami módon (pl. a felhasznált kémiai elemek tekintetében) emlékeztethetnek őshazájuk földrajzi viszonyaira. Utóbbi esetben viszont célirányos tervezésre utaló részletet tartalmazhatnak. Például a genetikai információban fellelhető redundancia szándékos lehet, és valami más üzenetet, pl. intellektuális mondanivalót hordozhat. A genetikai kód önmaga különösen alkalmas volna üzenetmegőrzésre és továbbításra, hiszen láttuk: kopásálló, nem módosuló, sőt önmagát elszaporító alakulat. Ekkor a szándékos redundancia feladata az intellektuális üzenet hordozása lehet.

A mai földi élet molekuláris szerkezetében semmi meggyőző utalást nem sikerült találni a Földön kívüli eredetre vonatkozóan. Mielőtt tovább elmerülnénk a romantikus elméletekben, érdemes végiggondolni: nem működhetett valami dinamizmus, amely fizikai egzaktsággal vezetett el a kód evolúciójának befagyásához a fejlődés valamely fokán?

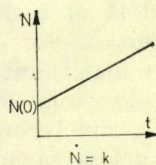
Szaporodási törvények

Tekintsünk egy olyan szituációt, amelyben állandó külső energia- és nyersanyag-utánpótlás hatására egy meghatározott molekuláris struktúrának mindig újabb és újabb példányai jönnek létre. Ekkor a dt idő alatt születő struktúrák dN száma dt -vel arányos, de nem függ attól, hogy már hány (N) struktúra van jelen:

$$dN = k dt,$$

azaz szabatosabban

$$\dot{N} = k. \quad (L1)$$



7. Lineáris szaporodás

A differenciálegyenlet *lineáris szaporodásra* vezet:

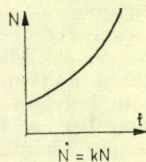
$$N(t) = N(0) + kt. \quad (L2)$$

Vegyünk szemügyre ezután egy önmásoló (osztódással szaporodó) struktúrát. Ennél egy egyed dt idő alatt $k dt$ másolatot készít önmagáról. Ha már N struktúra van jelen, ezek száma dt idő alatt $Nk dt$ értékkel növekszik.

$$\dot{N} = kN. \quad (E1)$$

A differenciálegyenlet *exponenciális szaporodásra* vezet:

$$N(t) = N(0)e^{kt}. \quad (E2)$$



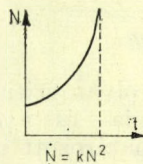
8. Exponenciális szaporodás

Képzeljünk el végül egy olyan struktúrát, amelynél a másolat készítését segítik a már elkészült példányok. Egy struktúra dt idő alatt $Nk dt$ számú új egyedeket hoz létre. Ha N egyed van a populációban, ezek száma $N^2 k dt$ értékkel nő:

$$\dot{N} = kN^2. \quad (H1)$$

A populáció tagjainak egymást segítő tevékenysége folytán ez a differenciálegyenlet exponenciálisnál is gyorsabb, *hiperbolikus szaporodást* eredményez:

$$N(t) = \frac{N(0)}{1 - N(0)kt}. \quad (H2)$$



9. Hiperbolikus szaporodás

Vegyük észre: $t = 1/N(0)k$ idő alatt végtelenné válik a populáció létszáma!

Az élővilágban általában exponenciális törvény érvényesül: új egyed születéséhez elengedhetetlen korábbi egyed jelenléte, hiszen a genetikai információt egy mintáról lehet lemásolni. Szexuális szaporodás esetén is

állandónak tekinthető az anya szülési gyakorisága: azt nem a jelenlévő férfiak száma befolyásolja, hanem a terhesség és szoptatás időtartama, ill. a szexualitás évi ciklusa. Az emberi társadalom azonban javítani tud a megszülető gyermek életfeltételein (egészségügyi ellátás stb.), ezért egy nő utódlétrehozó (és életbentartó) képességét növeli a társadalom többi tagjának munkája. Az évi százalékos népességszaporulat, azaz \dot{N}/N nem az exponenciális törvényre jellemző állandó érték, hanem a történelem során egészen napjainkig nőtt. Az emberiség a társadalmi szerveződés folyamán gyorsabban szaporodott az exponenciálisnál. A Föld felszínének végeessége éppen ezekben az években kezdte éreztetni korlátozó hatását: \dot{N} még továbbra is növekszik, de az \dot{N}/N szaporodási ráta a legutóbbi ENSZ-statisztika szerint növekedésből fogyásra megy át. A népesség-görbe konvexből konkávra vált, az emberiség éppen a mi életünkben, az 1970-es években halad át az inflexió ponton. Ez az egyedülálló történelmi pillanat sok területen igényel szemléletváltozást.

Korlátlan létszámnövekedés az állat- és növényvilágban sem realizálható. Ha az élettér maximálisan N_m egyedtel képes befogadni, akkor a még betölthető résznek egészhez való viszonya ($N_m - N$): N_m . Egészítsük ki az (L1) lineáris szaporodási törvényt azzal, hogy az időegység alatt születő egyedek száma arányos az üres hányaddal:

$$\dot{N} = k \frac{N_m - N}{N_m}. \quad (L3)$$

Ebből

$$N(t) = N(0) \exp\left(-\frac{kt}{N_m}\right) + N_m \left[1 - \exp\left(-\frac{kt}{N_m}\right)\right] \quad (L4)$$

következik. A létszámgörbe lineárisan indul, majd aszimptotikusan hozzásimul az élettér maximális teherbírását megadó N_m értékhez.

Ha az (E1) exponenciális törvényt egészítjük ki az üres hányadot figyelembevevő faktoriall,

$$\dot{N} = kN \frac{N_m - N}{N_m}, \quad (E3)$$

hasonló aszimptotikus telítődést kapunk:

$$N(t) = N_m \left[1 + \left(\frac{N_m}{N(0)} - 1\right)e^{-kt}\right]^{-1}. \quad (E4)$$

Sok élő populációban működik ilyen szabályozás: az élettér telítődésével csökken a szaporodási kedv. De a létszámgörbe nem mindig ilyen sima. Egyes biológiai kísérletekben a telítődéshez közeledve erős oszcillációk léptek fel. Vannak olyan fajok, ahol a szabályozás nem működik. A populáció exponenciálisan túlszaporodik, elfogyasztja az élelmet, az éhhalál pedig kipusztítja a populáció nagyrészét. A fogyasztók megcsappanásával regenerálódik az élelemtermelő környezet. Ebben újra szaporodásnak indul a populáció. Ez a magyarázata a periódikusan visszatérő sáskajárásos éveknél. Gyakran változó környezetben általában célravezetőbb az (E1) stratégia (rovarok), állandó környezetben viszont az (E3) stratégia (erdei fák).

