

A tér és időbeli heterogenitás szerepe az  
együttműködés ökológiájában és evolúciójában

ZÁRÓJELENTÉS

Dr. Kun Ádám  
témavezető

Dr. Oborny Beáta  
vezető kutató

2004-2007

## **Átmenetek**

Az OTKA posztdoktori ösztöndíj 3 éve karrierem szempontjából több szinten is az átmenetekről szólt. Egyrésztől átmenet volt doktori képzés kötöttebb kutatása és a posztdoktori szint önállóbb, saját kutatási irányokat felfedő vizsgálódásai között. Másrésztől átmenetet képezett a kutatási érdeklődésem fő irányvonalát tekintve. Szakdolgozatomat és doktori disszertációm klonális növények forrásmegosztásából írtam. Ezen kutatási irány még képviseltette magát jelen kutatási periódusban, s bár nem szándékosom teljesen elhagyni, de a hangsúly más területekre helyeződött át. Mindenekelőtt az együttműködés evolúciójának és ökológiájának vizsgálatával foglalkoztam, ami OTKA posztdoktori kutatásom fő témája volt. A két kutatási irányvonalat egyrésztől az alkalmazott azonos módszer - térben explicit populációdinamikai modellezés – köti össze, másrésztől a hasonló kérdés: mikor érdemes együttműködni.

A kutatási periódus alatt egy további új kutatási irányba is belefogtam, nevezetesen az élet keletkezésének kutatásába. Az elvégzett kutatások főleg a korai evolúció „RNS világnak” nevezett szakaszára fókuszáltak, amelyben feltételezhetően RNS molekulák látták el mind az örökítő anyag, mind az enzim szerepét.

A következőkben bemutatom – a már leközölt eredményeknél rövidebben, a le még nem közölteknél bővebben – a három év alatt elért tudományos eredményeket. Az eredményeket ez idáig 7 folyóirat közleményben (összesített impakt faktoruk 43,654, s 19 független idézetet kaptunk rájuk eddig), s 2 könyvfejezetben publikáltuk. 2 további cikk van benyújtva, s 5 benyújtásán dolgozunk még.

A teljes publikációs listám megtekinthető, illetve a közlemények letölthetők a honlapomról: <http://ramet.elte.hu/~ramet/staff/Ka/kapublication.html>

## **Klonális forrásmegosztás ökológiája és evolúciója**

### **Klonális munkamegosztás térben explicit modellezése klonális növényekben**

Azon klonális fajokban, amelyekben a megtelepedett rametek fiziológiai összeköttetésben maradnak, lehetőség van a térbeli munkamegosztásra. A térbeli

munkamegosztás esetünkben azt jelenti, hogy egyazon klón különböző mikroélőhelyen levő rametjei a lokálisan gazdagabb forrás felvételére specializálódhatnak. Egy térben explicit szimulációs modell segítségével vizsgáltuk, hogy a két forrás milyen tér-időbeli eloszlása mellett előnyös a térbeli munkamegosztás a források egyszerű megosztásával szemben. A modell a kísérletes eredményre erősen támaszkodva erősen kiterjeszti azokat az élőhelytípusokat, amelyekben a klonális munkamegosztás előnye vizsgálható. Az eredmények alapján elmondható, hogy – az elvárásnak megfelelően - időben változatlan élőhelyen a munkamegosztás előnyös, viszont időben változó élőhelyen is több esetben előnyösnek bizonyult a munkamegosztás, az irodalomban levő ezzel ellentétes hipotézisek ellenére. Természetesen igen jelentősen változó környezetben az egyszerű forrásintegráció a jobb stratégia. A két forrás negatív autókorrelációja mellett megint a munkamegosztás lesz előnyös.

A modell megalkotása során egy sokkal általánosabb kérdéskör problémája került a felszínre. Nevezetesen a központi szabályozás nélküli moduláris rendszerekben az információszerzés, információ megosztás és információ feldolgozás kérdésköre. A fenti modellben igen hasonlóan viselkedik két munkamegosztásra képes stratégia: az „egyszerű”, amelyben a rametek a számukra hozzáférhető lokális források alapján döntenek el a specializációjuk mértékét, illetve a „koordinált” stratégia, amelyben a rametek specializációja függ a többi ramet állapotától. Érdekes, hogy a sokkal egyszerűbb stratégia a legtöbb vizsgált esetben legalább olyan jól, s esetenként jobban, teljesített, mint az összetettebb stratégiát alkalmazó másik stratégia. Megvizsgáltuk, hogy mely környezetekben van szükség az összetettebb döntésmechanizmusra.

