

Természet Világa

TERMÉSZETTUDOMÁNYI KÖZLÖNY

154. évf. 10. sz.

2023. OKTÓBER

ÁRA: 1450 Ft

Előfizetőknek: 1350 Ft



NASA ÉS A HAZAI BOLYGÓKUTATÁS
HAGYOMÁNYOS ÁRUCSEREFORMÁK
BIZONYTALAN FAGYTŰRÉSI ZÓNÁK
FUNKCIONÁLIS MOZAIKOK
FARKAS A VALÓSÁGBAN



A TUDOMÁNYOS ISMERETTERJESZTŐ
TÁRSULAT FOLYÓIRATA

Megindította 1869-ben

SZILY KÁLMÁN

KIRÁLYI MAGYAR

TERMÉSZETTUDOMÁNYI TÁRSULAT

A TERMÉSZETTUDOMÁNYI KÖZLÖNY
154. ÉVFOLYAMA

2023. 10. Október

Magyar Örökség-díjas és

Millenniumi Díjas folyóirat



Nemzeti
Kulturális
Alap



KULTURÁLIS ÉS INNOVÁCIÓS
MINISZTERIUM



EMBERI ERŐFORRÁS
TÁMOGATÁSKESZELŐ

Megjelenik a Nemzeti Kulturális Alap,
a Kulturális és Innovációs Minisztérium,
az Emberi Erőforrás Támogatáskezelő
támogatásával.

Főszerkesztő: GÓZON ÁKOS

Szerkesztőség:

1088 Budapest, Bródy Sándor u. 16.

Telefon: 06-30-755-5691

E-mail-cím: info@termvil.hu

Internet: termvil.hu

Felelős kiadó:

PIRÓTH ESZTER

a TIT Szövetségi Iroda igazgatója

Kiadja a Tudományos Ismeretterjesztő Társulat

1088 Budapest, Bródy Sándor utca 16.

Telefon: 06-30-755-5702

Nyomás:

PAUKER Nyomda

Felelős vezető:

Vértes Dániel

INDEX25 807

HU ISSN 0040-3717

Hirdetésfelvétel a szerkesztőségben

Korábbi számok megrendelhetők:

Tudományos Ismeretterjesztő Társulat

1088 Budapest, Bródy Sándor utca 16.

Telefon: 06-30-755-5691

e-mail: info@termvil.hu

Előfizetés, reklamáció:

Magyar Posta Zrt.

Telefon: 06-1-767-8262

E-mail: hirlapelofizetes@posta.hu

Internet: eshop.posta.hu

Postacím: MP Zrt., Budapest 1900.

Előfizetésben terjeszti: Magyar Posta Zrt.

Árusításban megvásárolható a Lapker Zrt.

árusítóhelyein.

Előfizetési díj:

fél évre 8160 Ft, egy évre 16 200 Ft

FUTÓ PÉTER: A NASA és a magyar bolygókutatás –

65 éves az amerikai űrhivatal 434

FARKAS CSABA: Farkas a valóságban –

Őrzökutyákkal és villanypásztorral védekezni 440

BARTHA JÚLIA: Hagyományos árucserereformák –

A keleti kereskedelemről 444

SZABAD JÁNOS: Színes/színtelen mozaikosság –

Funkcionális mozaikok (2. rész) 451

HÉRINCS DÁVID: Gyakori frontok és viharok –

2023 nyarának időjárása 459

ZACHAR ISTVÁN: A mitokondrium kora –

Eukarióták eredete (2. rész) 461

P. B.: Mire tanít a háború? –

Hulladékhasznosítás a Természettudományi Közönyben 469

BEDE-FAZEKAS ÁKOS – SOMODI IMELDA:

Egy alkalmazott térkép tudományos alapjai –

Bizonytalan fagyűrési zónák 472

DIÁKMELLÉKLET (Kónya Máté Bertalan-Turjanicza Boldizsár: Műanyagok

biodegradációjának vizsgálata a közönséges lisztbogár segítségével) 477

KOVÁCS GERGŐ: Végzetes demagnetizáció –

Megsemmisített meteoritemlékek 483

FOLYÓIRATSZEMLE (Landy-Gyebnár Mónika) 485

Mobiltelefonok újrahasznosítása –

Egy fél évtizedes kampány eredményei 488

Címlapképünk: A NASA Space Launch System rakétájának indítása

(Művészi koncepció, NASA)

Borítólapunk második oldalán: Illusztrációk a *Hagyományos árucserereformák*

című cikkhez (Bartha Júlia felvételei)

Borítólapunk harmadik oldalán: Illusztrációk a

Gyakori frontok és viharok című cikkhez (Hérincs Dávid felvételei)

SZERKESZTŐBIZOTTSÁG

Elnök: VIZI E. SZILVESZTER

Tagok: BACSÁRDI LÁSZLÓ, BOTH ELŐD, HORVÁTH GÁBOR,

KECSKEMÉTI TIBOR, KORDOS LÁSZLÓ, LOVÁSZ LÁSZLÓ, NYIKOS LAJOS,

PAP LÁSZLÓ, PATKÓS ANDRÁS, RESZLER ÁKOS, SCHILLER RÓBERT, CHARLES SIMONYI,

SÓTONYI PÉTER, SZATHMÁRY EÖRS, SZERÉNYI GÁBOR, VIDA GÁBOR

Főszerkesztő-helyettes:

PÁSZTOR BALÁZS (pasztor.balazs@eletestudomany.hu)

Szerkesztők:

TEGZES MÁRIA (tegzes.maria@termvil.hu)

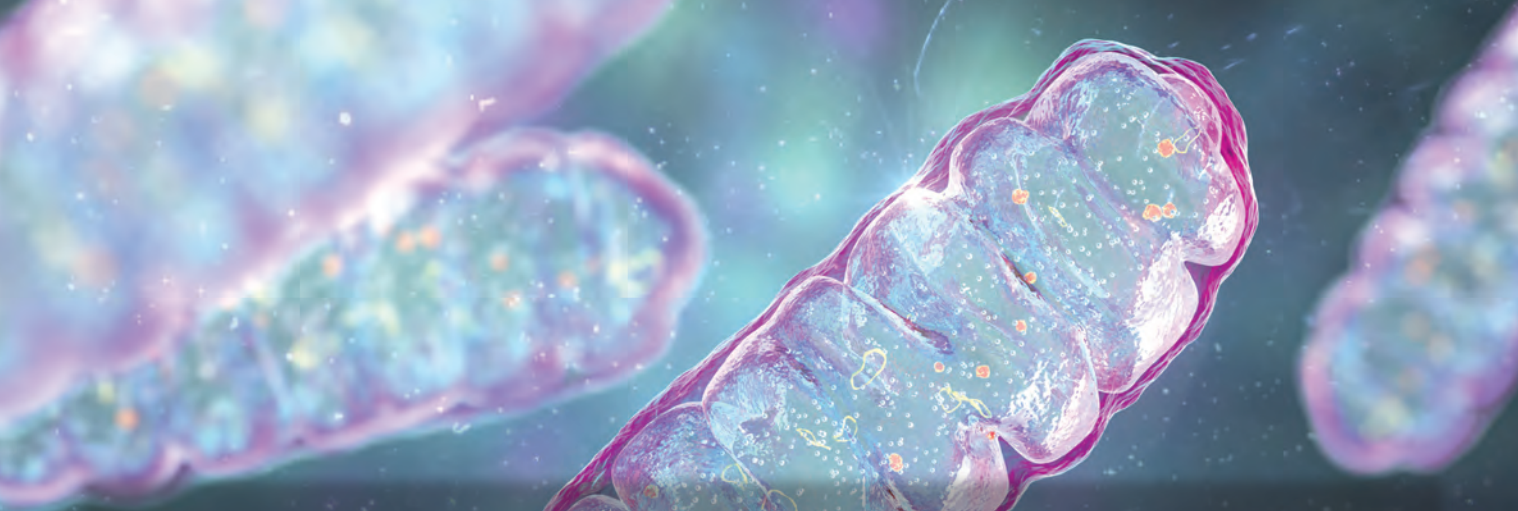
LÓRINCZ HENRIK (lorincz.henrik@termvil.hu)