Versengés

Tekintsünk két fajtát, amely (L1) lineáris törvény szerint szaporodik, egyikük k_1 , másikuk k_2 szaporodási állandóval:

$$\dot{N}_1 = k_1, \quad \dot{N}_2 = k_2. \quad (L5)$$

Vezessük be a két fajta koncentrációját az együttes populációban:

$$n_1 = \frac{N_1}{N_1 + N_2}, \quad n_2 = \frac{N_2}{N_1 + N_2}. \quad (\text{L6})$$

Egyszerű behelyettesítéssel a szaporodási törvények következő alakját kapjuk:

$$\dot{n}_1 = \frac{k_1 - (k_1 + k_2)n_1}{N_1 + N_2}, \quad \dot{n}_2 = \frac{k_2 - (k_1 + k_2)n_2}{N_1 + N_2}. \quad (\text{L7})$$

$n_1 + n_2 = 1$, tehát mindkét koncentrációnak állandó telítésbe kell befutnia, ahol az időderivált zérus. $t = \infty$ határesetre:

$$0 = k_1 - (k_1 + k_2)n_1(\infty), \quad 0 = k_2 - (k_1 + k_2)n_2(\infty).$$

Leolvasható innen, hogy a populációban (a kezdőaránytól független) állandó fajtaarány áll be:

$$n_1(\infty) : n_2(\infty) = k_1 : k_2. \quad (\text{L8})$$



10. Lineáris versengés

A két változat szaporodási állandójuk arányában osztozik az élettéren. (Aki kétszerte gyorsabban szaporodik, az kétszerte nagyobb teret hódít meg.)

Tekintsünk ezután két fajtát, amelyek az (E1) exponenciális törvényt követik, különböző szaporodási együtthatóval:

$$\dot{N}_1 = k_1 N_1, \quad \dot{N}_2 = k_2 N_2, \quad k_1 > k_2. \quad (\text{E5})$$

Ha (L6) szerint most is áttérünk a koncentrációkra,

$$\dot{n}_1 = k_1 n_1 - k(t) n_1, \quad \dot{n}_2 = k_2 n_2 - k(t) n_2. \quad (\text{E6})$$

Itt

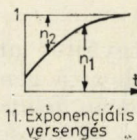
$$k(t) = k_1 n_1 + k_2 n_2 \quad (\text{E7})$$

a súlyozott szaporodási együttható:

$$k_1 > k(t) > k_2.$$

\dot{n}_1 pozitív, \dot{n}_2 negatív. A nagyobb k_1 szaporodási együtthatójú fajta részaránya nő a populációban, a kisebb együtthatójú fajtáé fogy. Az egész életteret végül az a fajta foglalja el, amelyiknél nagyobb a szaporodási együttható:

$$n_1(\infty) = 1, \quad n_2(\infty) = 0, \quad \text{ha } k_1 > k_2. \quad (\text{E8})$$



11. Exponenciális versengés

Tekintsünk végül két fajtát, amely a (H1) hiperbolikus törvényt követi, eltérő szaporodási állandóval:

$$\dot{N}_1 = k_1 N_1^2, \quad \dot{N}_2 = k_2 N_2^2, \quad k_1 > k_2. \quad (\text{H5})$$

(L6) szerint koncentrációkra áttérve

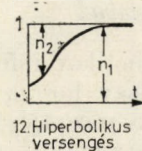
$$\frac{\dot{n}_1}{n_1} = k_1 n_1 - h(t), \quad \frac{\dot{n}_2}{n_2} = k_2 n_2 - h(t). \quad (\text{H6})$$

Itt

$$h(t) = (k_1 n_1) n_1 + (k_2 n_2) n_2 \quad (\text{H7})$$

jelenti a $k_1 n_1$ és a $k_2 n_2$ kifejezések koncentrációval súlyozott középértékét. (H6) és (H7) meg egyeznek az exponenciális eset (E6), (E7) egyenleteivel, csak most $k_i n_i$ foglalja el az exponenciális k_i együtthatójának helyét. Látnivaló (H6)-ból, hogy most annak a fajtának növekszik a koncentrációja, amelyik kn szorzata nagyobb a $h = \overline{kn}$ középértéknél. Azé fog csökkenni, amelyik kn szorzata kisebb a $h = \overline{kn}$ középértéknél. A nagyobb kN által jellemzett fajta idővel egyeduralkodó lesz, a kisebb kN -nel rendelkező fajta kihál.

$$n_1(\infty) = 1, \quad n_2(\infty) = 0, \quad \text{ha } k_1 N_1(0) > k_2 N_2(0). \quad (\text{H8})$$



12. Hiperbolikus versengés

Természetesen egyenlő létszámú indítás esetén, amikor $N_1(0) = N_2(0)$, a nagyobb szaporodási állandójú változat győz, akárcsak az exponenciális esetben.

Mi történik, ha az egyensúly kialakulása után mutációval megjelenik egy tökéletesebb organizmus, minden eddiginél nagyobb k_0 szaporodási képességgel?

Az (L1) lineáris törvény esetén az új fajta szaporodni kezd, végül (L8) szellemében megtörténik az élettér újrafelosztása:

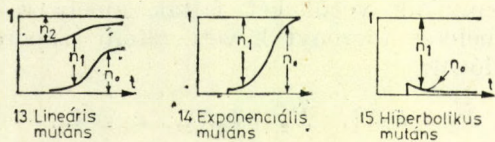
$$n_1 : n_2 : n_0 = k_1 : k_2 : k_0. \quad (\text{L9})$$

Legnagyobb területet most a magas k_0 értékű szuperváltozat hasít ki magának.

Az (E1) exponenciális törvény esetében (E8)-nak megfelelően egy idő után a legnagyobb k_0 szaporodási képességgel rendelkező fajta foglalja el az egész életteret, függetlenül a kezdeti egyed-számtól:

$$n_1 = n_2 = 0, \quad n_0 = 1. \quad (\text{E9})$$

A (H1) hiperbolikus szaporodás esetén annak a fajtának a koncentrációja nő a populációban, amelynek $k_i N_i$ szorzata a legnagyobb. Mivel a



k_0 szupermutánsnak csak egyetlen (vagy nagyon kevés) példánya van jelen, számára a $k_0 N_0$ szorzat kisebb, mint a korábban uralomra jutott, ugyan kisebb k_1 képességű, de nagy $k_1 N_1$ szorzattal rendelkező változat. Ezért n_0 csökkenni fog.

$$n_1 = 1, \quad n_2 = n_0 = 0 \quad (\text{H9})$$

végállapot áll vissza! A kölcsönös segítség (cross-feeding) az uralkodó fajtát végleges előnyhöz juttatja a kisszámban felbukkanó tehetségesebb trónkövetelővel szemben. Az egyszer kialakult dominancia stabil, a hiperbolikus szaporodás — a tranziciens kezdőszakasztól eltekintve — leblokkolja az evolúció lehetőségét.