- Magyar G., Kun Á., Oborny B. és Stuefer, J. Division of labour in a spatially and temporally heterogeneous environment. *New Phytologist* **174**(1): 182-193
- Magyar G., Kun Á., Oborny B. és Stuefer, J. Comparison of plastic strategies in a spatially and temporally heterogeneous environment: Being smart is not always better. (*munkacím, előkészületben*)

### **Klonális integráció / dezintegráció evolúciója**

A klonális növények kutatása a jelenség felismerését követően szinte kizárólag a klonális integráció (tápanyagosztás) evolúciós előnyét vizsgálta. Ennek alapja, hogy a kooperatív viselkedés megjelenése egyes esetekben (állatok, ember) nehezen magyarázható. Klonális növényeknél azonban a rametek egyazon genetikai egyedhez tartoznak, s így a köztük megfigyelt együttműködés egyáltalán nem meglepő (ahogy egy fa ágai közöttit sem

tartjuk annak). Továbbá a klonális integrációval szemben a dezintegráció (önzőnek bélyegzett jelleg) a levezetett tulajdonság, azaz ennek az evolúciója kérdéses. Rendkívül kevés tanulmány feszegeti a klonális dezintegráció evolúciós előnyét. A 8. Klonális Növények Konferencián (Pärnu, Észtország) előadottak alapján érik egy paradigmaváltás. Egy rövidebb tanulmány keretében – főleg saját – modellek alapján próbálom újraértékelni a klonális dezintegráció evolúciós előnyét. A meglevő – szűkös – adatok alapján úgy tűnik, hogy a klonális szétválás evolúciós mozgatórugója a kapcsolóstruktúrák valószínű, külső hatások általi szétszakítása (például taposás vagy herbivória által). Ahogy azt doktori disszertációmban kifejtettem, a dezintegráció egyes heterogén környezetekben előnyös, viszont itt a fiziológiai függetlenedést nem kell követnie fizikai szétválásnak, s így a fiziológiai integráció szükség esetén visszaállítható (erre kísérletes bizonyíték is ismert). A dezintegrációt előnyösnek tartották a patogénekkal szembeni védekezésben, ellenben ez a feltevést kísérletes és modell tanulmányok nem teljesen támogatják.

Összefoglalva eljött az idő, hogy kritikusan átértékeljük a kutatási irányokat, s új modelleket építsünk, amelyekkel a klonális dezintegráció előnyei vizsgálhatóak.

A témában egy közlemény van benyújtva:

- Kun Á. Why split? - Evolutionary forces leading to clonal disintegration (*előszületben*)

## **Az együttműködés evolúciója strukturált populációkban**

### **Aszinkron hótorlasz játék szinergisztikus hatással mint az együttműködés egy modellje**

A hótorlasz vagy gyáva nyúl játék új paradigmaként jelent meg a nem rokon együttműködés tanulmányozásában. Ebben a játékban a rabok dilemmájával ellentétben az együttes csalás a legrosszabb kimenet. Több jelenség, például a szülői gondoskodás, a predátor megfigyelés, a kooperatív vadászat vagy a territórium védelem, írható le megfelelően a hótorlasz játékkal. A modellben három előfeltevéssel éltünk: (1) A játékosok véletlenszerű sorrendben döntenek a stratégiájukról, s nem egyszerre, ahogy a játékokban bevettebb, de biológiailag nem valóságos. (2) Az együttműködésből eredő előny több, mint az egyedi befektetések összege, azaz szinergisztikus hatás van. (3) A populáció strukturált (alacsony diszperzió, térbeli elszigeteltség vagy csoportalakítás).

Teljes együttműködést abban az esetben tapasztalunk, ha a populáció struktúrált, s az együttműködés szinergiája elég magas a költségéhez képest. Máskülönben csak az egyik játékos fogja állni az együttműködés költségét.

Eredményeink jól illeszkednek a megfigyelésekre. Predátor figyelésnél nem feltételezhető, hogy több megfigyelő jelentősen növelné a predátor észrevételének esélyét a költségéhez képest, s így általában csak egy őr van. Territórium védelemnél ellenben a szinergizmus elképzelhető, s teljes együttműködés is megfigyelhető például oroszlánok territórium védelmében. Együttes vadászat olyan esetekben figyelhető meg, amikor az együttműködés előnye elég nagy (nagyobb préda) és például csimpánzok esetében az egyedek külön-külön rossz vadászok. Ilyen szituációban a szinergizmus fontos szerepet kap. A populáció struktúra hiánya, például kleptoparazitizmusnál, megakadályozza a teljesen kooperatív viselkedés kialakulását. Mindkét feltétel (populáció struktúra és szinergizmus) együttes megléte esetén várunk teljes együttműködést.

- Kun Á., Boza G. és Scheuring I. Asynchronous snowdrift game with synergistic effect as a model of cooperation. *Behavioural Ecology* **17**:633-641

