

A MAGYAR
TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYÁNAK
KÖZLEMÉNYEI

SZERKESZTI
STRAUB F. BRUNÓ

IX. KÖTET

1—2. SZÁM



AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST
1966

BIOL. OSZT. KÖZL.

A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYÁNAK
KÖZLEMÉNYEI

A SZERKESZTŐ BIZOTTSÁG TAGJAI

Dr. DUDICH ENDRE, Dr. GYÖRFFY BARNÁ, Dr. SOÓ REZSŐ,
Dr. SZENTÁGOTHAJ JÁNOS, Dr. TÖRŐ IMRE, Dr. ZÓLYOMI BÁLINT

SZERKESZTI

STRAUB F. BRUNÓ

TECHNIKAI SZERKESZTŐ

DÉZSI LÁSZLÓ

SZERKESZTŐSÉG: MTA BIOLÓGIAI OSZTÁLYA BUDAPEST V., NÁDOR U. 7.

KIADÓHIVATAL: BUDAPEST V., ALKOTMÁNY UTCA 21.

A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Osztályának Közleményei változó terjedelmű füzetekben jelennek meg. Négy füzet alkot egy kötetet. Évenként általában egy kötet jelenik meg.

Az MTA Biológiai Osztályának Közleményei részére kéziratok a következő címre küldendők:

Budapest V., Nádor u. 7., Dézsi László technikai szerkesztő.

Minden szerzőt 100 különlenyomat és nyomtatott ívenként 400 forint tiszteletdíj illet meg megjelent munkájáért. Közlésre el nem fogadott kéziratokat a szerkesztőség lehetőleg visszajuttat a szerzőhöz, de felelősséget a beküldött kéziratok megőrzéséért vagy továbbításáért nem vállal.

A Közlemények előfizetési ára kötetenként belföldi címre 40 forint, külföldi címre 60 forint. Megrendelhető belföldre az Akadémiai Kiadónál (Budapest V., Alkotmány u. 21. Bankszámla: 05-915-111-46 sz.) külföldre a „KULTÚRA” Könyv- és Hírlap-Külkereskedelmi Vállalatnál (Budapest I., Fő utca 32. Bankszámla: 43-790-057-181 sz.) vagy annak külföldi képviselőinél és bizományosainál.

A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Osztálya, valamint az V. Orvosi Tudományok Osztálya a következő idegen nyelvű folyóiratokat adja ki:

- | | |
|--------------------------------|------------------------------|
| 1. <i>Acta Biologica,</i> | 6. <i>Acta Paediatrica,</i> |
| 2. <i>Acta Chirurgica,</i> | 7. <i>Acta Physiologica,</i> |
| 3. <i>Acta Medica,</i> | 8. <i>Acta Botanica,</i> |
| 4. <i>Acta Microbiologica,</i> | 9. <i>Acta Zoologica</i> |
| 5. <i>Acta Morphologica,</i> | |

E lapok hivatottak a magyar biológiai és orvosi tudományok eredményeinek legjavával a külföldet megismertetni.

A cikkek német, angol, francia vagy orosz nyelven jelennek meg a szerző kívánsága szerint, összefoglaló pedig további két nyelven. A dolgozatot magyar vagy a megfelelő idegen nyelven a következő címre kell beküldeni:

Acta Biologica szerkesztősége, Budapest IX., Tűzoltó u. 58. (Techn. szerk. Dr. Müller Miklós)

Acta Chirurgica szerkesztősége, Dr. Rényi-Vámos Ferenc szerkesztő, Budapest VIII., Üllői út 87/b.

Acta Medica szerkesztősége, Budapest VIII., Korányi Sándor u. 2. (Dr. Stark Ervin)

Acta Microbiologica szerkesztősége, Országos Közegészségügyi Intézet, Budapest IX., Gyáli út 4. (Techn. szerk. Dr. Dömök István)

Acta Morphologica szerkesztősége, Dr. Törő Imre, Szövet- és Fejlődéstani Intézet, Budapest IX., Tűzoltó u. 58.

Acta Paediatrica szerkesztősége, Dr. Véghelyi Péter szerkesztő, Budapest VIII., Bókay János u. 53.

Acta Physiologica szerkesztősége, Dr. Straub F. Brunó, Orvos-vegytani Intézet, Budapest VIII., Puskin u. 9.

Acta Botanica szerkesztősége, Természettudományi Múzeum, Növénytár, Vajdahunyadvára. (Techn. szerk. Alldiatoris Irma)

Acta Zoologica szerkesztősége, Dr. Dudich Endre, Állatrendszertani Intézet, Budapest VIII., Puskin u. 3.

A MAGYAR
TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYÁNAK
KÖZLEMÉNYEI

SZERKESZTI

STRAUB F. BRUNÓ

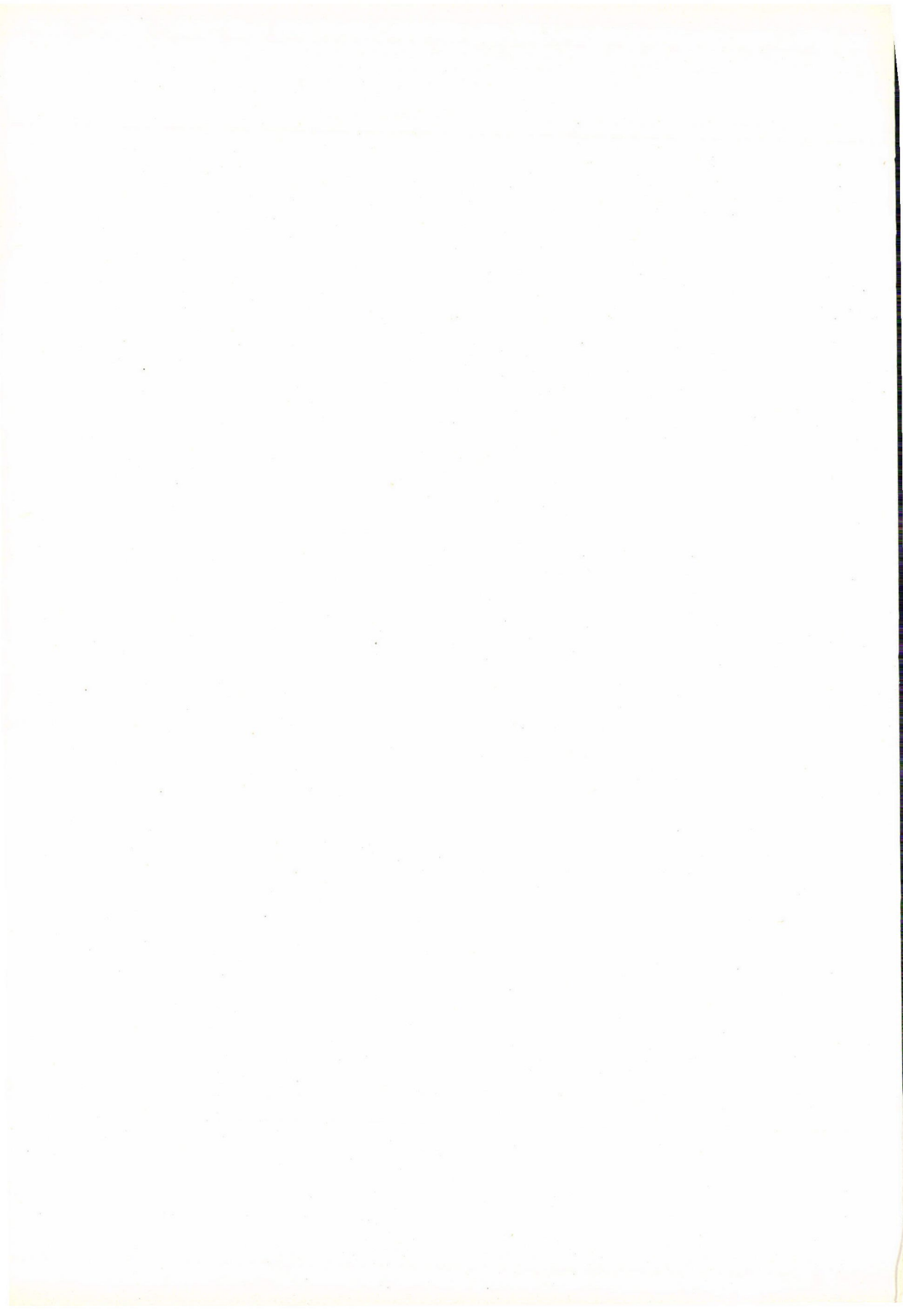
IX. KÖTET



AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST

1966

BIOL. OSZT. KÖZL.



TARTALOMJEGYZÉK

IDŐSZERŰ GENETIKAI KÉRDÉSEK, II. RÉSZ

FÁBIÁN GYULA: Fenogenetika	1
DANIEL LAJOS: Mennyiségi tulajdonságok öröklődése	29
GYŐFFY BARNA: Nem-kromoszomális öröklődés	55
JANKÓ BÉLA: Természetes növényi populációk genetikai vizsgálata	91
W. GAJEWSKI: A rekombináció sajátossága és mechanizmusa	115
VIDA GÁBOR: Az evolúció genetikai alapjai	133
GYŐRFFY BARNA: Zárószó	167
STRAUB F. BRUNÓ: Az MTA Biológiai Tudományok Osztálya Vezetőségének beszámolója	171

ÖNÁLLÓ TANULMÁNYOK

S. A. NEIFAKH: Fehérjék molekula-komplexei a molekuláris biológia szemszögéből....	203
GYŐRFFY BARNA: A genetika 100 éve	219
THOMA ANDOR: Az Előember fogmaradványai a vértesszőlősi őstelepről	263
TÓTH TIBOR: Az ősmagyarok mai relictumáról	283
SÁRKÁNY SÁNDOR: A növények finomszerkezeti-, sejttani- és szövettani kutatásának magyarországi helyzete és eredményei	301

KÖNYVISMERTETÉS

KREMP, GERHARD O. W.: Morphologie Encyclopedia of Palynology (<i>Nagy Lászlóné</i>)..	309
---	-----



„IDŐSZERŰ GENETIKAI KÉRDÉSEK”

kollokviuma

Tihany, 1965. október 4 — 8.

II. RÉSZ

FENOGENETIKA

FÁBIÁN GYULA

MTA Genetikai Intézet Állatgenetikai Osztálya, Gödöllő

Bevezetés

A genetika egyik metodológiai irányzatának megjelölésére közhasználatban van a „fenogenetika” (phaenogenetica) elnevezés. — A szó használata HAECKER (1925) nyomán terjedt el. Amit ma értünk fenogenetika alatt, az jóval több, mint a 40 évvel ezelőtti ismeretanyag, nemcsak terjedelmében, hanem felfogásában is, amire több szerző [így elsősorban WADDINGTON (1962)] utalt. A jellegek analízise, a génhatások összegeződése, a fejlődés-genetika, a fiziológiai genetika, a fejlődés kibernetikája, morfogenezis, mind összegeződnek abban az irányzatban, amit teljességében „organizációs genetikának” nevezhetünk. Tehát ma modernebb az „organizációs genetika” név.

Nem lenne célszerű ezeknek a szavaknak egyenkénti definícióiba belemenni. A terület egységes képbe kezd összeállni, és a fent példaként említett fogalmak közt átfedések vannak. Lényegileg a genetika ezen kutatási iránya az embriológia és a genetika tudományának összeolvasztásával az öröklődés és fejlődés ellentétesnek látszó oldalait kívánja feloldani (ÁCS 1964, p. 320 cit. ap. TÖRŐ—CSABA 1964).

Az organizációs genetika fontosságára bevezetőül két gondolatot lehet felemlíteni.

Először teljesen igazat kell adni WADDINGTON (1963) a maga nemében igen dialektikus megállapításának, hogy az organizáció tanulmányozására legkedvezőbb körülmény az, ha a biológiai entitásokat változás közben tanulmányozzuk (szubcelluláris organellumok, sejtek, szövetek, szervek), és ez azt jelenti, hogy embriológiai fejlődés közben és evolúció közben.

A másik, elméletileg lényeges és még mindig élő feladat, hogy a preformáció és epigenézis teóriák közti éles elvi különbséget a köztudatba átvi-
gyük. — Amikor a századforduló után a genetikai kutatások fellendültek és kialakult a génelmélet, az örökléstan lényegét és beállítottságát nem értők előtt a génelmélet, a preformáció ősi doktrinája felújításaként jelentkezett. A genetikusok annyira el voltak foglalva a kromoszómális mechanizmus törvényszerűségeinek kutatásával, hogy nem is sokat törődtek a gyanúval, egymás között úgyis értették miről van szó. Tudták, hogy a gének működése a fejlődés közben nem független egymástól és a környezettől, nem rendezetlen

parancsok érkeznek a génektől a citoplazma felé, és egy organizmus nem az unit jellegek mozaikja. — Hogy régen a magyar biológiai köztudatban milyen félreértések adódhattak, arra idézzük, a fejlődésmechanikában egyébként igen járatos KESSELYÁK (1942, p. 311) alábbi megjegyzéseit: „Annyi bizonyos, hogy mind az örökléstan kromoszóma elmélete (praeformatio), mind pedig az oknyomozó fejlődéstani szemlélet (epigenezis) mellett felsorakoztatott érvek rendkívül súlyosak és külön-külön szemlélve az elméletek egész kérdéstömegét, mindkettőt helytállónak fogjuk találni. Minthogy azonban egy s ugyanazon kérdésben a két elmélet homlokegyenest ellenkezik egymással, ezért igaz csak az egyik lehet, mind a kettő csak akkor, ha mindkét elmélet tárgyi alapjait kielégítő, közvetítő magyarázatot találunk.” — Ma tudjuk, hogy a kromoszóma elmélet és a preformáció tana közé nem lehet egyenlőségjelet tenni. A javasolt „közvetítő” magyarázatot KESSELYÁK később igen sikeresen, ha nagyon röviden is, idézett munkájában megadja. — Az úgynevezett közvetítő magyarázatok helyett kiépülőben van az organizációs genetika.

A nagy összefoglaló fogalomnak, az organizációnak a pontos definíciója igen nehéz. Inkább érezzük, miről van szó, mint a fogalom minden tekintetben kielégítő tartalmát és jegyeit tudjuk megadni. Hiába vártuk a XI. Nemzetközi Genetikai Kongresszuson, hogy WADDINGTON a „Gének és organizáció” című előadását az organizáció definiálásával fogja kezdeni. Kitért a pontos definíció elől. Az organizált biológiai egység és a részek kapcsolatára utalt, amennyiben a részek kapcsolatai azok, amelyek speciális tulajdonságokat kölcsönöznek az egésznek. Hágában feltehetően a kongresszusi előadását nem kívánta ilyen részletekkel terhelni, teljesebb kifejtést már egy korábbi munkájában adott (WADDINGTON 1957).

A „rész” és „egész” problémájának igen világos példákkal megvilágított összefoglalását legújabban TÖRŐ—CSABA (1964) könyvében lehet megtalálni. Ugyancsak itt a fejlődés fogalma, determinizmus és determináció és mennyiség—minőség viszonya filozófiai értelmezését is megkapjuk.

SINNOTT (1960) az organizáció problémáját a növényi morfogenezis során közelítette meg, és az élő objektumok formájának kifejlődésében látja az organizáció leglényegesebb vonását.

SINNOTT szerint a „forma” nem egyszerűen olyan tulajdonság, amit könnyen le lehet írni és beosztani valahova. A forma egy önregulációs egyensúly látható kifejeződése, amely a fejlődés során valósul meg. Az élet alatt fennmarad, és újra tud képződni ha zavar éri. Minden egyes egyed egy morfogenetikus normához alkalmazkodva fejlődik ki. (Itt azonnal meg kell jegyezni, hogy SINNOTT a morfogenetikus norma és ennek kibontakozása alatt nem valamely titokzatos asztrál testet, vagy megfoghatatlan, immateriális teleologikus fogalmat ért, mert más helyen részletesen kifejti ennek molekuláris biológiai hátterét.) Az organizált forma lépésről lépésre egy-egy fejlődési

lépcsőt, alakzatot, mintázatot (pattern) mutat. Ebben a mintázatban minden rész az egészszel viszonyban áll, és amelyben minden egyes rész sorsa az organizált egészben elfoglalt helyzetével függ össze.

Az organizációs genetika feladatait tekintve: ezeknek a résztulajdon-ságoknak fejlődési láncok alapján az organizált egészszé történő megvalósulását (manifesztáció) vizsgálja, a fejlődési ösvények összerendezettségét és azt a szabályozást, amely az összerendezett fejlődésben észrevehető.

Még nem említve a szabályozás kérdéseit, vizsgáljunk meg néhány genetikából ismert „manifesztációs mintázatot”. — Tehát előbb néhány példát hozunk fel a megvalósult helyzetből, azután foglalkozunk az ehhez vezető úttal.

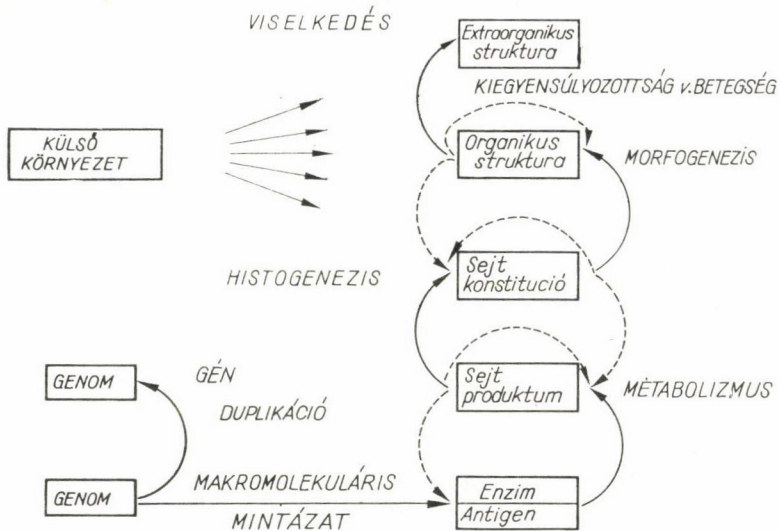
A manifesztációs mintázat és organizációs szintek

Ahogy már említettük, az organizáció során „forma” — „jelleg” — „mintázat” stb. képződés problémájáról van szó. A kifejezések variálásával azt kívánjuk itt elérni, hogy érzékeltetve legyen az, hogy „jelleg” kifejezés alatt a genetikában éppúgy értünk egyetlen antigént, mint egy fermentumot. Egy színelanyagot, vagy egy lepkeszárny mintázatot. Értünk alatta méretet, súlyt vagy növényi, illetve állati terméket, terméket, terméket. De értünk alatta magatartást, viselkedést is. — A jelleg fogalom ilyen széles körű használatának logikai, ismeretelméleti nehézségeire nem régen tértünk ki (FÁBIÁN 1965).

Akárhogyan is áll a dolog, akármilyen jellegről — mustrázatról — mintázatról van szó, mind a genetika, mind az embriológia számára ez mindig háromdimenziós — a térbeli helyzetét tekintve —, de négydimenziós folyamat eredményeként jön létre (GOLDSCHMIDT 1958, p. 418). A negyedik dimenzió kifejezés alatt itt természetesen az idő tényezőt kell GOLDSCHMIDT nyomán érteni, abszolút fizikai időt, vagy biológiai időt. (Meg lehet kísérteni a dolgok jobb megközelítésére a három térdimenzióból két dimenziós modellt alkotni, amire majd később rátérünk.)

Ami az idő tényezőt illeti, ez úgy jön elsősorban szóba, hogy a részek a fejlődés során mind újabb és újabb relációba kerülnek. Ez időben előrehaladó folyamat, amelynek egyes pillanatait mint „organizációs szinteket” meg szoktuk jelölni. Az organizációs szintek kijelölésének sok praktikus haszna van az események rendezett leírásánál. Képzletünkben az egyre összetettebb manifesztációs mintázatok egymás fölé rétegződnek. Az egyikben megvan a másik lehetősége, majd a régi eltűnik, helyébe lép az új, amely megint egy újabb mintázatnak tud helyet adni. Rendszerint először a biokémiai, biofizikai mikrostruktúra vezet be a makromorfológiailag is észlelhető változásokat. Az egyik ismert organizációs szintbeosztás WRIGHT nevéhez fűződik (WRIGHT 1959, p. 476). Természetesen elképzelhetők egyéb „szintezé-

sek” is, más-más szempontot választva. Az egész organizációs genetikán azonban végig kell húzódjon az események leírásában és magyarázatában, a kölcsönhatások hangsúlyozása mellett, az egymásutániség, megfordíthatatlanság gondolata is, ami nem azt jelenti, hogy nincsenek visszacsatolások (1. ábra).



1. ábra. Diagram a genom és a környezet viszonyáról különböző organizációs szinteken. A kérdéses jelleg egy „viselkedés” típus. (WRIGHT nyomán)

Az organizációs szintek megemlétekor az a kérdés is felmerül, hogy hol kezdődik a „fenogenetika” — „organizációs genetiká” munkaterülete. — Elvileg már a WRIGHT-féle legalsó szint is lehetne szó organizációs genetikáról, sőt a rendkívül előrehaladott mikrobiális genetiká szolgáltatója a modelleket a szabályozásról és a gének akcióiról a sejtben, azokat, amelyeket az organizációs genetikában is lehetne alkalmazni. Ismét WADDINGTONT kell említeni, aki ezen dolgozik elsősorban, de ugyancsak ő figyelmeztet arra, hogy az embriológus, aki a magasabbrendű élőlényekkel foglalkozik, nagy elővigyázatossággal kell hogy alkalmazza a mikroorganizmusokra és az adult sejtekre érvényes megállapításokat. Inkább arról van szó, hogy a magasabbrendű szervezetek esetében is jó lenne elérni azt a pontosságot, amit már a mikrobiális genetikában elértek.

Néhány manifesztációs mintázat részletesebb elemzése

A manifesztációs mintázatok tanulmányozására a genetikusnak az a módszere, hogy „normális” és „mutáns” jellegmegnyilvánulásokat hasonlít össze. Hogy melyiket tekintjük normálisnak és melyiket a mutánsnak, az

a vizsgált populációban való gyakorisága alapján ítélni meg. Vagy mondjuk, a letalitás fokától függ.

a) *Multiplél allél jellegek manifestációja*

A multiplél alléliek esetében a mutáció egyetlen lokuszra terjed ki azonban ugyanezen a helyen különböző manifestációjú allélekkel találkozunk. Hogy a lokuszon belül pontosan mi történik a multiplél allélek több lépéses mutálása közben, azt nem tudjuk vázolni, de a mintázat—jelleg mind „mélységében”, mind „kiterjedésében” fokozatosságot mutat. Mélység alatt azt értjük, hogy például különböző pigmentképző rendszerekben, az egyedfejlődés különböző idejében az egyes biokémiai reakció lépcsőkben lehet változás. Kiterjedés alatt azt, hogy a pigmentáció területileg is eltérő megjelenésű.

WRIGHT (1963, p. 161.) egészen részletesen összeállította a tengeri malacok színöröklésének fenogenezisét és a szereplő gének interakcióit. Itt először is mint legalsóbb szinttel, a fenogenezisben az epidermisz predispozíciójával kell számolni. Vannak-e egyáltalán működésképes melanoforok? Ha igen, ezek milyen eloszlásban vannak, és milyen a melanoforokban a pigmentképzés ritmusa? Ezután a melanoforok kétirányú differenciálódása következik, vagy az eumelanin, vagy a phaeomelanin képzés irányában. Újabb szintet képvisel az enzim szisztéma, amely a szemcsék képzését irányítja, végül a tyrosin pigmentek jelennek meg, szépiea, barna vagy sárga formában. A szereplő gének interakciója ugyanúgy szerepel a fenogenetikai helyzetképben, mint a kémiai lépcsők feltárása.

b) *Pleiotróp jellegek manifestációja*

Pleiotrópia vagy polifénia alatt egy génnek látszólag különálló jellegekre irányuló hatását értjük. A pleiotrópia elméletét HADORN már 1945-ben lefektette. Hazai irodalomban HADORN pleiotrópia elméletét legújabbban ÁCS (cit. ap TÖRŐ—CSABA 1964) foglalta össze igen világosan, rámutatva az embriológiai kapcsolatokra, kitűnő rajzokkal.

HADORN pleiotrópia elmélete röviden a következő. — Pleiotróp génhatás esetén a vizsgáló minden esetben igyekszik a „manifestációs mintázat területét” teljes egészében feltárni. Először regisztrálja mind azt a morfológiai és fiziológiai eltérést, amely a mutáció hatására bekövetkezett. A feltárt manifestációs területet alterületekre is fel lehet osztani, amelyek kvalitatíve eltérnek és különböző erővel valósulnak meg — eltérő az „expresszivitásuk”. Egy mintázat és kiterjedése akkor van kielégítően kikutatva, ha a szembe-tűnő jellegek mellett a legkisebb változások is le vannak rögzítve. Ezek nem

kisebb jelentőségűek a génhatás megítélése szempontjából, mint a nagyon feltűnők.

Ha sikerült egy pleiotróp génhatás manifesztációs területét teljesen leírni, azért HADORN szerint, még tudatában kell lennünk, hogy a gén teljes aktivitását nem írtuk le. Csupán működésbeli különbséget látunk egy mutált, a gén és az összehasonlításul szolgáló a^+ , úgynevezett normál allél között. Csak azt ragadtuk meg, ami a fejlődési rendszerben megváltozott. A gén számos más jellegre meghatározólag hat, anélkül, hogy ez nyilvánvaló lenne. Ez a „maradék hatás” olyan fejlődési folyamatot szabályoz, amely a mutációs lépéstől érintetlenül, ugyanolyan módon fut le a kiinduló és mutált génnél is. Tehát a pleiotróp öröklési tényező hatása (1) megfogható részekből (mintázatból) és (2) a mutált és kiinduló allélre nézve azonos maradékból tevődik össze.

HADORN a szomatikus sejtekben körülírt manifesztációs mintázat keletkezésében két lehetőséget vesz fel: (1) a primér pleiotrópiát, (2) szekundér pleiotrópiát. A primér vagy elsődleges pleiotrópiánál a gén a sejtekben és szövetekben közvetlenül, lokálisan különböző féneket hoz létre. (Ez is többféle úton képzelhető el — amelyre a differenciálódással kapcsolatban még egyszer visszatérünk.) A szekunder vagy másodlagos pleiotrópiát általában ott kell felvenni, ahol a gén fejlődésfiziológiailag fölérendelt centrumokat befolyásol, pl. hormonális mirigyeket. A gén által elsődlegesen okozott változások másodlagosan kihatnak a centrumok alá rendelt területekre. Az előző első esetben (primer pleiotrópia) beszélhetünk autofénekről, a második esetben (szekunder pleiotrópia) megjelennek ún. allofének is. A pleiotrópiának ez a hipotézise kísérletileg is ellenőrizhető és különösen a magasabbrendű gerincesek esetében jutott rendkívüli jelentőséghez. A következőkben egy ilyen analízis lefolytatását egy hazai eredetű példán lehet bemutatni.

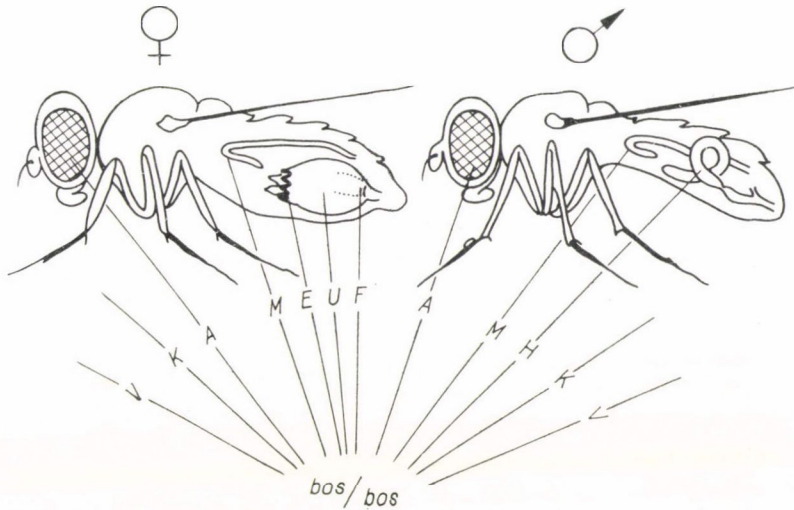
Egy vadon élő *Drosophila* törzs populációs genetikai vizsgálata során került elő egy új sterilitást okozó mutáció (FÁBIÁN 1943, 1948, 1965). A külsőleg észrevehető eltérés a normáltól a szemszínben volt legfeltűnőbb. A mutáns szemszíne mély sötét borvörös volt, ezenkívül a nőstények homozigóta állapotban sterileknek mutatkoztak. Így a gén a *bos/bos* szimbólumot kapta. A végrehajtott lokalizációs kísérletek során a III. kromoszóma legvégén a 0,0 lokusz körülinek bizonyult. (Az ott ismert „roughoid” lokusz és a *bos/bos* lokuszok között már crossing-overt nem lehetett megállapítani. A törzset visszkeresztetésekkel és balanszírozott kromoszómával lehetett fenntartani. 1950-ben még meg volt.)

A pleiotróp gén manifesztációs területe (2. sz. ábra) a következő volt:

1. Szemszín: mindkét nemben a bordópiros szín, penetranciája 100%-os. Az imágók korával a szemszín még jobban elmélyül.
2. Malpighi-edények: mindkét nemben teljesen színtelenek.

3. A testis epithel színe az idősebb hím állatokban is tökéletesen színtelen maradt.

4. Ovarium: külső morfológiailag az ovariumok normálisnak néztek ki, ezzel szemben nagy szabálytalanság mutatkozott a lerakásra került peték nagyságában. A bordósteril nőstények által lerakott petéknek csak 29%-át lehetett normális nagyságúnak tekinteni. A normális nagyságú petéből sem tudott egészséges lárva kikelni és lárvák továbbfejlődését egyáltalán nem lehetett észlelni. Így a bordósteril genotípusba tartozó egyedek sterilitása teljes volt.

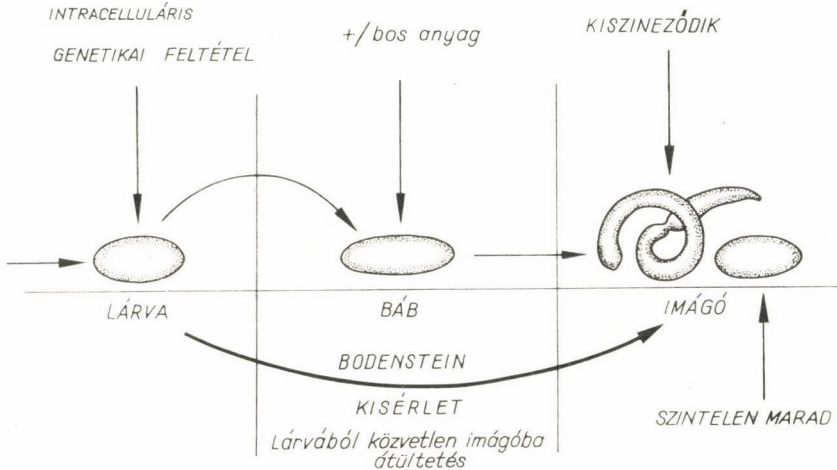


2. ábra. A *bos/bos* gén manifesztációs területe. *V* = életképesség gyengül. *K* = testszín halványabb. *A* = szem pigmentációs zavara. *M* = Malpighi-edények színtelenek. *E* = elhalt táplálósejtek a petefészekben. *U* = nagy eosinophil rögök a szikben. *F* = folliculáris epithel tovább működik (FÁBIÁN eredeti)

A részletes fenogenetikai vizsgálatok során az elindulás először rossz irányban történt, mert az ovariumon mutatkozó sterilitási jelenségekről másodlagos pleiotrópiát lehetett feltételezni és így egészséges hormontermelő szerv (*corpora allata*) átültetésekkel próbáltuk a kérdést megoldani. A későbbi vizsgálatok során kiderült, hogy az ovariumban mutatkozó sterilitás jelenség nem másodlagos, hanem elsődleges (mozaik) pleiotrópiát mutat HADORN (1945) értelmezése szerint. (Átültetési kísérletekben a legtöbb szerv nem változott egészséges gazdában.) Csupán a testis színe volt humorális úton befolyásolható transzplantációs kísérletek segítségével, amiből azt a következtetést lehetett levonni, hogy a normális (sárga) testis burok színét egy bábélet alatti $+/bos$ anyag, mint utolsó lépcső aktiválja (3. sz. ábra).

Ezen vizsgálatok lezárásakor a komplikált pleiotrópizmus részleges feltárása megtörtént, de közelebbi megoldás még nem látszott. A kérdésben később

érdekes módon a továbbjutást megint csak a mintázat további részletesebb analízise jelentette. Az ovariumok hisztológiai vizsgálata megmutatta, hogy az ovariumok follikulusaiban a petekamrák száma, csoportosulása és a táplálósejtek száma megfelelt a normálisnak. A follikuláris epithel is normálisan működött. Ezzel szemben a szikanyag szintézisében mutatkozott károsodás. A rövid csökevényes peték úgy jöttek létre, hogy a szikanyag felhalmozódása a bos/bos petékben lassabban ment végbe, mint a normális petékben. Továbbá azt lehet észlelni, hogy az eozinofil szikrögök nagyon eltérő nagyságúak. A nor-



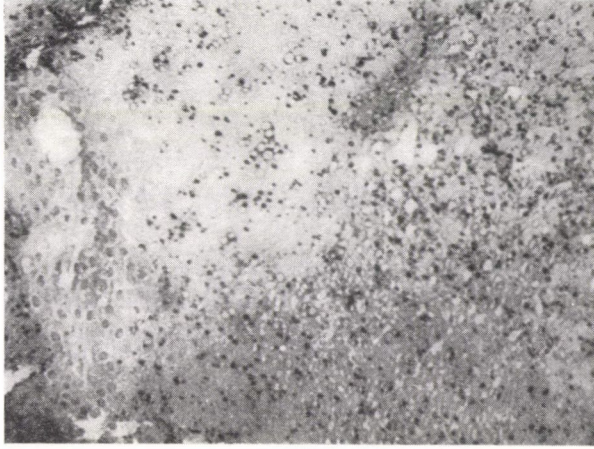
3. ábra. Testis átültetési kísérlet elvi vázlatja. A testis epithel színe egy intracelluláris genetikai feltételtől (primer mozaik pleiotrópia) és egy bábélet alatt működő humorális tényező együttes hatásától függ. Ha bármelyik kimarad: bos/bos génhatás vagy a III. stádiumú lárvá testisét közvetlenül az imágóba ültetjük (BODENSTEIN kísérlete) szintelen marad. (FÁBIÁN eredeti)

mális szikrögök nagysága a $+/+$ vad típusú ovariumokban 2–8 mikron, míg a bos/bos steril petékben 5–30 mikron nagyságú szemcsék is előfordultak (1. és 2. fénykép). Nyilvánvaló, hogy a normális embriogenezist ez a tény zavarhatta meg. Meg lehetett figyelni azt is, hogy a táplálósejtek felől jövő anyagtranszport a sziktér felé szintén zavart és lelassult volt.

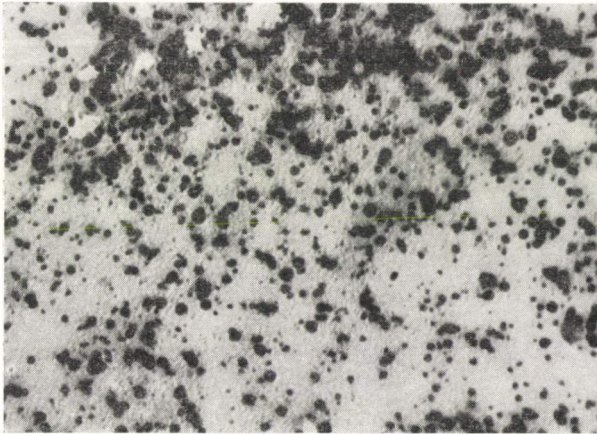
A pigmentációs jelleg zavarait vizsgálva egy véletlen ötlet alapján történt a szemszint létesítő pigment szemcsék vizsgálata a normális és bordósteril állatokban. A normál szempigment méret 0,7 mikron átmérőjű szemcsét jelent, ugyanakkor a bordósteril szempigment méretei ennek háromszorosát is kitették, tehát 2,1 mikront. Ebből a szempontból párhuzamos jelenség mutatkozott két egymástól távolos mozaikszerű alloplazmatikus sejtalkotórész szintézisében.

Mivel az összes transzplantációs kísérletben mozaik pleiotrópizmus mutatkozott, közel állt az a gondolat, hogy génhatások interakcióját segítségül

véve az elsődleges géneffektust befolyásoljuk. Erre a lehetőséget neokombinációk előállítása adta és az is kézenfekvő volt, hogy erre szemszínhígító mutánsokat állítsunk be. *Cinnabar*, *vermilion* és *apricot* genotípusokkal neokombinációk



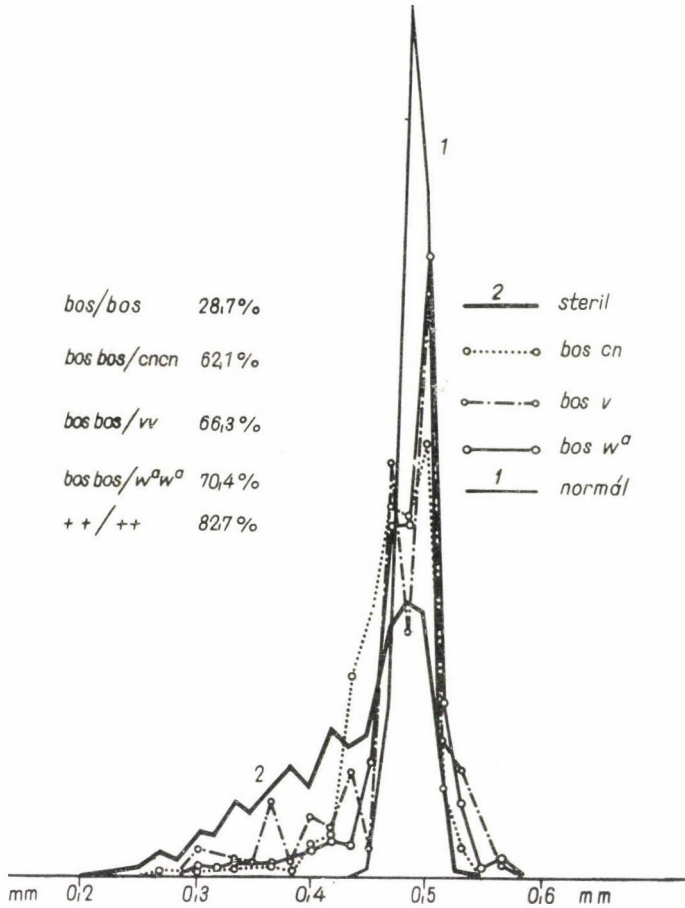
1. sz. fénykép. $+/+$ normál *Drosophila* pete szikjében a Gömöri-féle savanyú foszfatáze reakció
Finomszemcsés szik. Nagyítás = $800\times$. (FÁBIÁN eredeti — Stockholm, 1948)



2. sz. fénykép. bos/bos mutáns *Drosophila* pete szikjében a Gömöri-féle savanyú foszfatáze
reakció. Durva szemcsés szik. Nagyítás = $800\times$. (FÁBIÁN eredeti — Stockholm, 1948)

ciók előállítása történt. A kihaladó kettős recesszíveket átmeneti szemszínük alapján jól el lehetett különíteni és párokat beállítani. Az eredmények minden statisztikai analízis nélkül már megmutatták az elért hatást. A normál vad-típusú peték megoszlása volt a legkedvezőbb. A normális osztálynak megfelelő 0,48–0,51 mm-es peték száma 82,0% volt (503 mérés alapján). A mutáns

típusból 28,7% esett a normális osztályra (1041 mérésből számolva). A bos/bos cn/cn 62,1%-os normális petét adott (267 mérés), bos/bos v/v 66,3% normál petét adott (122 mérés). Végül a legjobb eredményt, a legjobban hígító bos/bos w^a/w^a összetétel adta 70,4%-ban (224 mérés), amely már majdnem eléri a normálisnak nevezhető petenagyságra jellemző variációs poligont (4. sz. ábra).



4. ábra. Gének interakciójával be lehet szűkíteni a károsított manifesztációs területet. Magyarázat a szövegben. (FÁBIÁN, eredeti)

Az eredmények statisztikai kiértékelésére szóba jöhető ferdeség vizsgálat azért nem jó, mert a petenagyságok eloszlás típusa lognormális. Leghasználatóbbnak a különböző osztályokba sorolt petenagyságok gyakoriságának χ^2 próbával való eltérés vizsgálata látszott, mivel ez a próba nem tételez fel semmiféle eloszlást. A kiértékelésben az 5-ször 4 mezős χ^2 számítás igen erős szignifikáns eltérést adott oly tekintetben, hogy az 5 különböző genotípusba tartozó nőstények petenagysága erősen szignifikánsan inhomogén. Mivel azon-

ban ez az eloszlás nem mutatja meg, hogy milyen komponensek hozták a χ^2 értéket, ezért az értékelést genotípus páronként összesen 10 db 2×4 mezős χ^2 -vel is elvégeztük, amely statisztikai pontossággal alátámasztja azt az eredményt, amelyet a %-os eloszlás alapján is már észlelni lehetett.

A szem pigmentet felvilágosító neokombinációk tehát hatással voltak a korábban teljesen befolyásolhatatlan petenagyságra. Több esetben elhagyott peteburkot is lehetett észlelni, ami első stádiumú lárvák megjelenését jelenti, de a fejlődés tovább nem jutott. A fentiek alapján meg lehetett állapítani, hogy a kiterjedt és szétágazó pleiotróp génhatás akciós területét génhatások interakciójával be lehet szűkíteni.

A felhozott példából kitűnhetett, hogy annyira szélsőségesen mozaik petéből fejlődésnek induló állatban, mint a *Drosophila* is, a fénanalízis során elsősorban a primer elsődleges pleiotrópiából kell kiindulni. A két helyen mutatózó másodlagos pleiotróp jellegnél (a hereburok színe és a sterilitás a nőstényekben) csak a hereburok kiszíneződésének elmaradását lehetett normális környezetbe történő átültetéssel helyrehozni. — A konkrét kísérleti példa azt is igazolja, hogy a primer és szekunder pleiotrópia elválasztása kísérleti úton lehetséges — és a gén manifesztációs területét szűkíteni lehet.

c) Mennyiségi jellegek manifesztációja

Egyszerűen felsorolhatatlan azoknak a genetikailag analizált jellegeknek a száma, amelyeket az ún. mennyiségi vagy kontinuanus variálók jellegek körébe sorolunk. Genetikailag ezeket a jelleget feltevésünk szerint több gén örökíti és sokszor oly sok faktor közrejátszását tételezzük fel egy-egy ilyen mennyiségi jelleg létrehozásában, mely esetben már a faktoriális analízis a szó megszokott értelmében lehetetlenné válik. Ez a sokgénés öröklés teremtette meg azt a helyzetet, hogy a mennyiségi jellegek esetében a manifesztáció megmagyarázásához két módszerrel lehet közeledni. Az egyik módszer arra a kérdésre keresi a választ „mennyire járul hozzá” a genetikai alap a mennyiségi jelleg létrehozásához. A második kérdés annak a vizsgálatára van beállítva, „hogyan járul hozzá” a genetikai alap a komplex mennyiségi jelleg kibontakozásához. Az első kérdésnek nincs logikai jelentősége, ha egyetlen egyedre alkalmazzuk, mert az egyed egész genotípusa és teljes saját környezete minden vonatkozásban hozzájárul a jelleg kibontakozásához. Populációt tekintve azonban megkérdezhetjük, mennyire tulajdonítható a megfigyelt mennyiségi variáció a genetikai különbségeknek és mennyire a környezetnek. Ez annyit jelent, hogy a jelleg örökölhetőségét (h^2) határozzuk meg. Amennyiben arra a kérdésre kívánunk választ kapni, hogy hogyan járul hozzá a genetikai alap a mennyiségi jellegek kibontakozásához, egy teljes fejlődésfiziológiai vizsgálat-sorozatot kell beállítani, amely kétféle működést és kibontakozást hasonlít össze, de ahol az eltérések nem nevezhetők normális vagy abnormális működés-

nek, hanem csak finomabb eltolódások regisztrálásáról van szó. Ez az egyik legnehezebb feladat jelen pillanatban a genetikában.

A kvantitatív jellegek fénanalízisére jó szempontokat ad, ha a „magatartásgenetika” (FULLER—THOMPSON 1960) eddigi eredményeit és a további lépések megtételére javasolt módszertani elgondolásait is tekintetbe vesszük. A kvantitatív jellegek közül az összetettebbek, különösen a növényi és állati produkciók, ugyanazzal a taktikával közelíthetők meg, mint a szintén nehezen analizálható „viselkedésbeli” jellegzetességek. — Mindkét jellegcsoport fenogenetikai vizsgálata során egy-egy komplex jelleggel kapcsolatban egész sor kiegészítő vizsgálatot kell végezni. Ilyenek lehetnek például: anyagsere élettani vizsgálatok, endokrin szervek és a növekedés folyamatának vizsgálata. Mindezeket lehetőség szerint a legkorábbi fejlődési stádiumokig visszamenően fel kell dolgozni, hogy az eltérő genótipusok fejlődés közbeni elágazódási pontjai kiderüljenek. A kvantitatív jellegekkel foglalkozó genetikus, ha nem elégszik meg a populációs genetikai analízissel, kénytelen hosszú ideig olyan területekre átmenni és olyan vizsgálatokat elvégezni a fenogenetikai alapvetéshez, amelyek mindennek nevezhetők, csak nem genetikának.

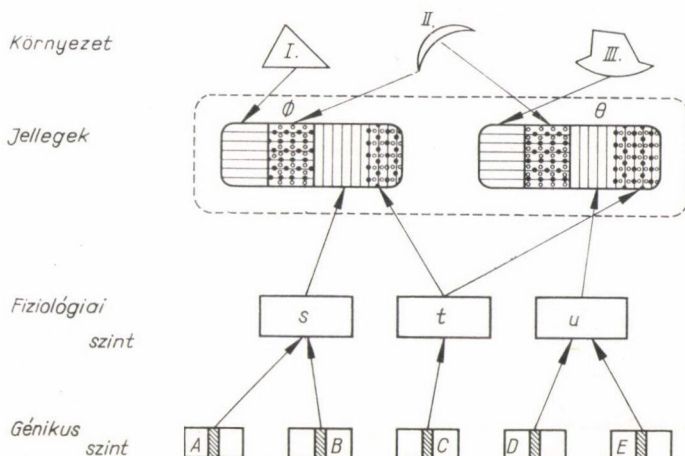
Ennek ellenére ennek az útnak a megjárása hosszú távlatban igen fontos. Metodikailag ilyen vizsgálatok során derül ki, hogy a praktikus élettől feladatul kapott, túlságosan összetett jellegek öröklésmeneteinek kiderítése csak úgy lehetséges, ha a jelleg kibontakozásában szereplő résztényezőket elkülönítjük. Nemesak az örökletes és környezeti részt kell globálisan elkülöníteni, hanem a jelleg kibontakozásához vezető összes fontos fejlődéstani ösvényt egyenként le kell nyomozni.

Ennek a rendkívüli helyzetnek az érzékeltetésére FULLER—THOMPSON nyomán (p. 343.) az alábbi vázlatot mutatjuk be (5. sz. ábra).

Ez a vázlat felfogásában erősen emlékeztet WADDINGTON ismert „epigenetikus tájkép” rajzára (WADDINGTON 1957, p. 36. fig. 5.), amely hasonló módon, a gének és a manifesztálódott jellegek közötti rendkívül bonyolult kapcsolatot tünteti fel. FULLER és THOMPSON a magatartással kapcsolatban ezt egyenesen mint inkongruens modellt állítja elének. Nem következtethetünk egy—az egynek megfelelő összefüggésre a gének (vagy géncsoportok) és egy külön jellegzetes magatartás között. Arra is rámutattak, hogy ilyen típusú komplex interakció nem a magatartás genetikájára jellemző egyedül, hanem a tenyésztők is kénytelenek voltak ilyen nem additív hatású összefüggéseket felvenni a kvantitatív jellegekre (FULLER—THOMPSON 1960, p. 344). Mindez nem a génhatások tényleges szerepét akarja kétségbe vonni. Nem akar kritika lenni a kvantitatív jellegek biometriai populációs genetikai metodológiájáról. Azt akarja kifejezni, hogy a kvantitatív jellegek fenogenetikájában hátra vagyunk maradva, új módszereket kell kidolgozni.

Amennyiben a fentiekben vázolt elméleti képet konkrét kísérleti példák-
kal kívánjuk kiegészíteni, a következőket lehet mondani. A kvantitatív jellegek

fenogenetikáját nem vitték sokkal előbbre azok a próbálkozások, hogy egy-egy nagyon is komplikált fenotípust — bármiféle kiragadott élettani jelző értékkel akartunk összefüggésbe hozni. — Most itt nem olyan világosan analizálható esetre gondolunk, mint például a fenilketonuria, hanem olyan eltérő genotípusok közti különbségekre, amelyek külön-külön is önmagukban normális működésűek, csupán bizonyos jellegek szempontjából, amelyek azonban gyakran



5. ábra. Genetikai és környezeti eredetű specifikus és közös variancia egy „mintázat”-ban, amely két jellegből tevődik össze. Vízszintes vonalkázás = környezeti eredetű variálás. Függőleges vonalkázás = genetikai eredetű variálás. Pontozott terület = a Φ és Θ jellegek kovarianciája a II. környezeti hatás, illetve a c génhatás miatt (FULLER és THOMPSON nyomán)

igen fontos gyakorlati érdekűek, mennyiségileg különböznek. — Nem sok eredményre vezettek az úgynevezett „anyagcseretípus” keresések sem.

A mennyiségi jellegek fenogenetikájában, a hormonális rendszerek fejlődés közbeni működésváltozásait úgy látszik sokkal érdekesebb lesz kutatni. Itt az endokrin szervek hisztófiziológiai állapotát már tekintetbe lehet venni, mint a genetikus számára útbaigazításul szolgáló „mintázatot”, a tróphormonok ismert irányai a szövevényes labirintusban kijelölik az összefüggéseket. NALBANDOV (1963) összefoglalója a reprodukív szervek hormonális viszonyairól, több állatfajnál nagyon megbízható alapvonalat szolgáltat olyan kvantitatív jellegek fenogeneziséhez, mint például: testsúly, lassú és gyors növekedés, kotlósság, ovuláció stb.

A növekedés tanulmányozása, minden organizációs szinten, elkerülhetetlen a kvantitatív jellegek fejlődésgenetikájában. Itt végre lehet hajtani azt a módszertani fogást, hogy a háromdimenziós és időben lefolyó méretnövekedést leegyszerűsíthetjük kétdimenziós modellé úgy, hogy csak egyik főirány változásait és az időt hozzuk összefüggésbe. A relatív és allometriás növekedés-

összefüggésekkel ki lehet a fizikai időt kapcsolni, marad a kétdimenziós méret összefüggés, melyet kellő transzformálás után egyetlen szám fejez ki.

RICHARDS és KAVANAGH (1943) (cit. ap. SINNOTT 1960) javasolták, hogy háromdimenziós allometriás összefüggésekkel fejezzük ki a növekedést és formaváltozásokat. Ezen az úton egy növekedésben levő organizmusban a változásokat grafikusán lehetne ábrázolni és matematikai nyelven lehetne kifejezni.

A nagyság öröklés fenogenetikájában, ahol a nagyságot súlyskálában vagy méreetskálában fejezzük ki, akár magasabbrendű növényről vagy állatról van szó, lényegében három tényező váltakozik: a sejtosztódások száma időegységben, a sejtnagyságkülönbségek, a növekedés időtartama. Az információt adó gének számáról is egészen pontos becslések vannak. Egyes esetekben egyetlen gén határozza meg a növekedést, amire éppen Mendel borsókísérlete a példa. Más esetekben, sőt mondhatjuk, az esetek többségében, sokgénés információ egészen bizonyos. Arról is vannak adatok, hogy milyen kémiai anyagok vesznek részt a nagyságkülönbségek fenogenezisében —, de a legnagyobb problémát a nagyság és forma összefüggés genetikája okozza.

d) A „kvázi-kontinuus” jellegek manifestációja

WRIGHT körülbelül 30 évvel ezelőtt közölte tanulmányait a tengerimalacok rendellenes számú lábujj és fültájék alakulásáról. Ezekben a dolgozatokban WRIGHT fektette le, de igazában GRÜNEBERG és FALCONER fedezték fel, hogy a genetikai jellegek speciális megjelenési formájával állunk szemben. Ezt említik később „küszöbjellegek” (FALCONER) és „quasi-kontinuus jellegek” (GRÜNEBERG) néven (WRIGHT 1963, HESTON 1963).

Az említett WRIGHT által leírt jellegeken kívül GRÜNEBERG (1952) az egéرنél észlelt több ilyen anomáliát. SAWIN (1945), SAWIN—HULL (1946) nyúlgerincoszlop rendellenességeire, KÜHNE (1931) emberi gerincoszlopra, FÁBIÁN—ERNHAFT (1959) vad üregi nyúl és házinyúl keresztezésekben a csigolyaszám öröklődésére mutatta ki a szokatlan, nem mendeli öröklésmentet követő megjelenést.

A kvázi-kontinuus jellegek szokatlan megjelenése magyarázatra szorul. Leghelyesebb, ha WRIGHT eredeti adatait mostani magyarázata alapján nézzük meg (WRIGHT 1963, p. 176). A tengerimalacnak, mint a többi *Caviidae* famíliába tartozó rágesálónak a hátsó lábon közönségesen 3 ujja van. Egy atavisztikus negyedik ujj egyes törzsekben véletlenszerűen jelenik meg. WRIGHT 22 beltenyésztett törzsből egy D-jelzésű törzset tenyésztett ki, amelyben a negyedik ujj 100%-os gyakorisággal volt jelen. Más törzseiben, például a 2. és 13. számú törzsekben csak három normális lábujj fordult elő. A 35-ös jelzésű törzsből pedig 31%-os volt a negyedik lábujj előfordulása. A 2. számú törzs keresztezve a D-törzsszel, domináns volt az F_1 generációban a normális lábujjra, és az F_2 és visszakeresztett generációban a 3 : 1, illetve 1 : 1 hasa-

dási arányt lehetett megállapítani. Csakhogy a kapott három-, illetve négyujjú szegregánsok a további tenyésztésben nem a várható tenyésztési eredményeket mutatták. A négyujjúak tovább is újra 3 ujjú utódokat is adtak (16%).

A D-törzs a 13. számú törzssel már az F_1 generációban vegyes populációt adott, 67% háromujjú és 33% négyujjút.

A D-törzs a 35. számú törzssel pedig az F_1 -ben túlnyomóan négyujjú utódokat.

WRIGHT „küszöb” hipotézise szerint — ez a helyzet csak úgy állhatott elő, hogy a kérdéses jellegeknek polifaktoros öröklődése van. Másodszer az a tény, hogy látszólag azonos jellegekre homozigóta törzsek, mint a 2. és 13-as a normális lábujjal, kétféle F_1 generációt adnak az abnormálissal keresztezve arra mutat, hogy a normális ujjak kifejlődésének több stabil fejlődésélettani ösvénye van. Az atavisztikus ujjak megjelenése egy küszöb után következik be, ezt túllépve a négy ujj stabilizált, homoeosztatikusan. Tehát többszörös faktorok kumulatív hatása és bizonyos fiziológiai háttér mellett, két küszöb lehet. Az egyik alatt a három ujj homoeosztatikusan, ezt túllépve megjelenhet szórványosan a 4. ujj. A kissé magasabb tetőzésznel, az atavisztikus ujj megjelenése stabilizált.

A vizsgálatok szerint ez a fiziológiai háttér az anyák kora volt. A fiatal anyák kölykei voltak inkább az atavisztikus ujjúak. Továbbá az évszak is befolyásolta, télen és kora tavasszal túlsúlyra jutottak az atavisztikus ujjak. A küszöb jellegek elméletét lényegesen továbbfejlesztette GRÜNEBERG (1952). Kidolgozta a kvázi-kontinuus megjelenés felismerésének egyéb jeleit is, amelyet itt nem részletezünk, csak egyet említünk meg, amely FÁBIÁN—ERNHAFT által közölt csigolyaszám aberráció esetében is szerepelt. A fiziológiai küszöböt itt az anyai uterin környezet jelentette.

A „kvázi-kontinuus” megjelenéssel ezért foglalkoztunk ilyen részletességgel, mert betekintést ad a fejlődésgenetikai szabályozás rendkívüli finomságaira a polifaktoros öröklésű jellegek területén. Azt is meg kell említeni, hogy a neoplasiák genetikai elméletének megértéséhez ezeket a tanulmányokat tekintik bevezetőnek (HESTON 1963, p. 247).

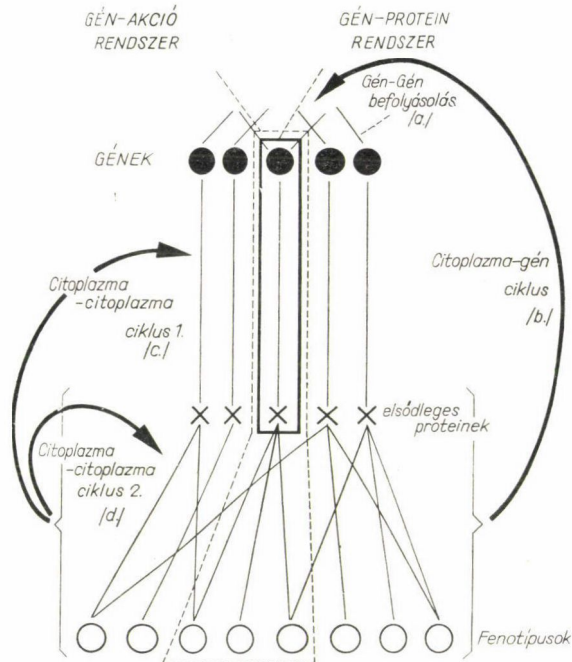
A példaképpen felhozott különféleképpen manifesztálódó jellegek bemutatása érzékeltethette azt az alapot, amelyből a fejlődésgenetikus tulajdonképpen elindul. Részletes jelleg-analízis mindenképpen nélkülözhetetlen.

Lehetne foglalkozni egyes, már jól kidolgozott fenogenetikai analízisek bemutatásával is. Különösen sikeresek voltak azok a vizsgálatok, ahol a jelleg kibontakozását biokémiai úton lehetett követni. Mélyebbre, korábbi stádiumokig lehetett lemenni. Például az ommochrom és pterin pigmentek genetikai összefüggései jól kidolgozottak. Ilyen példák helyett (amelyek talán már valamivel kevesebb problémát jelentenek és egy rész szisztémára, vagy egyes állat- vagy növényfajokra kidolgozottak) mégis a problematikusabb, általános organizációs genetikai kérdések felé megyünk tovább. Ez nem hálás terület,

mert egyre több feltevést és spekulációt kell a jelenségek magyarázatába bevonni, de egyúttal az organizációs genetika előtt álló feladatok kirajzolód-
nak előttünk.

Szabályozás kérdése

Az organizációs genetikában a szabályozás kérdése jelenleg annyira bonyolult, hogy megfelelő tárgyalási keret felvázolása is nehéz és ideiglenes. Több önmagában is kiegyensúlyozott szabályozási rendszer van egy-egy



6. ábra. Egy sejt epigenetikus szabályozó rendszerének sémája WADDINGTON szerint.
(WADDINGTON nyomán)

organizációs szinten belül, továbbá a fejlődés közben újabb és újabb típusú szabályozás láncolata kapcsolódik össze, amely „mederbe tereli” a fejlődést. Nem mintha „tudná előre” a lépéseket, hanem mint ahogy említettük, ugyanúgy, ahogy egyik „mintázat” magában hordja a másik lehetőségét, az egyik típusú szabályozás lehetőséget ad egy másik „jelenésére”. Ma úgy látjuk a helyzetet, hogy akármilyen komplikált is a fenotípusban a végeredmény: a gének, a citoplazma és a környezet, az anyagcsere közvetítésével, csiszolódott össze a fejlődésben. Az összehangolás úgy látszik visszacsatolásokkal működik. A fejlődésnek és a növekedésnek a legtágabb értelemben vett kibernetikája van.

A helyzet érzékeltetésére indulhatunk egy lehető egyszerű sémából (6. sz. ábra), WADDINGTON (1962) nyomán. A vázlat egy sejt epigenetikus

rendszerét ábrázolja. Ebben az elképzelésben mindegyik gén egy elsődleges protein jellegét határozza meg. Ez lehet enzim vagy antigén természetű (gondoljunk vissza a WRIGHT-féle séma legaljára az organizációs szintekben). A megvalósítás az RNS és a mikroszóma részecskéken keresztül történik. (Ennek a részleteibe itt nem kell belemenni.) Az „elsődleges proteinek” egymással összeműködve hozzák létre a végleges fenotípust. WADDINGTON a gén és elsődleges protein kapcsolatot „gén protein rendszer” néven foglalja össze (rajzon kihúzott vonal), a folyamatok teljes sorozata, amely a gént összeköti a fenotipikus jelleggel, kapta a „gén akció rendszer” elnevezést (rajzon szaggatott vonalú bekeretezésben). Ez utóbbi a régi értelmezésű, *sensu stricto* „fenogenetikai” szisztéma. A sejt epigenetikus rendszerében szabályozás lehet: gén és gén között, a citoplazma és gén között általában, ezen belül a citoplazma és a génprotein rendszer között és a citoplazma és az elsődleges protein között (a rajzon kihúzott nyilakkal jelezve a, b, c, d).

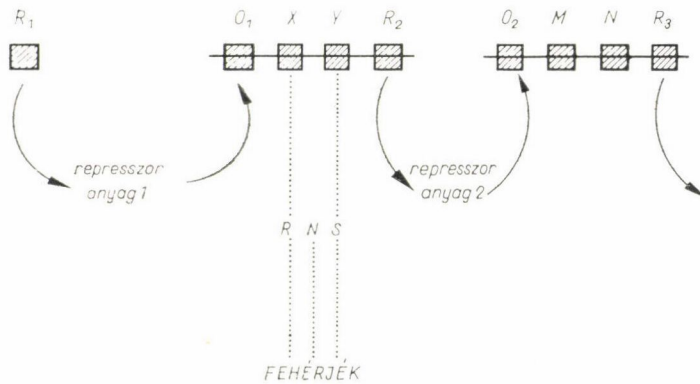
a) *A gének közötti szabályozás*

A gének közötti működésszabályozásra a párhuzamos példát a mikro-szervezetek indukált enzimszintézisének már ismert Jacob—Monod teóriája szolgáltatja (WADDINGTON 1963). Az epigenetikus szabályozás szempontjából lényeges kiemelni, hogy vannak olyan gének, amelyek nem enzimszerkezeteket szabnak meg, hanem az ilyen működést végző gének működését regulálják. Ezeket a reguláló géneket akcióba lehet hozni külső feltételekkel az anyagcserén keresztül. Másodsorban lényeges az is, hogy az operátor típusú gén közvetlenül génszinten szabályoz. A regulátor típusú szabályozáshoz nem kell hogy a lokusz ugyanazon a kromoszómán legyen, az operátor típusú szabályozást a kromoszóma közvetíti. WADDINGTON szerint csak az egyszerű Jacob—Monod-rendszer útján nem képzelhető el a soksejtű szervezet differenciációs folyamatában a szabályozás. A represszor-elméletet felhasználva kiépíthető egy olyan elméleti szisztéma, amely modellezi azt az irreverzibilis tendenciát, ami a differenciációban megnyilvánul. Ha egy operátor egy strukturális gént szabályoz és a képződő anyag egy második rendszer operátorával szemben mint represszor működik, elméletileg megvan a „kaskád represszió” modellje (7. sz. ábra).