Természetesen egyszerű matematikai modellekből nem szabad fenntartás nélkül rögtön messzemenő következtetéseket levonni. Eigen azonban érdekes gondolatot vetett fel: a hiperbolikus szaporodás konformista konzervatizmusa nem kínál-e magyarázatot a genetikai kód megmerevedésére és univerzalitására?

Vissza a paradicsomba!

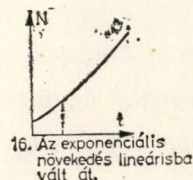
A Q β vírus genetikai információját 3600 betűből álló nukleinsav hordozza. Benne van rögzítve mindannak a receptje, amire szüksége van a vírusnak: a megtámadott sejt falát feloldó vegyület elkészítéséhez, a vírus nukleinsavjának másolatát nukleotid-elemekből összekapcsoló replikáz-enzim szintéziséhez stb. Sejtben a vírus kb. 30 perc alatt képes egy másolat készítésére.

Spiegelmann a Q β vírus hőérzékeny (temperatura-szenzitív) ts-1 törzsével a hetvenes években a következő kísérletsorozatot végezte el. Negyed cm^3 tápoldatot készített. (Ebben energiaszolgáltató cukor, a vírus felépítéséhez szükséges nukleotid-építőelemek és replikáz-enzim volt feloldva.) Az erőlevesbe 0,2 μg ts-1 nukleinsavat tett, amely ott (sejten kívül!) szaporodni kezdett, hiszen minden szükségeset készen talált. Spiegelmann 20 perc múlva 0,02 cm^3 -t kivett az oldatból és azt 0,25 cm^3 friss tápoldatba oltotta. Ezt 15-ször megismételte. Így fokozott szelekciós előnyt biztosított a vírus gyorsabban reprodukáló változatainak. Megfigyelte, hogy a tenyészet már a negyedik átváltás után elvesztette sejtfertőző képességét. Érthető: ha véletlen másolási hiba folytan kiesik a sejtfaloldó receptjének egyik-másik betűje, a vírust nem éri hátrány a tápoldatban, sőt szelekciós előnyhöz jut: a rövidebb nukleinsav-szál hamarabb lemásolódik.

Spiegelmann ezután fokozta a szelekciós nyomást: a kísérlet következő szakaszában 15-ször egymásután már 15 percenként vett 0,02 cm^3 min-

tát, amit 0,25 cm^3 friss tápoldatba csöppentett. Ezután 15 alkalommal 10 percre, majd ugyannyiszor 7 percre, sőt 15-ször 5 percre csökkentette az időt. A 75 átváltás drasztikus változást idézett elő a víruspopulációban. A 3600 betűs nukleinsav 550 betűre zsugorodott, önreprodukciós sebessége két és félszeresére nőtt. (A másolási sebességet radioaktív ^{32}P beépülésével mérte.) Később 180 betűre sikerült redukálni a reprodukáló nukleinsav-szalag hosszát! Ez a mini-nukleinsav már nemcsak sejtaloldó, de enzimtermelő képességét is elvesztette. A tápoldat paradicsomi körülményei közt a molekula (véletlen hibák, gyűrűkiesések formájában) kidobott minden nélkülözhető információt, hogy minimálisra kurtítsa a másolandó szöveget. Ily módon Spiegelmann reprodukált egy olyan minimolekulát, amilyen a Föld anorganikus eredetű tápanyagot (cukrot, vak fehérjéket) bőven tartalmazó óceánjában az elsők közt valósíthatta meg az önreprodukciót.

Érdekes a mini-nukleinsav paradicsomi viszonyok közt végbemenő szaporodásának görbéje. Először exponenciálisan emelkedett, amit tápanyagbőség esetén elvárunk az önmásoló struktúráktól: \dot{N}_N arányos N_N -nel, ahol N_N jelöli a nukleinsav-molekulák pillanatnyi számát. Később azonban a görbe egyenessé vált. Érthető, miért. A másolás lebonyolításához szükséges volt a replikáz segítsége. Amíg kevés nukleinsav volt, addig a tápoldatba helyezett replikáz győzte a munkát. De a nukleinsav-molekulák elszaporodásával a replikáz-molekulák váltak a szaporodás ütemét megszabó legszűkebb keresztmetszetté. A mini-nukleinsav nem tudott replikáz-fehérjét szintetizálni, így a replikáz-molekulák száma állandó volt. E molekuláknál sorbaálltak a másolásra váró nukleinsav-molekulák, és a változatlan számú replikáz dolgozott, ahogy csak tudott. Munkájuk üteme szabta meg a szaporodás állandósult sebességét.



A megfigyelés tanulsága: a replikációhoz kell nukleinsav-minta és kell az összekapcsolást elvégző fehérje. \dot{N}_N tehát N_N mellett N_F -től is függ.

Az élet kialakulása

Ilyen tapasztalatgyűjtés után visszatérhetünk eredeti problémánkhoz: a genetikai kód kialakulásához. Eigen nyomán felidézhetjük az élet kibontakozásának első szakaszait.

1. A fiatal Föld redukáló légkörében (CH_4 , NH_3 , H_2O) az ultraibolya sugárzás hatására többszörös kötéseket tartalmazó, tehát energiadús és polimerizációra hajlamos molekulák képződtek ($\text{HC}\equiv\text{N}$, $\text{H}_2\text{C}=\text{O}$). Ezeket a poláros molekulákat az eső belemosta az óceánba. Ott cukrok, aminosavak, adenin-típusú gyűrűk álltak össze belőlük, azok pedig vaktában kisebb fehérjékké, nukleinsavakká fűződtek össze. Az első nukleinsavak szintézisét és reprodukcióját a vak fehérjék katalizálták, megindult a nukleinsav (E2) exponenciális szaporodása. Mivel fehérjék csak anorganikus úton véletlenül keletkeztek, majd szét is estek, számuk korlátozott volt. A katalizátorhiány korlátozta a megsokasodott nukleinsavmolekulák \dot{N}_N szaporodási sebességét.