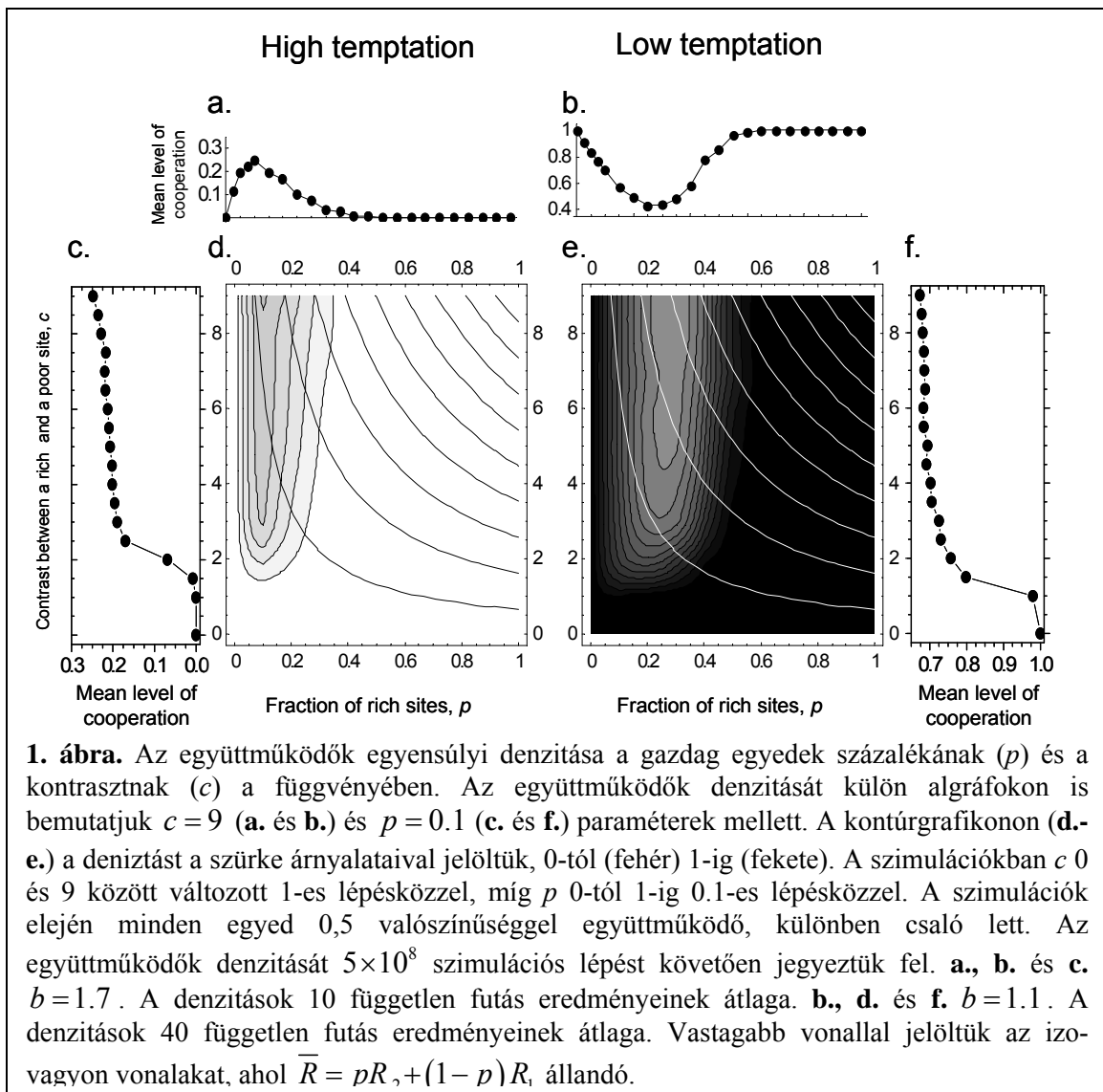
### **Forrásheterogenitás elősegíti az együttműködést**

A társadalmi dilemmák széles köre írható le a közjó játékkal. A játékban  $n$  egyednek fejenként  $R_1$  forrás áll rendelkezésére, s mindenki dönthet, hogy ebből mennyit szán a közjóra (együttműködik), s mennyit tart meg magának (csal). A közösbe beadott forrás felszorozódik  $r$ -rel ( $1 < r \leq n$ ), s mindenki egyenlően részesül belőle, függetlenül a befektetésétől. Mindenki akkor járna a legjobban, ha mindenki beadná a teljes rendelkezésére álló forrást a közösbe ( $R = r \cdot R_1 \cdot n/n$ ). Ez viszont alacsonyabb, mint amit egy csaló kaphat, ha van, aki együttműködött ( $T = R_1 + rR_1/n$ , ebben az extrém helyzetben mindenki csal kivéve egy egyedet). Amennyiben senki nem ad be semmit, úgy mindenki  $P = R_1$  haszonra tesz szert, míg legrosszabbul az jár, akit kihasználnak ( $S = rR_1/n$ ). A különbség a fentebb említett hótorlasz játékkal összevetve, hogy itt  $P > S$ , míg a hótorlasz játékban  $S > P$ .