SZOUCEK ÁDÁM (szoucek.adam@termvil.hu)

Tervezőszerkesztő: LÉVÁRT TAMÁS

Gazdasági ügyintéző: FARKAS VIKTÓRIA

Partnerkapcsolati ügyintéző: SZALAI ZSUZSANNA (info@termvil.hu; 06-30-755-5691)



EUKARIÓTÁK EREDETE

A mitokondrium kora

2. RÉSZ A körülöttünk lévő élet túlnyomó része eukarióta, vagyis sejtmagvas sejtekből áll, mint például a növények, állatok és az emberek is. A Föld biomaszájának nagyobb részét viszont a sejtmag nélküli baktériumok és ősbaktériumok alkotják, azaz a prokarióták. Az eukarióták körülbelül 2 milliárd évvel a baktériumok után jelentek csak meg, azonban olyan evolúciós újításokat hoztak, amelyek nélkül a magasabb rendű élet nem alakulhatott volna ki. Az átmenet ritka és nehéz lehetett, ráadásul nem sok nyom maradt fenn róla, éppen ezért ma is heves viták övezik. E cikksorozatban a legelső eukarióták nyomába eredünk, hogy megtudjuk, mi indította el kialakulásukat és miért töretlen azóta is a csoport sikere, illetve, hogy hol tart ma a tudomány. Ebben a részben az eukarióta sejtek egyik legfontosabb alkotórészét, a mitokondriumot ismerjük meg, és megpróbáljuk felgöngyölíteni e sejtservecske eredetét, amely szorosan összefonódott az eukariótákéval.

Akármilyen furcsa is belegondolni, de amikor mi, többsejtű eukarióta lények levegőt veszünk, valójában nem mi, hanem a sejtjeinkben élő millió és millió bakteriális partnerünk, a mitokondriumok lélegeznek. Azt talán már mindenki hallotta, hogy a mitokondrium őse egy évmilliárdokkal ezelőtt szabadon élt baktérium, amely valamiképpen beköltözött az eukarióta sejtek ősebe. Az együttélés e legintimebb formáját nevezzük *endoszimbiózis*nak, a mitokondriumot pedig *endoszimbiionta* partnernek. A gazda a korábban önálló baktériumot munkára fogta, és saját energiatermelő szervcskéjévé tette. A két faj élete végérvényesen összefonódott, és mára az evolúció olyan tökéletesre csiszolta ezt a kapcsolatot, hogy a mitokondrium teljes gazdakontroll alatt él, miközben gyakorlatilag egymaga felel annak energiatermeléséért. A gazda biztonságot és tápanyagokat biztosít a számára, miközben fürdik az olcsó energiában — így mindenki jól jár. Ha egyfelől nézzük, gyönyörű példája ez a kölcsönösen előnyös munkamegosztásnak, ha másfelől, borzasztó rabszolgamunka. Persze ezek az emberi fogalmak nem alkalmazhatók az evolúciós porondon. Itt a lényeg az, hogy a partnerek csak akkor tudtak együtt maradni, ha a szelekció előnyben részesítette azokat az önálló életet élőkkel szemben. Annak járunk most utána, hogy milyen kacsaringós út vezetett a mitokondriumok eredetének megismeréséhez.

A mitokondrium kizárólagosan eukarióta sejtekben előforduló apró sejtalkotó, amely kettős membránba burkolt (ennek még fontos szerepe lesz). Kis termetéhez képest hatalmas felületen képes légzést folytatni, az erősen redőzött belső membránjának köszönhetően (1. ábra). A légzés során a levegő oxigénjével (azaz *aerob* módon) rendkívül hatékonyan égeti el a cukrokat, és glükózmolekulánként körülbelül 36 ATP-molekulát (az energia sejt szintű valutája) képes termelni. Sejtenként akár több ezer is lehet belőlük, és mindegyik a maga félautonóm módján működik. Ez így megy szinte minden többsejtű és egysejtű eukariótában. De a baktériumokban is, csak ott nincs mitokondrium, hanem a sejt teljes felszíne végzi az energiatermelést.

Ám hogy mi köze a baktériumoknak a mitokondriumokhoz, és hogyan került bele a mitokondrium őse az eukarióták ősebe, ahhoz tudnunk kell, hogy mi a sejtmag nélküli baktériumok és archeák, illetve a sejtmagvas eukarióták közötti különbség (lásd az előző részben). Roger Stanier és Cornelis van Niel 1962-ben vezették be a *prokarióta* és *eukarióta* kifejezéseket a biológiába [1]. Leszögezték, hogy az evolúció értelmében az egyik csoport a másiktól kellett, hogy kialakuljon — ez akkor korántsem bizonyult egyértelműnek. Egyszerűségük okán a prokariótákat tekintették ősibbnek, bár akkoriban abban nem reménykedhettek, hogy a csoport leszármazási viszonyait