2. Szelekciós előnyhöz jutott a nukleinsav, amelynek — véletlen mutációk során kialakult — alkalmas gyűrűszekvenciája elősegítette a replikációhoz szükséges enzimek szintézisét. Az önmagukat reprodukálni képtelen fehérjék a Második Főtétel értelmében (a radioaktív bomlás-törvényhez hasonlóan) önként szétesnek:

$$\dot{N}_F = -HN_F,$$

de amikor a nukleinsavak megtanulták szintézisük irányítását,

$$\dot{N}_F = SN_N - HN_F.$$

A fehérje egyszerűbb a nukleinsavnál, gyorsabban termelődik. Hamar beáll a mindenkori nukleinsav-koncentrációnak megfelelő egyensúly.

$$\dot{N}_F = SN_N - HN_F = 0, \text{ innen } N_F = \frac{S}{H} N_N.$$

Nukleinsav reprodukciójához nukleinsav-minta és fehérje-katalizátor szükséges:

$$\dot{N}_N = k N_N N_F.$$

A fehérjemennyiség a nukleinsavmennyiséggel arányos, tehát

$$\dot{N}_N = k N_N \frac{S}{H} N_N, \text{ azaz } \dot{N}_N = K N_N^2.$$

($K = kS/H$.) A fehérjeszintézist felfedező nukleinsavak az exponenciális szaporodásról a hiperbolikus szaporodásra váltanak át!

3. Az egyik nukleinsav-molekula által termelt fehérje tovalebeghet az óceánban, egy másik nukleinsav reprodukáló tevékenységében segíthet (cross-feeding); ezt fejezi ki a hiperbolikus szaporodás. A legyártott fehérje távozása a híg oldatban veszteség a nukleinsav számára. Szelekciós előnyt szerez az a nukleinsav, amely maga közelében képes tartani az általa szintetizált fehérjét. Vaktában ingadozó betűsorrend véletlenül olyan nukleinsav-molekulát hozott létre, amely spontán hártvaképzésre hajlamos anyagot kezdett termelni (gondoljunk a szappanhabra). Ebből az anyagból zárt burok formálódott a nuklein-

sav körül, amely belsejében megőrizte a legyártott fehérjemolekulákat. Így bontakozott ki a sejtszerkezet. Már nem számít az odakünn úszkáló többi nukleinsav-molekula, a sejten belül állandó magas szintet vesz fel a fehérjekoncentráció: $N_F^0 = \text{állandó}$. A sejtosztódás ismét exponenciális törvény követ.

$$\dot{N}_N(t) = k N_F^0 N_N(t),$$

$$N_N(t) = N_N(0) \cdot \exp(k N_F^0 t).$$

Ez már az az élet, amelyet ma ismerünk.

A genetikai kód evolúciója

A kezdeti egyszerű nukleinsavak (vak fehérjék által katalizált) szaporodása exponenciális törvényt követett, így (E9) szerint képes volt evolúcióra. Az evolúció során döntő lépés volt az informált fehérjék (recept szerint készült enzimek) szintézisének feltalálása.

A fehérjeszintézissel együtt jelenik meg a nukleinsav \rightarrow fehérje átírást megszabó genetikai kód, és fejlődésnek indul. Ebben a szakaszban azonban hiperbolikus a szaporodás. Evolúcióra csak rövid ideig van mód: addig, amíg a legnagyobb kN szorzatot felmutató változat egyeduralkodó nem lesz. Ilyenkorra az összes többi változat eltűnik. A genetikai kódnak csak rövid idő jutott evolúcióra. A hiperbolikus törvény hamar leblokkolta a fejlődést, egyetlen változatot véglegesített és tett egyeduralkodóvá. Így válik érthetővé a genetikai kód univerzalitása, és az a tény is, hogy annak mai formája egy közel hárommilliárd éve befagyott döntő történeti pillanat emlékét őrzi.

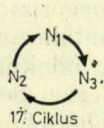
A kölcsönös segítésnél még hatékonyabb stratégia, amikor a nukleinsav-molekula körül sejtburkot biztosít kedvező kémiai környezetet. A sejt belsejében az eredeti tápdús óceán egy cseppje maradt fenn. Itt az önreprodukció függetlenül a többi nukleinsav-molekulától, a szaporodás ismét exponenciális. Újra megindulhat az evolúció, de többé nem érintheti a genetikai kódot. Hiszen a sejt olyan komplex organizmus, amelyben bármilyen kicsi kód módosítás az enzimek egész összekapcsolódó rendszerét hatástalanítaná. Minden kódmutációt azonnal kiküszöböl a természetes kiválasztás.

A kód nem változik többé, de a sejt belátatlanul gazdag fejlődéstörténetre vált képessé. Amiként a magyar nyelv akadémiai helyesírási szabályzatban rögzített szavait használva, a szókapcsolás szabályait tiszteletben tartva is az irodalmi és tudományos remekművek végtelen sorozata alkotható.

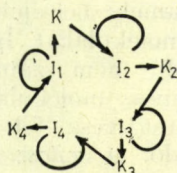
FÜGGELÉK

Az Eigen-féle hiperciklus

A biokémiai reakciók rendszerében sorozatba rendeződnek a vegyületek: az egyik léte feltétele a következő létrejöttének, felhasználva természetesen a környezet tápanyagait. Ezért lehetnek jelen szerves vegyületek vál-



17. Ciklus



18. Hiperciklus

tozatlan, sőt növekvő mennyiségben az élő szervezetben a Második Főtétel szerint elkerülhetetlenül folyó szét-
esés ellenére. A kémiai reakciók akkor alkotnak ön-
fenntartó rendszert, ha a sorozat ciklussá zárul: az utolsó
termék gondoskodik a sorozatkezdő vegyület (lehetőleg bő-
vített) újratermeléséről. A szervezet konkrét biokémiai
reakcióhálózatának tanulmányozása több ciklus felderít-
tett. Legismertebb a citrátkör, a Szentgyörgyi–Krebs-
ciklus.

Ha az egyes vegyületek molekuláinak számát N_1, N_2, N_3 jelöli, akkor a ciklus differenciálegyenlet-rendszere

$$\begin{aligned}\dot{N}_1 &= S_1 N_3 - H_1 N_1, \\ \dot{N}_2 &= S_2 N_1 - H_2 N_2, \\ \dot{N}_3 &= S_3 N_2 - H_3 N_3.\end{aligned}$$

Az egyenletrendszer ilyen alakba írható át:

$$\begin{bmatrix} \dot{N}_1 \\ \dot{N}_2 \\ \dot{N}_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -H_1 & 0 & S_1 \\ S_2 & -H_2 & 0 \\ 0 & S_3 & -H_3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_3 \end{bmatrix}.$$

A jobb oldali mátrix átlós alakra hozható. Főátlóban

$$\begin{vmatrix} -H_1 - k & 0 & S_1 \\ S_2 & -H_2 - k & 0 \\ 0 & S_3 & -H_3 - k \end{vmatrix} = \quad (D)$$

$$= S_1 S_2 S_3 - (H_1 - k)(H_2 - k)(H_3 - k) = 0.$$

sajátértékegyenlet k_i gyökei állanak.