Egy embriológiai példát meg lehet említeni a fenti fejtegetésekkel kapcsolatban. Szitakötő petékben SEIDEL (SEIDEL 1936, cit. ap. WADDINGTON 1963) a differenciációnak körülírt aktivációs centrumait találta. Lehet, hogy ez az ooplazma rész represszor anyagot tartalmaz és a rovarpete fejlődés során az oda érkező sejtmagot befolyásolja.

A gén-gén közötti vezérlés operon elmélet szerinti elképzelését érdekesen ki lehet egészíteni azokkal az embriológiai vizsgálatokkal, amelyek az indukció mélyebb okainak felderítésére irányultak. Röviden utalhatunk arra, hogy

az indukcióban a sejtpemeabilitás és az ún. precitolízis játssza a főszerepet. Azaz elsősorban a precitolízis, amely a sejthártya permeabilitását befolyásolja. A precitolízis lényegében azt jelenti, hogy a sejtekben a citolízishez hasonló folyamat indul el, bizonyos molekula komplexumok kisebb egységekre bontódnak. Az indukciót kiváltó anyag ilyen precitolitikus úton szabadulna fel a sejtekben, az eredeti kötött, inaktivált, v. úgy mondják „maszkírozott” formájából. A demaskírozott evokátor anyag az organizátor centrumból hullámszerűen terjed el és a másik sejtben, újabb evokátorokat szabadít fel. Ennek az elméletnek a megerősítését kémiai embriológiai úton is kidolgozták.



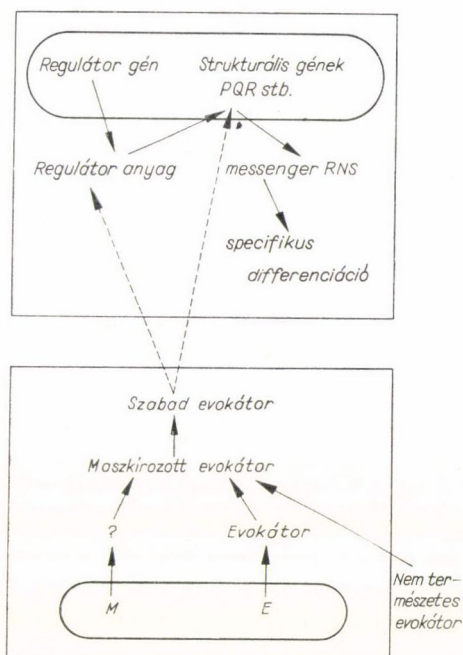
7. ábra. A kaszkád represszió modellje. Magyarázat a szövegben. (WADDINGTON nyomán)

Először megállapították, hogy a basophil festődést mutató szemcsék felszaporodását lehet megfigyelni, ahogy az indukció előrehalad. Majd az analízis kimutatta, hogy a basophil szemcsék ribonukleinsavból, sok SH-csoportot tartalmazó fehérjékből, foszfatidákból és enzimekből épülnek fel. Végül az indukciós folyamatban a felelősséget az RNS-re lehetett elsősorban hátrítani. Így tehát megvan az indukció és a gének közti kapcsolat, a további determinációban és differenciációban pedig az RNS tartalmú szemcsék gradiensek mentén történő eloszlását is figyelembe lehet venni.

WADDINGTON összekapcsolta az evokátor hatást a Jacob—Monod-rendszer szerinti vezérléssel. Elképzelése szerint az indukciós hatású sejtben az evokátor anyag komplexumért legalább két gén lenne felelős, egy magáért az evokátor anyagért, egy ami fehérjéhez kapcsolja, tehát maszkírozza. A felszabadítást elő lehet idézni teljesen idegen, természetellenes anyagokkal, mint például metilénkek. Elő lehet idézni más szövetekből kivont anyagokkal is, amelyeket „heterogén induktorok” néven említ az embriológia. A szabad evokátor WADDINGTON elképzelése szerint vagy a Jacob—Monod-rendszer regulátor anyagához kapcsolódna, tehát „plazmotrop” úton hatna, vagy a strukturális génekre hatna, tehát a „genotrop” módon. Ez kapcsol át a messen-

ger RNS-en keresztül specifikus differenciációra (WADDINGTON 1963, p. 27) (8. sz. ábra).

A géntől génig történő szabályozásról van egy másik figyelmet érdemlő rendkívül érdekes megfigyelés (MECHELKE 1961). Az *Acricotopus lucidus* nevű *Chironomida* második kromoszómájában van egy bizonyos régió, az 50–78-as letérképezett sávokban, amely erős aktivitás jeleit mutatja a nyálmirigy



8. ábra. Az evokátor anyagok hatásmechanizmusának modellje WADDINGTON szerint. *M* és *E* = maszkírozó gének. Magyarázat a szövegben. (WADDINGTON nyomán)

elülső tartományában a lárvális periódus végén. Ezt az aktivitást közvetlenül indukálja az ecdyson hormon, amely közvetlenül a bebábozódás előtt hat. Az aktivitás jelei ebben a nyálmirigy kromoszómában a sávok felduzzadása, az ún. „Balbiani gyűrűk” és cseppecskék megjelenése. Feltehetően szintetizált anyag jelenik meg. Ebben az összefüggésben az az érdekes, hogy az aktivitás jelei először az egyik régió disztális részén jelennek meg először (78,77. számú sávok stb.) a lárvális periódus végén és fokozatosan mennek végig a kromoszómának inkább proximális régiói felé (ténylegesen az 50-es sávig) a prepupális periódus ideje alatt. Látható jele van tehát a szekvenciális működésbe lépésnek a génakció rendszerben, a kromoszóma mentén. Ez éppen olyasféle intra-kromoszomális aktivitás, mint ami a Jacob—Monod-operátorban feltételezhetően végbemegy.

b) *A fejlődés nukleocitoplazmatikus szabályozása*

Rátérve a Waddington-féle séma *b*-vel jelzett ciklusára, az a kérdés merül fel, vajon a barázdálódó petében, ahol a sejtmagok kezdetben identikusak, mindig azonosak maradnak-e vagy sem. Vagyis van-e visszahatás a citoplaszma részéről. A felelet az, hogy nem maradnak azonosak, megváltoznak, vagy megváltoztatják működésüket (FISCHBERG et al. 1963). Az elmúlt 10 év során több kutató, akik a Boveri, Baltzer, Hadorn vonalat követték, *Amphibia* embriók szomatikus sejtmagvait vitték át magvatlanított, megtermékenyítetlen és barázdálatlan petékbe. A kísérletek arra mutattak, hogy blasztulából származó sejtmagok magas százaléka a beültetés után a citoplazmával együtt működve normális ebihallá vagy fiatal békává (*Rana pipiens*), sőt adult békává (*Xenopus laevis*) fejlődött. Ebből azt a következtetést lehet levonni, hogy a blasztulában levő sejtmagok változatlan genommal rendelkeznek és irányítják az összes gén által kontrollált folyamatot a differenciáció során. Idősebb embriónális vagy lárvális fejlődési stádiumból vett sejtmagok átvitele ezzel szemben egészen más eredményt adott. Mind kevesebb sejtmag indított el az átvitel után fejlődést és ahol volt is fejlődés, abnormálisan folyt egy darabig. Ezekből a kísérletekből levont következtetés az, hogy a legtöbb, vagy az összes sejtmag megváltozik fejlődés és differenciálódás alatt. Több kérdés merül itt fel. Elsősorban az átültetési technikából eredő károsodás kérdését kell említeni. Ezt a kérdést FISCHBERG és munkatársai megoldották.

Felmerül az a gondolat, hogy a sejt differenciációt olyan irreverzibilis változás követné, amely a mutációkkal lenne identikus. FISCHBERG előbb idézett munkájában azt mutatta ki, hogy a megvizsgált szomatikus sejtmagok nem hordoznak több mutációt, mint a rendes gaméta sejtmagok. Megfigyelhető volt viszont, hogy néha a szomatikus *Amphibia*-sejtmagok, ha nem is az esetek többségében, abnormális kromoszóma összetételt mutatnak átültetés után. FISCHBERG és munkatársai ezt nem mechanikai sérülésnek tulajdonítja, hanem éppen az idegen citoplaszma blokáló hatásának. Ezt a nézetet alátámasztja URSPRUNG és MARKERT (cit. ap. FISCHBERG) 1963-as kísérlete, amelyben nagyon hasonló kromoszomális elváltozást kaptak, úgyhogy adult békamájából kivont proteint injekciótak békapetébe. Hasonló eredményeket kapott HENNEN 1961-ben (cit. ap. FISCHBERG), aki *Rana pipiens* sejtmagokat egy időre *Rana silvatica* citoplazmába helyezte, azután visszatette az eredeti citoplazmába. A kísérletek ezen a területén csak most kezdenek kibontakozni, de mindenesetre igazolják WADDINGTON és mások nézetét, hogy a citoplaszma és sejtmag (gének) között valami visszacsatolás van.

c) *Szabályozás a génprotein rendszeren belül*

Az előbb tárgyalt általános nukleocitoplazmatikus szabályozással kapcsolatban azonban sok megoldatlan részprobléma merül fel. Kérdéses például,

hogy a Waddington-féle rendszer c-vel jelzett hipotetikus génprotein rendszeren belüli visszacsatolása hogyan működik. Hogy ilyen van, ezt a pleiotrópia több esete mutatja. Például HADORN által leírt lozenge-mutáció a *Drosophila*-nál igen különös jelenség. Biokémiailag nem lehet megérteni, hogy a lozenge allél hogyan fejti ki a hatását a szem facettáin és a tarsus körmein. Mivel provizorikusan meg kell maradni annál, amiből kiindultunk, hogy mindegyik gén egy „elsődleges” proteint határoz meg, valószínűleg helyesen tételezzük fel, hogy a szabályozás a génprotein rendszer működésében, sebességváltozásokon alapul. A génproteinrendszerre kidolgozott biokémiai séma szemszögéből ez a feltételezés igen hasznos szimplifikáció, de ha a sejtek antitest képzésére gondolunk, vannak nehézségek.

Itt nincs lehetőség és nem is vagyunk hivatottak az antitestképzés teóriáit kritikailag taglalni. Ha azonban olyan munkahipotézist akarunk felállítani, amely a normális fejlődést az epigenezis szemszögéből akarja felfogni, akkor a szövetproteinek képzését úgy kell felvázolni, mint ahol olyan stádiumok vannak, amelyben a gének eddigi elképzeléseinknél sokkal labilisabbak.

WADDINGTON feltételezi, hogy az összes gén a fejlődés nagyon korai stádiumában labilis. A gének akkor stabilizálódnak és válnak aktív informátorokká, amikor a citoplazmából nyert megfelelő molekulákkal (pl. hisztonokkal) kombinálódnak. A feltételezés lényegében az lenne, hogy a DNS és „co-gén komplexek” fokozatosan stabilizálódnak a két komponens kölcsönhatása révén és ez a stabilizációs folyamat különböző sebességekkel menne végbe, amibe belejátszik a citoplazma stratifikációja. A citoplazmatikus öröklődés jelenségeiben lennének esetek, amelyben a citoplazmában alakult co-gének bizonyos fokig rezisztensekké válnának az apai allélek befolyásával szemben. Azok a gének, amelyek antigéninjekcióra adnak választ antitest protein képzéssel lennének azok, amelyek stabilizációja még nem kész, csupán magának az antigén hatásának megfelelően komplettálódik.

Sok-sok a teória. De ha nem akarjuk, hogy mindent hipermutációkkal magyarázzunk, nem kell a géneket úgy tekinteni, mint amelyek semmi egyebek, mint szilárdan megkötött DNS szekvenciák. Vagy visszakanyarodunk újra a preformációba?

d) Az „elsődleges” proteinek összeműködése

Az előbbi részben csak a génakció-rendszer belső, szorosabb kapcsolatát vettük szemügyre, mely a gén és az „elsődleges” proteinek között alakult ki (a sematikus rajzon kihúzott vonallal körülhatárolva). Vannak azonban olyan proteinek, amelyeket „másodlagosaknak” lehet nevezni, mert bennük két vagy több egyszerű molekula kapcsolódik össze. A hemoglobin pl. kettős dimer, amely két különböző típusú molekulapárból áll. A normális, adult élet alatt megjelenő hemoglobinban egy pár α lánc van összekapcsolva egy pár β láncsal.

A láncok két részét két különböző lokusz képezi. Így többféle mutáció is lehetséges. A normális adult hemoglobin jele $\alpha_2^A\beta_2^A$ lehet. A főtálas élet alatt a β lokusz inaktív, a γ lokusz működik. A főtálas hemoglobinnak ilyen módon az összetétele $\alpha_2^A\gamma_2^A$. Az epigenézis szempontjából egy lényeges. A hemoglobin molekula végleges formáját a strukturális gének nem határozzák meg teljesen, másodlagos kapcsolódás áll elő az egyedi láncokból. Ez abból az esetből volt látható, amikor egyetlen személyben négyféle hemoglobint találtak. A hemoglobin C, A, X és G jelzésűt ($C = \alpha_2^A\beta_2^C$; $A = \alpha_2^A\beta_2^A$; $X = \alpha_2^G\beta_2^C$; $G = \alpha_2^G\beta_2^A$). Ebből arra lehetett következtetni, hogy annak az egyénnek a genotípusa $\alpha^A/\alpha^G\beta^A/\beta^A$ volt. Az α és β láncok mindig dimerekbe kapcsolódnak és sohasem kapcsolódik az α^A egy α^G -vel. Ellenben az α bármely típusa véletlenszerűen kapcsolódhat a β bármely két típusával.

Az allélkomplementáció magyarázatául is, amely a *Neurospora crassa* 6 lokuszára vonatkozik a hisztidin bioszintézisében, az egyik lehetséges magyarázat az, hogy a komplementáció két vagy több elemi protein közötti kapcsolatra lenne visszavezethető (Catcheside hipotézise). Az eltérően hiányos proteinláncok egymás között komplementálódni tudnak és fel tudnak építeni legalábbis részben effektív polimereket. Ez az elképzelés is olyan gondolati elemeket tartalmaz, amely a vázolt Waddington-féle szabályozási sémában az utolsónak említett d)-vel jelzett ciklus létezésére utal.

e) Az ultrastruktúrák jelentősége a szabályozásban

Az ultrastruktúrákkal kapcsolatban az első kérdés — csupán epifenomének-e ezek, amelyek az alapvető szintetikus folyamatokat követik, vagy olyanok, amelyek beleszólnak az információba a fejlődés során?

A sejtmaghártya, éppen a rajta levő meglehetősen nagy (3—400 Angström) átmérőjű pórusokból is láthatóan, amelyek nagymolekulák számára kijáratok, bizonyos gátat jelenthet a nukleocitoplazmatikus kölcsönhatásban. A sejtmaghártya kilemezése az ergasztoplazmában, majd viszont a fennmaradó ergasztoplazma összerendeződése a telofázisban az új maghártya képződése során, inkább arra mutat, hogy túlságosan leegyszerűsíteni a problémát, ha például az ergasztoplazma szerkezetének létrejöttét kizárólagosan epifenomének tekintenénk. Az organizációs genetikusok az ultrastruktúrák szintjén, képletesen szólva komplikált hírek, egész „mondatok” átvitelét tételezik fel.

Más struktúráknál is fennáll az a lehetőség, a következő sejtgenerációkban is megismétlődnek, úgyhogy az előző szerkezet minta volt. A paramécium pellikulájában bizonyos részletek generációiról generációra újraképződnek, nagy függetlenséggel, tekintet nélkül egyéb genetikai tényezőkre. Úgy tűnik fel, hogy a kortikális réteg eszközértékű a további kortikális réteg képződésében.

Nem lehetetlen, hogy egyéb sejtstruktúrák, mint amilyenek a centriolák, chloroplasztok, mitokondriumok szintén tartalmaznak önreprodukciós

elemeket. Az ilyenfajta önreprodukción szerkezetekben természetesen a makromolekulák közötti kölcsönhatás specifikussága döntő. Végző fokon a DNS felelős a struktúr proteinek és enzimek háromdimenziós szerkezetéért, de ezek a tárgyalt szerkezetek kiindulási pontul, mintául szolgálnak. A biokémikusok most kezdik feltérképezni az anyagcsere-ciklusok elszállásolását a sejtben és ez arra mutatott eddig, hogy a sejt belső szerkezeti részei regulációt végeznek, pusztán azzal, hogy ott vannak egy bizonyos helyen a sejtben (LOEWY—SIEKEVITZ 1963). Ezek megemlézése után idézzük még WADDINGTON ide vonatkozó filozofikus magaslatakra emelkedő mondatait: „Strukturálisan koherens entitások létezése szupramakromolekuláris szinten bizonyosan a szabályozás olyan lehetőségét szolgáltatja, amely sokkal komplexebb és kifinomultabb, mintha csupán teljesen szolubilis molekulák szabályozásának adunk hitelt” (WADDINGTON 1962, p. 83). További mondatai már teleologikus fogalmazásba csapnak át, ezért már ezeket nem követjük.

f) *A szabályozás kérdésében összefoglaló*

Láttuk, hogy a mintaképzés génikus ellenőrzése nem jelenti azt, hogy minden egyes fejlődési lépésben speciális gének működnek. A jellegképzésben több rövidzárlat van, vagyis egyetlen génikusan vezérelt folyamat, ha egyszer megindult, lavinaszerűen kiterjed. A legtöbb petében citoplazmatikus anyagok rétegződése van, amely természetesen korábbról datálódó génikus irányítás eredménye. Ez a rétegződés az új zigóta fejlődése alatt egy ideig további génikus behatás nélkül is fennmarad és speciális szituációt teremt, az újonnan akcióba lépő gének számára. Ezt nevezte el WADDINGTON epigenetikus momentumnak.

GOLDSCHMIDT magasabb organizációs szintre gondolva valószínűnek tartja, hogy egy sejt vagy sejtcsoport helyzete a nagy „egészen” belül szűkszerűen, anélkül, hogy ebben génikus vezérlés lenne, meghatároz osztódási és növekedési irányokat, amelyek a normális fejlődés számára lényegesek.

A szabályozásnak, vezérlésnek tehát több formája lehetséges. Az organizáció során a génikus vezérlés másodlagos és harmadlagos folyamatokkal szövődik össze. Ezen a ponton jutnak el oda, amit minden nagy morfogenetikus vagy genetikai sorai közül ki lehet érezni. A gének működése is már bizonyos adottságok között indul meg, majd ha elvégezték az irányítást, „az elemi struktúrák szerkezetüknél fogva managerei lesznek az üzemnek és a mérnöknek nem kell tovább beavatkozni” (WADDINGTON).

Mindezeket és még egyéb itt hely hiányában nem említett tényeket és munkahipotéziseket áttekintve, ezen referátum összeállítóját az érintette mélyen, hogy az organizáció jelenségeit szemlélve elvesztette és ki kellett kapcsolja szótárából a „kezdő” és „vég” kifejezéseket. A gének már stratifikált citoplazmában kezdenek működni, de az adult szervezet öröklöttsége döntő a pete szerkezetének felépítésében.

Az embriológia operációs fogalmainak egyeztetése genetikai fogalmakkal

A fejlődés-genetikusokat, ahogy írásaikból kitűnik, határozottan „bántja”, hogy jelentős fejlődésmechanikai vagy fejlődésfiziológiai munkákat lehet írni anélkül, hogy a gén szót egyetlen egyszer használnák. Ennek az az oka, hogy az embriológia már korábban kiépítette a „műveleti v. operációs” fogalmi rendszerét. Mindenesetre most már ott tartunk, hogy tudunk példákat felhozni a két terület, az embriológia és a genetika, operációs fogalmainak egyeztetésére (ÁCS, cit. ap. TÖRŐ—CSABA 1964). Mindkét terület művelője abban a nehéz helyzetben van, hogy a másik tudományterület mélyebb gondolkodásmódját és szellemét el kell sajátítsa.

Ebben a referátumban az idézett összefoglalót (ÁCS 1964) ismertetnek tételezve fel, tovább építjük néhány kiegészítő adattal.

Az indukció legvalószínűbb mechanizmusát a szabályozással kapcsolatban tárgyaltuk. A mechanizmus sima működésében a génikus szabályozás igen fontos szerepet tölt be, de hogy indukció egyáltalán van, abban a gének nem fő okként szerepelnek. Az indukciós hullám elindulásáért inkább egy „helyzet” felelős, mint okként megjelölhető tényező. Tudjuk, hogy az indukciós hatás nem egyedi specificitású, nem fajra specifikus, nem szervhez kötött, nem fejlődési állapothoz kötött, nem egyetlen anyaghoz kötött. Az indukciót különböző hatások együttesen váltják ki (TÖRŐ—CSABA 1964). A történet lényege a részek egymásra hatásában van (PAUL WEISS szerint, cit. ap. TÖRŐ). TÖRŐ elméletében az indukció nem más, mint az a térhullámszerűen terjedő lökés, amely realizálja valamely sejtben meglévő potenciákat, egyidejű hatások felszabadításával. Csak a fenti elgondolások rövid rekapitulációjával válik érthetővé, hogy például az emlős állatok differenciációjának genetikai szabályozásáról írt legutóbbi jelentős összefoglalóban (GLUECKSOHN—WAELSCH 1963) nem találjuk meg a korai embrionális indukció genetikai megfelelőjét. Helyette ez áll (p. 214): „Mindeztől nem ismeretes gén, amely közvetlen hatást mutatna az indukcióra az embriogenezis alatt. Az induktív folyamatok komplex természetét tekintve ez talán nem is meglepő, mivel egyszerű kapcsolatot különálló gén és az embrionális indukció között alig lehet várni. Egy mutáció eredményeként történő indukcióhiányt másodlagos hatásként lehet várni inkább, például a differenciáció sebessége van génikusan lassítva.”

Az embrionális fejlődés során a differenciálódásban, amelyet a sejtek jelentős átalakulása kísér, már jelentős szerepet kapnak az aktív lokuszok. A lokuszok aktiválását HADORN már igen korán (HADORN 1945) elméletileg vázolta, a pleiotrópiából levont tények alapján. HADORN az elsődleges pleiotropiára (lásd előbb) két lehetőséget lát: 1. a gén által aktíve feltételezett mintaképzés (HADORN: Abb. 3. Gen-aktiv bedingte Musterbildung), 2. a sejtreaktív úton feltételezett mintaképzés (HADORN: Abb. 4. Zellreaktív bedingte Muster-

bildung). — HADORN első esetének elfogadása mai szemmel nézve lehetetlennek tűnik. Hogy ugyanaz a lokusz más primér génterméket hozzon létre, csak úgy érthető, ha a Hadorn-féle sémák szektorait az idő tengelyén széthúzzuk. A második a sejtreaktív út, a molekuláris biológia mai állása szerint is plauzibilis. (Lásd még: ÁCS, in: TÖRŐ—CSABA 1964. 224—225. ábra és magyarázat.)

HADORN elméletében ma is élő az, hogy a körülírt, korlátozott manifesztaációs mintázatok létrejöttére (pl. letárlfaktorok esetében) kielégítő magyarázatot ad és a lokuszok akcióba lépésének indítékát a differenciálódás során a génen kívüli sejtszisztémában látja, amely a mintaképződés eltéréseit okozza. („Je nach den Zustandbedingungen in umgebenden Plasmasystem träte das Gen (a) nicht in Aktion, oder es wirkte quantitativ resp. qualitativ verschieden.” . . . „Erst und einzig das aussergenische Zellsystem schafft die musterbildenden Differenzen”). — HADORN, mint a legutolsó nagy nemzetközi genetikai kongresszus elnöke, nem keltett nézeteivel megütközést. Ahhoz az organizációs szinthez, ahová ezeket a munkahipotéziseket sorolhatjuk „a génikus működés lépcsős bekapcsolásának” fogalmát is beleértik (HADORN 1963 p. XIX).

A referátum során bemutatott konkrét pleitrópia analízissel kapcsolatban (lásd előbb: bos/bos mutáció), ezek után, az alábbi kiegészítő magyarázatot is megkockáztathatjuk. Egy igen korai bos/bos lokusz hatás a mozaik fejlődésű *Drosophila* pete blastodermájában talán egyes lokalizált területeken kolloid diszperzitás zavarokat okozott. Később ezekből a területekből fejlődő részek, amikor a normál pigment- és szikképzés lokuszai aktiválódtak, ezeken a helyeken a normális géntermék a sejtreaktív úton, az elrontott citoplazmatikus környezetben csak durva alloplazmatikus röögöket tudott szintetizálni. Ehhez szekunder pleiotropiás jelenségek csatlakoztak. A lárvák elhalását is hozzá lehet számolni, mert a durva szikrögökből nem tudtak úgy tartalék tápanyagokat mobilizálni, mint a normálból.

Akármilyen úton is jutunk el a gének aktiválásához, ez a megfelelője az embriológiai determinációnak és az aktív lokuszok ki- és bekapcsolása lenne azonos a differenciálódással. Ilyen módon az embriológiában használatos öndifferenciálódás kifejezés a genetikai autofénnel és a függő differenciálódás az alofén fogalommal lenne azonosítható.

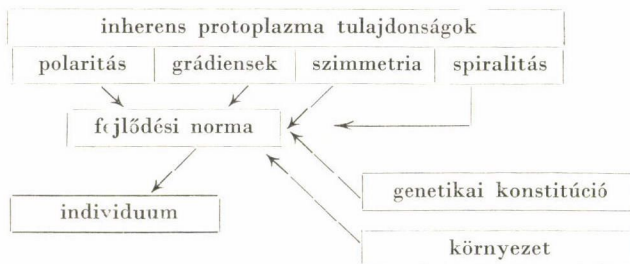
Ennek a résznek a befejezéseként egy idézet kínálkozik (GLUECKSOHN—WAELSCH 1963): „A molekuláris biológia látványos előrehaladása ellenére a magasabbrendű szervezetek differenciációjának alapproblémái megoldatlanok maradtak. Legalábbis kérdéses, vajon a molekuláris szinten való közeledés, más megközelítések kizárásával képes lesz-e valaha választ adni arra az alapvető kérdésre, hogy a többsejtű szervezet funkciója és struktúrája miért mutat olyan szembetűnő változatosságot, amelyet identikus genetikai konstitúcióból elindult sejtjei kaptak.”

Az organizáció

Tárgyalásunkban most a továbbiakban a bevezetésként említett organizáció részletes kifejtésének kellene követnie. — Nem követjük azt a megoldást, hogy egy ilyen, inkább figyelmet felkeltő problémákra rámutató, „itinerárium” végén, megpróbálkozzunk egy saját testünkre szabott „nagy szintézissel”. — Jelen pillanatban nem az a feladat, hogy az organizáció problémáját más újabb variációban körvonalazzuk. Talán elég lesz egy példát leegyszerűsítve bemutatni.

Mint említettük SINNOTT, a növényi morfogenezisből kiindulva, foglalja össze az organizáció problémáját általában. Az úgynevezett fejlődési norma az, amelyet alapvetőnek tart. Hogy mit ért a bizonytalan tünő „fejlődési norma” kifejezés alatt, azt érzékelhetővé tudja tenni. Részeire bontja a növényi formákat kialakító komponenseket, amelyek együttesen alakítja ki az élő növény említett jellegzetességeit.

SINNOTT elgondolásainak vizuálissá tételére az alábbi táblázatot lehet alkotni.



A genetikusok előtt talán szokatlan, hogy SINNOTT úgynevezett inherens protoplazma jellegzetességeket állít a központba. SINNOTT végső szintézisében az egész fejlődésben szereplő formaképzőanyagok, mint kémiai szubsztanciák, inkább előhívók, bekapcsolók, amelyek speciális válaszokra bírják az élő szisztémát. Szerinte az organikus forma problémája úgy látszik a protoplazma struktúra jellegzetes mintázatában központosul. A kémiai részletek teljes megismerése után, a morfogenezis számára a biofizikától várja az újabb konstruktív ideákat.

Az állatok organizációs sémáját közel hasonlóan lehetne megszerkeszteni. Majdnem azt mondhatjuk, hogy az inherens protoplazma vonások ugyanazok mint fent. Az állatok esetében azonban még az „indukció” és „mező” fogalmakat is hozzácsatolhatjuk. Nem foglalkozunk a genetikai konstitúció és környezet viszonyával és a növekedés jelenségeivel és ennek

szabályozásával sem. Ezek a területek annyira kiterjedtek, hogy külön részletes tárgyalás lenne kielégítő.

Tárgyalásunkat azzal zárjuk, hogy sem az embriológia egyedül, sem a genetika egyedül ma már nem fejlődhet tovább, hanem az organizáció hihetetlen bonyolult szövvényeit közös erőfeszítéssel tudják megoldani. Erre az erőfeszítésre szükség is van, hogy az epigenézis elmélete minél több tartalmat kapjon.

IRODALOM

- ÁCS T.: Fejlődésgenetika. In Törő—Csaba: Az ember normális és patológiás fejlődése. Akadémiai Kiadó, Budapest, p. 320—358 (1964).
- FÁBIÁN GY.: Mutációk egy vad *Drosophila* törzsben. Állattani Közlemények, Vol. 40, 1—2, p. 77—103 (1943).
- FÁBIÁN, GY.: Phänogenetische Untersuchungen an einer Sterilitätsmutante („bordo-steril“) von *Drosophila melanogaster*, Archiv der Julius Klaus-Stiftung für Vererbungsforschung, Sozialanthropologie und Rassenhygiene, Bd. 23, H. 3/4. p. 512—517 (1948).
- FÁBIÁN, GY.—ERNHAFT, J.: Investigations concerning the variability of the presacral vertebrae in rabbits. Acta Biologica 10, p. 49—56 (1959).
- FÁBIÁN, GY.: The importance of the Mendelian methodology for the solution of a phenogenetical problem in *Drosophila*. G. Mendel Memorial Symposium (in litt. discussion paper in: II. Session: Genetics of *Drosophila*) (1965).
- FÁBIÁN GY.: A genetikai „tulajdonság“, „jelleg“ fogalmáról. Tájékoztató. M. M. Marxizmus—Leninizmus Főosztály. 5—6. szám, p. 19—37. (1955.)
- FISCHBERG, M. et al.: Nucleo-cytoplasmic control of development. In: Genetics to day. Proceedings of the XI. International Congress of Genetics, The Hague, The Netherlands, September, Vol. 2, p. 187—198 (1963).
- FULLER, J. L.—W. R. THOMPSON: Behavior genetics. John Wiley-Sons, Inc. New York. London, pp. 396 (1960).
- GLUECKSOHN-WAELSCH, S.: Genetic control of mammalian differentiation. In: Genetics to day. Vol. 2, p. 209—219 (1963).
- GOLDSCHMIDT, R. B.: Theoretical Genetics. University of California Press Berkeley and Los Angeles, pp. 563 (1958).
- GRÜNEBERG, H.: Genetical studies on the skeleton of the mouse. IV. Quasi continuous variations. Journal of Genetics, Belghoria (West Bengal) 51, p. 95—114 (1952).
- HADORN, E.: Zur Pleiotropie der Genwirkung. Arch. Jul. Klaus-Stift. 20, p. 82—95 (1945).
- HADORN, E.: Genetics on its way. Presidential address. In: Genetics to day. Vol. 2, p. IXIII—IXXII (1963).
- HAECKER, V.: Aufgaben und Ergebnisse der Phaenogenetik. Bibliographia Genetika I, Haag (1925).
- HESTON, W. E.: Genetics of neoplasia. In: Methodology in mammalian genetics. Editor: Walter J. Burdette, Holden-Day, Inc. San Francisco, pp. 646 (1963).
- KESSELYÁK A.: Az állatok fejlődése. In: Az állat és élete. Első rész. Kir. Magy. Természet-tudományi Társulat, Szerk. Soós Lajos, Budapest (1942).
- KÜHNE, K.: Die Vererbung der Variationen der Menschlichen Wirbelsäule. Z. Morph. Antrop. 30, p. 1—221 (1931).
- LOEWY, A. G.—SIEKEVITZ, PH.: Cell structure and function. Holt, Rinehart-Winston, Inc. Modern Biology Series (1963).
- SAWIN, F. B.: Morphogenetic studies of the rabbit. I. J. Exp. Zool. 100, p. 301—329 (1945).
- SAWIN, F. B.—HULL, I. B.: Morphogenetic studies of the rabbit. II. J. Morphol. 78, p. 1—26 (1946).
- SINOTT, W. E.: Plant morphogenesis, Mc Graw-Hill Book Company, Inc. New York—Toronto—London, pp. 550 (1960).
- TÖRŐ I.—CSABA GY.: Az ember normális és patológiás fejlődése I—II. Akadémiai Kiadó, Budapest (1964).

- WADDINGTON, C. H.: The Strategy of the genes. George Allen and Unwin, London, pp. 261 (1957).
- WADDINGTON, C. H.: New patterns in genetics and development. Columbia Biological Series, Edited at Columbia University, pp. 271 (1962).
- WADDINGTON, C. H.: Genes and organization. In: Genetics to day. Vol. 2, p. IXXII—IXXIX (1963).
- WRIGHT, S.: Genetics, the gene, and the hierarchy of biological science. In: Proceeding of the X. International Congress of Genetics, Vol. I. University of Toronto Press, Toronto, Ontario, Canada (1959).
- WRIGHT, S.: Genic interaction. In: Methodology in mammalian genetics. Editor: Walter J. Burdette. Holden-Day, Inc. San Francisco, pp. 646 (1963).

MENNYISÉGI TULAJDONSÁGOK ÖRÖKLŐDÉSE

DANIEL LAJOS

MTA Genetikai Intézet, Budapest

Megnyilvánulási formájuk alapján az élőlényekre jellemző tulajdonságokat genetikai nézőpontból „minőségi” (kvalitatív, diszruptív) és „mennyiségi” (metrikus, kvantitatív, folyamatos) jellegekre szokásos felbontani. A minőségi jellegek általában határozott megnyilvánulási formát mutatnak, és a hasadó populációk rendszerint jól elkülöníthető osztályokra tagolhatók. Ezzel szemben a mennyiségi jellegek a nem hasadó nemzedékekben is meglehetősen nagy, folyamatos variabilitást mutatnak. Kialakulásuk nagymértékben függ a környezeti hatásoktól, és megnyilvánulásuk intenzitása mértékegységben vagy számokban fejezhető ki. Annak ellenére, hogy a legtöbb gazdasági nézőpontból fontos tulajdonság az utóbbi csoportba tartozik, a mennyiségi tulajdonságok öröklődésmenetének tanulmányozásában lényeges haladást csak a biometriai genetika hozott az utóbbi évtizedekben, és még nem is olyan régen az egész területet „kevert öröklődésment” címen foglalták össze. A legújabb szakirodalom e téren meglehetősen gazdag, azonban újabb összefoglaló dolgozat nem áll rendelkezésünkre, és korlátozott terjedelménél fogva jelen beszámoló sem hivatott részletes és teljes áttekintést nyújtani.

Elsősorban a harmincas évekkel kezdődő növényi vonatkozású szakirodalom alapján SMITH (1944) készített általános összefoglalót, magyar nyelven pedig FÁBIÁN (1955) nyújt rövid áttekintést a kérdéstről. Bizonyos vonatkozásban mind a két összefoglaló gazdag irodalomjegyzéket is közöl és ismétlésüket — amennyiben nem megy az érthetőség rovására — igyekszünk elkerülni. Az állattenyésztés terén megjelent szelekcióval, vagy populáció genetikával foglalkozó szakkönyvek (LERNER, 1958; LE ROY, 1960), valamint FALCONER (1960) „Introduction to quantitative genetics” című könyve elsősorban a populációkban végbemenő megváltozásokkal foglalkoznak, és csak ennek alárendelve érintik a mennyiségi tulajdonságok öröklődését. Sok, nemegyszer a magasabb matematikában kevésbé jártas ember számára nagyon nehezen érthető képletet alkalmaznak, ami használhatóságukat meglehetősen korlátozza. A növénynemesítési kézikönyvek közül ALLARD (1960) tartalmaz már aránylag „sok” kvantitatív genetikai vonatkozású anyagot, bár ez a rész

itt is elsősorban a szelekció megértését szolgálja. A növénynemesítők számára szükséges legelemibb fogalmakat e területről például HAYES et al. (1955) vagy KAPPERT és RUDORF (1958) is megadja, azonban kvantitatív genetikai kézikönyvnek még ma is csak MATHER (1949) 1947-es keltezésű előszóval ellátott „Biometrical genetics” című könyvecskéje tekinthető. MATHER (1949) összefoglalója óta e területen meglehetősen nagy előrehaladás történt, és egy újabb könyv megjelenése már nagyon is időszerű. Összeállítását valószínűleg késlelteti, hogy egyfelől komoly genetikai felkészültség mellett meglehetősen biometriai szaktudást követel, míg másfelől a tárgykör gyakorlati fontossága következtében e területről megjelent témérdek dolgozat áttekintését és osztályozását megnehezíti az átfedés, különösen az alkalmazott szelekcióval és a populáció genetikával. Jellemző, hogy az „Agronomy Journal”, majd a belőle kivált „Crop Science”, valamint a „Japanese Journal of Plant Breeding” mellett többek között az „Evolution” és „Biometrics” is tartalmaz e téren részben alapkutató számba menő dolgozatokat, és a diallel keresztezés első genetikai értékelését JINKS és HAYMAN (1953) a „Maize genetics news letter”-ben közölték.

Kvantitatív tulajdonság — a borsó magassága — öröklődésmenetét már MENDEL (1865) is vizsgálta, valamint felvetette a több egymástól független, de ugyanazon tulajdonság kialakításában résztvevő tényezők eszméjét, azonban az alapokat NILSSON-EHLE az 1906-ban elkezdett búza pelyva és szemszín kísérletével fektette le. Kimutatta, hogy a szem színének öröklődésmenetét három, egymástól független allélpár határozza meg, és a szín intenzitása az F_2 nemzedékben arányos az F_3 nemzedék alapján igazolható, fokozó hatású szemszín tényezők számával. NILSSON-EHLE közleményével egy időben, 1909-ben teszi közzé JOHANNSEN „Elemente der exakten Erblichkeitslehre” című könyvét, melyben megkülönbözteti a bab magvak nagyságának öröklődő és nem öröklődő variabilitását. Pár évvel később EAST rövid és hosszú esővű kukorica keresztezésekben a két szülő, F_1 és F_2 nemzedékek átlagai mellett már a standard eltérést és a variációs együtthatót is megállapítja. A nem hasadó nemzedékek standard eltérése pozitív korrelációt mutat az átlagokkal (megfelelő léptékkel ez általában jól kiszűrhető), ellenben a variációs együtthatójuk nem mutat megbízható eltérést (12,27; 11,13, illetve 12,48), míg az F_2 nemzedék variációs együtthatója az előbbieknél majdnem kétszerese (22,33). Lényegében hasonló eredménnyel jártak a corolla-hosszúsággal végzett tanulmányok *Nicotiana langsdorffii* és *N. alata* keresztezésben, azonban ezeknél már hét F_3 család is szerepelt. Két F_3 család mind átlagban, mind variációs együtthatóban meglehetősen egyezett a kisebbik szülővel, két család átlaga és variációs együtthatója megközelítette az F_1 nemzedék megfelelő értékeit, míg három F_3 család átlagai valamivel nagyobbak voltak az F_1 nemzedék átlagánál, variációs együtthatójuk pedig az F_2 nemzedék variációs együtthatóját közelítette meg. JOHANNSEN, NILSSON-EHLE és EAST kísérletei vissz-

hangra találtak, és elsősorban FISHER, R. A., WRIGHT SEVAL, valamint HALDANE, J. B. S. kidolgozzák a mennyiségi jellegek öröklődésmenetének matematikai alapjait.

Tekintettel arra, hogy megnyilvánulási formájuk következtében a folyamatos variációt mutató mennyiségi tulajdonságok öröklődésmenete a minőségi tulajdonságok öröklődésmenetéhez viszonyítva nagyon nehezen követhető, felvetődik a kérdés, hogy a két tulajdonságsoportot hasonló tényezők határozzák-e meg. Miképpen FÁBIÁN (1955) összefoglaló dolgozata is elég részletesen ismerteti, a minőségi bélyegekhez hasonlóan a mennyiségi bélyegek szintén a kromoszómában elhelyezkedő tényezők ellenőrzése alatt állnak, és többen mutattak ki kapcsolódást a két tulajdonságsoport között. Elsősorban a kromoszóma töredékek hatása alapján megkülönbözteti MATHER (l. 1949) a kromoszómák eukromatin állományában elhelyezkedő, a minőségi variációkat meghatározó major vagy oligogéneket, és a heterokromatinban is kimutatható, a mennyiségi variációkat meghatározó minor vagy poligéneket, azonban ez az álláspont ma már túlhaladottnak tekinthető.

A ploidia és az egyes genomok, valamint számfeletti kromoszómák hatását a párta alakulásával vizsgálja SMITH (1943) a kisvirágú *Nicotiana langsdorffii* (L genom), valamint a nagyvirágú *N. sanderae* (S genom) dohányfajokban és fajhibridjeikben. A corolla csövének alapi része és torka a ploidia fokának emelkedésével mindig nőtt, míg a tölcser átmérője többször csökkent, mint nőtt. Az egyes S genomok 4 n növényekben legjobban a cső alapi részét, majd a tölcser átmérőjét növelték, míg a két faj között nem nagy különbséget mutató torki rész hosszúságát alig emelték. LS genotípusban az egyenként tanulmányozott 5 *N. langsdorffii* extrakromoszóma a lehetséges 15 eset közül 12-ben csökkentette a megfelelő méreteket. Végső következtetésképpen megállapítható, hogy a kisvirágú *L. Langsdorffii* is tartalmaz a virágméretet befolyásoló aktív tényezőket, és az öröklődési rendszert meghatározó gének hatása lokuszon belül az allélek geometriai átlagával, az összhatás pedig az egyes lokuszok kumulatív geometriai hatásával egyenlő.

Egyes kromoszómapárok hiányának hatását talán legjobban SEARS által előállított „Kínai tavaszi” búza nulliszom sorozata szemlélteti, melyben minden egyes kromoszómapár hiányának egy bizonyos kalász alak típus felel meg. Szintén búzánál kimutatták legújabban WEHRHAHN és ALLARD (1965), hogy egy lokusz a koraiság additív varianciájának 80%-áért, míg három más lokusz együttesen 14%-áért felelős.

A felsorolt adatok, valamint a számos mennyiségi tulajdonságnál Mendel törpe borsójával kezdve kimutatott egy allélpár által meghatározott öröklődésmenet, pleiotrópia (pl. VAN DER VEEN és BRINK, 1961, kimutatták, hogy a *Nicotiana tabacum* Pt allélje befolyásolja a levél szélességét, az erezet szögét, a fülecske hosszúságát, a nyél hosszúságát, a levelek számát, a levélhozam ütemét és az internodium mintázatát), poliallélia előfordulása (l. SMITH, 1944),

a törpe alakú kukorica reagálása gibberellin savra (PHINNEY, 1956) mind arra utal, hogy a két csoport között nincs lényeges eltérés és merev szétválasztásuk nem indokolt. E területen talán a molekuláris genetikától várható további haladás, és az öröklődési anyag megismerésében elért újabb eredmények alapján kezd a terminológia megváltoztatása máris aktuálissá válni. A még nem is olyan régen egységesnek tekintett klasszikus génnek megfelelő *B. coli* bakteriofág T4rII lokuszában több mint 300 mutációs helyet mutatnak ki és felállították az operon elméletet, azonban BRESCH (1964) „Klassische und molekulare Genetik” című könyvében a 11. fejezet (másodlagos génhatás kérdései) 11/2 alfejezetében (variáció, kvantitatív jellegek, poligénia és heterózis) mindössze 4 oldalon tárgyalja a mennyiségi jellegek öröklődésével kapcsolatban szükséges speciális anyagot. Figyelembe véve, hogy a poligénes öröklődésmentet két allélpárral nagyon szépen szemlélteti, az általános szintézis e területen még korainak látszik.

Poligének és hatásmechanizmusuk

NILSSON-EHLE (1909, 1911a, 1911b) kísérletei már világosan kimutatták, hogy egy tulajdonságot több lokusz hatásukban megközelítőleg egyforma génei kölcsönösen is kialakíthatnak, és a tulajdonság megnyilvánulásának intenzitása a pozitív irányban ható allélek számával arányos. A jelenséget poligén, polimér (a kifejezést több értelemben is használják és HARTE, 1955, ejtését ajánlja), vagy fokozatos öröklődésnek nevezzük. Genetikai nézőpontból a monogénes mennyiségi tulajdonságok teljesen megegyeznek a minőségi tulajdonságokkal, és ha a hasadó populációkban mutatkozik is a környezet hatására az egyes genotípusok fenotípusában átfedés, ez nem jelenthet komoly akadályt az öröklődésment tisztázásában. WEBER (1959) bemutatott a paradicsom sziklevel alatti szárának monogénes öröklődésmentén a jelenségre egy példát. POWERS (1963) szintén kifejlesztett egy megoszláson alapuló módszert az öröklődésment tisztázására, JAIN (1961) viszont matematikai alapon kiindulva bírálja a diszkriminációra alapozott eljárásokat.

Ha a vizsgált szülők között adott tulajdonságra csak kevés génpárban van eltérés, és a környezeti hatás nem rendkívül nagy, aránylag könnyen lehet következtetni az F_3 családok átlagai és varianciái alapján az F_2 egyedek genotípusára és a hasadási arányra. Az alapelvet és a kísérletmentet jól szemlélteti JOHNSON és PAUL (1958) tavaszi árpával végzett koraiság vizsgálata (1. táblázat), azonban, miképpen már érintettük, az eljárás nem minden esetben korrekt, és jelen kísérletben is átfedés van az egyes csoportok között.

A hasadási arányokat néha teljesen elfedő környezethatás, valamint genotípus-környezet kölcsönhatás befolyását a fenotípus kialakulására mennyiségi jellegeknél egyszerűen szemlélteti BASFORD (1961) *Senecio vulgaris*

1. táblázat

A koraság öröklésmenetének elemzése F₃ vonalak alapján *Atsel* × *Bonneville* árpafajták keresztezésében.
Feltételezés: a szülők között két additív hatású allélpár különbség (JOHNSON és PAUL, 1958)

F ₂ egyedek			F ₃ vonalak (F ₂ utódnemzedékei; jelzik az F ₂ genotípusokat)						
Genotípus	Fokozó allélek száma	Arány	Várt gyakoriság	Megfigyelt gyakoriság	Típus	Fokozó allélek száma	D (terjedelem)	Hasadás	V (terjedelem)
1 AA BB	4	1	3,44	3	Hom. késői	4	60,1—61,4	Nincs	2,5— 5,5
2 AA Bb									
2 Aa BB	3	4	13,76	14	Het. késői	3	56,7—62,0	1 : 2 : 1	4,3—10,1
4 Aa Bb	2	4	13,76	13	Het. köztes	2	54,4—57,8	1 : 4 : 6 : 4 : 1	5,6—12,1
1 AA bb									
1 aa BB	2	2	6,88	8	Hom. köztes	2	53,3—55,8	Nincs	1,8— 5,3
2 Aa bb									
2 aa Bb	1	4	13,76	13	Het. korai	1	49,6—54,7	1 : 2 : 1	4,1—13,1
1 aa bb	0	1	3,44	4	Hom. korai	0	51,4—53,6	Nincs	1,1— 3,9
A szülők adatai	<i>Atsel</i>		—	—	Hom. korai	0	49,0—51,4	Nincs	2,2— 5,5
	<i>Bonneville</i>		—	—	Hom. késői	4	60,5—64,1	Nincs	2,7— 4,7

Chi négyzet = 0,377, P = 0,99

és indukált törpe mutánsával két környezetben, gibberellinsavas kezelés alkalmazásával végzett kísérlete. A normál növények magasságához viszonyítva, a törpe növények júniusban $1/4$ – $1/5$ nagyságot értek el (40,4, illetve 8,6 cm), míg novemberben a kettő közötti arány $1/9$ – $1/10$ -re csökkent (23,5, illetve 2,5 cm). A gibberellinsavas kezelés júniusban a törpeséget kiküszöbölte (39,1 cm), míg novemberben a gibberellinsavval kezelt törpe genotípus felülmúlta szignifikánsan a normál alakot (29,6 cm); a megadott méretek teljesen kifejlődött növényekre vonatkoznak. Szárazsúlyban nagy különbség csak a száraznál mutatkozott, mely esetben a gibberellinsavas kezelés a törpe termetet meghatározó genotípus által okozott súlyvesztéséget teljesen kiküszöbölte. Az össz-szárazsúlyban a gibberellinsavas kezelés a kontrollhoz áll közelebb, ugyanakkor a levelek és a gyökér össz-szárazanyag-tartalma a törpe mutánsokban a kezelés hatására sem emelkedett. Eltérő genotípusok közötti kölcsönhatásra (versengés) jó példa a két (VV) és a soksorú (vv) árpa (valamint hibridjük [Vv]) tiszta és kevert vetésben (WIEBE et al., 1963). Izogén vonalakkal mesterségesen előállított F_2 (50% heterozigóta), F_{-} (33,3% heterozigóta), F_3 (25% heterozigóta), F_4 (12,5% heterozigóta), F_{∞} (a két szülő keveréke) nemzedékek és a két szülő tiszta vetésben képezték a kísérlet anyagát; a VV, Vv és vv genotípusok könnyen megkülönböztethetők. Terméshezamban és a területegységre eső kalászkák számában a két szülői genotípus között határozott kölcsönhatás mutatkozik (előbbinél a kevert vetés és a tiszta állomány teljesen ellentétes eredményt mutat), a kalásonkénti szemszámban és különösen a szemsúlyban pedig a kölcsönhatás elenyésző (2. táblázat).

COMSTOCK és MOLL (1963) táblázatában az $1, 2, 3, \dots, q, \dots, m$ környezetben felnőtt, $1, 2, 3, \dots, k, \dots, n$ genotípus $P_{11}, P_{21}, \dots, P_{k1}, \dots, P_{n1}$ (átlag X_1), $\dots, P_{12}, P_{12}, \dots, P_{1q}, \dots, P_{1m}$ (átlag Y_1) fenotípusaiból összetett populáció ($X_q = u + x_q$; $Y_k = u + y_k$; u = a populáció átlaga) kq fenotípusának értéke: $P_{kq} = u + y_k + x_q + (xy)_{kq}$. Szavakban kifejezve, adott populáció bármely tagjának fenotípusos értéke a populáció átlaga, az illető tag genotípusa, a környezete és a genotípus–környezet kölcsönhatás komponenseiből tevődik össze.

Figyelmen kívül hagyva a kromoszómán kívüli öröklődési tényezőket, melyek ismertetése amúgy is egy másik beszámoló tárgyát képezi, a genotípust meghatározó egyes öröklődési tényezők — gének — hatása lehet a minőségi tulajdonságokhoz hasonlóan a mennyiségi tulajdonságok kialakításánál is domináns, vagy recesszív, azonban utóbbi esetben a dominancia mértéke tág határok között ingadozik. Míg a búza szemszíne öröklődésénél az egyes tényezők additív intermedier hatnak — a dominancia értéke zéró; minden egyes pozitív irányba ható gén a genotípus értékét egyenlő nagysággal változtatja meg, és az F_2 nemzedékben a $(1/2 + 1/2)^n$ binom egyik hatványának megfelelő megoszlást kapunk —, addig a kukoricacső és a dohány-

2. táblázat

Szem terméshozam és komponensei átlagos értéke izogén VV (*Hordeum distichon*) és vv (*H. vulgare*) genotípusokban, valamint F₂, F_∞, F₃, F₄ és F_∞ nemzedékeiben (WIEBE, PETR és STEVENS, 1963)

Genotípus	N e m z e d é k					Tiszta állomány
	F ₂	F _∞	F ₃	F ₄	F _∞	
Terméshozam — %-ban kifejezett eltérés a várt értéktől						
VV	-5,19	-2,48	-1,15	-0,08	+4,05	-6,83
Vv	+2,48	+2,52	+1,94	+2,73	—	—
vv	+2,71	-0,02	-0,79	-2,65	-4,05	+6,83
Kalászkok száma egységnyi területen — %-ban kifejezett eltérés a várt értéktől						
VV	-1,03	+2,28	+3,87	+5,29	+8,25	+1,46
Vv	+1,91	+1,60	+1,52	+2,02	—	—
vv	-0,87	-3,86	-5,38	-7,30	-8,24	-1,46
Egy kalászban levő szemek átlagos száma						
VV	19,81	20,29	20,51	20,90	21,55	19,50
Vv	39,66	40,58	39,69	40,90	—	—
vv	49,05	47,64	48,32	46,71	46,03	50,15
Szemsúly — mg						
VV	47,6	48,1	48,1	47,7	48,2	48,4
Vv	29,1	28,5	28,8	28,8	—	—
vv	26,7	26,7	26,5	26,9	26,7	26,2

virág hosszúsága torzult megoszlást mutat, a számtani középérték nem esik egybe a modusszal és az F₁ nemzedék átlaga eltér a szülők középértékétől. Utóbbi esetben a génhatás általában geometriai. RASMUSSEN (1933/34) szerint egy tulajdonság kialakításában résztvevő összes tényezők befolyásolják egymás hatását. Ha egy tényező hatása a , a kölcsönhatás k , akkor az első tényező értéke ak^0 , a második tényező ak^1 , ... az n tényező pedig ak^{n-1} . Ha az összes tényezőre recesszív egyed értéke A (genetikai háttér) és x a gének száma, akkor az egyed értéke, $y = A + a \frac{k^x - 1}{k - 1}$; ha $k = 1$, a génhatás additív.

Poligén rendszerben a gének hatása általában multiplikatív (geometriai) vagy additív, azonban ezek mellett felléphet bizonyos mértékű dominancia, valamint nem alléles genetikai kölcsönhatás (episztázis) is, és digénes hasadásra a legjobban elterjedt eseteket táblázatban ismertetjük (3. táblázat).

Geometriai átlagra jó példa MACARTHUR (1941) négy 12–20 nemzedéken át öntermékenyített paradicsomtörzsszel végzett diallél keresztezésében a terméssúly alakulása. Szülők: *Red Current* (R. C.) 0,8 g; *Yellow Cherry* (Y. Ch.) 3,6 g; 902. szelekció (902.) 54,9, illetve 65,9 g; *Tangerine* (Tang.) 106,8 g. A 902. szelekció klorofill defektes, és ez homozigóta állapotban a terméssúlyt mintegy 20%-kal csökkenti; kiküszöbölhető ez a hatás a termés-

3. táblázat

Modell additív (A), domináns (D), geometriai (G), additív komplementer (Ak), domináns komplementer (Dk), geometriai komplementer (Gk), valamint Rasmusson $A + ak^{n-1}$ képletével meghatározott génhatásra $a = 2,13$, $k = 0,5$ (1) (és $a = 0,27$, $k = 2$) esetén. Feltételezések: dihibrid hasadás; a genetikai háttér értéke 1; a négy pozitív irányba ható tényezőt tartalmazó egyedek értéke 5 (RYDFR, 1958, kiegészítve)

Genotípus	Arány		A	D	G	Ak	Dk	Gk	Rasmusson	
	F ₂	F ₃							1	(2)
AA BB	1	9	5	5	5	5	5	5	5	5
Aa BB	4	12	4	5	3,38	4	5	3,38	4,73	2,87
Aa Bb (F ₁)	4	4	3	5	2,25	3	5	2,25	4,20	1,80
AA bb	2	18	3	3	2,25	1	1	1	4,20	1,80
aa BB										
Aa bb	4	12	2	3	1,5	1	1	1	3,13	1,27
aa bb	1	9	1	1	1	1	1	1	1	1
\overline{F}_2			3	4	2,44	2,5	3,25	2,16	3,92	2,09
\overline{F}_3			3	3,5	2,53	2,25	2,56	2,09	3,76	2,24

súly megfelelő emelésével. Ez a körülmény és a *Tangerine* rekeszei számában fellépő rendellenességek (a rekeszszám és a terméssúly között némi korreláció mutatkozik) kissé zavarják az eredményt.

Hibridek	Átlagos terméssúly grammban		
	megfigyelt	számítani	mértani
R. C. × Y. Ch.	1,7	2,2	1,7
R. C. × 902.	7,8	33,3	7,3
R. C. × Tang.	10,7	53,8	9,2
Y. Ch. × 902.	14,4	34,7	15,4
Y. Ch. × Tang.	19,4	55,2	19,6
902. × Tang.	99,8	86,3	83,9

A mennyiségi jellegeket meghatározhatja egy vagy kevés génpár is, azonban több vagy sok tényezőt tételezhetünk fel (l. FÁBIÁN, 1955), és így hasznos genetikai tájékoztatást nyújtanak a sok nemzedéken át folytatott szelekciós vizsgálatok. Növényeknél legismertebb az *Illionis Station* keretein belül 1896 óta folyó szelekció nagy és kis protein-, valamint olajtartalomra a kukoricánál. A kiindulási anyag olajtartalma 4,7% és fehérjetartalma 10,92% volt. A pozitív és a negatív irányú szelekció hatására 1949-ben a „High Oil” törzs 15,36% ($Y = 5,06 + 0,184X$), a „Low Oil” 1,01% ($\log. Y = 0,5447 - 0,0114X$) olajat, míg a „High Protein” 19,45% ($Y = 11,97 + -0,175X$) és a „Low Protein” 4,91% ($Y = 9,43 - 0,072X$) fehérjét tartalmazott. A nagy olajtartalomra és kis fehérjetartalomra történő szelektálás az egész kísérlet folyamán eredményes volt, míg a nagy fehérjetartalomra és

kis olajtartalomra történő szelektálás az utolsó 15—20 nemzedékben alig járt eredménnyel. A „*High Oil*” variabilitása a szelekció hatására nem változott, míg a „*Low Oil*” és „*High Protein*” variabilitása nőtt és a „*Low Protein*” variabilitása csökkent. 1934 és 1941 között szelekció nélkül továbbvitt 8 nemzedékben mindegyik tulajdonság némi visszaesést mutatott a kiindulási anyag irányába. Az 1948-ban elkezdett ellentétes irányú szelekcióra csak a „*Low Oil*” törzs nem reagált, a többi törzs genetikai variabilitása viszont még mindig elég nagy volt. Az olajra és fehérjére történő szelekció hatására számos morfológiai és gazdasági jelleg is megváltozott. Lényeges eltérés mutatkozott az érési időben, növénymagasságban, a cső helyzetében, szem és cső alakban, nagyságban és a termés mind a négy törzsben kb. 50%-kal csökkent (WOODWORTH et al., 1952). LENG (1962) már 13 nemzedéken át tartó ellentétes irányú szelekcióról számol be. A szelekció mind a négy törzsnél eredményes volt, és a genetikai variabilitás megmaradását 48 nemzedéken át tartó szelekció után is a következőkkel tartja megmagyarázhatónak:

1. A heterozigótaság megőrzése, vagy közvetlen a heterozigóták előnybe részesítésével a szelekció folyamán, vagy közvetett szelekcióval a heterozigóták jobb rátermettsége következtében.

2. Új genetikai variabilitás keletkezése

- a) idegen termékenyülés (fertőződés),
- b) mutációk,
- c) más mechanizmus által (rekombináció?).

Mennyiségi bélyegekre szelektálás esetén általában beáll bizonyos nemzedékszám után egy stagnálás vagy rendkívül lassú haladás. Ha néhány nemzedéken át megszakítjuk a szelekciót, bizonyos mértékű visszaesés szokott bekövetkezni, azonban ha a szünet után újra folytatjuk a szelekciót, az előbbi küszöbérték átlépéséhez szokott vezetni. WRIGHT (1963) a jelenséget azzal magyarázza, hogy bizonyos mutációk az adott genetikai háttérben meglehetősen káros hatást fejthetnek ki és a szelekció áldozatául esnek. Ellenben ha időt hagyunk, a genetikai háttér több tagja is megváltozhat, és ellentétben a régi környezettel, az eredeti környezetben káros mutáns a megváltozott genetikai háttérben előnyös is lehet.

A „főgének”-hez hasonlóan a mutagén anyagok a „poligének”-re is hatnak. RAWLINGS et al. (1957, 1958) szójababot kezeltek X sugarakkal és termál neutronokkal. A kezelés hatására az érési időben és a magnagyságban megváltozások léptek fel, míg terméshozamban és növénymagasságban nem sikerült mutációkat kimutatni. OKA et al. (1958) rizsnél X sugarakkal végzett kísérlete módszertani nézőpontból is érdekes. Egy tiszta származéksor szemtermését három részre osztották; egyik részt 6000 r (A), a másikat pedig 12 000 r (B) egységgel kezelték, míg a harmadikat ellenőrzőnek hagyták (K).

A besugárzás utáni négy nemzedékből mindegyik évben eltávolították a felismerhető mutánsokat. Az X_4 -ben minden kezelésből válogatás nélkül 80 növényt vetettek el, és osztott parcellás elrendezésben a fent vázolt három sorozatos kísérletet állították be. Az F teszt — a variáció jelzője — minden esetben megbízható eltérést mutat; a vonalak és a hiba variancia aránya legkisebb a kontrollnál, A-nál valamivel, míg B-nél több mint kétszer múlja felül K megfelelő értékét mind a két vizsgált tulajdonságnál.

Kezelés	Megnevezés	Szabadság- fok	Variancia és (F érték)	
			kalászlás	növénymagasság
Kontroll	Vonalak	74	0,508** (2,1)	4,232* (1,5)
	Hiba	148	0,239	2,914
X-A (6000 r)	Vonalak	69	0,785** (2,7)	4,788** (2,3)
	Hiba	138	0,293	2,107
X-B (12 000 r)	Vonalak	70	1,061** (4,5)	8,210** (3,5)
	Hiba	140	0,238	2,358

Újabban CLAYTON és ROBERTSON (1964) *Drosophilánál* (serteszám) kb. 10^{-5} egység/r genetikai variancia gyarapodást érnek el, KONDO (1963) pedig általános képleteket vezet le poligénes mutációs ráta becslésére.

Az utóbbi években majdnem minden gazdasági nézőpontból fontos növénynél sikerült hasznos mutációkat indukálni, és így feltűnő GARDNER (1961) kukorica kísérletéből levont azon következtetése, hogy szabadbeporzású fajtáknál nem célszerű mutagéneket alkalmazni a genetikai variancia emelésére.

Vizsgálati módszerek

a) Lépték

Már EAST kísérleteiből is látható, hogy a variancia (szóródás) alkalmas a mennyiségi tulajdonságok öröklődésmenetének tanulmányozására, és a FISHER-iskola elsősorban a varianciára építette fel a biometriai genetika alapjait, melyet dióhéjban MATHER (1949) könyvecskéje alapján ismertetünk.

Kiindulási alap:

1. Szabályos hasadás.
2. A génhatások átlag egyszerű additívek.
3. Az egyes gének hatása egyenlő nagyságú.
4. Nincs nem alléles kölcsönhatás.
5. Nincs genotípus — környezet kölcsönhatás.