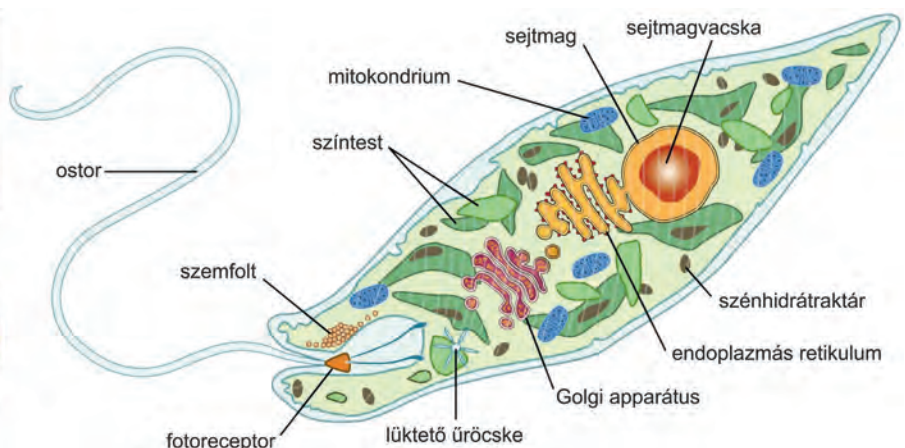
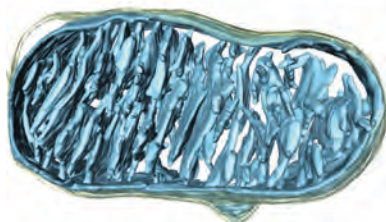
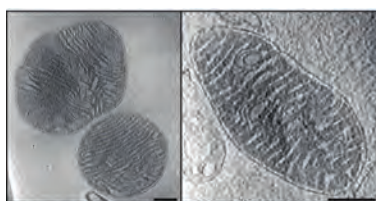
egyhamar ki lehet majd bogozni. Egyúttal mellékesen rámutattak arra is, hogy prokariótákban soha nem találني sejten belüli endoszimbiontákat. Ez utóbbi megállapítás rendkívül fontos a mitokondrium szempontjából, és úgy tűnik, még ma is igaz. Stanier és van Niel megállapításából egyenesen következett, hogy ha az eukarióták a prokariótákból jöttek létre, akkor az eukariótává válás során kellett a mitokondriumnak is megjelennie.

Az első (téves) elképzelések szerint a mitokondrium *endogén* evolúcióval jött létre, vagyis az organizmuson belül alakult ki, a rendelkezésre álló alkatrészekből. Pont mint oly sok más sejtalkotó, például a sejtváza, az ostor, vagy a sejtmaghártya. Ez logikusnak tűnik, hiszen membránok határolják a mitokondriumot, és membrán csak más membránból jöhet létre, azaz az eukarióta sejt hártya valamiféle belső gyűrődéséből jött létre a mitokondrium is. A prokarióták (vagyis az eukarióták ősei) a sejt hártájukon keresztül bonyolítják az anyagcseréjüket (2. ábra), tehát ha az egyikük képessé vált befelé gyúrni a légzőmembránját, és idővel ez a gyűrődés el is vált a sejt hártjától, akkor máris adott egy belső légzésért felelős szervecskénk. Így gondolta ezt évtizedeken keresztül mindenki, például Raff és Mahler is [2].

A prokarióták sejt hártájája egy- vagy kétrétegű, a légzést vagy más anyagcserét pedig a belső membrán végzi. A belső membránról a plazma (a sejtet kitöltő folyadék) felé leváló membrángömb (vezikulum), akárhogy gyűrődjön is, csak egy membránból áll. A mitokondrium azonban két membránnal rendelkezik (2. ábra). Raff és Mahler szerint a lefűződött légzőmembrán köré idővel kialakult egy második membránburok. Igen ám, csakhogy amíg ez nem történik meg, addig a befelé lefűződött vezikulum nem tud érdemben lélegezni, mert ahhoz szükséges az a vékony, de annál speciálisabb térrész is, ami a két membrán között található. Azaz az endogén elmélet nem bizonyult kielégítőnek. Ekkorra azonban már beérett egy másik, sokkal meggyőzőbb hipotézis: az endoszimbionta eredet.

1. ábra. Egér mitokondrium elektronmikroszkópos képe és rekonstruált 3D struktúrája (balra). Mellette (jobbra) egy tipikus eukarióta egysejtű, a zöld szemesostoros (Euglena).

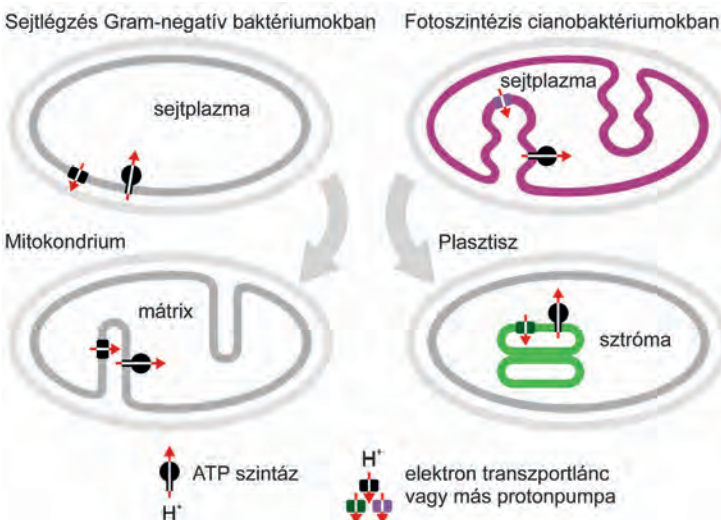
A mitokondriumok száma egy eukarióta sejtben akár több ezer is lehet.



A sejt szervecske színre lép

1880 óta többen is megállapították, hogy a növényi színtestek rendkívül hasonlítanak a baktériumokra, elsősorban azért, mert maguk is önállóan osztódnak a növényi sejtben belül. Andreas Schimper német botanikus egyenesen odáig ment, hogy a növényi sejteket két organizmus társulásaként jellemezte. Konstantin Szergejevics Merezskovszkij, a gyászos lelkű, kórista lányokra előszeretettel vadászó orosz tudós 1905-ben már úgy vélte, hogy a színtestek félig autonóm, kívülről szerzett endoszimbionta partnerek a növényi sejtekben, el is nevezte a folyamatot *szimbiogenezis*nek. Ugyanakkor a mitokondrium endoszimbionta eredetét elvetve inkább a sejt magot tekintette idegen eredetűnek. Ma kihagyott lehetőségnek tűnhet, de érthető, hogy Merezskovszkij a sejt magra összpontosított: fajsúlyosabb eukarióta jegynek tűnt, mint az érdektelen, apró mitokondriumok, amelyeknek ekkor még a funkcióját sem ismerték. Paul Portier francia biológus 1918-ban már felismerte a mitokondriumok bakteriális eredetét, és úgy vélte, a magasabb rendű sejtek (eukarióták) korábban önálló egysejtűek társulásaként jöttek létre. E gondolatok nagyon is előremutatónak bizonyultak!

Hosszú ideig azonban nem történt semmi. Az endoszimbionta-elméletet nem fogadta el a közvélemény, s ha méltatták is, legfeljebb csak mint szórakoztató fantazmagóriát (*entertaining fantasy*) [3]. Lassacskán azonban olyan sejtteni bizonyítékok kezdtek el gyűlni, amelyek új, izgalmas lehetőséget sejtettek. Helmut Metzner német növényélettanász 1952-ben DNS-t talált egy zöld alga színtestjében. Sajnos azonban ez nem sokakat érdekelt akkortájt, és senki sem kérdezte meg, mi a fenét keres ott a DNS. Aztán 1958-ban kiderült, hogy a mitokondriumok képesek saját fehérjéik szintetizálására. Ez azért lehetett érdekes, mert a fehérjék készítéséhez *mindig kell* DNS. A következő évben Stocking és Gifford igazolta, hogy a növényi színtestekben DNS is szintetizálódik. 1963-ban aztán Margit és Sylvan Nass a mitokondriumban is olyan fonalszerű szerkezeteket fedeztek fel, amelyeket csak a DNáz enzim tudott elemészteni, azaz DNS az anyaguk! Körvonalazódott tehát, hogy a színtestek és a mitokondriumok saját DNS-sel rendelkeznek.