$$U^{-1} \begin{bmatrix} -H_1 & 0 & S_1 \\ S_2 & H_2 & 0 \\ 0 & S_3 & -H_3 \end{bmatrix} U = \begin{bmatrix} k_1 & 0 & 0 \\ 0 & k_2 & 0 \\ 0 & 0 & k_3 \end{bmatrix}.$$

A differenciálegyenletet az U^{-1} mátrixszal szorozva

$$\begin{bmatrix} \dot{v}_1 \\ \dot{v}_2 \\ \dot{v}_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} k_1 & 0 & 0 \\ 0 & k_2 & 0 \\ 0 & 0 & k_3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \\ v_3 \end{bmatrix}, \text{ azaz } \begin{cases} \dot{v}_1 = k_1 v_1, \\ \dot{v}_2 = k_2 v_2, \\ \dot{v}_3 = k_3 v_3. \end{cases}$$

adódik, ahol $(N_i) = U(v_i)$. Az új egyenle' ek megoldása

$$\begin{aligned}v_1 &= a e^{k_1 t}, & N_1 &= U_{11} a e^{k_1 t} + U_{12} b e^{k_2 t} + U_{13} c e^{k_3 t}, \\ v_2 &= b e^{k_2 t}, & N_2 &= U_{21} a e^{k_1 t} + U_{22} b e^{k_2 t} + U_{23} c e^{k_3 t}, \\ v_3 &= c e^{k_3 t}, & N_3 &= U_{31} a e^{k_1 t} + U_{32} b e^{k_2 t} + U_{33} c e^{k_3 t}.\end{aligned}$$

Egy idő után — a kiindulástól függetlenül — a domi-
náns tag exponenciálisan nő, kitevője a k_1, k_2, k_3 szá-
mok legnagyobbika, k lesz:

$$N \approx A_i e^{kt}.$$

(k a (D) egyenlet legnagyobb gyöke.) Ha pl. $H_1 = H_2 = H_3$
és $S_1 = S_2 = S_3$, akkor a (D) egyenlet

$$S^3 - (H - k)^3 = 0$$

alakú lesz, amelynek legnagyobb megoldása $k = S - H$.
A ciklus által termelt anyagok mennyisége exponenciálisan
gyarapodik, következésképp a ciklus evolúcióra képes.

Ha a ciklus minden egyes lépése egyszerű kémiai
reakció, akkor N_2 azt kapja, amivel N_1 fogy. A Második
Főtétel szerint veszteség is fellép: $H_1 N_1 > S_2 N_1$. Vi-
szont $S < H$ esetén $k < 0$, a ciklus elhal. Az önfenntar-
tó ciklus feltétele, hogy katalizáló lépéseket is tar-
talmazzon, pl. N_1 -ből egyetlen molekula sokkal növelje
az N_2 készletet, feltétlenül többel, mint amivel fogy
(nyersanyagként is, termodinamikai disszipáció folytan
is). $H_1 N_1 < S_2 N_1$ esetén $k = S - H > 0$, a ciklus bő-
vítetten újratermeli önmagát.

Az élő organizmusok önreprodukálásának lényege,
hogy új nukleinsav termeléséhez nukleinsav mintát és
katalizáló fehérjét igényel. Az enzimefehérje viszont a
nukleinsavban lévő recept leolvása alapján szintetizál-
ódik. Ezt a folyamatot Eigen hiperciklussal modellezte.
Az I_1, I_2, I_3, I_4 információhordozó molekulák mind-
egyike önmásolással szaporodik. I_i tehát I_i -vel arányos,
de az önmásoláshoz egy K_i katalizátor is szükséges.

$$\begin{aligned}\dot{I}_1 &= s_1 I_1 K_1 - h_1 I_1, \\ \dot{I}_2 &= s_2 I_2 K_2 - h_2 I_2, \\ \dot{I}_3 &= s_3 I_3 K_3 - h_3 I_3, \\ \dot{I}_4 &= s_4 I_4 K_4 - h_4 I_4.\end{aligned} \quad (I)$$

($A - h_i I_i$ tagok az információhordozók termodinamikai
szétesését veszik figyelembe.) Az egyes K_i katalizátorokat
a sorozat előző I_{i-1} információhordozója termeli. K_i
természetesen magától el is bomlik.

$$\begin{aligned}\dot{K}_1 &= -H_1 K_1 + S_1 I_4, \\ \dot{K}_2 &= -H_2 K_2 + S_2 I_1, \\ \dot{K}_3 &= -H_3 K_3 + S_3 I_2, \\ \dot{K}_4 &= -H_4 K_4 + S_4 I_3.\end{aligned} \quad (K)$$

A katalizátormolekulák kisebbek, mint az információ-
molekulák, ezért sebesebben képződnek: $S_i \gg s_i$. Így a
(K) differenciálegyenlet-rendszer gyorsabban bekövet-
kező fejleményeket ír le, mint az (I) differenciálegyenlet-
rendszer. K hamarabb telítődik ($\dot{K} \approx 0$ lesz), mint
ahogy I értéke változik. Így

$$K_i \approx (S_i / H_i) I_{i-1}$$

írható. Ezt (I)-be helyettesítve a következő differenciál-
egyenleteket kapjuk:

$$\begin{aligned}\dot{I}_1 &= \sigma_1 I_4 I_1 - h_1 I_1, \\ \dot{I}_2 &= \sigma_2 I_1 I_2 - h_2 I_2, \\ \dot{I}_3 &= \sigma_3 I_2 I_3 - h_3 I_3, \\ \dot{I}_4 &= \sigma_4 I_3 I_4 - h_4 I_4.\end{aligned}$$

($\sigma_i = s_i S_i / H_i$.) A jobboldalon I -ben másodfokú tagok is
szerepelnek! Ha az egyenletrendszert számítógéppel
megoldjuk, véges idő alatt végtelenbe futó megoldást
kapunk. A hiperciklus hiperbolikusan szaporodik! Ebből
következik, hogy a hiperciklus konzervatív. Katalizált ön-
reprodukcióra képes információhordozó molekulák olyan
rendszere, amely a katalizátorokat maga termeli, nem képes
korlátlan evolúcióra.