Jól megválasztott léptéken a génhatások átlag egyszerű additívek (2) és nincs genotípus—környezet kölcsönhatás (5). Utóbbiról a nem hasadó nemzedékek varianciáinak egyöntetűsége tájékoztat ($V_{P_1} = V_{P_2} = V_{F_1}$ jelzi, hogy nincs genotípus—környezet kölcsönhatás), míg előbbire MATHER a következő tesztet dolgozta ki:

$$\begin{aligned} A &= 2 \bar{B}_1 - \bar{P}_1 - \bar{F}_1 & V_A &= 4 V_{\bar{B}_1} + V_{\bar{P}_1} + V_{\bar{F}_1} \\ B &= 2 \bar{B}_2 - \bar{P}_2 - \bar{F}_1 & V_B &= 4 V_{\bar{B}_2} + V_{\bar{P}_2} + V_{\bar{F}_1} \\ C &= 4 \bar{F}_2 - 2 \bar{F}_1 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2 & V_C &= 16 V_{\bar{F}_2} + 4 V_{\bar{F}_1} + V_{\bar{P}_1} + V_{\bar{P}_2} \end{aligned}$$

Ha A, B és C nem tér el megbízhatóan zérótól, akkor az átlagos génhatás additív, ellenkező esetben a lépték megválasztásával segítünk.

A génhatásról A, B és C mellett a hasadó nemzedékek megoszlása is tájékoztat, mely additív hatás esetén a Gauss-görbét adja. Ha a megoszlás pozitív ferde és a varianciák a nem hasadó nemzedékekben az átlagokkal arányosak, általában jó eredménnyel jár a logaritmikus vagy négyzetes lépték alkalmazása, míg negatív irányú elferdülést numerus logaritmi vagy gyökös lépték alakít át normál megoszlássá. WRIGHT (1952) példát mutat leegyszerűsített átalakításra, LERNER (1958) pedig a lépték változtatás eredményét a következő példán szemlélteti:

Nyers adatok: $P_1 = 1$; $P_2 = 121$; $F_1 = 36$. $1/2 (P_1 + P_2) = 61$, tehát mínusz irányú részleges dominancia mutatkozik.

Logaritmikus átalakítás után: $P_1 = 0$; $P_2 = 2,08$; $F_1 = 1,56$. $1/2 (P_1 + P_2) = 1,04$, tehát a részleges dominancia iránya változott meg.

Négyzetgyökös átalakítás: $P_1 = 1$; $P_2 = 11$; $F_1 = 6$. $1/2 (P_1 + P_2) = 6$, a génhatás additív.

b) *A variancia komponensei*

Megfelelően beállított kísérletekkel fel lehet bontani a hasadó nemzedékek varianciáit a környezeti hatásoknak és a genotípusoknak tulajdonítható részre. A genotípusos varianciát szintén fel lehet bontani a homozigóta allélpároktól függő, szelekcióval rögzíthető eltéréseknek tulajdonítható additív vagy genetikai varianciára (D), és a heterozigóta allélpároktól, valamint kölcsönhatásaiktól függő, szelekcióval nem rögzíthető dominancia varianciára (H).

Az egy génpárra domináns homozigóta egyed (AA) értéke genotípusa alapján a környezeti hatás kikapcsolásával +d, a recesszív homozigóta (aa) genetikai értéke -d, a heterozigóta eltérése a két homozigóta szülő átlagától pedig h; mind a három genetikai varianciája zéró. Az F_2 nemzedék egyedei-

nek genetikai értékét és a genetikai varianciáját dihibrid hasadás esetére az 1. ábrán szemléltetjük.

Kvantitatív genetikai vizsgálatoknál leggyakrabban felhasznált varianciák és kovarianciák:

A) Beltenyésztett szülőkkel kiindulva öntermékenyülés esetén:

V_{F_2}	az F_2 varianciája	$1/2 D + 1/4 H + E_1$
$V_{\bar{F}_3}$	az F_3 származékok átlagainak varianciája	$1/2 D + 1/16 H + E_2$
W_{F_2/\bar{F}_3}	az F_3 család átlaga és a szülő kovarianciája	$1/2 D + 1/8 H$
\bar{V}_{F_3}	az F_3 családok átlagos varianciája	$1/4 D + 1/8 H + E_1$
$V_{B_1} + V_{B_2}$	a két visszakeresztezéses nemzedék varianciáinak összege	$1/2 D + 1/2 H + 2 E_1$
$V_{B_1} - V_{B_2}$	a két visszakeresztezéses nemzedék varianciáinak különbsége	$S (dh)$

B) Kölcsönösen termékenyülő populációkban. (Ezeknél be kell vezetni a géngyakoriság fogalmát is, és ha az egyik allélnél u , a másiknál v jelzéssel látjuk el, D és H értéke az előbbi $S (d^2)$ és $S (h^2)$ helyett: $D = S \{4uv [d + h (v - u)]^2\}$; $H = S (16 h^2 u^2 v^2)$; ha $u = v = 1/2$, az érték nem változik.)

(V_{F_2})	az egyedek varianciája	$1/2 D + 1/4 H + E_1$
$(W_{F_2/Bip})$	szülő—utód kovariancia	$1/4 D$
	teljes sibek kovarianciája	$1/4 D + 1/16 H$
	fél sibek kovarianciája	$1/8 D$

Diallél keresztezésben

(V_{Bip})	az összes családok átlagainak varianciája	$1/4 D + 1/16 H + E_2$
(V_{Mat})	az egyes szülők összes származékai átlagainak varianciája	$1/8 D + E_2$
(\bar{V}_{Bip})	az összes családok átlagos varianciája	$1/4 D + 3/6 H + E_1$
	az egyes szülőktől származó családok átlagai átlagos varianciája	$1/8 D + 1/16 H + E_2$
(\bar{V}_{Mat})	az egyes szülőktől származó összes utódok átlagos varianciája	$3/8 D + 1/4 H + E_1$

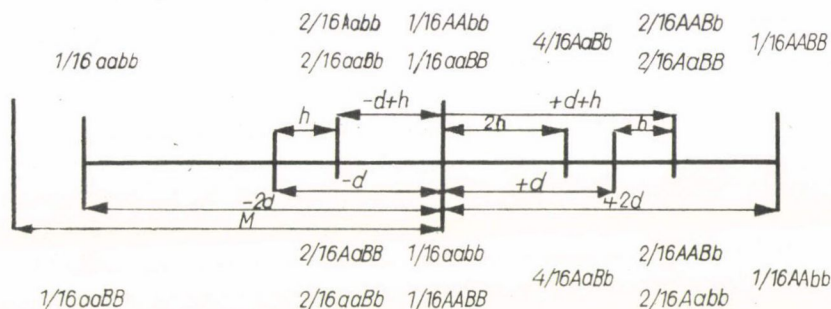
„ E ” a hiba variancia, melynél figyelembe kell venni, hogy a variációs komponensnek megfelelően egyes adatokra (E_1) vagy átlagokra (E_2) vonatkozik.

A szelekció és a populáció genetika szakirodalmában általában nem a feltüntetett jelzéseket találjuk, és gyakorlati szakemberek számára BELLMANN és AHRENS (1965) bőséges irodalomjegyzékkel ellátott összefoglalója kiindulási alapul szolgálhat.

Öntermékenyíthető növényeknél általában a nemzedékeken belüli variációkat és W_{F_2/F_3} kovarianciát, míg állatoknál és önmeddő növényeknél a szülő—utód, teljes sibek és fél sibek kovarianciáját szokás a variancia komponensek megállapításához felhasználni.

$$\begin{aligned}
 \text{Pl. } 2 V_{F_2} &= D + 1/2 H + 2 E_1 \\
 V_{B_1} + V_{B_2} &= 1/2 D + 1/2 H + 2 E_1 \\
 \hline
 2 V_{F_2} - V_{B_1} - V_{B_2} &= 1/2 D \\
 V_{P_1} + V_{P_2} + 2 V_{F_1} &= 4 E_1 \\
 4 V_{F_2} - 2 D - 4 E_1 &= H
 \end{aligned}$$

Természetesen jó, ha minél nagyobb anyaggal és több nemzedékkel dolgozunk és az egyenletek megoldásánál a legkisebb négyzetek módszerét alkalmazzuk.



1. ábra. Két allélpárra hasadó F_2 genetikai variációjának felbontása additív (d) és dominancia (h) hatásokra, valamint variációkra (D , ill. H). (MATHER, 1949, alapján).

$$\bar{P}_1 = 2 \times -d; \bar{P}_2 = 2 \times +d; \bar{F}_1 = 2 \times h; \bar{F}_2 = 2 \times 1/2 h$$

$$V_{P_1} = V_{P_2} = V_{F_1} = 0 (+E_1)$$

$$\begin{aligned}
 V_{F_2} &= 1/16 (-2d)^2 + 4/16 (-d + h)^2 + 2/16 0^2 + 4/16 (2h)^2 + 4/16 (d + h)^2 + \\
 &+ 1/16 (2d)^2 - 16/16 h^2 = 1/2 2d^2 + 1/4 2h^2 = 1/2 D + 1/4 H + (+E_1)
 \end{aligned}$$

c) Az effektív faktorok száma

Ha a keresztezésben résztvevő k gén összes pozitív irányba ható allelomorfja az egyik és az összes negatív irányban ható a másik szülőben van, akkor a szülők középértékétől az egyik szülő eltérése $s (+d)$, a másik szülőé $s (-d)$, a két szülő közötti különbség pedig $2 S (d)$. Feltételezve az egyenlő génhatást, $S (d) = kd$, $D = S (d^2) = kd^2$.

$$k = \frac{[1/2 (P_1 - P_2)]^2}{D} = \frac{S^2 (d)}{S (d^2)} = \frac{(kd)^2}{kd^2}$$

Hasonlóan járhatunk el H felhasználásával $[F_1 - 1/2 (P_1 + P_2) = S(h)]$.

$$k = \frac{[F_1 - 1/2 (P_1 + P_2)]^2}{H} = \frac{S^2(h)}{S(h^2)} = \frac{(kh)^2}{kh^2}$$

Mind a két eljárás csak abban az esetben ad kielégítő eredményt, ha anyagunk a fejezet elején felsorolt követelményeknek eleget tesz és a gének megoszlása a szülőkből izodirekcionális; bármely eltérés a gének számának túl alacsonyra becsléséhez vezet. A nem izodirekcionális génmegoszlás mellett különösen nagy eltérést okozhatnak a kapcsolódások, melyek bizonyos esetekben növelik, míg másokban csökkentik a genetikai variancia egyes komponenseit, a típusos poligén öröklődésmentet mutató tulajdonságokat meghatározó gének száma viszont valószínűleg gyakran sokkal nagyobb a kromoszóma számnál. Emellett szól SPRAGUE et al. (1960) monoploid kukoricából előállított vonalakkal és RUSSEL et al. (1963) hosszú időn át beltenyésztett kukorica vonalakkal végzett kísérlete. Több poligénes tulajdonságnál a 100 gamétára megállapított természetes mutációs gyakoriság előbbi esetben 4,5, míg utóbbiban 2,8 volt. A nem túl alacsony 5×10^{-5} mutációs rátát véve alapul, arra a következtetésre jutunk, hogy a vizsgált tulajdonságok mindegyike egyenként megközelítőleg 100 gén által meghatározott. A kukorica haploid kromoszóma száma, $n = 10$, tehát átlag mindegyik kapcsolódási csoportra 10 gén jut, megadott képletünk viszont feltételezi a szabályos hasadást.

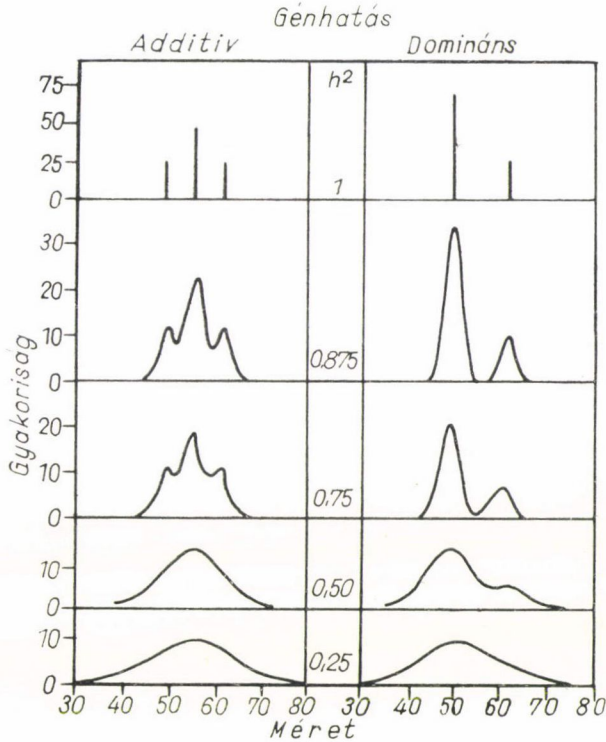
Fenti „eszmefuttatásunk” célja rámutatni arra a gyakran elhanyagolt tényre, hogy a biometria genetikában felhasznált modellek csak bizonyos feltételek mellett alkalmazhatók.

d) Gyakorlati felhasználás

A variancia felbontását különböző komponensekre a nemesítésben szokás hasznosítani. Szelekcióval és keresztezéses nemesítéssel csak megbízható genetikai varianciával rendelkező anyaggal lehet haladást elérni; minél nagyobb a genetikai variancia és kisebb a hiba variancia, annál könnyebben lehet eredményt elérni. A genetikai variancián belül a dominancia és az additív variancia a nemesítésben követendő útról tájékoztat. Ha az átlagos dominancia ($\bar{a} = \sqrt{H/D}$) nagyobb egynél (over-, vagy szuperdominancia), heterózisra nemesítés vezet célhoz; egy (teljes dominancia), vagy kisebb értéke (részleges dominancia; zéró esetén additív génhatás) esetén viszont a szélsőséges típus homozigóta állapotban rögzíthető és egyszerűbb (keresztezéssel egybekötött) szelekciós módszerek vezetnek célhoz.

A szelekció eredményességét, a genetikai haladást, a szelekciós differenciál (az eredeti és a megtartott populáció átlaga közötti különbség) és az öröklékenységi együttható (h^2) szorzata adja meg; h^2 pedig az additív és az

össz-variancia aránya. Előző jelzéseinket használva, a genetikai haladás $G = (P' - P) \times H / (H + D + E) = ih^2$. P az eredeti populáció, $-P'$ a szelektált populáció, $-G + P$ pedig a szelektált populáció utódnemzedékének középértéke. Az additív és az össz-variancia lehetőséget nyújt a szelekció eredményességének becslésére.



2. ábra. Az F_2 nemzedék elméleti megoszlása a heritabilitás (h^2) függvényében monogénis öröklődés esetén (ALLARD, 1960, alapján)

A gyakorlatban általában szűk és tág értelemben vett öröklékenységi együtthatót különböztetnek meg, és a variancia komponenseire bontását is különböző megfontolások alapján végzik. A tárggyal kapcsolatban HANSON (1963), illetve GARDNER (1963) összefoglalóira hívjuk fel a figyelmet, a h^2 és a populáció megoszlása közötti összefüggést pedig a 2. ábrán szemléltetjük.

e) Diallél keresztezések

A genetikai elemzés egy másik útja a heterózisra nemesítéssel kapcsolatban fejlődött ki. E nemesítési módszer alapját képező (beltenyésztett) vonalak értékének elbírálása a keresztezéseikben mutatkozó teljesítőképeségük,

a kombinálódóképesség alapján történik. SPRAGUE és TATUM (1942) bevezetik az általános (adott vonal átlagos teljesítőképessége hibrid kombinációiban) és speciális kombinálódó képesség (a realizált — általános kombinálódó képesség alapján várt teljesítmény az egyes hibridekben) fogalmát és képleteket közölnek a reciprok nélküli F_1 diállél táblára. Öt évvel később megoldja YATES (1947) a teljes és a részleges (önmeddőség, valamint önmeddőség és inkompatibilitási csoportok) diállél táblázat statisztikai értékelését.

GRIFFING (1956a) levezeti az idézett két dolgozat és KEMPTHORNE (1955) génmodellje alapján a kombinálódó képesség és a genetikai variancia közötti összefüggést beltenyésztett szülők esetére, mely a beltenyésztődési együttható, F , beiktatásával a következő:

$$\frac{4}{1+F} V_{Ga} = D + \frac{1}{2} DD + \frac{1}{4} DDD + \text{etc.}$$

$$\frac{2}{1+F} V_{Sa} = H + \frac{1}{2} DD + DH + HH + \frac{3}{4} DDD + DDH + DHH + HHH + \text{etc.}$$

$V_{Gen} = D + H + DD + DH + HH + DDD + DDH + DHH + HHH + \text{etc.}$
 (V_{Ga} = általános kombinálódó képesség, V_{Sa} = speciális kombinálódó képesség, V_{Gen} = genotípusos, D = additív, H = dominancia variancia.)

Továbbá ismerteti (1956b) az általános és a speciális kombinálódó képesség szórásnégyzet elemzését a teljes (n^2), valamint a szülők és egyirányú keresztezésük [$n(n+1):2$], reciprokok szülők nélkül [$n(n-1)$] és egyirányú keresztezés szülők nélkül [$n(n-1)/2$] összetételű diállélre. A keresztezésben felhasznált szülők képezhetik az egész populációt, vagy lehetnek csupán egy szabadbeporzásos populációból véletlenszerűen létesített és kiválasztott n beltenyésztett vonal. Előbbi esetben az illető vonalakat elemezzük, míg az utóbbiban az egész kiindulási anyag összetételére következtethetünk. Ennek megfelelően megkülönböztethető mind a négy esetre külön-külön két modell. Feltételezés az első modellnél, hogy a hibavariancia kivételével minden hatás állandó, míg a másikon csak a kísérlet átlaga állandó és a hatások mindegyike véletlenszerűen változó. A két alapmodellből levezethető két vegyes modell is; az egyikben a fajthatások véletlenszerűen változóak és a blokkhatások állandók, míg a másikban a blokkhatások véletlenszerűen változóak és a fajthatások az állandók.

GRIFFING modelljeinek rendkívüli előnye, hogy már az F_1 nemzedékek alapján is némi tájékozódást nyerünk és a heterózisra nemesítésben különösen gyakran alkalmazzák. A kombinálódó képességek genetikai értelmezése alapján öröklékenységi együttható becslésére is alkalmas [$h^2 = 2 V_{Ga} / (2 V_{Ga} + V_{Sa} + V_E)$]. Újabban PARSON (1964) a *Drosophila* párosodási sebességének öröklődésmentét vizsgálva alkalmazza a diállél keresztezés GRIFFING szerinti

feldolgozását és ROBINSON (1965) az értékelést vizsgálja hiányzó keresztezések esetén.

Elméleti elgondolások alapján oldják meg JINKS és HAYMAN (JINKS és HAYMAN, 1953; HAYMAN, 1954a, b; JINKS, 1954) a szülők és az első nemzedékek bevonásával a diallél keresztezés általános genetikai értékelését. Modelljük a következő feltételek mellett érvényes:

1. Diploid hasadás.
2. Nincs reciprokok között különbség.
3. A nem allél gének független hatása.

A diallél keresztezésben:

4. Nincsenek többszörös allélek.
5. A szülők homozigóták.
6. Független génmegoszlás a szülőkből.

Ha a diallél keresztezés kielégíti a feltételeket, a következő paraméterek állapíthatók meg:

(Az átlagok alapján becsüljük a szülők varianciáját (V_{oL_o}), a nem rekurrens szülő és a rekurrens szülő sorában levő utódnemzedékük kovarianciáját (W_r), a kovarianciák átlagát (W_{oL_o1}), az egyes szülők sorának varianciáját (V_r), a varianciák átlagát (V_{lL_l}), a sorok átlagainak varianciáját (V_{oL_l}), a szülők átlagát (m_{L_o}) és a teljes diallél átlagát (m_{L_l})).

$$V_{oL_o} = D + E_o$$

$$W_r = 1/2 D - 1/4 F_r + 1/n E_o$$

$$W_{oL_o1} = 1/2 D - 1/4 F + 1/n E_o$$

$$V_r = 1/4 D - 1/4 F_r + 1/4 H_1 + 1/n E_o + (n-1)/n E_1$$

$$V_{lL_l} = 1/4 D - 1/4 F + 1/4 H_1 + 1/n E_o + (n-1)/n E_1$$

$$V_{oL_l} = 1/4 D - 1/4 F + 1/4 H_1 - 1/4 H_2 + 1/n^2 E_o + (n-2)/n^2 E_1$$

$$m_{L_l} - m_{L_o} = h$$

Ha a hibavarianciákat (E_o a szülők, E_1 az első nemzedékek hibavarianciája) az összehasonlító kísérlet alapján határozzuk meg, elegendő adatunk van a genetikai jellemzők kiszámítására egyszerű behelyettesítéssel, vagy a legkisebb négyzetek módszerével. W_r és V_r nem az egész diallélre, hanem csak az egyes szülősorokra vonatkoznak, és az egyenletek megoldásánál az átlagait — W_{oL_o1} és V_{lL_l} — használjuk fel, ellenben a különbségük várt értéke állandó és ezért hibabecsléshez alkalmasak.

A jelzések értelme némileg eltér az előzőekben vázoltaktól és míg a MATHER (1949) által ismertetett értékeknél általánosítva $D = S(d^2)$ és $H =$

$= S(h^2)$, addig az itt feltüntetett egyenletekben $D = S d_i^2 (1 - w_i^2)$, $H_1 = S h_i^2 (1 - w_i^2)$ és $H_2 = S h_i^2 (1 - w_i^2)^2$, tehát közbeiktatódik még az allélek megoszlását kifejező w tényező (ha u_i az i lokuszra pozitív, és v_i az i lokuszra negatív szülők gyakorisága, $u_i + v_i = 1$, $u_i - v_i = w$ és $1 - w^2 = 4 u_i v_i$), melynek nagyságára $H_2/4 H_1$ arány enged következtetni; értéke $-u_i v_i$ egyenletes megoszlás esetén 0,25, aszimmetrikus megoszlás esetén pedig

4. táblázat

A kukorica hím virágzat öt jellemzője öröklődésmenetének vizsgálata
átlag 4, 8, 12, 18 és 40 szemsorú kukorica származéksor (az átlagos szemsorszám
a vonal jelzése) diallél keresztezésében.

Alaknál + irány a lazán álló, enyhén lelógó ágak

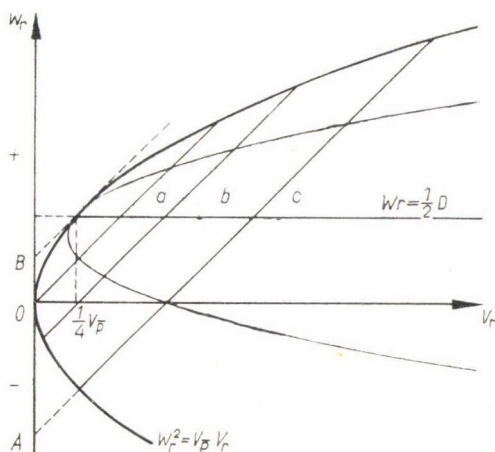
Megnevezés	Oldalágak száma	Csúcsi rész hosszúsága, cm	Elágazó rész hosszúsága, cm	Alak	Csúcsi rész vastagsága cm		
Domi- nan- cia	iránya	+	+	+	-	+	
	mértéke	1,4	1,3	1,1	0,6	0,3	
	sorrendje	8, 18, 4, 12, 40	18, 8, 4, 12, 40	8, 18, 4, 12, 40	40, 8, 18, 12, 4	4, 8, 12, 18, 40	18, 12, 8, 4
Faktorok megoszlása	0,22	0,24	0,25	0,16	0,14	0,24	
K_D/K_R	2,0	1,2	1,6	0,6	3,9	1,3	
Faktorok száma	2,3	2,9	2,7	1,0	0,2	3,1	
mL_1	17,9	26,8	12,6	1,9	0,8	0,7	
P	legnagyobb	16,8	27,8	12,9	2,8	1,6	0,8
	legkisebb	1,6	15,3	1,2	1,1	0,5	0,5

csökken. $F = 2 S d_i h_i w_i (1 - w_i)^2$; az egyes soroknak megfelelő W_r és V_r értékekben $F_r = 2 S d_i h_i \theta_{ri} (1 - w_i^2)$ alakban szerepel, és θ_i meghatározása értelmében (értéke az i lokuszra pozitív szülőnél +1 és a negatív szülőnél -1) az illető sorban levő szülő domináns és recesszív lokuszai különbsége által meghatározott nagyságú és előjelű értéket vesz fel, aminek megfelelően a W_r és a V_r értékek csökkennek, illetve emelkednek (F_r előjele -). Az egész diallél és a szülők középértékének a különbsége a dominancia nem négyzetes értékéről tájékoztat [$\bar{m}_{L1} - m_{L0} = 1/2 h$; $h = S h_i (1 - w_i^2)$] és egyirányú dominancia esetén $h^2 = n H_2$, amiből $h^2/H_2 = n = a$ dominanciát mutató tényezőcsoportok száma.

Egy diallél analízis eredményét (szignifikancia számítások nélkül) a kukorica-címer néhány morfológiai jellemzőjével folytatott genetikai vizsgálatunk alapján szemléltetjük (4. táblázat). Rendkívül érdekes a csúcsi rész vastagságának öröklődésmenete. A teljes diallélben mínusz irányú részleges dominancia mutatkozik, és a dominancia sorrendje fordított a szemsorszám-mal, a faktorok megoszlása pedig aszimmetrikus. P 40 egy szalagosodott szülő rendkívül vastag csúcsi résszel és feltételezhető, hogy a szalagosodás génje vagy génjei zavarják az elemzést. Ha kihagyjuk ezt a szülőt, az elemzés telje-

sen más képet nyújt. A mínusz irányú részleges dominancia pozitív irányú lesz egészen alacsony értékkel, sorrendje pedig egyezik a szülők szemsorszámával. Továbbá a faktorok megoszlása a szülőkben szimmetrikus lett és az aktív tényezők száma az elfogadhatatlan 0,2 helyett 3,1.

JINKS és HAYMAN diállél analízise módot nyújt a grafikus értékelésre is. Ha felvisszük a Descartes-féle derékszögű koordináta rendszer abszcisszájára a V_r és ordinátájára a W_r értékeket, az ezeknek megfelelő pontok a $W_r^2 =$



3. ábra. A szülőket és F_1 nemzedéket felölélő diállél keresztezés grafikus értékelése. Regressziós egyenesek: $H_1 = D$ (a); $H_1 = 2D$ (b); $H_1 = 4D$ (c). A belső parabola a domináns és a recesszív gének 25 : 75, illetve 75 : 25 arányát jelzi (HAYMAN, 1954b, nyomán)

$= V_{oL_0} V_r$ parabolán belül, ha nincsenek zavaró körülmények, az abszcisszával 45° -os szöget bezáró regressziós egyenes ($b = 1$; $W_r - V_r = 1/4 D - 1/4 H_1 = \text{konstans}$) mentén helyezkednek el. Ha a regressziós egyenes metszéspontja az ordinátával A, és a parabolának a $tg \alpha = 1$ hajlásszögű érintőjéé B, $\overline{AB}/\overline{BO} = H_1/D$ ($O = \text{origo}$). Ebből az arányból adódik, hogy ha nincs dominancia, a regressziós egyenes egybeesik az érintővel és az összes pontok az érintő és a parabola érintési pontjába tömörülnek ($V_r = 1/4 D$; $W_r = 1/2 D$). Továbbá a regressziós egyenes metszéspontja a W_r tengellyel, ha $H_1 < D$, az origo felett (részleges dominancia), ha $H_1 = D$, az origóban (teljes dominancia), és ha $H_1 > D$, az origo alatt (overdominancia) van. Az egyes szülőknél megfelelő pontok a regressziós egyenes mentén az illető szülőben levő domináns és recesszív gének aránya szerint helyezkednek el; a legtöbb domináns gént tartalmazó szülő sorának megfelelő pont esik a legközelebb, míg a legtöbb recesszívet tartalmazóé a legtávolabb az origótól. Ha szerepel a diállélben az összes lokuszra domináns és/vagy recesszív szülő, az ezeknek megfelelő pont vagy pontok a regressziós egyenes és a parabola metszési pontjába esnek, jelezve, hogy abban az irányban az egyszerű keresztezéses

nemesítéstől további haladás nem várható. Az egyenlő számú domináns és recesszív gént tartalmazó szülőkre megfelelő pontok pedig az érintő és a parabola érintési pontján át húzott egyenes és a regressziós egyenes metszéspontjában helyezkednek el (3. ábra).

JINKS episztázis kimutatására használja fel a diallél keresztezést (1955), majd kiterjeszti a módszert az F_2 és a visszakereszteséses nemzedékre (1956), DICKINSON és JINKS (1956) pedig heterozigóta szülőkre. HAYMAN alkalmazza MATHER (1949) C tesztjét a diallél keresztezésre, és megkülönböztet „duplicate”, valamint „complementary” episztázist (1957), majd tovább fejleszti az F_1 és az F_2 nemzedéket, valamint a szülőket felölelő diallélt (1958a). Az F_2 és a visszakereszteséses diallél [feltételezve, hogy $(\bar{B}_1 + \bar{B}_2)/2 = \bar{F}_2$] szintén alkalmas a vázolt paraméterek becslésére, csak F és Hoefficiensei csökkennek. Továbbá kovarianciái az F_2 diallélrel újabb adatokat szolgáltatnak [W_{IL12} az F_1 és az F_2 , illetve $(\bar{B}_1 + \bar{B}_2)/2$ diallél kovarianciája, W_{OL12} az F_1 és az F_2 , illetve $(\bar{B}_1 + \bar{B}_2)/2$ diallél sorai átlagának kovarianciája].

$$\begin{aligned} W_{rL2} &= W_{rLB} = 1/2 D - 1/8 F_r + 1/n E_0 \\ V_{rL2} &= V_{rLB} = 1/4 D - 1/8 F_r + 1/16 H_1 + 1/n E_0 + (n-1)/n E_2 \\ W_{OL02} &= W_{OL0B} = 1/2 D - 1/8 F + 1/n E_0 \\ V_{IL2} &= V_{ILB} = 1/4 D - 1/8 F + 1/16 H_1 + 1/n E_0 + (n-1)/n E_2 \\ V_{OL2} &= V_{OLB} = 1/4 D - 1/8 F + 1/16 H_1 - 1/16 H_2 + 1/n^2 E_0 + \\ &\quad + (n-2)/n^2 E_2 \\ W_{IL12} &= W_{IL1B} = 1/4 D - 3/16 F + 1/8 H_1 + 1/n E_0 \\ W_{OL12} &= W_{OL1B} = 1/4 D - 3/16 F + 1/8 H_1 - 1/8 H_2 + 1/n^2 E_c \\ m_{L2} - m_{L0} &= m_{LB} - m_{L0} = m_{L1} - m_{L2} = m_{L1} - m_{LB} = 1/4 h \end{aligned}$$

E_2 az F_2 , illetve B nemzedékek összehasonlító kísérletben megállapított hibavarianciája.

Az L_2 és L_B diallél nem ad olyan éles analízist, mint az L_1 diallél, azonban egyes öntermékenyülő növényeknél az L_2 vetőmagja a szükséges mennyiségben sokkal könnyebben előállítható és ilyen esetekben alkalmazása indokolt. Célszerűnek látszik első évben az L_1 diallél beállítása és az L_2 (valamint L^B) diallél vetőmagjának előállítása, második évben pedig mind a kettő (vagy három) beállítása; így időt nyerünk. Az L_1 , L_2 és L_B együttes feldolgozásánál kifogásolható, hogy a szülők mind a három diallélben ugyanazok és így az adatok nem teljesen függetlenek.

A diallél keresztezés ezen változatát is elsősorban a növénynemesítés alkalmazza, azonban újabban mindinkább bevonul a genetikai alap kutatásba is. JINKS és BROADHURST (1963) patkányoknál az alomsúly és a testsúly, SINGH et al. (1964) *Drosophila*-nál a petehozam öröklődésmenetének vizsgálatára használják fel, WEARDEN (1964) pedig a szülői vonalak véletlenszerű vagy szelektív kiválasztásának a hatását tanulmányozza.

f) Génhatások elkülönítése az átlagok alapján

MATHER (1949) ismertetett lépték tesztjét tovább fejlesztették CAVALLI (1952), ANDERSON és KEMPTHORNE (1954) és HAYMAN (1958b, 1960). A kialakított modell alapján meghatározható bizonyos nemzedékek átlagainak felhasználásával az additív és a dominancia hatás, valamint az egyszerű kölcsönhatásaik. GAMBLE (1962a) több nemzedékre levezeti a várt értékeket és az előző szerzőktől eltérő jelzéseket használ.

Génhatás	GAMBLE	ANDERSON és KEMPTHORNE	HAYMAN
Átlag	m	K_2	m
Additív	a	$E + F$	d
Domináns	d	$2E$	h
Additív × additív	aa	$G + L + M$	i
Additív × domináns ...	ad	$2G + L$	j
Domináns × domináns .	dd	$4G$	l

A fenti példán bemutatott eltérő jelzésmódok alkalmazása nagymértékben megnehezíti a biometriai genetikával foglalkozó dolgozatok megértését, és egységsítésük célszerű lenne.

$$\begin{aligned}
 P_1 &= m + a - 1/2 d + aa - ad + 1/4 dd \\
 P_2 &= m - a - 1/2 d + aa + ad + 1/4 dd \\
 P_1 P_2 = F_1 &= m + 1/2 d + 1/4 dd \\
 (F_1) S = F_2 &= m \\
 P_1 F_1 = B_1 &= m + 1/2 a + 1/4 aa \\
 P_2 F_1 = B_2 &= m - 1/2 a + 1/4 aa \\
 P_1 (P_1 F_1) &= m + 3/4 a - 1/4 d + 9/16 aa - 3/8 ad + 1/16 dd \\
 P_2 (P_1 F_1) &= m - 1/4 a + 1/4 d + 1/16 aa - 1/8 ad + 1/16 dd \\
 P_1 (P_2 F_1) &= m + 1/4 a + 1/4 d + 1/16 aa + 1/8 ad + 1/16 dd \\
 P_2 (P_2 F_1) &= m - 3/4 a - 1/4 d + 9/16 aa + 3/8 ad + 1/16 dd \\
 F_1 (P_1 F_1) &= m + 1/4 a + 1/16 aa \\
 F_1 (P_2 F_1) &= m - 1/4 a + 1/16 aa \\
 F_3 &= m - 1/4 d + 1/16 dd \\
 F_4 &= m - 3/8 d + 9/64 dd \\
 (P_1 F_1) S &= m + 1/2 a - 1/4 d + 1/4 aa - 1/4 ad + 1/16 dd \\
 (P_2 F_1) S &= m - 1/2 a - 1/4 d + 1/4 aa + 1/4 ad + 1/16 dd
 \end{aligned}$$

A génhatások elkülönítéséhez hat populáció szükséges; \bar{P}_1 , \bar{P}_2 , \bar{F}_1 , \bar{F}_2 , \bar{B}_1 és \bar{B}_2 esetén a következő képet nyerjük:

$$\begin{aligned}
 m &= \bar{F}_2 \\
 a &= \bar{B}_1 - \bar{B}_2 \\
 d &= -1/2 \bar{P}_1 - 1/2 \bar{P}_2 + \bar{F}_1 - 4 \bar{F}_2 + 2 \bar{B}_1 + 2 \bar{B}_2
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}aa &= -4 F_2 + 2 \bar{B}_1 + 2 \bar{B}_2 \\ad &= -1/2 \bar{P}_1 + 1/2 \bar{P}_2 + \bar{B}_1 + \bar{B}_2 \\dd &= \bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2 \bar{F}_1 + 4 \bar{F}_2 - 4 \bar{B}_1 - 4 \bar{B}_2\end{aligned}$$

Szignifikancia számításokhoz a varianciák megállapítása a szokásos módon történik, pl.:

$$V_d = 1/4 V_{\bar{F}_1} + 1/4 V_{\bar{F}_2} + V_{\bar{F}_1} + 16 V_{\bar{F}_2} + 4 V_{\bar{B}_1} + 4 V_{\bar{B}_2}$$

GAMBLE két évben és két termőhelyen végzett kísérletekben meghatározza kukoricánál hat tulajdonságra 6 beltenyésztett vonal, 15 hibrid kombinációja (F_1 , F_2 , B_1 és B_2 felhasználásával a vázolt génhatásokat (1962a, b) és a stabilitásukat (1962c). Terméshozamra, növénymagasságra, (csőhosszúságra), csőátmérőre és szemsúlyra a dominancia hatás jellemző, míg szemsországra (és csőhosszúságra) az additív. Egyes keresztezésekben akad mindegyik tulajdonságra megbízható kölcsönhatás is, azonban a dominancia és az additív hatások mellett ezek elenyészőek. A különböző környezeti hatásokra legkevésbé az additív génhatás reagált, utána a dominancia \times dominancia kölcsönhatás következett, míg a többi génhatás stabilitása meglehetősen elenyésző. Tulajdonságok szerint a génhatások legstabilabbnak a csőátmérőnél bizonyultak, míg a terméshozam, növénymagasság és szemsúly becsült génhatásai vagy egyáltalán nem, vagy pedig csak kis stabilitást mutattak.

A kukoricacső szemsorszáma öröklődésmenetének vizsgálatánál felhasználtuk a nemzedéken belüli varianciákra és kovarianciákra felépített, MATHER (1949) által összefoglalt becslési eljárást, JINKS és HAYMAN diallél módszerét és az egyes nemzedékek átlagaira felépített episztázis tesztet (DANIEL, 1963). Mind a háromnak vannak előnyei és természetesen hátrányai is. Az egyedi variációra felépített módszerek az elemzést zavaró körülményekre a legérzékenyebbek, míg az átlagokra felépített módszerek nem annyira érzékenyek és a kapcsolódás nem okoz zavart. A varianciákra épülő modelleknél könnyen téves eredményeket kapunk, ha elmulasztjuk a modell által megszabott feltételek fennállását ellenőrizni. Az érzékenyebb módszer, ha használható, a legtöbb információt adja, a kevésbé érzékeny viszont csak általános tájékozódást nyújt, és igyekezzünk kísérleteink beállításánál arra törekedni, hogy értékelésünk átlagokra, vagy átlagok varianciáira felépített eljárással is keresztülvihető legyen.

Heterózis

Legújabban magyar nyelven BÓCSA (1965) nyújt a tárgykörrel áttekin-
tést; itt mindössze az overdominancia elmélet körül kialakult vitáról teszünk
említést. WILLIAMS (1959) az összetett tulajdonságok, mint pl. a terméshozam,

heterózist azzal magyarázza, hogy a tulajdonság egyes komponenseit irányító génrendszerek egymástól függetlenül működnek, viszont a komponensek megnyilvánulásukban a szómás szinten egymással kölcsönhatásban vannak. GRAFIUS (1959) szerint a heterózis terméshozamra nem az egyes lokuszokban mutatkozó overdominanciának, hanem az egyenként köztes öröklődésmentet mutató terméskomponensek átlagához viszonyított gyarapodásának összegeződéséből adódik. Mind a két szerzőt támadták, azonban a kérdés még ma sem tekinthető lezártnak. RÉDEI (1962) összefoglalja a GRAFIUS feltevését cáfolni hivatott monogénes overdominancia irodalmát, és létezését X sugarakkal előállított *Arabidopsis* mutánsokkal végzett kísérletek adataival támasztja alá. MOLL et al. (1964) két egyszeres kukorica hibrid előrehaladott nemzedékeiben határozzák meg a dominancia mértékét terméshozamra, csőszámra, csőhosszúságra, az ízesülése magasságára, növénymagasságra és a címerhányás idejére; értéke nem volt egyik tulajdonságra sem megbízhatóan nagyobb egynél, és szerzők arra a következtetésre jutnak, hogy az overdominanciának nem lehet lényeges szerepe a vizsgált anyagban. Ezzel szemben MUKAI et al. (1964) kísérleteiben a *Drosophila* II. kromoszómájában fellépő spontán mutáns poligének többsége homozigóta genetikai háttérben overdominanciát mutatott.

Legújabbán COYNE (1965) hoz kísérletes bizonyítékot WILLIAMS és a dominancia elmélet alátámasztására. Két babkeresztelés P_1 , P_2 és F_1 nemzedékein tanulmányozza a magasság és komponensei, az internodiumok száma és hosszúsága alakulását. Az egyik keresztelésben a szülők magassága egyezik és az F_1 messzemenően felülmúlja mind a két szülőt, a két komponensre viszont eltérnek a szülők és az F_1 a nagyobb szülővel egyezik. Szerző ezt a heterózist a tulajdonság komponenseinek a fenotípusos szinten történő multiplikatív kölcsönhatásával magyarázza. A másik keresztelésben internodium hosszúságra nincs eltérés, magasságra a szülők eltérése nagyobb, mint a heterózist mutató F_1 és a nagyobbik szülő közötti különbség, internodium számra pedig valamivel felülmúlja az F_1 a nagyobbik szülőt. Szerző szerint ez a heterózis inkább dominanciának, mint overdominanciának tulajdonítható.

IRODALOM

1. ALLARD, R. W.: Principles of plant breeding, New York, John Wiley and Sons (1960).
2. ANDERSON, V. L. and KEMPTHORNE, O.: A model for the study of quantitative inheritance. *Genetics* **41**, 883—898 (1954).
3. BASFORD, K. H.: Morphogenetic responses to gibberellic acid of a radiation-induced mutant dwarf in groundsel, *Senecio vulgaris* L. *Ann. Bot.* **25**, 279—302 (1961).
4. BELLMANN, K. und AHRENS, H.: Zum gegenwärtigen Stand der Anwendungsmöglichkeiten der biometrischen Genetik in der Pflanzenzüchtung. I. Teil: Die verschiedenen Formen der genetischen Variabilität und ihre Bedeutung in der Pflanzenzüchtung. *Der Züchter* **35**, 156—174 (1965).
5. BÓCSA I.: Nehány szántóföldi növényünk heterozis- és polycross nemesítésének jelenlegi állása. *Növénytermelés* **15**, 271—280 (1965).
6. BRESCH, C.: Klassische und molekulare Genetik. Berlin, Springer (1964).

7. CAVALLI, L. L.: An analysis of linkage in quantitative inheritance. In: Reeve, E. C. R. and Waddington, C. H.: Quantitative inheritance, 135—144. London, H. M. S. O. (1952).
8. CLAYTON, G. A. and ROBERTSON, A.: The effects of X-rays on quantitative characters. Genet. Res. **5**, 410—412 (1964).
9. COMSTOCK, R. E. and MOLL, R. H.: Genotype-environment interactions. In: Statistical genetics and plant breeding, 164—194. Washington, Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council (1963).
10. COYNE, D. P.: Component interaction in relation to heterosis for plant height in *Phaseolus vulgaris* L., variety crosses. Crop Sci. **5**, 17—18 (1965).
11. DANIEL, L.: Analysis of inheritance of the number of kernel rows in maize. Der Züchter **33**, 290—301 (1963).
12. DICKINSON, A. G. and JINKS, J. L.: A generalised analysis of diallel crosses. Genetics **14**, 65—78 (1956).
13. FÁBIÁN Gy.: A kvantitatív jellegek öröklődésmenetéről. Ann. Biol. Tihany **23**, 3—20 (1955).
14. FALCONER, D. S.: Introduction to quantitative genetics. Edinburgh and London, Oliver and Boyd (1960).
15. GAMBLE, E. E.: Gene effects in corn (*Zea mays* L.) I. Separation and relative importance of gene effects for yield. Canad. J. Plant Sci. **42**, 339—348 (1962a).
16. GAMBLE, E. E.: Gene effects in corn (*Zea mays* L.) II. Relative importance of gene effects for plant height and certain component attributes of yield. Canad. J. Sci. **42**, 349—358 (1962b).
17. GAMBLE, E. E.: Gene effects in corn (*Zea mays* L.) III. Relative stability of the gene effects in different environments. Canad. J. Sci. **42**, 628—634 (1962c).
18. GARDNER, C. O.: An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. Crop Sci. **1**, 241—245 (1961).
19. GARDNER, C. O.: Estimates of genetic parameters in cross-fertilizing plants and their implications in plant breeding. In: Statistical genetics and plant breeding, 225—248. Washington, Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council (1963).
20. GRAFIUS, J. E.: Heterosis in barley. Agron. J. **51**, 551—554 (1959).
21. GRIFFING, B.: A generalised treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. Heredity **10**, 31—50 (1956a).
22. GRIFFING, B.: Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Austr. J. Biol. Sci. **9**, 464—493 (1956b).
23. HANSON, W. D.: Heritability. In: Statistical genetics and plant breeding, 125—139. Washington, Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council (1963).
24. HARTE, C.: Genetik der Samenpflanzen. Fortschr. Bot. **17**, 621—669 (1955).
25. HAYES, H. K., IMMER, F. R. and SMITH, D. C.: Methods of plant breeding. London, McGraw-Hill (1955).
26. HAYMAN, B. I.: The analysis of diallel crosses. Biometrics **10**, 235—244 (1954a).
27. HAYMAN, B. I.: The theory and analysis of diallel crosses. Genetics **39**, 789—809 (1954b).
28. HAYMAN, B. I.: Interaction, heterosis and diallel crosses. Genetics **42**, 336—355 (1957).
29. HAYMAN, B. I.: The theory and analysis of diallel crosses. II. Genetics **43**, 63—85 (1958b).
30. HAYMAN, B. I.: The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. Heredity **12**, 317—390 (1958b).
31. HAYMAN, B. I.: The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. II. Genetica **31**, 133—146 (1960).
32. JAIN, S. K.: Discriminant analysis in biometrical genetics. Nature **191**, 1420 (1961).
33. JINKS, J. L.: The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. Genetics **39**, 767—788 (1954).
34. JINKS, J. L.: A survey of the genetical basis of heterosis in a variety of diallel crosses. Heredity **9**, 223—238 (1955).
35. JINKS, J. L.: The F_2 and back-cross generations from a set of diallel crosses. Heredity **10**, 1—30 (1956).
36. JINKS, J. L. and BROADHURST, P. L.: Diallel analysis of litter size and body weight in rats. Heredity **18**, 319—366 (1963).
37. JIKS, J. L. and HAYMAN, B. I.: The analysis of diallel crosses. Maize Genetics News Letter **27**, 48—54 (1953).
38. JOHNSON, L. P. V. and PAUL, G. I.: Inheritance of earliness in barley. Canad. J. Plant Sci. **38**, 219—233 (1958).
39. KAPPERT, H. and RUDOLF, W.: Handbuch der Pflanzenzüchtung I. Band. Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Berlin, Parey (1958).

40. KEMPTHORNE, O.: The theoretical values of correlations between relatives in random mating populations. *Genetics* **40**, 153—167 (1955).
41. KONDO, S.: A biophysical theory for radiation-induced polygenic mutation. *J. Genet.* **58**, 216—224 (1963).
42. LENG, E. R.: Selection reversal in strains of corn previously long-term selected for chemical composition. *Crop Sci.* **2**, 167—170 (1962).
43. LE ROY, H. L.: *Statistische Methoden der Populationsgenetik*. Basel, Birkhäuser (1960).
44. LERNER, I. M.: *The genetic basis of selection*. New York, John Wiley and Sons (1958).
45. MACARTHUR, J. W.: Size inheritance in tomato fruits. *J. Heredity* **32**, 291—295 (1941).
46. MATHER, K.: *Biometrical genetics*. London, Methuen and Co. (1949).
47. MENDEL, G.: Versuche über Pflanzenhybriden. *Naturf. Ver. Brünn. Ver.* **4**, 3—47 (1865).
48. MOLL, R. H., LINDSEY, M. F. and ROBINSON, H. F.: Estimates of genetic variances and level of dominance in maize. *Genetics* **49**, 411—423 (1964).
49. MUKAI, T., CHIGUSA, S. and YOSHIKAWA, I.: The genetic structure of natural populations of *Drosophila melanogaster*. II. Overdominance of spontaneous mutant polygenes controlling viability in homozygous genetic background. *Genetics* **50**, 711—715 (1964).
50. NILSSON-EHLE, H.: Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. *Lunds. Univ. Arskrift*, N. F. Afd. **2**, 5, 1—122 (1909).
51. NILSSON-EHLE, H.: Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. *Lunds. Univ. Arskrift* N. F. Afd. **2**, 7, 840 (1911a).
52. NILSSON-EHLE, H.: Über Entstehung scharf abweichender Merkmale aus Kreuzung gleichartiger Formen bei Weizen. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* **29**, 65—70 (1911b).
53. OKA, H. I., HAYASHI, I. and SHIOJIRI, I.: Induced mutation of polygenes for quantitative characters in rice. *J. Heredity* **49**, 11—14 (1958).
54. PARSON, P. A.: A diallel cross for mating speed in *Drosophila melanogaster*. *Genetica* **35**, 141—151 (1964).
55. PHINNEY, B. O.: Growth response of single-gene dwarf mutants in maize to gibberellic acid. *Proc. nat. Acad. Sci. USA* **42**, 185—189 (1956).
56. POWERS, LEROY: The partitioning method of genetic analysis and some aspects of its application to plant breeding. In: *Statistical genetics and plant breeding*, 280—316. Washington, Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council (1963).
57. RASMUSSEN, J.: A contribution to the quantitative character inheritance. *Hereditas* **18**, 245—261 (1933—1934).
58. RAWLINGS, J. O., HANWAY, D. G. and GARDNER, C. O.: Variation in quantitative characters of soybeans after seed irradiation. *Agron. J.* **40**, 524—528 (1958).
59. RÉDEL, G. P.: Single locus heterosis. *Z. Vererb.-Lehre* **93**, 164—170 (1962).
60. ROBINSON, P.: The analysis of a diallel crossing experiment with certain crosses missing. *Biometrics* **21**, 216—219 (1965).
61. RUSSELL, W. A., SPRAGUE, G. F. and PENNY, L. H.: Mutations affecting quantitative characters in long-time inbred lines of maize. *Crop Sci.* **3**, 175—179 (1963).
62. RYDER, E. J.: The effects of complementary epistasis on the inheritance of quantitative character, seed size in lima beans. *Agron. J.* **50**, 298—301 (1958).
63. SINGH, H. P., PRABHU, S. S., NARAIN, P. and NEGI, S.: Analysis of a 6 × 6 diallel cross for egg production in *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.* **59**, 58—68 (1964).
64. SMITH, H. H.: Effects of genome balance, polyploidy and single extra chromosomes on size in *Nicotiana*. *Genetics* **28**, 227—236 (1943).
65. SMITH, H. H.: Recent studies on inheritance of quantitative characters in plants. *Bot. Rev.* **10**, 349—382 (1944).
66. SPRAGUE, G. F., RUSSELL, W. A. and PENNY, L. H.: Mutations affecting quantitative traits in the selfed progeny of doubled monoploid maize stocks. *Genetics* **45**, 855—866 (1960).
67. SPRAGUE, G. F. and TATUM, L. A.: General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *J. Amer. Soc. Agron.* **34**, 923—932 (1942).
68. VAN DER VEEN, J. H. and BRINK, J. P. M.: Multiple effects of the leaf shape allele Pt in *Nicotiana tabacum* L. *Genetica* **32**, 33—50 (1961).
69. WEARDEN, S.: Alternative analyses of the diallel cross. *Heredity* **19**, 669—680 (1964).
70. WEBER, E.: The genetical analysis of characters with continuous variability on a mendelian basis. III. Dihybrid segregation. *Genetics* **45**, 567—572 (1959).
71. WEHRHAHN, C. and ALLARD, R. W.: The detection and measurement of the effects of individual genes involved in the inheritance of a quantitative character in wheat. *Genetics* **51**, 109—119 (1965).
72. WIEBE, G. A., PETR, F. C. and STEVENS, H.: Interplant competition between barley

- genotypes. In: Statistical genetics and plant breeding, 546—555. Washington, Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council (1963).
73. WILLIAMS, W.: Heterosis and the genetics of complex characters. *Nature* **184**, 527—530 (1959).
74. WOODWORTH, C. M., LENG, E. R. and JUGENHEIMER, R. W.: Fifty generations of selection for protein and oil in corn. *Agron. J.* **44**, 60—65 (1952).
75. WRIGHT, S.: The genetics of quantitative variability. In: Quantitative inheritance, 5—41. London, H. M. S. O. (1952).
76. WRIGHT, S.: Discussion: Plant and animal improvement in the presence of multiple selective peaks. In: Statistical genetics and plant breeding, 116—122. Washington, Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council (1963).
77. YATES, F.: Analysis of data from all possible reciprocal crosses between a set of parental lines. *Heredity* **1**, 287—301 (1947).

NEM-KROMOSZOMÁLIS ÖRÖKLŐDÉS

GYÓRFFY BARNA

MTA Genetikai Intézet, Budapest

Történeti áttekintés

GREGOR MENDEL 100 évvel ezelőtt ismertette a tudományos nyilvánosság előtt az egészen újszerű kísérleti beállítással, körültekintő kivitelezéssel hét éven keresztül folytatott vizsgálatait és az azokból éles meglátással levont következtetéseit. Ezzel MENDEL a genetikának alapjait fektette le, aminek elismeréseként CARL CORRENS az évszázad fordulókor a MENDEL által felfedezett szabályszerűségeket Mendel-szabályoknak nevezte el. Hamarosan a cytológiai vizsgálatok új eredményei alapján T. BOVERI, illetve W. SUTTON, majd pedig T. H. MORGAN és csoportja az öröklődés kromoszóma-elméletét is felállították, ami a genetikának ma is egyik alappillére.

A Mendel-szabályoknál a lényeg: a jellegek önállósága (függetlensége) és azok hasadása; az F_1 egyöntetősége (uniformitása) viszont már csak következmény. Azonban a mendelezés fogalma nem csupán a független kombinálódásra, a hasadásra és az F_1 uniformitására korlátozódik, hanem CORRENS megfogalmazásában: „a mendelezés mindazon öröklődés-jelenségeket magába foglalja, melyekben a kromoszóma szerelvény és annak viselkedése a meiosisban részt vesz”.

Az öröklődést irányító tényezők hasadásának szabatossága és egyszerűsége a biológiai rendszerek kétségtelen bonyolultságával eleinte nehezen összeegyeztethetőnek látszott, ezért annak idején a mendeli öröklődést sokan nagy fenntartással fogadták. Egyesek inkább csak kivételnek vélték, a mendeli szabályok általánosítását pedig túlzásnak, egyéb öröklődési mechanizmusok létezését pedig szükségesnek tartották. Ezt a szkepticizmust fejezte ki T. H. MORGAN 1909-ben, amikor még azt állította, hogy a mendelizmus modern magyarázatában a tényeket túl gyorsan szokták öröklődési tényezőkké átalakítani. „Ha a tények magyarázatához egy tényező nem elégséges, kettőt hívnak segítségül, ha kettő sem elég, úgy akkor három nyújt kielégítést. Az eredmények magyarázásához néha szükséges fölényes szemfényvesztés elvakíthat bennünket, ha azt túl naívan fogadjuk.” Röviddel ezután kezdte el MORGAN *Drosophila* vizsgálatait és az izolált spontán mutáns anyaga hamarosan éppen a mendeli szabályok általános érvényessége megerősítését szolgálhatta.

A mendeli hasadást mutató kromoszomális öröklődési tényezők sokáig elégségesnek mutatkoztak az öröklődés teljes megvalósításához. A szórványos kivételes esetekre alig figyeltek fel, mert ahol világos hasadás nem volt felismerhető, azt sok tényező közreműködésének tulajdonították. Az öröklődés kromoszóma-elméletével össze nem egyeztethető, kivételes esetek száma azonban mindegyre gyarapodott. Amíg a mendelező öröklődést általánosan jellemzi, hogy:

- az öröklődést determináló gén a kromoszómában helyezkedik el,
- az F_1 phaenotypusa a reciprok hibridekben is egyöntetű és
- az F_2 mendelező arányokban hasad,

addig az eltérő, „kivételes” esetekben:

- az utódok phaenotypusa az anya szülőhöz hasonló („anyai öröklődés”),
- az F_1 phaenotypusa a reciprok hibridekben nem azonos és
- az F_2 nem hasad, vagy pedig a hasadás szabálytalan.

C. CORRENS és E. BAUR legelőször a tarkafoltos (variegált) levelek öröklődésének vizsgálatakor ismertek fel világosan ilyen nem-mendelező, reciprok hibridkülönbséget mutató különleges eseteket, amelyeknek a száma azután a korai 10-es évek kezdetétől mindegyre gyarapodott; később az állatoknál is találtak hasonló eseteket (1. táblázat).

1. táblázat

A „nem-mendelező” öröklődés első esetei

1904	C. CORRENS	gynodioecia — <i>Cirsium, Satureja hortensis</i>
1909	C. CORRENS	s. albomaculatus — <i>Mirabilis jalapa</i>
1909	E. BAUR	s. paralbomaculatus — <i>Pelargonium zonale</i>
1915	R. P. GREGORY	tarkalevelűség — <i>Primula sinensis</i>
1918	E. LEHMANN	reciprok hibridkülönbség — <i>Epilobium</i>
1919	Ø. WINGE	cytoplazmás tarkalevelűség — <i>Humulus japonicus</i>
1922	O. RENNER	hibrid variegálás — <i>Oenothera</i> fajhibridek
1924	F. V. WETTSTEIN	genom-plasmon kölcsönhatások — <i>Funariaceae</i>
1924	R. GOLDSCHMIDT	plazmás rassz különbségek — <i>Lymantria dispar</i>
1927	R. HARDER	plazmás növéssalak — <i>Pholiota mutabilis</i>
1933	M. M. RHOADES	cytoplazmás hímmeddőség — <i>Zea mays</i>

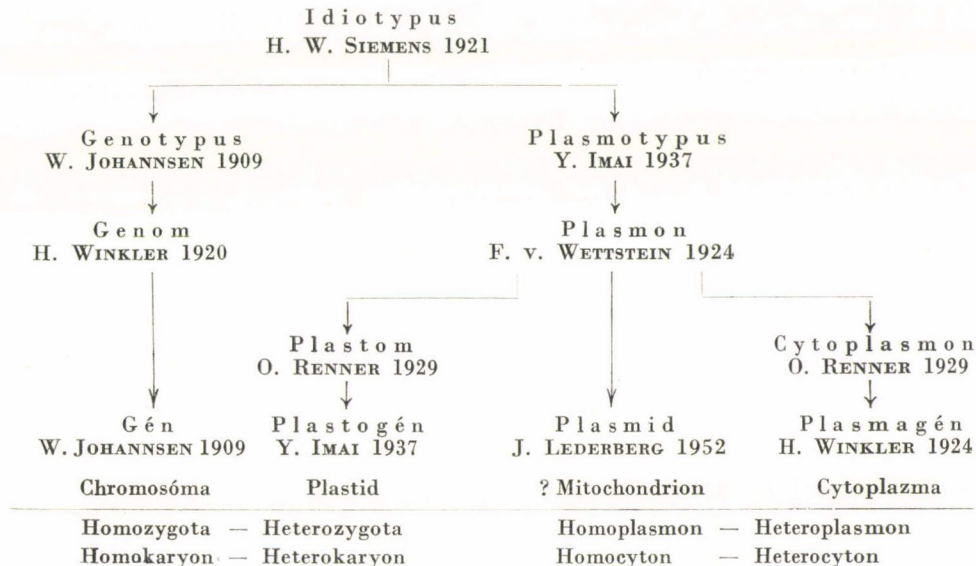
Mindezek és a későbbi hasonló különleges esetek sokáig látszólag egymással össze nem függő furcsaságoknak kevert gyűjteménye volt, amelyek összefüggéseiről csak lassan alakult ki egy átfogó kép. Az első rendszerezést és szintézist C. CORRENS végezte el 1930-ban befejezett klasszikus munkájában, ami azonban már csak halála után tanítványa, F. von WETTSTEIN szerkesztésében és kiegészítésével, 1937-ben jelent meg „Nicht mendelnde Vererbung” címmel. Azóta több, kisebb-nagyobb összefoglalás jelent meg a nem-kromoszomális öröklődésről, pl. E. M. EAST (1934), P. MICHAELIS (1938, 1954, 1956), M. J. SIRKS (1938), M. M. RHOADES (1946, 1955), E. CASPARI (1948), B. EPHRUSSI (1951, 1953), T. M. SONNEBORN (1951), J. LEDERBERG (1952), F. OEHLKERS (1953), G. H. BEALE 1954, D. G. CATCHESIDE (1955, 1959), R. GOLD-

SCHMIDT (1955), S. S. GRANICK (1955, 1965), D. L. NANNEY (1957), R. HAGEMANN (1959, 1964), K. MATHER (1965), G. RÖBBELEN (1961), J. L. JINKS (1963, 1964), K. C. BHAN (1964); külön fejezetek tárgyalják a kérdést kézikönyvekben is, pl. J. R. S. FINCHAM és P. R. DAY (1963), F. OEHLKERS (1937), R. SAGER és F. RYAN (1961). 1964-ben jelent meg R. HAGEMANN „Plasmatische Vererbung”, J. L. JINKS „Extrachromosomal Inheritance” és D. WILKIE „The Cytoplasm in Heredity” című könyve.

Terminológia

A nem-mendelező öröklődést a magasabb szervezetségű növényeknél és állatoknál „extranukleáris” öröklődésnek is nevezték, megkülönböztetésül a „nukleáris” (génektől irányított) öröklődéstől, illetve „plazmás vagy cytoplazmás” öröklődésnek. Minthogy azonban egyrészt van plastidtól szabályozott öröklődés is, másrészt az alacsonyabbrendű szervezetekben (baktériumok) nincsen külön szerveződött sejtmag és kromoszóma, helyesebb a „nem-kromoszomális (extra-kromoszomális) öröklődés” kifejezés használata.

A nem-kromoszomális genetikai rendszerre vonatkozó szakkifejezések összefüggését és a homológiát a kromoszomális rendszerrel az 1. ábra tünteti fel.



1. ábra. A nem-kromoszomális genetikai rendszer tagolódása

Nem-kromoszomális öröklődési egységek

A nem-kromoszomális öröklődés esetei az öröklődés determinánsának a hordozója szerint, amennyiben azt egyes sejtalkotókkal azonosítani lehet, csoportosíthatók, mint: plastidos, mitochondriális, kinetoszomális és episzomális öröklődés; ez utóbbi tulajdonképpen áthidaló a kromoszomális és nem-kromoszomális öröklődés között; elkülönült sejttestecskékkel nem azonosítható esetek a cytoplazmás öröklődéssel jelölhetők.

A nem-kromoszomális öröklődés determinánsai hordozóinak főbb kritériumai:

1. a sejt bizonyos jellegzetességét kell meghatározniok;
2. kettőzniök (szaporodniok) kell, azaz autoreplikálódniok olyan értelemben, hogy ha egyszer azok a sejtéből elvesznek, a kromoszóma genetikai anyaga nem képes *de novo* előállítani vagy regenerálni;
3. sejtosztódáskor a fióka sejtekben kell megoszlaniok és ez az átadás nem egészen szabályos;
4. a kromoszomális és egyéb genetikai elemekkel nincsenek kapcsolódásban.

Az ilyen, determinánst hordozó sejtalkotók egyik csoportja anyagesere szabályozó (plastid, mitochondrion), a másik rostképző (centriolum, kinetoszóma).

A plastidok kettéosztódását virágtalan növényekben már F. SCHMITZ (1882), A. F. W. SCHIMPER (1883) és A. MEYER (1883) megfigyelték, majd a fizikai kontinuitást cytológiailag többen is bebizonyították. A virágosakban azonban nem kettéosztódással adódnak át sejtől sejtre, a kontinuitást az embrióban, meristema sejtekben proplastidok biztosítják. Az azonban még bizonyítandó, hogy proplastid szerkezetek az alapegységek, amikből a magasabb szervezetségűek chloroplastidai származnak. A fizikai kontinuitáshoz nem okvetlenül szükséges, hogy a teljes egység kettéhasadással (fissio) szaporodjék: egy alpmintázatot megadó makromolekuláris szerkezet, ami a teljes egységnek csak egy része, szintén biztosíthatja a következő nemzedéknek a lényeges vázalatot. P. R. BELL és K. MÜHLENHALER (1964) páfrány petesejtekben a sejtorganellumok dezintegrálódását, majd a plastidnak és mitochondrionnak nukleáris membránból kitüremkedéssel a cytoplazmába sarjadzását, azaz regenerálódását mutatták ki.