2. ábra. A baktériumok, a mitokondrium és a színtestek alapvető szerkezete evolúciós kapcsolatokról árulkodik: a mitokondrium külső és belső membránjai megfeleltethetők a Gram-negatív baktériumok két membránjának. Az energiatermelés a belső membránban zajlik, de szükséges hozzá a két membrán közötti térrész, ahová a protonokat kipumpálja a sejt, s amelyek visszafelé áramolva meghajtják az ATP-gyártó enzimet (ATP-szintáz). A Gram-pozitív prokariótáknak nincs külső membránjuk, de van egy vastag peptidoglikán sejtfaluk, amely ugyanezt a funkciót látja el. (Forrás: Wikipedia)

Ez megmagyarázza, hogy miképp tudja a mitokondrium (és a színtest) a saját fehérjeit helyben legyártani, de hogy mit keres a DNS a sejtszervecskében, az még nem tűnt világosnak. Hogy erre választ kaptunk, egyvalaki kitarító munkájának köszönhető.

1967-ben Lynn Margulis (akkor még a kozmológus Carl Sagan felesége) tekintette át a szaporodó bizonyítékokat, és az endoszimbionta eredetet leporolva egységes elméletben tálalta azokat: a mitokondrium és a színtestek (valamint csillók és ostorok, bár ezekről később kiderült, hogy nem) valaha élt prokarióták leszármazottai, amelyek évmilliók óta függőségben élnek eukarióta gazdáiktól. E belső szimbionták saját génjei idővel véletlenszerűen törölődtek vagy átkerültek a gazda genomjába. Az ökölszabály az, hogy minél tovább él együtt a két partner, annál több gén kerül át a gazdába, míg már csak a legszükségesebbek maradnak helyben. S ha átkerültek, akkor már a gazda gyakorolta a kontrollt a gének kifejeződésén (mikor milyen fehérjét kell gyártani), a fehérjék irányításán (hogy jutnak el a mitokondriumba), és a szimbionták szaporodásán (összhangban legyen a gazda osztódásával). Ezt a folyamatot nevezzük endoszimbionta géntranszfernek.

A szakma hevesen ellenállt Margulis elméletének (láttuk, hogy még öt évvel később is Raff és Mahler az endogén eredetet bizonygatta), és a fiatal kutató

kéziratát több, mint egy tucat folyóirat utasította el, míg végül a *Journal of Theoretical Biology*-ban megjelenhetett [4]. Érdekes módon Jostein Goksøyr ugyanebben az évben publikált Margulistól függetlenül egy nagyon hasonló konklúziójú, bár lényegesen rövidebb írást, a nívós *Nature*-ben. A két úttörő cikk közül Goksøyrét alig 100-szor, Marguliséét azonban azóta már több ezer-szer hivatkozta a szakma. Munkája alapvetően változtatta meg az eukarióták eredetének felfogását és a kutatás következő korszakát, az iskolai tananyagnak is részévé vált. S bár Merezkovszkij erkölcsileg védhetetlen életet élt, az endoszimbiozist érintő meglátásai nagy vonalakban ma is helytállóak. Egy tudományos eredmény objektív megítélése nem függhet az alkotó morális bukásától.

Endoszimbiozis – de hogyan?

Hogyan is kell elképzelni az endoszimbionta eredetet? A kiváltó ok Margulis szerint a légkörben lassan emelkedő az oxigénszint, amit a fotoszintetizáló cianobaktériumok termeltek, ekkortájt már talán több milliárd éve. Ez problémát jelentett minden olyan organizmus számára, amely az oxigénmentes környezethez alkalmazkodott és anaerob (oxigént nem igénylő) anyagcserét folytatott. Nagyon sok anaerob folyamatot egyenesen gátol az oxigén, azaz mérgező a prokarióták számára. Számos közülük azonban képessé vált áttérni oxigénlégzésre (aerob anyagcserére). Ha tehát egy anaerob egysejtű meg tudott szelídíteni egy ilyen baktériumot, és a sejthártyáján belül gondozgatta annak élő egyedeit, akkor az mentesíthette őt a légköri oxigén káros hatásaitól – legalábbis akkor így vélték. Amennyiben a kapcsolat mindkét fél számára előnyösnek bizonyult (a szimbionta tápanyagokat és biztonságot kapott), megértte együtt maradniuk és idővel olyan evolúciós adaptációk alakultak ki, amelyek révén a két faj együtt jobban tudott szaporodni. Ahogy egyre szorosabbra fűződött a két sejtvonal viszonya, egyre több gén került át a mitokondriumból a sejtmagba. Ez az endoszimbiontikus géntranszfer oda vezetett, hogy a mitokondrium lassan elvesztette önállóságát, és kizárólag a gazdán belül bizonyult életképesnek, és csak vele tudott szaporodni.

Az endoszimbiozis lényege, hogy az egyik sejt a másikon él. De hogy került oda? Az egyedüli sejtek, akik képesek más sejteket bekebelezni az eukarióták. Esetükben számolatlan példa szolgál erre: bekebelezés (fagocitózis) révén a ragadozó egysejtűek könnyen járnak úgy, hogy az elfogott zsákmány a sejten belül tartósan eléldelgél (valószínű, hogy a növényi színtestek is így jöttek létre, de mesterségesen is előidézhető, 3. ábra).

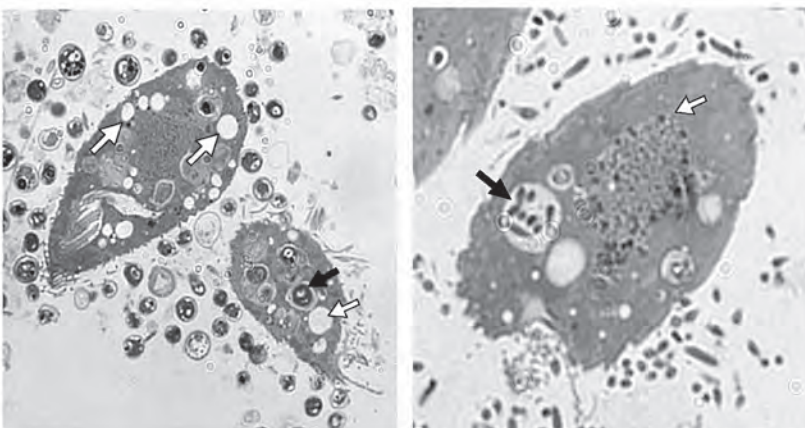
Mivel pedig akkortájt senki sem ismert fagocitáló prokariótát, ezért kézenfekvőnek tűnt feltételezni, hogy a mitokondrium gazdája egy ragadozó *eukarióta* egysejtű lehetett, mint a mai papucsállatka. E gondolatok mentén dolgozta ki az Archezoa-elméletet a '80-as években Tom Cavalier-Smith, elképesztően széles látókörű és termékeny brit evolúcióbíológus [5].