Jól kevert rendszerben az együtt nem működés az evolúciósan stabil stratégia. Amennyiben a játékosok nem véletlenszerűen találkoznak másokkal, hanem például egy jól definiált kölcsönhatási hálózat részeként (legegyszerűbb esetben ez a hálózat egy

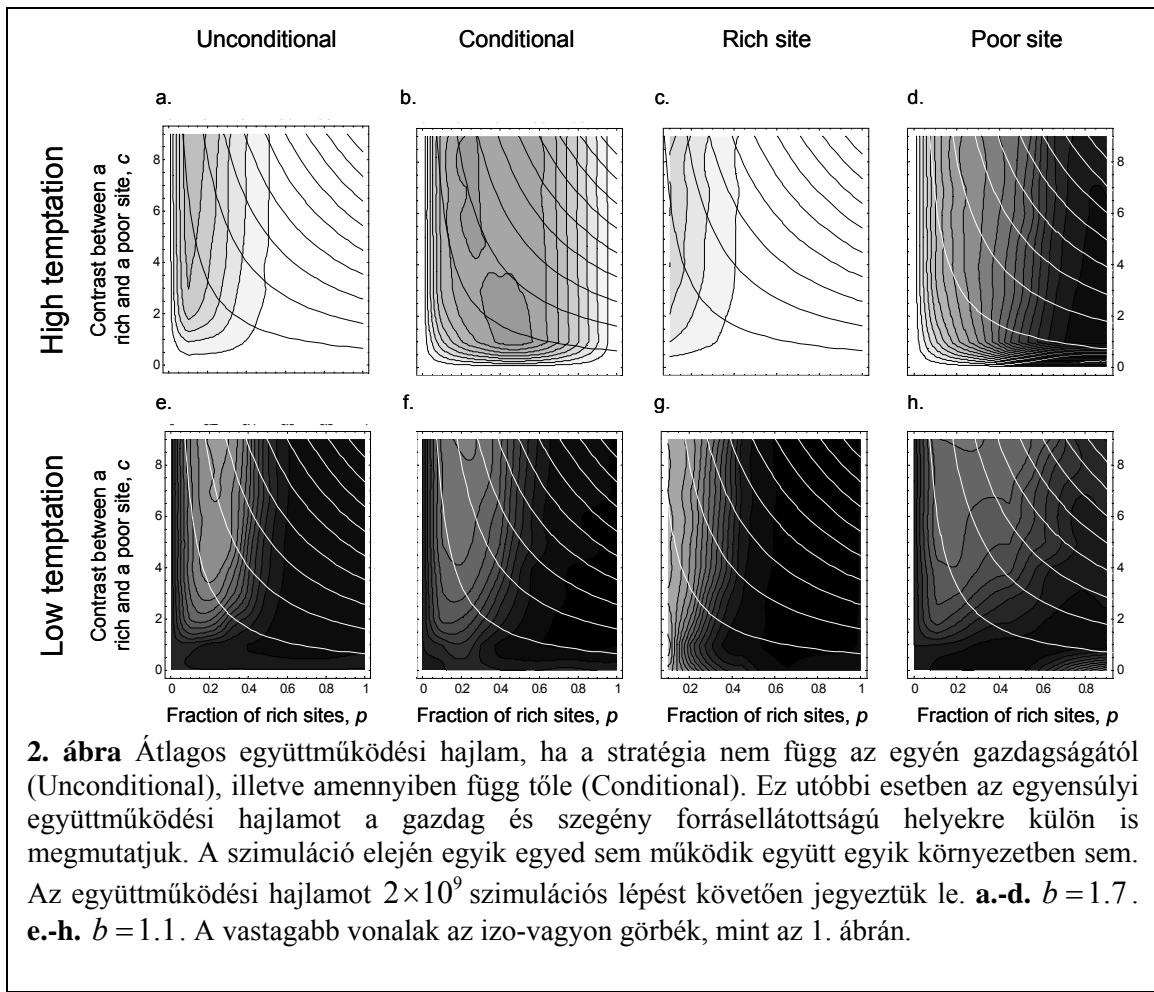
reguláris gráf), úgy az együttműködés stabilan megmaradhat (Nowak és May 1992). A játékokban feltételeztük, hogy minden egyednek azonos forrás áll rendelkezésére.

Tételezzük fel, hogy a populáció  $p$  hányadának több forrás áll rendelkezésére ( $R_2 > R_1$ ), s az egyedek vagy a teljes rendelkezésükre álló forrást a közösbe rakják, vagy semmit sem. Eredményeink alapján strukturált, heterogén populációban az együttműködés szintje magasabb, amennyiben csalásra való kísértés ( $T = b = 2/r$ ) magas. Ellenben alacsony kísértésnél, ahol homogén populációban az együttműködés lenne az egyeduralkodó stratégia, a megfigyelt együttműködési szint alacsonyabb. A kétféle forrás között



kontraszttal ( $c = (R_2 - R_1)/R_1$ ) a hatás erősödik (1. ábra). Hasonló eredményeket kapunk, ha a kölcsönhatási hálózatot skála független gráffal írjuk le.

Eredményeink rendkívül robusztusnak bizonyultak, s evolúciós modellel is alátámasztottuk, hogy akár csalókból álló populációban is megjelenhet és elterjedhet az együttműködés az általunk bemutatott körülmények között. Az evolválódó jelleg az együttműködés valószínűsége. Külön vizsgáltuk az esetet, amelyben az együttműködési hajlam független az egyed forrásellátottságától, illetve azt, amelyben más együttműködési hajlandósága lehet, amennyiben több ( $R_2$ ) vagy kevesebb ( $R_1$ ) forrás áll rendelkezésére. A rosszabb helyen – a jobbakhoz viszonyítva – magasabb volt az együttműködési hajlam, amennyiben a csalás csábítása magas, míg alacsonyabb, amennyiben a csábítás kisebb (2. ábra).



