

EVOLÚCIÓ FAJOK KÖZÖTTI HIBRIDÁLÓDÁSSAL*

GYÓRFFY BARNA

a biológiai tudományok doktora

MTA Genetikai Intézete, Budapest

A szerves világ fejlődése, az evolúció egyirányú, vissza nem fordítható időbeli folyamat, amely az újszerűséget, a különbözőséget és a szerveződés magasabb szintjeit hozza létre.

A klasszikus evolúciókutatás első feladata volt bebizonyítani az evolúció meglétét, majd képet kialakítani az evolúciós mechanizmusokról és az élőlények leszármazási viszonyairól. Ezekhez a leírásokhoz elsősorban a paleontológia, összehasonlító morfológia és biogeográfia tényeit használja fel és így állítja fel az evolúció legfontosabb történeti fokozatait és folyamatait.

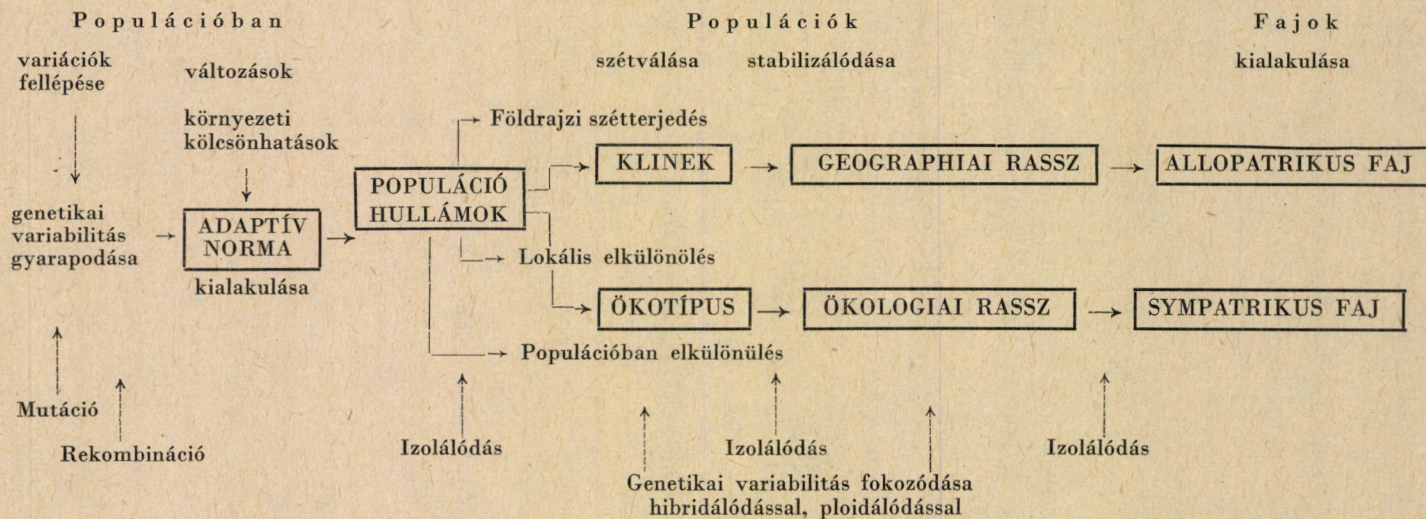
A kiválasztódás elvét a természetben DARWIN világosan felismerte és azt az evolúció mechanizmusa rugójának tartotta. Az ezt követő leíró kutatások főleg a makroevolúciót, a szervezetek nagyobb csoportjainak hosszabb időtartamú és magasabb rendszertani kategóriákon belüli differenciálódását és adaptálódását vizsgálják. A későbbiekben azután a *mikroevolúció* kerül az érdeklődés előterébe, tehát az adaptálódás és differenciálódás azon folyamatai, amelyek alacsonyabb rendszertani kategóriákban és nagyságrendileg időben és térben is a vizsgálódásnak és kísérletezésnek hozzáférhetők.

Az evolúció sokrétű és változatos egymásbafonódó és egymástól kölcsönösen függő folyamat-útjait önkényesen — és ezért eltorzítottan — leegyszerűsítve, az első ábrán feltüntetett fő mozzanatokot különíthetjük el az evolúció menetében.

A populáció és genetikai variabilitása

Mi a *populáció*, az evolúció alapegysége, ami nem egyezik meg egy bizonyos rendszertani egységgel? A rendszertanosok szerint: az egyedek összetartozó csoportja, amelyben a jellegek bármely időben hasonlóak és az elfoglalt terület közös (DAVIS és HEYWOOD). A genetikusok szerint a mendeli populáció: ivarosán szaporodó (és kölcsönösen termékenyülő) közös génállománnyal rendelkező egyedek szaporodási közössége (DOBZHANSKY). A populá-

* Elhangzott a „Távoli hibridizáció elméleti és gyakorlati eredményei a növényvilágban” c. konferencián, 1965. március 11-én.



1. ábra. Az evolúció menetének főbb mozzanatai

ción belül az azonos vagy lényegében ugyanazon genotípusok összessége egy biotípust alkot, ami autogámoknál több (sok) és többé-kevésbé homozigóta egyedekből áll, allogámoknál viszont tulajdonképpen mindegyik biotípus egyetlen külön egyed.

Tehát a populáció az egyedeknek egy kölcsönhatásban álló csoportja, amelyben jelentős a szaporodási módtól elsődlegesen meghatározott genetikai szerkezet és amelynek közös génállományát (gene pool) a géneknek, a chromosoma szerkezeti átrendeződéseknek vagy a chromosomaszámoknak gyakoriságai jellemzik.

A populációt alkotó egyedek közötti genotípusbeli különbségekből áll a populáció genetikai variabilitása, aminek gyarapodásához, felújulásához az alapot a mutáció és a rekombináció szolgáltatják.

