

POPULÁCIÓK HETEROZYGOTASÁGA ÉS EVOLÚCIÓS VÁLTOZÁSUK*

GYÓRFFY BARNA

a biológiai tudományok doktora

MTA Genetikai Intézete, Budapest

A vadfajok formagazdagságát jól ismerik a nemesítők, amikor kultúrfajták további javítására rokon vadfajokat is bevonnak munkájukba (*Aegilops*, *Agropyron*, *Lycopersicon*), vagy amikor az újabban kultúrába vont növényekkel foglalkoznak (füvek, erdei fák). De ugyanígy nagy formagazdagságot mutat be régi kultúrnövényeink, háziasított állataink fajtáinak gazdag sorozata.

A nagy vonásokban egyöntetűnek mutatkozó természetett vagy tenyésztett fajták nagy populációi meglehetősen heterogének. Ez az idegen termékenyülőknél szinte természetes is. De genetikailag ugyanígy heterogének az öntermékenyülők populációi is, bár ezt legtöbbször csak alkalmi bekereszteződésnek tulajdonítják. Ez a genetikai változékonyság teszi lehetővé a fajták további szelekcióját.

A természetben előforduló vadpopulációk genetikai heterogenitása ugyanígy régóta ismert. Már a 20-as évek úttörő, első populációgenetikai vizsgálataiból kiderült, hogy igen sok a heterozygota egyed, melyekből mesterséges továbbtenyésztéskor recesszív mutánsok hasadnak ki, sőt ezek között sok a letálisan terhelt; nemkülönben gyakori a chromosomal szerkezeti heterozygota is.

A vadpopulációk egyedei genetikai heterogenitásuk ellenére viszonylag phaenotypusos egyöntetűséget mutatnak. Olykor azonban phaenotypusos különbségek az egyedek között jól felismerhetők, vagy külalakban, szerveződésben, vagy élettani vonatkozásban, esetleg viselkedésmódban. A populációknak ez a variációja a polymorphismus, vagyis két vagy több feltűnően nem-folytonos alak együttes előfordulása, mint pl. a nemi különbségek, lepkék és bogarak vagy egyes virágok feltűnő színváltozatai, gerincesek vércsoportjai. Ez a polymorphismus a „természetes” kiválasztódás (szelekció) hatásaira alakul ki és marad meg. Ez a genetikai változékonyság teszi lehetővé a kiválasztódás további menetét, az evolúciót. Az evolúcióban elemi egységként a mendeli populációt tekintik: az ivaros és kölcsönösen termékenyülő egyedeknek közösségét egy közös génállománnyal (gene pool); obligát autogamoknál

* Előadás a „Heterózis a növényvilágban” c. konferencián, 1966. március 8-án.

tehát ilyen mendeli populáció nem lehetséges, azonban a természetben szigorúan csak öntermékenyülő egyedekből álló populáció alig fordul elő.

A populációkban a genetikai változékonyság a kiválasztódás hatására általában csökken, újra gyarapodásának azonban több forrása lehet. Elsősorban új mutációkkal tágulhat a genetikai változékonyság; már 1935-ben megfigyelte EAST *Nicotiana rustica* teljesen homozygota egyedének utódnemzedékeiben a variabilitás mindegyre fokozódását. Bár a látható új mutációk általában kedvezőtlenek, azonban a populáció ezeket valamilyen kiegyensúlyozással mégis megtartja (mutációs terheltség, MULLER). Gyarapodik a génállomány „génbeszivárgással” is, amikor a populációba bevándorló idegen egyedek vagy pollen új géneket visznek be egy lokális populációba. A meglévő génállományból is alakulhatnak ki rekombinálódással további új genotípusok.

Már a 20-as évek táján FISHER megállapította, hogy a kiválasztódás sokszor kedvez a heterozygotáknak, MULLER pedig *Drosophila* populációkban egyensúlyban tartott letális mutánsokat talált, melyek mint heterozygoták kiválóbb phaenotípusukkal előnyben voltak. Ugyanígy a heterozygoták fölénye tapasztalható mesterségesen előállított hibrideknél is. Ez a hibrid vigor és ezért a heterosis jelenség alapján kézenfekvő volt a vadpopulációk heterozygotáinak kiválóságát ilyen alapon értelmezni. Azonban lényeges különbség van az F_1 hibrid vigora, ami a következő nemzedékben már eltűnik és a populáció heterozygota egyedeinek kiválósága között, mely utóbbi a nemzedékek során át is megmarad. A populáció heterozygotájának egyedi hatása nem is szükségszerűen felismerhető, ezek csak összegződve adják a populációnak a kiválasztódás szigorára viszontválaszában a szelektív, adaptív előnyt. Éppen ezért a továbbiakban az esetleges félreértések elkerülése érdekében a heterosis kifejezést lehetőleg mellőzzük.

A kiválasztódás folyamán a populációban kialakul a környezeti feltételekhez hozzáidomuló rokon genotípusoknak egy elrendezése, a populáció adaptív normája (SCHMALHAUSEN 1949). Ezt az adaptív normát a klasszikus magyarázat szerint az evolúciós változás a kevésbé előnyös gének, chromosoma szerkezetek fokozatosan kedvezőbbek behelyettesítésével alakítja ki. Észерint egy populáció heterogenitásának összetevői 1. kedvezőtlen mutációk, melyek mint recesszívek a heterozygotában elrejtettek; 2. genetikai variánsok, melyek bizonyos időben vagy helyen neutrálisak, és némi kis előnyük van, viszont máskor és máshol inkább hátrányban vannak; 3. adaptív polymorphismus, amit környezeti különbségek tartanak fenn és 4. ritka kedvező mutánsok, melyeknek alléljai még nem helyettesítődtek. Az egyensúly-feltevés magyarázata értelmében az adaptív norma több-kevesebb allélra, génkomplexre vagy chromosoma szerkezetre heterozygosisos genotípusok rendeződése, ahol a kiválasztódás csak részben vezet génbehelyettesítésekhez és sokkal inkább jelentős a genotípusok közötti viszonylagos egyensúly kialakítása.

A populációk heterozygotaságának következő ismertetésében hat kérdéscsoport kerül sorra:

hogyan, miért maradnak meg a heterozygoták a populációban, milyen mechanizmussal alakul ki és marad meg a heterozygota előnye, miben jelentkezik a heterozygotának szelektív kiválósága, hogyan viselkednek a heterozygoták a kiválasztódás szigorában, hogyan jön létre a populáció egészének adaptív előnye és mi a heterosis, valamint az egyensúlyban tartott polymorphismus összefüggése.

Heterozygoták a populáció modelben

A formális populációgenetika egy populációnak genetikai alkatát a genotípusok sajátságaiival és előfordulásuk gyakoriságaival jellemzi. Egyszerű modelnél feltételezés a panmixis, azaz minden egyed azonos eséllyel termékenyül meg bármely más egyedtől.

Egy autosomalis locus 2 alléljának (Aa) három lehetséges genotípusa van, melyeknek aránya a populációban adja a genotípusok gyakoriságát. A következő nemzedékre átvitel előtt a genotípusok azonban felbomlanak, mivel az utódnemzedék új genotípusai a gametákkal átvitt génekből alakulnak ki. Tehát a genotípusoknak nincsen folytatóságosága a nemzedékek sorozatában, csak a géneknek, s ezért a populáció genetikai alkatát gén-gyakoriságokkal lehet jellemezni. Eszerint

1 allélpárnak lehetséges genotípusai:	AA	Aa	aa	(összes)
ha a populáció egyedeinek száma:	30	60	10	100
akkor a populációban a gének száma, A :	60	60	0	120
a :	0	60	20	80

tehát az A gyakorisága $60\% = 0,6$

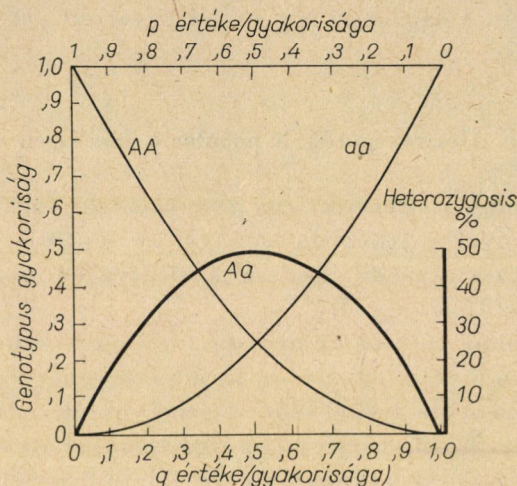
az a gyakorisága $40\% = 0,4$.

Általánosságban	gének		genotípusok		
	A	a	AA	Aa	aa
a gyakoriságok:	p	q	p^2	$2pq$	q^2
			ahol $p + q = 1$		

Nagyméretű panmiktikus populációban, ha nincsen mutáció, szelekció és bevándorlás, a populáció génállományán belül a gének és genotípusok gyakoriságai nemzedékeken át azonosak, ez a populáció egyensúlya, amit a Hardy—Weinberg-féle összefüggés ($p^2 + 2pq + q^2$) fejez ki. A genotípusok gyakorisága tehát csakis a szülők géngyakoriságaitól és nem azok genotípusától függ és a genetikai variancia a populációban így változatlanul fennmarad.