Az evolúciós zsákutcából csak úgy lehet kitörni,
hogy az információ eredetileg közömbös szakaszán vé-
letlen betűingadozások révén kialakul a sejtfa építésé-
nek receptje. Minden egyes sejtben csupán egyetlen in-
formációmolekula lesz. Ha pedig a (K) differenciálegyen-
letbe $I_1 = I_2 = I_3 = I_4 = 1$ írunk, annak telítési meg-
oldása a sejt katalizátorkészletét jellemző $K_i^* = S_i / H_i$
állandó lesz. Ezáltal az ($I - K$) egyenletrendszer hiper-
bolikusból exponenciálissá változik. A sejtbe zárt $I - K$
rendszer újra képes evolúcióra.

A félvezető detektor tulajdonképpen szilárdtest ionizációs kamra, mely széles energiatartományon belül és a detektált sugárzás fajtájától függetlenül lineárisan konvertálja a beérkezett sugárzás energiáját szabad töltéshordozók (elektron-lyuk párok) formájában töltéssé a detektor érzékeny térfogatában. Ez rendszerint egy p-n átmenet (esetleg fém-félvezető vagy p-i-n szerkezet) záróirányú előfeszítéssel létrehozott kiüritett tartománya. Az érzékeny térfogatban létrehozott elektromos tér segítségével összegyűjtve a töltéseket, egy hasznos áramimpulzust kapunk, a nyugalmi állapotban folyó visszáramra szuperponálódva.

A félvezető detektor minősége — ez szinte kizárólagosan az energia felbontó képességet jelenti — több tényezőtől függ: a sugárzás által a detektorban keltett „jel” nagyságától, a feldolgozó elektronika zajától (minél nagyobb a jel, relative annál kisebb az elektronikus zaj hatása!), a detektorban keltett töltések számának ingadozásától és még ezen felül az elektródra begyűjtött töltések számának szórásától.

Az egy töltéshordozó pár keltéséhez szükséges energia (ε) szoros kapcsolatban van a tiltott sáv szélességével (E_g): $\varepsilon \approx 2,7 E_g + 0,6 \text{ eV}$. A detektor célra használt félvezetőkre (lásd a táblázatot) $\varepsilon \approx 3-10 \text{ eV}$, ugyanakkor gáz-számlálókra a hasonló mennyiség $\sim 30 \text{ eV}$, szcintillációs számlálóra pedig $\sim 300 \text{ eV}$ (ez utóbbiban a konverzió ráadásul nem is lineáris). Ez azt jelenti, hogy azonos energiánál a félvezető detektor adja a legnagyobb jelet. Az energiaátadás sajátos mechanizmusából következően a keltett töltések számának (N) ingadozása nem $\pm \sqrt{N}$ lesz, hanem csak $\pm \sqrt{FN}$

ahol F az ún. Fano faktor, értéke $0 < F < 1$. Pontos mérések még csak Si-ra és Ge-ra vannak, ahol viszont egészen kis F értékeket kaptak (0,08 ill. 0,05).

Az elektronikus zaj szempontjából — eltekintve az egészen kis zajú röntgenspektrométerektől — a legfontosabb a detektor alapárama (az áramzaj az áram értékének négyzetgyökével arányos), és a detektor kapacitása (értékével lineárisan változik a zaj/jel arány). Az áramot tekintve nagyon lényeges a tiltott sáv szélessége, mivel $i_d \sim \exp(-E_g/kT)$ szerint változik. Ez azt jelenti, hogy pl. szobahőmérsékleten csak az $E_g \gtrsim 1,2 \text{ eV}$ tiltott sáv szélességű detektorok működtethetők jó feloldással. A kapacitás szempontjából viszont a nagy dielektrikus állandójú, nagy felületű és vékony érzékeny térfogattal rendelkező detektorok rendelkeznek nagy zajjal.

Az alapanyaggal szemben a legkomolyabb követelményt a detektorban keltett töltések jó hatásfokú begyűjtése jelenti. Ugyanis az alapanyagban már rendkívül kis koncentrációban ($\sim 10^{-9}$ rész) jelenlevő szennyezés, rácshiba, csapdaként szerepelhet a töltéshordozók számára: a csapda időlegesen befogja a töltéshordozót. Az elengedés ideje a csapda mélységétől és a hőmérséklettől függ, mivel ez termikusan aktivált folyamat. Ezzel kapcsolatban meg kell említeni, hogy a csapda mélységének milyen nagy a jelentősége. Sekély csapdák (pl. P, As, Ga, Li stb.), gyorsan leadják a befogott töltést, így hatásuk legfeljebb a töltéshordozók mozgékonyságának látszólagos csökkenésében mutatkozik. Közepes mélységű csapdákban (ez a legáltalánosabb eset) már a begyűjtési

Táblázat

Nukleáris detektor célra felhasználható elemi és kétkomponensű félvezetők fontosabb adatai, illetve a belőlük készített detektorokkal eddig elért legjobb eredmények (1978 végén)

Félvezető	Z	E_g [eV]	L [cm]	Max. vastagság d_{max} [mm]	Max. térfogat V_{max} [cm ³]	Relatív foto-csúcs hatások Ge = 1	Legjobb spektrometriai feloldás fotonokra [eV]					
							6 keV	60 keV	120 keV	660 keV	1330 keV	
Elemi félvezetők	Si	14	1,11	10^2-10^3	5	5	—	130*	400*	550*	—	—
	Ge	32	0,66	10^2-10^3	15	130	1	134*	300*	420*	920*	1 300*
	Gyémánt	6	5,4	10^{-1}	0,3	10^{-3}	—	—	—	—	—	—
Nagy fotohatásfokú, szobahőmérsékleten haszn. bináris f. vez.	1. AlSb	13-51	1,62	10^{-2}	—	—	13	—	—	—	—	—
	2. InP	49-15	1,35	10^{-4}	—	—	?	—	—	—	—	—
	3. ZnTe	30-52	2,25	10^{-4}	—	—	?	—	—	—	—	—
	4. CdTe	48-52	1,50	1	3	0,5	6	650	1600	3800	7500	35 000
	9. HgI	80-53	2,20	1	0,5	0,1	25	450	1200	2000	4500	60 000
Egyéb	GaAs	31-33	1,43	10^{-1}	0,2	10^{-3}	1	?	2000 640*	?	—	—

* ~ 100 K hőmérsékleten

idővel összemérhető ideig tartózkodnak a töltéshordozók, így ezek hatása töltésbegyűjtési veszteséget jelent. Nagyon mély csapdák pedig gyakorlatilag le sem adják az egyszerűen már befogott töltést. Ez azt jelenti, hogy a csapdák idővel teljesen feltöltődnek, s így egy nem kívánatos tértöltés alakul ki, amely a térerősséget annyira lecsökkentheti, hogy töltésbegyűjtés egyáltalán nem történik. Ez a jelenség a polarizáció, mely főleg a széles tiltott sávú félvezetőkre jellemző.