A mutációk csak ritkán vezetnek egyetlen lépéssel közvetlen evolúciós változást eredményező elkülönüléshez (*Aquilegia ecalcarata* virágszerkezete, W. PRAZMO 1960; *Triticum* chromosoma párosodása, R. RILEY 1960). A populációban a felhalmozódó mutációknak genetikai beépülése rekombinálódással történik és ez vezet el a populációban a *polimorfizmus* kialakulásához, amikor tehát egyazon termőhelyen a faj két vagy több elkülönülő alakja oly arányban együtt fordul elő, hogy a legritkábban fellépő alakot rekurrens mutáció egyedül nem tarthatja fenn (E.B. FORD 1940).

A rekombinálódás főbb típusai:

chromosomán belül szerkezeti átrendeződés (invertálódás, transzlokálódás, duplikálódás),

egész chromosoma részvételével független rekombinálódás és egyes chromosomák teljes kettőződése, végül

genom változások (kettőződés, ami autopoloidiát és hozzáadás, ami amfiploidit eredményez).

A rekombinálódás összefüggése a populáció genetikai szaporodási rendszerével döntő módon kihat a variabilitás kitérítésére illetve összeszűkítésére. Az autogámia (endogámia) bár közvetlen adaptív előnyt jelent és az autogám pionír szervezetek új területeket gyorsan tudnak benépesíteni, végeredményben mégis evolúciós megmerevedéshez vezet. Az allogámia (exogámia) közvetlen adaptív előnye ugyan mérsékelt, viszont tartósabb evolúciós előnyt (flexibilitást) biztosít; ez a panmiktikus populáció jellemzője.

A rekombinálódás így hozza létre a populáció genetikai polimorfizmusát, így alakul ki a populáció fokozottabb adaptív variabilitása, az új adaptív norma. Ez utóbbi a környezeti feltételekhez idomuló, azokhoz hozzáilleszkedő rokon genotípusoknak az evolúció folyamán kialakult sorozatából áll. Az adaptív norma tehát tulajdonképpen a több-kevesebb allélra, génkomplexre, chromosoma szerkezetre heterozigotusos egyedek összeműködésétől meghatározott, amikor is a populáció genotípusai között az egyensúly megvan.

Populációk evolúciós alakulásai

Az evolúció röviden nem más, mint az adaptív normának eltolódása egyikből egy másikba (G.L. STEBBINS 1960). Az evolúció sebességét a populáció genetikai variabilitásának a környezettel kölcsönhatása határozza meg. Az evolúció útjára nem a teljes populáció kerül, „nem az orthodox többség, hanem egy jelentőségteljes, progresszív kisebbség” (STEBBINS). Az evolúció különféle tényezők összjátéka, vagyis a populáció genetikai állománya esélyszerűen, iránytalanul változását az izolálási mechanizmusok a környezeti kölcsönhatásoktól befolyásoltan a kiválasztódásra terelik, az evolúció útjára „kanalizálják”.

A populációk méretükben és összetételükben dinamikusan állandóan és folyamatosan változnak. Egy méretében kiterjedelmű növényi populáció bőséges maghozással hatalmas utódállományt eredményezhet. Így a populációk összetételében olykor igen feltűnő évenkénti változások jelentkeznek; pl. a *Hesperolinon californicum* egy homogén tömege helyén öt év múlva már csak néhány növény volt található, többé-kevésbé a *H. californicum* és *H. micrantha* közötti átmeneti alakokkal. A változó klímahatásokra különféle hibrid-genotípusok kiválasztódva öntermékenyüléssel fennmaradtak, majd később további, adaptívabb genotípusok terjedtek el (H. SHARSMITH 1961).

Gyakori és jól megfigyelhető egyes állatfajoknak nagy földrajzi területekre hirtelen szétterjedése, az ún. *populáció hullámok* fellépése (balkáni gerle). Az elfoglalt területen azután a populáció elkülönődéssel felbomlik, alpopulációkra divergálódik. Kialakulnak jól elkülönült, izolált lokális populációk (topogamodemek), mint reproductív egységek, majd pedig ezek szigorú izolálódással stabilizálódva új „fajokká” alakulhatnak. Ha ezek aztán újból egymással érintkeznek és kölcsönösen termékenyülnek, hibridrajok kialakulásával, vagy introgresszióval a variabilitás újra gyarapodik. A dinamikus változások folyamán a populációk között sokszor nincsenek éles határok, hanem csak átmeneti fokozatok. Ezért aztán a populációk elhatárolása eléggé önkényes, akárcsak gyakran a taxonomiai rasszok és fajok elkülönítése.

A *populációk evolúciója* és tulajdonképpen az egész evolúció nem egyéb, mint adaptálódás és differenciálódás, sőt koadaptálódás (B. WALLACE 1955), azaz a populáció genetikai komponensei együttesen és kölcsönösen idomulnak és így alakul ki a harmónia. A kiválasztódás szigorát csakis a környezetükbe jól beleilleszkedő populációk tudják átvészelni, mivel „a természetes szelekció a jól keveredő géneknek kedvez és nem a megrögzött individualistáknak” (T. DOBZHANSKY 1955). Ilyen differenciálódott genetikai összetételű populációból alakulhat ki azután a meglévőktől eltérő, új jellegű populáció, majd rassz, ill. új faj.

A *rassz*, mint a populáció feletti egység, a megfogalmazás szerint: egy fajnak olyan mendeli populációi, amelyek egymástól egy-több genetikai variánsban (génallél vagy chromosoma szerkezet) és azok gyakoriságában külön-

bőznek és egymással érintkezéskor kölcsönösen termékenyülve egymásba intergradálnak (T. DOBZHANSKY 1951). A rassz tehát populáció-rendszer és nem taxonomiai csoport; viszont a *faj* taxonomiai egység, amely két vagy több populáció-rendszerből állhat, a fajok már nem intergradálnak és (általánosságban) nem interfertilisek, egymással kölcsönösen nem termékenyülnek. Aktuális esetben azonban nem ilyen könnyű a különbségtevés, ilyen esetekre alkalmas az alfaj kategória, ami sem nem típusos rassz, sem nem külön faj.