Ilyen idealizált populációban a gének és genotípusok gyakoriságainak összefüggését az 1. ábra tünteti fel.

Ha azonban a populáció egyedeinek termékenysége, életképessége nem azonos, gényeiket a gametákkal különböző arányban adják át az utódnemzedéknek. Az egyedeknek ez az arányos hozzájárulása a következő nemzedékhez az egyedi kiválóság (alkalmasság, fölény), az egyed adaptív vagy szelektív



1. ábra. A gének és genotípusok gyakoriságainak összefüggése a Hardy—Weinberg-féle törvény alapján

értéke (fitness). Ha az egyedeknek ezen szelektív sajátosságú különbségei a genotípusban egy bizonyos gén jelenlétével vagy hiányával társul, a kiválasztódás az olyan phaenotípusra hat, melyben ennek a génnek hatása megnyilvánul. Ekkor más lesz az utódnemzedék géngyakorisága és ennek megfelelően genotípus gyakorisága is. Ez a szelektív sajátosság a phaenotípus vonása és nem is szükségszerűen azonos a közreműködő gén látható hatásával; a gén főhatása esetleg egészen más és csak útbaigazítóan jelzi a kérdéses genotípus adaptív előnyét.

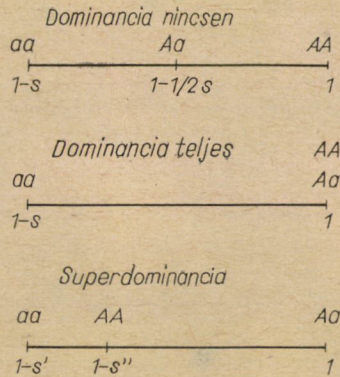
A kiválasztódás szigorát a szelekció koefficiense (s) fejezi ki, azaz egy bizonyos genotípus gametás hozzájárulásának arányos csökkenése egy, a kiválasztódásnak kedvezett standard genotípushoz viszonyítva. A kirekesztés alatt álló genotípus ($1-s$) hátrányosabb szelektív alkalmassága így fejezhető ki egy másik genotípushoz viszonyítva.

A kiválasztódás szigora a phaenotípusban megnyilvánuló dominancia fokozatok szerint változik és éppen ezért a génhatás megnyilvánulásánál az allélok dominancia viszonyait (codominancia, dominancia és superdominancia) figyelembe kell venni (2. ábra).

Ha teljes a dominancia és a recesszív típust (*aa*) kirekesztő szelekció koefficiense (*s*), a kiválasztódás hatékonysága megállapítható a genotípusok kezdeti gyakoriságából és szelektív értékéből:

a genotípusok	<i>AA</i>	<i>Aa</i>	<i>aa</i>	(összesen)
kezdeti gyakorisága	p^2	$2pq$	q^2	1
adaptív értéke	1	1	$1-s$	
gametás hozzájárulása	p^2	$2pq$	$q^2(1-s)$	$1-sq^2$

Tehát megváltozik a géngyakoriság a kiválasztódás szigorától és a kezdeti géngyakoriságtól is függő mértékben.

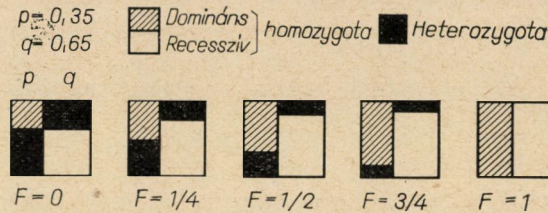


2. ábra. A dominancia fokozatainak és a szelektív értékeknek összefüggése

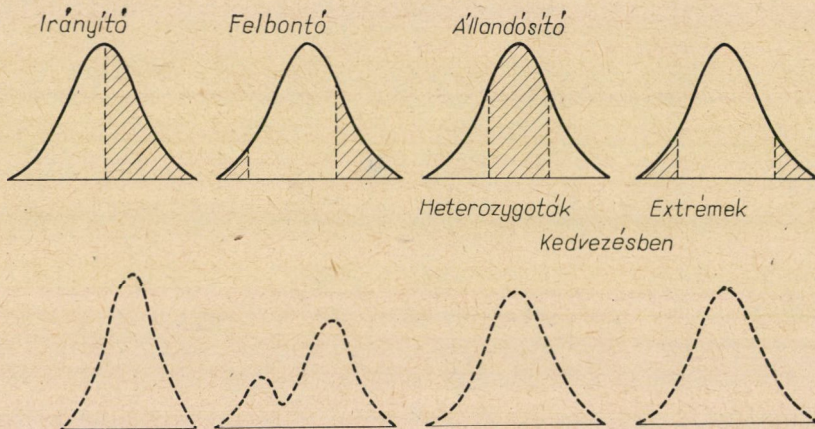
Ha a kiválasztódás a heterozygotáknak kedvez, superdominancia esetén egyensúly alakul ki a géngyakoriság egy köztes értékénél és így mindkét allél megmarad. Ezt az egyensúlyt jellemzi, hogy a géngyakoriság nem a heterozygota kiválóságának a mértékétől függ, hanem az egyik homozygotának a másik homozygotára vonatkozó viszonylagos hátrányától. Ezért alakul ki egy többé-kevésbé köztes géngyakoriság, még akkor is, ha a heterozygota alig van előnyben a homozygoták felett. Ha *aa* letális, az *Aa* szelektív értéke az *AA*-t csak 1%-kal múlja felül, a letális *a* allél 0,01 egyensúly gyakorisággal a populációban visszamarad.

Egyensúlyban tartott panmiktikus populációban beltenyésztésre kényszerüléskor két azonos gameta egyesülési valószínűsége ϵ -értékkel nagyobbodik és így a genotípusok gyakorisága $AA = p^2 + \epsilon$, $Aa = 2pq - \epsilon$ lesz. Az allélok párokban társulását az ellentétes nemű gameták korrelációjának koefficiense fejezi ki, azaz $\frac{\epsilon}{pq} = F$, így az *F* a beltenyésztődés mértékét kifejező együtt-
ható és ennek megfelelően $1-F$ a populáció heterozygotaságát jelzi, ahol a „heterozygotaság” a heterozygoták gyakoriságát jelenti egy adott időben az alap populáció gyakoriságához viszonyítva. A különböző mértékben ön-

termékenyülő (beltenyésztődő) populációkban a három genotypus aránya is változik, pan—miktikus populációban ($F = 0$) ez a géngyakoriságoknak megfelelően a *Hardy—Weinberg*-szabály szerint alakul ki, míg a szigorúan öntermékenyülő ($F = 1$) populációt már csak homozygota alakok alkotják (lásd a 3. ábrát).



3. ábra. Különböző mértékben öntermékenyülő populációkban a domináns és recesszív homozygota és a heterozygota genotypusok aránya. Szélsőséges esetben teljes a panmixis (obligát allogámia, $F = 0$), illetve teljes a beltenyésztés (szigorú autogámia, $F = 1$)



4. ábra. A kiválasztódás három fő típusa. Fent a szülői nemzedék egy phaeotypusos sajátosságának gyakorisági megoszlása; a kiválasztásnak kedvezett szülők a görbe alatti árnyékolt területre esnek. Lent a következő nemzedék várt gyakorisági megoszlása, amennyiben minden szelektált szülő azonos valószínűséggel járul az utódnemzedék populációjához. I. M. Lerner nyomán

A kiválasztódás megfigyelhető következményei alapján tulajdonképpen nem egyéb, mint a genotypusoknak nem véletlenszerű differenciális szaporodása, tehát egyes genotypusok több vagy kevesebb utódot hoznak, mint az összes egyedek átlaga. A kiválasztódás három általános fő típusa az irányító, felbontó és stabilizáló szelekció (4. ábra).

Az irányító (lineáris, dinamikus) kiválasztódás egy jelleg szélsőséges megnyilvánulásának kedvez és a közép már egy nemzedék során eltolódik a kiválasztódás irányába. Ez elsősorban a nemesítésben alkalmazott kiválo-

gatási mód. A felbontó (disruptív, centrifugális) kiválasztódás szélsőséges típusoknak kedvez, de ezek egymás között termékenyülnek; így a köztes alakok kiküszöbölődnek, a genetikai variancia tágul és az egész populációban két vagy több optimum alakul ki. A felbontó kiválasztódás vezet el a polymorphismus kialakulásához. Állandósító (stabilizáló, centripetális) kiválasztódáskor legtöbbször a középhez közeli, átlagos phaenotypusok szaporodnak és a szélső variánsok kirekesztődnek. Ilyenkor egyetlen optimum van kedvezésben és ez egybeesik a megoszlás centrális phaenotypusáéval, azaz a köztes heterozygoták részesülnek előnyben. Olykor az állandósító kiválasztódás a szélsőséges típusoknak kedvez, de ezek egymás között termékenyülnek és ezért a megoszlás közepe változatlanul ugyanaz marad.