A chloroplastidok egyes fejlődési szakaszait Dieter von WETTSTEIN (1957) behatóan vizsgálta. Sokáig vitatott volt a plastidok DNS-tartalma is. V. D. COOPER és H. S. LORING 1957-ben, majd E. H. L. CHUN és munkatársai (1963) a granumokban lokalizált DNS-t meggyőzően kimutatták, amit megerősítettek *Vicia*-ban (J. T. O. KIRK 1963), *Nicotiana*-ban (R. WOLLGIEHN és K. MOTHES 1963), *Acetabularia*-ban (E. BALTUS és J. BRACHET 1963), valamint

Chlamydomonas-ban (R. SAGER és M. R. ISHIDA 1963). Ennek a „satellit” DNS-nek átlagos bázisösszetétele a fő DNS komponensétől nagyon eltér.

A *mitochondrion* szerveződött működési egység, amelynek belső hártájában rendeződnek a légzés és a kapcsolt phosphorylálás enzimei. Osztódással szaporodásukat sokan feltételezték, de erről világos cytológiai bizonyíték nincsen. Bár *de novo* nem keletkezhetnek, még az sem bizonyított, hogy a meglévő teljes mitochondrion jelenléte lényeges az újabb mitochondrionok képződéséhez. Többen feltételezik, hogy osztódás előtt alegységekre fragmentálódik és ezekben a szerkezeti egységekben lenne a nem önmegkettőződő fizikai folytatólágosság. DNS-ének bázisösszetétele nem azonos a nukleáris DNS-ével (H. SWIFT 1964, D. LUCK 1964).

A *centriolum* szintén nem *de novo* keletkezik, hanem valószínűleg a szülői egységnek egy része, mint alapváz (szupertemplát) alakítja ki molekuláris méretben az új egységet.

A *kinetoszóma* (alapitest, blepharoplast) szerkezeti homológ a centriolummal, valószínűleg szaporodása is hasonló. A csillós véglények kinetoszóma 3% DNS-t tartalmaz (G. R. SEAMAN 1964). A kinetoszóma az ectoplazma merev cortexében jellegzetes sorokban rendeződnek és a differenciálódás mintázatának szabályozói. A csillós véglények kinetoszóma 3% DNS-t tartalmaz (G. R. SEAMAN 1964). A *Trypanosoma cruzi*-nál a sejt DNS tartalmának 20%-a kinetoplastban van (W. TRAGER 1964).

Az a régi feltételezés, hogy a cytoplazmában is vannak öröklődési egységek, plazmagének, a későbbi vizsgálatokban bizonyítást nyert. A DNS kimutatása a nem-kromoszomális öröklődés egységeit hordozó szerkezetekben és testecskében pedig valószínűsíti, hogy a plazmotípus genetikai kódja ebben a „satellit-DNS”-ben van. Egyes RNS-tartalmú vírusokhoz hasonló az a cytoplazmás organellummal nem asszociált nem-kromoszomális egység, a „metagon”, amit a *Paramaecium M*-génje determinál és ami messenger RNS-sel azonosítható (I. GIBSON és T. M. SONNEBORN 1964).

A nem-kromoszomális öröklődés egységeinek a megtermékenyüléskor bekövetkező számbeli gyarapodása után nincsen „redukciós” osztódás. Egy kompenzáló redukálásra azonban szükség van, amikülönféleképpen történhetik. Általában ahol a hímgaméta kisebb méretű, gametogenesiskor praezygotás eliminálódás következik be; kétéltűek zygotájában viszont a hímgaméta centrioluma marad aktív. Így tulajdonképpen az anyai és apai öröklődés látszólagos ellentéte megszűnik.

Nem-kromoszomális öröklődés kimutatása

A nem-kromoszomális sejt szerkezetek fizikai folytatólágosságának cytológiai igazolása és DNS-tartalmuknak a kimutatása már sejteti, sőt valószínűsíti, hogy ezek genetikai információt is hordoznak. Ez azonban még nem

véglegesen bizonyító erejű. A genetikai kontinuitás bizonyításának előfeltétele egy olyan phaenotypusos változást okozó mutáció fellépése, amit nemzedékeken át lehet nyomon követni, illetve ellentétes phaenotypussal keresztezésekor a továbbadásnak a nem-kromoszomális öröklődésre jellemző módon történését kimutatni. A genetikai folytatólágosság bizonyításánál nagy nehézséget jelent az, hogy a sejtorganellumok annyira fontos szerepet játszanak a sejt anyagcserejében és osztódásában, hogy mutációra bekövetkező hiányuk vagy működés-elvesztésük többnyire letális.

A nem-kromoszomális öröklődés kimutatása és igazolása bizonyos kritériumok kielégítésével, továbbá minden lehetséges egyéb, nem öröklődő, vagy kromoszomális magyarázat lépésről lépésre kizárásával történik (2. táblázat).

2. táblázat

A nem-kromoszomális öröklődés kimutatásának feltételei

Kritériumok kielégítése:	Kizárások:
reciprok hibridek különbsége	látszat öröklődés
uniparentális — főleg ♀ — átvitel	közvetlen anyai hatás
nem-mendeli hasadás	predetermináltság
hasadás egészen elmarad	egyéb markerekkel kapcsolódás
vagy hasadás szabálytalan	apomixis
öröklődés determinánsa nem térképezhető	kromoszomális reciprok különbség
számás szétválás sejtosztódáskor	kromoszomális szabálytalan hasadás
plastidok szétválása	
plazmagének „hasadása”	
heterokaryon-próba	
sejtegyesüléssel átvitel	
specifikus mutációk indukálása	

Az egyik legszembetűnőbb nem-mendeli jellegzetesség a tartós reciprok hibridkülönbség, ami a legtöbb esetben a csak egyik szülővel történő (uniparentális) átvitelen alapul. Ez leggyakrabban anyai és kézenfekvőnek látszott az a régebbi magyarázat, hogy a magasabb szervezettségűekben a hímgamétánál jóval nagyobb petesejt nagyobb plazmatömegével determinálja a nem-kromoszomális genetikai anyagnak ezt az egyenlőtlen átadását. Később azonban több olyan maternalis eset vált ismeretessé, amelyekben az egyesülő gaméták mérete azonos volt. A nem-kromoszomális anyag uniparentális átvitelében tehát valami alapvetőbb mechanizmus működik, ami egyben a kompenzáló redukálást is megvalósítja.

Reciprok hibridkülönbség jelentkezik a nem-kromoszomális genetikai rendszertől függetlenül is, tehát az ilyen esetek a plazmotípus vizsgálatokor kizárandók.

A látszat öröklődéskor reciprok különbségek mutatkoznak, amikor a valódi sejtalkotón kívül egyéb, sejtidegen testecskék is átadódnak. Ezek azonban a további sejtosztódásokban „felhígulnak” és így lassanként kiküszöbölődnek, tehát a reciprok különbség nem állandó, egy vagy néhány

nemzedék után eltűnik. Ilyen az *Abutilon* tarkalevelűséget okozó fertőző chlorosisa (E. BAUR 1906), a *Capsicum* vírusos, nem-mendelező variegációja (S. IKENO 1917), a *Petunia* „anyai” oltással is átvihető pollenmeddősége (R. FRANKEL 1956), a *Mus* egyes törzseiben vírusos fertőzéssel, tejfaktorral az emlőrák anyai öröklődése (J. J. BITTNER 1938), vagy a *Drosophila*-ban a nemek arányának eltolódása *Spirochaeta* fertőzésre (G. E. MAGNI 1954).

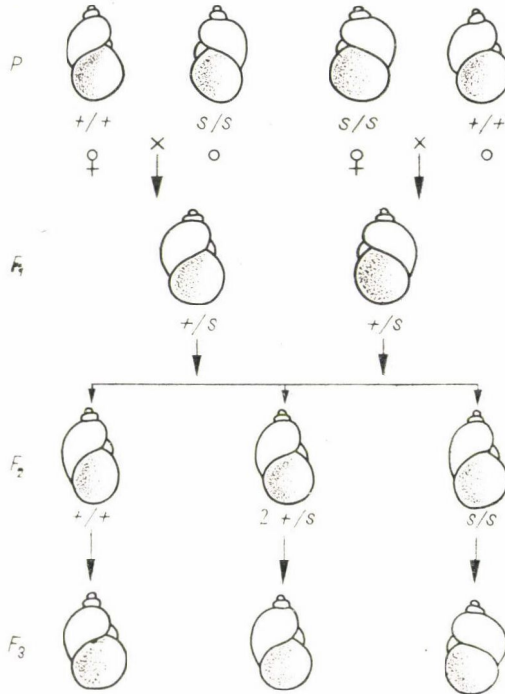
A közvetlen anyai hatásra, amikor az utód fejlődésének kezdeti és a külső hatásokra igen érzékeny szakaszában még az anya testében fejlődik, szintén reciprok különbség jelentkezik. Ilyen a nagy- és kismagvú szülők hibrid magvának reciprok különbsége, a maghéj ugyanis anyai szövetből alakul ki (biaiomorphosis, J. P. LOTSY 1904); pl. *Zea mays f. nana* × *f. alba*, *f. leucoceras* × *f. vulgata* stb. (C. CORRENS 1901).

A predetermináltság a nem-kromoszomális öröklődésből szintén kizárandó. Ilyen esetekben egy szaporító sejt plazmájában annak működésbelépése előtt egy specifikusság alakul ki, ami később a jelleg kialakulását befolyásolja, még akkor is, ha ezt a specifikusságot kiváltó külső tényező már nem is hat. A phaenotypus olyan lesz, amelynek génjei már nincsenek is jelen. A pollen alakja, az exine színeződése már meiosis előtt maternalisan meghatározott. Pl. a *Lathyrus odoratus* hosszú és rövid pollen fajtajánál az F_1 -ben még nincsen a várható 1 : 1 hasadás, a pollenek egységesek és csak az F_2 egyedek adják a 3 : 1 diploid hasadást (W. BATESON 1909); ugyanígy *Epilobium*, *Papaver* és *Geranium* F_1 hibridekben az összes pollen még egységesen egyszínű (C. CORRENS 1902).

A *Limnaea peregra* csigaháza csavarodási iránya szintén a meiosis előtt a protoplazmában anyailag determinált (A. E. BOYCOTT és C. DIVER 1923, A. H. STURTEVANT 1923; 2. ábra). A jobbra (+) és balra (s) csavarodó típusok reciprok hibrideiben a csavarodás iránya mindig az anyának megfelelő, de F_2 -ben is mindegyik genotypusnak egyaránt jobbra csavarodó a háza az F_1 +/s genotypusa determináltságával és csak F_3 -ban lép fel a 3 : 1 hasadás. Hasonlóan predeterminált a *Bombyx mori* serosa festődése (Y. TANAKA 1924), a *Drosophila melanogaster* „unokátlansága” (H. SPURWAY 1948), az *Ephestia* lárvák pigmentálódása (A. KÜHN 1935). Mindezeket az eseteket helytelen „anyai öröklődésnek” tekinteni, mivel a hasadások teljesen szabályosak, csupán a phaenotypus kifejeződése késik meg egy nemzedékkel.

Reciprok phaenotypusos különbségek a kromoszomális öröklődés különös eseteiben szintén előfordulnak. Ilyen a nem i-kromoszómához kötött (sex-linked) öröklődés, ami egészen jellegzetes, előre megállapítható és a növényeknél csak ritkán fordul elő. Ugyanígy a triplóid endospermium is mutathat reciprok hibridkülönbséget, ha a domináns hatású gén megnyilvánulása a recesszív allél kettős dózisa jelenlétében elmarad: pl. *Zea xenia*-k (C. CORRENS 1901). Nemkülönben „anyai öröklődést” eredményez az a pomixis is.

A nem-mendeli hasadás *a priori* nem-kromoszomális determinánsok jelenlétére utal, mégis csak bizonyos fenntartással lehet a nem-kromoszomális öröklődés kritériuma. Mindegyre gyarapodik az újszerű, kromoszomális eredetű, de nem pontosan mendelező, szabálytalan hasadások száma. Preferenciális hasadásokor a bivalens két homológja közül az egyik, illetve egy járulékos számfeletti vagy a B-kromoszóma előnyben



2. ábra. Predetermináltság. A *Limnaea peregra* csigaház csavarodási irányának öröklődése. s = a balra csavarodás allélje, + = jobbra csavarodás vadallélje

részesülve jut az egyik pólusba. Ugyanígy szabálytalan hasadást eredményez az aneuploidia, génkonverzió, paramutáció vagy a mitotikus rekombinálódás, de nemkülönb a szelektív megtermékenyülés vagy a gónés letális faktorok következtében bizonyos utódosztályok kiesése. Mindezek miatt a nem-kromoszomális öröklődés szigorú bizonyítékának a próbái állandóan gyarapodnak.

Nem-kromoszomális öröklődési típusok

Plastidos öröklődés

A plastidos chimeraák alkotják az anyai átöröklést mutató variánsok legbehatóbban vizsgált osztályát. A tarkalevelű (variegált) növé-

nyekben különféle méretben alakulnak ki a zöld és nemzöld (halványzöld, sárga vagy fehér) szektorok. A chloroplastidokban a chlorophyll festékek kialakulását szabályozó géneknek számos mutációja ismert, amelyeket D. von WETTSTEIN osztályozott annak alapján, hogy a plastid továbbfejlődése, a levélfestékek kialakulása melyik szakaszban áll meg.

Plastid-mutációs eredetű tarkalevelűség a *Mirabilis jalapa*-nál a legelsőként leírt, nem-mendelező eset (C. CORRENS 1909). A tarkalevelű anyanövény zöld szektoros hajtása virágainak magutódai egységesen mind zöldek, a fehér szektoros hajtásról származók egészen fehérek, míg a zöld—fehér foltos hajtás magutódai különféle arányban zöld, fehér és tarkalevelűek voltak, függetlenül attól, hogy a pollentadó szülő zöld vagy tarkalevelű volt-e; a reciprok keresztezésekben viszont a zöld anyanövény utódai mind zöldek, akár fehér, akár tarka szektor virágjának a pollenével történt a megtermékenyülés. Ez a status albomaculatus, amikor a hímgaméta (a pollentadó szülő) nincsen semmi befolyással az utódok phaenotypusára; az öröklődés szigorúan anyai. Ugyanilyen öröklődésmentű az *Antirrhinum majus* (E. BAUR 1910), a *Primula sinensis* (R. GREGORY 1915) és számos más növény tarkalevelűsége.

A *Pelargonium zonale* fehérszegélyű periklinális chimaerájánál E. BAUR (1910) a ♀ tarkalevelű × ♂ zöld hibrid utódai között 30%-ban talált tarkalevelűt, míg a reciprok hibrid utódai között 70%-ban, sőt olykor kizárólag csak variegáltat. A status paralbomaculatus ilyen eseteiben az átvitel biparentális, azaz a pollen is közreműködik a plastid phaenotypusának meghatározásában.

A tarkalevelűségnél számos megfigyelés utalt arra, hogy a nem-mendelező variegálást a plastidok örökítik át. Amíg a génmutációs levélfesték-hiányos növények sejtjeiben az összes plastid többé-kevésbé egységesen károsult, addig a nem-kromoszomális determinált tarkalevelűek sejtjeiben egymás mellett vannak a normális és mutáns plastidok. Mitosiskor a „kevert plastidos sejtekben” a plastidok szétválása („hasadás”) szabálytalanul következik be és az új sejtekben csak rendes vagy csak mutáns plastid, vagy mind a kettő, keverten van. E. BAUR ezen magyarázatával ellentétben C. CORRENS, mivel sok tarkalevelű *Zea* variánsban kevert plastidokat nem talált, a plastidok változását a plastid kialakulását megengedő vagy akadályozó, öröklődő cytoplazmás különbségek másodlagos hatásával magyarázta; szerinte a genetikai kontinuitás nem a plastidokban van. Kevert plastidos sejtek azonban gyakran kimutathatók, a tarkalevelekben minden esetben, bár olykor a normális és mutáns plastid közt a különbség nem szembeötlő és így nehéz felismerni. Továbbá a sejt fejlődési állapota is kritikus, mivel a plastidok degenerálódása vagy fejlődésük bizonyos fokozataiban „kevert sejtek” szintén láthatók. A kevert plastidos sejtek nem megtalálásánál azonban kritikailag fontosabb azok kimutatása és bár természetes, hogy — CORRENS felfogása értelmében — a plastidon

kívül is lehetséges nem-kromoszomális plastid szabályozás, a plastid genetikai kontinuitására vonatkozó BAUR-féle magyarázat helytálló.

Nem plastid mutációval kialakult tarkalevelűséget O. RENNER (1922) és mások az *Oenothera* hibrideknél mutattak ki. Az *Oenothera* fajok, mint transzlokálódásos szerkezeti heterozygoták igen alkalmasak a nucleus-cytoplazma viszonyok vizsgálatára, mivel a szülői kromoszómák elkülönülve, mint ún. Renner-komplexek jutnak a fióka sejtmagvakba, illetve utódokba. Az *Oenothera berteriana* (*B* és *l* komplexek) és *O. odorata* (*V* és *I* komplexek) reciprok fajhibrideiben fellépő phaenotypus különbségek a kromoszóma komplexek párostársításáiban az alábbi táblázat szerint a következők:

Hibrid genomjai	<i>Berteriana</i> × <i>odorata</i>	<i>Odorata</i> × <i>Berteriana</i>
<i>B</i> + <i>v</i>	zygota letális	normális
<i>B</i> + <i>I</i>	normális	gyenge, halványzöld
<i>l</i> + <i>v</i>	többnyire rendes, alsó levelek	gyenge, halványzöld
<i>l</i> + <i>I</i>	olykor sárgásak	embryo letális

Ez a hibrid-variegálás (Bastardbleichheit, O. SCHÖTZ 1958) nem a plastidok mutációjával keletkezik, hanem egy speciális plastid-típus az idegen genom-komplexben festékhányos lesz, ha azonban a saját genomjával újból asszociálódik, ismét kizöldül. A plastidok genetikai kontinuitásának nagyon szép bizonyítékát az *Oenothera Hookeri* (*H* genom) és *O. muricata* (*rigens* és *curvans* komplexek) reciprok hibridei adták. A *Hookeri* plazmás és (*H* + *curvans*) genomos F_1 hibrid sárga (és ezért szubletális), a reciprok *muricata* plazmás F_1 hibrid zöld, de sárga szektorok is fellépnek, amik a *Hookeri* pollennel átvitt *Hookeri* plastidok szómás szétválása következtében alakultak ki. A visszakeresztézést tovább folytatva 14 nemzedéken át, az utódok között teljes *Hookeri* genomot tartalmazó egyedek is jelentkeztek, zöld plastidokkal. Bár a kedvezőtlen, idegen *curvans* genom a *Hookeri* plastid működését a hibrid 14 nemzedékén át megakadályozta, amikor újra saját *H*-genomjához jutott, változatlanul ismét működésre képesnek bizonyult. A genom és a plastid tehát egyenlőképpen permanens és autonóm és a nem-kromoszomális sejtalkotó genetikai kontinuitása egészen világosan igazolható.

Az *Oenothera Berteriana* és *O. odorata* keresztezésekben J. SCHWEMMLE-nek (1943) sikerült a plastom és plasmon hatásokat is elkülönítenie. Kimutatta, hogy a levélfogazottság és a hossznövekedés plastomtól szabályozottak, míg a virágcső hossza, a szelektív megtermékenyülés és a fotoperiódusos viselkedés elsődlegesen a plasmontól.

A *Chlamydomonas reinhardi* streptomycin rezisztens törzséből streptomycinnel specifikusan és igen nagy gyakorisággal nem-kromoszomális eredetű

állandósultan sárga chloroplastidos, illetve acetát-igényű auxotroph mutánsokat lehet izolálni, mely utóbbiak a photosynthesis zavarának következményeként lépnek fel (R. SAGER 1960). Az ellentétes párosodási típusok (+ és -) felhasználásával a sárga színű mutánst zöld vadtypussal keresztezve, a meiosis első osztódásában a hasadási arány 1 : 1, ami lehet vagy egy génpártól, vagy egy nem-kromoszomális determináns-pártól meghatározott (egy sejtben egy plastid van). A második osztódásban hasadás nem mutatkozik és mivel kapcsolódás más génekkel nem mutatható ki, feltehető volt, hogy a genetikai determináns nem a kromoszómában lokalizált. 10 független eredetű sárga mutáns egymással keresztezése egy esetben sem eredményezett zöld rekombinánst, ami szintén nem-kromoszomális jellegre utal.

A különféle plastidos öröklődési esetek alapján a plastom általános jellegzetességei a következők:

1. nem-mendelező öröklődésment, uniparentális továbbadás, főleg vagy kizárólag anyai átvitelrel;
2. a genetikailag különböző plastidok szétválása az egyedfejlődés során, ami a magasabb szervezetségű növényeknél először tarkaságot (variegálást) ad, majd később chimaerák kialakulásához vezet;
3. valódi kevert-plastidos sejtek előfordulása;
4. a plastidok szétválásának az üteme megegyezik a statisztikailag várhatóval;
5. az öröklődés szabályozója feltehetően a plastid DNS-e.

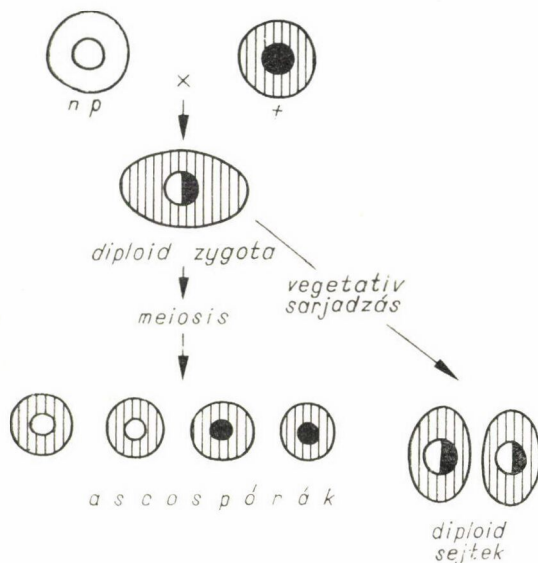
Mitochondriális öröklődés

A mitochondrion az anyagcsere egyik fő szabályozója és igen lényeges sejt-organellum. F. MEVES már 1908-ban felvetette annak a lehetőségét, hogy a mitochondrion az öröklődésben szerepet játszik. Öröklődő variációkat kizárólag csak légzésben károsult mikroszervezeteknél lehet elemezni, mert bár nyilván a magasabb szervezetségűeknél is előfordulnak, vizsgálatuk körülményes.

P. P. SLOMINSKI (1952) és B. EPHRUSSI-ék (1953) a *Saccharomyces cerevisiae* lassan növő, kis telepet képező *petite* mutánsainál kimutatták, hogy a mitochondrion hártájából hiányzik az *a*- és *b*-cytochrom és így aerob légzési mechanizmusukat elvesztették. Ezért a *petite* variánsok nem képesek spórázni, így formális genetikai elemzésük a diploidok révén nem lehetséges, hanem csak bizonyos korlátok között szómás rekombinálódással (H. ROMAN 1956, D. WILKIE és D. LEWIS 1963). Ha a független eredetű *petite* variánsok diploidokban rekombinálódnak, akkor ezek eredete génmutáció, ha nem, úgy nem keletkezettek génmutációval. A különféle *petite* mutánsoknak így két fő típusa van: génmutációs eredetű *segregációs petite* (*sg p*) és *vegetatív petite*, amely plazmagénes mutációval keletkezik. Az *sg p* × vadtypus (×) keresztezés 2 : 2 ascospóra hasadást ad és egyéb ismert markerekkel az *sg p* kapcsolódást mutat.

Vegetatív petite × vadtípus keresztezésekor a diploid zigota alapján a *petite* lehet recesszív jellegű (*neutrális petite*, $n p$) vagy domináns (*suppressive petite*, $su p$).

A *neutrális petite* × vadtípus keresztezésből származó diploid és ennek összes ascospórája normális, hasadás nem jelentkezik, azaz a mutáns jelleg „elvész”, így nem lehet géntől meghatározott. Ezeket visszakeresztezve, annak ellenére, hogy a genom a *petite*-ből származik, a phaenotypus változat-



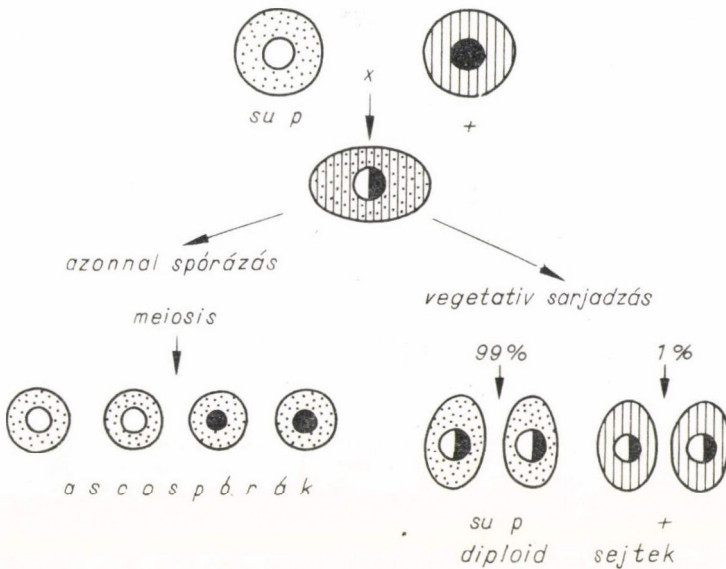
3. ábra. *Saccharomyces cerevisiae* neutrális *petite* jellegének nem-kromoszomális öröklődése. Rendes telepet képző vadtípussal (+) keresztezve a neutrális *petite* mutánst ($n p$), az összes sexuális és vegetatív utód egyformán vadtípusú (vonalkázott sejtek)

lanul vad marad; ugyanígy a diploid zigotából vegetatív úton származó diploid utódok is (3. ábra).

A neutrális *petite*-tel ellentétben a *suppressive petite* vaddal keresztezésekor az utódokban hasadás lép fel (4. ábra). Egyes deficiens törzseknél a zigota vegetatív sarjadzásából származó diploidoknak 99%-a légzésben károsult, 1%-a vad phaenotypusú és spórázásra képes, az ascospórák ismét normálisak, akár csak a *neutrális petite* esetében volt. Más deficiens törzsek keresztezésekor változóan 0–90%-ban lépnek fel *petite* utódok. Bár a diploid zigota is légzésében deficiens és ezért sterilis, a fúzió után közvetlenül még a vegetatív növekedés megkezdése előtt spóráztatható, a zigotából közvetlenül nyert ascospórák azonban szintén mind *petite* phaenotypusúak.

A segregációs *petite* és a *neutrális petite* keresztezésnek zigotája vad phaenotypusú, az ascospórák közül 2 *petite* és 2 *vad*, tehát az *sg* cytoplazmás

faktor és az $n p$ típusnak nem mutálódott génje együttesen rendes légzési rendszert alakítanak ki. Ezért EPHRUSSI-ék szerint valószínűtlen, hogy a *petite* gén közvetlenül venne részt a segregációs típus összes légzési enzimjének szintézisében. Inkább az a valószínű, hogy a *petite* gén valami módon a cytoplazma determináns aktivitását irányítja, a gén az enzimek képződését és a plazmágnak azoknak a mitochondrionnal integrálódását szabályozná.



4. ábra. *Saccharomyces cerevisiae* suppressive petite jellegének öröklődése. Suppressive petite ($su p$) rendes vadtypussal (+) keresztezve, ha a petite phaenotypusú diploid zygota azonnal spórázik, az összes haploid ascospóra suppressive petite jellegű lesz (pontozott sejtek), a diploid vegetatív utódok is *petite* jellegűek, de néhány vadtypus is kihasad (vonalkázott)

A *Neurospora crassa*-nál H. K. és M. B. MITCHELL (1952) ugyancsak cytochrom alkotókban hiányos, lassan növekvő ún. *poky* és *mi* spontán mutánsokat találtak. Azonban ezeknél csak kezdetben, az ascospóra kihajtása után nincsen vagy csak kevés a mitochondrion, később az enzimek lassan kialakulnak.

Vad protothecialis (♀) és *poky* conidiális (♂) szülők keresztezésében az összes utód egységesen vadtypusú, míg a reciprok keresztezésben egységesen *poky* phaenotypusú. Független eredetű *poky* mutánsok egymással vad rekombinánsot nem adnak. Tehát az öröklődés szigorúan anyai és nem-kromoszomális. Az öröklődési determinánst csak a protothecialis szülő adja át, a mitochondrion vagy annak kialakító rendszere ascusképzés előtt degenerálódik és az újraképzésnek nem-kromoszomális informálása szexuális szaporodáskor nem adódik át.

Ismeretesek a *poky*-hoz hasonló génmutánsok is (*C115*, *C117*), amelyek más markerekkel kapcsolódást mutatnak és a vadtypussal 1:1 hasadást

adnak. A *poky* vagy *mi* variáns ezekkel a génmutánsokkal nem ad vad típusú rekombinánst.

A megfigyelések valószínűsítik azt a feltevést, hogy a mitochondrion kromoszomális gén (gének) és cytoplazmás templát kölcsönhatásával képződik. A gén az enzim képzést, a plazmagén azoknak a mitochondriális membránhoz integrálódását szabályozza; ha a gén nem működik, az enzim hiányzik, akkor nincsen extrakromoszomális szerkezet, ha pedig a plazmagén nem működik, az egység hiányzik és a szerkezet rendellenes. Keresztezéskor csak az anyai szülő templátja jut az ascospórába, ahol az új mitochondrion szintetizálódik és ez a további vegetatív növekedésben autoreprodukálásra képes. Ennek az elgondolásnak a bizonyítására izolált mitochondrionok átvitelére lenne szükség (D. WILKIE 1964).

Kinetoszómás öröklődés

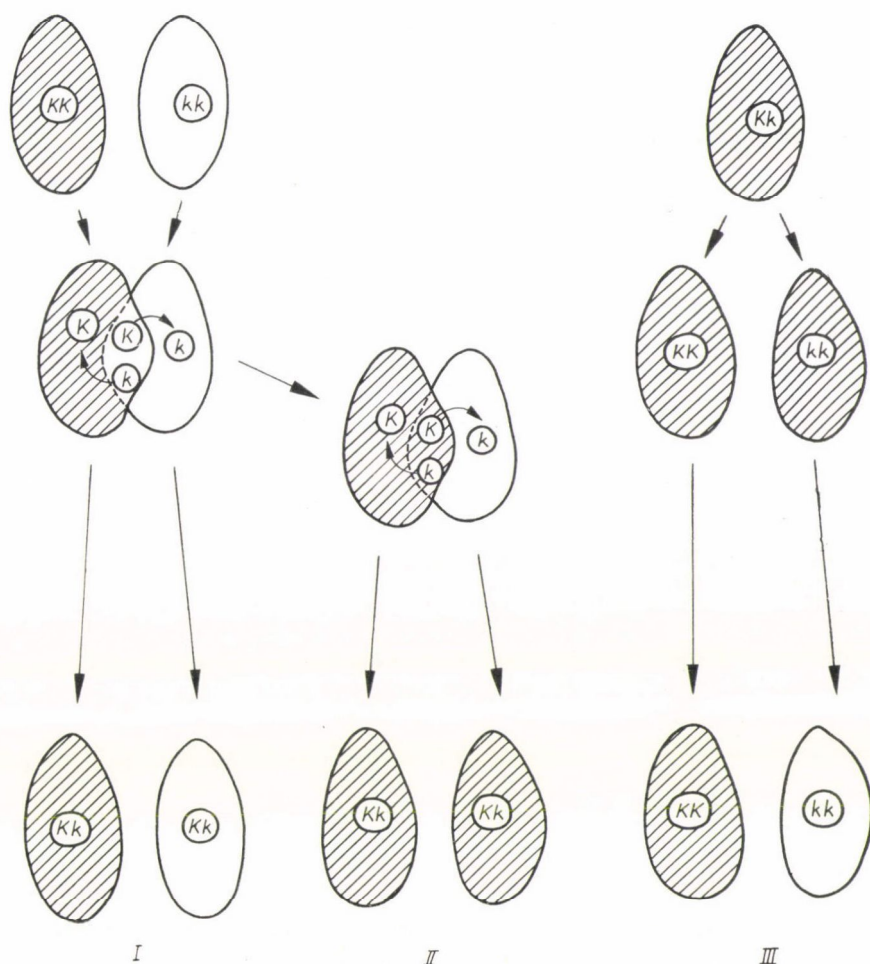
Paramecium aurelia-nak módosult cortex szerkezetű duplikációs vagy deficiens mutánsai közül az *iker*-alak és rendes típus párosodásakor az exkonjugánsok egyike mutáns típusú, a másik rendes. Mivel a genotypusokban különböző párok két exkonjugánsa azonosan heterozygóta, viszont az *iker* \times \times normál konjugálása után két phaenotypus jelentkezik, az *iker*-alak öröklődésmenete nem-kromoszomális. Ezt igazolja a autogamia eredménye is, mert a heterozygóta exkonjugánsból homozygóták kihalnak, viszont az *iker* \times \times normál párosodásnál nem (T. M. SONNEBORN és R. V. DIPPEL 1961). Mivel ezenfelül a mutáns phaenotypusa és az abnormis cortex szerkezet között az asszociáltság változatlanul jelentkezik, feltehető, hogy a nem-kromoszomális determináns a cortex kinetoszómáiban lokalizált.

Öröklődő symbiosis

Paramecium aurelia egyes ún. gyilkos (*killer*) törzsei paramecín tesztkéket termelnek, amely a közegbe kijutva az érzékeny állatokat elpusztítja (T. SONNEBORN 1940). A *killer*-törzs cytoplazmájában *kappa* részecskék vannak, melyek mérete 0,6–0,1 μ , DNS-ében a GC 36%, míg a sejtmag DNS-ben 29%. A *kappa* részecskék fennmaradásához a genomban egy domináns *K* génnek kell lennie, a *K* azonban a *kappa de novo* képződését nem determinálja. Amíg a *killer 51*-es törzsben ($KKs_1s_1s_2s_2$) a *kappa* állandóan megmarad, addig az érzékeny *21*-es törzsben ($kkS_1S_1S_2S_2$) kb. 30 osztódás után elvesztődik.

Killer 51 \times érzékeny *32* párosodáskor a *Kk* exkonjugánsok közül az előbbieké *killer* jellegű, az utóbbiaké érzékeny, nem-*killer*, ha viszont a párosodás 30 percnél tovább elhúzódik, mindkét exkonjugáns *killer* jellegű lesz. A *kappa* részecskék tehát a plazma kicserélődésével átkerültek az érzékeny exkonjugánsba is. A *Kk killer* phaenotypusokból autogamiával 50% homozygota *KK*

killer és 50% *kk* állat jön létre, mely utóbbiak 9–15 osztódás után érzékennyé válnak, mivel a *kappa* csak a *K* faktor jelenlétében képes szaporodásra és így *k* jelenlétében az osztódások során felhulva elvész (5. ábra). 27° C mellett



5. ábra. *Paramecium aurelia* killer jellegének öröklődése. Killer jellegű (KK + *kappa*) és érzékeny vad típusú (kk, *kappa* nélkül) állatok konjugálása után a szétváló F₁ exkonjugánsok (Kk) phaenotypusa a megfelelő szülőkével azonos (a *killer*-phaenotypus vonalkázott; I). Ha konjugáláskor cytoplazma kicserélődéssel az érzékeny exkonjugánsba *kappa* is átjut, az összes utód *killer* jellegű lesz (II). A Kk *killer* autogamiája után szétváló KK és kk állatok közül az utóbbiak néhány osztódás után a *kappa* részecskéket elvesztik és érzékennyé válnak (III)

meggyorsult sejtosztódáskor szintén csökken a *kappa* részecskék száma, lelassított osztódáskor viszont felgyarapodik. Magas hőmérséklettel, X-besugárással, nitrogénmustárral, vagy chloromycetinnel a *kappa* részecskéitől mentesített, „kigyógyított” állatok újra érzékennyé válnak; ha az ilyen érzékeny

K genotípusú állat a közeg koncentrált *kappa* szuszpenziójából részecskét felvesz, újból *killer* jellegűvé válik, tehát a *killer* sajátság fertőző.

Az 1-es és 8-as varietások (syngenek) M_1M_2 , illetve *M* genotípusaiban egy *my* testecske van, de ez csak párosodással, tehát közvetlen érintkezéssel pusztítja el az érzékeny állatot (*mate-killer*); a nem-kromoszomális genetikai egység az RNS-tartalmú „*metagon*” (R. W. SIEGEL 1953). A *kappa* és *my* részecskék nem-kromoszomális partikulumok genetikai kontinuitással, de nem rendes sejtalkotók, hanem nélkülözhető extracellulárisak.

A *Drosophila willistoni* (és egyéb fajok) egyes *SR* törzseinek az utódai túlnyomólag vagy kizárólag nőtények (C. MALOGOLOWKIN és D. F. POULSON 1957), a hímek embryalis letalitás miatt ritkák. Kivételesen ilyen hímeket vad nőténnyel párosítva, az utódokban a nemek aránya rendes, tehát az *SR* (= sex ratio) jelleg szigorúan anyai átvitelt mutat. Az embryalis hímeket egy *Spirochaeta* pusztítja el. Miként a *killer* jelleg, az *SR* is „öröklődő symbiosis”.

A *Drosophila melanogaster*-nél P. L'HÉRITIER és G. TESSIER (1937) olyan törzseket találtak, amelyek CO_2 -ben dúsabb levegőben elpusztulnak. Ilyen érzékeny $\text{♀} \times$ rezisztens vad típus ♂ keresztezésben az F_1 hibridek és a visszakeresztezés összes egyede egyaránt CO_2 érzékeny; a reciprok keresztezésből viszont érzékeny és rezisztens utódok származnak, de nem-mendeli arányban. Mindez nem-kromoszomális öröklődésre utal. Az érzékenyek cytoplazmás partikuluma a *sigma*, aminek fennmaradása és szaporodása nem függ specifikus génektől, eltérően a *killerek kappájától*, azonban magasabb hőmérsékleten ez is inaktíválódik, vagy szétbomlik. A *sigma* és ennek mutánsai az *omega*, *iota* és *rho* létezése eddig azonban még csak feltételezett.

A felsorolt plazmáson determinált jelenségek a nem-kromoszomális öröklődés határesetei, sőt tulajdonképpen látszat öröklődések, mivel egy fertőző symbiontának és nem rendes cytoplazmás sejtalkotónak van genetikai kontinuitása. Ezek jó modellt szolgáltatnak a genotípus és plazmotípus öröklődő determinánsai kölcsönhatásához, a plazmában identikusan szaporodó testecskéknek bizonyos nukleáris gének hatásától függéséhez.

Episzmális öröklődés

A baktériumokban megismert episzóma önlemtározó elem DNS-tartalommal. Jelenlétük a sejtben nem nélkülözhetetlen, de ha megvannak, két alternatív állapotban fordulhatnak elő, vagy a kromoszomális DNS kromozómától függetlenül autonóm állapotban, vagy pedig azzal integrálódottan. Az episzómáknak valószínű jelentőségét a nem-kromoszomális öröklődéssel összefüggésben még túlkorai lenne megítélni. Előfordulásuk ugyanis eddig legjobban az *E. coli* mérsékelt phagjánál, az *F* *sexus*-faktornál és a *colicinogen*-faktornál bizonyított, ahol pedig éppen a kromoszomális és nem-kromoszomális jelenségeket szétválasztó kritériumok legkevésbé kielégítőek. A genetikai in-

formálás a gén, a plazmagén és a bakteriophag genetikai anyaga között epizóma közvetítésével átvihető; ilyen vonatkozásban a nem-kromoszomális öröklődés határesetének is tekinthető.

Cytoplazmás öröklődés

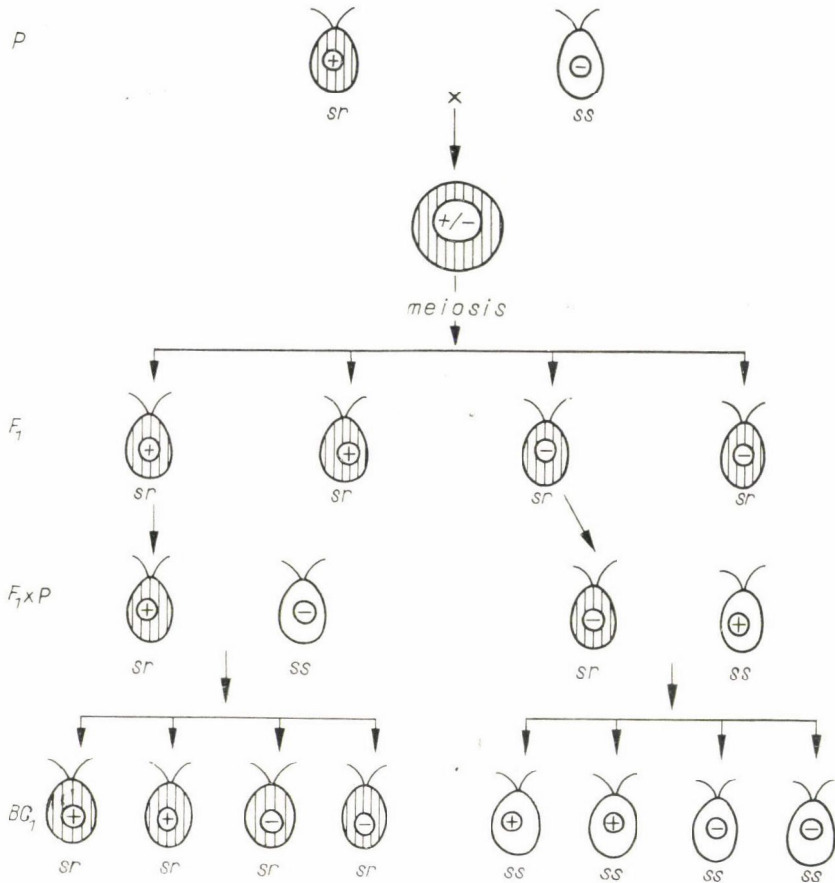
Számos nem-kromoszomális öröklődési esetben a plazmagének természetéről vagy lokalizálásáról alig ismert valami. Ilyen az elég gyakori plazmás hímeddőség (pollen léhaság) is, amikor a hímgaméták képződése megakadályozott. Recesszív génmutációk sokszor eredményeznek hímeddő phaeotypust, vagy pedig a genom és idegen plasmon kölcsönhatása is.

A *Zea mays* cytoplazmás hímeddősége az egyik legkorábban felismert és igen behatóan vizsgált eset (M. M. RHOADES 1933). Hímeddő anyanövénnyel rendszeres pollennel megtermékenyítésekor az összes utód hímeddő, sőt ismételt visszakeresztezésekkel a fertilis ♂ teljes kromoszóma szerelvényének átvitele után is ez a pollenléhaság változatlanul megmarad. Alkalmilag azonban kevés pollen képződik, amivel a reciprok keresztezés rendszeres termékenységgű F_1 hibridet ad. Tehát az öröklődés szigorúan anyai. A kukorica négy ismert cytoplazmáson pollensteril típusában ($ms_1 = T$, $ms_2 = S$, A és B ; D. N. DUVICK 1956, D. F. JONES 1956) a plasmotypusos károsultság eltérő mértékű.

A nem-kromoszomális öröklődés egyszülős átvitelénél a két szülő hozzájárulása az utódhoz nem mindig láthatóan egyenlőtlen, vagyis a gaméták egyenlőtlen mérete nem előfeltétel. A *Chlamydomonas reinhardi* ellentétes párosodási típusainak egy sejtmagvas azonos méretű mt^+ és mt^- gamétái teljes egyesülésével jön létre a zygota. A streptomycin-rezisztencia és -dependencia vizsgálatánál R. SAGER (1954) megállapította, hogy rezisztens $mt^+ \times$ érzékeny (vad) mt^- keresztezés összes utódja egyformán streptomycin-rezisztens, míg a reciprok keresztezésben az összes utód érzékeny; az mt^+ és mt^- hasadása rendszeres (6. ábra). A streptomycin-tűrés, illetve -függés kifejezetten uniparentálisan öröklődik, de a determináló plazmagént csak a + párosodási típus adja át az utódoknak, ami a rezisztens phaeotypusú + és - jellegű F_1 -ek visszakeresztezése eredményeiből nyilvánvaló. A nem-kromoszomális plazmagén meiosiskor nem hasad, hanem az ezt követő mitózisokban.

Az alga streptomycinre reagálását szabályozó plazmagének fizikai hordozója még ismeretlen. Ezzel összefüggésben felmerül az is, hogy a baktériumok drógtűrésénél sincs kizárva hasonló plazmagéneknek is a közreműködése. Ugyanis a fluktuálásos próbát, az újraszélesztés vagy az indirekt szelektálás módszerét egyaránt a már meglévő rezisztens mutáns populációkra alkalmazzák, olyan feltételek mellett, amelyek a drógra érzékeny sejtek növekedését és életben maradását kizárják.

A *Paramaecium aurelia* párosodási típusa és antigén jellege (serotypus) szintén anyai öröklődésmentet mutat (T. M. SONNEBORN 1938). Ha a párosodás utáni szétválás elhúzódik, a nem-kromoszomális anyag tekin-



6. ábra. *Chlamydomonas reinhardtii* streptomycin-tűrésének egyszülős öröklődése. A párosodási típusok (+, -) mendelezően hasadnak, a streptomycin-rezisztencia (sr), illetve streptomycin-érzékenység (ss) keresztezéskor az F₁-ben, valamint az F₁-ek visszakeresztezésekor a BC₁-ben mindig a + jellegű szülőnek megfelelően nem-mendelezően öröklődik tovább

télyes kicserélődése is bekövetkezik és a szigorú anyai öröklődés felborul, akárcsak a *killer* jellemnél.

Az előzőekben ismertetett és viszonylag egyszerű, többnyire matroclin különbséget mutató reciprok keresztezéseknél jóval bonyolultabb különbségek jelentkeznek egyes fajok és fajták reciprok hibrideiben. Ezekben az esetekben azonban a nem-kromoszomálisan determinált különbségeknél jelentősebbek és érdekesebbek a genom-plasmon kölcsönhatások.

Nem-kromoszomális megváltozások

Egyes nem-kromoszomális variánsok csak elvétve lépnek fel, mások szabálytalanul és elég kis gyakorisággal, akárcsak a génmutációk. Vannak azonban variánsok — és ezek a legérdekesebbek —, amelyek különleges külső kezelésekre olyan feltűnő nagy gyakorisággal jelentkeznek, amihez hasonló a génmutációk területén nincsen. Ez a gyakoriságbeli különbség is lehetőséget nyújt a kromoszomális és nem-kromoszomális rendszerek közötti különbségek felderítésére.

Vannak azonban ugyancsak specifikusan kiváltott olyan phaenotypusos megváltozások is, melyeknél tartós megváltozást sem a kromoszomális, sem a nem-kromoszomális rendszerben bizonyossággal kimutatni nem lehet. A megváltozás tartósságának egészen széles skálája mutatkozhatik, alig észrevehető átmenettel a csak kissé szilárd, nem-kromoszomálisan öröklődő megváltozásokba. Az ilyen specifikusan kiváltott megváltozások lehetnek a plazmagén mutációk köztes, reverzibilis fokozati állapotai, vagy pedig egy gén vagy plazmagén hatásának környezeti behatásra módosulását utánzó phaenotypusok.

Phaenokopia

Legkevésbé tartós az a phaenotypusos változás, amit a fejlődés kritikusan érzékeny szakaszában specifikus külső behatás vált ki. Ilyen phaenokopiát (R. GOLDSCHMIDT) a *Drosophila*-nál a lárva különböző fejlődési szakaszában alkalmazott magas hőmérséklettel vagy vegyszerrel (CN, Ag-sók, chinin) lehet előidézni, amikor a kifejlett állatok 70—90%-ában a phaenotypus bizonyos mutánséhoz hasonló lesz (R. GOLDSCHMIDT 1935). Az összes ivaros utód azonban ismét rendes, tehát a genetikai anyag nem változott meg, csak annak működése, amikor a külső hatótényező a fejlődés kritikus szakaszában a génhatást befolyásolta.

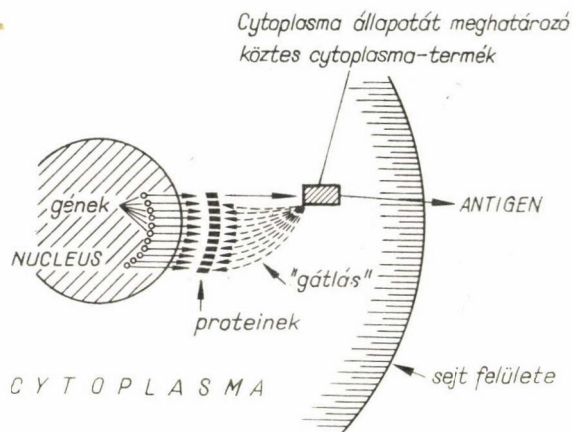
Phaenokopiát eredményezhet a plazmagén működésének a befolyásolása is, pl. az *Aspergillus nidulans* specifikusan kiváltott *minute* variánsa szómásan állandóan (7 éven át) hasad, viszont az ivaros utódokban eltűnik. Ez a *minute* variáns kielégít számos nem-kromoszomális öröklődési kritériumot és éppen ezért nem-kromoszomális változásnak is tekinthető, de éppúgy leírható, mint a tömött telepnövésű, jól ismert génmutánsnak a phaenotypusa (L. J. JINKS 1964).

Serotypus transzformálás

A phaenokopiánál tartósabb jelenség a *Paramaecium* serotypusainak transzformálása, ami a következő nemzedékekre ivaros úton is átadódik szigorúan anyai úton és revertálódás nincsen, csak vegetatív szaporodáskor

sajátos körülmények között. Mindezekben a jellegzetességekben a phaenokopiától lényegesen különbözik.

A *Paramecium aurelia* 1-es és 4-es varietásai felületi antigénjei különböző típusainak számos genetikai locusa van (T. M. SONNENBORN 1943, H. BEALE 1948), de egy időben csak egyetlen egy fejlődik ki a phaenotypusban (7. ábra). Különleges kezelésekre (specifikus antiserum szubletális dózisa, hőmérsékletváltozás) egyetlen homozygota klónban a serotypusok egész sorozata jelentkezhetik, pl. 51-es törzsben *A*, *B*, *C*, *D*, *E*, *G*, *H* vagy *J*, a 29-es

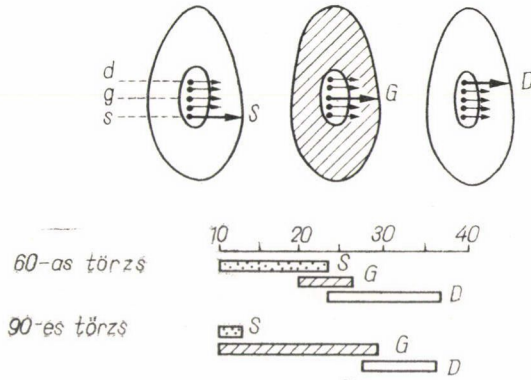


7. ábra. A *Paramecium aurelia*-ban a genotipusosan determinált felületi antigének közül egy időben, a cytoplazma állapotától függően mindig csak egyetlen antigén termelődik (G. H. BEALE, 1956, vázlatá után)

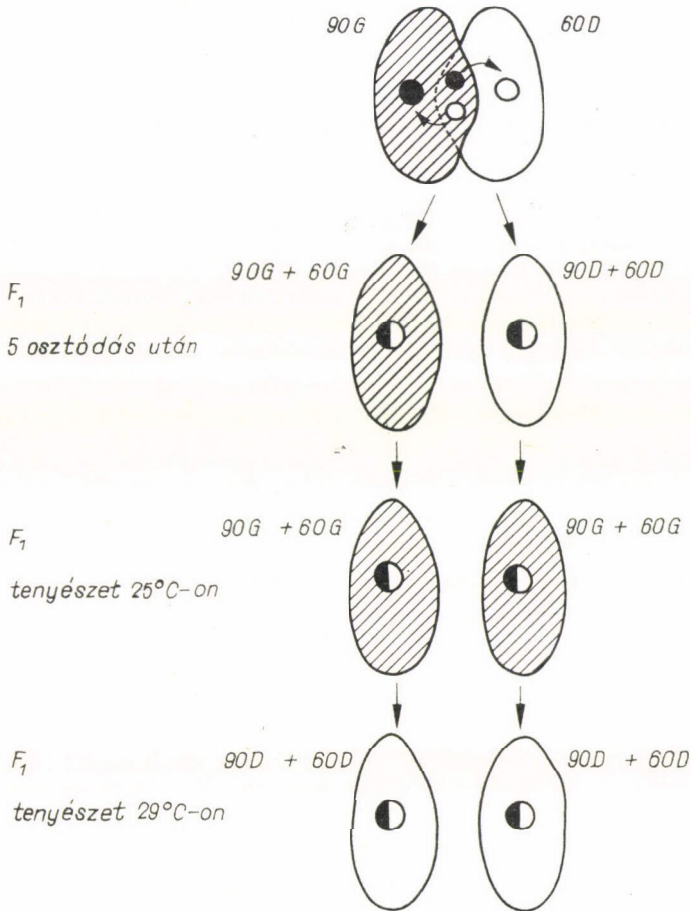
törzsben *A*, *B*, *C*, *D*, *F*, *H* vagy *J*. Jellemző, hogy külső behatásra a klón összes egyede transzformálódik, antigén típusa megváltozik.

Az 1-es varietás 60-as törzsének 10–19 °C-on tartott tenyészetében az *S* antigén, 20–29°-on a *G*, míg 27–35°-on a *D* antigén stabilan képződik; hasonlóan viselkedik, de más hőmérsékleti határokkal, a 90-es törzs is (8. ábra). Határhőmérsékleten két antigén típus párhuzamos tenyésztete huza-mosan fenntartható, 25 °C-on a 60*G* és 60*D*, 28 °C-on a 90*G* és 90*D*. A 60-as és 90-es törzs antigénjei azonos hőmérsékleten ugyan igen hasonlóak, de megkülönböztethetők az alléles determináltság alapján; adott hőmérsékleten tenyésztéskor sok osztódásra kiterjedő hosszas késlekedés van, amíg az antigén phaenotypusos változása megnyilvánul. A 60 × 90 F₁ állatokban 25 °C-on mindkét allél hatása kifejeződik, azaz a 60*G* és 90*G* antigének keveréke van jelen, ezt követő autogamiával hasadás következik be és 1:1 arányban vannak a tisztán 60*G* és tisztán 90*G* antigénes egyedek.

Az antigenitás genetikai determináltsága és a megnyilvánulás cytoplazmás szabályozása közötti összefüggést G. H. BEALE (1952) szépen mutatta be (9. ábra). 90-es törzs állatai 25°-os tenyészetében a *g* géntől meghatározott



8. ábra. A *Paramaecium aurelia* két törzsében (60 és 90) az antigén típus megnyilvánulásának hőmérséklettől függő cytoplazmás szabályozása



9. ábra. *Paramaecium aurelia* antigenitásának öröklődése. G és D a phacnotypusban megnyilvánuló antigén típusok jelei; további magyarázatot lásd a szövegben

90G phaenotypus, a 60-as állatok 29°-os tenyészetében pedig a *d* géntől függő 60D phaenotypus alakul ki. Ezek konjugálása után az F₁ állatok közül azokban, amelyekbe a *G* szülő cytoplazmája kerül 60G és 90G antigén keverék, míg amelyekben a *D* szülő cytoplazmája van, 60D és 90D antigén keverék alakul ki. A konjugálással összekerült két allél hatása tehát már az első osztódások alatt kifejeződik, azonban a cytoplazma előző állapotától függően a *g* vagy a *d* gén az aktív.

„Ez a szép kísérlet drámai módon mutatja be az antigén típusok meghatározásában a gén és a cytoplazma specifikus összeműködését” — jegyzi meg F. RYAN.

A serotypusok transzformálásának jelensége magyarázható úgy, hogy egy allél határozza meg az egyébként nem specifikus plazmagénekben a specifikusságot és ez utóbbiak szerepe tulajdonképpen csak közvetítés a genotypus és a környezet között. De feltehető az is, hogy plazmagén nem is működik közre, hanem egyedül génhatások szerepelnek: az egymásba fonódó enzimes reakciók sorozatából, alternatív, egymást kölcsönösen kizáró utakkal kialakul egy egyensúly-rendszer és ez a szilárd állapot (steady state) külső hatásra az alternatív útra átkapcsolással eltolható.

D. L. NANNEY (1957) a fejlődés és differenciálódás aktív operatív rendszerét epigenetikai szabályozó-rendszernek nevezi, amit a következők jellemznek.

1. Egy klón (állat vagy sejt) genotypusa a különféle lehetséges phaenotypusokat egybefoglalja, az azonban nincsen meghatározva, hogy mely lehetőségek valósulnak meg.

2. „Keverék típus” nincsen (vagy csak igen ritkán), mivel a lehetséges phaenotypusok egyikének kialakulása a többiekét már kizárja.

3. Ha az egyik phaenotypus kialakult, akkor az (többé-kevésbé azonos körülmények között) igen szilárdan megmarad és sejtosztódásokkal is szilárdan továbbadódik.

Ez az epigenetikai szabályozó-rendszer (például az, hogy 25° C-on a *G* és nem a *D* serotypus alakul ki) más, mint a genetikai szabályozó-rendszer (például a *G* antigén specifikussága), vagyis hogy *G*⁶⁰ *G*⁶⁰ állatokban 60G antigén van, a *G*⁶⁰ *G*⁹⁰ állatokban pedig 60G + 90G antigének. Van tehát egy aránylag szilárdan meghatározott állapot, aminek átalakulása egy másik, de ugyancsak szilárd állapotba nincs szükségszerűen az idiotypus (= genotypus + plasmotypus) változásával egybekötve.

Tartós módosulás

Szélsőséges külső feltételek behatására átmeneti cytoplazmás változás következik be, ami a kiváltó külső hatás megszűnése után is, anyai átvitelrel, a vegetatív vagy szexuális utódokban még több nemzedéken át tartósan jelent-

kezhetik. A nemzedékek során azonban fokozatosan gyengül, majd eltűnik. A megváltozott nem-kromoszomális genetikai egység vagy visszamutálódik, vagy pedig a normális állapotban változatlanul megmaradottak felhalmozódóan szelektálódnak, tehát szómás szétválás következik be. Nem a plazmagén lett instabil, hanem a kiváltott heteroplazmonos állapot.

A tartós módosulás közismert főleg a *véglényeknél* (V. JOLLOS 1913, T. M. SONNEBORN 1943) és a *Drosophila*-nál (V. JOLLOS 1932 és mások), de megfigyelték virágos növényeknél is (*Phaseolus*, F. W. HOFMANN 1927, *Pisum*, H. K. HIGHKIN). 0,75%-os chloralhidrátos kezelésre a *Phaseolus* levelei torzán alakultak ki és ez a rendellenesség az első nemzedék egyedeinek 73%-ában, sőt még az F₄ 50%-ában is jelentkezett, de F₇-ben már eltűnt. Ez a tartós módosulás szintén szigorúan anyai átvitelű volt.

Egyesek megkísérelték a szerzett tulajdonságok öröklődését ilyen tartós módosulással bizonyítani. Ez a zavaros fogalom, hogy „szerzett tulajdonságok” öröklődése tulajdonképpen a szómás indukálást jelenti, azonban ennek tudományosan exakt kimutatása mindmáig sikertelen volt — jegyzi meg J. L. JINKS (1964).

Enzimes adaptálódás

A baktériumoknál jól ismert bizonyos enzimek speciálisan kiváltott képződése, megfelelő szubsztratumra adaptált sejtekben, amelyek azonban az indukáló anyag elvonásakor néhány osztódás után deadaptálódnak (J. MONOD 1952).

Az enzimes indukálhatóság génesen determinált, míg az indukálást a környezet nyújtja. Ebben a vonatkozásban az enzimes adaptálódás hasonlít a serotypus transzformáláshoz, azonban állandósága már nem annyira tartós. Indukált adaptálódással a phaenokopiát jobban lehet megmagyarázni, bár a nem-kromoszomális öröklődés egyetlen kritériumát sem elégíti ki.

Nem-kromoszomális mutációk

A nem-kromoszomális genetikai rendszerben megváltozás bekövetkezik vagy *mutációval*, vagy *invázióval*, amikor a nem-kromoszomális komponens egy másik plazmonból kerül át.

A génmutációkra jellemző, hogy kis gyakorisággal lépnek fel és a mutagének általában nem specifikusak. Ezzel szemben a plazmagénmutációk gyakorisága feltűnően nagy és bizonyos agensekkel igen specifikusan kiválthatók. Már ebből is lehet előre következtetni a phaenotypusban bekövetkezett változás nem-kromoszomális alapjára.

Az újonnan fellépő plazmagén-mutációk kimutatásának kritériumai: nem-mendelezés, reciprok különbség, egyedfejlődés alatt szétválás és kromoszomális markerekkel kapcsolódás hiánya.

Spontán fellépett plazmagén-mutációk a már említett pollensterilitás, tarkalevelűség, légzésben károsultság (M. M. RHOADES 1933, H. KAPPERT 1944, 1953, P. P. SLONIMSKI 1953, A. M. SRB 1958).

Indukált plazmagén-mutációk specifikus mutagénekre nagy gyakorisággal lépnek fel, például acridin festékekre a tenyészetben a légzésben károsult *petite*-k 100%-ban; egyébként ez volt a legelső utalás arra, hogy a *petite* jelleg determinánsa nem kromoszomális. Ugyanígy lassú növéssé variánsok indukálhatók acridin festékekkel *Aspergillus nidulans*-nál (*mi*), *Neurospora crassa*-nál (SG). Magas hőmérséklet, UV-sugárzás szintén specifikusan *petite* mutánsokat indukálnak. Nem specifikus, de hatékony a *Chlamydomonas*-ra a streptomycin, mint mutagén (R. SAGER 1960).

Invázió következik be gombáknál, amikor a konjugálás phaenotypusos megváltozást eredményez. A sejtmagvak és a sejtplazma jellegzetesen eltérő sebességgel hatolnak át az anastomizálódó hyphák egyikéből a másikba. Így a kromoszomális és nem-kromoszomális genetikai anyag egymástól meg is különböztethető. Az *Aspergillus* különböző törzsei fúziójakor heterokaryon alakulhat ki, viszont a sejtmagvak a hypha gyűrűs falvastagodásai miatt távolabbra nem jutnak, egyedül csak a plazma. Az *aconidialis* vagy a *vegetative death* a vadtypussal egyesülve, a variáns phaenotypusa tovább terjed a rendes homokaryonban is, ott tartósan fennmarad és spórával is továbbadódik (J. L. JINKS 1959).

A külső behatásokkal kiváltott különféle phaenotypusos megváltozások (phaenokopia, tartós módosulás, nem-kromoszomális mutációk), egy fokozatos és a megváltozás tartósságában egymást átfedő sorozatot alkotnak. Minél szilárdabban megmarad a megváltozás, annál nyilvánvalóbb a nem-kromoszomális genetikai rendszer részvétele.

A nem-kromoszomális öröklődés jellegzetességei

A phaenotypusos megváltozás nem-kromoszomális alapjának kimutatásához egyrészt ki kell zárni bizonyos hasonló megnyilvánulását, de kromoszomális (géntől irányított) jelenségeket és nem genetikai eredetű megváltozásokat, másrészt ki kell elégíteni bizonyos kritériumokat (2. táblázat).