Bár elég nyilvánvaló, hogy a *fajfogalom* alatt mit is értünk, annak általános érvényű meghatározását nehéz megadni. Tradicionális taxonomiai értelemben fajnak tekinthető olyan egyedek csoportosulása, melyeknek morfológiai vonásai közösek és más hasonló csoportosulásoktól a jellegek bizonyos számában felismerhető korrelációs morfológiai diszkontinuitás alapján elkülöníthető (P.H. DAVIS és V.H. HEYWOOD 1963). Ilyen értelemben a faj morfológiailag meghatározható egység, amely egyedek csoportjaiból (populációkból) áll és ezek feltételezetten egymás között termékenyülhetnek és egy vagy több, de nem nagyon eltérő génállománynak birtokosai. A genetikai vonatkozások előtérbehelyezésével a taxonomiai fajfogalomtól eltérő „biológiai faj”, azaz biotaxonomiai fogalom meghatározására törekvés szintén ismételtelen felmerül. Ilyen értelemben a faj aktuálisan vagy potenciálisan kölcsönösen termékenyülő természetes populációknak olyan csoportja, amely más hasonló csoportoktól reproductíve izolált (E. MAYR 1940), illetve olyan populáció, amely más faj populációival génkicszerélődésre potenciálisan nem képes, attól egy-több alapvető morfológiai jellegben vagy ilyenek kombinációjában abszolút és öröklődő diszkontinuitás határolja el (H. RUNEMARK 1961).

Populáció-rendszerek földrajzi tagolódása

A *fajképződésnek* (speciáció, taxon-elkülönödés) két formálisan leegyszerűsített útja a populáció-rendszerek izolálódási módja szerint a fokozatos és a hirtelen, gyors fajképződés, amelyeket az I. táblázat szerint lehet megkülönböztetni.

I. táblázat

A fajképződés két fő útjának menete

Fokozatos fajképződés

Főleg allogam populációk földrajzilag, térben izolálódnak.

Chromosomaszám változatlan marad. Genetikai variabilitás változása lassú, a szelektálódás mutációval és rekombinálódással lassan fokozódik.

Szaporodási izolálódás későn lép fel.

Allopatrikus rasszok

rendesen kevés génkicszerélődéssel, jól meghatározott külalakbeli, földrajzi és környezeti különbségekkel.

Allopatrikus interfertilis fajok

Gyors fajképződés

Főleg autogam populációk között azonnali és hatékony irreverzibilis izolálódás.

Chromosomaszám vagy -szerkezet megváltozik, allopoloidok új területeket előnnyel foglalnak el.

Elterjedési areálok egybeesnek vagy egymást átfedik.

Sympatrikus rasszok

génkicszerélődés nélkül.

Sympatrikus intersterilis fajok

Az evolúció előrehaladásának négy nagy szakaszában V. GRANT szerint a populáció-rendszerek sorozata tehát: folyamatosan egymásba fokozatokkal átmenő földrajzi rassz, elválasztott és elhatárolt földrajzi rassz, főleg allopatrikus, de a peremterületeken sympatrikus alfaj és végül sympatrikus faj.

Az *allopatrikus fajképződés* fokozatos és térbeli izolálódással végbemenő folyamatának szakaszai: „populáció hullámokkal” a benépesített areál eltérő környezetekbe szétterjed, a populációk lassan kezdenek szétválni, először még átmenetekkel egymással összefüggnek (klinek), majd a folytonosság megszakad, az areál diszjunktív és rassz mozaikokból álló rasszkörök (kontinentális méretben vikariáló fajok) alakulnak ki; lokális környezeti elkülönülés vezet el a mikroendemikus fajképzéshez, különösen az elterjedési terület peremén a marginális populációk evolúciójával, ritkán kis populációkból a nem adaptív genetikai sodródás (drift) következményeként. A földrajzi elkülönülés mellett az interfertilitás legtöbbször, főleg pedig kezdetben, megmarad és ezért az allopatrikus fajok szigorú értelemben véve sokszor csak alfajok.

A földrajzi elkülönülés útján végbemenő fajképződésnek, a DARWIN-tól is felismert *geográfiai rasszoknak és fajoknak* az elméletét M. WAGNER (1889), K. JORDAN (1905), B. RENSCH (1929) és E. MAYR (1942) dolgozták ki. Eszerint egy faj a földön mindenütt szétterjed, ahol csak meg tud élni. A populációk így jutnak el változó környezetekbe, ahol a szelekció szigorát a ragadozók, kártevők, élősködők, klíma- és talajkülönbségek alkotják. Elsősorban az algámok képesek elkülönülő szétválás (divergálódás) nélkül is sokáig fennmaradni az egymáshoz közel fekvő területeken, míg az egymástól távolabb fekvők között lassan élesebb elkülönülés is kialakul. Így jönnek létre az elterjedés területén folytonos átmenetet mutató klinek (J. S. HUXLEY 1939). Majd amikor a kontinuitás megszakad, további fokozatos eltérésekkel rasszok alakulnak ki, gyakran subspecies ranggal; a regionálisan elszigetelt rasszok mozaikja a rasszkör (Rassenkreis). A szétszakított areál izolált szigetszerű kisebb populációi, a lokális rasszok, mint például a magashegységek zergéje. Ha az elkülönültség kontinentális méretű, vikariáló fajokról van szó, amilyenek a *Platanus occidentalis* (Észak-Amerika) és a *P. orientalis* (Földközi tenger vidéke; M.L. FERNALD 1931) vagy a *Catalpa ovata* (Kína) és a *C. bignonioides* (Észak-Amerika; E.C. SMITH 1941). Fragmentált, izolált biotípusok a fehéregér (*Chionomys nivalis*) mikroendemikus formái az Alpok izolált völgyeiben. Az areál peremén fekvő marginális populációk egész mikrospecies sorozatokat alkothatnak (*Teucrium polium* komplex, *Euphrasia*), amelyek gyors evolúción áteshetnek, főleg chromosoma átrendeződésekkel (CLARKIA, H. LEWIS és P. H. RAVEN 1958). Ha populációk izolálódnak, de egészen esélyszerűen, nem adaptív sodródás, drift következik be, amihez hasonló a háziállatoknak az ember „szociális” izolációjával kialakulása. A térbeli távolság mellett az interfertilitás megmaradhat és így az alfaj fokozat is, mint például a *Platanus*-nál az évmillió

elkülönültség és az eltérő klímafeltételek ellenére is, vagy a *Catalpa*-nál a hasonló termőhelyi körülmények mellett is. A térbeli távolságok miatt kereszteződés és így a génkicserélődés meglehetősen korlátozott. Ha azonban ilyen populációk újra találkoznak egymással, bekövetkezik a kölcsönös megtermékenyüléssel hibridek fellépése.