A természetben végbemenő kiválasztódás és a mesterséges kiválogatás között lényeges különbség van. Tulajdonképpen a természetes kiválasztódás fogalma arra vonatkozik, hogy bizonyos genotypusok több életképes utódot hagynak hátra, mint mások. Épp ezért nem is *a priori* oka az észlelt jelenségeknek és csak *ex post facto* lehet megállapítani, hogy kiválasztódás történt. A kiválasztódott utódokat a darwini értelmű kiválóság jellemzi. Ezzel szemben a mesterséges kiválogatás céltudatos folyamat és közvetlenül oka a populációk genetikai összetételében bekövetkező megváltozásoknak. Itt a kísérletező határozza meg, hogy mely genotypusok hozzanak több utódot. Természetesen a kiválasztódás és a kiválogatás szélsőséges formái különböztethetők csak meg, mert hiszen a kísérleti körülmények között is hat a természetes kiválasztódás. A mesterséges kiválogatás rendszeren a környezeti változásoktól, a fajok közötti versengéstől védett körülmények között történik, míg a természetes kiválasztódás éppen ilyen körülmények között emeli ki a kiválóbbakat és a szelektív előny a genotypus összes phaenotypusos kifejeződésének sajátja, viszont mesterséges kiválogatásnál ez csak egyes egyedekre vonatkozik. Bizonyos jellegekre kiválogatás más jellegekben kedvezőtlen változást eredményezhet és így a kísérleti populáció elvesztheti plaszticitását, ezzel szemben a természetben a kiválasztódott teljes phaenotypusnak változó körülményekhez hozzáilleszkedő képessége megmarad.

A heterozygoták előnyének kialakulása és megtartása

A genetikai polymorphismus (FORD 1940) két vagy több mendelezően viselkedő és feltűnően nem folytonos alak együttes előfordulása ugyanazon helyen olyan gyakorisággal, hogy a legritkább alak sem maradhat meg pusztán rekurrens mutációkkal. Így nem tartozik a polymorphismus fogalmába sem a normál megoszlást adó polygénés kontinuus variáció, sem a heterozygotákból kihasadó ritka recesszív. A polymorph jellegek különbsége, például a lepkék szín-mintázatának 2—4 átmenet nélküli típusa, egy fajon belül gyakran feltűnőbb, mint ugyanazon nemzetség közönséges fajai közti különbségek.

A nem folytonos variációt bizonyos átváltó (switch) genetikai mechanizmusok tartják fenn, amelyek az egyedfejlődés kritikus szakaszaiban a fejlődés alternatív lehetőségei között döntenek; például a hím és nő egyedekben számos gén közül egyesek csak az egyik, míg mások csak a másik nemből működnek, vagy esetleg mindkét nemből, de nem azonos hatással. Ilyen átváltó mechanizmussal a polymorphismus „egyensúlyban” marad a ráható ellentétes szelektív erők relatív intenzitásától meghatározott szinten. Így váltivarú szervezeteknél a nemek aránya megközelítően 1 : 1, vagyis az egyik nem túlsúlyát a másiké rovására a kiválasztódás ellensúlyozza. A két alléltól függő, „stabil” polymorphismusnál a legvalószínűbb állapot az, amikor a heterozygotának van kiválóbb adaptív előnye a két homozygotával szemben. Igen elterjedt a növények heterostylia polymorphismusa, ahol a hosszú bibés forma a recesszív (ss), a rövid bibés a heterozygota (Ss) és így érthetően kölcsönös termékenyüléssel ($Ss \times ss$) a distylia 1 : 1 arányban megmarad (BODMER 1960.)

A természetes vadpopulációk teljes genetikai polymorphismusának csak töredéke áll látható diszkontinuus alakokból. Általában egy populáció egyedeinek a phaenotypusa viszonylag egyöntetű, ezek azonban nem homozygota vad típusok — ahogy azt régen feltételezték —, hanem kiderült, hogy a legtöbb locus nem egyetlen vad allélből, hanem számos isoallélből áll; az isoalléloknak (STERN és SCHAEFFER 1943) olyan kicsi az egyedi hatása, hogy csak speciális módszerrel azonosíthatók mint ún. modifikátorok vagy suppressorok. Szigorú öntermékenyítéskor a vad típus kiválósága a homozygosis felé haladással súlyosan csökken és ebből a heterozygosisnak a populációban bizonyos fölényére is tudtak következtetni. Valóban a hibridkukorica kísérletes példája annak idején ezt igazolta is. Tehát a kiválasztódás a vadpopulációban bizonyos genetikai varianciát a heterozygosisal megtart, ez a genetikai varianciák „szelektált heterozygosítása”.

A heterozygoták szelektív előnyének genetikai magyarázatára több, mendelező egységként működő átváltó mechanizmust tételnek fel. A dominancia magyarázat szerint a hibrid számos locusában, melyek a szülőben elrejtetten a káros recesszív homozygosis állapotában voltak, a domináns hatású gének gyarapodnak és így a kedvezőtlen recesszív hatását elnyomják. Bár számos F_1 heterozygota kiválóságára ez kielégítő magyarázat, a legtöbb polymorph populációra mégsem alkalmazható. Sokkal valószínűbb a superdominancia, illetve ennek további módosulása a heterozygoták szelektív előnyében.

A superdominancia értelmében két homozygotának hátránya egyensúlyával jut előnyhöz a heterozygota, amely így a populáció polymorphismusát egyensúlyban tartja.

Monofaktoriálisan különböző szülők hibridjének monogénes heterosisa sok esetben superdominanciával értelmezhető. Számos ilyen, egyetlen locus heterosisa ismert keresztezések F_1 hibridjeinél (*Antirrhinum*, STUBBE és

PIRSCHLE 1940; *Sorghum*, QUINBY és KAPER 1946; *Arabidopsis*, RÉDEI 1962; *Drosophila*, BUZZATI—TRAVERSO 1947). A heterosis superdominanciával értelmezéséhez kellő óvatosság szükséges, mert a *Zea* levélfesték-hiányos mutánsainak monogénes heterosisánál D.F. JONES (1957) később kimutatta, hogy itten valószínűleg nem allélos, epistasis kölcsönhatás is szerepel.

A látszólag monogénes F_1 heterosishoz hasonlóan egy főgén is fenntarthat monogénesen elkülöníthető alakokkal nem folytonos polymorphismust a populációban. Az ilyen főgének szelektív előnyre tesznek szert és nem épülnek be a génkomplexbe, hanem megmaradnak külön mendelező egységként (*Panaxia dominula*, SHEPPARD 1962). Az első ilyen egyensúlyban tartott polymorphismust FISHER (1939) mutatta be a *Paratettix* szöcskénél, ahol a heterozygoták három mintában 6,6, 10,4 és 14,2%-kal múlták felül a homozygotákat. Az első laboratóriumi populációnál bemutatott monogénes heterozygota főlény a *Drosophila Bar* génjére vonatkozik (L'HÉRITIER és TEISSIER 1937). Gerinceseknél egyetlen biztos eset az embernél talált heterozygota sarlósejt-jelleg volt (ALLISON 1955), bár több bizonyíték szerint az MN vércsoportnál is hasonló heterozygota előny van (MORTON és CHUNG 1959). Legutóbb a szarvasmarha szérum protein polymorphismusát ASHTON (1965) mutatta ki. Sokszor tehát külsőleg nem is látható ez az adaptív előnyös polymorphismus (növényeknél a cyanogén jelleg, *Lotus*, JONES 1962, *Trifolium*, DADAY 1944). Sőt úgynevezett „neutrális” hatású gének is lehetnek szelektív előnnyel. Megtévesztő lehet azonban az „egy-gén-egy-jelleg” alapján egy gén sorsát a populációban a géntől irányított látható jelleg „értékével” felmérni. A látható phaenotypusban a teljes genotypusnak csak egy töredéke nyilvánul meg. Ezenkívül a gén a differenciálódásra bonyolult folyamatokon át hat és így aligha van olyan gén, amely a különféle fizikai, biotikus vagy genetikai környezetben „neutrális” maradna. Különösen nyilvánvaló ez a pleiotrop hatásoknál és lehet, hogy a látható „polymorph” jelleg olykor csak mellékterméke egy génnek, ami egyéb élettani következményei alapján marad meg a populáció génállományában. Különbben is az allélhatások közelebbi, nyilván komplementálási (RÉDEI 1965) módjának közelebbi ismerete nélkül nehéz a superdominancia bizonyítása.