Közepes mélységű csapdáknál maradványként mondhatjuk, hogy a töltésbegyűjtési veszteség a detektor vastagságának (d) és a töltéshordozók szabad úthosszáinak ($L = E\mu\tau$, ahol E az elektromos térerősség a detektorban, μ a töltéshordozó mozgékonyasága, τ pedig az élettartama, a befogásig átlagosan eltelt idő) a viszonyával (d/L) arányos. A töltéshordozóknak ez a vesztesége nemcsak egyszerűen csökkenti a „jel nagyságot”, hanem feloldásromlást is okoz. Ezért a jó feloldás feltétele, hogy $L \gg d$ legyen. Ha ez nem teljesül, akkor további feloldásromlást okoz a detektor alapanyagának inhomogenitása (L értéke helyről helyre változik). Hogy érzékeltségük ezek mennyire komoly igények az alapanyaggal szemben, megjegyezzük, hogy a mikroelektronikai félvezető eszközök szempontjából is érvényesek ezek a követelmények de ott a vastagság 10^3 – 10^4 -szer, a térfogat pedig akár 10^7 -szer is kisebb.

A rossz töltésbegyűjtésnek egyéb következménye is van: különböző energiáknál — melyek a detektor különböző mélységeiben történő elnyelődést jelentenek — különböző lesz a töltésbegyűjtés, ami azt jelenti, hogy az illető detektorral felvett spektrumban a csúcshelyzet-energia összefüggés nem lesz lineáris.

Meg kell még említeni, hogy gyakorlatilag a félvezető detektor célra használt félvezetőkre a tiltott sáv szélességére létezik egy felső korlát is, kb. $2,5$ eV. Ugyanis széles tiltott sávú félvezetőkben csökken a töltéshordozók mozgékonyasága (μ), ezáltal a szabad úthossz is (L), mivel nő a töltéshordozóknak a ráccsal történő ütközési valószínűsége.

Összefoglalva azt mondhatjuk, hogy a jó detektorral szemben támasztott követelmények: kis energia-töltés konverziós tényező (ϵ), kis Fano faktor (F) nagy mozgékonyaság (μ), kis detektorzaj, elhanyagolható csapdázás (nagy τ), és igen gondos detektor készítmény technológia.

Ezek alapján nem véletlen, hogy a két elemi félvezető, a Si és Ge minden tekintetben mind a mai napig és valószínűleg még nagyon sokáig a legjobb félvezető detektor alapanyag marad. Ugyanis a kis E_g következtében az ϵ , F és μ paraméterek eleve optimálisak, a kristálynövesztésben 30 évi tapasztalat áll rendelkezésünkre (bár a csapdázás okai még ma sem egészen tisztázottak), a detektor zajait pedig hűtéssel lehet csökkenteni. A táblázat szerint a töltésbegyűjtés szempontjából egészen imponálóak a szabad úthosszra (L) vonatkozó adataik. Nagy fejlődést jelentett, hogy a 70-es évek elejétől sikerült olyan tiszta, közel intrinsic Ge-ot

növesztetni ($\sim 10^{10}/\text{cm}^3$ szennyező), hogy a szennyező Li-al történő kompenzációja (driftelés nélkül is néhány mm-es, sőt cm-es vastagságú kiürített réteg (érzékeny térfogat) hozható bennük létre néhány 100 V feszültséggel. A Li-driftelés elmaradása miatt ezek a detektorok szemben az ún. Ge(Li) detektorokkal üzemelésen kívül nem igényelnek folyékony nitrogénes hűtést. Sajnos a Si-detektorok készítésénél még elkerülhetetlen a Li-driftelés ha nagy érzékeny térfogatot akarunk elérni, ezek viszont szerencsére nem károsodnak hűtés nélkül sem.

Az elemi félvezetők közül újabban ismét történeken próbálkozások a gyémánttal, sajnos itt az alapanyag minőségét jelenleg még nem tudjuk befolyásolni (természetes gyémánt). Széles tiltott sávja következtében viszont 500 – 600 °C-on még működőképes, ezenkívül külső behatásokkal szemben is rendkívül ellenálló. Az α -ón pedig, melyet mindeddig nem sikerült megfelelő minőségben előállítani, még nem került kipróbálásra. Igen keskeny tiltott sávja miatt ($\sim 0,08$ eV), azonban csak folyékony He hőmérsékleten lehetne üzemeltetni.

Kimerítve a kevés számú elemi félvezetőt, a további kutatás új alapanyagok után csak a félvezető vegyületek irányában történhet. A két komponensűnél bonyolultabb vegyületeket eleve kizárhatjuk, hiszen majdnem tökéletes egykristály előállítására csupán termodinamikai okokból is nehéz: a különböző komponensek vakanciái (üres rácshely) miatt a kristály tele lesz rácshibákkal. A bináris félvezető vegyületek vizsgálatánál is figyelembe kell vennünk, hogy az éppen említett ok miatt még két komponens esetén sem fogunk tudni olyan vagy jobb eredményt (feloldást) elérni, mint Si vagy Ge-al.

Így a kutatás csak olyan irányban folyhat, amit a Si és Ge nem „tud”: például magasabb (szoba vagy afölötti) hőmérsékleten való működés, nagyobb hatásfok γ -sugárzásra (nagyobb fotoelektromos abszorpció), vagy mindkettő. Ha ez utóbbi kettős követelménynek eleget tevő alapanyagot keresünk, akkor igényeink a következők lesznek: $1,5$ eV $\lesssim E_g \lesssim 2,5$ eV (a már említett okok miatt) és bármely komponens rendszáma $Z > 50$ legyen (ugyanis a fotoeffektus valószínűsége Z^5 -el arányos). Ezeket a követelményeket csak 14 bináris félvezető elégíti ki (HfS₂, HgS, InS, OsS₂, Sb₂S₃, SnS₂, CdSe, La₂Se₃, WSe₂, CdTe, BiI₃, HgI₂, SbI₃, ReI). Sajnos a töltéshordozók (elméleti) mozgékonyasága a CdTe kivételével nagyon kicsiny, ami azt jelenti, hogy csak igen nagy τ élettartam esetén lehetne nagy szabad úthosszat elérni ($L = \mu\tau E$). Mivel a τ élettartam csakis az egykristály tökéletességétől, tisztaságától függ, ezért az egyes anyagok gyártástechnológiájának tökéletlensége miatt (kivéve a HgI₂-t) ez egyelőre lehetetlen.