A hibridálódás (kereszteződés) bekövetkezhetik: alkalmi bevándorlással, pollenátvitellel (a hibrid többnyire fertilis) megismétlődő alkalmi kereszteződéssel (allopatrikus introgresszió), populációk újra érintkezésekor gyakori összekereszteződéssel (hibrid rajok).

Ha a hibridálódás jól körülhatárolható, allopatrikus fajok között történik, az eredeti faji rangfokozat az átalakulás irányában eltűnhetnek és új alfaj, esetleg csak rassz alakul ki. A térbelileg elkülönült populációk közötti kereszteződéskor az F_1 növény sokszor meddő, de visszakereszteződhetik és ha ez megismételten bekövetkezik, az allopatrikus introgresszióval az egyik taxonból a gének a másikba beszűrődnek, pl. *Sitanion jubatum*-ból *Elymus glaucus*-ba (G.L. STEBBINS-ék 1946), különféle *Juniperus* fajokból a *J. virginiana*-ba (N.C. FASSETT 1944–45). Az introgresszió mutációs megváltozáshoz hasonló eredményhez vezet. Az introgresszióval bekerült homológ chromosoma-darab, ha heterozigózis állapotban van jelen, crossing-overrel méretében csökkenhet, a crossing-overt követő rekombinálódás ritka lesz és így az eredeti, nem crossover típusal mutációhoz hasonló mendelező arányt ad. Így a teozinttal (*Euchlaena mexicana*) mesterségesen introgresszáns Zea törzsek (P.C. MANGELSDORF és R.G. REEVES 1939) s ezért MANGELSDORF feltételezi, hogy 1600 évvel ezelőtt a teozint és kukorica között introgresszió ment végbe.

Ha kiterjedt az allopatrikus fajok érintkezése és így nagyméretű a kereszteződés, erős a „génátfolyás”, az eddigi különállóság felborulhat. Ilyen hibridrajok alakultak ki Észak-Amerikában a betelepített *Helianthus annuus*-nak a *H. bolanderi*-vel kereszteződéséből (G.L. STEBBINS és K. DALY 1961). Ha azután újabb reprodukív izolálódás bekövetkezik, a hibridek új, sympatrikus fajok képződéséhez vezetnek.

Populációk környezeti és szaporodásbeli elkülönődése

A fokozatos fajképződés nem annyira földrajzi-térbeli, hanem inkább csak környezeti-oikologiai izolálódással megy végbe és különösen a növényeknél igen szembetűnő. Ez az „ökotípus differenciálódás” főleg autogámokra vagy asexualisan szaporodókra jellemző és megnyilvánulhat lokális környezethez adaptálódásban, például különböző talajokra (a *Quercus mohriana* mészkőn, a *Q. havardi* homokon, a *Q. grisea* vulkánikus kőzeten és a *Q. stellata* agyagos talajokon fordul elő és az érintkezési területeken egymással korlátozottan

kereszteződhetnek; C. H. MULLER 1952), vagy különböző táplálékra (állatoknál). Így alakulnak ki G. TURESSON „ökotípusai”, ami egy fajnak egy különleges termőhelyhez genotípusos hozzáidomulással való kialakulása (1922), illetve J.W. GREGOR-ék megfogalmazásában: többnyire metrikus külalakbeli és élettani jellegekben megkülönböztethető olyan populációk, amelyek egyébként interfertilisek.

A genetikailag adaptív jellegű ökotípus inkább experimentális kategória. Az ilyen ökológiai variációt gyakran kontinuus jelleg-gradiensek (ökoklinek) jellemzik (*Plantago spp.*, T. W. BÖCHER 1943; *Pinus nigra*, O.F. J. LANGLET 1936; *Eucalyptus*, H.N. BARBER 1955). Ha horizontális a gradiens, azaz topográfiai-klimatikus, *topoklinek* alakulnak ki (Közép-Kaliforniában *Mimulus*, *Potentilla*, *Viola*, *Achillea* klimarasszok, J. CLAUSEN-ék 1940). Az ökotípus eltérések általában de novo lépnek fel. De a régebben monogénesnek tartott különbségek is tulajdonképpen a szelektálódással kialakult szupergénektől determináltak és ezért az ökotípusokat jellemzi a koherencia, azaz a jellegek kombinációi közötti részleges genetikai kapcsolódás. A specializálódásuk mértékétől függően, egyes egymáshoz közelfekvő ökotípusok is alig kereszteződnek, az esetleg létrejövő hibrid pedig egyik szülő környezetéhez sem tud adaptálódni és így elpusztul, mások között viszont hatalmas hibridrajok alakulnak ki tarka átmenetekkel. Az ökotípusos elkülönődés olykor ploidióval is társul (*Achillea millefolium*, F. EHRENDORFER 1953).

A földrajzi-ökológiai izolálódás általában gyenge és a hibridálódás elég gyakori, viszont a *szezonos izolálódás* már hatékonyabb lehet, főleg ha az egyben ökológiaival is együttjár (*Tradescantia*, *Crocus*, *Colchicum*). Így izolálódnak egymástól a *Pinus radiata*, *P. muricata* és *P. attenuata*, 1%-nál kevesebb hibrid lép fel és az F_1 is meglehetősen életképtelen (P. STOCKWELL és F.I. RICHTER 1946). Viszont a *Juncus effusus* és *J. conglomeratus* vagy pedig a ploidiszintben különbséget mutató *J. acutiflorus* és *J. articulatus* hibridei bár sterilek, mégis erős rhizomaképzésükkel hatalmas hibridállományokat alkotnak (A.R. CLAPHAM 1949).