Az egyszülős öröklődésen alapuló, tartósan megmaradó reciprok különbséggel a nem-kromoszomális öröklődés a legelső lépésben diagnosztizálható. Specifikus mutagénekkel nagy gyakorisággal kiváltható phaenotypus változások szintén plasmotypusos megváltozásra utalnak. A nem-mendeli hasadás, bár a *priori* ugyancsak nem-kromoszomális determinánst sejtet, mégis csak fenntartással lehet kritérium, mivel ugyanígy nem-mendeli arányokhoz vezet az

aneuploidia, génkonverzió, paramutáció vagy a mitotikus rekombinálódás is. Nem-kromoszomális eredetű a rendes hasadástól eltérés, amikor a mutáns phaeotypusa egyáltalán nem hasad ki és a szülői megváltozás az utódokban nem jelentkezik. Ez arra utal, hogy a plazmagén vagy tartósan megváltozott, helyettesítődött, vagy pedig csak a hatása módosult teljes mértékben, pl. *Saccharomyces neutrális petite*, *Aspergillus nidulans asexualis* és *Podospora anserina barrage* variánsa. Csak a paramutációnál van hasonló gyakoriságú nem-mendelező változás, ami azonban ez esetekben kizárt, mivel a reciprok, illetve visszakeresztezési eredmények nem azonosak. A nem-mendelező hasadás másik típusa a szabálytalan hasadás, amikor a szülői phaeotypusok a mendeli aránytól eltérően jelentkeznek az utódokban, mint pl. a *Saccharomyces suppressive petite* vagy az *Aspergillus nidulans conidialis* és *purple* variánsa.

Szómás szétválás

A szómás „hasadás”, ami szektoriális chimaerák kialakulásához vezet, ritkábban kromoszomálisan megalapozott, pl. egyes tarkán levélfestékhiányos virágos növényeknél, vagy mutációval heterokaryontá vá változott sokmagvú gombáknál. Az ún. mutabilis gének ugyancsak folytonosan fennmaradó szómás hasadást mutatnak, ez azonban mindig szigorúan egy irányú változás ($A \rightarrow B$) és visszamutálódás nincsen. Ugyanez jellemzi a mitotikusan labilis aneuploidia eseteket is, amikor a számfeletti kromoszómák a sejtosztódásokkal fokozatosan elvesztődnek. Heterozygota diploidokban (*Drosophila*, heterokaryonta gombák) mitotikus rekombinálódással a homozygota, ill. homokaryon kombinációk (vagy rekombinációk is) ritkán és csak a mutációs gyakoriság nagyságrendjében lépnek fel. Mindezek azonban ritkán fordulnak elő és ezért a szómás hasadásból, különösen ha az szabályos és tartósan fennmaradó, nem-kromoszomális öröklődésre lehet következtetni.

Mitotikus sejtosztódáskor az egyedfejlődés menetében a plazmagének és plazmagének megoszlása nem szabályos. A virágos növényeknél ez a plastid szétválás tarkalevelúséget eredményez, a gombáknál heteroplazmonjukban tartósan hasadó homokaryonták kialakulását, mely utóbbiak igen előnyösek a nem-kromoszomális öröklődés vizsgálatára, mivel számos egymást követő nemzedék nyomon követhető ivaros ciklus közbeiktatódása nélkül.

A szómás szétválás modelljét legegyszerűbb esetben két plazmagén homológoknak egy sejtben jelenlétével lehet megadni. Ezek sejtosztódás előtt vagy osztódással, vagy pedig két további homológ előállításával megkettőződnek. Ha közben $A \rightarrow a$ mutáció is fellépett és heteroplazmon alakul ki, akkor a sejtosztódás előtt $AAaa$ lesz mindegyik sejtben, melyek osztódással szétválhatnak. A plazmagének szétválása a két fióka sejtbe lehet szabályos, $Aa Aa$, lehet szabálytalan, $AA aa$ és lehet véletlenszerű, azaz olykor szabályos, olykor nem,

vagyis mindegyik homológnek a másik három homológ egyike azonos valószínűséggel lehet partnere: $A_1A_2a_1a_2 \rightarrow A_1A_2 \quad A_2a_1 \quad a_1a_2$

$$A_1a_1 \quad A_2a_2$$

$$A_1a_2$$

Tehát annak a valószínűsége, hogy az egyik A a másik A -val az egyik fióka sejtben lesz együtt = $1/3$ és hogy a két a homológ egyikével = $2/3$. A modellszerű hasadási arány tehát $1/6AA : 4/6Aa : 1/6aa$, vagyis a véletlenszerű plazmagén szétváláskor $1/3$ szabályosan és $2/3$ nem szabályosan hasad. Minél több a homológok száma, a „kevert sejtek” (Aa) aránya, amely minden sejtosztódással $2/3$ -ával csökken, annál később ér el alacsony értéket és jelentkeznek a homoplazmonok. Ez a modell jó megegyezést ad pl. az *Epilobium* plastidok szétválásával, az *Aspergillus nidulans red* és *mi* nem-stabil variánsok állandó hasadásával.

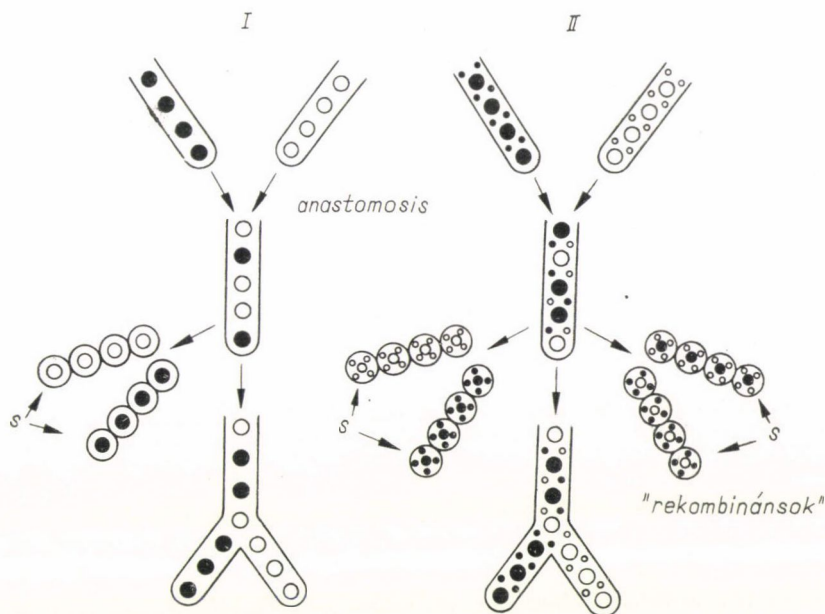
Szómás rekombinálódás

Gombáknál a genetikailag különböző sejtmagvak egymás mellett elkülönítve ugyanazon sejtthártyán belül tartósan társulhatnak heterokaryonta vagy dikaryonta állapotban, anélkül, hogy eredeti önállóságuk megváltozna; az egysejtmagvas spórákkal az eredeti homokaryonták visszanyerhetők (10. ábra). Kivételt jelent a mitotikus rekombinálódás, amikor 10^{-6} -os nagyságrendben két sejtmag egyesülésével heterozygota diploid állapot és ebben rekombinálódás is bekövetkezik. Egy másik kivételes lehetőség, hogy hasonlóan a paramutációhoz egyik sejtmag a másikra permanens hatást gyakorol; erre azonban bizonyíték nincsen.

A heterokaryon-próba alkalmazható a nem-kromoszomális öröklődés kimutatására, mivel az ugyanazon párosodási típus különböző genetikai törzseinek fúziójával a cytoplazmák (tehát a plazmagének) is keverednek és heteroplasmon, illetve heterocyton alakul ki (10. ábra). Ebben a vegetatív növekedés folyamán a plazmagének és a sejtplazmák is szétválhatnak és az eredeti szülőkhöz hasonló, homoplazmonos, illetve homocytonos szektorok lépnek fel. Amennyiben pedig szómás átrendeződéssel az egyik homocyton szülő (homokaryon + homoplazmon) sejtmagvai a másik homocyton szülő nem-kromoszomális determinánsaival asszociáltan különül el, a kromoszomális és a nem-kromoszomális rendszerek átrendeződnek (rekombinálódás), és rekombináns heterocyton lép fel.

Az *Aspergillus nidulans asexualis* törzsei vad típusú fertilitással fuzionálva nem-mendelezően csak fertilis utódokat adnak. Az *asexualis* phaenotypus a normális plazmon hatására tehát tartósan megváltozott. Az *Aspergillus*

glaucus vegetative death variánsának heteroplazmonos heterokaryontájában viszont a normális vad típusú partner változik meg, aminek következtében minden spórás származék bizonyos mértékben a variáns jellegét mutatja (J. L. JINKS 1959). Bonyolultabb eset adódik az *Aspergillus nidulans* tartósan hasadó *purple* vagy *red* variánsának vad típusúval kombinált heterokaryontájában (C. F. ARLETT, M. GRINDLE és J. L. JINKS 1962). A heterokaryontából visszanyert két eredeti homokaryonon kívül fellép két új variáns is,



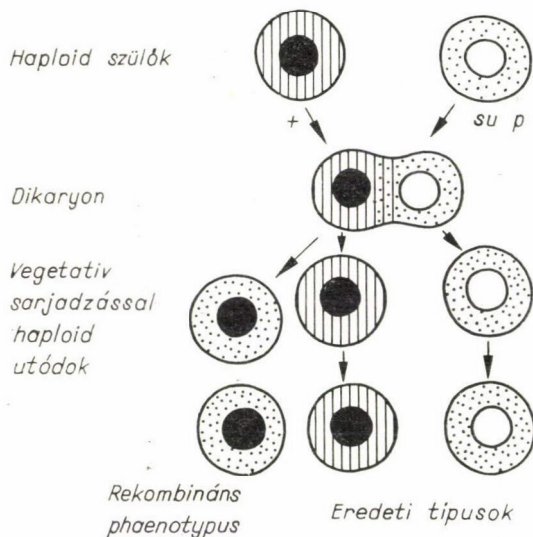
10. ábra. A heterokaryon állapot (I) és a heteroplazmon állapot (II) kialakulása genetikailag különböző (telt kör = vad típus, üres kör = mutáns) törzsek hyphainak anastomosisával. A szórás szétválás eredményeként az asexuális spórákból (s), vagy a vegetatív sejtekből (v) az eredeti homokaryonok (I), illetve homoplazmonok (II) újra megjelennek. Ha a heterokaryonban a plazmagének átrendeződnek, újszerű „rekombináns” phaeotypus (heterocytion) is felléphet

az egyik egy új homokaryon szegregáns, amelyben az eredeti nem-kromoszomális variáns genomja és a vadpartner plazmagénje van együtt, a másik kb. 20%-ban fellépő újszerű phaeotypusban a vad típus genomja és a *purple* vagy *red* nem-kromoszomális determinánsa az eredeti homológgal együtt van jelen. Itt tehát a génmarkerek és a *purple-nonpurple* determinánsok között reciprok átrendeződés ment végbe (a homoplazmonos *purple* vagy *red* letális és ezért az utódok közül hiányzanak).

A *Neurospora crassa* *poky* és *mi* variánsai, amelyekben a mitochondrion eltérően deficiens, a heterokaryon-próbában élettani komplementálással rendes vad phaeotypusokat is adnak (T. H. PITTINGER 1956). A heterokaryon-

ból szelektált homocytonok vagy *poky* vagy *mi* típusúak voltak, de vadtípus nem jelentkezett, ami a kétféle mitochondrion független kontinuitását bizonyítja.

A *Saccharomyces cerevisiae suppressive petite* és vadtípus heterokaryon-próbájában az eredeti törzsek szómás szétválással visszanyerése mellett új rekombináns is fellépett, amelyben a vad genóm és a *petite* plazma asszociálódott és mint *suppressiv petite* viselkedett (11. ábra, R. E. WRIGHT és J. LEDERBERG 1957).



11. ábra. *Saccharomyces cerevisiae suppressive petite* mutánsának heterokaryon-próbája (J. L. JINKS nyomán). A vadtípus (\pm) és *suppressiv petite* (*su p*) konjugálásakor a sejtmagvak egyesülése megkésztett, a dikaryon sarjadzásából származó haploid utódok az eredeti törzsekkel megegyeznek. Emellett szómás átrendeződéssel újszerű, *suppressiv petite* phaenotypusú „rekombináns” származékok is fellépnek

A heteroplazmon szilárdsága hamar megszűnik, ha a mutálódott plazmágnál gyorsabb szaporodásával a rendes homológját elnyomja. Ez a szuppresszáció, illetve kompetíció jelensége, amihez hasonló differenciális szaporodásbeli különbség géneknél eleve lehetetlen. Ha a heteroplazmonban a szétválás csak automatikus és nincsen kompetíció, a heteroplazmon állapot a figyelmet könnyen elkerülheti; de éppen ezért az ismert szuppresszáció típusok többsége (*suppressiv petite*, *mi*, *conidial*, *mycelial*, *vegetative death* stb.) a *nem suppressiv* jellegűekkel szemben nem tekinthető a nem-kromoszomális genetikai rendszer különös sajátosságának.

Miként a koromoszomális kiegyensúlyozott heterozygotákban a letális mutációk tartósan fennmaradnak, ugyanígy vannak olyan permanens heteroplazmonok, amelyekben a normális és letális nem-kromoszomális determináns

dinamikus egyensúlyban tartósan megmarad. Az *Aspergillus* letális *suppressive red* variánsa vegetatív szaporodással tartósan szómásan hasad, de a homoplazmonos *red* életképtelensége miatt nem alakul ki.

A kromoszomális kapcsolódási csoportok, locusok és allélek felosztására alkalmas funkcionális (komplementálási vagy kompenzálási) próba, valamint a szegregálási próba egyaránt alkalmazható a nem-kromoszomális genetikai rendszerre is. A funkcionális próbával megállapítható, hogy két független nem-kromoszomális mutáció ugyanabban vagy különböző sejtszerkezeti pontokban következett-e be. A szegregálási próbával pedig azt lehet eldönteni, hogy ha a determinánsok lokalizáltsága nem azonos, vagyis a phaenotypus a vad típusét megközelíti vagy azzal azonos, a szóban forgó determinánsok egyugyanazon vagy egymástól független, különböző nem-kromoszomális szerkezeteken vannak-e. Azonban ez utóbbi próbával sem lehet különbséget tenni az egymással kapcsolt locusok rekombinálódása és a nem kapcsoltak átrendeződése között

Plazmotypus-genotypus kölcsönhatások

A génmutációk és plazmagén mutációk gyakran hasonló phaenotypusai, a kromoszomális és nem-kromoszomális eredetű, de megegyező „utánzatok” arra utalnak, hogy a kérdéses phaenotypus kialakulásában mindkét genetikai rendszer valamiképp összeműködik. Ezek a „nucleo-cytoplazmás” kölcsönhatások bizonyos mértékig csoportosíthatók aszerint, hogy a phaenotypus kialakításában a genom vagy a plazmon hatása nyilvánul-e meg jobban. F. von WETTSTEIN (1927) a dominancia és recessivitás, illetve az epistasis és hypostasis fogalmak analógiájára a genotypus és plazmotypus kölcsönhatása mértékének kifejezésére az *ante c e d e n t i a* és *re c e d e n t i a* fogalmakat vezette be. A kölcsönhatások mértéke szerint elkülöníthető a géntől befolyásolt plazmagénhatás, amikor a plazmotypus érzékeny sajátos génhatásokra, a plazmontól befolyásolt génműködéstől, amikor az idegen plazmonra érzékeny gének stabilitása változik meg.

Géntől befolyásolt plazmagénhatás

A plazmotypus és genotypus kölcsönhatások világos esetei azok, amikor bizonyos gének specifikusan befolyásolják a plazmagén hatását, tehát a plazmotypus génhatásra érzékeny.

A *suppressor* gén mutációk a mutáns plazmagénhatását erősen módosítják, azt elnyomhatják, aminek következtében a nem-kromoszomális mutáns phaenotypusa eltűnik, az eredeti normál típus helyreállítódik. A mutáns plazmagén azonban a *suppressor* génnel asszociációban is változás nélkül marad meg és ha a vad alléllal ismét összekerül, a mutáns plazmagénha-

tása rögtön visszaállítódik. A „*suppressor*” fogalma különösen a mikrobiális genetikában jól ismert, minthogy azonban ilyenkor a mutáns *phaenotypus* „elnyomásával” a normál *phaenotypus* állítódik vissza, sokkal kifejezőbb a „*restorer*”, illetve a „*normalizáló*” gén megjelölés.

A *Zea mays* hímsterilitását eredményező mutáns plazmagén hatását kiküszöbölő „*fertility restorer*”, *Rf*-gének hatására a pollen képződése ismét rendes és így a kukoricatermesztés gyakorlatában jelentős hibridek előállításához a hímsteril törzsek fenntarthatók (D. F. JONES 1950). A különböző hímmeddő plazmotypusokat különböző *Rf* gének kompenzálják. Az ms_1 plazmotypusnál két domináns, kiegészítő hatású Rf_1^1 és Rf_1^2 s emellett több más domináns módosító gén állítja vissza a pollen fertilitását. A sporophytonos rendszerű $ms_1 - Rf^1 rf^1$ növényben csaknem 100%-ban fertilis a pollen, míg a gametophytonos hatású $ms_2 - Rf^2 rf^2$ növényben csak kb. 50% a fertilis és 50% az $ms_1 - rf^2$ jellegű léha (D. F. JONES-ék 1957, J. G. BUCHERT 1961).

Aegilops ovata plazmában a *Triticum durum* genomja pollensterilitást eredményez, viszont a *T. dicoides* var. *Kotschyannum* domináns allélje a fertilitást visszaállítja (H. FUKASAWA 1957), ugyanígy az *Aegilops caudata* plazmában a *T. aestivum* genomtól függő pollensterilitást a *T. compactum* normalizáló génje (H. KIHARA 1962).

A *Neurospora poky* és *mi* mutánsok hatását egy *f* gén csak kompenzálja és így részleges cytochrom rendellenességek jelentkeznek (H. K. és M. B. MITCHELL 1956).

A *Chlamydomonas reinhardi augmenter* génje — nem specifikusan — a mutánsok drógtűrése mértékét fokozza (R. SAGER 1960).

A nem-kromoszomális genetikai rendszer stabilitásának géntől befolyásoltságára első adat a *Hordeum* plazmotypus mutációi (M. SO 1921, Y. IMAI 1928). Specifikus génekkel kombinálódva bizonyos plastogének rendkívül mutabilissá válnak; például a *Zea mays iojap* fehérésikolt levelűsége esetében a recesszív *ij* gén hatására irreverzibilis plastidmutációk váltódnak ki, szigorú anyai öröklődéssel és ez változatlanul megmarad az *ij/+* F_1 *phaenotypus*ának az F_2 $+/+$ szegregánsaiban is (M. M. RHOADES 1943). Hasonló a *Nepeta cataria* biparentális tarkalevelűsége a recesszív *mm* génhatás következtében (H. W. WOODS és H. G. DUBUY 1951).

A *Paramaecium aurelia*-ban a *ds* gén vált ki plazmagén mutációkat (R. MALY 1958), míg az *Aspergillus nidulans*-ban az *f* allél *alba* mutációkat (M. MAHONEY és D. WILKIE 1958).

A plazmagének szaporodásának géntől befolyásoltságára egyik legbővebben vizsgált eset az *Aspergillus nidulans red* variánsa (C. F. ARLETT, M. GRINDLE és J. L. JINKS 1962). A *red* variáns különféle génmutációk hatására kétféleképpen változhatik. A főleg morfológiai hatású m_1 génekre a *red* determináns teljesen elnyomja normál homológját, sőt a *red* plazmotypust jellemző letalitás is megszűnik és így tisztán tenyésző *red* *phaenotypusok* ala-

kulnak ki. Ezzel ellentétben az m_2 (spóra színeződési, biokémiai és morfológiai) mutációkra a normál plazmagén szaporodik gyorsabban és stabil, normál típusú szegregáns lép fel.

Plazmontól befolyásolt génműködés

A plazmonra érzékeny gének működésének és stabilitásának változása ugyancsak a plazmotypus-genotypus összeműködését bizonyítja.

A plazmon-genom összeműködés felborulása. Megismételt visszakeresztezésekkel egy fajtának vagy fajnak a genomját teljesen lehet helyettesíteni egy másik genommal. Ez a genom-behelyettesítés azonban csak akkor teljes, ha letalitás vagy különféle versengések a bevitt idegen génekkel a homozygosis elérését nem akadályozzák és ha a plazmon változatlan marad, vagyis pollennel nem történik átvitel. Így lehet kimutatni a plazmon stabilitását. Az evolúció folyamán sok esetben a genom-plazmon annyira koadaptálódott, hogy ha faj vagy rassz kereszteződéssel az eredeti genom megváltozik, a genotypus és plazmotypus harmonikus összeműködése felborul és sterilitás vagy letalitás következik be. Így tehát a plazmon egyben evolúciós izolálódási mechanizmust is képviselhet.

Mivel a genom-plazmon egymáshoz illeszkedésére normális phaenotypus alakul ki, viszont az összeműködés megzavarásakor abnormális phaenotypus jelentkezik, elsősorban faj- és rasszhibridekben lehet a plazmaérzékeny specifikus génhatásokat vizsgálni. Így elemezték a plazmon-genom kölcsönhatásokat az *Epilobium*-nál E. LEHMANN (1918), O. RENNER (1921), J. SCHWEMMLE (1927), majd 1929 óta elsősorban P. MICHAELIS. Az *Epilobium luteum* \times *E. hirsutum* 24-ik visszakeresztezéses utódaiban a phaenotypus teljesen *hirsutum*, de a pollenléhaság 100%-os, viszont a reciprok hibrid már a 3-ik visszakeresztezésre letális. A *hirsutum* Jena rassza plazmonjában az egyéb rasszok genomjának a vegetatív fejlődést szabályozó génhatásai gátoltak és így zavart növényalakok lépnek fel, a *Xanthe* vagy *Attica* plazmonban viszont az idegen genom hímmeddőséget eredményez.

Az *Oenothera Hookeri*-nek *O. parviflora*, *O. biennis* és egyéb fajokkal alkotott komplex hibrideiben a plastid és a kromoszóma komplex kölcsönös egymáshozilleszkedése szintén felborul, ami miatt a levélfesték képződésében zavarok következnek be (R. E. CLELAND 1958 és W. STUBBE 1955).

Plazmontól függő génhatás-módsulások. Egyes gének csak bizonyos plazmonban alakítanak ki sajátos phaenotypust. Így az *Epilobium hirsutum* Kew rasszának *deformatum* génja saját plazmonjában nem fejt ki hatást, viszont a *Wien* és *Giessen* rasszok plazmonjában eltorzult virágot alakít ki (P. MICHAELIS 1939). A *Linum usitatissimum procumbent* \times *tall* rasszhibridje F_2 nemzedékében 3 : 1 arányban hímmeddő egyedek hasadnak ki (a reciprok hibrid utódai mind fertilisek) és további visszakeresztezéssel a

procumbent plazmába a *tall* genomot behelyezve, a pollensterilitás megmarad. Az ilyen egyed *procumbent*-tel újra bekeresztelve az eredeti F_1 -hez hasonlóan ismét fertilis utódot ad (W. BATESON és A. F. GAIRDNER 1921). Hasonló recesszív géneknek idegen plazmától módosulására kialakuló hímeddőség egyéb növényeknél is ismert, például *Nicotiana debneyi* \times *N. tabacum* (E. E. CLAYTON 1950), *Beta vulgaris* (F. V. OWEN 1940), *Allium* (H. A. JONES és A. E. CLARKE 1943) hibrideknél.

A *Streptocarpus* forrtszirmú virágjában csak két porzó fertilis, a másik három staminodiummá átalakult. A *S. Rexii* \times *S. Wendlandii* fajhibrid külalakja rendes, de sok a hiányos magrügy, míg a reciprok hibridben az összes porzó staminodialis és így hímeddő, viszont az ovulumok teljesen termékenyek; a visszakeresztés utódai 1 : 1 arányban hímeddők és fertilisek (F. OEHLKERS 1938). További visszakeresztéssel kiderült, hogy a *Rexii* plazmon a ♀ irányban fejlődést gátolja, viszont a *Wendlandii* plazmon femináló hatású, sőt a porzó átalakulhat carpellummá, pistillummá, ovariummá. A genomplazmon kölcsönhatás magyarázatára H. MARQUART (1964) az operon modellt próbálta alkalmazni. A fajhibridekben a forrtszirmúság is reciprok különbséget mutat, az F_1 hibridek még normálisak, de a *Wendlandii* \times *Rexii* hibrid visszakeresztésére felhasított szirmú egyedek is fellépnek; a két *schiz* allél *Rexii* plazmonban nem manifesztálódik, viszont az idegen *Wendlandii* plazmonban a szirmok széthasadását eredményezi (F. OEHLKERS 1938).

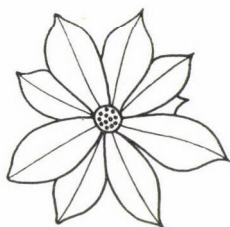
Idegen plazmonra módosulhat a genotípusok stabilitása is. Az *Epilobium hirsutum* mutabilitása a *luteum* plazmában fokozódik (H. STUBBE 1935); az *Aegilops caudata* kalászszíneződésének stabil *B* és *R* génjei *Triticum aestivum* plazmonban gyakran mutálódnak (H. KIHARA 1951).

Plazmától felfüggesztett génhatások. C. CORRENS (1904) klasszikus gynodioecia vizsgálatában megállapította, hogy a *Satureja hortensis* és *Cirsium* fajok hímnős alakjainak utódai mind hímnősek, míg a termős alakoké mind termősek, még a visszakeresztésekben is. A *Cirsium oleraceum* plazmonja gátolja a *C. canum* pollennel átvitt és az androecium kezdeményeket szabályozó gének hatását.

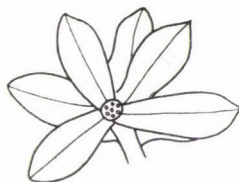
Az *Oenothera Berteriana* egyes génjei *odorata* plazmában szintén fokozatosan inaktíválódnak (J. SCHWEMMLE 1943).

F. von WETTSTEIN a *Funariaceae*-nél mutatta ki az állandó plazmotípus különbségeket, a plazmotípus állandóságát és idegen plazmonban a ♂ genom inaktíválását. A *Funaria hygrometrica* (*Hy*) rasszok reciprok hibridei plazmonos különbséget nem mutatnak, a hasadások tisztán monogénesek. *F. mediterranea*-val (*Me*) a *Hy* kifejezett reciprok különbséget ad, a sporophyton mindig matroclin és ugyanígy a regenerációval nyert diploid hibrid gametophyton is (12. ábra). A *Physcomitrium piriforme* (*Pi*) fajhibridben a *Hy*—*Pi* gametophyton teljesen vagy megközelítően *Hy* phaenotípusú, a *Pi* típusok hiányoznak. Még kifejezettebb a ♂ genom hatásának ez a kiküszöbölése a *F. hygrometrica* \times

Haploid gametophytonok



Physcomitrium piriforme
Pi



Funaria hygrometrica
Hy

Diploid sporogoniumok



Pi²



PiHy

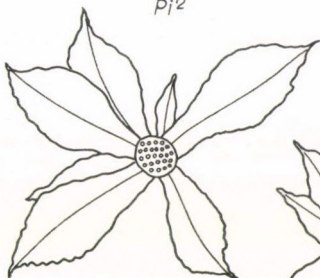


HyPi



Hy²

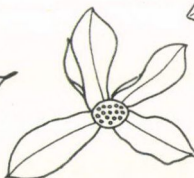
Diploid gametophytonok



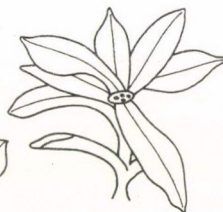
Pi²



PiHy



HyPi



Hy²

Hibrid polyploid sporogoniumok



Pi³Hy



Pi²Hy



Pi²Hy²



PiHy²



PiHy³

12. ábra. A *Physcomitrium piriforme* (Pi) és *Funaria hygrometrica* (Hy) reciprok fajhibrideinek tokalakjai és a diploid hibrid-gametophytonok. A Pi-Hy hibrid polyploid sorozatában a tokalak matroklín kialakulása (F. von WETTSTEIN, 1927, rajzai alapján)

× *Physcomitrella patens* hibridben. A reciprok *Pi—Hy* hibrid is erősen anyai phaenotypusú és *Hy*-val visszakeresztelve 15 éven át a gametophyton phaenotypusa változatlanul megmarad és ugyanígy a regenerálással előállított diploid *Pi—Hy*, triploid *Pi—Hy*² és tetraploid *Pi—Hy*³ mind *Pi* phaenotypusú.

Gombáknál a plazmaérzékeny géneknek két világos esete ismert. *Neurospora sitophila* × *N. crassa* keresztezésben az *aconidialis* és *slow growth* génei-nek a hatását az idegen plazmon felfüggeszti. A conidium képzés a recesszív *ac* gén hatására csak *sitophila* plazmában akadályozott, a *crassa* plazmájában nem. Ugyanígy az *S—s* allélkülönbségekre csak a *crassa* plazmájában alakul ki nagy, illetve kis telep, a fülöpszigeti eredetű rassz plazmájában az *S* inaktíválódik és a telepek kisméretűek lesznek (A. M. SRB 1958).

A genom-plazmon kölcsönhatások vizsgálata algáknál, véglényeknél és állatoknál sejtmagvak átültetésével lehetséges.

Amoeba sejtmagvának klónon belüli átvitelekor a sejtmag rendes működése azonnal megindul, viszont klónok közötti transzferáláskor csak kevés egyed marad életképes. A rövid tartamú sejtmag kicserélés hatását a sejtmag alakja és mérete alapján megállapítva, kimutatható, hogy az *A. discoides* és az *A. proteus* 38, ill. 42 μ -os sejtmagva plazmontól determinált (E. F. DANIELLI 1958). Egy *discoides* plazma + *proteus* sejtmag kombináció éveken át életben marad, a magméret 600 osztódás után is változatlanul a plazmontól determináltságot mutatta, az állat külalakja azonban többé-kevésbé köztes, sőt inkább matroklín lett.

Amphibiumoknál sejtmag kicseréléseket magvatlanított petének másik fajjal történő megtermékenyítésével vagy közvetlen injekcióval lehet kivitelezni (R. W. BRIGGS és T. J. KING 1952, 1956). *Rana silvaticum* cytoplazmába a *R. pipiens* sejtmagvat behelyezve, majd a blastula alakból azt ismét *pipiens* plazmába visszatéve, a fejlődés a gastrula állapotnál megállt, ami a *pipiens* sejtmagnak a *silvaticum* plazmája hatására bekövetkezett permanens megváltozását mutatja (J. A. MOORE 1958); sőt abnormis kromoszóma alakok, aneuploidia is kimutathatók (S. HENNEN 1959).

A genom és plazmon összeműködésének mechanizmusát JINKS szerint úgy képzelhetjük el, hogy a genom és plazmon egymást kiegészítő partnerek a phaenotypus kialakításában. Formálisan tekintve: az *A* géntermék és a *B* plazmatermék együttesen termelik a *C*-t. Ha akár génmutációra, akár plazma-génmutációra az *A* vagy a *B* módosul vagy hiányzik, a *C* termelése is befolyásolódik és ez szembetűnően jelentkezik ebben a kölcsönhatásban. Feltehetően a plazmagén alkotóinak szintézise géntől függő, a plazmagén a géntermékeknek csak hordozó helye, vagy templátja és ezért kell legalább egy proplastidnak vagy centriolumnak mindig jelen lennie. Valószínű, hogy a plazmagén is DNS és így aktivitása a gének aktivitásához hasonló lehet; talán a plastid, kinetoszóma vagy a centriolum képzéséhez szükséges azok saját működése. Más szóval, DANIELLI szerint, a génhatásnak két, egymástól elkülöníthető

szintje van: az egyik a makromolekulák szintézise, ami közvetlen génszabályozás alatt áll, a másik ezeknek a makromolekuláknak funkcionális egységekbe szerveződése, ami viszont gyakran cytoplazmásan szabályozott.

A genom-plazmon kölcsönhatások, különösen a génmutációknak és plazmagénmutációknak azonos phaenotypusai a kromoszomális és nem-kromoszomális rendszerek összeműködésére utalnak. A kromoszomális gének olykor elnyomhatják a plazmagéneket, ez utóbbiak hatása, stabilitása és szaporodása génes szabályozás alatt áll, azaz rendes működésükhöz a gének kooperációja szükséges. Bár a nem-kromoszomális öröklődési esetek többségénél nincs bizonyíték géntől függőségre, de azért még ezen esetekben sem tételezhetjük fel, hogy a nem-kromoszomális komponens független lenne minden génes szabályozástól. Valóban, soha sem bizonyítható bármely rendszernek a függetlensége. Erre utal EPHRUSSI: „bármely sejtelemnek génektől függőségének kimutatása a szóban forgó sejtelem rendes működésébe vagy szaporodásába a kromoszomális rendszer (konstitúció) beavatkozásának teljesen véletlen felfedezésétől függ. Következésképpen, egy látszólagos autonómia mindig annak tulajdonítható, hogy a megfelelő kromoszomális konstitúciót még nem sikerült felfedezni.”

IRODALOM

- BEALE, G. H.: The Genetics of *Paramecium aurelia*. Cambridge: Univ. Press (1954).
- BHAN, K. C.: Cytoplasmic inheritance. — Bot. Rev. **30**, 312—32 (1964).
- CASPARI, E.: Cytoplasmic inheritance. — Adv. Genet. **2**, 2—66 (1948).
- CATCHESIDE, D. G.: The physiology of gene action. — In: Hdb. Pflanzenphysiol. **1**, 1—18, Berlin: Springer Verl. (1955).
- CATCHESIDE, D. G.: Cytoplasmic inheritance. — Nature **184**, 1012—15 (1959).
- CORRENS, C.: Nicht mendelnde Vererbung. — In: Hdb. Vererbungswiss. **2**, 89—132, Berlin: Gebr. Borntraeger (1937).
- EAST, E. M.: The nucleus-plasma problem. — Amer. Naturalist **68**, 289—95 (1934).
- EPHRUSSI, B.: Remarks on cell heredity. — In: L. C. DUNN (ed.): Genetics in the 20th Century 241—62, New York: Macmillian Co. (1951).
- EPHRUSSI, B.: Nucleo-cytoplasmic relations in microorganisms. Oxford: Clarendon Press (1953).
- FINCHAM, J. R. S. and DAY, P. R.: Fungal Genetics. Oxford: Blackwell Sci. Publ. (1963).
- GOLDSCHMIDT, R. B.: Theoretical Genetics. Berkeley and Los Angeles: Univ. Calif. Press (1955).
- GRANICK, S.: Plastid structure, development and inheritance. — In: Hdb. Pflanzenphysiol. **1**, 507—64, Berlin: Springer Verl. (1955).
- GRANICK, S.: Cytoplasmic units of inheritance. — Science **147**, 911—13 (1965).
- HAGEMANN, R.: Plasmatische Vererbung. Neue Brehm-Bücherei, H. 239. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen (1959).
- HAGEMANN, R.: Plasmatische Vererbung. — In: Genetik, Beitr. **4**, Jena: G. Fischer (1964).
- JINKS, J. L.: Cytoplasmic inheritance in fungi. — In: W. J. BURDETTE (ed.): Methodology in Basic Genetics 323—54, San Francisco: Holden-Day Inc. (1963).
- JINKS, J. L.: Extrachromosomal inheritance. Englewood Cliffs, N. J.: Prentice-Hall, Inc. (1964).
- LEDERBERG, J.: Cell genetics and hereditary symbiosis. — Physiol. Rev. **32**, 403—30 (1952).
- MATHER, K.: Genes and cytoplasm in development. — Hdb. Pflanzenphysiol. **15**, 341—67, Berlin: Springer Verl. (1965).
- MICHAELIS, P.: Mütterliche Vererbung. — In: Hdb. Pflanzenzüchtung **1**, 144—49, Berlin: P. Parey (1938).

- MICHAELIS, P.: Cytoplasmic inheritance in *Epilobium* and its theoretical significance. — *Adv. Genet.* **6**, 287–401 (1954).
- MICHAELIS, P.: Plasma-Vererbung. — In: *Hdb. Pflanzenzüchtung* **1**, 140–75, Berlin—Hamburg: P. Parey (1956).
- NANNEY, D. L.: The role of the cytoplasm in heredity. — In: *The Chemical Basis of Heredity*, 134–66, Baltimore: The Johns Hopkins (1957).
- OEHLKERS, F.: Erbllichkeitforschung an Pflanzen. Dresden—Leipzig: T. Steinkopff (1937).
- OEHLKERS, F.: Ausserkaryotische Vererbung. — *Naturwiss.* **40**, 78–85 (1953).
- RHOADES, M. M.: Plastid mutations. — *Cold Spring Harb. Symp.* **11**, 202–207 (1946).
- RHOADES, M. M.: Interaction of genic and non-genic hereditary units and the physiology of non-genic inheritance. — In: *Hdb. Pflanzenphysiol.* **1**, 19–57, Berlin: Springer Verl. (1955).
- RÖBBELEN, G.: Cytogenetik. — *Fortschr. Bot.* **23**, 287–97 (1961).
- SAGER, R. and RYAN, F.: *Cell Heredity*. New York: J. Wiley, Inc. (1961).
- SIRKS, M. J.: Plasmatic inheritance. — *Bot. Rev.* **4**, 113–31 (1938).
- SONNEBORN, T. M.: The role of genes in cytoplasmic inheritance. — In: L. C. DUNN (ed.): *Genetics in the 20th Century* 291–314, New York: Macmillan Co. Inc. (1951).
- WILKIE, D.: *The Cytoplasm in Heredity*. London: Methuen Co. Ltd. (1964).

TERMÉSZETES NÖVÉNYI POPULÁCIÓK GENETIKAI VIZSGÁLATA

JANKÓ BÉLA

MTA Botanikai Kutató Intézet, Vácrátót

I. Bevezetés

A molekuláris genetikai kutatások eredményei gyökeresen megváltoztatták a gén szerkezetére és működésére vonatkozó ismereteinket és elgondolásainkat. Elegendő utalnunk arra, hogy a klasszikus gén-fogalom a molekuláris genetika mai állása mellett már nem alkalmas a genetikai alapjelenségek leírására. A gén nem tekinthető mutációs egységnek, mert a génen belül a DNS-helix bármely pontján bekövetkezhet spontán vagy indukált szerkezeti változás. Számos új adat és megfontolás (pseudoallelia, pozíció-effektus, cisz-transz heterozigózis stb.) alapján pedig már rekombinációs és funkcionális egységként sem kezelhetjük többé a gént. Különösen hangsúlyozottan jut érvényre ez a felismerés többek között JACOB és MONOD operon-elméletében.

Van azonban a genetikának néhány olyan kutatási területe, ahol egyelőre még a klasszikus gén-fogalmat használjuk a jelenségek leírására. Ez a helyzet addig nem változik meg, amíg molekuláris szinten is meg nem születnek azok az új felismerések és átfogó egyszerűsítések, melyek lehetővé teszik a szerveződés magasabb szintjein alkalmazható új gén-modell megalkotását. Lehet, hogy ettől már nem vagyunk messze, de a kvantitatív jellegek genetikája, különösen pedig a populáció- és evolúció-genetika egyelőre még kénytelen a klasszikus gén-modellt használni. Szükségeit ez a modell természetesen csak részben, a szerveződés magasabb szintjein elégíti ki, ugyanúgy, mint ahogy pl. a klasszikus atom-modell is csak részben, bizonyos egyszerűsítésekkel és a jelenségek felszínén maradván alkalmazható a bonyolultabb kémiai reakciók leírására.

A természetes populációk genetikai vizsgálatának ismertetése előtt célszerű rövid áttekintést adni a populáció-genetika fejlődéséről és főbb tételeiről. A klasszikus populáció-genetika a klasszikus gén-modellre építve a Mendel-szabályokból vezette le a maga tételeit és alkotta meg matematikai populáció-modelljeit. Az ismert Hardy—Weinberg-szabály az első ilyen általánosítás: a populáción belül az egymást követő nemzedékekben az allél gének relatív gyakorisága állandó marad, ha a megtermékenyülés szabad és véletlenszerű, nem lép fel mutáció, nincsen szelekció és gén-beszivárgás sem következik be.

Ennek az alapnak a továbbfejlesztése elsősorban Sz. CSETVERIKOV (1926), RONALD A. FISHER (1930), J. B. S. HALDANE (1932) és SEWALL WRIGHT (1931) nevéhez fűződik. Matematikai módszerekkel vezették le a gén-gyakoriság egyensúlyi helyzetének változását adott mutációs gyakoriság és szelekciós koefficiens esetében, autogámia hatására, haploid szervezeteknél, vizsgálták a szelektív megtermékenyülés populáció-dinamikai következményeit, a letális faktorok sorsát stb. Ezek a vizsgálatok azonban igen sok kikötésre és feltételezésre épültek. Leglényegesebb volt a gének funkcionális függetlenségének posztulálása. A természetes populációk dinamikáját vizsgáló genetikusok — elsősorban TH. DOBZHANSKY, E. B. FORD, K. MATHER, N. W. TIMOFEEF-RESSOVSKY, J. HUXLEY, R. GOLDSCHMIDT, N. P. DUBININ építették tovább a populációk genetikai vizsgálatát, kifejlesztve azokat a tételeket, melyeket E. MAYR (1959) a genetika „relativitás-elméletének” minősített. A populációgenetikának ez az új szakasza már a gének közti kölcsönhatások fontosságát hangsúlyozza a populációk konkurrenciá-képessége, alkalmassága, „fitness”-e szempontjából. A kromoszómákban kapcsolt gének nem egyenként, hanem koadaptált komplexként jutnak egyik nemzedékből a másikba. A populáció gén-állománya sem egyszerűen a gének összessége, hanem a természetes szelekció által összehangolt, harmonikus, koadaptált „gén-pool”, mely az adott környezeti feltételek közt biztosítja a populáció maximális adaptáltságát, fitnessét, s egyben stabilitását is. Amíg a koadaptáció jelentőségének felismerése S. WRIGHT (1931) és TH. DOBZHANSKY (1950) nevéhez fűződik, addig a „genetika relativitás-elméletének” másik alaptételét, a kiegyensúlyozott polimorfizmus mechanizmusát és populáció-dinamikai szerepét R. A. FISHER (1931) vezette le, majd DOBZHANSKY és LEVENE (1951) természetes és kísérleti *Drosophila* populációk vizsgálata alapján igazolta. Beigazolódott, hogy az allogám populációk heterozigotásan nagyszámú recesszív „káros” gént tartalmazhatnak, melyek egyrészt biztosítják a populáció nagyfokú hibriditását és az ezzel járó hibrid vigort, másrészt egyik vagy másik rekombinációs vagy populáció-dinamikai mechanizmus segítségével lehetővé teszik a populáció rugalmas és gyors alkalmazkodását a környezeti feltételek kisebb-nagyobb mértékű ingadozásaihoz. A mutáció, rekombináció és szelekció, mint a mikroevolúció tényezői is egyrészt a populáció koadaptálódott gén-pooljának módosításával, másrészt a polimorfizmus bővítésével vagy szűkítésével befolyásolják a populációk sorsát. Az említett evolúciós tényezők hatásmechanizmusa rendkívül változatos. Tulajdonképpen e hatásmechanizmusok vizsgálata képezi a populáció-genetika tárgyát.

A vizsgálatok — miként a klasszikus és az új populáció-genetika kialakulásának fenti futólagos áttekintése is mutatta — három irányban folynak. Egyrészt a klasszikus populáció-genetika lerakta alapokon tovább folytatódik a matematikai populáció-modellek kidolgozása és elméleti továbbfejlesztése. E modellek azonban még mindég sok feltételezésre épülnek és csak a legeggy-

szerűbb populáció-típusokra alkalmazhatók. A képletekbe behelyettesítendő tényleges értékek nagyságrendjével kapcsolatban is csak nagyon kevés adat áll rendelkezésünkre. Ennek ellenére elektronikus számítógépek alkalmazásával ma már lehetőség nyílik a matematikai populáció-modellekkel leírt egyes populáció-dinamikai folyamatok szimulálására is. A matematikai populáció-genetika tárgykörét számos újabb kézikönyv ismerteti (LI 1955, MORAN 1962, LE ROY 1960 stb., rövid magyar nyelvű összefoglalás: GYÖRFFY 1959—1964).

A populáció-modellek ellenőrzésének másik lehetősége a szintetikus kísérleti populációk, valamint a természetes populációk vizsgálata. A kísérleti populációk (elsősorban a *Drosophila* tenyészetek) igen gazdag anyagot szolgáltatnak, elsősorban DOBZHANSKY és munkatársainak vizsgálatainak során. Ezekkel a vizsgálatokkal kapcsolatban is felmerül az a probléma, hogy a kísérleti populációk zárt egységek, melyek analógjai a természetben rendkívül ritkán fordulnak elő (MAYR 1959). Ezért a kapott adatok ismét csak számos fenntartással alkalmazhatók a természetben végbemenő populáció-genetikai folyamatokra. Ezért nem nélkülözhető a természetes populációk elemzése, mely az utóbbi évtizedben lendült fel különösen intenzíven. Számos irányban, a legkülönbözőbb fajok vizsgálatával és nagyon eltérő pontossággal gyűjtött adatok tömege segíti a biológiai alkalmazkodás, az evolúció mechanizmusának megismerését és annak a számtalan útnak-módnak feltárását, melynek eredménye az élővilág fel sem mérhető változatossága és folytonos, soha nem szünetelő átalakulása. Jelen közlemény a természetes növényi populációk vizsgálatát elsősorban a virágosokra szorítkozva kívánja ismertetni.

Mielőtt erre rátérnénk, nem halasztható tovább a populációk fogalmának meghatározása. Ez majdnem olyan nehéz, mint a faj defineálása. A klaszikus populáció-genetika alapegysége a pánmiktikus populáció, vagyis a rendszerint egy fajhoz tartozó szervezetek olyan csoportja, melynek tagjai teljesen véletlen szerint párosodnak, mely elméletileg végtelen nagy, de legalábbis akkora, hogy a gén-állományát alkotó gének összes elméletileg lehetséges kombinációja már egy nemzedékben megvalósulhat. Gyakorlatilag ez egyenlő a végtelennel. Az effektív populáció-méret akkora, melyen belül ténylegesen végbemegy a szabad rekombinálódás. Ez a méret igen tág határok közt ingadozik és a szaporodásmódtól, illetve a gaméták terjedési módjától függ; évelő növényfajban lényegesen nagyobb lehet, mint a rokon egyéves fajban, s befolyásolja pl. a magvak terjedési módja és nyugalmi periódusának hossza is.

A magasabbrendű növények természetes populációinak elhatárolása csak az effektív populáció-méretet meghaladó, összefüggő, nagy állományokban és klines variáció-mintázat esetében okoz nehézséget. Egyébként a közös termőhely és származás, illetve a genetikai rokonság tekinthető a természetes populáció fő kritériumának. Az ökológiailag különálló nichekre tagolt területen rendszerint ökológiai izoláció, gyakran genetikai izoláció is indokolja az egyes állományok önálló populációként való kezelését.

II. Módszertan

A természetes populációk vizsgálata csak akkor szolgáltat az evolúciógenetika számára is használható eredményeket, ha felöleli a populáció genetikai rendszerének és variáció-mintázatának lehetőleg mennél részletesebb elemzését, másrészt ha az elemzési módszerek alkalmasak a populáció genetikai szerkezetének részletes feltárására.

A) *A genetikai rendszer vizsgálata*

A genetikai rendszer azoknak a genetikai tényezőknek az összessége, melyek a rekombinálódás mértékét, irányát meghatározzák. Ide sorolandók: 1. a szaporodásmód, ezen belül elsősorban az auto- és allogámia aránya; 2. a kromoszomális rekombináció tényezői: kromoszómaszám és chiasma-gyakoriság, vagyis a rekombinációs index értéke, a rekombinálódást korlátozó strukturális tényezők stb. A genetikai rendszerrel kapcsolatos kérdésekre a vizsgálati eredmények ismertetésénél még visszatérünk.

B) *A variáció-mintázat elemzése*

A variáció-mintázat elemzése a populációt alkotó egyedek morfológiai, fiziológiai és biokémiai bélyegeinek vizsgálatából, az egyes típusok gyakoriságának megállapításából áll. Mivel ezek a jellegek 1. mint a fenotípus elemei, hosszú reakciólánc és a szerveződés különböző szintjein érvényesülő bonyolult kölcsönhatások végtermékei és 2. egymással és a termőhely ökológiai viszonyaival gyakran szoros korrelációban állnak, itt igen jelentős, de gyakran elhanyagolt módszertani nehézségek lépnek fel. Ezek egy részét a következőkben ismertetjük, másik részére szintén az eredmények ismertetésénél, az egyes vizsgálatokkal kapcsolatban fogunk visszatérni.

C) *Elemzési módszerek*

1. *Mintavétel.* A természetes populációk létszáma igen széles határok közt ingadozhat. Kisebb állományoknak valamennyi egyedét feldolgozzuk, kivéve azt az esetet, ha vegetatív szaporodásból eredő klónokkal van dolgunk. Nagyobb populációkból akkora mintát kell venni, amely jól képviseli a populáció teljes variációs skáláját. Gén-gyakoriság vizsgálathoz több ezer növény vizsgálata mindenképpen szükséges. Szaporodásmód, genetikai rendszer vizsgálatához jóval kevesebb is elég lehet, kivéve, ha kromoszomális aberrációk gyakoriságát kívánjuk megállapítani.

A mintavétel módja olyan legyen, hogy a szubjektív hibát mennél kisebbre csökkentsük. Pl. előre kitzűzött egyenes mentén egyenlő távolságra levő, vagy hálózat metszéspontjaira eső töveket vagy rács-elrendezésből

véletlen számok szerint kijelölt parcellák töveit vizsgáljuk meg. Ökológiailag mozaikos területen lehetőleg egységes foltokat körülhatárolva, mindegyik foltról külön-külön veszünk elegendő számú mintát. Magától értetődik, hogy azonos fejlettségű egyedeket, s ezeken belül is összehasonlítható értékű szerveket (pl. azonos szintmagasságú leveleket, egyforma fejlettségű virágokat stb.) kell vizsgálnunk. Röviden: a minta homogenitását maximálisra kell emelnünk, hogy a statisztikai feldolgozás hibáit minimálisra csökkentjük. Élvelő fajokban igen hasznos, ha egymás után több éven át megismételt gyűjtésre van lehetőség. Populáció-dinamikai vizsgálatokhoz az 5–10 vagy 20 éven át rendszeresen megismételt mintavétel nélkülözhetetlen.

2. *Statisztikai feldolgozás.* A vizsgált bélyegek populáción belüli eloszlásának jellemzéséhez vagy a különböző populációk eloszlás-mintázatának összehasonlításához nagyszámú statisztikai feldolgozási módszer áll rendelkezésre. Egyszerűbb esetekben, kevés jelleg vizsgálatánál megfelel a variancia-kovariancia elemzés, diszkriminancia-számítás, míg több jelleg és főként megfelelő munkaerő és számológép kapacitás esetén többváltozós regresszió elemzés stb. is szóba jöhet. Irányelvül szolgáljon, hogy inkább kevesebb, de biológiai megfontolások alapján jól kiválasztott bélyeg behatóbb statisztikai elemzésével hamarabb célhoz érünk, mint túl sok, bizonytalan értékű bélyeg felületes átvizsgálásával és feldolgozásával. Ezzel kapcsolatban az eredmények ismertetésénél még lesznek megjegyzéseink.

3. *Az adaptív norma megállapítása.* A fenotípusos reakciónorma vizsgálata árul el legtöbbet a populációt alkotó genotípusokról, vagyis a populáció genetikai szerkezetéről. Az adaptív értékű fiziológiai, esetleg morfológiai bélyegek variációs skálájának megállapítására jelenleg még a transzplantációs kísérletek a legalkalmasabbak. Ez abból áll, hogy a különböző populációkból vett elegendő nagyságú, tehát lehetőleg azok teljes variációs skáláját képviselő mintákat azonos klíma- és talajviszonyok között, egymás mellett neveljük fel („uniform garden”). A további bővítés lehetőségei: ugyanazon anyag párhuzamosan beállítva 1. többféle talajon, azonos klímában; 2. azonos talajon, többféle klímában; 3. többféle talajon, többféle klímában. Az ilyen komplex kísérlet természetesen csak ideális munkafeltételek mellett valósítható meg és csak több évtizedes kutatási program részeként, szórványosan fordul elő. A jól megépített és széles skálájú fitotronok is alkalmasak ilyen kísérlet lefolytatására, de a technikailag fogyatékos, egyenletes eloszlású fény-, hőmérsékleti és légáramlási viszonyokat nem biztosító kis klímafülkék, „törpe” fitotronok erre a célra nem felelnek meg. Még az egyszerű „uniform garden” kísérleteknek is legtöbb esetben az a fogyatékosága, hogy a tenyészkert talaja, mikroklimája nem egységes, másrészt a minta szinte mindég csak véletlenül kiemelt töredékét képviseli az eredeti populáció teljes variációs skálájának. Az ebből eredő veszélyekről az eredmények ismertetésénél és a genetikai drifttel kapcsolatban még lesz szó.

III. Újabb eredmények

Az alábbi összefoglalás egyáltalán nem törekszik teljességre. Inkább a felvetődő kérdések szerint csoportosított kritikai ismertetés a célja, a problematikus következtetések, vitatható megállapítások és adatok kiemelésével. Az ismertetést az evolúció-genetika főbb fejezetei szerint csoportosítjuk.

1. Szaporodásmód és genetikai rendszer

A virágos növények *szaporodásmódja* rendkívül sokféle. Az alábbi csoportosítás csak a szélső típusokat sorolja fel, a közbeeső átmeneti vagy vegyes típusokat egyszerűség és áttekinthetőség céljából elhagyja.

A) Amphimixis (Ivaros szaporodás)

a) szabályos meiosissal;

szélső típusai: autogámia
allogámia

b) szabálytalan meisoissal;

aneuploidia
auto- és alloplodia különféle típusai
transzlokációs heterozygozis típusai

B) Apomixis (Ivartalan szaporodás)

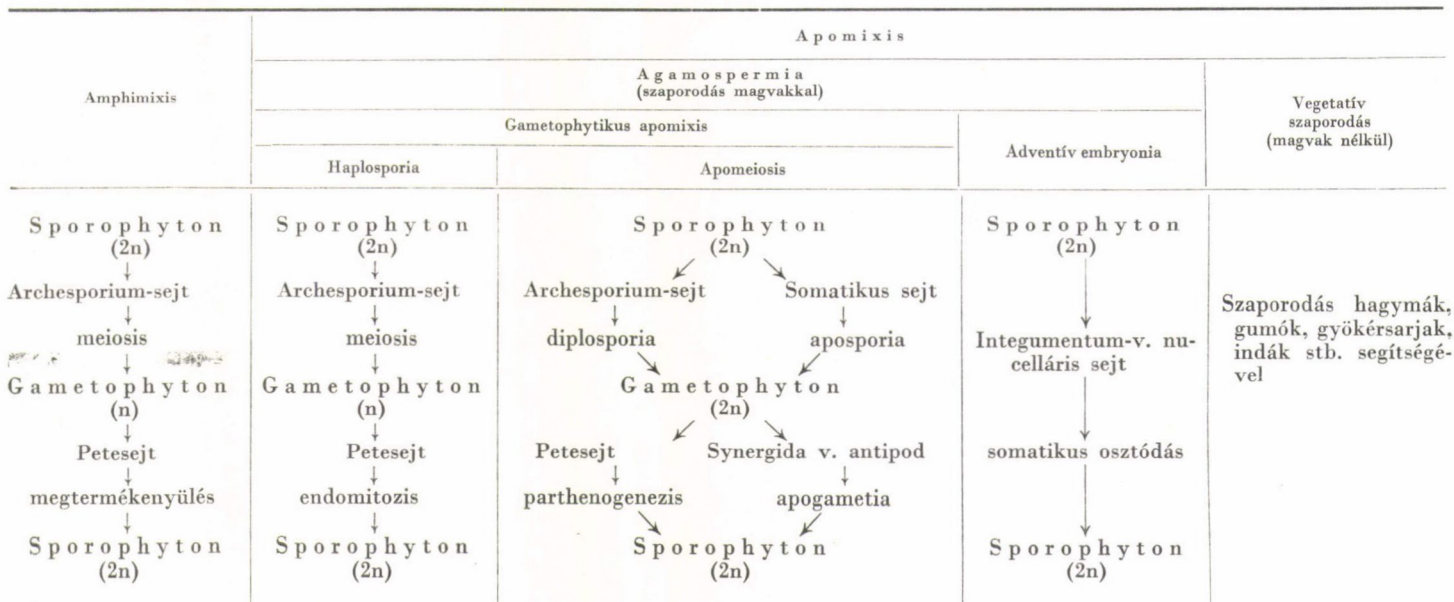
Az ivartalan szaporodás folyamatait az ivaros szaporodással összehasonlítva, részben STEBBINS (1950) nyomán, az 1. táblázatban foglaltuk össze.

Az amphimixis redukciójában első lépésként csak a megtermékenyülés kiküszöbölődik ki. Egyébként normális haploid gametophyton fejlődik (haplosporia), mely vagy haploid sporophytonná alakul („non-recurrent” apomixis vagy haploid parthenogenesis), vagy pedig autonóm módon, esetleg a pollentömlők hormonjainak hatására diploidizálódva fejlődik tovább sporophytonná. Ez utóbbi esetben tehát a nemzedékváltkozás szabályos, de a megtermékenyülést az endomitózis helyettesíti (JEFFREY 1948).

A sporophyton-gametophyton-sporophyton ciklus szabályosan alakul a meiosis részleges vagy teljes kiküszöbölése (apomeiozis) esetében is. Ennek két válfaja: a diplosporia és aposporia közt nem lehet éles határt vonni. A makrospora anyasejt fejlődhet tipikus archesporium-sejtből (diplosporia), szomatikus jellegű chalaza- vagy nucellus-sejtből (aposporia), vagy átmeneti jellegű és helyzetű sejtből (semiaposporia). Bármilyen sejtből alakul is ki a makrospora anyasejt s ebből a diploid gametophytont képviselő embryozsák, ennek további sorsa kétféle lehet: vagy a petesejt fejlődik sporophytonná (diploid parthenogenesis), vagy pedig valamelyik synergida- vagy antipod-

1. táblázat

Virágos növények ivaros és ivartalan szaporodásmódjai



sejtből lesz embryum (apogametia). Ez a fejlődés vagy autonóm, vagy pedig szükséges hozzá a beporzás és a pollentömlő ingerhatása (pseudogamia). Gyakori eset, hogy az endospermium fejlődéséhez van szükség a beporzásra és a poláris sejtmag megtermékenyítésére. Ez esetben tehát az endospermium genetikai alkata más, mint az embryumé, ami nem közömbös az embryum fejlődése és hibrid vigorja szempontjából (pl. egyes *Rubus* fajokban: HASKELL 1957).

A nemzedékváltakozás redukcióját jelentő adventív embryonia a gametophyton nemzedék kiküszöbölődésével jön létre. A magkezdemény egyik integumentum- vagy nucellus-sejtjéből közvetlenül, mitotikus osztódások sorozatán keresztül fejlődik ki az embryum.

Az ivaros szaporodás teljes redukcióját a magvakkal való szaporodás kikapcsolódása jelenti. A szaporodást erre a célra módosult vegetatív szervek szolgálják. Az ivaros szaporodás fent vázolt fokozatos redukciója az evolúciógenetika szempontjából azért lényeges és a természetes populációk vizsgálatánál azért kell erre külön figyelmet fordítanunk, mert a visszafejlődéssel párhuzamosan nemcsak az egyedek, hanem a populáció szintjén is csökkennek a rekombinációs lehetőségek. A részletekre vonatkozóan egy korábbi összefoglalásra utalhatunk (JANKÓ 1959—1964).

Az ivaros szaporodás két szélső típusa: az autogámia és allogámia közti átmeneti fokozatok széles skáláját tovább módosíthatja a bipoláris vagy multipoláris inkompatibilitás valamelyik típusa. Részletesebb ismertetés szintén az előbb említett összefoglaló közleményben található. Az evolúciógenetika, illetve a populációk vizsgálata szempontjából az a lényeges, hogy a bipoláris inkompatibilitás nagyobb határfokkal küszöböli ki az esetleges autogámiát, mint a multipoláris rendszer. Utóbbi viszont az erősen lecsökkent létszámú populációk fennmaradását sikeresebben szolgálja, mint a bipoláris inkompatibilitás.

Az inkompatibilitással kapcsolatos újabb vizsgálatok közül a *Narcissus tazetta* populációk elemzése adott igen érdekes eredményt: a distylia multialléles inkompatibilitással társult a vizsgált populációban (DULBERGER 1964). Az *Oenothera biennis* vizsgálata azt mutatta, hogy a különböző populációk inkompatibilitási alléljai nem mindig identikusak (STEINER 1957, 1964).

Az autogámiát teljesen kizáró kétlakiság és a hímnősség közti átmenetek jól ismertek. Mivel kis populációkban a természetes szelekció a kétlakiság ellen irányul, az autogámia gyakoriságának emelkedése pedig a homozygozizs fokozódása miatt a populáció beltenyészteses leromlásához vezethet, az evolúciógenetika szempontjából nagyon lényeges volna kétlaki populációkban a hímnős és átmeneti típusok gyakoriságának vizsgálata. Ezzel kapcsolatban további adatok a korábbi összefoglalásban találhatóak (JANKÓ 1959—1964).

A citoplazmás hím- vagy nő-sterilitás a populáció szintjén az inkompatibilitás és a kétlakiság hatásához hasonló befolyást fejt ki a rekombinálódásra.

Természetes populációkban állandó gyakorisági szinten biztosítja az allogámiát (LEWIS 1941, DARLINGTON 1958, EDWARDSON 1956).

A genetikai rendszer fontos tényezője a kromoszómaszám és a chiasmagyakoriság, illetve e két érték szorzata: a rekombinációs index. Mennél nagyobb ez a szorzat, annál nagyobb nemzedékenkénti gyakorisággal keletkeznek a populációban új rekombinánsok, vagyis az új génmutációk fitness-módosító hatása annál többféle gén-háttérben kerül kipróbálásra. A természetes populációk citológiai-karyológiai vizsgálatával kapott adatokat ebből a szempontból is nagyon érdemes behatóan elemezni.