Ha azonban lejjebb adjuk igényeinket és megelégedünk azzal, hogy csak az egyik alkotó rendszáma legyen nagyobb 50-nél, akkor valamivel kedvezőbb a helyzet, egyben a szobajöhethető vegyületek

száma is nagyobb. Mivel általánosságban igaz, hogy a töltéshordozók közül a lyukak mozgékony-sága mindig kisebb mint az elektronoké (néha 10-szer, sőt 100-szor), ezért mint korlátozó tényező, a lyukak mozgékony-sága alapján célszerű őket rang-sorolni. Eszerint az első kilenc bináris félvezető a következők: AlSb, InP, ZnTe, CdTe, WSe₂, CdSe, BiI₃, Cs₃Sb, HgI₂. Az elméleti számítások és modellezések szerint az AlSb fölényesen vezeti ezt a mezőnyt. Sajnos amint a táblázatból is látszik, a legtöbbet ígérő alapanyagokon még nem produkáltak értékelhető spektroszkópiai eredményeket. Ennek oka — ismételtelen — az, hogy nem sikerült kellő tisztaságú és tökéletességű (vagy megfelelő méretű) egykristályokat előállítani. Viszont a 4. helyen álló CdTe és a 9. HgI₂ a mindössze 10–15 éves tapasztalatok eredményeképpen már egészen jó, ún. detektor-minőségben állítható elő. A táblázat adatai szerint mindkét anyagban cm nagyságrendű szabad úthosszat értek már el. A HgI₂ esetében azonban rendkívül kicsi a lyukak mozgékony-sága, így egyelőre csak vékony (néhány tized mm-es) kristályokon érhető el jó töltésgyűjtés, ami a nagy átlagrendszáma ellenére csak viszonylag kis energiák (kb. 600 keV alatt) mérését teszi lehetővé. Ugyanis egy eddig nem említett követelmény, hogy a γ -sugárzás elnyelése közben a detektorban első lépésként keletkező nagy energiájú fotoelektron hatótávolságánál a detektor legyen lényegesen vastagabb mert ez a fotoelektron csak így tudja átadni teljes energiáját kis energiájú elektron — lyuk pároknak. (Elvben nem jelentene problémát az egyik töltéshordozó kis mozgékony-sága, ha félgömb alakú detektort használnák, ahol a süveg lenne az az elektróda, ahová ezen lassú töltéshordozóknak kellene felfutniuk, míg az ellenelektróda a körlap centrumában lenne és a besugárzás is a körlapra merőlegesen történne. Ebben az esetben ugyanis a feloldást a gyorsabb töltéshordozók szabnák meg.) Hasonló a helyzet az egyéb kategóriába tartozó (mindkét komponens rendszáma kisebb mint 50), néhány éve még perspektivikusnak látszó GaAs esetében: itt még az elektronok mozgékony-sága is csak igen vékony epitaxiális rétegekben kielégítő. Ez azt jelenti, hogy legfeljebb röntgensugárzás mérésére használható.

Amint a bevezetőben említették alapján várni lehetett, a széles sávú félvezetőkben két jellegzetes probléma jelentkezik: a polarizáció (mély csapdák) és az alapanyag inhomogenitása (rövid szabad úthossz). Ezek megszüntetése szintén a csapdasűrűség csökkentésével, azaz a kristálynövesztési technológia tökéletesítésével érhető csak el. Úgy tűnik, hogy ezen a téren mind a CdTe, mind a HgI₂ esetében jelentős előrelépést sikerült elérni az utóbbi kb. 2 évben.

Összefoglalva azt mondhatjuk, hogy igazán jó feloldású félvezető detektorokat csak Si és Ge-

ból lehet készíteni, amelyeket azonban folyékony nitrogén hőmérsékleten kell üzemeltetni. A szoba-hőmérsékleten is működő és a γ -sugárzásra jó hatásfokú félvezetők közül a legalkalmasabb az AlSb lenne, ez azonban még nem állítható elő megfelelő minőségben. Jelenleg ezen a területen a CdTe és HgI₂-vel érték el a legjobb eredményeket (lásd a táblázatot).

Mint láttuk az új alapanyagok alkalmazásánál a legnagyobb problémát a töltésgyűjtés jelenti, aminek megoldása igen nehéz feladat. Éppen ezért a legújabb kutatások arra irányulnak, hogy olyan félvezető detektort készítsenek, amelyben nem a keltett, pontosabban nem az elektródokra begyűjtött töltést kell mérni.

Az egyik lehetőség az ún. izoelektronos szcintillációs detektor. Ha a félvezető rácsába olyan szennyezőt építünk be, amelynek elektronszerkezete hasonló az alaprácséhoz, akkor a szennyező atom körül rövid hatótávú potenciálgödör keletkezik, melyben annak semlegessége miatt akár elektron, akár lyuk befogódhat, s odavonzva ellenkező töltésű párját, fénykibocsátással rekombinálódhatnak. Ennek a folyamatnak a hatásfoka — különösen hűtve — nagyon jó: kb. 40% fluoreszcens hatásfok érhető el (NaI esetén 300 K-en 13%). Túlságosan biztató eredmények azonban még itt sem születtek. Te-al szennyezett CdS-on 1,7 és 6,7%-ot értek el 300 K, illetve 157 K hőmérsékleten (kicsi a gödör mélysége, nagy a termikus legerjesztődés), feloldásban pedig a NaI-al azonos eredményt. Nagy előnye viszont, hogy egészen rendkívüli sugárterhelés esetén is lineáris.

Egy másik elképzelés szerint a detektort mikrohullámú tápvonalba építenék be, s mérnék azt a teljesítményt, amelyet a detektor a sugárzás által benne keltett töltéssűrűség mellett elvon a nagyfrekvenciás térből. A nagy frekvencia miatt a mérés néhány periódusa alatt a töltéshordozók száma sem rekombináció, sem pedig csapdába esés által nem csökkenne.

Amint azonban a feltételes mód is mutatja, konkrét kísérleteket még nem végeztek ezzel kapcsolatban.

IRODALOM

- [1] R. A. Meyer, K. G. Tirsell, G. A. Armantrout, Proc. ERDA X- and Gamma-Ray Symp., Ann Arbor, Michigan, May 19–21 (1976) (Conf. 760539), 40–50. oldal
- [2] G. A. Armantrout, S. P. Swierkowski, J. W. Shero-man, J. H. Yee, IEEE Trans. Nucl. Sci. NS-24, No. 1 (1977) 121–125
- [3] G. L. Miller, IEEE Trans. Nucl. Sci. NS-19, No. 1 (1972) 251–259
- [4] G. Bertolini, F. Cappellani, G. Restelli, Nucl. Instr. Methods 112 (1973) 219–228
- [5] P. Siffert, Nucl. Instr. Methods 150 (1978) 1–12
- [6] M. Schieber, I. Beinglass, G. Dishon, A. Holzer, G. Yaron, Nucl. Instr. Methods 150 (1978) 71–77