Az előzőekben ismertetett esetekben a populációk külső izolálódási mechanizmusukkal tagolódtak, kivéve a szezon szerinti izolálódást, ami tulajdonképpen már a főleg populáción belüli, reprodukzív izolálódáshoz is tartozik, bár egyedül ritkán eredményez elkülönödést.

A szaporodásbeli, reprodukzív izolálódás főleg sympatrikus autogamoknál vezet gyors és azonnali elkülönődéshez. Az ethológiai izolálódás az állatoknál a párosodáskori viselkedésmóddal függ össze és előnyben részesítő, preferenciális párosodást eredményez. Viszont fogságban ez az elkülönődés könnyen felborul és a mesterséges megtermékenyítés szintén eredményes. A mechanikai (virágszerkezet) és ethológiai (virágszín és illat) izolálódás a rovarlátogatók specializálódását eredményezi és biztosítja a szelektív megtermékenyülést (*Antirrhium*, K. MATHER 1947; *Orchideák*, H. ADAMS és E. ANDER-

SON 1958; *Daphne*, V. GRANT 1949). Az *Aquilegia formosa* beporzója a Sierra Nevadaban a kolibri, az *A. pubescens* rovarok, viszont a mindkettőt látogató dongó hibrideket hozhat létre (V. GRANT 1952), ugyanígy alkalmi kereszteződésből jön létre az *Ophrys murbeckii* (*O. lutea* × *O. fusca*, G.L. STEBBINS és L. FERLAN 1956) vagy a *Pentstemon spectabilis* (R.M. STRAW 1955).

Mindezeknél hatékonyabban biztosítják a kialakult külön populációk, fajok változatlan fennmaradását, ha azok areálja azonos vagy átfedő, a *genetikai reprodukció izolálási* mechanizmusok, sőt ez a sympatrikus fajképződésnek az előfeltétele is. Ezzel terelődik a populáció az evolúció „kanalizáló” útjára.

A hibridálódás szerepe új fajok kialakulásában

A fajok közötti hibridálódás megnehezítésének és megakadályozásának három fő fokozata: a megtermékenyülés megghiúsulása, a hibrid életképtelensége és a hibrid meddősége.

A megtermékenyülést megakadályozza az *allo-inkompatibilitás*, amikor az idegen pollen a bibén nem hajt tömlőt, vagy a kihajtott pollentömlő a bibe-számban felreped (F.H. SMITH és Q.D. CLARKSON 1956). Más esetekben a pollentömlő rövid és ezért nem tud megtermékenyíteni (*Zea* növényt a *Tripsacum* pollene L.F. RANDOLPH 1955) vagy pedig túl lassan nő (*Datura innoxia* bibében a *D. quercifolia* pollentömlője, A.G. AVERY-ék 1959).

Hibridgyengeség illetve életképtelenség (főleg állatoknál) bekövetkezik, ha az „illegitim” termékenyülés terméke korán elpusztul. Diszharmónia lehet a szülői genotípusok között, növényeknél az embryo és az endospermium harmonikus fejlődése felborul, bár olykor a kiemelt embryo vagy ovarium in vitro tenyésztésével a hibrid mégis felnevelhető (*Linum*, F. LAIBACH 1925; *Triticum*, G. RÉDEI 1955). Tehát a zygota fejlődési zavara miatt letális vagy szubletális a hibrid.

A *hibridmeddőség* a leghatékonyabb izolálási mechanizmus, a belső megtermékenyítés megtörténik, de a rekombinálandó szülői genomokat tartalmazó hibrid gametas (haplontás) meddőséget mutat. Ugyanis vagy géntől befolyásoltan a meiosis megzavart (*Lycopersicon*, M.M. és J.W. LESLEY 1943) vagy apró chromosoma-szerkezeti átrendeződések miatt nincs működésképes gametakepzés (*Bromus*, G.L. STEBBINS és H.A. TOBGY 1944); ez a rejtett szerkezeti hibriditás olykor a chromosoma párosodást ugyan nem befolyásolja, mégis sterilitást eredményez. Zygótás (diplontás) meddőség eseteiben az F_1 ugyan termékeny, de utódai gyengék és elpusztulnak és ezzel biztosítódik a faj tiszta fennmaradása (*Larix*, H. JOHNSON 1947).

A hibridálódás megakadályozása különféle izolálódási mechanizmusokkal biztosítja a már meglévő taxonok, rasszok, fajok fennmaradását, mivel a kialakult taxonok közötti hibridálódás nemcsak felboríthatja azok önálló-

ságát és azoknak alacsonyabb rangfokozatba visszahelyezését eredményezheti hanem ezenkívül az új hibrid-populációk fölényesebb térelfoglalására az eredetiek el is tűnhetnek. Ilyen esetekben a hibridálódás ugyan nem jelent közvetlen evolúciós továbbhaladást, viszont a hibridálódás a populáció genetikai variabilitását rekombinálódással kibővítheti és így újabb evolúciós fejlődési utakat is megnyithat. Ezért a hibridálódás evolúciós nézőpontból az eltérő adaptív normával rendelkező, elkülönült populációkhoz tartozó egyedek közötti kereszteződés (E. MAYR).

Kísérletes *keresztezhetőségi* vizsgálatokkal csak a taxonomiai rokonsági fokozatokat lehet megállapítani és nem az evolúciós összefüggéseket. Ugyanis az általánosan elterjedt felfogással ellentétben az intersterilitás még nem jelenti okvetlenül a genetikai affinitás hiányát — közelrokon fajok hibridei is lehetnek meddők — és a gyenge termékenység még nem jelenti egyben azt is, hogy annak ne lenne evolúciós jelentősége. A keresztezhetőséget ábrázoló polygon éppen ezért csak taxonomiai és nem evolúciós útbaigazító.