Lényeges, hogy a genetikai rendszer és különösen a szaporodásmód egy fajon belül sem mindig azonos. Közismertek például egyes fajokban az eltérő kromoszómaszámú rasszok. Az agam komplexek (amphi- és apomiktikus fajokból álló genusok; BABCOCK és STEBBINS 1938; bővebben lásd STEBBINS 1950) diploid tagjai általában ivarosán szaporodnak, a poliploid fajok apomiktikusak. Ilyenek pl. a *Poa*, *Rubus*, *Potentilla*, *Parthenium*, *Taraxacum* nemzetségek. Ez az általános szabály azonban nem mindig érvényes. Tovább bonyolítja a helyzetet az ún. parciális apomixis: a növény a virágzás kezdetén amphimiktikus virágokat is hoz. Amphimiktikus fajok hibridjei gyakran apomiktikusan szaporodnak. Új ilyen adat a *Chloris* nemzetségből (ANDERSON, D. 1965): a fajhibridek a pollen sterilitása ellenére jól kötnek magot az apomixis révén. Nincs kizárva ez a lehetőség egyes jó magkötő, steril pollenű hazai *Linaria* hibrid állományokban sem (JANKÓ, nem publikált adat). Kifejezetten allogám fajoknak lehetnek autogám populációi. A *Darwinia* fajokban a kilógó, hosszúbibés állományok allogámok, a rövidbibésék autogámok (BRIGGS 1964). Az általában allogám *Clarkia xanthiana* két ökológiailag szegély-helyzetű kis populációja autogámnak bizonyult (MOORE és LEWIS 1965). A kaliforniai *Clarkia exilis* populációk módszertanilag kifogástalan elemzése 44,5%-os allogámiát állapított meg (VASEK 1964, 1965). A *Thlaspi alpestre* populációkban a protogynia ugyan az allogámiát szolgálná, ennek ellenére 95%-os autogámiát állapított meg RILEY (1956). A homozigoták aránya a populációkban ennek megfelelően magas, viszont a populációk közt jelentős variáció-mintázat különbségek vannak, mely a genotípusos differenciálódást is tükrözi. A populációk közti alkalmi kereszteződések, főként pedig a szétszóródó magvak útján azonban rendszeresen képződnek új rekombinánsok is.

Az allogámiát teljesen kiküszöböli a zártan virágzás (cleistogamia). Ennek gyakorisága és mértéke nemcsak az időjárástól függ, hanem populációnként is változik, pl. a *Lespedeza* (FRYXELL 1957), *Bromus carinatus* fajokban (HARLAN 1954a, 1954b). Az új-zélandi alpesi *Gentiana bellidifolia* egyes populációiban gynodioeciát állapítottak meg szabályos 3:1 hasadással és heteromorphia kíséretében (BURROWS és HOBBS 1964). A kétlakiságnak szabályosan mendelező öröklésmenetben 1:1 ivar-aránnyal kellene együttjárnia. GODLEY (1964) vizsgálatai szerint azonban Új-Zélandon 16 megvizsgált faj közül 10 faj

természetes populációiban a porzós egyedek, egyben a termősök voltak többségben és csak 5 fajnál talált közel 1:1 ivar-arányt.

A szaporodásmód vizsgálatának mellőzése téves következtetések forrása is lehet. Pl. a *Festuca* és *Holcus* nemzetségben gyakori apomixis miatt a populáció nagyon kevés genotípusból áll, hiszen az apomixis éppen a legalkalmasabb genotípusoknak „nagysorozatú” termelését biztosítja. Ezeket a populációkat a populáción belüli nagyon csekély szóródás, statisztikai homogenitás jellemzi és a populációk közti csekély különbségek igen szignifikánsnak mutatkozhatnak. Ez a „feltűnő” szignifikancia — HARBERD (1958) véleményével ellentétben — a populációknak fontos jellemzője lehet.

A genetikai izolációs mechanizmusok rendkívül sokfélék lehetnek és gyakran már a populációk közt is felépülnek. A már említett citoplazmás sterilitás szerepelhet izoláló faktorként. A mechanikai izoláló tényező lehet egylépéses mutáció okozta méretváltozás is: pl. a *Salvia* nemzetségben a nagyon jelentős virágméret különbségek miatt a beporzó rovarok specializációja biztosítja az izolációt (GRANT és GRANT 1964). Fiziológiai izoláció: lethális jelentkezését mutatta ki COOK (1962) az *Escholzia californica* allogám populációi közt, melyet a kompatibilis kombinációkban viszont igen bőséges magkötés ellensúlyozott. A *Mimulus guttatus* komplex tagjai közt VICKERY (1964) három izoláló tényezőt állapított meg; csökkent magkötés, fejlődési zavarok, kezdve a rossz csírázással, valamint az F_2 -től kezdve a hibrid leromlás miatt nem keletkeznek hibrid populációk.

2. Kiegyensúlyozott polimorfizmus

Permanens hibriditás

Ha egy letális recesszív mutáció heterozigotásan növeli a fitnesszt (hibrid vigor), akár közvetlen pleiotrop hatás révén, akár a vele szorosan kapcsolt kedvező gének közvetítésével, akkor pánmiktikus populációban, a homozigota recesszívek kisselektálódása ellenére az ilyen mutáció jelentős gyakorisággal rögzíthető. A heterozigoták hibrid vigorja révén tehát a populáció génpooljában sok káros recesszív is lesz. Természetes populációkban erre számos adatot találtak. Így egyes izraeli és ausztrál *Dactylis glomerata* populációkban nagy százalékban fordulnak elő albino csíranövények. Pl. a Jeruzsálem környéki populációk 12–15%, sőt egyesek 26–30% albino utódot hoztak. A magas albino-gyakoriság bizonyos talajjellegekkel is korrelációban állt (APIRION és ZOHARY 1961). Ez a tény csak a heterozigoták szelekciós előnyére épülő kiegyensúlyozott letalitással magyarázható (külön meg kell említeni ezeknek a vizsgálatoknak módszertanilag kifogástalan lebonyolítását). Hasonló eredményt kaptak ausztrál populációkban is (CURRAN 1963), de ebben az esetben az adatok megbízhatóságát egyrészt az anyag botanikus kert szarmazása

csökkenti, másrészt az a körülmény, hogy a Canberrából származó anyagot Írországból vizsgálták.

A letális faktorokra épülő kiegyensúlyozott polimorfizmus és a struktúr-heterozigózis érdekes kombinációja ismeretes az *Oenothera* fajok egy részénél. Ezekben a kromoszóma szerelvény valamennyi tagjára kiterjedő transzlokációk miatt a meioziszban a homológ kromoszómarészek párosodása zárt gyűrű alakjában történik és a pólusokra minden esetben ugyanazok a kromoszóma-együttesek kerülnek: egyik pólusra az alfa-, másikkra a béta-komplex 7 kromoszómája. Az egy komplexhez tartozó 7 kromoszóma génjei tehát úgy viselkednek, mintha egyetlen kapcsolódási csoportot képeznének. A hibridben csak kétféle: tisztán anyai és tisztán apai géneket tartalmazó gaméták képződnek. A komplexekben lokalizált letális faktorok miatt a homozigóta, tehát azonos komplexeket tartalmazó zigoták eliminálódnak, csak a heterozigóta utódok lesznek életképesek. Ez a mechanizmus, melynek felfedezése RENNER nevéhez fűződik, számtalan nemzedéken át biztosítja a populáció permanens hibriditását. Mintegy konzerválja a hibrid vigort. A letális faktorokon kívül inkompatibilitási gének is hozzájárulhatnak a permanens hibriditás biztosításához (STEINER 1956, 1957, 1964).

Másféle típusú kiegyensúlyozott heterozigózist biztosító mechanizmus működik a *Leucopogon juniperinus* populációkban (SMITH—WITHE 1955). A populáció tisztán triploidokból áll. Ezek rendszeresen és egyenlő számban termelnek haploid és diploid gamétákat, de csak a haploid pollen és a diploid embriózsák életképes, így mindig újra csak triploid zigoták képződhetnek. Ebben a fajban tehát a komplementer gametikus letalitás biztosítja a permanens hibriditást és triploiditást. Hasonló eset ismeretes a *Rosa canina* komplex pentaploid kistajainál is (BLACKBURN és HARRISON 1921, cit. in STEBBINS 1950).

3. Génvándorlás (*gene flow*)

Ha az egymással érintkező vagy egymást átfedő populációk közt nincs teljes izoláció, vagy az valamilyen okból gyengül, akkor a gének kisebb-nagyobb gyakorisággal egyik populációból a másikba juthatnak. A génvándorlás az izoláció mértékétől, az F_1 fertilitásától és a visszakereszteződés gyakoriságától függően lehet egyirányú vagy kölcsönös, szórványos vagy intenzív. Eszerint a génvándorlásnak a következő fő típusait különböztethetjük meg:

1. Génbeszivárgás: egyirányú jelentős mérvű génvándorlás, mely akkor lép fel, ha az izoláció nem túl erős és a gyengén fertilis F_1 az egyik szülővel könnyen visszakereszteződik.

2. Génáramlás: kétirányú, jelentős mérvű génvándorlás, melynek előfeltétele a nem tökéletes izoláció és a gyengén fertilis F_1 mindkét irányban könnyű visszakereszteződése.

3. Génkicserélődés: kétirányú, kismértékű génvándorlás közel teljes izoláció esetén, ha a szórványosan megjelenő F_1 egyedek sterilek, de mindkét szülővel ismételten visszakeresztezhetőnek.

4. Introgresszív hibridizáció: egyirányú, kismértékű génvándorlás, közel teljes izoláció esetén, ha az F_1 csak az egyik szülővel tud ismételten visszakereszteződni.

A génáramlás következménye: hibrid raj kialakulása, mely szélsőséges esetben a két populáció egybeolvadásához vezet. A génbeszivárgás eredményeként a jövevény gének lassanként teljesen telítik a befogadó populációt, melynek génállománya végül nagymértékben hasonló összetételű lesz a szaturáló populáció génállományéhoz. A kölcsönös génkicserélődés hatása hasonlít a mutációkéhoz és a populációk új genetikai összetétele aszerint alakul, hogy a kicserélt gének az új génhátterben milyen szelektív értékkel rendelkeznek. Az introgresszív hibridizáció csak a befogadó populáció génállományát gazdagítja. A génkicserélődés és az introgresszió a rekombinálódás által új adaptív képességeket is kölcsönözhet a befogadó populációknak (ANDERSON és STEBBINS 1954, BAKER 1953, STEBBINS 1959a).

A génvándorlás eseteinek ez a csoportosítása csak a fő típusokat jelöli meg. A természetben nem mindig lehet eldönteni, hogy az észlelt jelenség melyik típushoz áll közelebb. Ezért elég gyakori a jelenségek téves megítélése, sőt az is előfordul, hogy minden távoli (fajok, alfajok közti) kereszteződést introgresszióknak minősítenek (BOBROV 1963), holott annak éppen az egyirányú ismételt visszakereszteződés a lényege, melynek következtében az introgresszióknak nagyon hasonlítanak az egyik szülőhöz és csak néhány bélyeg árulja el az introgresszió nyomait.

Az eddigi vizsgálatok azt mutatják, hogy a génvándorlás igen lényeges szerepet tölt be a populációk evolúciós értékű megváltozásaiban. Különösen az introgresszióval kapcsolatban jelent meg sok közlemény. A legkülönbözőbb fajokhoz tartozó populációkban mutatták ki az egykori kereszteződés és számos visszakereszteződés nyomait. A jelenség felfedezése és vizsgálati módszereinek kidolgozása ANDERSON nevéhez fűződik (összefoglalás: ANDERSON 1949, 1953c, 1957b). Természetes populációkban az introgresszió kimutatása a variáció-mintázat vizsgálatával és a hibrid index számítás segítségével történik. A variáció-mintázat elemzésekor elsősorban azokat a megkülönböztető bélyegeket kell vizsgálnunk, melyek az ismert vagy feltételezett szülőkre jellemzőek. A hibrid indexet is ezek alapján számítjuk ki. Ebből a célból az egyik, mondjuk az „A” szülőre jellemző bélyegeket (például fehér virágszín, 1 cm-nél kisebb párta-átmérő, csupasz csésze, 5-nél kisebb szártag-szám, épszélű levél stb., stb.) mindegyikére nulla pontot adunk, a másik, a „B” szülő ellentétes jellegeit (pl. piros virág, 1,5 cm-nél nagyobb párta-átmérő, sűrűn szőrös csésze, 8-nál nagyobb szártag-szám, fogazott levél stb.) 1—1 vagy 2—2 ponttal értékeljük. A vizsgált populációból vett mintában (vagy az egész populációban)

mindegyik növényt a jellegek alapján pontozzuk. Az „A” szülő típusával mindenben megegyező növény pontjainak összege is csak nulla lesz, a „B” szülői típusnak megfelelő növényé pedig ennél lényegesen nagyobb. Az intermedier, vagy az introgresszáló szülőből csak egy-két bélyeget átvevő növények köztes pontszámot érnek el. A pontszám tehát alkalmas az egyedek hibriditásának kifejezésére és az egyedek pontszámai alapján megszerkeszthető a populáció hibriditási eloszlás-diagramja is. Az introgresszió átment populációkban a hibrid index eloszlása közel esik valamelyik szülői populációéhoz, a számos F_1 -et, F_2 , F_3 stb. szegregánst tartalmazó hibrid rajokban pedig a két szülő között középtájon fog elhelyezkedni.

A variáció-mintázat különbségek rajzos ábrázolása nagymértékben segíti a további vizsgálatok folytatását. ANDERSON számos ábrázolásmódot dolgozott ki. Ezek közül a metroglyph ábrázolás és a figurális vagy rajzos rács-diagram („pictorialized scatter diagram”) fordul elő leggyakrabban. Nemesak az introgresszió, hanem egyéb génvándorlási folyamatok és variáció-mintázat különbségek szemléltetésére is nagyon alkalmasak ezek a módszerek. A metroglyph ábra kisebb üres vagy kisebb-nagyobb szektorában befektített kör, mely a populáció egy egyedét képviseli. A fekete szektor nagysága az egyed valamilyen metrikus vagy minőségi jellegét fejezi ki. A körből sugárirányban számos „küllő” indul ki; ezek mindegyike más-más tulajdonságot képvisel és hossza vagy hiánya szintén az egyed illető tulajdonságát fejezi ki, a megállapított jelkulcs szerint. A populáció megvizsgált egyedeit képviselő metroglyph ábrákat azután olyan koordináta rendszerben helyezzük el, melynek két tengelyére szintén egy-egy metrikus tulajdonságot vagy több tulajdonságból számított index értéket viszünk fel, szükség szerint lineáris vagy logaritmus léptékben. Az egyik tengelyre felvihetjük a hibrid index értékeket is. Ilyen módon a populációnként 50–100 tagú minta minden egyedének 10–20 bélyegét tudjuk viszonylag könnyen áttekinthetően egyetlen rács-diagramban szemléltetni. A metroglyph ábrázolás és a rajzos rács-diagram nagy segítséget nyújt a további, behatóbb statisztikai elemzéshez, mert megkönnyíti a feldolgozásra érdemes bélyegek kiválasztását.

A hibrid index és általában az egyéb indexek számításakor gyakran annyira szóródó értékeket kapunk, hogy az összetettebb statisztikai feldolgozás a várakozás ellenére sem mutat ki olyan összefüggéseket vagy tendenciákat, melyeket a populáció vizsgálatok vagy a rács-diagramok szerkesztésekor felismerni véltünk. Ennek egyik oka lehet pl. a nem-lineárisan változó jellegek lineárisként való kezelése. Ez a hiba kiküszöbölhető az értékek megfelelő transzformálásával, súlyozásával (HATHEWAY 1962). A részleteket illetően KENDALL (1957) munkájára utalhatunk.

Az introgresszió és általában a variáció-mintázat elemzésekor célszerű az adaptív értékű jellegeket vizsgálni. Genetikailag és fejlődésfiziológiailag egymástól független bélyegek felhasználásával lényegesen megbízhatóbb

adatokat kaphatunk a populáció eredetére és szerkezetére vonatkozóan, mint tulsok, nem szisztematikus eloszlású bélyeg időrabló elemzésével.

Az introgresszió, főként pedig a génáramlás több évre vagy évtizedre terjedő vizsgálata különösen tanulságos. Ebben a vonatkozásban különösen a hibrid rajok ígérnek sok új felismerést. Evolúciós irányok, divergáló tendenciák, izoláló mechanizmusok felépülése, a szelekció és a véletlen genetikai rögzítődés működése s mindebben a környezeti tényezők szerepe csak néhány abból a sok kérdésből, melyet a hibrid vagy introgresszáns populációkban sikeresen vizsgálhatunk.

A hibrid rajok és introgresszáns populációk különösen gyakoriak a bolygatott környezetben, ahol az eredeti növénytársulás felbomlott és így a kompetíció kevésbé érvényesül. Ilyen módon az F_1 egyedek „intermedier” ökológiai igényei könnyebben kielégítésre találnak, mint a specializáltabb szülői termőhelyeken. ANDERSON (1948) hangsúlyozta elsőnek a „hibrid környezet” kivételes jelentőségét ebben a folyamatban.

Ezzel kapcsolatban igen érdekes egy negatív eredmény. BRIGGS (1962) az ausztráliai *Ranunculus lappaceus* csoport fajai közt egy láp és rét határán, a keskeny elválasztó sávban több fajhibrid F_1 növényt és néhány visszakeresztezéses ivadékot talált, de introgressziót sem a lápi, sem a réti populációban nem tudott kimutatni. Valószínű, hogy vagy a visszakereszteződés nem volt elég gyakori, vagy pedig nem eredményezett szelektív előnyt a keskeny elválasztó sávban sem, még kevésbé a láp vagy a rét növényzetében. Hasonló negatív adat származik LONG (1959) vizsgálataiból: a *Helianthus maximiliani* és *H. grosseserratus* kereszteződése nem vezetett introgresszióhoz.

Ezzel szemben FORDE és FARIS (1962) a kaliforniai szerpentin-endemikus *Quercus durata* egyik hegygerinci állományában az intrigidáló *Quercus dumosa* jellegeit ismerték fel. Észak-Amerikában az Ozark fennsík *Juniperus virginiana* populációiban a *J. Asheiből* eredő introgressziós génvándorlást sikerült kimutatni, melyet az erdőirtás segített elő (HALL 1955). Az észak-amerikai *Quercus marilandica* elterjedésének északi határán, Iowa állam délkeleti részén tiszta *Qu. marilandica* már nincsen, hanem helyette a *Qu. bushii* fordul elő, mely a *Qu. velutinából* eredő introgresszió eredményének bizonyult (COOPERRIDER 1957). FRANKLIN (1964) Új-Zélandban bőségesen talált *Gaultheria* introgresszáns állományokat sőt hibrid rajokat is. GILLET (1965) a Hawaii szigetek endemikus diploid *Scaevola* szimpatrikus populációi közt hibrid rajokat fedezett fel, melyek közül egyesek azonosaknak bizonyultak más szigeteken izoláltan tenyésző rasszokkal. STUTZ és THOMAS (1964) a *Cowania stansburyana* és *Purshia tridentata* populációk érintkezési sávjaiban a Sziklás-Hegység gerincein találtak kevés F_1 egyedből, és későbbi szegregánsokból álló, valamint különböző fokú visszakereszteződésből származó populációkat. Az introgresszió egyes *Purshia* populációkban igen intenzív volt és a *P. tridentata* areájához dél felől csatlakozó *P. glandulosa* is introgresszió útján keletkezett. Az int-

regressziót a feltevés szerint serkenti, hogy a *Cowani*ával introgradált *Purshia* kevésbé ízlik a juhoknak, mint a tiszta faj. A *Viola* fajok és alfajok közti igen kiterjedt hibridizálódás eredményeként keletkezett számos hibrid raj és introgresszáns populáció vizsgálata alapján RUSSEL (1954) arra a következtetésre jutott, hogy ebben az esetben a génvándorlás nem lokális jelentőségű folyamat, hanem nagy tájegységek *Viola* fajainak evolúcióját meghatározó tényező volt.

A Krakó melletti ojcówi természetvédelmi területen talált *Primula* hibrid raj 3,4% F_1 növényből és 96,6% különböző fokú visszakeresztezési ivadékból állt (POSZWINSKA 1965) és a tátrai *P. elatior*-ból származott. A másik szülő a *P. veris*, melynek tiszta állományait — összehasonlítás céljából — a wielkopolski természetvédelmi területen vizsgálták.

Az introgresszió, illetve a hibriditás kimutatására, rokonsági viszonyok tisztázására gyakran felhasználják a kromatografálással, elektroforézissel kapott adatokat („kromatotaxonomia”). Fenolok, fehérje-komponensek, festékanyagok szétválasztása, sőt néha már a nyers kivonat kromatografálása, a szétválasztott komponensek azonosítása nélkül is adhat kiegészítő bizonyítékokat a hibriditás vagy introgresszió javára. Önmagukban azonban ezek az adatok nem lehetnek döntő érvek vitás kérdések tisztázásához (ALSTON és TURNER 1959, 1962, 1963a; McHALE és ALSTON 1964). A mesterségesen előállított hibridek párhuzamos vizsgálata ilyenkor sohasem maradhat el. TAYLOR (1964) véleménye szerint „azokban a családokban, melyekben a hibridizáció fellép s ahol az intenzív klimatikus szelekció a morfológiai variációt minimális szinten tartja, a biokémiai vizsgálat gyors, értékes taxonómiai tájékoztatást adhat arról, hogy a múltban történetelt-e introgresszió, vagy sem? Ez a módszer lényegében olyan paraméterek sorát szolgáltathatja a fajok elhatárolásához, melyek viszonylag függetlenek a klímától. Értékes lehet a hosszú életciklusú fajok vizsgálatánál is, ahol az Anderson-féle hagyományos introgresszió-kimutatói módszerek korlátozottak.” A modern szerológiai módszerek jelentőségét pontosan ugyanígy értékelhetjük (LESTER, ALSTON és TURNER 1965).

Egy *Helianthus* hibrid raj több évre terjedő vizsgálatáról STEBBINS és DALY számolt be (1961). Az eredetileg összefüggő folt 8 év alatt szétagolódott kisebb, egymástól eltérő variáció-mintázatú populációkra, pedig a köztük levő távolság alig 100 m körül mozgott; ebben a folyamatban a mikro-ökológiai viszonyok szelektáló hatására gondolnak a szerzők, de a genetikai drift lehetőségét sem tartják kizártnak.

A pollenvizsgálati adatok alapján a hazai *Linaria kocianovichii* populációk jelentős része is recens hibridizálódás jeleit mutatja (JANKÓ 1964). A folyamatban levő variáció-mintázat elemzés is támogatni látszik ezt a feltevést, de a döntés csak a citológiai elemzés, valamint az adaptív értékű ökológiai jelek kísérletes vizsgálata után mondható ki.

Végül röviden egy igen nagyarányú és sok évre terjedő vizsgálat-sorozat-ról: WOODSON (1947, 1953, 1962, 1964) az észak-amerikai *Asclepias tuberosa* három alfajának (*tuberosa*, *interior*, *rolfii*) elterjedését vizsgálta az egyes populációk igen alapos elemzésével. Kb. 3 millió km² területű areáról 12 ezer növény feldolgozásával összehasonlította az 1947-es és az 1960-ban gyűjtött adatokat. Megállapította, hogy a ssp. *tuberosa* (a nyugati alfaj) génjeinek vándorlása gyorsan halad kelet felé az *Interior* areájába. Másrészt a ssp. *tuberosa* populációi délnyugaton, ahol már sokkal ritkábbak és kisebb létszámúak — kevésbé egyöntetűek. Ebben az elkülönülésben a feltevés szerint szelekció, esetleg a genetikai drift játszik közre. Hasonló jelenség sejthető a *Linaria kocianovichii* nyugati areahatárán élő hazai populációkban is.

4. Véletlen genetikai sodródás (drift)

A véletlen genetikai fixáció, genetikai sodródás vagy drift (S. WRIGHT 1931, 1948) a populációban a gén-gyakoriságok olyan irányítatlan, véletlen megváltozása, mely akkor következik be, ha a populáció nagysága egy bizonyos kritikus érték alá esik. Ilyen esetben a gén-frequenciákat már nem a szelekció tartja egyensúlyi helyzetben, hanem a véletlentől függ, hogy milyen genotípusok maradnak életben. A kritikus populációméret és az allélek szelekciós értéke közt negatív összefüggés van, vagyis a populációméret csökkenésekor az alacsony szelekciós koeficiensű allélra nézve már viszonylag nagyobb populáció-létszámnál beáll a drift, mint a magas szelekciós koeficiensű allél esetében. Az összefüggés a következő: Ha a populáció létszáma, N kisebb mint a szelekciós együttható négyszeresének reciprokja, vagyis $N < 1/4s$, akkor a drift érvényesül, ha $N > 1/2s$, akkor a szelekció. E két érték közt a szelekció és a drift egyidejűleg működik (WRIGHT 1931). Hasonló értelemben módosítja a drift fellépését szabályozó kritikus populációméretet a mutációs nyomás és a génvándorlás is.

A drifttel kapcsolatos vita (FISHER és FORD 1947, S. WRIGHT 1948, 1951, SHEPPARD 1951a, 1951b) részben tisztázta ugyan a félreértéseket, s kísérleti populációkban (DOBZHANSKY és PAWLOWSKY 1957, DOBZHANSKY és SPASSKY 1962) igazolódott a meg nem jósolható gén-frequencia változások fellépése, mégis nyitott kérdés maradt a drift tényleges populáció-dinamikai és evolúciós szerepe. A természetes populációkban a drift megbízható kimutatása nehéz, éppen azért, mert a mutáció, génvándorlás, szelekció hatásának még a nagyságrendjét is alig lehet felbecsülni. A közvetett bizonyítékok nem teljesen meggyőzőek. Ha sem génvándorlást, sem magas mutációs gyakoriságot vagy intenzív progresszív szelekciót nem sikerült kimutatni, akkor magyarázatként marad a drift. Egyébként a drifttel kapcsolatos számos nyitott kérdést igen részletesen ismerteti STEBBINS (1950), SIMPSON (1953), FORD (1964), GRANT (1963), MAYR (1963).

Természetes populációkban a drift akkor következhet be, ha valamilyen okból erősen lecsökken vagy fluktuálni kezd a populáció nagysága. Ezt előidézhetik természeti katasztrófák, emberi beavatkozás, az ökológiai viszonyok megváltozása, a normál allogámiára vagy a szaporodásra, magvak életképességére kedvezőtlen rendkívüli időjárás stb. Drift fellépésével lehet számolni a botanikusok kertjei mikroparcellákon nevelt növényeknél, sőt a nemesítői fajtagyűjteményekben is.

Area-határokon különösen számos lehetőség nyílik a drift érvényesülésére, mint azt WOODSON (1947, 1962, 1964) észak-amerikai *Asclepias* adataival és saját *Linaria* vizsgálatainkkal kapcsolatban már említettük. Hasonló esetet mutatott ki LEWIS (1962) a *Clarkia* nemzetségben, ahol a populációkban a katasztrófáisan gyors eliminációt véletlenül túlélő egyes hibrid kombinációknál a genom reorganizációja majd a karyo-típusok differenciálódása vezetett új, ökológiailag adaptálódott és genetikailag is izolált rasszok képződéséhez.

A *Clarkia xanthiana* autogám populációinak kialakulását is lehet driftnek tulajdonítani (MOORE és LEWIS 1965). GRANT (1954, cit. in GRANT 1963, p. 287.), a kaliforniai *Gilia achilleaefolia* populációk közti lényeges genetikai különbségeket az ismétlődő populációméret-csökkenés okozta drifttel magyarázza.

Igen érdekesek és tanulságosak a félsivatagi efemer egygyári *Linanthus parryae* populációk. A populációk nagysága igen széles határok közt ingadozik. A túlnyomórészt fehér virágú állományok közt kék virágú csoportok is vannak. EPLING és DOBZHANSKY (1942) drifttel magyarázták a kékvirágúságot, de adataik alapján WRIGHT kimutatta a szelekciós nyomás érvényesülését, míg végül a behatóbb, 15 évre terjedő helyszíni vizsgálat tisztázta, hogy a *Linanthus* magvak a talajban 10 évig is elfeksznek (EPLING, LEWIS és BALL 1960). A sok nyugvó mag és a késleltetett csírázás sokszorosára növeli a populációméretet, tehát már ezáltal is kiküszöböli a drift érvényesülését.

Bár az idézett és a sok hasonló más adat nem igazolja feltétlen bizonyossággal a drift fellépését a természetes populációkban, talán mégsem indokolt MAYR (1963, p. 214.) szkeptikus véleménye a véletlen genetikai különbségek rögzítődésével kapcsolatban. A kísérleti populációkban kétségtelenül igazolódott a drift. Ha természetes populációkban nincs is egyértelmű bizonyíték, ez még nem zárja ki létezésének lehetőségét. A negatív vagy bizonytalan adatok inkább vizsgálati módszereink fogyatékosságát mutatják, s az egyéb evolúciós tényezők szerepének nem minden részletében kielégítő ismeretével is összefüggnek.

5. Ökotípusos különbségek

Mint már többször volt róla szó, a természetes populációk vizsgálata során különösen fontos az adaptív értékű jelek variáció-mintázatának elemzése. A populáció alkalmasságának, fitnessének ezek a jelek a legfőbb

tényezői és jelentős mértékben meghatározzák a populáció sorsát is. Azt is hangsúlyoztuk, hogy miként az egyed szintjén, ugyanúgy a populáció szintjén is ugyanaz a fenotípus, azaz reakciómód különböző genotípus, illetve genetikai szerkezet manifesztálódásának lehet az eredménye. Hasonló ökológiai feltételekhez nem feltétlenül ugyanolyan mechanizmus segítségével alkalmazkodnak a különböző populációk. Különösen indokolt ez a feltevés a helyhez kötött magasabbrendű növényekkel kapcsolatban. Indokolt tehát az egyes ökotípusokat képviselő populációk ökofiziológiai jellegeinek elemzése és összehasonlítása.

Az ökotípusos különbségek vizsgálata egyáltalán nem újkeletű, de csak a populáció-genetika vizsgálati módszerei és eredményei tették lehetővé azoknak a populáció-genetikai mechanizmusoknak a megismerését, melyek a környezethez való alkalmazkodást biztosítják. Számos régebbi megfigyelés és adat éppen az újabb eredmények alapján vált fontossá vagy érthetővé.

Különösen sok adat van az erdei fák ökotípusos különbségeire vonatkozóan. Így pl. CALLAHAN (1962) vizsgálatai szerint a *Pinus ponderosa* északi és déli ökotípusai eltérően reagáltak a különböző nappali és éjszakai hőmérsékleti szint kombinációkra és a fotoperiódusos viszonyokra. Megállapítható volt, hogy a földrajzilag kontinuos klímaváltozásnak a fiziológiai jellegek klínes — tehát szintén kontinuos változása felel meg. Bizonyos morfológiai jellegek is társulhatnak a fiziológiai különbségekhez. Pl. a *Pinus radiata* mutatott ilyen összefüggést (FORDE 1964a, FORDE és BLIGHT 1964).

Áttérve a lágyszárú növényekre, CLAUSEN, KECK és HIESEY közismert vizsgálataira kell elsőnek utalni (1940, 1945, 1948, 1958). Az igen nagyszabású transzplantációs kísérletek jelentették az ökológiai növény-genetika megalapozását. Az *Achillea* ökotípusok thermo- és fotoperiódusos igényeit tenyészkertben és fitotronban vizsgálva megállapították, hogy az északi félgömb három faján belül több száz élesen elhatárolt klimatikus rassz különböztethető meg. A rasszok közti különbségek genetikai elemzése vezetett a genetikai koherencia felfedezéséhez (CLAUSEN és HIESEY 1960, 1965). Ez az elv azt fejezi ki, hogy az ökológiai rassz fitnessét biztosító gének együttöröklődését az egyed és a populáció szintjén különböző kapcsolódási mechanizmusok biztosítják. Igen távoli környezetviszonyok közül származó rasszok keresztezésekor ugyanis az F_2 -ben lényegesen nagyobb gyakorisággal jelennek meg szülői típusok, mint az a szabad rekombinálódás feltételezése alapján várható volna.

Hasonló jellegű, de lényegesen kisebb méretű transzplantációs és fitotronos kísérleteket folytatott McMILLAN (1964, 1965a, 1965b) észak-amerikai préri-füvekkel (*Andropogon*, *Panicum*, *Sorghastrum*). Az északi és déli ökotípusok közt klínes átmenetet tapasztalt a thermo- és fotoperiódusos reakciók alapján; az északi típusok érzékenyen reagáltak a különféle kezelésmódokra, a déliek viszont jelentős fejlődési homeosztázissal rendelkeztek annak jeleként, hogy eredeti termőhelyükön szelektív előnyt jelentett a vegetatív fejlődési stabilitást biztosító genotípus.

Általában a lágyszárúakon folytatott vizsgálatok azt mutatták, hogy érzékenyen, genetikailag adaptálódhatnak a környezet lokális variációihoz. Ha a környezet térben kontinuuosan változik, akkor a populációk adaptív értékű jellegei (és néha az ezekkel kapcsolt morfológiai jellegek is) fokozatosan változnak, vagyis klínes variáció-mintázat megoszlást tapasztalunk. Mozaikos környezetben az adaptív értékű jellegek variálása is mozaikos lesz. Erre egy példa a sok közül: az *Agrostis tenuis* kispopulációk egy felhagyott ólombánya területén mozaikosan variáló ólomtűrő képességet mutattak. Még az egymáshoz közel fekvő populációk közt is jelentős különbség mutatkozott, ha a talaj ólomszennyezettsége ezt indokolja (JOWETT 1964).

A természetes populációk genetikai elemzésével egyre több közlemény foglalkozik. Jelen összefoglalás több kérdést (pl. karyotípus-evolúció a populációk szintjén, polyploidia, szuperdominancia, szupergének szerepe, retikuláris evolúció, géncentrumok stb.) nem tárgyalt, vagy csak futólag érintett. Ennek ellenére remélhetőleg sikerült bepillantást adni a kutatások jelenlegi állásába. Szaporodnak az ellentmondó megállapítások, de sokkal nagyobb számban tisztázódnak a régebben vitás kérdések. Ezen a területen is jobb, pontosabb módszerek, megbízhatóbb adatok, általánosabb érvényű következtetések jelzik a fejlődést, a kutatások színvonalának emelkedését. Ehhez a munkához is szolgáljanak irányelvként STEBBINS szavai: „egészséges szkepszissel fogadni az eredményeket és bátor optimizmussal folytatni a további kutatásokat”.

IRODALOM

- ALSTON, R. E.—SIMMONS, J.: A specific and predictable biochemical anomaly in interspecific hybrids of *Baptisia viridis* × *B. leucantha*. *Nature* **195**, 825 (1962).
- ALSTON, R. E.—TURNER, B. L.: Applications of paper chromatography to systematics: Recombination of parental biochemical components in a *Baptisia* hybrid population. *Nature* **184**, 285—286 (1959).
- ALSTON, R. E.—TURNER, B. L.: New techniques in analysis of complex natural hybridization. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **48**, 130—137 (1962).
- ALSTON, R. E.—TURNER, B. L.: Natural hybridization among four species of *Baptisia* (Leguminosae). *Amer. J. Bot.* **50**, 159—173 (1963a).
- ALSTON, R. E.—TURNER, B. L.: Biochemical systematics. Englewood Cliffs, Prentice-Hall (1963b).
- ANDERSON, D.: Introgression in Texas species of *Chloris* (Gramineae). *Amer. J. Bot.* **52**, 647 (1965).
- ANDERSON, E.: Hybridization of the habitat. *Evolution* **2**, 1—9 (1948).
- ANDERSON, E.: Introgressive hybridization. New York, Wiley (1949).
- ANDERSON, E.: Concordant versus discordant variation in relation to introgression. *Evolution* **5**, 133—141 (1953a).
- ANDERSON, E.: The analysis of suspected hybrids, as illustrated by *Berberis* × *gladwynensis*. *Ann. Mo. Bot. Garden* **41**, 73—78 (1953b).
- ANDERSON, E.: Introgressive hybridization. *Biol. Rev.* **28**, 280—307 (1953c).
- ANDERSON, E.: An analysis of introgression in a population of stemless white violets. *Ann. Mo. Bot. Garden* **41**, 263—270 (1957a).
- ANDERSON, E.: A semigraphical method for the analysis of complex problems. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **43**, 923—927 (1957b).
- ANDERSON, E.—ANDERSON, B. R.: Introgression of *Salvia apiana* and *Salvia mellifera*. *Ann. Mo. Bot. Garden* **41**, 329—338 (1954).

- ANDERSON, E.—SCHREGARDUS, D.: A method for recording and analysing variations of internode pattern. *Ann. Mo. Bot. Garden* **31**, 241—247 (1944).
- ANDERSON, E.—STEBBINS, G. L.: Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution* **8**, 378—388 (1954).
- APIRION, D.—ZOHARY, D.: Chlorophyll lethals in natural populations of the orchard grass (*Dactylis glomerata* L.). A case of balanced polymorphism in plants. *Genetics* **46**, 393—399 (1961).
- BABCOCK, E. B.—STEBBINS, G. L.: The American species of *Crepis*: their relationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. *Carnegie Inst. Wash. Publ. No.* 504 (1938).
- BAETCKE, K. P.: Comprehensive analysis of a hybrid population of *Baptisia leucophaea* and *B. sphaerocarpa* based on morphological and chemical markers. *Amer. J. Bot.* **52**, 648 (1965).
- BAKER, H. G.: Hybridization and natural gene flow between higher plants. *Biol. Rev.* **26**, 302—337 (1951).
- BAKER, H. G.: The ecospecies — prelude to discussion. *Evolution* **6**, 61—68 (1952).
- BAKER, H. G.: Race formation and reproductive method in flowering plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **7**, 114—145 (1953).
- BAKER, H. G.: Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* **9**, 347—348 (1955).
- BAKER, H. G.: Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harb. Symp.* **24**, 177—191 (1959).
- BLACKBURN, K. B.—HARRISON, J. W. H.: The status of the British rose forms as determined by their cytological behaviour. *Ann. Bot.* **35**, 159—188 (1921).
- BOBROV, E. G.: Hybridization introgressive dans la flore de l'Europe orientale. *Webbia* **18**, 57—64 (1963).
- BRADSHAW, A. D.: Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. I. Morphological differentiation. *New Phytol.* **58**, 208—227 (1959).
- BRIGGS, B. G.: Interspecific hybridization in the *Ranunculus lappaceus* group. *Evolution* **16**, 372—390 (1962).
- BRIGGS, B. G.: The control of interspecific hybridization in *Darwinia*. *Evolution* **18**, 292—303 (1964).
- BURROWS, C. J.—HOBBS, J. F.: Gynodioecy in New Zealand *Gentiana*. *Nature* **203**, 203—204 (1964).
- CALLAHAN, R. Z.: Geographic variability in growth of forest trees. In T. T. KOZLOWSKY: *Tree growth*, pp. 311—325 (1962).
- CAMERON, T. W. M.: *Evolution: its science and doctrine*. Symposium. Toronto, University of Toronto Press (1960).
- CLAUSEN, J.—KECK, D. D.—HIESEY, W. M.: Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants. *Carnegie Inst. Wash. Publ. No.* 520 (1940).
- CLAUSEN, J.—KECK, D. D.—HIESEY, W. M.: Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autopoloidy with examples from the Madiinae. *Carnegie Inst. Wash. Publ. No.* 564 (1945).
- CLAUSEN, J.—KECK, D. D.—HIESEY, W. M.: Experimental studies on the nature of species. III. Environmental responses of climatic races of *Achillea*. *Carnegie Inst. Wash. Publ. No.* 581 (1948).
- CLAUSEN, J.—HIESEY, W. M.: Experimental studies on the nature of species. IV. Genetic structure of ecological races. *Carnegie Inst. Wash. Publ. No.* 615 (1958).
- CLAUSEN, J.—HIESEY, W. M.: The balance between coherence and variation in evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **46**, 494—506 (1960).
- Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. Long Island Biological Association, New York.
- Volume 20. Population genetics: the nature and causes of genetic variability in populations (1955).
- Volume 23. Exchange of genetic material: mechanisms and consequences (1958).
- Volume 24. Genetics and twentieth century Darwinism. (1959).
- COOK, S. A.: Genetic system, variation and adaptation in *Escholzia californica*. *Evolution* **16**, 278—299 (1962).
- COOPER, J. P.: Species and population differences in climatic response. In L. T. EVANS: *Environmental control of plant growth*, pp. 381—403 (1963).
- COOPERRIDER, M.: Introgressive hybridization between *Quercus marilandica* and *Q. velutina* in Iowa. *Amer. J. Bot.* **44**, 804—810 (1957).

- CURRAN, P. L.: Balanced polymorphism in *Dactylis glomerata* sub-species *woronowii*. *Nature* **197**, 105—106 (1963).
- CSETVERIKOV, SZ. SZ.: O nekotorüh momentah evoljucionnogo processza sz tocski zrenija szovremennoj genetiki. *Zsurn. Ekszp. Biol.* **2**, 3—45 (1926).
- DARLINGTON, C. D.: Evolution of genetic systems. Second edition. Edinburgh—London, Oliver and Boyd (1958).
- DOBZHANSKY, TH.: Origin of heterosis through natural selection in populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **35**, 288—302 (1950a).
- DOBZHANSKY, TH.: Mendelian populations and their evolution. *Amer. Nat.* **84**, 401—418 (1950b).
- DOBZHANSKY, TH.: Evolution as a creative process. *Caryologia* **6**, Suppl. 435—448 (1954).
- DOBZHANSKY, TH.: Mendelian populations as genetic systems. *Cold Spring Harbor Symp.* **22**, 385—393 (1957).
- DOBZHANSKY, TH.: Evolution of genes and genes in evolution. *Cold Spring Harbor Symp.* **24**, 15—30 (1959).
- DOBZHANSKY, TH.—LEVENE, H.: Development of heterosis through natural selection in experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Amer. Nat.* **85**, 247—264 (1951).
- DOBZHANSKY, TH.—PAWLOWSKY, O.: An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. *Evolution* **11**, 311—319 (1957).
- DOBZHANSKY, TH.—SPASSKY, B.: Genetic drift and natural selection in experimental population of *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **48**, 148—156 (1962).
- DULBERGER, R.: Flower dimorphism and self-incompatibility in *Narcissus tazetta* L. *Evolution* **18**, 361—363 (1964).
- EDWARDSON, J. R.: Cytoplasmic male sterility. *Bot. Rev.* **22**, 696—738 (1956).
- EPLING, C.: Natural hybridization of *Salvia apiana* and *Salvia mellifera*. *Evolution* **1**, 69—78 (1947a).
- EPLING, C.: The genetic aspects of natural populations. *Amer. Nat.* **81**, 104—113 (1947b).
- EPLING, C.—DOBZHANSKY, TH.: Microgeographic races in *Linanthus parryae*. *Genetics* **27**, 317—332 (1942).
- EPLING, C.—LEWIS, H.—BALL, F.: The breeding group and seed storage: a study in population dynamics. *Evolution* **14**, 238—255 (1960).
- EVANS, L. T.: Chasmogamous flowering in *Viola palustris* L. *Nature* **178**, 1301 (1956).
- EVANS, L. T.: Environmental control of plant growth. *Proceedings of a symposium. Canberra 1963.* New York—London, Academic Press (1963).
- FISHER, R. A.: The genetical theory of natural selection. Oxford, Clarendon Press 1930, Second edition: New York, Dover Publ. (1958).
- FORD, E. B.: Ecological genetics. London, Methuen (1964).
- FORDE, M. B.: Variation in natural populations of *Pinus radiata* in California. Part 1. Sampling, methods and branch characters. *New Zealand J. Bot.* **2**, 213—236.
Part 2. Needle characters. *Ibid.* **2**, 237—257.
Part 3. Cone characters. *Ibid.* **2**, 459—485.
Part 4. Discussion. *Ibid.* **2**, 486—501 (1964a).
- FORDE, M. B.—BLIGHT, M. M.: Geographical variation in the turpentine of bishop pine. *New Zealand J. Bot.* **2**, 44—52 (1964b).
- FORDE, M. B.—FARIS, D. G.: Effect of introgression on the endemism of *Quercus durata*. *Evolution* **16**, 338—347 (1962).
- FRANKLIN, D. A.: *Gaultheria* hybrids on Rainbow mountain. *New Zealand J. Bot.* **2**, 34—43 (1964).
- FRYXELL, P. A.: Modes of reproduction of higher plants. *Botan. Rev.* **23**, 135—233 (1957).
- GILLETT, G. W.: The role of hybridization in the evolution of native Hawaiian *Scaevola*. (Goodeniaceae). *Amer. J. Bot.* **52**, 649 (1965).
- GODLEY, E. J.: Breeding systems in New Zealand plants. *New Zealand J. Bot.* **2**, 205—212 (1964).
- GRANT, S. A.—HUNTER, R. F.: Ecotypic differentiation of *Calluna vulgaris* (L.) Hull. in relation to altitude. *New Phytol.* **61**, 44—55 (1962).
- GRANT, V.: The role of hybridization in the evolution of leafy-stemmed *Cilias*. *Evolution* **7**, 51—64 (1953).
- GRANT, V.: The influence of breeding habit on the outcome of natural hybridization in plants. *Amer. Nat.* **90**, 319—322 (1956).
- GRANT, V.: The regulation of recombination in plants. *Cold Spring Harbor Symp.* **23**, 337—363 (1958).
- GRANT, V.: The origin of adaptations. New York—London, Columbia University Press (1963).

- GRANT, K. A.—GRANT, V.: Mechanical isolation of *Salvia apiana* and *Salvia mellifera*. *Evolution* **18**, 196—212 (1963).
- GYÖRFFY B.: Populáció-genetika. „A nemesítés genetikai alapjai”. Témadokumentáció. Budapest, Orsz. Mezőgazd. Könyvtár (1959—64).
- HALL, M. T.: Comparison of juniper populations on an Ozark glade and old fields. *Ann. Mo. Bot. Garden* **42**, 171—194 (1955).
- HALDANE, J. B. S.: The causes of evolution. London—New York, Harper (1932).
- HALDANE, J. B. S.: The measurement of natural selection. *Caryologia* **6**, Suppl. 480—487 (1954).
- HARBERD, D. J.: Correlated characters in population studies. *New Phytol.* **55**, 154—162 (1956).
- HARBERD, D. J.: A spurious significance in geneecological trials. *Nature* **181**, 138 (1958).
- HARLAN, J. R.: Cleistogamy and chasmogamy in *Bromus carinatus*. *Amer. J. Bot.* **32**, 66—71 (1945a).
- HARLAN, J. R.: Natural breeding structure in the *Bromus carinatus* complex as determined by population analyses. *Amer. J. Bot.* **32**, 142—148 (1954b).
- HASKELL, G.: Breeding behaviour of subsexual *Rubus* species. *Heredity* **11**, 427 (1957).
- HATHEWAY, W. H.: A weighted hybrid index. *Evolution* **16**, 1—10 (1962).
- HIESEY, W. M.: The genetic-physiologic structure of species complexes in relation to environment. *Genetics today*. Proc. XI. Int. Congr. Genetics **2**, 437—445 (1963).
- JANKÓ B.: Genetikai rendszerek. „A nemesítés genetikai alapjai”. Témadokumentáció. Budapest, Országos Mezőgazd. Könyvtár (1959—64).
- JANKÓ, B.: Variation-pattern investigations in natural *Linaria* populations. I. Pollen investigations. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **10**, 257—274 (1964).
- JEFFREY, E. C.: Hormones in relation to parthenogenesis. *Genetics* **33**, 615 (1948).
- JENNINGS, D. L.: Some evidence of population differentiation in *Rubus idaeus* L. *New Phytol.* **63**, 153—157 (1964).
- JONES, D. F.: The cytoplasmic segregation of species. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **37**, 408—410 (1951).
- JOWETT, D.: Population studies on lead-tolerant *Agrostis tenuis*. *Evolution* **18**, 70—81 (1964).
- KENDALL, M. G.: A course of multivariate analysis. New York (1957).
- KOZŁOWSKY, T. T.: *Tree Growth*. New York, Ronald Press (1962).
- LANGLET, O.: Ecological variability and taxonomy of forest trees. In T. T. KOZŁOWSKY: *Tree growth*. pp. 357—369 (1962).
- LANGLET, O.: Patterns and terms of intra-specific ecological variability. *Nature* **200**, 347—348 (1963).
- LANGRIDGE, J.: The genetic basis of climatic response. In L. T. EVANS: *Environmental control of plant growth*. pp. 367—379 (1963).
- LE ROY, H. L.: *Statistische Methoden der Populationsgenetik*. Basel—Stuttgart, Birkhäuser (1960).
- LESTER, R. N.—ALSTON, R. E.—TURNER, B. L.: Serological studies in *Baptisia* and certain genera of the Leguminosae. *Amer. J. Bot.* **52**, 165—172 (1965).
- LEVIN, D. A.: Chromatographic evidence of hybridization and evolution in *Phlox maculata*. *Amer. J. Bot.* **52**, 647 (1965).
- LEWIS, D.: Male sterility in natural populations of hermaphroditic plants. *New Phytol.* **40**, 56—63 (1941).
- LEWIS, H.: The mechanism in evolution in the genus *Clarkia*. *Evolution* **7**, 1—20 (1953a).
- LEWIS, H.: Chromosome phylogeny and the habitat preference in *Clarkia*. *Evolution* **7**, 102—109 (1953b).
- LEWIS, H.: Experimental sympatric populations of *Clarkia*. *Amer. Nat.* **95**, 155—168 (1961).
- LEWIS, H.: Catastrophic selection as a factor in speciation. *Evolution* **16**, 257—271 (1962).
- LI, C. C.: *Population genetics*. Chicago, University of Chicago Press (1955).
- LONG, R. W.: Natural and artificial hybrids of *Helianthus maximilianii* × *H. grosseserratus*. *Amer. J. Bot.* **46**, 687—692 (1959).
- MAYR, E.: Where are we? Cold Spring Harbor Symp. **24**, 1—14 (1959).
- MAYR, E.: *Animal species and evolution*. Cambridge, Harvard University Press (1963).
- MCCORMICK, J. F.—PLATT, R. B.: Ecotypic differentiation in *Diamorpha cymosa*. *Bot. Gaz.* **125**, 271—279 (1965).
- MCMALE, J.—ALSTON, R. E.: Utilization of chemical patterns in the analysis of hybridization between *Baptisia leucantha* and *B. sphaerocarpa*. *Evolution* **18**, 304—311 (1964).
- McCMILLAN, C.: Ecotypes and community function. *Amer. Nat.* **94**, 245—255 (1960).
- McCMILLAN, C.: Ecotypic differentiation within four North American prairie grasses. I. Morphological variation within transplanted community fractions. *Amer. J. Bot.* **51**, 1119—1128 (1964).

- McMILLAN, C.: Ecotypic differentiation within four North American prairie grasses. II. Behavioral variation within transplanted community fractions. *Amer. J. Bot.* **52**, 55—65 (1965a).
- McMILLAN, C.: Grassland community fractions from central North America under simulated climates. *Amer. J. Bot.* **52**, 109—116 (1965b).
- MOORE, D. M.—LEWIS, H.: The evolution of self-pollination in *Clarkia xanthiana*. *Evolution* **19**, 104—114 (1965).
- MORAN, P. A.: The statistical processes of evolutionary theory. Oxford, Clarendon Press (1962).
- MORLEY, F. W. H.: Natural selection and variation in plants. Cold Spring Harbor Symp. **24**, 47—56 (1959).
- NELSON, A. P.: Relationship between two subspecies in a population of *Prunella vulgaris* L. *Evolution* **18**, 43—51 (1964).
- PAULEY, S. S.: Photoperiodic growth response in *Populus*. *Genetics* **37**, 613 (1952).
- POSZWINSKA, J.: Introgression between *Primula elatior* (L.) Hill. and *Primula officinalis* L. *Acta Soc. Bot. Pol.* **34**, 47—51 (1965).
- RILEY, R.: The influence of the breeding system on the genecology of *Thlaspi alpestre* L. *New Phytol.* **55**, 319—330 (1956).
- ROLLINS, R.: Interspecific hybridization and its role in plant evolution. VIII. Bot. Congr., Paris, Sec. **10**, 172—180 (1954).
- RUSSELL, N. H.: Three field studies of hybridization in the stemless white violets. *Amer. J. Bot.* **41**, 679—686 (1954).
- SIMPSON, G. G.: The major features of evolution. New York, Columbia University Press (1953).
- SMITH-WHITE, S.: The life-history and genetic system of *Leucopogon juniperinus*. *Heredity* **9**, 79—91 (1955).
- STEBBINS, G. L.: Variation and evolution in plants. New York, Columbia University Press (1950).
- STEBBINS, G. L.: Longevity, habitat and release of genetic variability in the higher plants. Cold Spring Harbor Symp. **23**, 365—378 (1958a).
- STEBBINS, G. L.: The inviability, weakness, and sterility of interspecific hybrids. *Advances in genetics* **9**, 147—214 (1958b).
- STEBBINS, G. L.: The role of hybridization in evolution. *Proc. Amer. Phil. Soc.* **103**, 231—251 (1959a).
- STEBBINS, G. L.: The synthetic approach to problems of organic evolution. Cold Spring Harbor Symp. **24**, 305—311 (1959b).
- STEBBINS, G. L.—DALY, K.: Changes in the variation pattern of a hybrid population of *Helianthus* over an eight-year period. *Evolution* **15**, 60—71 (1961).
- STEBBINS, G. L.—FERLAN, L.: Population variability, hybridization, and introgression in some species of *Ophrys*. *Evolution* **10**, 32—46 (1956).
- STEINER, E.: New aspects of the balanced lethal mechanism in *Oenothera*. *Genetics* **41**, 486—500 (1956).
- STEINER, E.: Further evidence of an incompatibility allele system in the complex heterozygotes of *Oenothera*. *Amer. J. Bot.* **44**, 582—585 (1957).
- STEINER, E.: Incompatibility studies in *Oenothera*: the distribution of S₁ alleles in biennis 1 populations. *Evolution* **18**, 370—378 (1964).
- STUTZ, H. C.—THOMAS, L. K.: Hybridization and introgression in *Cowania* and *Purshia*. *Evolution* **18**, 183—195 (1964).
- TAYLOR, A. O.: A biochemical approach to some taxonomic problems in the genus *Coprosma*. *New Phytol.* **63**, 135—139 (1964).
- THOMPSON, W. P.: The cause and mode of evolution. In TH. W. M. CAMERON: *Evolution: its science and doctrine*. pp. 90—97 (1960).
- TURNER, B. L.—ALSTON, R. E.: Segregation and recombination of chemical constituents in a hybrid swarm of *Baptisia laevicaulis* × *B. viridis* and their taxonomic implications. *Amer. J. Bot.* **46**, 678 (1959).
- VASEK, F. C.: Outcrossing in natural populations I. The Breckenringe mountain population of *Clarkia exilis*. *Evolution* **18**, 213—218 (1964).
- VASEK, F. C.: An estimate of outcrossing frequency in *Clarkia exilis*. *Amer. J. Bot.* **52**, 648 (1965).
- VICKERY, R. K.: Barriers to gene exchange between members of the *Mimulus guttatus* complex (Scrophulariaceae). *Evolution* **18**, 52—69 (1964).
- WOODSON, R. E.: Some dynamics of leaf variation in *Asclepias tuberosa*. *Ann. Mo. Bot. Garden* **34**, 353—432 (1947).

- WOODSON, R. E.: Biometric evidence of natural selection in *Asclepias tuberosa*. Proc. Nat. Acad. Sci. **39**, 74—79 (1953).
- WOODSON, R. E.: Butterflyweed revisited. Evolution **16**, 168—185 (1962).
- WOODSON, R. E.: The geography of flower color in butterflyweeds. Evolution **18**, 143—163 (1964).
- WRIGHT, S.: Evolution in mendelian populations. Genetics **16**, 97—159 (1931).
- WRIGHT, S.: An analysis of local variability of flower color in *Linanthus Parryae*. Genetics **28**, 139—156 (1943).
- WRIGHT, S.: On the roles of directed and random changes in the genetics of populations. Evolution **2**, 279—294 (1948).
- WRIGHT, S.: Fisher and Ford on "the Sewall Wright Effect". Amer. Sci. **39**, 452—479 (1951).
- WRIGHT, S.: Modes of selection. Amer. Nat. **90**, 5—24 (1956).
- WRIGHT, S.: Physiological genetics, ecology of populations, and natural selection. In S. TAX: The evolution of life, Chicago, pp. 429—475 (1960).
- WRIGHT, S.: The distribution of self-incompatibility alleles in populations. Evolution **18**, 609—619 (1964).

A REKOMBINÁCIÓ SAJÁTOSÁGA ÉS MECHANIZMUSA

W. GAJEWSKI

LTA Genetikai Intézet, Varsó

Az egész genetikai analízis alapja a rekombináció. A meghatározás szerint rekombináció minden olyan folyamat, amely olyan sejtek vagy egyedek kiindulása, melyekben 2 vagy több öröklődő determináns más kombinációban fordul elő, mint a szülőalakokban. Rekombinációt akkor veszünk észre, amikor bizonyos sejtek vagy egyedek származékaiban — a rekombinánsokban — a gének és az azoktól függő jellegeknek új kombinációi mutatkoznak.

A jellegek rekombinálódása leggyakrabban a kromoszómáknak a meiosisban végbemenő rekombinációjának eredménye. Azonban nem korlátozódik csak a meiosisra, jól ismert a rekombináció a transzformációnál vagy a transzdukciónál (baktériumok, vírusok) és a parasexualis ciklusnál (gombák és egyéb szervezetek; PONTECORVO, 1958; PONTECORVO és KÄFER, 1958).

Fejtegetésem a rekombináció lehetséges mechanizmusáról vagy mechanizmusairól csak a magasabb szervezetségű, kromoszómával rendelkező szervezeteknek sexualis rekombinációjára fog korlátozódni. Ezekben a szervezetekben a rekombináció igen részletesen tanulmányozható, különösen az *Ascomyces*-ekben (*Neurospora*, *Aspergillus*, *Ascobolus*, élesztő), melyeknél az ascusokban minden egyes meiotikus osztódás összes terméke külön-külön elemezhető.

Rövid fejtegetésemet a gének közötti (inter-genic) és génen belüli (intra-genic) rekombinációra osztom fel, miután ez volt a rekombináció vizsgálatának kronológiai sorrendje is és mivel ezeknél különböző kérdések merülnek fel.

A nem-homológ kromoszómák szabad és független hasadása a gének nem-kapcsolt hasadásának az alapja, amelyen alapulnak a Mendel-törvények és a klasszikus genetika. Ha egy kromoszóma génjeit vesszük figyelembe, a rekombináció alapfolyamata az egy kromoszómápar tagjai közötti crossing-over. A crossing-over — mechanizmusának magyarázása nélkül — formális módon úgy határozható meg, mint a homológ kromoszómáparok hosszában az azonos helyzetű kromoszóma részek reciprok kicserélődése. A meiosis I. osztódásának prophaseisában a pachytenkor látható chiasmák többnyire ilyen reciprok kicserélődésnek tulajdoníthatók.

A rekombináció-hányadok gyakorisága hozzávetőlegesen arányos a két locus közötti fizikai távolsággal a kromoszómák hosszában. Mivel kis távolságokon a crossing-over értékek világosan additívek, számos szervezetnél a kromoszóma-térkép megszerkesztésére ezeket használták fel és a genetika korai éveiben a modern génfogalom megalapozásához nagymértékben hozzájárultak (MORGAN, 1926).

Természetesen számos további jelenség, mint a többszörös kicserélődés, az interferencia stb. a kicserélődések gyakorisága és a megfigyelt rekombináció gyakoriság közötti egyszerű viszonyt megváltoztatja. Számos matematikai képlet van, amellyel kiszámítható, hogy egy adott szervezetben megfigyelt rekombináció-hányadokat hogyan kell átváltoztatni a térkép szerkesztéséhez szükséges crossover értékekbe (BARRATT, NEUMEYER, PERKINS és GARNJOBST, 1954; OWEN, 1950).

A crossing-over fogalma roppant nagy jelentőségű volt a genetika fejlődésében. Miután a vírusok és baktériumok, mint vizsgálati objektumok bekerültek a genetikába, ezeket arra is felhasználták, hogy a genetikai elemzést olyan élő-rendszerekre kiterjesszék, melyekben meiosis nincsen. A phagok és baktériumok kromoszóma-térképei szépen bemutatják, hogyan lehet a térképezést ezekre a szervezetre is sikeresen alkalmazni.

A crossing-over klasszikus elmélete főleg magasabbrendű szervezetek (*Drosophila* és virágos növények) genetikai vizsgálatainak az eredményeire alapult. Ezekben a szervezetekben a rekombinációt csak a gameták véletlenszerű mintái alapján tanulmányozták, minthogy nincs lehetőség egyetlen meiotikus osztódás összes termékének tanulmányozására. Tényleges előrehaladást jelentett ebben a kérdésben az *Ascomycesek*, mint a *Neurospora crassa* (LINDEGREN, 1933; PERKINS, 1962; STRICKLAND, 1961), az *Aspergillus nidulans* (PONTECORVO, 1953), az *Ascobolus immersus* (RIZET, 1960) és az élesztők (LINDEGREN, 1949), továbbá az algák közül a *Chlamydomonas* (LEVINE és EBERSOLD, 1958; EBERSOLD és LEVINE, 1959) bevezetése a genetikába, melyekben lehetséges a tetradok elemzése. A gének közötti rekombináció számos tanulmányozása, mind a véletlenszerű mintákban, mind a tetradelemzésben, megegyezően azt az eredményt adta, hogy:

1. A homológ kromoszómák között tényleges részkicserélődés fellép.
2. Kicserélődés a chromatidok között van és nem a teljes kromoszómák között, kettős vagy többes crossover kialakulásakor a kicserélődésekben mind a négy chromatida részt vehet.
3. A crossing-over reciprok és szimmetrikus, a tetradokban két nem crossover és két komplementer crossover chromatida jelentkezik.

A gének közötti elemzésnek ezen a szintjén a crossing-over klasszikus elmélete kielégítő volt a véletlenszerű mintákból és tetradelemzésből összegyűlt adatok magyarázatára. Megjegyzendő azonban, hogy ez a crossing-over elmélet inkább csak leíró volt és a rekombináció folyamatának az alapmechaniz-

musát nem magyarázta. DARLINGTON (1935, 1937) chiasmotypia elmélete a crossing-over-ról a már megkettőződött kromoszómákban tételezett fel egy törést a chromatidokban pontosan ugyanazon a helyen és a tört chromatidoknak kicserélődését, a szabad végeknek újraegyesülését. Ez a megfigyelt tényeknek formálisan meg is felelt, de nem magyarázta meg, hogy miért törnek el a chromatidák, kivéve ha pusztán mechanikai hatást tételezünk fel. Abban az időben ezt általánosan elfogadták, bár BELLING-nek már 1933-ban az volt a nézete, hogy a crossing-over a kromoszóma lemintázódásával (replikálódás) összefüggésbe hozható és azt a kromoszóma lemintázódásának a folyamatában a templátként működő régi kromoszómák egyikéről, majd pedig átváltással a másikáról újonnan képződött két chromatida reciprok áthelyeződése eredményezi.

Anélkül, hogy részleteznők, rá kell mutatnunk arra, hogy a crossing-over mindkét elgondolt mechanizmusának, azaz törés és újraegyesülés (breakage-reunion), illetve átváltás a lemintázásban, a DNS molekuláris alapszerkezete és a kromoszóma lemintázódása jelen ismeretében számos hátránya van. A DARLINGTON-féle törés-újraegyesülés modellt molekuláris nézőpontból nehéz elképzelni és ugyanígy nehéz azt baktériumokra és vírusokra is alkalmazni, amelyekben meiosis nem ismerünk, bár újabb közlemények a DNS részeknek a rekombinálódó molekulákba beépülése lehetőségére rámutatnak (MESELSON és WEIGLE, 1961; EPHRUSSI—TAYLOR, 1961). Másrészt a lemintázódással összekapcsolt átváltó (switch) modell könnyen alkalmazható baktériumokra és vírusokra, de nem magyarázza meg a „valódi” kromoszómával rendelkező magasabbrendű szervezetekben a négy fonalas kicserélődést és lényegében a kromoszóma lemintázódás „conservative” módját feltételezi, jóllehet TAYLOR szerint (1957, 1958) a kromoszómák „semiconservative” módon kettőződnek, akárcsak a DNS. De komoly nehézségek a rekombináció elméleténél újabban merültek fel, amióta a génen belüli rekombinációt alacsonyabbrendű szervezetekben, különösen az *Ascomycetes*-ben nagyobb arányokban tanulmányozzák.