A supergén (DARLINGTON és MATHER 1949) egy rövid chromosoma szakasz, amelyben crossing-over ritkán lép fel és ezért ezen szakaszban szorosan kapcsolódott igen különböző jellegű locusok a keresztezésben mendeli egységként szerepelnek. A supergén úgy alakul ki, hogy a gének kölcsönhatása alapján két vagy több locus bizonyos alléljainak egyidejű jelenlétében a kiválasztódás kedvezően hat s ha ezek transzlokálódással közel kerülnek, a kiválasztódás kedvez az egy chromosomában kapcsolódásuknak, közöttük a crossing-overek fellépését korlátozza és végül a locusokat egymáshoz közel hozza. Az ilyen átváltó mechanizmussal hatékonyan működő supergén látszólagosan multiplex allélok csoportosulása (*Primula*, ERNST 1933, DOWRICK 1956;

Colias, HOVANITZ 1944). Kialakulhat supergén egy főhatású gén közelében kapcsolt locusok polygén mutációinak szelektív felhalmozódásával is. Ismeretesen a polygénnek mutációs gyakorisága meglehetősen nagy, pl. *Zea*-nál átlag 4,5 mutáció esik 100 gametára (SPRAGUE-ék 1960) és kimutatható superdominanciájuk is (WALLACE 1963, MUKAI 1964), bár ezt MULLER-ék (1961) kétségbe vonják.

Külön egy-két főhatású gén nélkül is kialakulhatnak egyensúlyhoz elvezető polygén blokkok (MATHER, POLIVANOV 1964).

A heterozygoták előnye bekövetkezhetik epistasis kölcsönhatására is, HALDANE szerint a populáció „kumulatív” heterosisát ez tartja fenn.

Chromosomalis átrendeződésekkel pseudo-superdominancia alakul ki. A *Drosophila* vadpopulációiban igen gyakori az inverziós átrendeződés (DOBZHANSKY és LEVENE 1951), ami egyetlen lépéssel egységbe foglalja több főgénnek superdominanciáját. Az inverziós heterozygotában az átfordult rész rekombinálódása erősen csökken, a génkomplex mint „supergén” működik és adaptív fölénye alapján heterozygosis állapotban szelektálódik. Tulajdonképpen ezek nem is egyszerű heterozygoták, hanem „heterokaryotypusok”.

A heterozygota szelektív előnye

A szigorú beltenyésztés általános leromlást eredményez, a fitness különböző komponenseiben a locusok homozygosisba jutásával erős a csökkenés (meddség, betegségre fogékonyság, növési rendellenesség, anyagszere zavar). Emiatt pusztulnak el gyakran a laboratóriumi törzsek is. Meglepő azonban, hogy az erősen beltenyésztett, hozamra és így közvetve életképességre is kiválógatott baromfi származéksorok a B vércsoport locusaira mind polymorphoknak mutatkoztak; itt tehát a heterozygota kiválasztódással oly nagy előnyre tett szert, hogy genetikai egyöntetősége még a kiválasztódás szigorát is legyőzi (SCHULTZ és BRILES 1953). Rozsnál az a beltenyésztés, amit NILSSON—EHLE 1927-ben kezdett el, még 36 nemzedék után sem szűrte ki az egyik származéksorban a chlorophyll képzésben résztvevő egyik locus heterozygosisát (MÜNTZING 1963). Ugyanígy a kukorica 17. beltenyésztett származékából is lehet alszármazéksorokat kialakítani (JONES 1939), sőt még az öntermékenyülő árpa hibridjének 18. nemzedékében is lényeges heterozygosis megmarad, a szülőknél nagyobb variancia szerint (JAIN és ALLARD 1962).

A két homozygota hátrányával lesz a heterozygota superdominánsan előnyben és a kiválasztódás kirekesztésének kevésbé alávetve. Még akkor is, ha a recesszív allél letális hatású (MULLER 1918, FISHER 1922). Ilyen egyensúlyban tartott letális allél eset a sarlóssejt anaemia. A homozygota H^sH^s alig éri meg az 5. életévet és így várható lenne a gén gyors kirekesztődése a populációból, mégis afrikai és olasz népességekben 20–30% a heterozygota ott, ahol a maláriás elhalálozás igen nagy, ugyanis a heterozygota gyerekek

kevésbé fertőződnek (ALLISON 1955). A superdominanciának ilyen világos képe azonban elég ritka; ugyanígy marad fenn a populációban heterozygotákban a glucose-6-phosphate-dehydrogenase deficiencia recesszív letális hatású génje, ami azonban a férfiakra káros kihatású, mivel X-chromosómában lokalizált (ALLISON 1961). Hasonló egyensúlyban fenntartott letalítás a növényeknél a levélfesték hiányos mutáció különféle esete.

Chromosomal polymorphismussal a letalitást szintén egyensúlyban tartják a genetikai terheltséget hordozó heterokaryotipusok; innen származik a „heterosis rögzítés” *Oenothera* módszerének egyik alapgondolata.

A heterozygoták elasztikusabbak a nagyobb biokémiai változatosságuk alapján (HALDANE 1955). A heterozygotában két allélnak két különböző, bár közel hasonló, génterméke van egyetlen dózisban, míg a homozygotában a két locus ugyanazon termék kettős dózisát adja. Ingadozó környezeti feltételek között hol az egyik, hogy a másik allél lehet termékeivel a fejlődésre előnyösebb hatással és ezért a heterozygota jobban pufferolt, kisebb a phaenotypusos variabilitása is, azaz kisebb a varianciája (WIGAN 1944, MATHER 1949–50). Így a *Petunia gradalis* jellegénél a variáció koefficiens az F_1 -nél 4,89%, míg a szülőknél 9,74, ill. 8,32% (MATHER 1949).

A heterozygota ellentétes szelekciós nyomások egyensúlyában áll; pl. *Drosophila* nemek aránya (WALLACE 1948), *Mus* letális t-locusa (DUNN 1956), *Maniola* szárnymintázat átváltó génjei (DOWDESWELL 1961), emberi vércsoportok, ahol az *A0* és *B0* heterozygota férfiakban a *0* spermatozoon 4,5%-os előnye ellenére az *A* és *B* kompenzálódással mégsem eliminálódik (MATSUNAGA és HIRAIZUMI 1962). Viszont állandósuló körülmények között a heterozygota már elvesztheti a homozygoták feletti előnyét (LEWONTIN 1958).

A vadpopulációkban nagy a genetikai variabilitás, ennek ellenére a vad-típus meglehetősen egyöntetű phaenotypusa jól adaptált és többé-kevésbé stabil komplex. A „pufferolt” phaenotypust a fejlődési homeostasis mechanizmusa alakítja ki. CANNON első fogalmazása után a Lerner-féle meghatározásban a fejlődési homeostasis a szervezet azon sajátosága, hogy ingadozó külső feltételekhez egyedfejlődésének önszabályozó mechanizmusaival hozzáilleszkedik és így a változó környezetek ellenére phaenotypusát állandósítja. Ha a fejlődés bármilyen külső vagy belső zavaró okból rendes menetétől eltér, ilyen szabályozó folyamatokkal újra normális útjára visszaterelődik; ezzel a „pufferolt genotypussal” a fejlődés „kanalizálódik” (WADDINGTON 1942). A heterozygotáknak nagyobb a képességük a kanalizált fejlődés normáin belül megmaradni. A homeostasis és heterozygosis okozati viszonya valami körkörös sajátosságú, mindegyik oka, de egyben következménye is a másiknak. A fejlődés átváltó mechanizmusairól még nagyon kevés a bizonyítottan ismert, csak annyi a valószínűsíthető, hogy mendelező egységek (supergén, polygénés vagy chromosomal blokkok), természetesen számos egyéb génnel sajátos kölcsönhatásban, a fejlődést igen jól meghatározott útra terelik.

Az egyedi genotypusnak környezeti behatásokra megváltozott kialakulása a phaenotypusnak „plaszticitási” képessége. Az ilyen megváltozás nem genetikai módosulás, a jelleg többnyire nem homeostasissal alakul ki, mint pl. a vízinövények heterophyllia-ja. Egyes jellegeknek a plaszticitása bizonyos adaptív értéket is jelenthet és így jelentőséghez juthatnak a környezethez adaptálódás kialakításában. Plaszticitást eredményezhet a felbontó kiválasztódás, különösen élő növényeknél és ezért genetikai polymorphismusuk nem is annyira feltűnő; állandósító kiválasztódás szigora alatt pedig a különböző genotypusok egyetlen phaenotypusban jelentkezhetnek, mint például a törpe növésalakok. A phaenotypusos plaszticitás mechanizmusában szintén átváltások működnek, amikor is a fejlődés bizonyos érzékeny periódusaiban külső behatásra a fejlődés lehetséges útjai közül az egyiket valósul meg.