A *hibridek vizsgálatának módszerei* rövid felsorolásban a következők: citológiai „genom elemzés” (auto-, allosyndesis, multivalens gyakoriság), citogenetikai elemzés (chromosoma átrendeződések, chiasma gyakoriság), hibridek termékenységének és életképességének vizsgálata, populációgenetikai variáció mintázat elemzés (szórás diagram, hibrid index, korrelációs polygon), biokémiai vizsgálatok (kromatogramok, DNS „hibridálás”).

Fajhibridek evolúciós szerepe

A *fajhibridek taxonomiai értékelésénél* felelevenítendő, hogy C. LINNAEUS a „Philosophia Botanica-ban” (1751) ugyan világosan azt állítja, hogy „species numeramus, quot diversae formae in principio sunt creatae”, viszont a „De sexu plantarum”-ban (1760) több, kétségtelenül hibrid eredetű fajt is leír és ezért valószínűsíthető, hogy számos növény, ami ma egyazon nemzetség különböző fajainak tekinthető, kezdetben csak hibrid nemzedékből eredő növényből származott. Sőt LINNÉ is végzett keresztezést *Tragopogon porrifolius* és *T. pratensis* között (1759); tanítványa, P. RUDBERG pedig *Linaria* hibrideket ír le.

A legelső feljegyzést mesterséges növényhibridről T. FAIRCHILD-nál találjuk (*Dianthus caryophyllus* × *D. barbatus*, 1717). Rendszeresen, fajok között 136 mesterséges keresztezést végez J.G. KOELREUTER (1761—66). Az akkori felfogásnak megfelelően a hibrideket is a fajok állandóságának bizonyításául használják fel (vö. C.F. von GAERTNER 1848).

Bár DARWIN (1881) még a fajok különállásával összefüggésben tárgyalja a hibridálást, viszont az azóta megismert számtalan sok természetes fajhibrid

és mesterséges keresztezés kétségbevonhatatlanul bizonyítja, hogy a fajok közötti kereszteződés szerepet játszik az evolúcióban, mert lehetőséget nyújt újabb rasszok, fajok kialakulásához.

A *fajhibridek evolúciós értékelésénél* figyelembe kell venni azt, hogy a fajok elterjedési viszonyainak megfelelően az allopatrikus és sympatrikus fajok között fellépő hibridek jelentősége nem azonos.

Az elkülönült, allopatrikus fajoknál az egymáshoz közel eső populációk között pollenátvitel elég gyakran előfordulhat. Ha a kifejlődött F_1 hibrid az egyik szülőfajjal ismételtén visszakereszteződik, *allopatrikus introgresszió* következik be és a szülőfajok közötti zónát az introgresszánsok belephetik. Ez a növényeknél elég gyakori, az állatoknál viszont már ritka (E. MAYR 1963). Introgresszív hibridek felléphetnek nemcsak az egymással jelenleg is, hanem a csak múltban, még a jégkorszak előtt érintkezett fajok populációi között is.

Egymást részben átfedő vagy egymással másodlagosan érintkező fajok populációi között a kölcsönös kereszteződésre már igen gyakran adódik alkalom. Ha teljes az érintkezés és gyakori a kereszteződés, hatalmas *hibridrajok* alakulnak ki, amelyek igen nagy területeken szétterjedhetnek, mint például Szibériában (E. G. BOBROV 1964).

Sympatrikus introgresszió következik be, ha az egyébként önmeddő F_1 fajhibrid a szülőfajokkal visszakereszteződhetik, az ilyen, adaptív fölényrel bíró hibridek még a szülőfajok rovására is szétterjedhetnek úgy, hogy az ősfajok esetleg el is tűnnek, belevegyülnek az új hibridrasszba, esetleg új alfajba. Különösen a megváltozott környezetben, emberi beavatkozással megzavart területeken adódik adaptív előny a hibridek számára. Így lett a *Silene alba* introgresszióval variabilisabb (H. N. BARBER 1948) vagy pedig a madaraknál a *Pipilo* két, ökológiailag szigorúan izolált, tölgyesben illetve fenyvesben élő alfaja, amelyek erdőirtáskor összekerülve sympatrikusakká válnak és variabilis hibridrajokat hoznak létre (C. G. SIBLEY 1950).

A hibridálás tehát tulajdonképpen csak akkor vezethet fajképződéshez, ha a hibrid valamiként — elsősorban új környezetbe kerülve — elkülönül. A hibridálás nem egyszer ciklikusan visszatérő, a kereszteződés és az ezt követő izolálódás egymást váltogatják. Leggyakrabban ploiddá válással vagy apomixissel már maguk a fajhibridek is állandósulnak. Ha az érintkezésbe került két interfertilis faj hibridei termékenyek, utódaikban tarka hasadás jelentkezik. A szülői alakok azonban csak ritkán állítódnak vissza, a kiválasztódás a változatos új génkombinációkra hat és ezek közül az adaptív előnyűek szaporodnak el, illetve az ilyen hibrid segregánsok stabilizálódnak.

A fajhibridek és a hibridutódok állandósulásának lehetőségei tehát a következők:

Fajhibridek ploidálódása (*Nicotiana tabacum*, *Phleum pratense*, *Poa annua*), esetleg külön nemzetségek fajhibridei új genust is jelentenek (*Raphanobrassica*, *Triticale*).

Fajok introgressziója (*Juniperus virginiana* alfajok eredete).

Introgresszió és apomixis (a *Poa alpina* polyploid komplexe, J. CLAUSEN 1961).

Apomixis és ploidia (*Alchemilla faeroensis*, S.M. WALTERS 1963).