A bizonyítékok Cavalier-Smith szerint egyértelműnek tűntek: a ma megfigyelhető mitokondrium nélküli egysejtű eukarióták (*Giardia*, *Trichomonas* stb.) felelnek meg az ősi állapotnak, azaz ezek az egyenesági leszármazottai annak a sejtmagvas (eukarióta) ősnek, amelyik még nem kebelezte be a mitokondrium őseit. El is nevezte ezeket Archezoának (latin: „ősi élőlények”, nem összetévesztendő az archeákkal, azaz ősbaktériumokkal), s önálló alkirályságba helyezte el azokat az eukarióta törzsfa tövéénél (4. ábra). A mitokondrium pedig csak később jelent meg egy Archezoa-csoportban, mely minden mai mitokondriumos eukarióta őse. Az Archezoa-hipotézis meggyőzőnek tűnt, nem utolsó sorban Cavalier-Smith kimerítően hosszú és alapos publikációi miatt (az ötven oldalas cikkek nála rövidnek számítottak). Az viszont, hogy elsősorban összehasonlító sejtanatómiai tulajdonságokra alapozta az elméletet, egyesek szerint kevésnek bizonyult a halmozódó genetikai és törzsfejlődéstani bizonyítékokkal szemben.

Mitokondriumok és rokonaik

„A tudományra jellemző, hogy szembemegy a mindennapi tapasztalatainkkal” — írja Szigetvári Péter nyelvész [6]. De írhatta volna bármely tudományterület kutatója,

3. ábra. A fagotrófia mint egy lehetséges módja az endoszimbiózisnak. Egy labor kísérlet során *Tetrahymena* eukarióta egysejtűek *E. coli* baktériumokon éltek (jobbra), de időnként véletlenül algasejteket is bekebeleztek (balra). Az elfogott zsákmánysejtek már az emésztésre váró fagoszómában csücsülnek, amit a fekete nyílak jelölnek. A fehér nyíl üres vakuólumokat (balra), illetve a gazdasejt makronukleuszát jelöli (jobbra). Ha a zsákmánysejtek el tudják kerülni az emésztést, akár tartósan is megélhetnek a gazdán belül. Ha eközben még segítenek is a gazdának (például oxigént vagy cukrokat termelnek), akkor a kapcsolat mindkét félnek előnyös lesz [17].



olyan igaz. Mert ezek a fegyelmehetetlen bizonyítékok megint szembementek a fősodorbeli elméletek jóslataival. Cavalier-Smith elméletének sarokkövét az Archezoa-csoport feltételezett ősi, primitív léte jelentette. A '70-es évektől kezdve azonban egyre több különleges mitokondrium-fajtát és azok tulajdonságait ismertük meg, és rohamtempóban zajlott a fajok genetikai szekvenálása is, vagyis DNS-ük, mRNS-ük és fehérjékük betű szerinti összehasonlítása. Ez minden sejtani összehasonlításnál pontosabb felbontásban mutatta meg a leszármazási viszonyokat.

John és Whatley a '70-es évek végén úgy találták, hogy a *Paracoccus* alfaproteobaktérium sokkal jobban hasonlít a mitokondriumra, mint bármely más baktérium, ezzel szolgáltatva bizonyítékot az endoszimbionta eredetre [7]. Belső membránrendszerük is hasonló szerveződésű: e szerint a mitokondriumok két membránja megfelel a bakteriális ős dupla sejtthártyájának. Remek, nem kell elszámolni az extra membránnal! A mitokondriális és a bakteriális rRNS-szekvenciák közötti hasonlóságok végül egyértelműen igazolták a mitokondriumok bakteriális eredetét [8][9].

Közben Müller Miklós és munkatársai felfedezték, hogy egyes eukarióták mitokondrium nélkül is képesek ATP-t termelni, úgynevezett *hidrogenoszómákkal* [10][11]. Ez még önmagában nem lett volna különösebben érdekes, mivel ezek a sejtszervecskék a mitokondriummal ellentétben nem oxigén segítségével, hanem anaerob módon termelték az energiát (valamint közben hidrogént is) és DNS-t sem tartalmaztak. Ám kiderült, hogy azok az eukarióták, amelyekben nincs mitokondrium, de található hidrogenoszóma, szintén tartalmaznak mitokondriális géneket, még hozzá nagyon hasonlókat! Az endoszimbionta-elmélet szerint e sejtszervecskék egymás rokonai, és a génjeik fokozatosan kerültek át a gazda sejtmagjába egy egykor létezett mitokondriumból. Azaz e gének végső soron a mitokondriumok, hidrogenoszómák (és mitoszómák) közös bakteriális eredetét igazolták. Mivel minden mai eukarióta hordoz ilyen géneket, ez egyúttal azt is jelentette, hogy minden mitokondrium-származék közös őse már megjelent minden ma élő eukarióta közös

ősében! A halmozódó bizonyítékok miatt 1998-ra nyilvánvalóvá vált, hogy az Archezoa-elmélet tarthatatlan. Végül drámai módon az összes Archezoa elesett a harcban: mindről kiderült, hogy vagy rendelkeznek csökevényes mitokondriummal, vagy a sejtmagjukban hordozzák az elvesztett mitokondrium génjeit. Az Archezoák tehát nem képviselnek ősi állapotot, az Archezoa-csoport pedig okafogyott lett.

Felfalás helyett közös ebéd

A szaporodó ellenérvek súlya alatt az évszázad végére több alternatív elmélet is napvilágot látott. A legfontosabbnak *Bill Martin* amerikai és *Müller Miklós* magyar kutatók közösen kidolgozott hidrogén-hipotézise bizonyult [12]. E szerint a két partner nem ragadozó–zsákmány viszonyban élt, hanem mindkettő önellátó, és anyagcseretermékeik révén éltek kölcsönösen előnyös kapcsolatban: a mitokondrium őse anaerob módon hidrogént termelt, amit az eukarióta sejt őse belélegzett, így segítve egymást.

Az elmélet szerint a mitokondrium jelent meg leg hamarabb az eukariótává válás során. Ezt Martin két érveléssel támasztotta alá. Először is, a ragadozás (*fagotrófia*) energetikailag költséges mulatság, mitokondrium nélkül nem lehet finanszírozni. Másodszor pedig a sejtmag valószínűleg pont azért alakult ki, hogy megakadályozza a véletlenül kiszabaduló mitokondriális gének kontrollálatlan *hibridizálódását* a gazda génjeivel, ez ugyanis bizonyára halálos mutációkhoz vezetett. Ha viszont eredetileg nem helyezkedett el sejtmag a gazdában, akkor mindkét ősi partner prokarióta, a gazda egy archea (nem összetévesztendő a bukott Archezoákkal), a szimbionta egy baktérium. Martin szerint a mitokondrium a maga szolgáltatta energetikai többlettel tulajdonképpen berúgta az eukarióta-fejlődés motorját, és lehetővé tette az eukarióta-vívmányok kialakulását: a méret- és genomnövekedést, a ragadozó anyagcserét, a fagocitózist, illetve a sejtmag és egyéb belső membránok kialakulását stb. Ekkoriban az eukarióta-vívmányokért felelős fehérjéket szinte kizárólag eukariótákból ismertük, a hidrogén-hipotézis pedig nagyon meggyőzően érvelt amellett, hogy az eukarióta sejt nem létezhet és evolúciósan nem alakulhat ki mitokondrium nélkül.