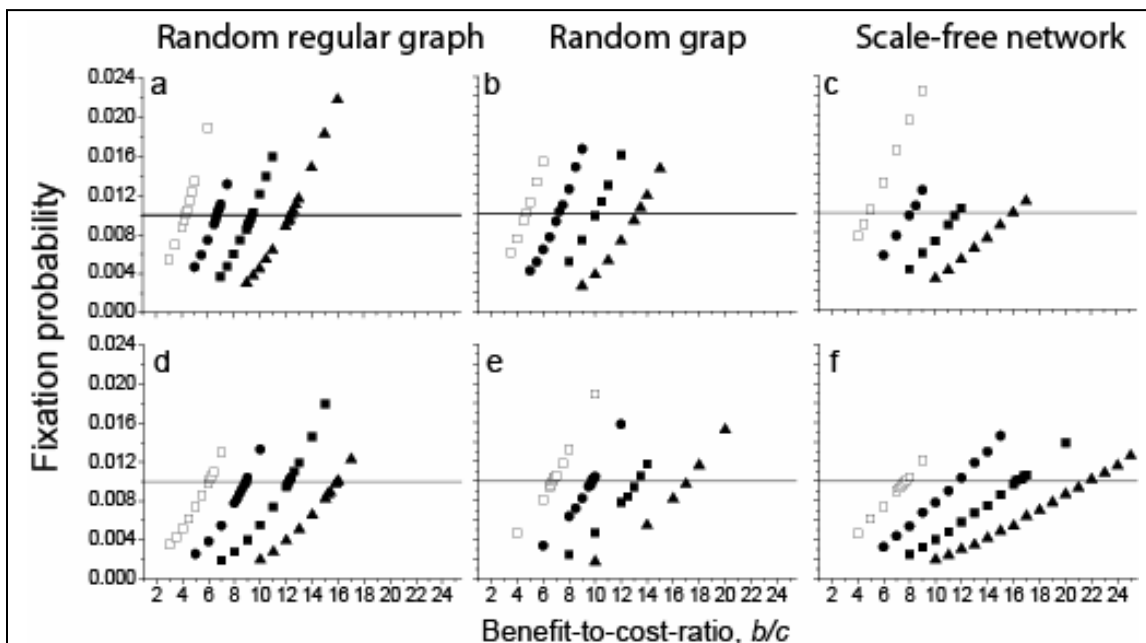
A témában eddig egy közlemény lett bírálatra beadva:

- Kun Á. és Dieckmann, U. Prisoners Resource heterogeneity can facilitate cooperation (*beküldve*)

### Együttműködés evolúciója dinamikus gráfokon

Az élőlények közötti kapcsolatrendszer egy gráf írhatja le. Eddig a játékokat főleg reguláris gráfokon vizsgálták, ami a térbeli kötöttséget jól szimulálja, de a kölcsönhatási hálózatokat kevésbé. Ohtsuki és munkatársai cikke alapján (Ohtsuki, *et al.* 2006) kezdtük vizsgálatunkat. A szerzők azt állítják, hogy az együttműködés előnyös, ha a kooperátorok által nyújtott előny legalább annyiszorosa a kooperáció költségének, mint az egyedek átlagos kapcsoltszáma. Ezt azonban egy statikus gráfon mutatták ki, de a valós szociális hálózatok akár igen gyorsan is változhatnak, a kapcsolatrendszer nem azonos generációról-generációra (egy életen belül sem).

Változó, random, random reguláris és skálafüggetlen gráfokon vizsgáltuk a kooperátorok terjedését gyenge szelekció mellett egy Rabok Dilemmája játékban. A változás lehetősége csökkenti az együttműködés elterjedésének valószínűségét. A gráfok között átlagosan a skálafüggetlen gráfon a legalacsonyabb a kooperatív viselkedés fixációs valószínűsége, de ezen topológia mellett van a legkisebb negatív hatása a változásnak.



**3. ábra.** Egy együttműködő megtelepedési valószínűsége statikus (a-c.) és dinamikus (d-f.) gráfon az előny-költség hányados függvényében. A kapcsolatok átlagos száma ( $k$ ) 4 (üres négyzet), 6 (kör), 8 (teli négyzet) vagy 10 (háromszög). A kapcsolatok 1% változik időlépésenként (d-f.).