A populáció heterozygotái révén adaptív előnyre tesz szert, változatosabb lesz, mivel a genotypusok száma az allélok számával nem egyszerűen arányos (n allélnak $1/2 n^2 + n$ genotypusa lehet) és mindegyik optimális lehet egy kissé más környezetben. Ilyen változékonyság teszi lehetővé a környezeti változásra az azonnali evolúciós viszontválaszt. A genetikailag eltérő heterozygota egyedeknek adaptív előnye a populáció egészének is az evolúciós plaszticitás előnyét nyújtja, amivel a polymorph populáció a különböző lokális környezeteket akár plasztikus, akár stabil fejlődési vagy viselkedésbeli reagálással jobban tud kihasználni; ez a phaenotypusos flexibilitás (THODAY 1953). Ha a környezet szigorára csak egyszerű plasztikus módosulás következik be és közben mutációs vagy egyéb genetikai megváltozás nem lép fel, fel lehetne tételezni, hogy az evolúciós előrehaladást a phaenotypusos plaszticitás nem segíti elő. Azonban mind ez, mind a fejlődési flexibilitás a fejlődési homeostasissal összefüggésben evolúciós jelentőségű mozzanat is lehet, enélkül viszont csak phaenotypusos merevedés következik be.

A heterozygotának előnye tehát, hogy több pufferolt utódja nagyobb változékonyságot biztosít és hirtelen változó körülményekhez jól hozzáidomul, eltérő környezeteket is elfoglal. Kanalizált fejlődéssel alakul ki az egyed adaptív kiválósága (fitness), azaz „reproduktív sikerének” az összessége, beleértve a felnőtt korig életbenmaradást, a sexualis vigort, termékenységet is (LEVENE és DOBZHANSKY 1958). Ez az adaptív kiválóság nem korlátozódhatik csak a jelen környezetre, mivel mindegyik nemzedék adaptív kiválósága leszármazottainak kiválóságával összefügg. Amíg a kiválasztódás a rövid tartamú életbenmaradásnál a genotypust a jelen feltételekhez hozzáilleszkedéssel stabilizálja, addig hosszú időtartamban a jól stabilizált genotypusokból álló populációnak képesnek kell lennie a variációra, vagyis adaptív kiválóságának tartalmaznia kell a genotypusos és phaenotypusos flexibilitást. Ezért az adaptív kiválóságban (fitness) javulás mindig a stabilitás és a variabilitás közötti ellentétességnek egy kompromisszumával jöhet létre, a legnagyobb mértékű kiválóságnak mindkettőt maximálisan kell tartalmaznia.

Ez részben azzal valósul meg a diploidokban, hogy heterozygosissal tekintélyes genetikai variációt tárol a populációban, az egyensúlyban megtartott polygén rendszerek a phaenotypus viszonylagos egyöntetűségét nyújtják és a genetikai flexibilitás vesztésével az adaptálást fenntartják.

Heterozygoták és a kiválasztódás szigora

A kiválasztódás a phaenotypusra hat és ezért minden fejlődési folyamat, ami csökkenti az egyébként kedvezőtlen hatású géneknek a phaenotypusban való megnyilvánulását, egyben ezeket a géneket a kirekesztő kiválasztódás alól mentesíti. Tehát bármilyen is legyen a populációban a génállomány variációja, minél kevésbé nyilvánul meg ez a phaenotypusban, annál kevésbé talál a kiválasztódás támadási pontot és ennek következtében a genetikai variabilitás annál jobban biztosítódik. Ezért lesz a teljesen recesszív hatású gén heterozygosis állapotában a szelekciós kirekesztéstől teljesen védett. Korábban a populációk genetikai változékonyságát is az ilyen recesszív homozygoták kihasználásával magyarázták. Azonban a recesszív hatású allélnak is lehet külön „génterméke” a heterozygotában, ami miatt azután a domináns homozygota és a heterozygota különböznek, mégpedig vagy negatív irányban (amikor *aa* letalis), vagy pozitív irányban (*Aa* superdominanciájá). A recesszív allél ha tehát a phaenotypusban nem nyilvánul meg, a kiválasztódás mérséklődik. Viszont a domináns hatású allél sem jut érvényre tökéletes penetrancia esetében; a domináns allél manifesztálódása a *Drosophila* homeostasisos mutánsaiban olykor 10%-ot sem ér el.

A kiválasztódás kedvez az olyan módosító hatású géneknek, amelyek a heterozygota phaenotypusát a kiválóbb homozygotáéhoz hasonlóbbá formálják. Ilyen penetranciát módosító hatásúak a kedvezőtlen génhatásokat ártalmatlanító suppressorok, amivel a „normál” phaenotypustól eltérés mérséklődik. Minél több az ilyen homeostasisos berendezés a génállományban, a populáció annál nagyobb variáció tömeget tud tárolni, anélkül, hogy az a kiválasztódás szigorának ki lenne téve. A módosító hatású gének stabilizálják a phaenotypust a fejlődési folyamatok rendes menetébe irányításával (kanalizálás), védik a szervezetet a fellépő új mutációk, a bekerült idegen gének fejlődést veszélyes útra elterelő hatásával szemben és éppen ezért a módosító géneknek igen nagy az adaptív értékük. HARLAND (1934) szerint — bár kis túlzással — a fajt valójában módosító hatású gének alkotják.

A populációk genetikai variabilitása a kiválasztódás következménye, de ugyanakkor ez ad választ a kiválasztódás szigorára is. Ez a változékonyság a legtöbbször igen tetemes, mégis ennek ellenére egy populáció phaenotypusai meglepően egyöntetűek és állandóak, mivel változékony kialakulásuk elnyomott. A phaenotypusbeli működéseket a heterozygosis valamiképp stabilizálja és ezért a populációban az átlaghoz közelálló, közepeszerű lesz

a legjobban adaptálódott. H. SPENCER-nek elvét: a legkiválóbbak életben maradását éppen ezért a „közepesek” életben maradásának a gondolata váltja fel (WRIGHT 1951). A kiválasztódás szigorának alávetett populációban tehát a külalak többé-kevésbé alig változik, miközben a genotypus egészen újjászerveződhetik.

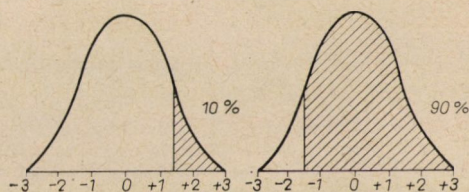
A heterozygota phaenotypusára a különféle kiválasztódások hatása nem azonos.

Állandósult környezetben nincsen irányító kiválasztódás, viszont mindig megvan az állandósító szelekció, ami negatív hatásával kirekeszti a rekombinációból, hasadásból származó és az átlagos phaenotypustól eltérő, kevésbé alkalmas egyedeket, a phaenodeviansokat. Ily módon a kiválasztódás „normalizál”, de ugyanekkor „kanalizál” is, mivel pozitív hatásával kedvez a „feedback” mechanizmusoknak, a standard phaenotypust kialakító supergéneknek és stabilizáló suppressoroknak. Mindezzel az állandósító kiválasztódás a homeostatikus heterozygotáknak kedvez és ennek általános következményei: ha a szélsőséges típusok csökkentett életben maradása csak azért van, mert ezek szélsőségesek függetlenül genotypusuktól, a kiválasztódás a köztes jelleget irányító gének rögzülését eredményezi; ha viszont az extremek alacsonyabb adaptív értéke sajátos genotypusoknak a következménye, azaz a homozygotaságnak, a kiválasztódás a genetikai variabilitást megtartja és a heterozygoták heterosisát eredményezi (ROBERTSON 1956).

Változó környezetben az irányító és a felbontó kiválasztódás működik. Az irányító szelekció a phaenotypus adott jelen normáját, annak középértékét eltolja, elsődlegesen csak a variabilitás rendes határai között, amire a populáció már adaptálódott, majd pedig fokozatosan e határokon túl is. Másrészt az irányító kiválasztódás polygénés jelleget izolál, ami lehetővé teszi a sajátos környezetekhez gyors hozzáilleszkedést. Ugyanis a polygénektől szabályozott kontinuos variációkat a kiválasztódásra bekövetkező génhelyettesítődések egyedi kis hatásukkal alig zavarják meg. Az irányító kiválasztódással kialakuló polygénés egyensúlyt MATHER-ék úgy magyarázzák, hogy számos polygénés kapcsolódás szelektálódik, ill. azok rekombinálnak. ROBERTSON és REEVE (1952) viszont abból indulnak ki, hogy néhány főhatású génnek (pleiotrop hatású isoallélek) változó a hatásuk az eltérő genetikai hátterekben (különböző genotypusokban) és így módosul a főgének pleiotrop hatása is. A kiválasztódásra kialakuló különbségek tehát elsősorban a genetikai háttértől (a teljes genotypustól) függenek. Bár az irányító kiválasztódás a heterozygotáknak tulajdonképpen nem kedvez, mégis az itten bekövetkező megváltozások mechanizmusai (polygénés blokkok és supergének felhalmozódása) a heterozygoták kiválasztódási folyamataiban is működnek. Ugyanis a különféle kiválasztódási módoknál, mégha egyes gének feltűnő hatású megváltozásait meg is lehet állapítani, a genetikai háttér mindig figyelembe veendő.