Hibrid szegregánsok adaptív szelektálódása, miként a *Potentilla glandulosa* ssp. *typica* tengerparti és a ssp. *nevadensis* magashegyi klimarasszai (J. CLAUSEN-ék 1958), vagy a *Salix* fajhibrid utódok közül számos neokombináció mint külön faj (*S. gigantea*, *S. laurina*, *S. pendulifolia*, *S. pulvina*, *S. repentoides*, H. NILSSON 1928—36). A *Primula acaulis* és *P. officinalis* F₂ szegregánsa egészen *P. elatior* jellegű (A. ERNST 1946); a *Delphinium recurvatum* és *D. hesperium* diploid szintű direkt rekombinálódásából jön létre a *D. gypsophilum* (H. LEWIS és C. EPLING 1959). Hibrid szegregánsok fajjá alakulásának két szép példája található a Balkánon. Az *Abies alba* és az *A. cephalonica* még a jégkorszakban érintkeztek egymással és így kereszteződtek, majd a postglaciális eltávolodás után a köztes szabad zónát a hibrid eredetű *A. borisii-regis* népesítette be (J. MATTFELD 1930). Ugyanígy érintkeztek egykoron a *Stachys lanata* és *S. alpina*, a ma elterjedt *S. germanica*-hoz teljesen hasonló alak a mesterséges F₂ hibrid populációban megtalálható volt (A. LANG 1940).

Napjainkban a fajképződést hibridálódással a természetben már több esetben sikerült nyomunkövetni. Az angliai Southampton Waternél a honos *Spartina maritima* és az Amerikából behurcolt *S. alterniflora* közötti F₁ steril hibridet 1870-ben találták meg, majd ezt követően ennek amphiploid alakját is, a *S. townsendii*-t, ami azután rohamosan szétterjedt (C.L. HUSKINS 1931). A *Tragopogon* 3 óvilági faja ebben az évszázadban került át Washington környékére, ahol elterjedésük után az érintkezési területen 1910 és 1928 között steril F₁ hibrideket találtak; a *T. porrifolius* és *T. pratensis* hibride ploidálódással a szülőkhöz ugyan igen hasonló, de külön fajnak tartott *T. dubius*-t alakította ki (M. OWENBEY 1950). Walesben először 1948-ban találták meg a honos *Senecio vulgaris* és a délolasz eredetű *S. squalidus* amphiploidját, mint új fajt (*S. cambrensis*, E.M. ROSSER 1955).

A ploidianak evolúciós jelentőségét egyébként először Ö. WINGE már 1916-ban hangsúlyozta, hogy a hibridálást követő chromosoma kettőződés új fertilis fajok keletkezéséhez vezet. Későbbi vizsgálatok ezt számtalan esetben szépen igazolták. Az újvilági tetraploid gyapot fajok (*Gossypium hirsutum*, *G. barbadense*, *G. tomentosum*) a harmadkor kezdetén, 40—60 millió évvel ezelőtt így jöttek létre (G.L. STEBBINS 1947). A *Sequoia sempervirens* is amphidiploid relictum a miocénből, 10—20 millió évvel ezelőtt a *Sequoiadendron giganteum* és *Metasequoia glyptostroboides* hibridálódásából (G.L. STEBBINS 1948). 25 ezer évvel ezelőtt a pleistocénben még együtt élt az *Iris virginica* var. *Shrevei* és az *I. setosa* var. *interior* (ma 5400 km távol egymástól) és ezek amphiploidja az *Iris versicolor* (E. ANDERSON 1936). Az *Aegilops caudata* és *Ae. umbellulata* amphidiploidja, az *Ae. triuncialis* 8—10 ezer éves, bár az amphidiploid-képződés még ma is előfordul (H. KIHARA 1954).

Egyes fajok, sőt olykor új fajok vagy nemzetségek mesterséges előállítása a felderített valószínű ősfajok hibridálásával és ploidálásával szintén meggyőzően bizonyítják a hibridálódás evolúciós jelentőségét (II. táblázat).

II. táblázat

Néhány reszintetizált allopoloid növényfaj

Raphanobrassica	Raphanus sativus × Brassica oleracea (G.D. KARPECHENKO 1927)
Digitalis mertonensis	D. purpurea × D. ambigua (B.H. BUXTON és W.C.F. NEWTON 1928)
Primula Kewensis	P. floribunda × P. verticillata (W.C.F. NEWTON és C. PELLEW 1929)
Galeopsis tetrahit	G. pubescens × G. speciosa (A. MÜNTZING 1930)
Phleum pratense	P. nodosum × P. alpinum (J.W. GREGOR és F.W. SANSOME 1930)
Spartina townsendii	S. stricta × S. alternifolia (C.L. HUSKINS 1931)
Rubus maximus	R. idaeus × R. caesius (M.A. ROZANOVA 1934)
Brassica napus	B. campestris × B. oleracea (N.U 1935)
Prunus domestica	P. cerasifera × P. spinosa (V.A. RYBIN 1936)
Nicotiana tabacum	N. silvestris × N. tomentosiformis (D. KOSTOFF 1938)

Az *allopoloidiás evolúció* hirtelen fajképződéshez vezet, de egyben a hibrid izolálódással rögzül is. Ezért a ploidok alig tudnak diploid szintre visszatérni és bár toleranciájukkal a szelektálódásnak huzamosan ellenállnak, végeredményben rögzült, további evolúcióra alig alkalmas fajok kerülnek az „evolúció zsákutcájába”.

A bioszisztematikai vizsgálatok a hibridálódással előrehaladó evolúciós lépések genetikai elemzése mellett a *karyotípus evolúciója* menetének kibogozásával is sikeresen elemzik a taxonok rokonsági összefüggéseit (*Aegilops*, H. KIHARA 1954; *Gramineae*, STEBBINS-ék 1944; *Avena*, T. RAJHATHY és J. W. MORRISON 1959).

Összegezve megállapítható tehát, hogy a fajhibridálás a populációkban a genetikai variabilitást gyarapítja és így az evolúciónak újabb nyersanyagot nyújt.