A rekombináció-elemzés feloldóképességét 10^{-4} -es vagy még ennél is kisebb nagyságrendig kiterjesztve és a tetradanalízist a gombáknál az egy génen belüli rekombinációra alkalmazva, olyan újabb tények adódtak, amelyek a crossing-over elmélet általános érvényességét kétségbe vonták. Ezekből a tanulmányokból származó legfontosabb új tények az alábbiak.

1. Az *Aspergillus nidulans* heteroalléles keresztezéseiben az ascospórák véletlenszerű mintáinál, ha a markerek rövid távolságra voltak egymástól, PRITCHARD (1954, 1955, 1960a, 1960b) azt figyelte meg, hogy a vad típusú intragénes rekombinánsok rendszeren nem mutatják a szélső markereknek azt a kicserélődését, ami a crossing-over elmélet szerint várható lett volna. Hogy adatai a crossing-over elmélettel megegyezzenek, PRITCHARD feltételezte, hogy a kromoszóma egy nagyon rövid részén belül többszörös kicserélődések következnek be. Ezt negatív interferenciának nevezte el. Hasonló adatokat kimutat-

tak más szervezeteknél is (*Neurospora* és phagok; CHASE és GILES, 1958a, 1958b; CHASE és DOERMANN, 1958). A negatív interferenciának, azaz a crossing-overek csoportosult fellépésének a megmagyarázására PRITCHARD továbbá azt is feltételezte, hogy ezek a meiosis korai prophaseisában mennek végbe, amikor a kromoszómáknak nagyon rövid szakaszai, az ún. effektív párosodó részek érintkeznek, melyekben többes crossing-over bekövetkezhetik.

2. A heteroallélek különböző párjaira vonatkozó rekombináció értékek additivitása csak nagyon gyengén additív, mégpedig annál kevésbé, minél közelebb vannak egymáshoz a mutáns locusok. A különböző heteroallélek azonban lineárisan sorbaállíthatók 2- vagy 3-pontos keresztezésekkel és úgy-szintén a szélső markerek hasadásának felhasználásával.

Ezek voltak csupán azok az új tények, melyeket a génen belüli keresztezések-nél a spórák véletlenszerű mintáinak elemzése nyújtottak, amikor vad típusú spórák (rendesen prototroph rekombinánsok) voltak a nem-rekombináns (auxotroph) spórák nagy tömegéből kirostálva.

A tetradanalízis a meiosis osztódás minden termékének megvizsgálásával új tényeket nyújtott. Természetesen a tetradanalízist, mivel rendkívül munkaigényes, nem lehet nagyobb arányokban kivitelezni, pedig a génen belüli rekombináció gyakorisága rendesen 10^{-4} nagyságrendű vagy még ennél is kisebb. 1000 ascus teljes elemzése gyakorlatilag kivihetetlen. Azonban LINDEGREN (1953, 1955) az élesztőben, majd M. MITCHELL (1955a, 1955b, 1956, 1957) a *Neurospora crassa*-ban talált kivételes ascusokat, melyekben a rekombinációnak csak egyetlen egy terméke volt meg. Még akkor is, ha kisszámú tetradot elemeztek, találtak ilyen nem reciprok-rekombinációs ascusokat (azaz vadrekombináns kettős mutáns nélkül vagy fordítva). Ez arra utalt, hogy a hasadásnak ez a szokatlan módja nem lesz sem ritka, sem kivételes, legalábbis az intragénes rekombinációban. Ezekben az ascusokban egy allél rendesen 2 : 2 arányban hasadt, míg a másik rendellenes 1 : 3 vagy 3 : 1 arányban. Ezt a jelenséget génkonverzióknak vagy transzreplikálódásnak nevezték el. Valóban hamarosan találtak különböző locusokban konverziót a *Neurospora*-nál és más gombáknál (STRICKLAND, 1958; STADLER, 1959; STADLER és TOWE, 1963; SUYAMA, MUNKERS és WOODWARD, 1959; SHERMAN és ROMAN, 1963; ROMAN, 1958).

A tetradelemzés nagyarányú alkalmazása akkor vált lehetővé, amikor az *Ascomycese*k-nél a spóra jellegekkel, pl. spóraszínnel összefüggő géneket is bevonták a genetikai elemzésbe; pl. *Sordaria* (BISTIS és OLIVE, 1954; KITANI, OLIVE és EL-ANI, 1961, 1962; KITANI, 1962; OLIVE, 1956, 1959) és *Ascobolus immersus* (LISSOUBA, RIZET és ROSSIGNOL, 1962; LISSOUBA, 1961; RIZET, ENGELMANN, LEFORT és LISSOUBA, 1960). Például hét fehér spóras mutáns keresztezésekor a ritkán fellépő vad típusú rekombinánsok sötét spóráikkal a fehér spóras nem-rekombináns ascusok ezreiből könnyen kiszámíthatók. Ilyen markerekkel a rekombinációnak igen erős feloldású tetradelemzése

lehetségessé vált. Az elemzések eredményei azt mutatták, hogy a nem-reciprok rekombináció a szorosan kapcsolt heteroallélek egy sorozatán belül nagyon közönséges, sőt túlsúlyban is van. Egy másik tény, ami az *Ascobolus*-nak és részben más gombáknak is régebbi tanulmányozásából adódott az, hogy a konverzió folyamata valami módon polarizálva van, azaz a génrekombináció menete legyen az akár rendes (2 : 2 aránnyal) akár rendellenes (1 : 3 vagy 3 : 1 aránnyal), a keresztezésben szereplő heteroallélek pontos viszonylagos helyzetétől függ. Sőt LISSOUBA (1961) az *Ascobolus*-ban a spórák néhány kapcsolt színmutánsánál, amelyek között csakis nem-reciprok rekombináció fordul elő, teljes polarizálást mutatott ki és a genetikai anyagnak egy ilyen részét polaronnak nevezte el. A polarizálás nem mindig teljes, de úgy látszik, hogy mint valódi jelenség számos heteroalléles keresztezésben megnyilvánul.

Egy másik tény, amely ezekből a vizsgálatokból merült fel, a meiosis utáni hasadás, ami az ascusokban a nem páros, mint pl. 3 : 5 vagy 5 : 3 hasadást eredményezi. Ilyet találtak a *Sordaria*-ban (KITANI, OLIVE és EL-ANI, 1961, 1962), az *Ascobolus*-ban (LISSOUBA, MOUSSEAU, RIZET és ROSSIGNOL, 1962; SUNSOKI, 1963), sőt még a *Neurospora*-ban is (CASE és GILES, 1964; STADLER és TOWE, 1963). Az ilyen ascusok azt mutatják, hogy egyes esetekben még a meiosis két osztódása után is a kromoszóma, vagy azok DNS-e, még mindig heterozygotikus és ezekben a gombákban még a meiosis utáni első mitosisban is hasadnak.

Mindezeket a tényeket nagyon nehéz bármelyik crossing-over feltevésével összeegyeztetni. Ezért szeretném előbb bemutatni saját vizsgálataink eredményeit, amelyeket az *Ascobolus immersus*-nál elsősorban DR. KRUSZEWSKA-val Varsóban kaptunk, s azután megkíséreltem az új tényeket egy a DNS szerkezetén és lemintázódása módján alapuló új feltevésével megmagyarázni.

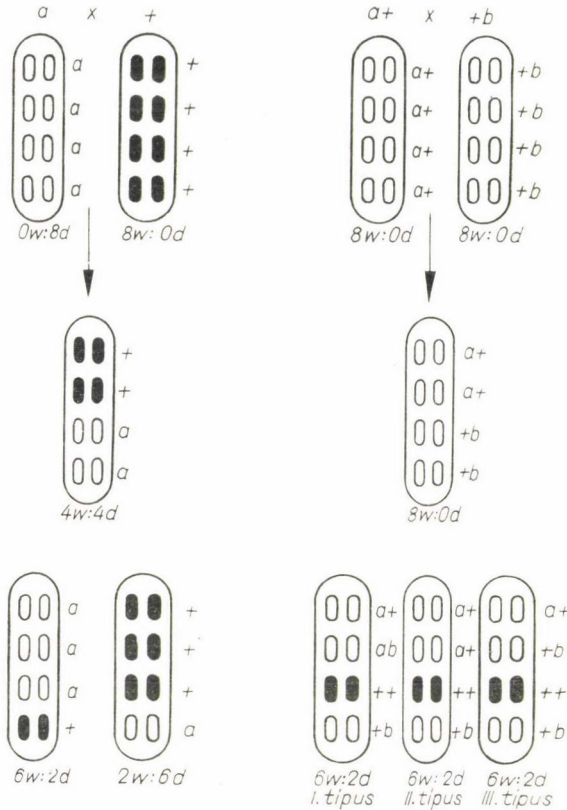
Az *Ascobolus immersus* színtelen (fehér) ascospórák mutánsai kitűnő objektumok a génen belüli rekombináció tanulmányozására. A tetradanalízis egyedül csak az ascospórák morfológiai markereivel is rendkívül kiterjedt arányokban lehetséges. Itten a reciprok és a nem-reciprok rekombináció megkülönböztetésére tetradanalízisre van szükség (1. ábra).

Fehér spórák mutáns vad típusú sötét spórák törzssel keresztezve, az 1-pontos keresztezésben rendes mendeli hasadással 4 fehér (w) és 4 sötét (d) spórák ascusok képződnek. A nagyszámú 4w : 4d ascus között megjelenik néhány ritka ascus is különböző hasadással, ami konverzióknak tulajdonítható. Ezeknek az ascusoknak a típusa többnyire 6w : 2d (páros típusú konverzió a vad típusú alléltől a mutánsba) és 2w : 6d (páros konverzió a mutánsból a vad típusba).

Sokkal kisebb gyakorisággal 8w : 0d és 0w : 8d típusú ascusokat is lehet találni, úgyszintén 5w : 3d, 3w : 5d, 7w : 1d és 1w : 7d páratlan típusokat.

Két heteroalléles fehér mutáns 2-pontos keresztezésében az ascusok legközönségesebb típusa a 8 fehér spórák lesz. Azaz ez a két mutáns, melyek

között rekombináció nem következett be, rendszeren 4 : 4 arányban hasad. Ilyen keresztezésben mégis lesz néhány 6w : 2d típusú ascus is. Elméletileg az ilyen ascusoknak 3 típusa lehet. Mégpedig származhatnak az *a* és *b* mutáns közötti reciprok rekombinációból. Vagy lehetnek az *a* vagy a *b* mutánsnak a

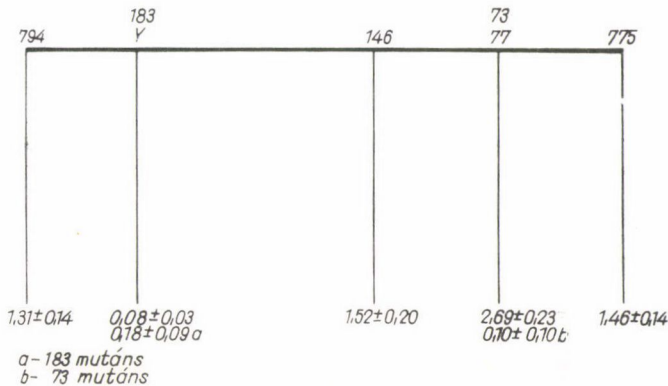


1. ábra. Az ascusok hasadási típusai

vad típusú allélbe konverziója eredményei és ezek megfelelnek az 1-pontos keresztezés 2w : 6d ascusainak.

Ilyen keresztezésben 3 : 5, 1 : 7 és 0 : 8 típusú rendellenes hasadásokat is észre lehet venni; ezek phaenotípusosan mint 7w : 1d, 5w : 3d és 4w : 4d típusú ascusok nyilvánulnak meg. A mutánsok egyike rendellenes hasadásának egyéb lehetséges típusai a 2-pontos keresztezésekben nem fedezhetők fel. Az *Ascobolus immersus*-ban számos locus vesz részt az ascospórák vad jellegű sötét színeződésében. Ezek különböző kromoszómákon szétszórva vannak. A cistronok mindegyikében viszonylag könnyű mutációkkal számos független fehér spórák mutáns kiváltani, amelyek szorosan kapcsolt, heteroalléles mutációs pontoknak egy sorozatát képezik.

Újabban az Y sorozatból ilyen szorosan kapcsolt mutánsok közötti rekombinációt tanulmányoztuk. Ezek a mutánsok nem komplementálódnak, tehát egy cistronhoz tartoznak. 1-pontos keresztezésben mindenekelőtt a különböző allélek konverzió-gyakoriságát állapítottuk meg. Egyedül a 2w : 6d ascusokat eredményező vad típusba konvertálásnak a gyakoriságait határoztuk meg pontosabban (2. ábra); ezt nevezzük a mutánsok konverzió alapgyakoriságának. Az ábrán megadott gyakoriságok 1000 kiszámított ascusra vonatkoznak. A mutánsok helyzetének meghatározása a cistrontérképen a 2-pontos, főleg azonban 3-pontos keresztezések eredményei alapján történt.



2. ábra. Az Y mutánsok sorrendje és konverzió-gyakoriságuk 1-pontos keresztezésekben

A konverzió alapgyakoriságokat figyelembe véve, a 7 megvizsgált mutáns 3, statisztikailag különböző csoportot képez. Az Y, 183 és 73 mutánsok ezrenként 0,1–0,3-as kis gyakorisággal, a 794, 146 és 774 mutánsok ezrenként 1,3–1,5-ös köztes szinttel és a 77 mutáns ezrenként 2,7-ig, a konverzió legmagasabb szintjével.

A 2. ábra világosan mutatja, hogy egy megadott mutáns konverziójának alapgyakorisága és a térképen való helyzete között korreláció nincs. Egyedül a 183 és Y mutánsok azonos konverziószintjükkel esnek közel egymáshoz, vagy éppen ugyanazt a pontot (situs) foglalják el. A harmadik mutáns, 73, kis alapgyakoriságú konverziójával a térképnek az ellenkező végén vagy igen közeli, vagy azonos helyen van, mint a 77 mutáns, melynek még nagyobb a konverzió alapgyakorisága. A 794, 146 és 775 mutánsok a konverzió alapgyakoriságának hasonló köztes értékeivel a térkép különböző részein vannak.

Mind a reciprok, mind a nem-reciprok rekombinációk relatív gyakoriságainak a megállapítása mutáns x mutáns típusú 2-pontos keresztezésekkel történt. Az ilyen keresztezésekből arra is lehet következtetni, hogy egy mutánsnak van-e valamilyen befolyása egy másik konverziójának a gyakoriságára, más szóval, látni lehet, hogy ha egy mutáns konverziója alapgyakoriságát egy másik mutáns jelenléte a keresztezésben befolyásolja. Hogy ilyen adatokat

kaphassunk, elemeztük a különböző 2-pontos keresztezésekből származó 6w : 2d ascusokat (1. táblázat).

I. táblázat

Ascusok konverzió-gyakoriságai 2-pontos keresztezésekben összehasonlítva az 1-pontos keresztezések konverzió-gyakoriságaival

Típus	Keresztezés, a × b	6w : 2d ascusok száma	a mutáns 1 : 3 hasadása	b mutáns 1 : 3 hasadása	Gyakorisági arányok*
I.	Y × 794	3	0	3	0,08 1,31
	Y × 146	26	0	26	0,08 1,52
	Y × 77	29	0	29	0,08 2,69
	Y × 775	30	0	30	0,08 1,46
	183 × 794	15	0	15	0,18 1,31
	183 × 146	19	0	19	0,18 1,52
	183 × 77	29	0	29	0,18 2,69
	183 × 775	29	0	29	0,18 1,46
	II.	794 × 77	25	2	23
146 × 77		9	1	8	1,52 2,69
775 × 77		11	2	9	1,46 2,69
III.	794 × 146	23	6	17	1,31 1,52
	794 × 775	28	12	16	1,31 1,46
	775 × 146	14	9	5	1,46 1,52

* A 2w : 6d ascusoknak az a × + keresztezésekben és a b × + keresztezésekben megállapított gyakoriságainak az aránya.

14 különböző allélek közötti keresztezésből származó 299 ascus elemzése szerint a 6w : 2d ascusok túlnyomó többsége konverzióból származott. Néhány keresztezésben, mint a 794 × 146, 794 × 775 vagy 775 × 146 az ascusok gyakorisága a két allél bármelyikének a konverziójával, többé-kevésbé egyenlő (III). Más keresztezésekben (794 × 77, 775 × 77, 146 × 77) ez a két gyakoriság erősen aszimmetriás volt (II), vagy egészen kifejezett (az Y vagy 183 mutáns keresztezéseiben, I).

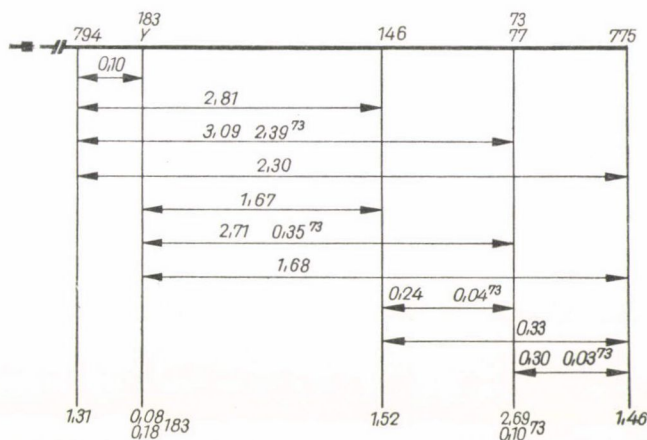
A 3. ábra az Y locus térképét mutatja az összes megvizsgált kombináció alapján a 6w : 2d ascusok ezrenkénti gyakoriságával. Az ábrán lent a mután-

soknak konverzió alapgyakoriságai is fel vannak tüntetve. Nyilvánvaló, hogyha két mutáns, a és b , viszonylag távol fekszik egymástól, a $6w : 2d$ ascusok gyakorisága az $a \times b$ keresztezésekben többé-kevésbé egyenlő ezen mutánsok konverzió alapgyakoriságainak az összegével, pl.

$$f(6 : 2) (794 \times 146) = f(2 : 6) (794 \times 794) + f(2 : 6) (146 \times 146)$$

$$2,8 = 1,3 + 1,5 \quad \text{azaz} = 2,8$$

Ebből arra következtethetünk, hogy a távol fekvő mutánsoknál ezek konverzió-gyakorisága az 1-pontos és 2-pontos keresztezésekben hasonló volt.



3. ábra. Az Y mutánsok térképe

Azaz egyik mutáns jelenléte nem befolyásolja egy másiknak konverzió-gyakoriságát.

Miként a 3. ábrán is látható, a $6w : 2d$ ascusok gyakorisága nem mindig additív (és ezért a mutánsokat nem is lehet a 2-pontos keresztezések alapján lineárisan elrendezni). Ez nyilvánvaló, mert hiszen a távolabb fekvő mutánsoknál ezek a gyakoriságok egyenlők azok megfelelő konverzió alapgyakoriságainak az összegével, amelyek pedig még a közel fekvő mutánsoknál is különböznek. Például a $6w : 2d$ ascusok gyakorisága az $Y \times 146$ keresztezésben $1,67 \times 10^{-3}$, míg az ilyen ascusok gyakorisága az Y -nak a távolabb fekvő 73 mutánssal keresztezésben csak $0,35 \times 10^{-3}$. Ilyen adatok azt sejtetik, hogy a két mutáns közötti rekombináció gyakorisága nemcsak távolságuknak a függvénye, hanem a mutánsoknak a sajátosságától is függ.

A mutáns \times mutáns típusú 2-pontos keresztezésekben, ha a mutánsok a térképen egymáshoz közel helyezkednek el, a $6w : 2d$ ascusok gyakorisága sokkal kisebb, mint a szóban forgó mutánsok konverzió alapgyakoriságainak megfelelő összege. Egyik mutánsnak befolyása egy másik konverzió-gyakori-

ságára nyilvánvaló, amikor néhány 3-pontos és a megfelelő 2-pontos keresztezések eredményeit összehasonlítjuk. Egyes $ab \times c$ típusú 3-pontos keresztezésben a $6w : 2d$ ascusok gyakoriságai statisztikailag nem különböznek a b és c mutánsok közötti megfelelő 2-pontos keresztezések gyakoriságaitól (2. táblázat).

2. táblázat

Az $ab \times c$ típusú 3-pontos keresztezések eredményeinek összehasonlítása a megfelelő 2-pontos keresztezésekkel

183	$775 \times 794 - f(6 : 2) = 0,16 \pm 0,04$
	$794 \times 183 - f(6 : 2) = 0,21 \pm 0,04$
794	$146 \times 775 - f(6 : 2) = 0,28 \pm 0,07$
	$146 \times 775 - f(6 : 2) = 0,33 \pm 0,05$
794	$77 \times 775 - f(6 : 2) = 0,25 \pm 0,09$
	$77 \times 775 - f(6 : 2) = 0,24 \pm 0,05$
Y	$77 \times 794 - f(6 : 2) = 0,011 \pm 0,007$
	$Y \times 794 - f(6 : 2) = 0,10 \pm 0,04$
Y	$775 \times 794 - f(6 : 2) = 0,02 \pm 0,02$
	$Y \times 794 - f(6 : 2) = 0,10 \pm 0,04$
Y	$77 \times 775 - f(6 : 2) = 0,055 \pm 0,018$
	$77 \times 775 - f(6 : 2) = 0,30 \pm 0,05$

Ugyanilyen típusú egyéb keresztezésekben, amikor a kettős mutáns (a mutáns pár) az Y mutánst is magába foglalja, a $6w : 2d$ ascusok gyakorisága tízszer kisebb volt, mint a megfelelő 2-pontos keresztezésekben. A $794 \times Y$ keresztezésben a $6w : 2d$ ascusok a 794 mutánsnak vad alléljébe konverziójából származnak. Így a $6w : 2d$ ascusok kisebb gyakorisága a $794 \times Y$ 775 és $794 \times Y$ 77 keresztezésekben a 794 mutáns csökkent konverzió-gyakoriságának tulajdonítható. Ez származhat vagy ezen mutánsnak vad típusba konverziója tényleges csökkenéséből, vagy a konverzió-gyakoriságnak csak látszólagos csökkenéséből.

A 794 konverzió gyakoriságának ezt a látszólagos csökkenését eredményezheti a $+775$ -nek egyidejű 775-be konverzió, amik a $6w : 2d$ ascusok helyett a $8w : 0d$ ascusok képződéséhez vezetnek. Azonban számos adat ebben a keresztezésben inkább a 794-nek $+794$ -be konverziója gyakoriságának tényleges csökkenésére utal. Például a 794 mutánsnak $+794$ -be konverziója gyakoriságának csökkenését a 794×183 775 keresztezésben nem lehetett megfigyelni.

A ritka crossoveres ascusokból a kettős mutánsokat felhasználva lehetőségessé vált egyes mutánsok egyidejű konverzióinak a gyakoriságát a kettős mutáns \times vad típus 2-pontos keresztezésekben tanulmányozni. A $2w : 6d$ ascusok ezekben a keresztezésekben csakis mindkét mutánsnak a vad típusba egyidejű konverziójából jöhettek létre. Ahogy azt a 3. táblázat bemutatja, a két mutáns egyidejű konverziójának a gyakorisága mindenekelőtt mind-egyikük konverzió alapgyakoriságától függ; azaz nagyobb az egyidejű konver-

zió-gyakoriság, ha a két mutáns konverzió alapgyakorisága is nagyobb. Például a $794\ 775 \times ++$ keresztezésben a $2w : 6d$ ascusok gyakorisága tízszer nagyobb, mint az $Y\ 775 \times ++$ keresztezésben, míg az 1-pontos keresztezésben a 794 mutánsnak az Y mutánsénál sokszorosán nagyobb a vad típusú allélbe konverziójának gyakorisága.

Kiemelendő, hogy az Y és 775 mutánpár egyidejű konverzió-gyakorisága jóval kisebb, mint a 794 és 775 mutánsok egyidejű konverziójának, ama tény ellenére, hogy az előbbi párban a mutánsok egymáshoz közelebb vannak, mint a másodikban.

3. táblázat

A kettős mutáns \times vad típus keresztezések eredményei

Keresztezés	$Y\ 146 \times ++$	$Y\ 77 \times ++$	$Y\ 775 \times ++$	$794\ 77 \times ++$	$794\ 775 \times ++$
Összes kiszámított ascus	58 238	27 061	50 427	40 234	52 364
$2w : 6d$ ascusok száma	2	3	3	11	16
$2w : 6d$ ascusok gyakoriságai ($\times 10^3$)	$0,03 \pm 0,02$	$0,11 \pm 0,08$	$0,06 \pm 0,04$	$0,27 \pm 0,08$	$0,30 \pm 0,08$

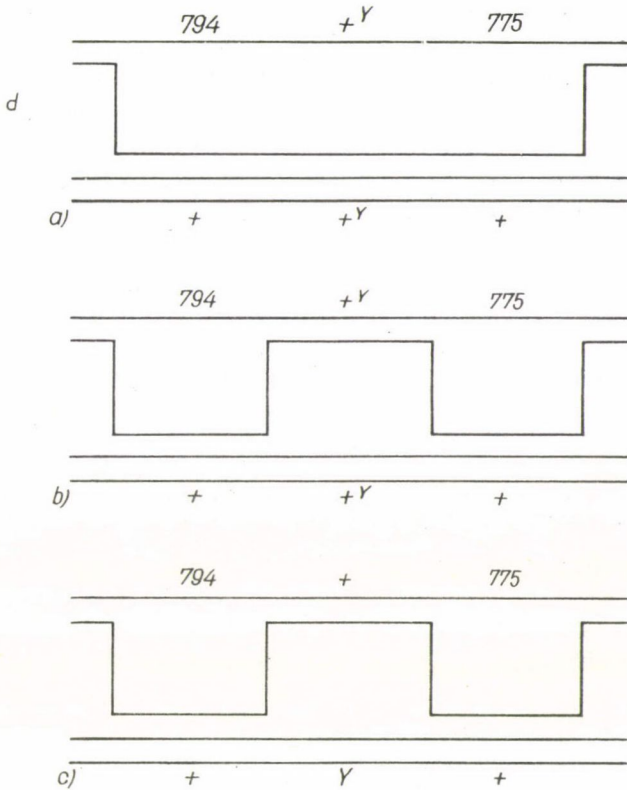
Egy genetikai locus kevés allélje közötti rekombináció-elemzésének itt ismertetett eredményei bemutatják a génen belüli rekombináció összes jellemző vonását: a gyenge additivitást, a nem-reciprok rekombináció túlsúlyát és a heteroallélek egyes párjainál a konverzióban mutatkozó polaritást. Viszont ilyen tényeket nem lehet összeegyeztetni a klasszikus crossing-over elmélettel, amely a nem-reciprok rekombinációt nem teszi lehetővé. Az allélek hasadása a nem szokásos 1 : 3 vagy 3 : 1 arányokban Mendel alapszabályaival ellentétben áll. Hogy ezeket a szokatlan tényeket meg lehessen magyarázni, az első elméletek és spekulációk többsége a mintaválasztó (copy-choice) modell alapján lettek megszerkesztve. BELLING-nek ezt az elgondolását a crossing-over mechanizmusáról LEDERBERG (1955) alkalmazta a baktériumoknál a rekombináció megmagyarázására. A copy-choice modell szerint egy allél hasadása a nem szokásos 1 : 3 lesz, ha az újonnan képződött chromatid az egyik templát chromatidról átvált (switch) egy másik homológ templátjához. Ha feltételezzük, hogy a két új fonál lemásolása a régiekről nem pontosan szinkronizált, akkor könnyű azt is feltételezni, hogy a kromoszómának egy kis része kétszer másolódik le, míg a homológ fonálnak a megfelelő része egyáltalán nem. Az átváltás irányának megfelelően így előáll az 1 : 3 vagy 3 : 1 hasadás. Ha feltételezzük, hogy egy ilyen helyzet csak nagyon rövid, általában a cistron hosszánál rövidebb szakaszon lehetséges és hogy be kell végződnie vagy vissza kell válnania az eredeti templáthoz, vagy pedig a második újonnan képződött

chromatid reciprok átváltásával kell kiegyenlítődni, úgy könnyű megérteni azt, miért csak a génen belüli rekombinációban találtak konverziót. A mintaválasztó feltevés szerint mindegyik kicserélődéskor egy rövid szakasz vesz részt 1 : 3 hasadással. A génen belüli rekombinációban, ha a gének távol fekszenek, ez a nem-reciprok rekombinációs sajátosságú rövid szakasz észrevétlen marad, míg az egymáshoz közeli helyzetű heteroallélek közötti keresztezésekben jóval nagyobb annak az esélye, hogy közülük legalább egy allél ilyen nem-reciprok sajátosságú szakaszban lesz. Ebben a feltevésben a crossing-overnek és a konverzióknak a mechanizmusa ugyanaz és egymással összefüggnek. A copy-choice feltevés a génen belüli rekombinációból megismert számos ténytet megmagyaráz, de sok tekintetben mégis hiányos. Nem magyarázza meg a gombák tetrádelemzéséből ismert négyfonalas kicserélődést. Továbbá a kromoszoma lemintázódásának konzervatív típusát tételezi fel, TAYLOR (1957, 1958) azonban a kromoszómák szemikonzervatív kettőződésére kapott bizonyítékot. Végül nem magyarázza meg a gombáknál a tetrádokban talált olyan szokatlan hasadást, mint az 5 : 3, vagy pedig azt kell feltételeznünk, hogy a chromatid egyik fele a másiktól függetlenül átválthat.

Az *Ascobolus* Y sorozatán belüli rekombináció vizsgálatunk eredményei szintén nehezen értelmezhetők a mintaválasztó feltevéssel számos további kiegészítés feltételezése nélkül. A copy-choice feltevésen alapuló modelleknél előfeltétel, hogy bármelyik mutáns konverzió-gyakorisága mindenekelőtt a mutáns génen belüli helyzetének a függvénye. Ennek a feltevésnek alapján az lenne várható, hogy egy funkcionális egység minden egyes mutánsának az 1-pontos keresztezésben hasonló konverzió értéke kell legyen, vagy pedig ha polarizáltság áll fenn, a gyakoriságoknak egy irányban fokozatosan kellene megváltozniuk. Eredményeink csak annak a feltételezésével lennének a mintaválasztó feltevéssel összeegyeztethetők, hogy az Y sorozat minden mutánsában a genetikai anyagnak különböző hosszúságú átrendeződései vannak képviselve. Ez esetben annak a valószínűsége, hogy az egész átrendeződött részt az újonnan képződött fonál a második templátra átváltással kihagyja, a szakasz hosszával fordított viszonyban kell legyen (EPHRUSSI—TAYLOR, 1961). Így a leg-hosszabb részkiecsesés (deletio) mutánsoknak lenne a legkisebb konverzió alapgyakoriságuk, vagyis az Y, 183 és 73 mutánsoknak. Ez azonban nem magyarázza meg, hogy a rekombináció gyakoriság az $Y \times 73$ keresztezésben kisebb, mint az $Y \times 146$ keresztezésben, ugyanis a 73 mutáns távolabb fekszik az Y-től, mint a 146 mutáns. Ugyanígy nehéz a kettős mutáns \times vad keresztezések eredményeit a copy-choice feltevéssel megmagyarázni.

Ha, mint a legegyszerűbb lehetőséget feltesszük, hogy két mutáns egyidejű konverzióját ezeket a mutánsokat magába foglaló résznek csak két átváltása eredményezi (4. ábra, felső rész), akkor az egyidejű konverziók gyakoriságának csökkenni kellene a két mutáns közötti távolság növekedésével. Így az egyidejű konverzióból származó $2w : 6d$ ascusok gyakorisága is

kisebb kellene legyen, például a $794\ 775 \times ++$ keresztezésben, mint az $Y\ 775 \times ++$ keresztezésben. A valóságban azonban a $2w : 6d$ ascusok gyakorisága az előbbi keresztezésben tízszer nagyobb, mint az utóbbiban. Ezért kénytelenek vagyunk feltételezni, hogy a 794 és 775 mutánsok egyidejű konverziója legalább négy átváltásnak tulajdonítandó és hogy az Y szakaszban mindkét



4. ábra. A kettős mutáns \times vad típus keresztezések eredményeinek magyarázata a copy-choice modellel

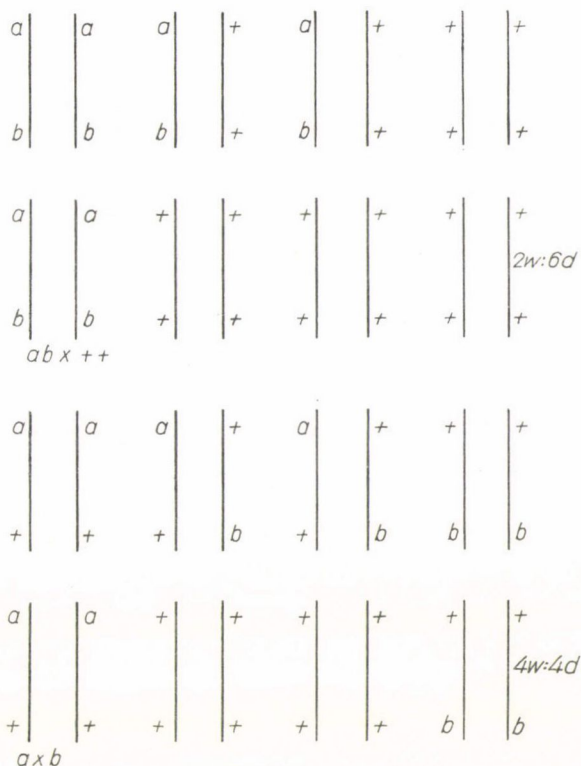
másolat szintézise mindig az eredeti templáton halad végig (4. ábra, középső rész). Ebben az esetben azonban azt kellene várunk, hogy a $794\ 775 \times Y$ 3-pontos keresztezésben a 4. ábra alsó modelljének megfelelő módon létrejött $6w : 2d$ ascusok gyakorisága nem lesz kisebb, mint a $794\ 775 \times ++$ és az $Y\ 775 \times ++$ keresztezésekben kapott $2w : 6d$ ascusok gyakoriságainak ($0,30 \times 10^{-3}$ és $0,06 \times 10^{-3}$) a különbsége, vagyis nem kisebb, mint $0,24 \times 10^{-3}$. Ámde ebben a keresztezésben a megvizsgált 200 000 tetrád között egyetlen egy $6w : 2d$ ascust sem lehetett találni. Nagyon nehéz tehát a copy-choice feltevéssel további kiegészítő feltevések nélkül azokat az előbbieken ismertetett

tényeket megmagyarázni, amelyek arra utalnak, hogy egy mutáns jelenléte egy másik mutáns konverzió-gyakoriságát befolyásolja.

Újabban WHITEHOUSE (1963; WHITEHOUSE és HASTINGS, 1965; HASTINGS és WHITEHOUSE, 1964), valamint HOLLIDAY (1964) a rekombináció magyarázására teljesen újszerű modelleket javasoltak, amelyek az átváltó, copy-choice feltevés számos hátrányát megkerülik. Egyik modell sem hozza összefüggésbe a rekombinációt a DNS és a kromoszómák lemintázódásának nagyobb részével, hanem csak teljes DNS szintézis nélküli lokális kiigazítást enged meg. Rövid részekben „hibrid DNS” képződését veszik fel, ami a kromoszómák párosodása alatt képződhetik a különböző chromatidákból homológ DNS egyes fonalaknak kitekeredésével, majd ezeknek újra egymásköré csavarodásával. Ezek a modellek a konverziót a DNS fonalak rövid részeinek (WHITEHOUSE), vagy csak egyes bázisainak (HOLLIDAY) eltávolításával és újrapótlásával magyarázzák, nem pedig kettős lemintázódással és hibás lemásolással. Az az elképzelés, hogy hibásan illesztett bázispárok távolítódnak el a hibrid DNS-ből — talán különleges enzimekkel — és komplementer bázispárok behelyettesítődnek, amelyek rendes hidrogén kötésekkel tudnak kialakítani. Ha a hibrid DNS-ben egy hibás párnak csak az egyik bázisa van helyettesítve, akkor konverzió mindkét irányba lehetséges. Ezek a feltevések megegyeznek a DNS molekuláris szerkezetével és félkonzervatív módon történő lemintázódásával. Továbbá előre jelzik, hogy mind a crossing-over, mind a konverzió egyaránt felléphet két homológ kromoszóma négy chromatidjánál bármelyik két chromatida között. Űgyszintén a tetrádok szokatlan 5 : 3 hasadását is megmagyarázzák. De mindkét modellnek nagy gyengéje a rekombináció különböző gyakoriságainak és különösen a géntérképen belül a különböző heteroallélek közötti távolságtól függő konverzióknak a megmagyarázása. Mindkét modell számos, nehezen bizonyítható vagy cáfolható kiegészítő további előfeltételezést igényel. Számos tény az *Ascobolus* Y sorozatában, amelyet a copy-choice feltevéssel nehéz megmagyarázni, könnyebben lenne értelmezhető az utóbbi modellek bármelyikével. Például a 7 mutánsunk konverzió alapgyakoriságában jelentkezett nagy különbségek és ezek helyzete és konverzió-gyakorisága közötti korrelációnak nyilvánvaló hiánya azzal a feltételezéssel lehetne magyarázható, hogy két egymáshoz közeli mutáns lényegesen különbözhet általánosságban a homozygosis állapotba átalakulása gyakoriságában vagy a lehetséges konverzió irányok egyikének a gyakoriságában. Így, még ha hasonló is ezeknél annak a valószínűsége, hogy a hibrid DNS egyazon részében vannak a mutánsok, a vad típusba konverziójuk gyakoriságai egészen különbözők lehetnek. HOLLIDAY szerint a konverzió gyakoriságbeli különbségek az effektív párosodás különböző mértékű elnyomásának (suppressio) is lehetnek a következményei.

A kettős mutánsoknak vad típusossal keresztezése eredményei a következő módon magyarázhatók. Ilyen keresztezésekben $2w : 6d$ ascusok csak akkor keletkezhetnek, ha mindkét chromatidán mind a két mutáns a hibrid DNS

egyik közös részében van és mindkettőben a kiigazítás a + felé irányul. Bár az Y és 775 mutánsok, mivel egymáshoz közel vannak, gyakrabban kerülhetnek egyidejűleg ugyanabba a hibrid DNS részbe, mint a 794 és 775 mutánsok, mégis ha a 794-nek +794-hez kiigazítása gyakorisága sokszorosán felülmúlja



5. ábra. Vázlatok két locusnak a vad típusba kiigazítása bemutatására, ami $2w : 6d$ és $4w : 4d$ ascusok képződéséhez vezet „coupling” (felső vázlat) és „repulsion” (alsó vázlat) esetében

az $Y \rightarrow +Y$ gyakoriságát, akkor a 794 és 775 mutánsoknak a vad típusba egyidejű konverziója sokszorta gyakoribb lehet, mint az Y és 775 mutánsoké.

Egyik mutánsnak egy másiknak konverzió-gyakoriságára befolyása, amit a 2- és 3-pontos keresztezések összehasonlításával figyeltünk meg, megegyezik HOLLIDAY feltételezésével, hogy ti. különböző markerek az effektív párosodást elnyomhatják.

Mégis még mindig nehéz néhány adatunkat ezzel a feltevessel értelmezni. Például a $794 \times 775 \times ++$ keresztezésben a $2w : 6d$ ascusok gyakorisága $0,3 \times 10^{-3}$ volt. Ez azt jelentené, hogy ilyen a gyakoriság olyan esetekben, amikor mindkét chromatidon mind a két mutáns közös hibrid DNS részben van és mind a négy heterozygosisos pontban a kiigazítás a vad típus felé halad (5. ábra, felső vázlat).

A 794×775 keresztezésben mind a két chromatidán mindkét pontnak a hibrid DNS-be foglalása, amikor mind a négy pontban a kiigazítás a vad típusú allél irányába történik, $4w : 4d$ ascusok kialakulásához kellene vezessen (5. ábra, alsó vázlat). Így ebben a keresztezésben nem kevesebb, mint $0,3 \times 10^{-3}$ gyakorisággal várhatnánk $4w : 4d$ ascusokat. Azonban a megvizsgált 56 013 tetrád között nem találtunk $4w : 4d$ ascusokat.

Az összes újabb ismertetés a rekombinációs folyamatról rámutat arra, hogy mai ismeretünk erről az alapvető genetikai jelenségről még egyáltalán nem kielégítő. Számos újabb tény a vírus- és a baktérium-genetika köréből s különösen a gombák előbb ismertetett tetrád elemzési adatai a rekombináció egyetlen ismert modelljével sem magyarázhatók meg teljesen (WESTERGAARD, 1964; FINCHAM és DAY, 1965; ESSER és KUENEN, 1965).

Természetesen az sincs kizárva, hogy különböző rekombinációs mechanizmusok működnek, legalábbis egyrészt a baktériumokban és vírusokban, másrészt a „valódi” kromoszómával rendelkező magasabbrendű szervezetekben. Az sincs kizárva, bár kevésbé valószínű, hogy magasabb szervezetszervezeteknek még a különböző csoportjaiban is (pl. gombák és virágos növények vagy állatok) a rekombináció egyes részfolyamatai nem ugyanazok, visszatükrözve a kromoszómák szerkezetében és viselkedésében meglevő különbségeket. Az sincs kizárva, hogy a génen belüli és gének közötti rekombináció a meiosisban vagy még inkább a mitotikus rekombináció nem teljesen azonosak. Több új feltevés (pl. TAYLOR, 1963; FREESE, 1958) proteín (vagy más) összekötő tagok (linker) révén összekapcsolt kis DNS molekulákból álló diszkontinuus kromoszóma szerkezetet tételez fel. Ennek megfelelően a gének közötti reciprok crossing-over az összekapcsoló tagokban következne be és a génen belüli nem-reciprok rekombináció (konverzió) a DNS molekulákban.

Most, amikor a DNS-nek a szerepéről és lemintázódásának a módjáról már tudunk valamit, teljesen nyilvánvaló, hogy a rekombináció végleges megértéséhez molekuláris alapvetés kell. Mindenekelőtt jóval többet kell tudnunk a DNS molekulák különféle molekuláris mechanizmusairól és az átrendeződésekről. Újabb kísérletek az UV okozta károsulásokról és ezek helyreállításáról különleges enzimek közreműködésével, amelyek pl. a thymín dimereket vágják ki (SETLOW és CARRIER, 1964; BOYCE és HOWARD-FLANDERS, 1964) azt mutatják, hogy a bázissorrendet a DNS-ben enzimek újra átrendezhetik. Nincs kizárva, hogy a rekombináció folyamatában hasonló enzimek vennének részt, amelyek a hibás bázisokat kivágják, mint ahogy azt HOLLIDAY a hibrid DNS homozgotizálódása folyamatában feltételezi. Pillanatnyilag még túl korai lenne bármilyen további spekuláció a rekombináció folyamatának a mechanizmusáról, míg a DNS bázissorrendjében az átrendeződés lehetséges mechanizmusáról molekuláris szinten újabb tények nincsenek kiderítve. Úgyisint a magasabbrendű szervezetek kromoszómáinak valódi molekuláris szerkezete tisztázása további előfeltétele a rekombináció vizsgálatok jövőbeli fejlődésének.

Remélhető, hogy a molekuláris genetika gyors fejlődése igen közeli jövőben lehetővé fogja tenni a rekombináció sajátossága megértését.

IRODALOM

- BARRAT, R. W., NEWMEYER, D., PERKINS, D. D. & GARNJOBST, L.: Map construction in *Neurospora crassa*. Adv. Genet. **6**, 1—93 (1954).
- BELLING, J.: Crossing-over and gene rearrangement in flowering plants. Genetics **18**, 388—413 (1933).
- BISTIS, G. & L. S. OLIVE: Ascomycete spore mutants and their use in genetic studies. Science **120**, 105—106 (1954).
- BOYCE, R. P. & P. HOWARD-FLANDERS: Release of ultraviolet light induced thymine dimers from DNA in *E. coli* K12. Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. **51**, 293 (1964).
- CASE, M. E. & N. H. GILES: Evidence from tetrad analysis for both normal and aberrant recombination between allelic mutants in *Neurospora crassa*. Proc. Natl. Acad. Sci. Wash. **44**, 378—390 (1958a).
- CASE, M. E. & N. H. GILES: Recombination mechanisms at the pan-2 locus in *Neurospora crassa*. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. **23**, 119—135 (1958b).
- CHASE, M. & A. H. DOERMANN: High negative interference over short segments of the genetic structure of bacteriophage T4. Genetics **43**, 332—353 (1958).
- DARLINGTON, C. D.: The time, place and action of crossing over. J. Genet. **31**, 185—212 (1935).
- DARLINGTON, C. D.: Recent advances in cytology (2nd ed.). London, Churchill (1937).
- EBERSOLD, W. T. & R. P. LEVINE: A genetic analysis of linkage group I of *Chlamydomonas reinhardi*. Z. Vererbungsl. **90**, 74—82 (1959).
- EPHRUSSI-TAYLOR, H.: Recombination analysis in microbial systems. pp. 39—75 in Growth in Living Systems. Edited by M. X. Zarrow et al. Basic Books Inc. New York (1961).
- ESSER, K. & R. KUENEN: Genetik der Pilze. Berlin, Springer Verl. (1965).
- FINCHAM, J. R. S. & P. R. DAY: Fungal genetics. 2nd ed. Oxford, Blackwell (1965).
- FREESE, E.: The arrangement of DNA in the chromosome. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. **23**, 13—18 (1958).
- HASTINGS, P. J. & H. L. K. WHITEHOUSE: A polaron model of genetic recombination by the formation of hybrid DNA. Nature **201**, 1052—1054 (1964).
- HOLLIDAY, R.: A mechanism for gene conversion in fungi. Genet. Res. **5**, 282—304 (1964).
- KITANI, Y., OLIVE, L. S. & A. S. EL-ANI: Transreplication and crossing-over in *Sordaria fimicola*. Science **134**, 668—669 (1961).
- KITANI, Y., OLIVE, L. S. & A. S. EL-ANI: Genetics of *Sordaria fimicola*. V. Aberrant segregation at the gl locus. Amer. J. Bot. **49**, 697—706 (1962).
- KITANI, Y.: Three kinds of transreplication in *Sordaria fimicola*. Jap. J. Genet. **37**, 131—146 (1962).
- LEDERBERG, J.: Recombination mechanisms in bacteria. J. Cell. Comp. Physiol. (suppl. 2) **45**, 75—107 (1955).
- LEVINE, R. P. & W. T. EBERSOLD: Gene recombination in *Chlamydomonas reinhardi*. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. **23**, 101—109 (1958).
- LINDEGREN, C. C.: The genetics of *Neurospora* III. Bull. Torrey Bot. Club **60**, 133—154 (1933).
- LINDEGREN, C. C.: The yeast cell, its genetics and cytology. St. Louis, Educational Publ. Inc. (1949).
- LINDEGREN, C. C.: Gene conversion in *Saccharomyces*. J. Genet. **51**, 625—637 (1953).
- LINDEGREN, C. C.: Non-Mendelian segregation in single tetrad of *Saccharomyces ascribed* to gene conversion. Science **121**, 605—607 (1955).
- LISSOUBA, P.: Mise en évidence d'une unité génétique polarisée et essai d'analyse d'un cas d'interférence négative. Ann. sci. nat. Bot. et Biol. végét. Ser. 12. **1**, 641—720 (1961).
- LISSOUBA, P. & G. RIZET: Sur l'existence d'une unité génétique polarisée ne subissant que des échanges non réciproques. C. R. Acad. Sci. Paris **250**, 3408—3411 (1960).
- LISSOUBA, P., MOUSSEAU, J. & J. L. ROSSIGNOL: Fine structure of genes in the ascomycete *Ascobolus immersus*. Adv. Genet. **11**, 343—380 (1962).
- MESELSON, M. & J. J. WEIGLE: Chromosome breakage accompanying genetic recombination in bacteriophage. Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. **47**, 857—868 (1961).
- MITCHELL, M. B.: Aberrant recombination of pyridoxine mutants of *Neurospora*. Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. **41**, 215—220 (1955a).

- MITCHELL, M. B.: Further evidence of aberrant recombination in *Neurospora*. Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. **41**, 935—937 (1955b).
- MITCHELL, M. B.: A consideration of aberrant recombination in *Neurospora*. C. R. Lab. Carlsberg Ser. Physiol. **26**, 285—298 (1956).
- MITCHELL, M. B.: Crossing-over and conversion in *Neurospora*. pp. 94—113 in The Chemical Basis of Heredity. Baltimore, John Hopkins Press (1957).
- MORGAN, T. H.: The theory of gene. New Haven, Yale Univ. Press (1926).
- MURRAY, N. E.: Polarized recombination and fine structure within the *me-2* gene of *Neurospora crassa*. Genetics **48**, 1163—1183 (1963).
- OLIVE, L. S.: Genetics of *Sordaria fimicola*. I. Ascospore colour mutants. Amer. J. Bot. **43**, 97—107 (1956).
- OLIVE, L. S.: Aberrant tetrads in *Sordaria fimicola*. Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. **45**, 727—732 (1959).
- OWEN, A. R. G.: The theory of genetical recombination. Adv. Genet. **3**, 117—157 (1950).
- PATEMAN, J. A.: High negative interference at the *am* locus in *Neurospora crassa*. Genetics **45**, 839—846 (1960).
- PERKINS, D. D.: Crossing-over and interference in a multiple marked chromosome arm of *Neurospora*. Genetics **47**, 1253—1274 (1962).
- PONTECORVO, G.: The genetics of *Aspergillus nidulans*. Adv. Genet. **5**, 141—233 (1953).
- PONTECORVO, G.: Trends in genetic analysis. New York, Columbia Univ. Press (1958).
- PONTECORVO, G. & E. KÄFER: Genetic analysis based on mitotic recombination. Advanc. Genet. **9**, 71—109 (1958).
- PRITCHARD, R. H.: The relationship between a group of alleles in the *ad-8* region of *Aspergillus nidulans*. Heredity **8**, 433 (Abstr.) (1954).
- PRITCHARD, R. H.: The linear arrangement of a series of alleles of *Aspergillus nidulans*. Heredity **9**, 343—371 (1955).
- PRITCHARD, R. H.: Localized negative interference and its bearing on models of gene recombination. Genet. Res. **1**, 1—24 (1960a).
- PRITCHARD, R. H.: The bearing of recombination analysis at high resolution on genetic fine structure in *Aspergillus nidulans* and the mechanism of recombination in higher organisms. Symp. Soc. Gen. Microbiol. **10**, 155—180 (1960b).
- RIZET, G., N. ENGELMANN, C. LEFORT, P. LISSOUBA & J. MOUSSEAU: Sur un *Ascomycete* intéressant pour l'étude de certains aspects du problème de la structure du gene. C. R. Acad. Sci. Paris **250**, 2050—2052 (1960).
- ROMAN, H.: Sur les récombinaisons non reciproques chez *Saccharomyces cerevisiae* et sur les problèmes poses par ces phénomènes. Ann. Genet. **1**, 11—17 (1958).
- SETLOW, R. B. & W. L. CARRIER: The disappearance of thymine dimers from DNA: an error correcting mechanism. Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. **51**, 226 (1964).
- SHERMAN, F. & H. ROMAN: Evidence for two types of allelic recombination in yeast. Genetics **48**, 253—261 (1963).
- STADLER, D. R.: Gene conversion of cysteine mutants in *Neurospora*. Genetics **44**, 617—655 (1959).
- STADLER, D. R. & TOWE, A. M.: Recombination of allelic cysteine mutants in *Neurospora*. Genetics **48**, 1323—1344 (1963).
- STRICKLAND, W. N.: Abnormal tetrads in *Aspergillus nidulans*. Proc. Roy. Soc. B. **143**, 533—542 (1958).
- STRICKLAND, W. N.: Tetrad analysis of short chromosome regions in *Neurospora crassa*. Genetics **46**, 1125—1141 (1961).
- SUYAMA, Y., K. D. MUNKERS & V. W. WOODWARD: Genetic analysis of the *pyr-3* locus of *Neurospora crassa*: the bearing of recombination and gene conversion upon intrallelic linearity. Genetica **33**, 293—311 (1959).
- TAYLOR, J. H.: The time and mode of duplication of chromosomes. Amer. Nat. **91**, 209—221 (1957).
- TAYLOR, J. H.: The organization and duplication of genetic material. Proc. Xth Intern. Cong. Genet. **2**, 63—78 (1958).
- TAYLOR, J. H.: The replication and organization of DNA in chromosomes. In Molecular Genetics I. New York, Academic Press (1963).
- WESTERGAARD, M.: Studies on the mechanism of crossing-over I. Theoretical considerations. C. R. Lab. Carlsberg **34**, n. **15**, 359—405 (1964).
- WHITETHOUSE, H. L. K.: A theory of crossing-over by means of hybrid deoxyribonucleic acid. Natur. **199**, 1034—1040 (1953).
- WHITETHOUSE, H. L. K. & P. J. HASTINGS: The analysis of genetic recombination on the polaron hybrid DNA model. Genet. Res. **6**, 27—92 (1965).

AZ EVOLÚCIÓ GENETIKAI ALAPJAI

VIDA GÁBOR

MTA Genetikai Intézet

„The diversity of organisms, similarities and differences between kinds of organisms, patterns of distribution and behavior, adaptation and interaction, all this was merely a bewildering chaos of facts until given meaning by the evolutionary theory.”

(MAYR 1963, p. 1.)

I. Bevezetés

Az evolúció bizonyítékai

A földtörténeti korok évezredei, évmilliói során a szerves világ evolúciója az élőlényeknek szinte megszámlálhatatlan sokféleségét hozta létre.* Minden faj az evolúciós megváltozások sorozatának eredménye. A fajok mai látszólagos állandósága csupán az emberi élettartam folytán korlátozott rövid megfigyelési idő következménye. Az evolúció nagyobb lépéseit így csak indirekt módon tanulmányozhatjuk.

A biológia csaknem minden területe bizonyítékokat szolgáltat az élővilág evolúciójára. Az első meggyőző adatokat a paleontológiai kutatások eredményezték. A fosszilis állatok és növények a geológiai rétegek régiségével arányosan egyre kevésbé egyeznek meg a ma élő formákkal. Bár a paleontológiai leletek legtöbbször nagyon hiányosak, mégis számos esetben sikerült ma élő fajok leszármazási sorát világosan kimutatni (pl. *Equus* — cf. SIMPSON 1951; *Stipa* — STEBBINS 1959b).

A csökevényes szervek létezése nehezen lenne magyarázható evolúció nélkül. Különösen DARWIN (1872) hangsúlyozta az ilyen szervek (pl. bálna hátsó végtagpárja) jelentőségét, s rámutatott arra, hogy csökevényes szervek szinte minden magasabbrendű állatnál előfordulnak.

A biológiai tudományok egyik legrégebbi diszciplínája a *szisztematika* a természetes és különösen az ún. filogenetikai rendszerek által vált evolúciós bizonyítékká. Az élőlények hasonlóságai alapján megszerkesztett dendrogramok egyben már a feltételezett leszármazást is jelzik.

A hasonlóságok megállapításának lehetőségei és módszertana a biológiai tudományok fejlődésével egyre jobban tökéletesedik. Az összehasonlítási alap régebben csak morfológiai és anatómiai volt. Ma már a fiziológiai jelek mellett elsősorban a kémiai elemzésekkel kimutatható anyagcsere-termékek (külö-

* GRANT (1963) összeállítása szerint az élővilág fajszáma kb. 1 492 200.

nösen alkaloidok, flavonoidok és terpenoidok — cf. ALSTON, MABRY és TURNER 1963) és a fehérjék szerológiai vizsgálata jelent evolúciós támpontot a ma élő fajok rokonsági viszonyainak tisztázása révén (ANFINSEN 1961).

Legújabban már kísérletek történtek a különböző taxonómiai bélyegekért végső fokon felelős DNS molekulák biokémiai módszerekkel történő összehasonlítására is. Míg eddig csak a hibridek meiozisének citogenetikai elemzésével tudtunk közel-rokon fajok genetikai rokonságára némiképp következtetni, a HOYER, MCCARTHY és BOLTON (1964) által kidolgozott módszer már a különböző törzsbe tartozó egyedek DNS homológiájának számszerű kifejezésére is alkalmas. A különböző állatfajokból kipreparált DNS kettős-fonalakat hőkezeléssel különválasztották, majd ezt az egyfonalas állapotot agar-gélben stabilizálták. Az összehasonlítandó másik faj DNS-ét szén vagy foszfor izotóppal jelölték, majd a makromolekulát meghatározott méretre darabolva és hőkezeléssel a kettős-fonalat különválasztva az agar-DNS preparátummal reagáltatták. A jelzett DNS darabok az agarba „befagyasztott” DNS fonalat a nukleinsav-szekvencia által meghatározott homológ részleteknél kiegészítették kettős-fonallá. A kiegészítés mértékét — mely a két DNS homológiájának fokával arányos, — az agar-DNS izotóptartalmának meghatározásával állapították meg. Így az embertől a baktériumig a különböző állatfajok DNS-ének egymáshoz viszonyított homológiájának fokát tisztázhatták. Az érdekes vizsgálat növényeknél — DNS preparátum készítési nehézségek miatt — egyelőre még kivitelezhetetlen, s az állatoknál is még jelentős módszertani finomításra van szükség.

Sokat fejlődött az utóbbi években a jellegek hasonlóságának kifejezése — metodikai szempontból is. Újabban az objektív matematikai alapon dendrogramokban felvázolt rokonsági összefüggések megállapításával a numerikus taxonómia kísérletezik (SOKAL és SNEATH 1963, KENDRICH 1965).

A recens evolúció bizonyítéka a fajok térbeli és szerkezeti tagoltsága. Az areálgeográfiai és mikroszisztematikai vizsgálatok egyértelműen azt bizonyítják, hogy a fajok ma is keletkezében vannak, s éppen ez okoz azután számos nehézséget a fajfogalom meghatározásában.

Az evolúció legmeggyőzőbb bizonyítékát azonban kétségtelenül az evolúció közvetlen megfigyelése és kísérletes utánzása szolgáltatja. Ezekkel a szemünk előtt lejátszódó apró, ún. mikroevolúciós megváltozásokkal foglalkozik az *evolúció-genetika*.

Az evolúció-elmélet szintetikus jellege

Legtöbb DARWIN előtti s néhány DARWIN utáni evolúció-elméletre is jellemző volt, hogy az evolúciót egyetlen faktor tevékenységével próbálták magyarázni. LAMARCK a szervezet belső önirányító-képességével, GEOFFROY a környezet által közvetlenül kiváltott genetikai megváltozásokkal, WAGNER

az izolációval, DE VRIES az ugrásszerű mutációkkal egyoldalúan mutattak rá az evolúció egy-egy tényezőjére. Még DARWIN is hajlott arra, hogy a természetes szelekció jelentőségét túlbecsülje (MAYR 1963). Mégis DARWIN volt az, aki több mint száz évvel ezelőtt az első szintetikus elméletet megteremtette, kimutatva, hogy az evolúció a változékonyság és a szelekció ellentétes erőinek eredménye. Az evolúció szintetikus elmélete azóta sokat fejlődött. A variabilitás okairól DARWIN még lamarekista nézeteket vallott. Azóta a genetika kialakulásával már többé-kevésbé tiszta kép áll előttünk az örökletes megváltozások lehetőségeiről és formáiról. A szelekciót ma már számszerűleg mérjük és matematikai formulákban fejezzük ki, s populáció-genetikai módszerekkel tisztázzuk az evolúció elemi mechanizmusait. Az evolúció mai modern elmélete a *szintetikus evolúció-elmélet*, amely szerint az evolúcióhoz nem csupán egyetlen tényező, hanem az élőlényen belül és a környezetéből is több faktor szükséges. Ezek együttesen, kölcsönhatásban eredményezik az élővilág evolúcióját.

Az evolúció létezését DARWIN idejében még sok biológus vitatta. A „Fajok eredete” megjelenésének (1859) ötvenedik évfordulója alkalmából (1909) megrendezett szimpóziumon már csak a folyamat fő okai és mozgatói képezték a vitát. A DARWIN centenárium (1959) alkalmából a világ számos pontján (Chicago, Philadelphia, London, Göttingen, Singapore, Melbourne) rendeztek megemlékezésekkel és ünneplésekkel egybekötött előadásprogramokat, és kötetek jelentek meg az elhangzott előadások anyagából. Ezek alapján megállapítható, hogy a szintetikus evolúció-elmélet lényege általánosságban azonos legtöbb szerzőnél. Bár még mindig akad néhány lamarekista vagy finalista felfogás, ezek azonban „annyira figyelmen kívül hagyják a genetika alapjait és az egész modern irodalmat, hogy csak időpocsékolás lenne cáfolni őket.” (MAYR 1963, p. 8.). Az egységes evolúció-szemlélet tehát kialakult. Ez azonban nem jelenti azt, hogy az evolúció-kutatás befejeződött volna. Az evolúció-genetika haladásával egyre több probléma oldódik meg, de legalább ugyanígy gyarapszik a felvetődő — megoldásra váró — részkérdések száma is.

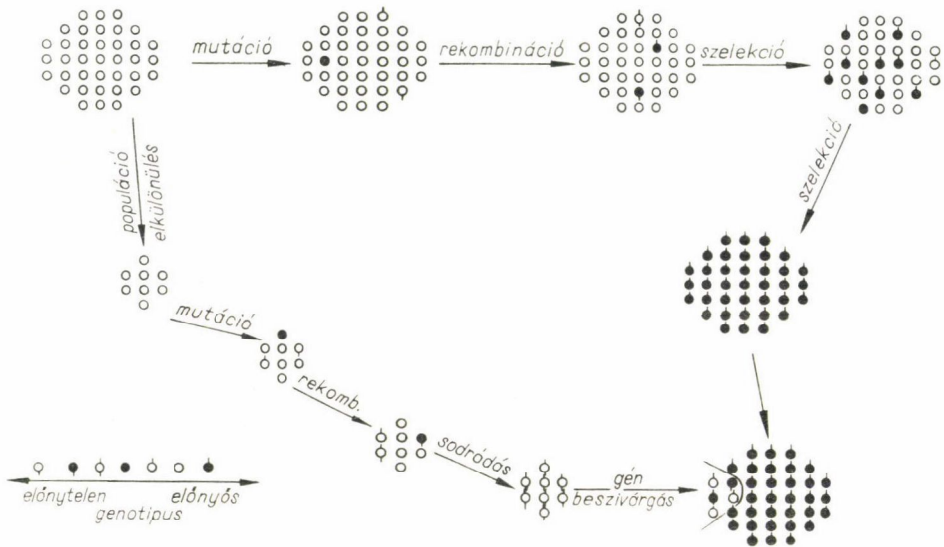
Az evolúció populáció-jelenség

A modern evolúció-szemlélet minden evolúciós változást populáció szinten értelmez. Ezáltal számos félreértést kerülhetünk el. Egészen mást jelent pl. örökletes adaptálódásról egyedi vagy populációs szinten beszélni. [WADDINGTON (1960) véleménye szerint vitatható, hogy LAMARCK a szerzett tulajdonságok öröklődését hogyan értelmezte, mivel akkor még sem individuális, sem populáció-genetikáról nem beszélhettek.]

Az evolúciónak a populációban lejátszódó legfontosabb mozzanatait leegyszerűsítve az 1. ábra, teljesebb formában a 2. ábra mutatja be. Az evolúció menete nagymértékben függ a populáció típusától, struktúrájától, genetikai rendszerétől, melyekről JANKÓ B. ad e kötetben tájékoztatást.