A dominancia és recesszivitás nem csupán magának a gén-manifesztálódásnak a sajátossága, hanem a kérdéses gén genetikai és környezeti hátterének is és így kerül a kiválasztódás hatása alá. Megfigyelhető, hogy a nyírlepke dominám melaninos mutánsa szétterjedésének kezdete óta viszonylag rövid idő alatt még „dominánsabbá” lett (KETTLEWELL 1956). Ez a Fisher-féle „dominancia evolúció”, amit szépen igazolnak kísérletes körülmények között az *Arabidopsis* „supervitalis” mutánsai is, melyeknél a recesszív hatás módosító gének mutációi következtében szintén dominánssá változik (RÉDEI 1962).

Hasonlóképpen a heterozygoták superdominanciája is nem annyira egy adott locus jellegzetessége, hanem inkább a genotypusos „hátter” ténykedése (WALLACE 1965).

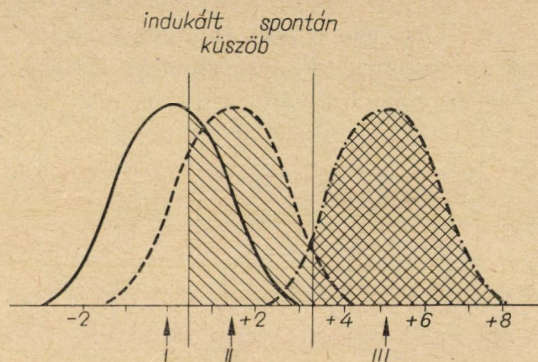


5. ábra. Egy küszöb jelleg két megkülönböztethető osztályra megoszlásának vázlata, ha az incidentia 10%-os (balra), illetve 90%-os (jobbra). D. S. Falconer nyomán

Az irányító kiválasztódásnak jellegzetes következménye van az ún. „küszöb jellegek”-nél, ami gyakran a „szerzett tulajdonságok öröklődésének” látszatát is eredményezi. Számos biológiai jelentőségű sajátosság, mint pl. fejlődés sebesség, betegségállóság, multifaktoriálisan megalapozott és ezért öröklődésmenete hasonló a kontinuanus variáló jellegekéhez, de phäenotypusos megoszlása mégis diszkontinuanus. Az ilyen „quasi-kontinuanus” variációnál (GRÜNEBERG 1952) a jelleget meghatározó gradalis genetikai alap a genetikai és környezeti kölcsönhatás kontinuanus variációjának típusos normál megoszlását mutatja, ahol a mértékegység a standard eltérés (5. ábra). Van azonban egy „küszöb”, egy diszkontinuitási pont, ami az egyedek látható, phäenotypusos skáláján (legtöbbször csak) két osztályt különít el; a skála két értéke: „minden vagy semmi” (az egyed nem-beteg vagy beteg). A populáció egészén belül tehát az egyedek bizonyos aránya (%-a) tartozik az egyik vagy másik osztályba, ez a jelleg incidentia-ja; pl. a fogékonyság kifejezve az elhalálozási százalékkal. Környezeti behatás erősítésével vagy gyengítésével az incidentia megváltoztatható (erős provokatív fertőzésre több lesz a beteg egyed), ezzel a küszöb eltolódhatik és így megváltozik a populációnak a kiválasztódásra viszontválasza is.

Ez a „genetikai asszimilálás” jelensége (WADDINGTON 1953), ami a gabonafajok theophrastosi egymásba átalakulását és egyéb hasonló szerzett tulajdonságok öröklődésének tartott jelenséget az öröklött jelleg szelekciójá-

nak orthodox elvével teljesen egyezően megmagyarázza. Két küszöb van, egy spontán és egy indukált (6. ábra). A spontán küszöb kezdetben a populáció variációjának határán kívül fekszik, így tehát nincsen a küszöbön túla eső phaeotypus variáns és ilyenkor nem is lehet kiválasztódás. Ha viszont a populáció által elfoglalt határokon belül a környezeti behatás felerősítésével új küszöb indukálódik (a), a megoszlás egyik vége felé egyedek kiválogathatók,



6. ábra. Egy küszöb jelleg genetikai asszimilálása. A populáció középértéke (nyíl) a kiválasztódás három fokozatában eltolódik az indukált, majd a spontán küszöbön túlra. Kiválasztódás előtt 30% az indukált incidencia (I); bizonyos kiválasztódás után már 80% és a spontán incidencia is 2% (II); tovább folytatódott kiválasztódás után 100% az indukált és 95% a spontán incidencia. D. S. Falconer nyomán

ami a populáció genotipusos átlaga eltolódásához vezet (b). Ha ez a változás eléggé előrehalad, egyes egyedek alkalmilag átlépik a spontán küszöböt is és mint spontán variációk jelentkeznek. Amennyiben pedig ez gyakoribbá válik, a kiválasztódás már a külső behatás szigora nélkül is működik.

A felbontó (disruptív) kiválasztódás két-több optimumnak kedvező izolálódással a polymorphismus kialakulásához vezet el, amelyben a genotipusok gyakoriságai dinamikus egyensúlyban vannak. Így pl. a kétlaki növények populációjában a két optimum (♀ és ♂) eltérő kiválasztódási erőknél van alávetve. Azonban a két phaeotypus szorosan egymáshoz kötött, egyiknek sincs értelme a másikra vonatkozása nélkül, s így mindegyik integrális része a másik hatékony környezetének is. Mindegyiknek termékenysége és adaptív kiválósága a kettő együttműködésétől függ.

A teljes populáció adaptív előnyének kialakulása

A természet phaeotypusai a maximális alkalmasságra hosszasan szelektált genotipusok termékei. Minden újabb phaeotypusra kiválasztódás egyben az előzőleg már integrált genotipus feladására irányul. Ezzel az adaptív érték csökken, vagy a homozygosis következtében, vagy azért, mert az újon-

nan kedvezésre jutott gén és a maradék genotypus között nincsen harmónia. Viszont a kiválasztódással történetileg kialakult genotypusok homeostatikusan stabilizáltak és ezért irányító kiválasztódásra mindaddig nem is sikerül a genetikai egyensúlyból való eltolódás, amíg új genetikai kombinációk rekombinálódással „potenciális” állapotukból fel nem szabadulnak „szabad állapotba”. Így aztán ha a kiválasztódás szigora megszűnik, bekövetkezik az eredeti phaenotypus átlaghoz visszatérés („homeostatikus erő” ROBERTSON 1956), esetleg egy alternatív, új csúshoz.

A populáció phaenotypusos átlagának ez a szelektív előnye, adaptív fölénye a genetikai homeostasis, a populáció önszabályozása, amivel genetikai összetételét egyensúlyban tartja, hogy az a hirtelen változásoknak sikerrel ellenállhasson. A genetikai homeostasis kifejezésnél (LERNER 1954) találódik a „kollektív” homeostasis (LEWONTIN 1956).

A genetikai homeostasis modelje superdominancia (Aa) feltételezésekor, amikor is a három genotypusnak a reprodukzív kiválóságra eltérő a hatása és ha a gradalis jelleg variabilitását a hasadó genetikai egységek összegzően determinálják, a superdominancia négy különböző fokozata esetén megszerkeszthető a következő reprodukzív arányok alapján:

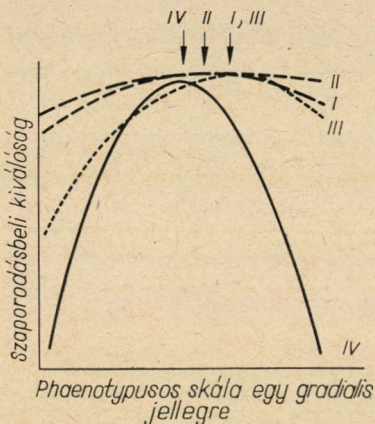
Relatív reprodukzív érték

Genotypus	AA	1	1	1	1
	Aa	1,1	1,2	1,5	51,0
	aa	0,9	0,9	0,5	0,5
		I	II	III	IV

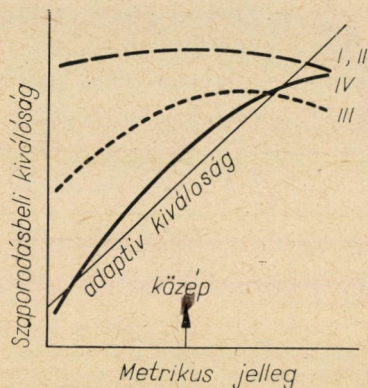
A model vázlatában (7. ábra) a természetes kiválasztódás körülményei között a négyféle populáció (I–IV) gradalis jellegének átlaga az egyensúly gyakoriságok átlagai körül (nyilak) ingadozik. Szigorúbb (mesterséges) kiválasztódásra az átlag a görbék mentén elmozdul és ezzel a populáció átlagos reprodukzív kiválósága is csökken. Ha a superdominancia kicsi (1,1, 1,2), a görbe lapított és az átlag széles határok között erősen változhatik anélkül, hogy a populáció kiválósága nagyon károsulna. Ha viszont a heterozygota előnye igen nagy (51,0), irányító kiválasztódásra az egész populáció kiirtódhatik. A kiválasztódás vagy a kiválogatás megzavaró szigorát felfüggesztve a populáció minden esetben eredeti átlagához tér vissza („homeostatikus erő”). E modelben az I és II jelleg a reprodukzív képesség meghatározásában lényegtelen jelentőséggel bír, a kiválóságban csak „periferikus” jelleg, a III már nagyobb jelentőségű és a kiválóság „minor” komponense, míg a IV jelleg köztes optimumával fő hatású („maior” komponens).