Számos baktérium képes anaerob légzésről aerobra váltani az aktuális környezetre reagálva. Feltehetően a mitokondrium őse is így tett, és ahogy aztán növekedett a légköri oxigénszint, egyre nagyobb hangsúlyt kapott az aerob légzés is a repertoárjában. Az ilyen fajta anyagcsere-kapcsolat az egysejtűek, és kimondottan a prokarióták között rendkívül gyakori, és úgy hívják: *szintrófia*, „együtt evés”. Gyakorlatilag mindenhol előfordul a tengerek mélyétől a talajon át az ember bélrendszeréig.

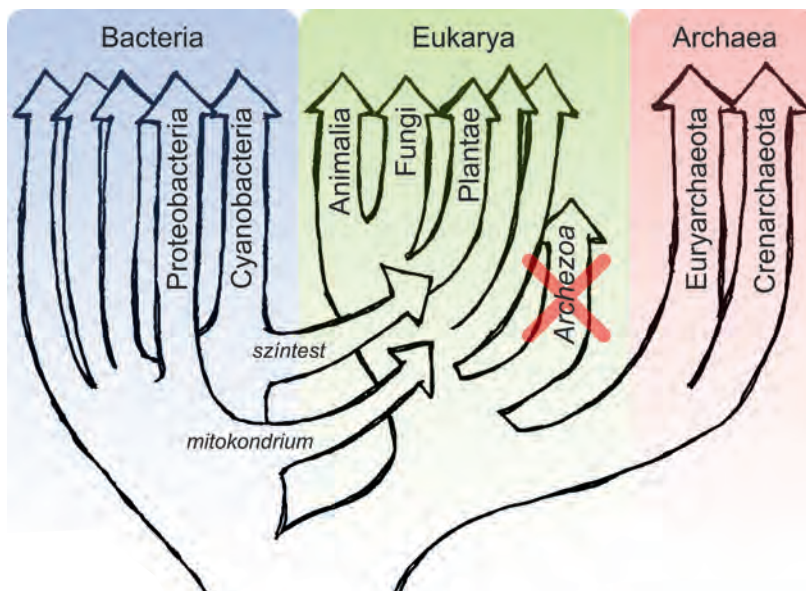
4. ábra. Egy idejétmúlt elképzelés az élet fájáról. Cavalier-Smith Archezoa-hipotézise szerint a mitokondriummal nem rendelkező eukarióták az ősi állapotot képviselik és az eukarióta törzsfa tövéből ágaznak le. Azóta kiderült, hogy mindegyik ide sorolt fajnak létezett valahol mitokondriuma. Át is sorolták ezeket más eukarióta csoportokba, és az Archezoa-csoport feloszlott [18].

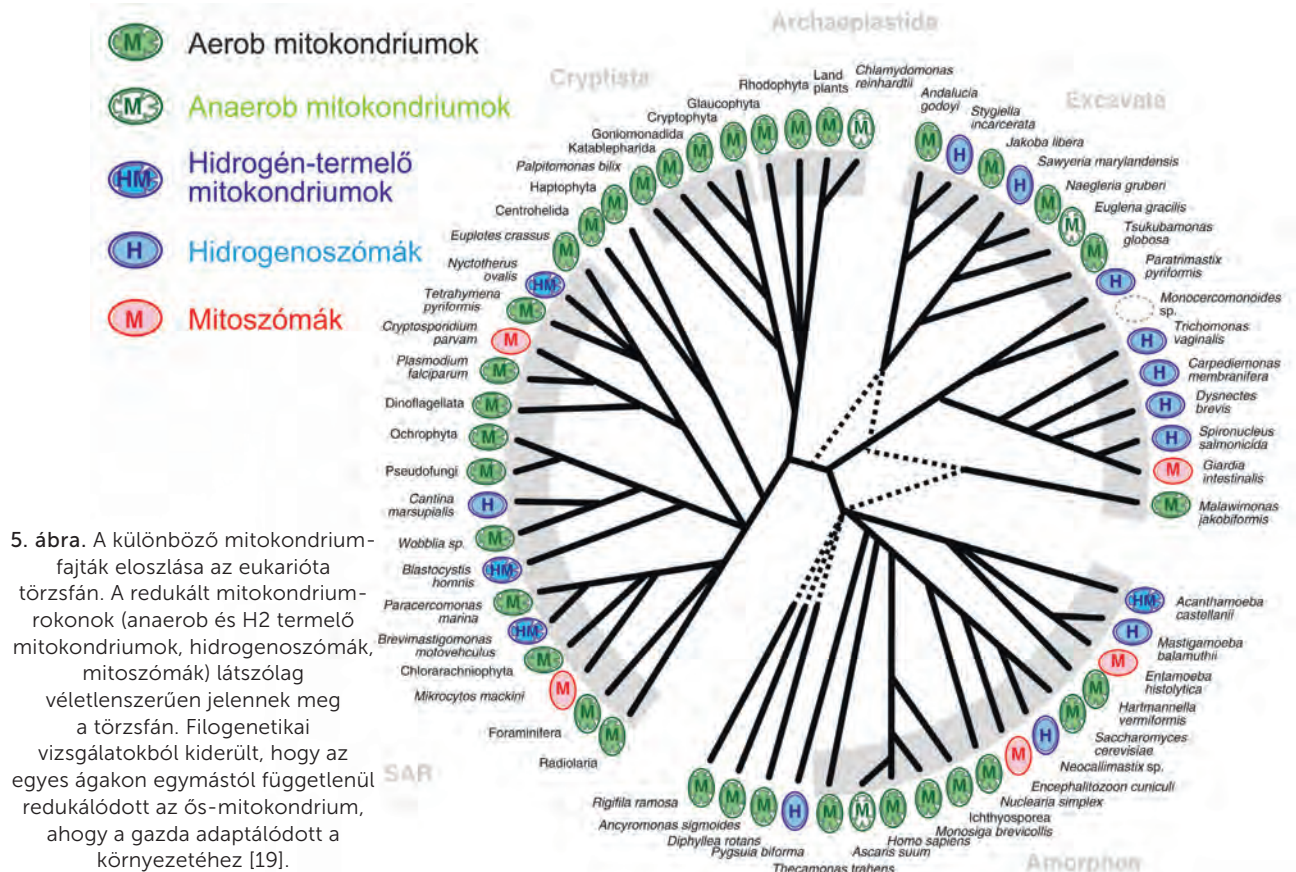
A gyors evolúciójú, jellemzően génvesztéssel adaptálódó prokarióták világában ez a fajta egymásra utaltság nagyon könnyen kialakul. Gondoljunk csak bele, adott egy forrás, amin több baktériumfaj is megél, mindegyik bontja, ahol éri. Abban a pillanatban, hogy egy faj elveszíti az erőforrás elbontásához szükséges enzim génjét, előnybe kerül, hiszen a többi faj továbbra is bontja azt, és a termék (nem lévén a baktériumoknak szája, gyomra) szabadon hozzáférhető, ahogy elszívárog. Ez persze potyázás, de ha cserébe a csaló nyújt valami hasznosat a másik fajnak, amit csak az tud termelni, akkor a két faj együtt gyorsabban nőhet, mint külön-külön. Ez a mikrobiális munkamegosztás egy formája, és egyúttal Martin szerint az endoszimbiózis kezdő lépése is.