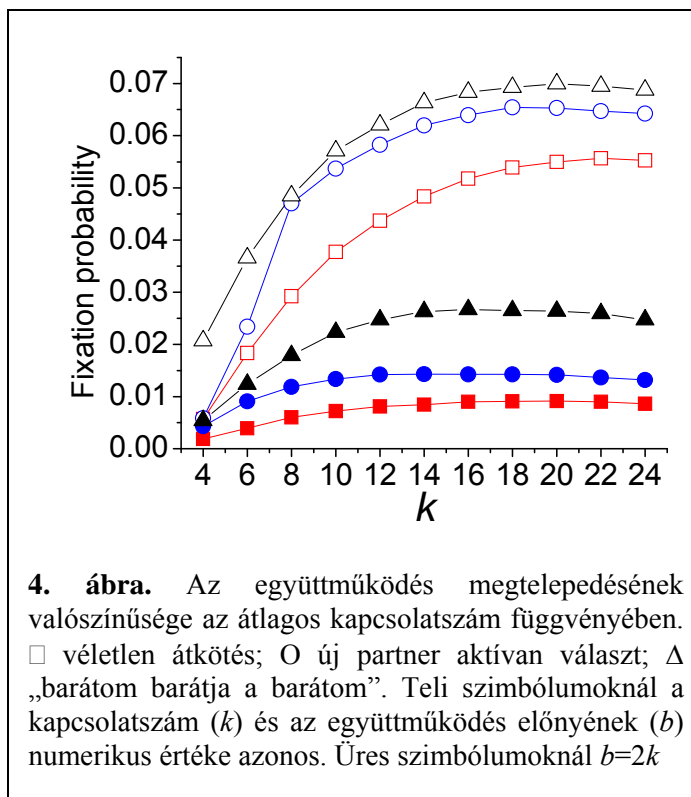
A valószínű biológiai rendszerek további sajátja, hogy a kapcsolatos nem véletlenszerűen jönnek létre, sem megszűnésük nem a véletlen műve. Feltételezzük, hogy az együttműködő egyedek, amelyek kezdetben kisebbségben vannak, megismerik a csaló egyedeket, s így képesek szelektíven megszakítani velük a kapcsolatot. Különböző átkötési szabályok mellett vizsgáltuk az együttműködő stratégia elterjedésének valószínűségét.

*Véletlen átkötés:* Ez a kontroll. Az együttműködők magasabb valószínűséggel szakítják meg a kölcsönhatást egy csaló egyeddel. Az új kapcsolatot egy véletlenül kiválasztott egyeddel hozzák létre. Az új partner egy véletlenül kiválasztott kapcsolatától válik meg (az átlagos kötésszám megőrzéséért).

*Új partner is aktívan választ:* Az előzőhöz hasonló, de az új partner egy csaló egyeddel szakítja meg a kölcsönhatást (ha van ilyen kapcsolata). Több csaló esetén közülük véletlenszerűen választ.

*Barátom barátja a barátom:* A fokális egyed a leadott kapcsolata helyett próbál egy együttműködő kapcsolata egyik kapcsolatával kölcsönhatásba lépni. Az emberi közösségekben megfigyelhető, hogy a megbízható barát barátaiban inkább megbízunk.

Preferenciális átkötéssel dinamikus gráfon a statikushoz képest magasabb valószínűséggel terjed el az együttműködés. Bizonyos esetekben a preferenciális átkötés valószínűségének növelésével az együttműködés elterjedhet olyan paraméterek mellett, amely esetben különben (statikus gráfon vagy nem preferenciális átkötésnél) nem. Az együttműködés megtelepedésének valószínűsége maximumot mutat az átlagos



kapcsolatszám függvényében. A maximum olyan értékeknél van amelyek megegyeznek vagy kissé alacsonyabbak az állati társadalmakban megfigyelt átlagos kapcsolatszámmal. Elmondhatjuk tehát, hogy az állati társadalmakban a kapcsolatszám előnyös az együttműködés kialakulásának, vagy egyéb ökológiai kényszerek kissé alacsonyabban tartják azt.

- Kun Á. és Scheuring I. Evolution of cooperation on dynamical graphs (*beadva*)
- Kun Á. and Scheuring I. There is no simple rule for the evolution of cooperation on dynamical graphs (*előkészületben*)
- Kun Á., Boza G., Könnnyű B., Számadó Sz. és Scheruing I. Assortative linking can help cooperation to evolve on dynamic graphs (*előkészületben*)
- Kun Ádám és Scheuring István: Evolution of cooperation on dynamical graphs. European Conference on Complex Systems, Statellite Conference on "Dynamics on and of Complex Networks", Drezda, Németország. 2007. október
- Scheuring István, Kun Ádám, Boza Gergely, Könnnyű Balázs és Számadó Szabolcs: Evolution of cooperators on static and dynamic graphs. European Conference on Complex Systems, Statellite Conference on "Evolutionary Game Theory", Drezda, Németország. 2007. október

## A környezeti heterogenitás leírása

Posztdoktori kutatásomnak egyik fókusz a környezeti heterogenitás. Kiseb, független projekteket szenteltem a heterogenitás további kutatásának, amelyekre építkezhettem a kutatásaimban, vagy amelyekre később építkezhetek a jelen pályázatban foglalt kutatások folytatásaként.