Előbbi modelben a jellegek inkább az egyedre vonatkoznak, míg a populáció szintjén ROBERTSON (1955) adott igen hasonló modelt (8. ábra). Itten

a görbék nem függenek össze az allél gyakoriságokkal, azonban visszatükrözik az egyed és a populáció szoros kapcsolatát s éppen ezért kétségtelen jelentősége az evolúciós eseményekben. Itt is elkülöníthető a periferikus, minor és maior komponens; I—II-nél az optimum és átlag egybeesik, a beltenyészésnek nincsen hatása, III-nál az optimum az átlag felett van és kismértékű a beltenyészési leromlás, míg a IV optimuma a szélső értéket megközelíti és erős a beltenyészési leromlás.



7. ábra. I. M. Lerner modelje a genetikai homeostasisról. Magyarázat a szövegben



8. ábra. A. Robertson modelje a gradalis jellegek és adaptív értékük közötti összefüggésről. Magyarázat a szövegben

Az önszabályozás evolúciója a mendeli populációban az obligát heterozygosis két szintjét teremtette meg. Az egyed szintjén fejlődési homeostasisal a többszörösen heterozygota a kiválóbb, jobban pufferolt és kevésbé tér el a phaenotypusos kiválóság optimumától. A populáció szintjén kollektív homeostasisal az adaptív phaenotypusos megnyilvánulás egyöntetűségével a túlzott reprodukív veszteséget elkerüli és a genetikai variabilitás megvédi a populációt a környezet kedvezőtlen hatású változásaitól. Ettől a kollektív homeostasistól függ, hogy a populáció génállománya milyen terjedelemmel válaszol a kiválasztódásra. Ha egy sajátos phaenotypusbeli vonás az általános adaptív kiválósághoz csak kissé járul hozzá, akkor ez az *ad hoc* kiválasztódásra nagyobb valószínűséggel reagál. Ha viszont a kérdéses jelleg az adaptív kiválósággal nem társult, érthetővé válik, hogy az előző kiválasztódás miért nem kedvezett külön és éppen ezért az ilyen jelleg minél specifikusabb és „monogénesen” determinált, annál gyorsabban reagál a kiválasztódásra.

A populáció génállományában — ami számos locus variánsát tartalmazza — az egyes komponensek igen finom egyensúlyban megtartva koadaptálódtak. Ez a koadaptálódtás (DARWIN 1872) folytonos szelekciós folyamaton alapul, amelyek felépítik és megtartják a génállományt, melyben az allélok

együttműködéssel alakítják ki a kívánatos genotípus kombinációkat. Mindez egy populáció genetikai rendszerének az egységbe rendeződöttség, az integrálódás sajátosságát kölcsönzi (DARLINGTON 1939).

A koadaptálódás egyik szintje interchromosomal, ami az allélok vagy nem homológ chromosomákon komplexebb szerkezetek gyakorisága közti kölcsönös függésre vonatkozik. Egy allél gyakorisága eltolódhatik egy olyan más chromosomán fellépő mutációra, amellyel a kérdéses allél jól kombinálódik. A kiválasztódás hatása nem abban áll, hogy egy adott locusban a gén-gyakoriságot a genotípus egészének egyéb locusaihoz hozzá idomítja (adaptálja), hanem a kiválasztódás az összes locust mindegyik chromosomán összehangolja (koadaptálja), hogy egy összetartozó, koherens génállományt létrehozson és megszakítatlanul fenntartsa.

A koadaptálódás másik, intrachromosomal szintjén egyetlen locus vagy egy bizonyos chromosoma egy része szerepel. Internalis koadaptálódással az allélok a szomszédos locusokban, vagy a chromosoma szelvény mentén felhalmozódnak (supergének), relációs koadaptálódáskor pedig az optimális kombináció elérése nem egy chromosoma mentében, hanem a diploid homológ locusai között történik. Eszerint a heterozygotitás kiválasztódással fenntartása relációs koadaptálódás.

A koadaptált gének kölcsönös egymáshoz illeszkedésük miatt egy újabb kombinációban már kevésbé kedvezőek, sőt inkább kedvezőtlenek; ezek a szűk specialisták, sajátos környezetükhöz idomult egyedek (MAYR 1952, LEVENE 1955).

Heterosis és egyensúlyban tartott polymorphismus

Ha a homozygota adaptív kiválósága kisebb a heterozygotáénál, ezzel a homozygotához viszonyított szelektív értékkel meghatározott szinten a kiválasztódás a genetikai variációt a genotípus gyakoriságok dinamikus egyensúlyában megtartott polymorphismussal állandóan fenntartja. Állandósító kiválasztódásnál legalább egy heterozygotának fölényesebb kiválósága szolgáltatja kihasadással a homozygotákat, felbontó kiválasztódásnál azonban az optimumok mindegyike lehet homozygota is.

Vadpopulációkban elég gyakori a polymorphismus különösen a chromosomal, ami szezonos vagy hosszabb lejárátú fokozatos relatív gyakoriságbeli változásokat is mutathat (WRIGHT és DOBZHANSKY 1946). A különböző génelrendezésű chromosomákban a polygén komplexek különböző környezetekben, földrajzi területeken a természetes kiválasztódás hatására kölcsönösen egymáshoz illeszkedtek, koadaptálódtak. Tehát az ilyen „heterokaryotípusok” fölénye a homokaryotípusok felett nemesak a szerkezeti heterozygotaság egyszerű sajátossága, nem csupán a zygótás kombinációknak mint „hetero-

zygotáknak" a velejárója, hanem a sajátos helyi-környezeti feltételek mellett kiválasztódással tökéletesedett, tehát történetileg meghatározott „heterozygota fölény”. Ezt DOBZHANSKY euheterosis-nak nevezi, megkülönböztetésül az eltérő genotypusok F_1 hibridjében megnyilvánuló „heterosis”-tól, azaz luxuria-tól, ami a hibrid közismert erőteljességét, a hibrid-vigort eredményezi.

Nyilvánvaló, hogy a heterokaryotypusok eredetéhez egy kezdeti egyszerű heterotikus előny is szükséges volt, ami társult az új chromosoma átrendeződés (új „mutáció”) bevezetéséhez. Nyilván ugyanilyen egyszerű heterotikus hibrid-előny lényeges egy új allél számára is, hogy az a populációban megalapozódjék; így biztosítható az új allél megmaradása, szétterjedése és ezzel a rákövetkező adaptív javulására lehetősége. A populációk közti kereszteződésre átmeneti hibrid-vigor léphet fel (VETUKHIV 1953, BRNČIČ 1954), ami azonban nem „holtpont jelenség”, mivel a továbbiakban a legkedvezőbb új polygénus kombinációk lépésenként tovább szelektálódnak, környezetükhöz fokozatosan mind jobban hozzáilleszkednek. A hibrid-vigor tehát látszólag rögzül, azonban nem az eredeti F_1 genotypusok maradnak meg, hanem a két szülői populáció anyagából egy új koadaptált génállomány alakul ki (BUZZATI—TRAVERSO 1935). Kísérletes populációkban szintén kimutatható a „hibrid-vigor” beépülése szelektálódással koadaptálódott komplexekbe (CARSON 1958). Valószínű, hogy ilyen populáció mechanizmussal marad meg a természetben egymással találkozó, allopatrikus fajok kereszteződésével kialakuló hibridrajok adaptív előnye a további nemzedékekben (MAYR 1963).

Öntermékenyülők populáció egyensúlya

Az öntermékenyülés homozygosishoz vezet, ami a kölcsönösen termékenyülőknél a beltenyésztéses leromlást váltja ki. Öntermékenyülőknél a legtöbb gén nagy általánosságban homozygosis állapotában van, a recesszív kedvezőtlen hatású gén a homozygotákkal a kiválasztódásra kirekesztődik. Így az autogám a homozygosis nemcsak hogy eltűri, hanem genetikai organizáltságának fejlődése is a homozygotasághoz adaptálódott, kialakul az egyensúlyban tartott homozygotaság (MATHER). Ez izoláltságban, kísérleti populációban is kialakulhat, így a kevés maggal tovább szaporított egyes kultúrnövénynél (*Helianthus*, *Cucurbita*) is, talán ezért van ezeknél alig valami beltenyésztésre bekövetkező leromlás.