Az elmélet egyik fontos jóslatának bizonyult, hogy minden ma élő (anaerob) hidrogenoszóma valójában az ősi mitokondrium leszármazottja, és az ősi, fakultatív anyagcsere visszamaradt nyomait hordozza. 2002-ben ez fényesen be is igazolódott, amikor *Mark van der Giezen* holland mikrobiológus és munkatársai bizonyították, hogy minden hidrogenoszóma az ősi (fakultatívan) anaerob mitokondriumtól származik [13]. A sorozatosan megbukó Archezoák (akik tehát eukarióták) és az egyre jobban megismert archeák (akik meg prokarióták) és tulajdonságaik egyre jobban alátámasztották a hidrogén-hipotézist. Úgy tűnt, minden kérdésre választ kaptunk – kivéve arra, hogy ha nem bizonyult fagotrófnak a gazda, akkor hogy fogta meg a mitokondrium őst?

Archezoa, vagyis elő-eukarióta?

Minél jobb egy elmélet, annál nagyobb kritikát kap. Így történt ez a hidrogén-hipotézissel is, ami kapott meleget, hideget. Az évek során számos bizonyíték erősítette meg. Például a nemrégiben felfedezett *Loki*, az eukarióták (és így az ősi gazda) legközelebbi archea rokona (lásd előző rész), valóban hidrogénfüggő [14]. De a legfőbb ellenérv változatlanul megállja a helyét:





5. ábra. A különböző mitokondrium-fajták eloszlása az eukarióta törzsfán. A redukált mitokondrium-rokonok (anaerob és H₂ termelő mitokondriumok, hidrogenoszómák, mitoszómák) látszólag véletlenszerűen jelennek meg a törzsfán. Filogenetikai vizsgálatokból kiderült, hogy az egyes ágakon egymástól függetlenül redukálódott az ős-mitokondrium, ahogy a gazda adaptálódott a környezetéhez [19].

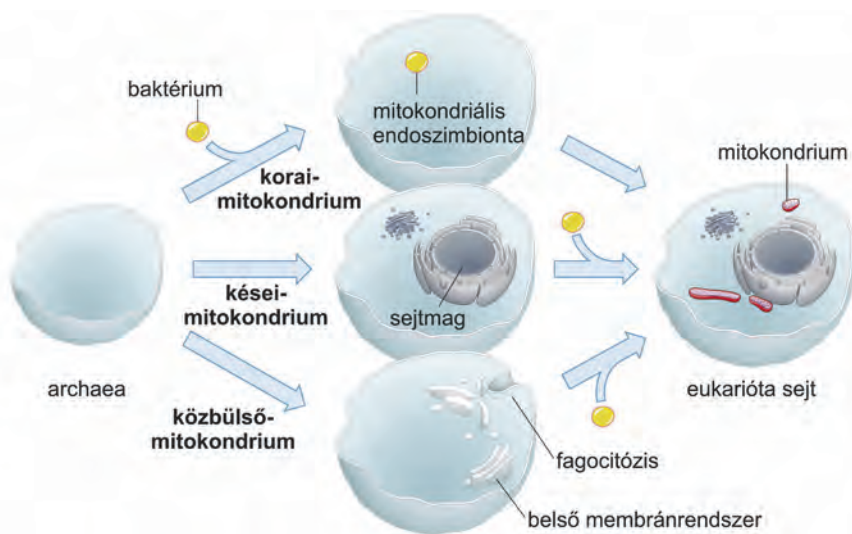
prokarióták között nem ismerünk egyetlen példát sem endoszimbiozusra. Létezik rengeteg olyan szimbiozis, ahol a sejtek kívülről tapadnak egymáshoz — de sosem kerül be egyik partner a másikba. Hogyan is tudna, ha nincs fagocitózis, és minek is tenné, ha teljesen jól működik a külső partnerkapcsolat? Ezekre a kérdésekre bármilyen választ is ad a hidrogén-hipotézis, az példák híján szükségszerűen spekulatív.

Viszont a tudomány nem állt meg, és az elmúlt évtizedek sejtani és filogenomikai kutatásai egészen elképesztő eredményeket szolgáltatottak. 2016-ban leírtak egy parazita életmódú egysejtű, ragadozó ostoros eukariótát, a *Monocercomonoides*-t. Ebben még csökevényes mitokondrium sincs és elvesztett minden tipikus mitokondriális gént is a sejtmagból a parazita életmód miatt [15]. Mindezek ellenére, mitokondrium nélkül is „teljes értékű” eukarióta életet él, aktívan mozog és más sejteket ragadoz. Nyilvánvalóan nem igaz tehát, hogy a fagocitózis mitokondrium nélkül nem fenntartható, illetve, hogy a mitokondrium elengedhetetlenül szükséges az eukarióta életmódhoz. De vajon elengedhetetlen lehetett az eukarióta sejtek kialakulásához?

Az elmúlt 30 év legkomolyabb mikrobiológiai felmérése az archeák egyre alaposabb, genomszintű megismerése. Az előző részben már szó esett erről, és a későbbiekben részletesebben is írok majd róluk. Az eredmények alapjaiban forgatták fel a tudományos világot, elsősorban azért, mert számos olyan szerkezetet, fehérjét és gént találtak meg bennük, amelyekről

addig azt hittük, kizárólag az eukariótákban jelentek meg. Mindez azt sugallja, hogy az archeák sokkal közelebb állnak az eukariótákhoz, mint azt valaha hittük. Ami pedig még fontosabb, az eukarióta-vívmányok nem feltétlenül exkluzívak, és igen is kialakulhatnak korlátozott prokarióta energiaháztartás mellett is. Vagyis mitokondrium nélkül (értsd: előtt!) Való igaz, hogy ezek a gének nem mind egy archeában találhatók meg, hanem elszórva a törzsfán, de azért gondolkodóba ejtették a kutatókat. Ha mitokondrium nélkül ennyi mindent ki lehet fejleszteni, akkor nem lehet, hogy a mitokondrium ősi gazdája csak egy *picit* bizonyult fejlettebb archeának, mint az átlag, és valami egyszerű szegény ember fagocitálásával be tudta fogni az első mitokondriumot?