## Térben és időben heterogén tájképek előállításának populáció dinamikai modellekhez

Egy kéziratban összefoglaltam a térben explicit populációdinamikai modellekben használható térben- és időben-heterogén tájképek előállításának lehetőségeit. Fontos előrelépésként minden esetben megmutattam, milyen lehetőségek vannak a térben explicit modellekben jobbra elhanyagolt időbeli heterogenitás modellezésére. A tanulmány több új, máshol még nem közölt, módszert is tartalmaz, amelyeket későbbi projekteken alkalmazok.

- Kun Á. Generation of temporally and spatially heterogeneous landscapes for models of population dynamics. 2007. *Applied Ecology and Environmental Research* 4(2): 73-84

## A térbeli mintázatok diszkrét matematikai módszerekkel való vizsgálata

Egy másik tanulmányban egy diszkrét matematikai módszert mutatunk be a vegetációmintázatok elemzésére. A módszer jól kiegészíti a JNP függvényekkel leírható jellegzetességeket.

- Ittész P., Jakó É., Kun Á., Kun A. és Podani J. A discrete mathematical method for the analysis of spatial patterns *Community Ecology* 6(2): 177-190

## **Diszperzió evolúciója zajos környezetben**

Jól ismert, hogy a diszperzió több ökológia szituációban előnyös, például térben és időben heterogén élőhelyen a lokális katasztrófák elkerülésekor. Az ilyen környezetben alkalmazandó terjedési stratégia milyensége azonban még megválaszolatlan. Egy térbeli csatol differenciaegyenlet rendszer segítségével vizsgáltuk a denzitásfüggő diszperzió evolúcióját külső környezeti zajjal zavart térben strukturált populációban. A denzitás – diszperzió függvény leírására egy nagyon képlékeny függvényt alkalmaztunk, hogy a szelekció gyakorlatilag mindenfajta monoton diszperziós függvény közül választhasson. A diszperziós függvény paramétereit folytonosan változó fenotipikus jellegként kezeltük. Az evolúciósan stabil diszperziós függvény numerikus szimulációval határoztuk meg.

Megmutattuk, hogy a diszperzió költségétől és a környezeti zaj erősségétől függetlenül olyan diszperziós függvényt kaptunk, amely egy bizonyos határdenzitás alatt csekély diszperziót, míg a felett gyorsan növekedő mértékű diszperziót eredményez. A diszperzió költségének csökkenésével a populációdenzitás eloszlás ferdesége nőtt, míg a környezeti zaj növekedése kifejezett bimodalitást okoz ebben az eloszlásban. Amennyiben a környezeti zaj időben pozitívan autókorrelált, akkor a határdenzitás alatt nincs diszperzió, míg felette csekély diszperzió tapasztalható. Negatív autókorreláció esetén azonban a határdenzitás felett gyakorlatilag minden egyed diszpergál.

Eredményeink összhangban vannak az empirikus megfigyelésekkel.

- Kun Á. és Scheuring I. 2006. The evolution of density-dependent dispersal in a noisy spatial population model. *OIKOS* 115: 308-320

## **Az élet keletkezése: Az RNS világ**

### **A fenotipikus hibaküszöb meghatározása valós ribozimok rátermettség tájképe alapján**

Az élet keletkezésének és az RNS világ fejlődésének egy régóta megoldatlan problémáját vizsgáltuk. Manfred Eigen egy 1971-es tanulmányában (Eigen 1971) mutatta meg, hogy fenntartható információnak a másolási pontosság szab határt. Ez a másolási pontosság igen alacsony lehetett prebiotikus körülmények között, így csak igen rövid genom tartható fent. Korábban azonban semmilyen adat nem állt rendelkezésre, hogy körülbelül milyen másolási pontosság szükséges például egy RNS enzim (ribozim) másolásához.

Rendelkezésre álló kísérletes adatok alapján két a természetben is előforduló ribozimra (a hajtúkanyar és a *Neurospora* VS ribozimra) rátermettség-tájképet állítottunk elő, amely alapján úgy tűnik, hogy sokkal szerényebb másolási pontosság is elegendő, mint azt korábban gondolták.

- Kun Á., Maurel, M.-C., Santos, M. és Szathmáry E. Fitness landscapes, error thresholds, and cofactors in aptamer evolution. in Klussman, S. (szerk.): *The Aptamer Handbook. Functional Oligonucleotides and Their Applications*. 54-92 old. Wiley-VCH, Weinheim, 2005
- Kun Á., Santos, M. és Szathmáry E. Real ribozymes suggest a relaxed error threshold. *Nature Genetics* **37**(9): 1008-1011

## Metabolikus replikátorok

Az élő szervezetek sajátosága, hogy replikátorok vannak bennük. Természetesen a legtöbb tanulmány a DNS és más nukleinsav polimerek önmásolási képességét vizsgálták. Más replikátorokat is leírtak, például membrán vezikulumokat, vagy epigenetikus öröklődési rendszereket. Egy gyakorta neglegett, de az élet keletkezése szempontjából fontos lehetőség a metabolikus replikátorok megléte. Egyszerűen szólva, ha az A molekula szükséges további A molekula előállításához, akkor az A molekula replikálódik (a rendszer pedig autokatalitikus). Amennyiben ilyen metabolikus replikátor létezik, akkor ez a szintetikus sejt előállítása szempontjából igen fontos, hisz a rendszer nem működhet ha eleve nincsenek jelen.