Az általában homozygotának tartott autogámok F_1 hibridje szintén lehet vigorozus, sőt hibrid fölényvel is. Ez valószínűleg evolúciós múltjukból származik, mivel hogy allogám ősből alakultak ki (STEBBINS 1950).

A szigorú öntermékenyülés, illetve kölcsönös termékenyülés csak szélsőséges esetek. Az autogámnak tartott *Avena fatua* közép-kaliforniai populációi, ahol elég alacsony (1–12%) az idegen bekeresztződés speciális termőhelyeket

foglalnak el. Sok egyed számos locusra heterozygota és így ezek a vadpopulációk átmenetet képeznek az allogámokhoz, mert magas rekombináldó képességükkel génállományukat újra átmintázzák és mint autogamok a kívánatos génkomplexeket összetartó képességükkel az előnyös genotypusokat fenn tartják (IMAM és ALLARD 1965). Ehhez a flexibilis genetikai rendszerhez hasonlóan monogénes heterozygoták nagy reprodukív előnnyel a *Hordeum*, a *Phaseolus lunatus* zárt populációiban is előfordulhatnak, ahol kicsi az idegen beporzódás (ALLARD és HANSCHÉ 1964). A hímsterilitás *ms* génjével pedig pl. a *Hordeum* bizonyos locusai heterozygota állapotban megmaradnak (JAIN és SUNESON 1964). Így a hímsterilitás, illetve az inkompatibilitás, valamint a heterostylia átmenetet biztosítanak a beltenyésződő és kikereszteződő genetikai rendszerek között, ezért nagy az evolúciós jelentőségük.

* *
*

Cicerót idézve: „Az események okai még inkább érdekesekek, mint maguk az események.” A populációk heterozygotáinak gyakori adaptív előnye megfigyelt, érdekes tény. De hogy ennek a „szelektált heterozygotaságnak” mik az okai, arról már kevesebbet tudunk, pedig ezek a valóban érdekesebbek. A populációk genetikai alkatának kialakulása a különböző külső behatások szigora alatt igen bonyolult és a legkülönbélebb szervezeteknél megfigyelhető jelenségek mechanizmusainak különféle magyarázatai igyekeznek az okok felderítésének megközelítésére. Természetesen egységes általánosítás szóba sem jöhet. A tényadatok és a sokszor nagyon is valószínű, máskor csak erősen feltételezett magyarázatok gazdag anyagában elég nehéz az eligazodás. Éppen ezért a populációk heterozygotaságának és azok sajátosságának előbbi ismertetése csak elnagyolt leegyszerűsítéssel kísérelt meg valamiféle rendszerező áttekintést nyújtani. Az irodalmi tallóztatáskor a megfigyelési vagy kísérleti adattömegek, a gyakori alternatív magyarázatok elvezetnek egy meggyőzőnek látszó és elég tetszetős kép kialakításához, ami azonban nem jelenti, hogy ez egyben a legvalószínűbb is.

A nemesítés gyakorlata régóta ismeri és igen eredményesen felhasználja a heterozis jelenségét, bár annak okait sokszor igen elégtelenül és túlságosan leegyszerűsítetten magyarázza. Nemegyszer még az a naiv elgondolás is felmerül, hogy a heterozis mendeli alapon nem is értelmezhető. A nemesítési gyakorlat elsősorban az F_1 hibrideknek a szülőkhöz viszonyított fölényét használja ki, ami a hibridek heterozygotaságának a következménye. A populációk heterozygotáinak a fölénye viszont sokkal bonyolultabb, mivel a populáció „történetében” alakult ki. Az újabb nemesítés, amely igyekszik a régi formalizmus korlátait elhagyni, minden bizonnyal eredményesen alkalmazhatja a populációgenetikai kutatások eredményeit.

Az „*Oenothera*-módszer” a szerkezeti hibridek mesterséges előállításával a heterozis „rögzítésére” elvileg már régóta ismert, s ugyanígy a fajta-

keverékek alkalmazása is. Igaz ugyan, hogy az F_1 hibridek olykor igen szembe-ötölő termésfokozó hatásával a gyorsabb sikert elérni igyekvő nemesítő megelégszik, kétségtelen azonban, hogy nagyobb távlatokban a „szelektálódott heterozygotaságnak” épp olyan, sőt talán még nagyobb jelentősége van, mert ezzel jó egyensúlyban tartott, flexibilis fajtákat lehetne előállítani. Ha akár az allogamok ploid nemesítését vagy a polycross módszert tekintjük, a populációgenetikai elvek még jobban megfontolt alkalmazása igen sokatígérő további lehetőségeket nyújthat. Nyilván nem egyszerű, de minden bizonnyal eredményes lehet a supergén komplexek kialakítása és a jövőben a „mutációs nemesítésnek” e területen talán nagyobb is a jelentősége, mint csak a phaenotypusban megnyilvánuló egyszerű mutánsok előállításának. Supergén átvtó mechanizmusok, polygénis komplexek vagy akár a cytoplasmás sterilitással fenntartott heterozygoták a chromosomal pseudo-superdominancia felhasználásával mind olyan lehetőségeket nyújtanak, amelyeknek elérése ugyan nem könnyű, de az eredménye sokszor átütő sikerhez vezethet.

Mindenesetre vigyáznunk kell, nehogy egy-egy kézbekerült érdekesebb tanulmányból szerzett ismeretektől felbuzdultan megkezdett nemesítési munka, a várakozást meg nem hozó sikertelenséghez vezessen. Az egyszerű ismeret még nem elég, szükségesebb a szélesebb tájékozódáson alapuló tudás is, amivel a járható utak lehetőségeit mérlegelve az előreláthatóan felesleges vagy meddő próbálkozások elhagyásával lehet a célravezető nemesítési kísérleti programot összeállítani és annak tervszerű, kitartó megvalósításával valóban komoly és időtálló eredményeket elérni.

IRODALOM

- ASHTON, G. C. (1965): Cattle serum transferrins. A balanced polymorphism? — *Genetics* **52**:983–97.
- BRADSHAW, A. D. (1965): Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advan. Genet.* **13**, 115–155.
- Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, (1955): Population genetics. The Nature and Causes of Genetic Variability in Populations. Cold Spring Harbor, N. Y.: The Biol. Lab.
- DOBZHANSKY, T. (1951): *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia Univ. Press.
- DOBZHANSKY, T. (1963): Genetic diversity and fitness. — *Genetics Today, Proc. XI. Int. Congr. Genet.* **3**, 541–52.
- FALCONER, D. S. (1960): *Introduction to Quantitative Genetics*. Edinburgh and London: Oliver and Boyd.
- FORD, E. B. (1964): *Ecological Genetics*. London: Methuen and Co.
- HANSON, W. H. and ROBINSON, H. F. (Eds.) (1963): *Statistical Genetics and Plant Breeding. A Symposium 1961*. Wash. D. C.: N. A. Sci.—N. R. C.
- HIORTH, G. E. (1963): *Quantitative Genetik*. Berlin—Göttingen—Heidelberg: Springer Verlag.
- IMAM, A. G. and ALLARD, R. W. (1965): Population studies in predominantly self-pollinated species. VI. — *Genetics* **51**:49–62.
- JAIN, S. K. and ALLARD, R. W. (1960): Population studies in predominantly self-pollinated species. I. — *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.* **46**, 1371–77.
- JAIN, S. K. and SUNESON, C. A. (1964): Population studies in predominantly self-pollinated species. VII. — *Genetics* **50**, 905–13.
- LERNER, I. M. (1954): *Genetic Homeostasis*. Edinburgh and London: Oliver and Boyd.

- LERNER, I. M. (1958): *The Genetic Basis of Selection*. New York: Wiley and Sons.
- MAIR, E. (1963): *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press.
- MERRELL, D. J. (1965): Competition involving dominant mutants in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. — *Genetics* **52**, 165–189.
- MÜNTZING, A. (1963): A case of preserved heterozygosity in rye in spite of long-continued inbreeding. — *Hereditas* **50**, 377–413.
- MUKAI, T. (1964): The genetic structure of natural populations of *Drosophila melanogaster*. I. — *Genetics* **50**:1–19.
- MUKAI, T., CHIGUSA, S. and YOSHIKAWA, I. (1965): The genetic structure of natural populations of *Drosophila melanogaster*. III. *Genetics* **52**, 493–501.
- POLIVANOV, S. (1964): Selection in experimental populations of *Drosophila melanogaster* with different genetic backgrounds. — *Genetics* **50**, 81–100.
- RÉDEI, G. P. (1962): Supervital mutants of *Arabidopsis*. — *Genetics* **47**, 443–60.
- SPIESS, E. B. (1962): *Papers on Animal Population Genetics*. Boston and Toronto: Little, Brown and Co.
- WADDINGTON, C. H. (1953): Genetic assimilation of an acquired character. — *Evolution* **7**, 118–126.
- WADDINGTON, C. H. (1957): *The Strategy of the Genes*. London: Allen and Unwin.
- WALLACE, B. (1963): Further date on the overdominance of induced mutations. — *Genetics* **48**, 533–551.