Az evolúció meglétére, annak eredményeiből, a természetben fellépő változatos, egymástól különböző és mégis egymáshoz hasonló alakokból következtettek először a természetben vizsgálódók. Azóta az evolúció menetének megértését, az evolúciós mozzanatok nyomon követését a kísérletes genetikai vizsgálatok a növények és állatok szerveződésének különböző szintjein igyekeznek megközelíteni. Napjainkban a bioszisztematikától a molekuláris biológiáig nagyszerű kísérletes megközelítések, olykor váratlan és csodás eredmények, gyorsan és szakadatlan követik egymást. A kísérletezés hihetetlen módon kifinomult technikájával az experimentális biológus a phytotrontól az ultracentrifugáig sok minden lehetőséget felhasználva egymás után ad magyarázatot olyan kérdésekre, amelyek a természetben csak figyelő szemmel kintjáró és csupán

„primitív” kísérleteket végző „természetvizsgáló” előtt szinte megoldhatatlan rejtélynek tűntek fel. Mégis, napjaink kísérletes eredményeinek elsöprő fölénye ellenére sem kell a természetben vizsgálódó önbizalmának megrendülnie, azért, mert megfigyelései alapján csak lassan tud és nem is káprázatos megállapításokhoz, magyarázatokhoz eljutni.

A *Viola lactea* és *V. riviniana* fajok között M. MOORE igen kiterjedt introgresszív hibridálódást figyelt meg, azonban a két faj mesterséges hibride gyenge termékenységgű volt és a visszakeresztezési kísérletek is eredménytelenül végződtek. Márpedig a feltételezett introgresszió a természetben csakis rekurrens visszakereszteзésekkel mehetett végbe. Így a „természetvizsgáló” kísérleteivel a megfigyelt introgresszió lehetőségét nem tudta bebizonyítani. Az ilyen és hasonló evolúciógenetikai kutatásoknál azonban mottó legyen P.H. DAVIS és V.H. HEYWOOD megjegyzése: „*A természetnek kísérleteihez több ideje és nagyobb anyaga van, mint az embernek*”.

Összefoglalás

Az új fajok kialakulása a populációkban, mint az evolúció alapegységeiben az adaptív genetikai variabilitásnak fokozatos felújulásával és eltolódásával indul meg. A populáció genetikai összetétele különféle genetikai és környezeti tényezők összjátékára esélyszerűen és iránytalanul megváltozik, majd pedig a populáció környezeti kölcsönhatásokra, különféle izolálódási mechanizmusok közreműködésével, az elkülönödés útjára terelődik. Így populáció-rendszerek alakulnak ki. A fajképződés menetében, ha a főleg autogam populációk egymástól fokozatosan eltávolodnak, kialakulnak először az egymásba még folyamatosan átmenő, majd később már térbelileg is elhatárolódó, de továbbra is interfertilis populáció-sorozatok, majd pedig a földrajzi rasszok, ill. allopatrikus fajok. Az ilyen földrajzi-térbeli fokozatos fajképződésnél hatékonyabb és gyakoribb lokális környezeti elkülönödés, ami ökotípusok kialakulásán keresztül gyorsabban vezet el új faj képződéséhez. Azonos, vagy egymást részben átfedő földrajzi elterjedésű, főleg autogam populációkban különféle genetikai szaporodásbeli izolálási mechanizmusok akadályozzák a populációk közötti hibridálódással életképes utódok kialakulását és így biztosítódik a fajok fennmaradása. Az autogam populációk egymástól gyors elkülönödése sympatrikus rasszok, majd pedig intersterilis fajok kialakulásához vezet el. A térbelileg elkülönült allopatrikus fajok egymáshoz közel eső és részben átfedő, vagy pedig másodlagosan érintkező populációi alkalmilag egymással visszakereszteződhetnek, ami introgressziós új alakok képződéséhez vezethet. Ha viszont gyakori a populációk közötti kereszteződés, kiterjedten nagyméretű hibridrajok alakulnak ki és ilyen hibridálódással a fajok különállósága is felborulhat. A hibridálódás akkor vezet el új faj kialakulásához, ha a hibrid valamiképpen új környezetbe

kerül és a szülő fajktól elkülönül. A hibridálódás nem egyszer ciklikusan viselkedő, a kereszteződés és az ezt követő izolálódás egymást váltogatják. Igen gyakran a fajhibridek vagy utódaik ploidálódással, vagy apomixissel állandósulnak és így új fajok kezdetét képviselik.

IRODALOM

- CLAUSEN, J. (1951): Stages in the Evolution of Plant Species. Ithaca: Cornell Univ. Press.
- CLAUSEN, J. (1961): Introgression facilitated by apomixis in polyploid *Poas*. — *Euphytica* **10**. 87—94.
- *CLAUSEN, J., KECK, D.D. and HIESEY, W.M. (1945): Experimental studies on the nature of species. II. — *Carnegie Inst. Wash. Publ. No.* 564.
- DARLINGTON, C.D. (1963): *Chromosome Botany and the origins of cultivated plants*. London: Allen and Unwin.
- *DAVIS, P.H. and HEYWOOD, V.H. (1963): *Principles of Angiosperm Taxonomy*. Edinburgh and London: Oliver and Boyd.
- DOBZHANSKY, T. (1937): *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia Univ. Press.
- EHRlich, P.R. and HOLM, R.W. (1963): *The Process of Evolution*. New York: McGraw-Hill.
- *GRANT, V. (1963): *The Origin of Adaptation*. New York: Columbia Univ. Press.
- GYÓRFFY B. (1964): A mutáció mint evolúciós tényező. — *MTA Agrártud. Oszt. Közl.* **23**. 303—321.
- *HEBERER, G. (1954): *Die Evolution der Organismen*. 2. Aufl. Stuttgart: G. Fischer.
- MAYR, E. (1963): *Animal Species and Evolution*. London: Oxford Univ. Press
- MOORE, M. (1959): Population studies on *Viola lactea* Sm. and its wild hybrids. — *Evolution* **13**. 318—32.
- *STEBBINS, G.L. (1950): *Variation and Evolution of Plants*. New York: Columbia Univ. Press.
- *STEBBINS, G.L. (1959): The role of hybridization in evolution. — *Proc. Amer. Philos. Soc.* **103**. 231—51.
- TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N.W. (1939): *Genetik und Evolution*. — *Ber. d. Deutsche Ges. f. Verebungswiss.* 158—219.

(* jelzettekben található további részletes irodalomjegyzék)