10 mikroorganizmus (8 eubaktérium, 1 archebaktérium és 1 eukarióta) és egy hipotetikus minimális élőlény teljes metabolikus reakcióhálózatát elemeztük. A *Synechocystis* sp. fotoszintetikus kékalga esetében a metabolikus hálózatot nekem kellett rekonstruálnom, mivel megbízható rekonstrukció fotoszintetikus élőlényre még nem ismert.

Eredményeink alapján minden vizsgált rendszerre igaz, hogy legalább egy metabolikus replikátorral rendelkeznek: nevezetesen az ATP minden esetben repliktárnak bizonyult, szintézise autokatalitikus (lásd például glikolízis).

Az ATP-n kívül egyes rendszerekben (de nem mindben) a NAD, Coenzim A, THF, kinonok és a cukrok (fotoszintetikus élőlényekben) lehetnek még autokatalitikusak. Eredményeink bizonyítják, hogy egy nagyobb rendszer részeként is autokatalitikus a Calvin ciklus. A replikátorok között főleg RNS alapú koenzimeket találunk, ami ezen replikátorok ősiségére utal.

- Kun Á., Papp B. és Szathmáry E. 2008. Computational identification of obligatorily autocatalytic replicators embedded in metabolic networks. *Genome Biology (elfogadva)*

## **A genetikai kód eredete: katalitikus és strukturális fontossága egyes aminosavaknak, és ezek kapcsolata a genetikai kód evolúciójával**

Mint ismeretes a genetikai kód szerkezete messze nem véletlenszerű (Woese 1965, Woese, *et al.* 1966, Wong 1975). Szathmáry Eörs kódoló koenzim fogantyú hipotézise (Szathmáry 1993) szerint tRNS szerű molekulához kapcsolt aminosav koenzimek segítették az RNS enzimeket. Az aminosavak képesek jelentősen javítani a ribozimek katalitikus aktivitását, ahogy ezt egy hasító DNS enzim kapcsán kimutatták (Roth és Breaker 1998). Van-e valamilyen mintázat a genetikai kódban, amely benépesülésének sorrendjére utal, illetve, amely összefügg a kódoló koenzim fogantyú hipotézissel?

Az katalitikus aktívhely atlaszt (Porter, *et al.* 2004) végignézve kikerestük, hogy a kísérletesen meghatározott aktív helyekben milyen az aminosav eloszlása. 5756 enzim elemzése alapján hisztidin a leggyakoribb aminosav az aktív helyeken; ezt az aszparaginsav, glutaminsav és a lizin követi. Mindezen aminosavak kodonjának középső nukleotidja A. Hovatovább az ezt követő katalitikusan fontos aminosavak (ARG, SER, CYS, GLY) kodonjának közepén guanint; a katalízisben legkevésbé fontos hidrofób aminosavak kodonjának közepén meg uracilt találunk. A katalitikusan aktív aminosavak gyakoriságlistája jól csoportosul (statisztikailag szignifikánsan) a középső kodon szerint. A genetikai kód itt felfedett struktúrája utal az aminosavak a genetikai kódba való belépésének sorrendjére.

- Kun Á., Pongor S., Jordán F. és Szathmáry E. Catalytic propensity of amino acids and the origins of the genetic code and proteins. in M. Barbieri (ed.), *The Codes of Life: The Rules of Macroevolution*, Springer, 2007
- Kun Á., Pongor S., Jordán F. és Szathmáry E. Catalytic propensity of amino acids and the origins of the genetic code (*előkészületben*).

## Felhasznált irodalom

- Eigen, M. (1971) Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. *Naturwissenschaften* **10**: 465-523
- Nowak, M.A. és May, R.M. (1992) Evolutionary games and spatial chaos. *Nature* **359**: 826-829
- Ohtsuki, H., Hauert, C., Lieberman, E. és Nowak, M.A. (2006) A simple rule for the evolution of cooperation on graphs and social networks. *Nature* **441**: 502-505
- Porter, C.T., Bartlett, G.J. és Thornton, J.M. (2004) The Catalytic Site Atlas: a resource of catalytic sites and residues identified in enzymes using structural data. *Nucleic Acid Research* **32**: D129-D133
- Roth, A. és Breaker, R.R. (1998) An amino acid as a cofactor for a catalytic polynucleotide. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **95**: 6027-6031
- Szathmáry, E. (1993) Coding coenzyme handles: A hypothesis for the origin of the genetic code. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **90**: 9916-9920
- Woese, C.R. (1965) Order in the Genetic Code. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **54**: 71-75
- Woese, C.R., Dugre, D.H., Saxinger, W.C. és Dugre, S.A. (1966) The molecular basis for the genetic code. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **55**: 966-974
- Wong, J.T.F. (1975) A co-evolution theory of the genetic code. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **72**: 1909-1912