A gondolatot többen is megfogalmazták, a legizgalmasabban talán Joran Martijn és Thijs Ettema, akik egy fejlett, fagocitálásra képes archeát feltételeztek őznek, amiben lassan kialakult a sejtmag (talán a sok korábban megevett zsákmányból kiszabaduló DNS-szemét miatt), majd elfogta a mitokondrium őst [16]. Ez a Martin által feltételezett korai-mitokondrium-elmélet ellentéte, mivel itt a mitokondrium érkezett utoljára (6. ábra). Ismerős forgatókönyv? Igen, ez az Archezoa-elmélet, új köntösben, csak itt nem elő-eukariótának, hanem valódi archeának tituláljuk a gazdát! Persze csak addig, amíg sejtmagja nem lett, mert onnantól definíció szerint eukarióta, s egyúttal Archezoa, mivel még nincs mitokondriuma. Figyelem, az Archezoák



6. ábra. Az eukarióták és a mitokondrium eredetének lehetséges forgatókönyvei: felül Martin és Müller hidrogén-hipotézise, középen Cavalier-Smith Archezoa-hipotézise, alul pedig Martijn és Ettema fagocitáló archea-elmélete [20].

bukásával csak a taxonómiai csoport vált tarthatatlanná, ám az életforma mint betölthető szerepkör nem! Szerencsére Tom Cavalier-Smith még megélte ezt a fordulatot, és talán megnyugodva távozhott 2021-ben. De azt azért fontos leszögezni, hogy egyelőre nem találunk fagocitáló archeát.

Az egyidejűség látszata

Mostanra elég pontosan ismerjük a két partner felmenői rokonságát, és megbízhatóan állíthatjuk, hogy a mitokondrium őse egy fakultatív anaerob baktérium (az csoportból), míg a gazda őse egy archaea, amelynek ma élő legközelebbi prokarióta rokonai az Asgard ágon találhatók. Tudjuk, hogy az eukarióta-vívmányok (sejtmag, mitokondrium, fagocitózis és minden más exkluzív eukarióta tulajdonság) már megjelent az utolsó közös eukarióta ősből (minden ma élő eukarióta őseben). Ugyanakkor az eukariótává válás kezdeti fázisa továbbra is heves viták tárgya. Az ok változatlanul az, hogy mivel nem maradtak fenn köztes láncszemek, nem tudjuk, hogy a sejtmag, mitokondrium és fagocitózis milyen sorrendben jelentek meg. Másfél milliárd év távlatából úgy tűnhet, szinte minden egy időben jelent meg, holott ez nyilván nem így történt.

Jelenleg nem ismerünk sem fagocitáló archeákat, sem mitokondriumos prokariótákat, sem olyan eukariótákat, amelyek eredendően nem rendelkeznek mitokondriummal. Vagyis egyik alapvető elmélet (6. ábra) sem tud perdöntő bizonyítékot felmutatni. Mindegyik mellett szólnak erős érvek, és mindegyiket gyengítik bizonyos megfigyelések (avagy azok hiánya, gondoljunk csak az egyelőre meg nem talált prokarióta endoszimbiózisokra). Valóban a mitokondrium lenne a rejtély kulcsa, vagy az csak egy lehetett az eukarióta endoszimbiózisok hosszú

sorából, esetleg nem is az első? A következő részekben alaposabban utánanézzünk a gazdasejt ma élő rokonainak és feltételezett ősi anyagcseréjének. Joggal remélhetjük, hogy a partnerek kezdeti kapcsolatának felderítése magyarázatot adhat arra, milyen körülmények között milyen sejtek is léptek kapcsolatba másfél milliárd éve.

ZACHAR ISTVÁN

IRODALOM

- [1] Stanier, R. Y. & Niel, C. B. van (1962): The concept of a bacterium. *Archiv für Mikrobiologie*, 42, 17–35.
- [2] Raff, R. A. & Mahler, H. R. (1972): The non symbiotic origin of mitochondria. *Science*, 177, 575–582.
- [3] Wilson, E. B. (1928): The cell in development and heredity, 3rd revised edition. Macmillan Company, New York.
- [4] Sagan, L. (1967): On the origin of mitosing cells. *Journal of Theoretical Biology*, 14, 225–274.
- [5] Cavalier-Smith, T. (1989): Archaeobacteria and Archezoa. *Nature*, 339, 100–101.
- [6] Szigetvári, P. (2012): Semmi ágán... Az körtétől a almáig. *Nyelv és Tudomány*, <https://m.nyest.hu/hirek/semmi-agan>.
- [7] John, P. & Whatley, F. R. (1975): Paracoccus denitrificans and the evolutionary origin of the mitochondrion. *Nature*, 254, 495–498.
- [8] Schwartz, R. M. & Dayhoff, M. O. (1978): Origins of prokaryotes, eukaryotes, mitochondria, and chloroplasts. *Science*, 199, 395–403.
- [9] Bonen, L., Cunningham, R. S., Gray, M. W. & Doolittle, W. F. (1977): Wheat embryo mitochondrial 18S ribosomal RNA: evidence for its prokaryotic nature. *Nucleic Acids Research*, 4, 663–671.
- [10] Müller, M. (1993): Review article: The hydrogenosome. *Journal of General Microbiology*, 139, 2879–2889.
- [11] Lindmark, D. G. & Müller, M. (1973): Hydrogenosome, a cytoplasmic organelle of the anaerobic flagellate *Trichomonas foetus*, and its role in pyruvate metabolism. *Journal of Biological Chemistry*, 248, 7724–7728.
- [12] Martin, W. & Müller, M. (1998): The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature*, 392, 37–41.
- [13] Giezen, M. van der et al. (2002): Conserved properties of hydrogenosomal and mitochondrial ADP/ATP carriers: a common origin for both organelles. *The EMBO Journal*, 21, 572–579.
- [14] Sousa, F. L., Neukirchen, S., Allen, J. F., Lane, N. & Martin, W. F. (2016): Lokiarchaeon is hydrogen dependent. *Nature Microbiology*, 1.
- [15] Karnkowska, A. et al. (2016): A eukaryote without a mitochondrial organelle. *Current Biology*, 26, 1274–1284.
- [16] Martijn, J. & Ettema, T. J. G. (2013): From archaeon to eukaryote: the evolutionary dark ages of the eukaryotic cell. *Biochemical Society Transactions*, 41, 451–457.
- [17] Nakajima, T., Sano, A. & Matsuoka, H. (2009): Auto-/heterotrophic endosymbiosis evolves in a mature stage of ecosystem development in a microcosm composed of an alga, a bacterium and a ciliate. *Biosystems*, 96, 127–135.
- [18] Doolittle, W. F. (1999): Phylogenetic classification and the universal tree. *Science*, 284, 2124–2128.
- [19] Roger, A. J., Muñoz-Gómez, S. A. & Kamikawa, R. (2017): The origin and diversification of mitochondria. *Current Biology*, 27, R1177–R1192.
- [20] Ettema, T. J. G. (2016): Mitochondria in the second act. *Nature*, 531, 39–40.