*

Az evolúció modern szintetikus elméletének legjobb összeállításait a következő könyvek tartalmazzák: STEBBINS (1950): *Variation and Evolution in Plants*; GRANT (1963): *The Origin of Adaptation*; MAYR (1963): *Animal Species and Evolution*. Kevésbé teljes, de nagyon jó kisebb összefoglalók jelentek meg EHRlich és HOLM (1963), MERREL (1962) és STEBBINS (1959a, 1965) tollából is. Magyar nyelvű összefoglalót a mutáció evolúciós szerepéről GYÖRFFY BARNA (1964) készített. Ugyanő (GYÖRFFY 1966) tárgyalta a hibridálás evolúciós

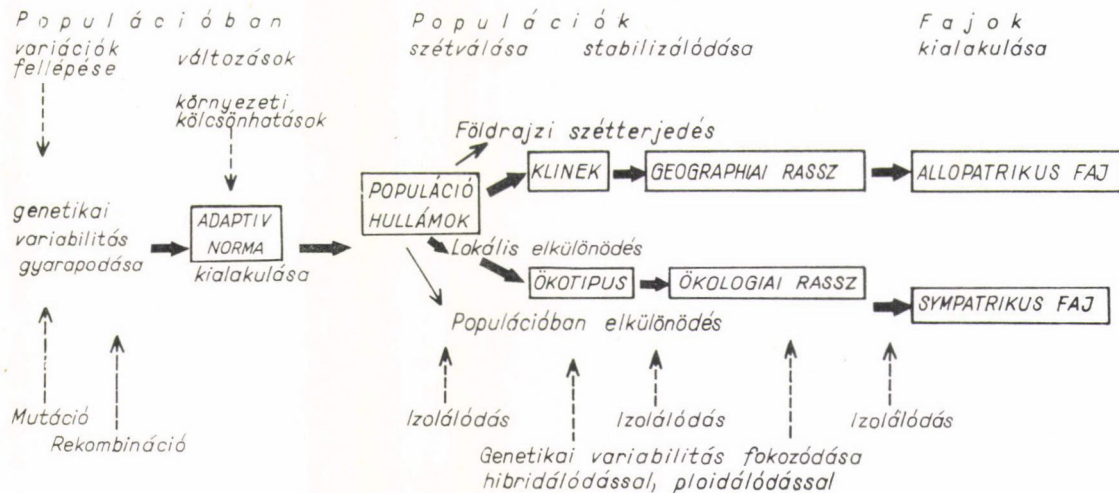


1. ábra. Az evolúció lépései a populációban. A kiindulási populációban (csak \circ egyedek) mutációkkal új formák (\bullet \circ \bullet) jönnek létre, melyek rekombinációjával a formák száma tovább gyarapszik. Ezek között az egyik (\bullet) az eredeti típust rátermettségben felülmúlja, s így a szelekció e típus elszaporodásához vezet. Egy kevés egyedből álló populáció elkülönülésével a hasonló módon létrejött variabilitásból — sokszor a véletlen révén — egy kevésbé rátermett forma is uralkodóvá válhat (sodródás). Egy eltérő populáció gamétáinak beszivárgása révén a variabilitás ismét fokozódhat. (A valóságban e tényezők egyidejűleg hatnak!)

jelentőségét is (MTA Felolvasó-ülésterme 1965. márc. 11.), amely rövidesen nyomtatásban is megjelenik (1966).

II. Az egyedi változékonyság forrásai

Az evolúció alaptényezőit két csoportba osztjuk. Az egyik csoportba az örökletes variációt fokozó erőket: mutáció, kromoszóma-szerkezet és szám változások, a rekombináció és a gén beszivárgás vagy gén folyás (gene flow) tartoznak, a másik csoportban a variabilitást korlátozó, illetve irányító tényezők: a szelekció és a sodródás (drift) vannak. E folyamatokkal magyarázható meg az



2. ábra. Az evolúció menetének vázlata a populációban történő változásoktól a fajok kialakulásáig.
GYÖRFFY B. 1965. ined., 1966

evolúció alapmozzanata, — a gén allélek gyakoriságának megváltozása a populációban.

A változékonyság elsődleges forrása a mutáció, mely új allélok fellépését eredményezi. Egy adott populáció számára új allél génbeszivárgással is létrejöhet, az új allél azonban ilyenkor is végső fokon mutációval jött létre, csak egy másik populációban. A mutáció általában nem vezet közvetlen adaptív előnyböz, hanem változatosan kombinálódva épül be a populáció génállományába (gene pool). A mutáció tehát legtöbbször rekombinációkon keresztül fejti ki hatását. A variabilitás fokozásához a kromoszóma-szerkezeti és számbeli megváltozások is hozzájárulhatnak. Ebből a lényegében irányítatlan variabilitásból a szelekció és a sodródás az újabb és újabb populációk, s végső fokon az új fajok kialakulását eredményezi (2. ábra).

Mutáció

A századforduló idején DE VRIES által felfedezett mutáció mind tartalmában, mind pedig evolúciós jelentőségének értelmezésében sokat változott. Minthogy a mutációval e füzetben külön dolgozat foglalkozik (BÁLINT A.), s a mutációk evolúciós jelentőségét is nemrég foglalta össze GYÖRFFY B. (1964) magyar nyelven, itt csak néhány kiragadott kérdéssel próbálom a problémakört megvilágítani:

1. Lehet-e az igen ritkán fellépő spontán mutáció egyáltalán evolúciós tényező?
2. Mi a spontán mutáció oka?
3. Létrejöhet-e mutációval tökéletesebb, rátermettebb forma?
4. Irányított-e a mutációs megváltozás?
5. Milyen megváltozások fontosabbak evolúciós szempontból a mikro- vagy a makromutációk?

A spontán mutációk gyakoriságát a nemzedékenként fellépő mutánsok százalékaiban szokás kifejezni. A mutánsok számának megállapítása azonban számos hibalehetőséget rejt magában (GYÖRFFY 1964). Gyakorlatilag nem tudjuk elválasztani egymástól a pontmutáció, apró kromoszómaátrendeződés és a ritka rekombináció jelenségeit. A probléma illusztrálására szolgáljon az alábbi példa (GRANT 1963).

Tegyük fel, hogy valamely gén bázisszekvenciája a következő értelmes információt tartalmazza: RAT ON FLOOR (patkány a padlón). Egy a RAT „szubgénre” kiterjedő inverzió lényegében módosítja a „gén” értelmét: TAR ON FLOOR (kátrányfolt a padlón). Ugyanilyen értelmi megváltozáshoz vezet az egyetlen kodont érintő pontmutáció is: CAT ON FLOOR (macska a padlón) vagy RAT ON DOOR (patkány az ajtón). Egy génen belüli rekombináció

esetében pedig egy inverziós (TAR ON FLOOR) és pontmutációs (RAT ON DOOR) alléleket tartalmazó heterozigótából létrejöhet egy újabb értelmes szöveg: TAR ON DOOR. Mindhárom esetben (inverzió, pontmutáció, rekombináció) alléles megváltozás, tehát „mutáció” történt.

E lehetőségek szem előtt tartásával vizsgáljuk meg a spontán mutációs gyakoriság értékeit. STADLER (cit. GRANT 1963) adatai alapján a kukorica I génje (szín inhibitor) minden tízezredik egyedben mutál (mutációs gyakorisága 10^{-4}), míg a mag alakot befolyásoló Sh gén csak minden milliommodik egyednél mutáns (10^{-6}). DOBZHANSKY megfigyelései nyomán a *Drosophila melanogaster* átlagos mutációs gyakorisága 10^{-5} (cit. GRANT 1963). A spontán mutációs ráta fajonként, génkombinációnként és génenként is erősen változik 10^{-3} és 10^{-8} közötti értékekkel. Ez valóban szinte jelentéktelen evolúciós tényezőnek tűnik, ha figyelmen kívül hagyjuk az evolúció időfaktorát, a populáció nagy egyedszámát és nem utolsósorban az egyed összes génjének számát. Ha ugyanis pl. a *Drosophila* átlagos spontán mutációs gyakoriságát 10^{-5} -nek vesszük, a szervezet teljes génállományának figyelembevételével azt találjuk, hogy átlag minden huszadik egyed legalább egy génre mutáns allélt is tartalmaz (GRANT 1963). Így a mutáció evolúciós tényező, amely a rekombináción és a szelekción keresztül jelentős hatást fejthet ki.

A spontán mutáció okai lényegében még ismeretlenek. Amikor a húszas években a különféle sugárzások mutációs gyakoriságot fokozó hatását felismerték, többen a természetben is meglévő mutagén sugárzásokkal próbálták a spontán mutációt magyarázni. A sugár-dózis és a mutációs gyakoriság összefüggésének ismeretében többen megmérték a természetben ható sugárzásokat, s azt találták, hogy legtöbb helyen a természetes sugárdózis a spontán mutáció gyakoriságának csak egy ezrelékét indokolja.

Ma már közismert, hogy különböző kemikáliák is indukálnak mutációt, ezek azonban az élőlények természetes környezetében nem fordulnak elő.

A DNS molekula szerkezetének és működésének ismeretében szokás a spontán mutációt véletlenszerű replikációs hibának tekinteni, amely igen kis valószínűséggel mindig bekövetkezhet. A DNS replikáció ismeretében így nem is az a csodálatos, hogy egy élőlény mutál, sokkal inkább az, hogy olyan stabil (DOBZHANSKY 1951). A spontán mutáció azonban nem tekinthető pusztán replikációs hibának, mivel így nehezen lenne megmagyarázható, hogy miért mutat két közel-rokon faj olyan eltérő mutációs gyakoriságot (*Drosophila willistoni*, *D. prosaltans* — DOBZHANSKY, SPASSKY és SPASSKY 1952). Valószínű, hogy a mutációs gyakoriság is génikus kontroll alatt áll. Erre utalnak RHOADES és IVES adatai is (cit. GRANT 1963). A *Drosophila melanogaster* Hi génje pl. ha heterozigótaként van jelen, számos más gén mutációs gyakoriságát 2–7-szeresére emeli, míg homozigóta formában 10-szeresére is fokozhatja. Az ilyen mutátor gének GRANT (1963) szerint a mutációs gyakoriságot befolyásoló sejten belüli anyagcseretermékek termelésével állhatnak kapcsolatban.

A spontán mutációs gyakoriság értéke is a természetes szelekció ellenőrzése alatt áll. Túl nagy mutációs gyakoriság nagymértékben csökkenti a faj szaporodóképességét a letális mutációk számának növekedése miatt.

Az eredetihez képest rátermettebb, tökéletesebb mutánsok lehetőségének kérdése akkor vetődött fel, amikor a mutáció indukálhatóságának felfedezésével különböző élőlényekből hoztak létre mutáns egyedeket. Ezek vizsgálatából kiderült, hogy a mutánsok életképességben nagyrészt lemaradtak a kiindulási formák mögött. Emiatt többen kétségbevonták a mutációk evolúciós jelentőségét. Csekély százalékban azonban mindig akadnak tökéletesebb formák is, amelyeknek gyakorlati felhasználhatóságára egyik legjobb bizonyíték az árpa „mutációs nemesítése” (GUSTAFSSON 1960).

A mutáció eredményessége relatív, s mindig egy adott környezetre vonatkozatható. Hasonlóan viszonylagos egy mutáció „káros-hasznos” megkülönböztetése is (GYÖRFFY 1964). Ugyanaz a mutáns *Anthirrhinum*, amelyik a szokásos üvegházi feltételek mellett növekedésben messze alatta marad az alaptípusnak, a környezet megváltoztatásával (fény, hő, páratartalom) sokkal rátermettebbnek is bizonyulhat (3. ábra).

Az a tény, hogy egy populációban fellépő mutáns a változatlan környezetben általában nem tud tökéletesebb adaptációt eredményezni, az illető populáció hosszú evolúciójának logikus következménye. A ma élő fajok evolúciója során a lehetséges „hasznos” mutációk már nagyrészt beépültek a populációk génkészletébe, létrehozva az adaptív normát, így az ettől való bármilyen eltérés nagy valószínűséggel csak negatív irányú lehet (GRANT 1963). A környezet változásával azonban ez a helyzet megváltozik, s így a mutációk révén lehetőség nyílik az új környezetre rátermettebb genotípusok, az új adaptív norma kialakítására. Az adott környezetben kedvezőtlen mutációk a diploid szervezetekben mint recesszív allélek — fenotípusos kihatás nélkül — a heterozigótákban fennmaradhatnak (genetikai terheltég — genetic load — cf. KIMURA 1960), s alkalomadtán a populáció genetikai plaszticitásához is hozzájárulhatnak (Ludwig-hatás — MAYR 1963).

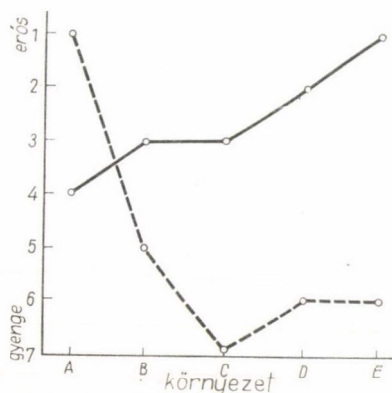
A mutációk irányítottságának kérdésével kapcsolatban a „káros” mutációk nagy gyakorisága is arra utal, hogy a mutációk iránya többé-kevésbé véletlenszerű. Természetesen a változások iránya és nagysága nem korlátlan, mivel minden élőlény strukturálisan meghatározott örökletes anyaggal rendelkezik, amely limitálja a lehetséges megváltozások formáit (BLUM cit. GRANT 1963).

Megtévesztő lehet a mutációk irányítottságának kérdésében az úgynevezett „genetikai asszimilálás” jelensége (WADDINGTON 1953, 1956, 1960), amelynek megértéséhez azonban nincs szükség lamareki magyarázatra (cf. GRANT 1963, GYÖRFFY 1964).

A környezet közvetlen megváltozásaira az egyed csak fenotípusos reakciókkal válaszol. A fenotípusos reakciók különösen a növényvilágban szembe-

tűnőek (4. ábra). Ezek a nem örökletes megváltozások evolúciós szempontból csak annyiban jelentősek, hogy hozzásegítik az élőlényt a kedvezőtlen körülmények átvészeléséhez, s így „fenokópiákban” várja ki azt a kedvező genetikai megváltozást, amely a fenokópiát vagy ahhoz hasonló adaptív formát genetikailag is rögzít. Ilyen folyamatok végeredményét látjuk az *Achillea lanulosa* különböző ökotípusaiban (5. ábra).

A makro- és mikromutációk evolúciós szerepére vonatkozólag indirekt vizsgálatok világítottak rá. CLAUSEN, KECK és HIESEY (1948) az *Achillea*

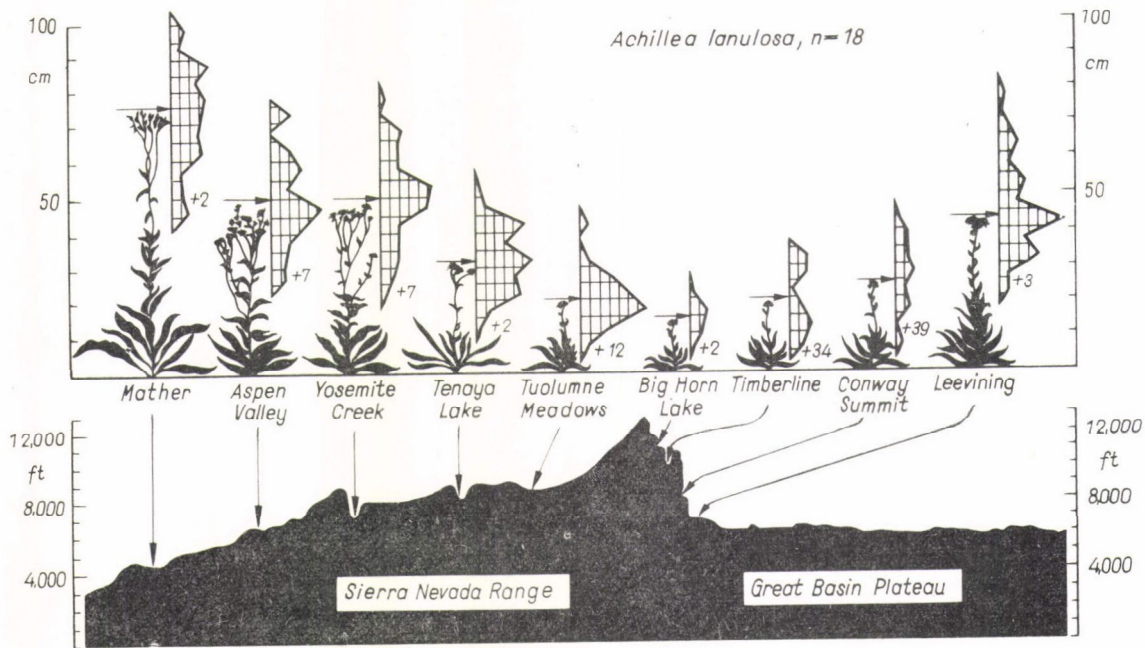


3. ábra. Egy *Anthirrhinum* mutáns rátermettségének relativitása. A normális üvegházi feltételek mellett (A) a mutáns (folytonos vonal) növekedésben messze lemarad a normális típus (szaggatott vonal) mögött. A megvilágítás, hőmérséklet és a páratartalom változtatásával (B, C, D, E környezetben) a helyzet megfordul. — BRÜCHNER adatai alapján GRANT (1963)

lanulosa eltérő környezethez adaptálódott populációit elemezték (5. ábra). E növényfaj Észak-Amerikában a tengerparttól a 3000 méter feletti alpesi régiókig sokfelé előfordul. Az alpesi és a tengerparti populációk tagjai között oly nagy a különbség, hogy szinte faj elkülönítés is jogos lenne, ha e két szélső típus között nem lenne csaknem folytonos átmenet. Az egyes populációk között az eltérés nem fenotípusos modifikációk következménye, hanem genetikailag is megalapozott, mivel a különféle populációkból vett minták jellegzetességeiket azonos környezetben nevelve is megőrizték (5. ábra). CLAUSEN, KECK és HIESEY az egymástól morfológiailag és fiziológiailag is elkülönült ökotípusok között számos keresztezést végeztek. Az F_2 hibridnemzedék hasadási viszonyai-ból megállapítható volt, hogy a fenotípusos elkülönülést számos gén apró megváltozása eredményezte. A fajképződésben tehát az önmagukban jelentéktelenek tűnő mikromutációk akkumulálódása volt a jelentős tényező (HIESEY 1964). Másrésztől néhány esetben az is bizonyított, hogy jelentős fenotípusos megváltozásokat eredményező mutációk is evolúciós tényezők lehetnek, amennyiben a megváltozás új adaptációs lehetőségeket biztosít. A boglárka-félék családjába tartozó *Aquilegia* nemzetség nektárt tartalmazó sarkantyús virág-



4. ábra. A *Potentilla glandulosa* azonos genotípusának különböző fenotípusai. Egyetlen növény vegetatív szaporulata különböző környezetben felnevelve. — CLAUSEN, KECK és HIESEY 1940 — A = száraz napos B = nedves napos; C = száraz árnyékos; D = nedves árnyékos



5. ábra. Az észak-amerikai Sierra Nevada több pontjáról gyűjtött *Achillea lanulosa* példányok természetének variabilitása azonos körülmények között felnevelve. (A magasság-gyakorisági diagramok melletti számok a meddő egyedek számát jelzik.) — CLAUSEN, KECK és HIESEY 1948

szerkezetével tűnik ki. A sarkantyú formája és méretei a beporzó rovar vagy kolibri fajhoz alkalmazkodott. A nemzetség egyetlen fajánál, az *A. ecalcarata* esetében a virág sarkantyú nélküli. PRAZMO (1960), illetve GAJEWSKI és PRAZMO (1964) vizsgálták a sarkantyús és sarkantyú nélküli fajok egymáshoz való genetikai viszonyát. Azt találták, hogy az *A. ecalcarata* × *A. vulgaris* (sarkantyús) keresztezés teljesen fertilis sarkantyús F_1 hibrideket ad, melyek F_2 -ben 3 : 1 arányban hasadnak. A két fajt elválasztó többi bélyegek ezzel szemben tipikusan multifaktoriális öröklődést mutattak. Ezen az alapon valószínűnek látszik, hogy a génusz legtöbb fajára jellemző sarkantyú egyetlen mutáció eredménye volt. Az így kialakult, speciális beporzódási típusból azután számos apró mutációval alakultak ki a tökéletesebb fajok (STEBBINS 1965). Az ilyen jelentős megváltozást okozó géneket GAJEWSKI és PRAZMO (1964) „átváltó” (switch) géneknek nevezik, melyekben egy mutációs megváltozás egészen új adaptációs lehetőségek kialakulásához, s így magasabb rendszertani egységek létrehozásához vezethet (l. quantum evolúció).

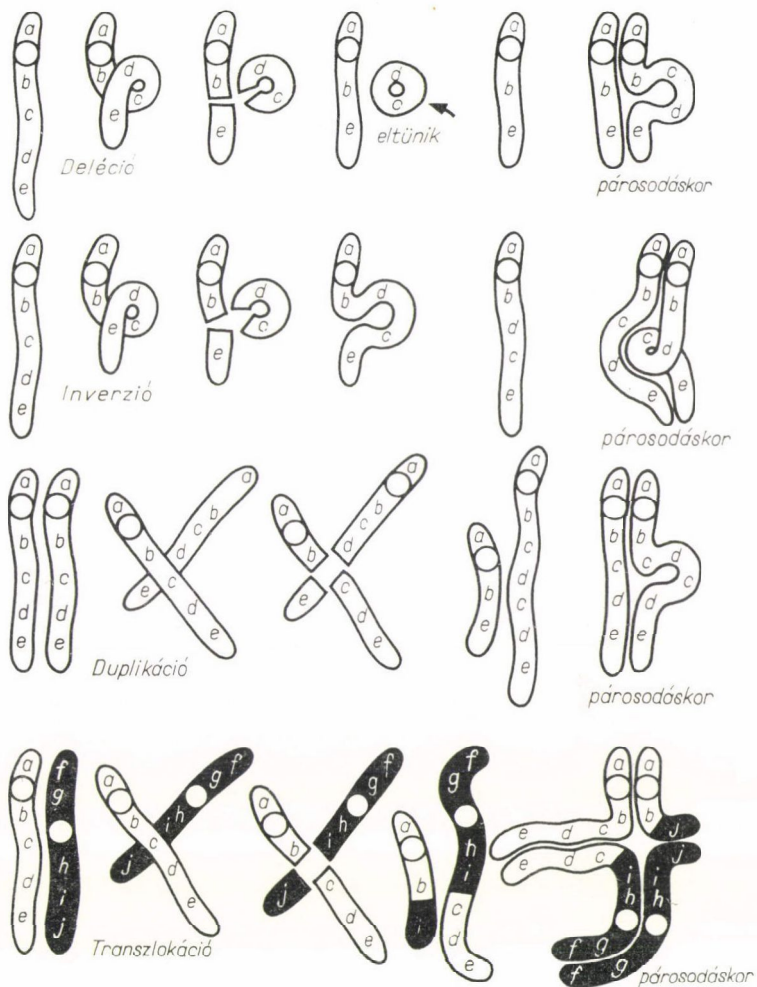
Kromoszóma-szerkezeti és számbeli megváltozások

Régebben szokásos volt e megváltozásokat is a mutációk közé sorolni (kromoszóma-, ill. genommutációk). Ma már a mutáció fogalmát a génmutációkra, azaz egy lokuszban bekövetkező alléles megváltozásokra (GYÖRFFY 1964) korlátozzuk.

A kromoszóma mikroszkopikus méretű szerkezeti megváltozásaira, a delécióra (kiesés), inverzióra (megfordulás), duplikációra (kettőződés) és transzlokációra (áthelyeződés) leginkább a meiotikus szinapszis jellegzetességeiből következtethetünk (6. ábra).

E jelenségek adaptív szerepére DOBZHANSKY (1948, 1951 — cit. STEBBINS 1965) mutatott rá. A *Drosophila pseudoobscura* nyálmirigyének óriáskromoszómáiban lehetőség nyílt a kromoszomális átrendeződések közvetlen megfigyelésére. Egy bizonyos inverzió-típus gyakoriságát vizsgálva DOBZHANSKY azt találta, hogy a különböző környezetben élő populációkban jelentős eltérés van az inverzió gyakoriságára vonatkozólag. Sőt, az egyik populációban rendszeres évszaki fluktuálást is észlelt. A tavaszi egyedekben más volt az inverzió gyakorisága mint a nyáriakban. A nyári környezetet tartósan utánozva a *D. pseudoobscura* egy mesterséges populációjában a nyári inverziós gyakoriságot stabilizálni is lehetett. Mindez arra utal, hogy egy látszólag lényegtelen kromoszomális megváltozásnak is lényeges szerepe lehet a variabilitásban s így az adaptáció létrehozásában (STEBBINS 1965).

A kromoszómaszám megváltozásai (aneuploidia és poliploidia) igen elterjedtek az egész élővilágban (poliploidia az állatoknál ritka). Lényeges különbség az eddig tárgyalt variabilitást okozó megváltozásokkal szemben, hogy a kromoszómaszám megváltozásai gyakran reproduktív izoláció kialakulását is eredményezik.



6. ábra. Kromoszóma-szerkezeti megváltozások. — MERREL 1962

Rekombináció

Az élőlények szexuális szaporodása révén a gének az utódokban a szülő típusoktól eltérő genotípusokká kombinálódhatnak. Egy gént csupán két alléllal tételezve fel MENDEL törvényei alapján két gén 9, három gén 27, n kapcsolatlan gén 3^n genotípust hozhat létre, az F_2 nemzedékben. Mivel a kombinációk száma az allélek számával $r(r+1)/2$ (r = allélek száma) képlet szerint növekszik, a kapcsolatlan gének (n) és a génenkénti allélszám együttes figyelembevételével a lehetséges genotípusok száma:

$$g = \left[\frac{r(r+1)}{2} \right]^n$$

Eszerint csupán 12 kapcsolatlan gén — mindegyiket négy-négy alléllal számítva — már egybillió-féle genotípust eredményezhet. Ha ehhez még a crossing-over révén bekövetkező kapcsolódások szétválását is hozzászámítjuk, beláthatjuk, hogy a lehetséges genotípusok száma sokszorosan felülmúlja a fajok tényleges egyedszámát, s így érthető, hogy a szexuálisan szaporodó fajoknál nincs két genetikailag teljesen azonos egyed. A rekombináció a variabilitásnak egyik legfontosabb tényezője. Az új mutáns alléleket is a populáció számtalan kombinációban „próbálja ki”, amíg egy rátermettebb genotípus valamelyik rekombinációval kialakul.

A rekombináció — éppúgy mint a mutáció — a természetes szelekció ellenőrzése alatt áll. Változó környezetben élő fajoknál a rekombináció igen jelentős, míg egy többé-kevésbé stabil környezethez már jól adaptálódott populációban számos tényező korlátozza a rekombináció mértékét (STEBBINS 1960).

*

A variabilitás forrásai, — a mutáció, kromoszóma-szerkezeti és számbeli megváltozások, valamint a rekombináció együttesen a természetes szelekció számára szinte kimeríthetetlen nyersanyagot biztosítanak.

Annak a kérdésnek az eldöntésére, hogy vajon a variabilitás korlátja lehet-e a szelekciónak REEVE és ROBERTSON (1953) kísérlete ad választ. A *Drosophila melanogaster* egy populációjában 76 generáción keresztül végeztek egyirányú szelekciót a szárnyhosszúság fokozására. Az első húsz nemzedék során a szelekció igen eredményes volt. A további 26 generációban az átlag szárnyhossz még kissé emelkedett, de már a 46—76 generációk között a szárnyhosszúságot nem sikerült tovább fokozni. Az átlagot felülmúló variabilitás itt is megvolt, de az extrém hosszúságú egyedeknél az életképesség nagyon erősen lecsökkent. Ennek magyarázata lehet pleiotróp génhatás vagy a szárnyhosszúsággal összefüggő génekhez szorosan kapcsolt letális faktorok. A szárnyhossz variabilitása azonban a 76. nemzedékben is megmaradt, így a variabilitás hiánya nem korlátozhatta a szelekció eredményességét.

III. A variáció korlátozása

Szelekció

Az élő szervezetek genetikai variabilitása a formák szinte végtelen sokféleségét hozhatja létre egy populációban. A szelekció azonban ezek közül csak a rátermettebb formáknak kedvez, így erős szelekciós nyomás mellett a populáció szinte uniformnak tűnhet. Másrésztől viszont a domesztikációba vett állat- és növényfajok variabilitása közismerten megnövekszik, mivel az ember a szelekció szigorát enyhítve a genotípusok változatosabb kialakulását teszi lehetővé.

A szelekció jelentőségét DARWIN (és vele egy időben WALLACE) ismerte fel. 1859-ben megjelent könyvének teljes címe egyben evolúció-elméletének summarizációja is: „A fajok eredete a természetes szelekció által avagy az alkalmasabb rasszok fennmaradása a létért való küzdelemben”.

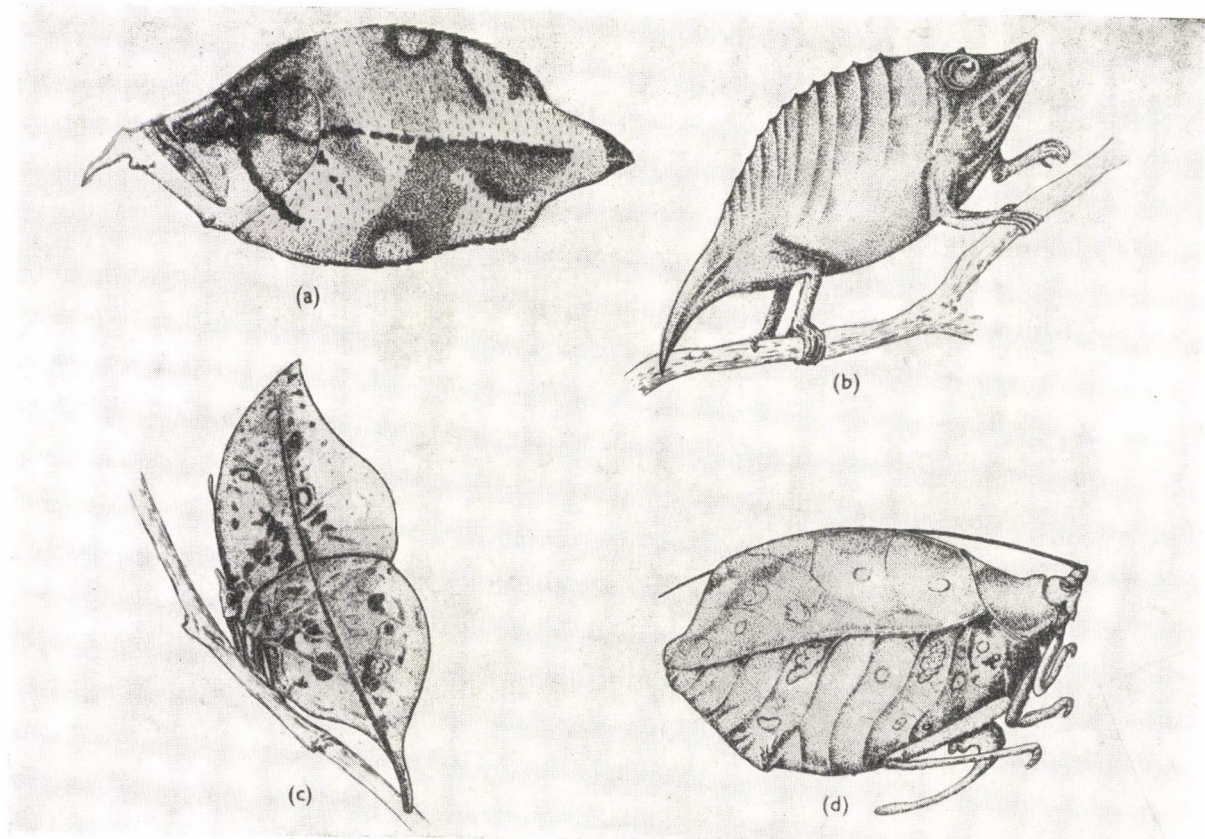
A természetes szelekció darwini és mai elmélete között lényegében csak kis különbség van. A darwini differenciális mortalitás helyére ma a *differenciális reprodukivitást* helyezük, amelynek csak egyik tényezője a darwini meghatározás. Evolúciós szempontból mindegy, hogy egy élőlény a második vagy a százkettedik életévében pusztul el, ha mindkét esetben utód nélkül maradt (MERREL 1962). A természetes szelekció az előnyösebb, rátermettebb génkombinációk megszorodásához vezet, s így a populáció adaptív normáját hozza létre. Az adaptáció azonban sohasem lehet tökéletes. Ugyanaz a gén — pleiotróp hatás révén — előnyös és hátrányos is lehet, egy kialakult tulajdonság egy bizonyos szempontból előnyös, míg más szempontból hátrányos. A környezet állandó változása pedig a régebbi adaptív formák elégtelenségét eredményezi. Mégis — általánosságban — minden élőlényre az adott környezethez való nagyfokú alkalmazkodottság jellemző. Az adaptáció sokszor csodálatosnak tűnő jelenségét (7. ábra) vizsgálva R. A. FISHER nyomán a szelekciót úgy fogalmazhatjuk meg, mint olyan erőt, amely a nagyfokú valószínűtlenséget nagyfokú valószínűséggé hozza létre.

Az adaptációnak talán a legkülönösebb esete a mimikri. Ismert tény, hogy a mérgező vagy a ragadozó számára kellemetlen anyagokat tartalmazó rovarok ezt a tulajdonságukat gyakran feltűnő „riasztószínekkel” is kifejezik. A magasabbrendű rovarévről állatoknál így aztán hamar kialakulnak feltételes reflexek, amelyek révén a rovar a kellemetlen inzultációkat elkerüli (BROWER 1958). A riasztószínek hatékonyságát CARPENTER (cit. GRANT 1963) kísérletesen is igazolta. 244 rovarfajt gyűjtött össze, s azokat egyenként egy *Cercopithecus* majomfajnak adta. Az állat reakciója elég jól megegyezett CARPENTER osztályozásával:

	<i>Cercopithecus</i>	
	ehető	undorító
Rejtőszínn	83	18
Feltűnő	23	120

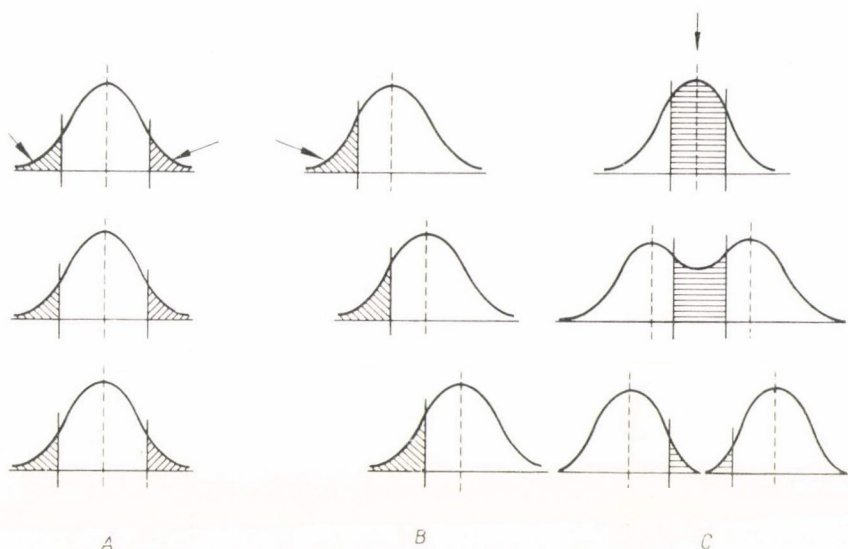
A riasztószínnel ellátott rovaroknak egy része valójában a ragadozójuk számára ehető lenne, de más mérges rovarfaj utánzása (mimikri) folytán a ragadozók elől legtöbbször megmenekül. Ilyen esetben a mérges rovarfaj tökéletes utánzása létfontosságú lehet az állat számára.

Egy ilyen mimikri genetikai elemzését CLARKE és SHEPPARD (1960, 1964 — cit. STEBBINS 1965) végezte el. Az afrikai fecskefarkú lepke (*Papilio dardanus*)



7. ábra. Levélutánzó fajok az állatvilágban: a) halaknál (*Monocirrhus polyacanthos*); b) gyíkoknál (*Rampholeon boulengeri*); c) lepkéknél (*Kallima paralecta*) és egy egyenes szárnyú rovarnál (*Cycloptera excellens*). GRANT 1963

nőstényei a *Danaidae* család mérgező fajait utánozzák. Aszerint, hogy melyik *Danaida*-fajra hasonlítanak Közép-Afrikában kilenc változatot különböztetnek meg. Ezek egy része szimpatrikus. Ilyen azonos területeken élő változatokat keresztezve szuper-gének által meghatározott világos mendelező hasadást tapasztaltak, melyben a teljes dominancia biztosította a mimikri fennmaradását a hibrid utódnemzedékben. Ezzel szemben az allopatrikus változatok keresztezésekor intermedier F_1 nemzedéket kaptak, amely forma nem adott



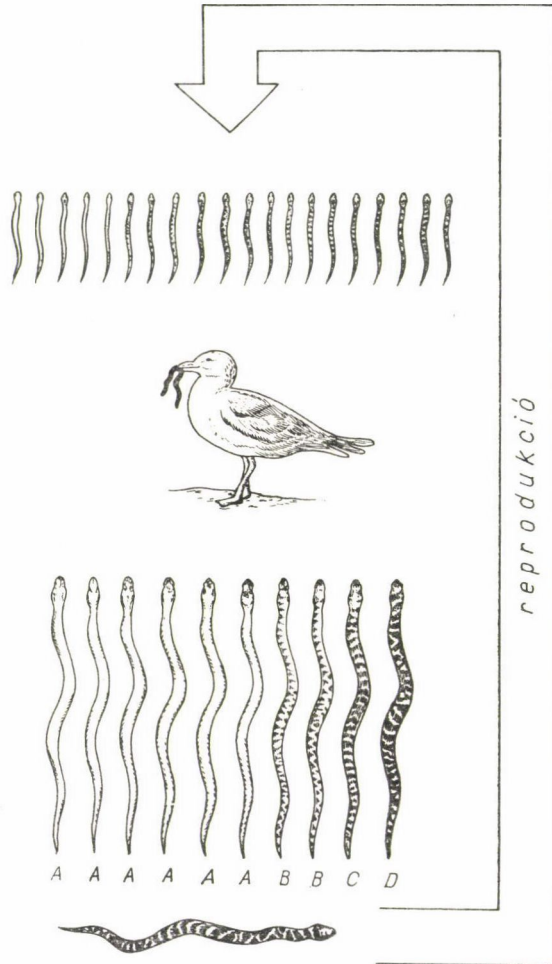
8. ábra. A szelekció típusai. A) stabilizáló, B) progresszív és C) diszruptív szelekció

védelmet a lepke ragadozói ellen. Madagaszkár szigetén és Észak-Etiópiában, ahol a mérges *Danaida* fajok nem fordulnak elő, a *Papilio dardanus* mimikri formái is ismeretlenek.

Ezen az alapon következtetni lehet a mimikri eredetére. Először — az *Aquilegia*-nál tapasztalt átváltógénés (switch) megváltozáshoz hasonlóan — egy több-kevesebb biztonságot nyújtó mutáció jöhetett létre. Később a variáció-szelekció révén számos közel-kapcsolt gén tökéletesítette az utánózást, s további mutációkkal más mérgező fajokat utánzó változatok is kialakulhattak. Azokon a helyeken pedig, ahol e változatok kereszteződésére gyakran volt lehetőség, a természetes szelekció a variabilitásból a módosító gének egész sorát alakította ki, megőrizve a mimikri tökéletességét a hibridekben is (STEBBINS 1965).

A szelekciónak három extrém típusa ismeretes (8. ábra), de ezek közül csak kettő vezet evolúcióhoz. A stabilizáló szelekció esetében a már jól kialakult adaptív típustól való eltérések szelektálódnak ki, így ez a folyamat a populáció stabilitását biztosítja. Ezzel szemben a progresszív szelekció a variabilitást

egy irányba tolja el. A természetben valószínűleg a kettő közötti átmenet a leggyakoribb, mely a populációban fellépő egyirányú kisebb eltérések kialakulásának kedvez. Ritkábban előfordulhat a természetben a diszruptív szelekció is,

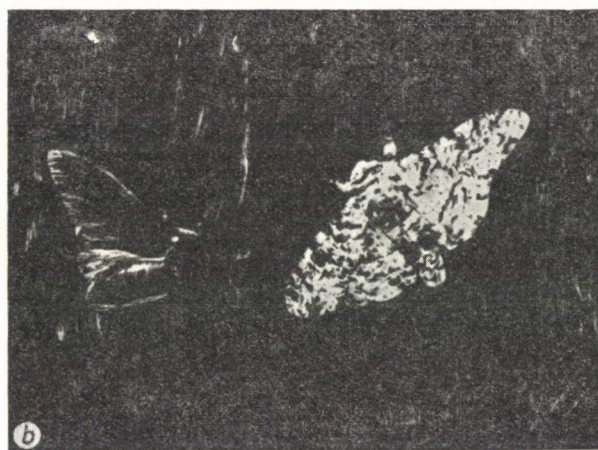


9. ábra. A szelekció hatásossága egyetlen nemzedék alatt a differenciális mortalitás alapján. Magyarázat a szövegben. — EHRlich és HOLM 1963

amikor a szelekció erői az átlagformákra hatnak legjobban, s így az ettől való eltérések több irányban is előnyösek lehetnek. Erre példa az erdei-fenyő (*Pinus silvestris*) populációi a Keleti-Kárpátokban, ahol e fajt az eredeti optimális termőhelyéről a lucfenyő (*Picea abies*) kiszorította. Jelenleg egyrészt a száraz sziklákon, másrészt a lápokon él.

A természetes szelekció hatásosságát CAMIN és EHRlich (cit. EHRlich és HOLM 1963) vizsgálatai demonstrálják (9. ábra). A *Natrix sipedon* vízisikló faj

Észak-Amerikában csaknem mindenütt sötét színezetű, kevés világos csíkozattal. Az Erie-tó egy szigetén ezzel szemben az egyedek nagyrészt világos színűek, mintázat nélkül. E szigeten a vízpart — ahol a siklók élnek — csupas, fehér mészkősziklákból áll. Míg a tojásból kibúvó apró siklóknál a tarka és a sötét-

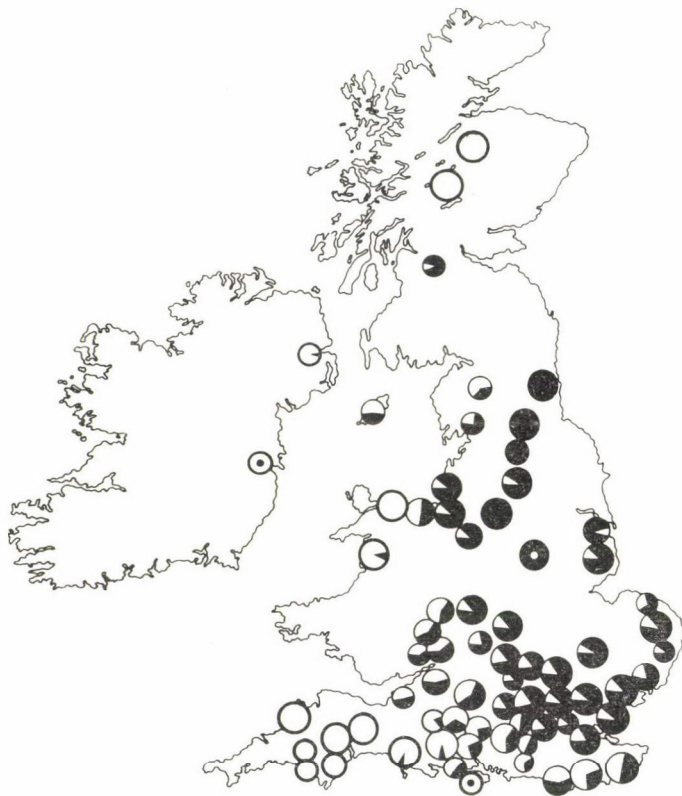


10. ábra. A *Biston betularia* két különböző színű egyede zuzmós (a) és kormos (b) fakérgen. KETTLEWELL nyomán EHRLICH és HOLM 1963

színű egyedek uralkodnak, ivarérett korban már a világos formák jutnak túlsúlyba, az eltérő színezetű siklók differenciális mortalitása alapján. Hogy egy ilyen erős szelekció mégsem vezet a tarka és sötétszínű siklók eltűnéséhez a szigeten, ez azzal magyarázható, hogy a partról gyakran úsznak át sötétszínű egyedek a szigetre, amelyek szintén részt vesznek az utó nemzedék kialakításában.

Viszonylag gyors és látványos evolúciót eredményezett a szelekció megváltozása az ipari melanizmus esetében (10. ábra). A *Biston betularia* nevű

éjjeli-lepke nappal a fák törzsén pihen, s így a fakéreg színébe való jó beilleszkedés fontos életbenmaradási tényező (madarak!). Az első sötétszínű (melanikus) formákat Angliában a múlt század közepén észlelték Manchester környékén, az iparosítás fokozódásával 1898-ra a melanikus forma ezen a környéken már 99% fölé emelkedett. Ez a változás kapcsolatos a környék fakéreg-színének

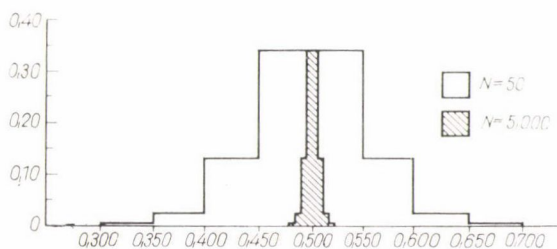


II. ábra. A *Biston betularia* lepkefaj világos és sötét változatainak (10. ábra) elterjedése Nagy-Britanniában. Az iparvidékeken a melanikus típus szaporodott el. — KETTLEWELL 1958

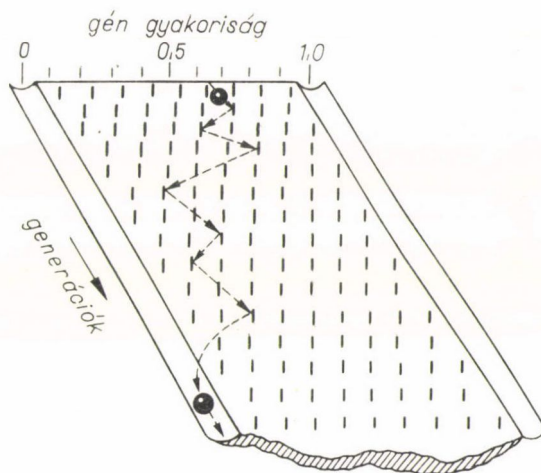
megváltozásával, — a szennyezett levegőtől a zuzmók a fakérgen eltűntek, s a levegőből lerakódó koromtól sötét színű lett. E változás révén a differenciális mortalitás melanikus forma elszaporodásához vezetett (KETTLEWELL cit. EHRlich és HOLM 1963). Azokon a helyeken, ahol az iparosítás nem volt jelentős, s így a levegő szennyeződése nem következett be, — az eredeti világosszínű típus maradt fenn (II. ábra). Hasonló esetet eddig mintegy 70 más lepkefajnál is tapasztaltak (MERREL 1962).

Genetikai sodródás (drift)

A szelekció azokra az allélokra hat, amelyeknek pozitív vagy negatív szelekciós értékük van. A szelekció szempontjából neutrális allélok gyakorisága a szelekció hatására nem változik. Az ilyen — vagy ezt legalábbis megközelítő, csekély szelekciós értékű — allélok sorsát jelentős mértékben a véletlen szabja meg. Nagymértékű populációban a nagyszámú utód statisztikusan biztosítja az



12. ábra. Egy 0,50-ös géngyakoriságú populáció utódainak valószínű átlagmegoszlása 50 és 5000 egyed esetében. — EHRLICH és HOLM 1963



13. ábra. A genetikai sodródás modellje. — EHRLICH és HOLM 1963

allélgyakoriság állandóságát (ha a szelekciós értéke $s = 0$). Ha azonban a populáció egyedszáma lecsökken, az eredeti gyakorisági értéktől való eltérés valószínűsége erősen növekszik (12. ábra). A változás akkor jár tartós következménnyel, ha a gyakorisági érték a 0-t vagy az 1-et eléri, mivel ez azt jelenti, hogy egy allél a populáció génkészletéből kiesett (13. ábra). A genetikai sodródásnak így az evolúcióban különösen az adaptációtól többé-kevésbé független bélyegek változásában van szerepe kis egyedszámú populációknál. Egy faj fejlődéstörténete során egyes populációknak „drift-méretű” leszűkül-

sére többször nyílhat alkalom. A jégkorszak idején pl. Európában több faj refugiumokban vészelt át a kedvezőtlen klímát, mialatt a populációk egyed-száma erősen lecsökkent, s így a drift révén lényeges változásokon mehettek keresztül. A jégtakaró visszavonulásával az újra-népesítésben már ezek a sodródott populációk vettek részt s az alapító princípium (founder principle — MAYR 1963) révén e megváltozott formák szaporodtak el. A drift tehát mint evolúciós tényező fontos fajképző erő is lehet (pl. a kárpátmedencei fehér szegfűvek vikariáló fajai).

IV. Polimorfizmustól a fajkeletkezésig

Egy populációban ható variabilitást fokozó erők a környezet szelektív erőivel párosulva hozzák létre a populáció adaptív normáját. Egy faj populációi szétterjedés révén különböző területekre jutnak el. Mivel a természetben két populáció környezete sohasem azonos, az eltérő környezet eltérő adaptív normát eredményez. Így a populáción belüli változékonyságból — a polimorfizmustól — rasszokra, alfajokra tagolódó politípusos faj lesz. Az *Achillea lanulosa* példáján láttuk (5. ábra), hogy ilyen módon olykor már faj-nagyságrendű különbség is kialakulhat, s egy „jó fajtól” már csak a diszkontinuitás hiánya különbözteti meg. A diszkontinuitás izolációs mechanizmusok segítségével jön létre, amelyek által a kialakulóban levő eltérések kereszteződéssel történő elmosódása valamilyen módon megakadályozódik.

Izoláció

Az izoláció formáit GRANT (1963) három fő csoportba osztja: térbeli (földrajzi), környezeti (ökológiai) és reprodukív izolációra.

A térbeli elkülönülés gyakran rassz-, majd fajkeletkezéshez vezet. Előfordul azonban az is, hogy a hosszú ideig tartó földrajzi izoláció nem vezet semmiféle taxonómiai elkülönülésre (pl. *Asplenium viride* Észak-Amerikában és Euráziában), máskor a jelentős morfológiai divergálódás mellett genetikai barrier nem jön létre.

Ökológiai (környezeti) izoláció különösen auto- vagy apogám fajoknál lehet jelentős. Allogám fajoknál az ökológiai elkülönülés valamilyen reprodukív izolációval párosulva lehet eredményes.

A reprodukív izolációnak belső és külső típusai ismeretesek. Külső reprodukív izoláció esetében a kölcsönös megtermékenyítés mechanikai, ethológiai, szezonális eltérések vagy — külső megtermékenyítés esetén — a gaméták kemotaktikus különbségei folytán marad el. Belső tényezők esetében a kopulációt, ill. virágos növényeknél a megporzást semmi sem akadályozza, a hibrid azonban nem jöhet létre (inkompatibilitás), vagy ha létrejön, életképtelen, vagy igen gyakran életképes, de steril. Olykor még az F_1 hibrid

is fertilis, s a sterilitás csak az F_2 vagy B nemzedékeknél jelentkezik (hybrid breakdown).

A populációk egymástól való elkülönülésében ezek az izolációs faktorok külön-külön vagy együttesen vesznek részt, s a különböző populáció rendszerek, majd fajok kialakulásához vezetnek.

Populáció rendszerek

A szomszédos populációk között a gyakori kereszteződések révén mindig van génkicszerélődés. Ezek az egymással rendszeresen termékenyülő populációk így — a populációnál magasabb egységet — populáció rendszert alkotnak, amely fenotípusos hasonlóságban is megnyilvánul. A különböző populáció rendszerek egymás között már csak ritkábban és korlátozott mértékben, vagy egyáltalán nem kereszteződnek.

A populáció rendszerek kialakulási módja nagymértékben függ a populáció genetikai rendszerétől. Idegentermékenyülő populációban allopatrikus a fajképződés, míg öntermékenyülők esetében szimpatrikus is lehet.

Az izoláció mértéke és formája, valamint a populációk térbelisége alapján többféle populáció rendszert különböztetünk meg (nagyreszt GRANT 1963-as könyve alapján), amelyek a folyamatos eltéréseket mutató klinektől a többé-kevésbé diszkontinuus rasszokon és semispecieesen keresztül a fajok kialakulásához vezetnek:

1. *Allopatrikus* populáció rendszerek:

A) Egymással szabadon termékenyülő, kontinuuusan intergradáló populációk: *földrajzi klinek*

B) A diszkontinuuusan intergradáló populáció rendszerek között a kereszteződés korlátozott:

a) Kismértékű morfológiai elkülönülés: *földrajzi rasszok*

b) Jelentős morfológiai elkülönülés: *allopatrikus semispeciesek*

C) A populáció rendszereket jelentős morfológiai-fiziológiai hiátus választja el, s egymással nem kereszteződnek:

a) Nincs reprodukív izoláció: *allopatrikus semispeciesek*

b) Az izoláció reprodukív: *allopatrikus fajok*

Az A, B, C felosztást hasonló alapokra helyezve

2. *Szimpatrikus* populáció rendszerek:

A) *ökológiai klinek*

B)

a) Nincs reprodukív izoláció: *ökológiai rasszok*

b) Az izoláció reprodukzív, de nem tökéletes: *szimpatrikus (ökológiai) semispeciesek*

C) *szimpatrikus semispeciesek*

A rokon semispeciesek a korlátozott vagy potenciális génkicserélődés révén egy fajba tartoznak. MAYR (1942) javaslatára a földrajzi semispecieket tartalmazó fajt *superspecies*nek, míg GRANT (1957) nyomán az ökológiai semispeciekre osztható fajt *sygameon*nak szokták nevezni.

A faj

A populáció rendszerek fokozatos elkülönülésével először klinek, rasszok, majd semispeciesek s végül új fajok jönnek létre. A faj fogalma és meghatározása körül azonban számos probléma merül fel. Egyesek lemondanak a fajfogalom meghatározhatóságáról, míg mások viszont igyekeznek egyértelmű, objektív és precíz definíciókat alkotni. A két szélsőséget az alábbi két fajmeghatározás illusztrálja (MERREL 1962):

a) „Faj az, amit egy hozzáértő taxonómus fajnak tart.”

b) „... az organismusok olyan csoportja, amelyeknek lipid-mentes antigénje 1 : 4000-szeres vagy ennél nagyobb hígításban pozitív csapadékreakciót ad egy órán belül egy olyan nyúl antiszérummal, amely 40 mg szárazsúlyú lipidmentes antigén-anyag beoltása után termelődött, és a háromnaponként intravénásan adagolt négy injekció közül a legutolsótól számított 10–12 napig volt az állatban.”

A faj fogalmához két fő tényező tartozik. Egyrészt a genetikai divergálódás során létrejött jelentős fenotípusos különbözőség (meghatározhatóság), másrészt e különbözőség fennmaradását biztosító izolációs mechanizmusok. E kettő gyakran párhuzamosan alakul ki az úgynevezett „jó fajokat” hozva létre. Több példa ismeretes azonban arra is, hogy a tökéletes reprodukzív izoláció ellenére morfológiai különbség alig van, másrészt a jelentős morfológiai elkülönülés nem jár mindig együtt reprodukzív izolációval, s ilyenkor a már létrejött különbségek elmosódásának a lehetősége fennáll. A taxonómusok szerint a meghatározhatóság, a bioszisztematikusok szerint az izoláció vagy mind a kettő lehet a faj legfontosabb kritériuma. Kétségtelen, hogy a meghatározhatóságot (populáció rendszerek szintjén) az izoláció biztosítja.

MAYR (1940, cit. 1963) megfogalmazása szerint a faj „egymással ténylegesen vagy potenciálisan továbbszaporodó természetes populációk csoportja, amely más ilyen csoportoktól reprodukzív izolált”. Sokat vitatott kérdés a potenciálisan egymással keveredni képes populáció rendszerek (csak földrajzilag izolált) besorolása. DOBZHANSKY (1951), CLAUSEN és HIESEY (1958), RUNEMARK (1961), MAYR (1963) és GRANT (1963) érvelései alapján azt mond-

hatjuk, hogy addig, amíg reprodukív izoláció nem alakult ki, a populáció rendszerek közös evolúciós utat járnak, s az esetleges divergálás reverzibilis is lehet. Éppen ez a „közös út” (a génkicserelődés és génbeszivárgás lehetőségei által) az, ami a fajt az evolúció egységévé, s az összes taxon között a legtermészetesebb kategóriává teszi.

„Az élet egyik evolúciós ténye az a sajnálatos felismerés, hogy általános jelenségekre nem tudunk szigorú és tartós definíciót alkotni” (STEBBINS 1959a, p. 6). Szem előtt kell azonban tartanunk, hogy ha az élőlények rendszerét evolúciós (filogenetikai) jellegűvé akarjuk alakítani, a fajképződés evolúció-genetikai alapjai szerint kell a taxonokat értelmezni.

V. Hibridálódás és poliploidia

Hibridálódásról — evolúció-genetikai értelemben — akkor beszélünk, ha két különböző adaptív normájú populáció (legtöbbször populáció rendszer) tagjai kereszteződnek egymással (STEBBINS 1959a). Az eddigiekben a fajképződés tényezőit populáció rendszereken belül vizsgáltuk, hangsúlyozva az elkülönülésnél az izoláció fontosságát. Egy bizonyos határon túl azonban az elkülönült populáció rendszerek hibridálódása újabb fontos evolúciós esemény lehet, amely a populáció evolúciós megváltozásához vagy új típusú elkülönült populáció rendszerek kialakulásához vezethet.

A hibridálódás — az eltérő szülői genotípusok révén — a rekombináció egyik szélsőséges esetének is tekinthető. A rekombináció — mint láttuk — a genetikai variabilitás egyik fontos forrása. Mivel a populáció rendszerek közötti hibridekben a rekombináció lehetősége (s így a variabilitás mértéke) a hasadó nemzedékekben rendkívüli módon megnövekszik, egy ilyen hibridálódás fontos evolúciós változást, egy új adaptív zóna meghódítását eredményezheti (STEBBINS 1959a).

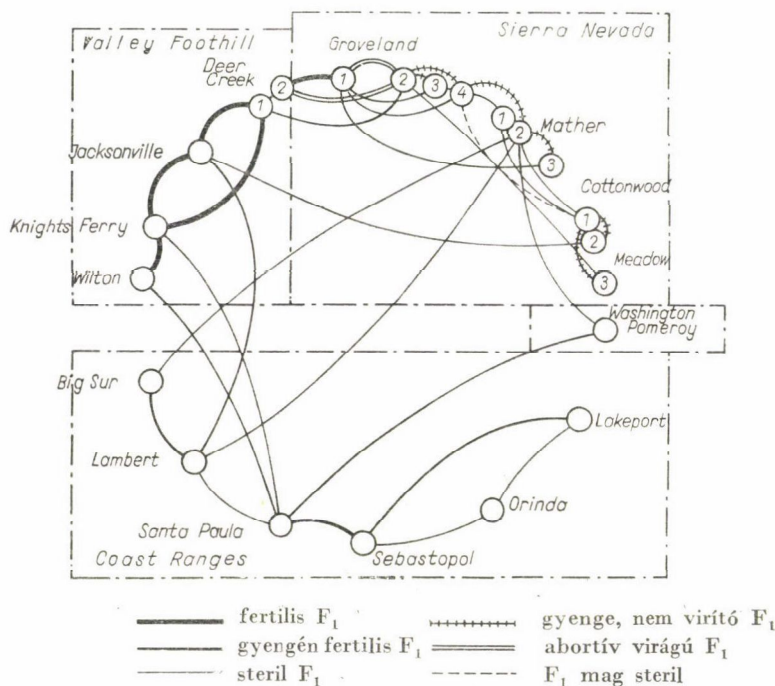
A hibridálódás eredményességének két lényeges tényezője van. Egyrészt a szülőtípusok közötti reprodukív izoláció mértéke, másrészt a hibridnemzedék stabilizálódásának lehetőségei.

Ha a szülőfajok között a reprodukív izoláció teljes (hibrid sterilitás), evolúciós szempontból csak a poliploidia által lehet további jelentősége. Ezáltal a hibrid fertilitásán kívül stabilizálódása és a szülőktől való reprodukív izoláltsága is biztosítva van. Ha a reprodukív izoláció gyengébb vagy hiányzik, a hibrid nemzedék introgresszióval, egyes hibrid-szegregánsok elkülönülésével vagy ugyancsak poliploidiaival stabilizálódhat.

Introgresszió

Ha két rokon populáció rendszer valami módon kontaktusba jut, lehetőség nyílik egy vagy néhány F_1 hibrid kialakulására. Mivel a szülői

populációk létszámához képest a hibridek száma elenyésző, az F_1 hibrid nagy valószínűséggel nem F_2 , hanem az egyik szülőtypussal visszakereszteződve B (back cross) nemzedékeket fog létrehozni. Így a többé-kevésbé idegen genom fokozatosan beolvad a szülői populációba. Közben azonban a két szülőtypus változatosan rekombinálódik, s ennek eredményeként a természetes szelekció segítségével olyan rátermettebb genotípusok alakulhatnak ki, ame-



4. ábra. Hibrid szegregánsok reprodukív izolálódása az *Elymus glaucus* komplexben. Az egyes körök populációkat jelölnek. — STEBBINS 1957

lyek az eredeti szülői genotípus mellett bizonyos géneket vagy szegmenteket az idegen populáció rendszerből vettek át. Egy ilyen rátermettebb genotípus kialakulása azzal a következménnyel jár, hogy a szelekció révén az új introgresszánsok kiszorítják az eredeti genotípusokat a populációból, sőt a „genetikai felrázódás” révén populáció hullámok terjesztik ki a populáció areáját. Ez pedig — mint láttuk — újabb evolúciós tényező lesz az új adaptív normák, új populáció rendszerek kialakítása által. Egy ilyen hibridálódás tehát megfelelő körülmények között láncreakciót hozhat létre.

Az introgresszív hibridálódást elsőnek ANDERSON (1949) ismerte fel, s ma már számos esetét tanulmányozták, legnagyobbbrészt virágos növényeknél (ANDERSON 1949, 1953, ANDERSON és STEBBINS 1954, STEBBINS 1950, 1959a).

Hibrid szegregánsok elkülönülése

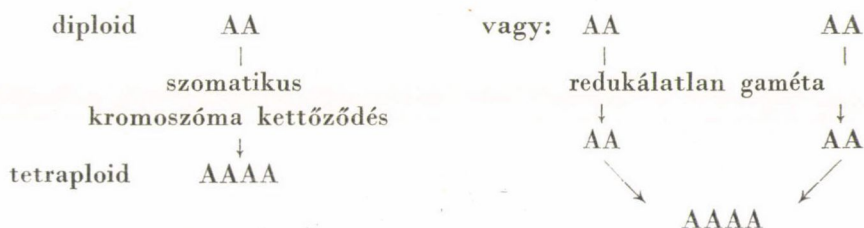
Ha két interfertilis populáció rendszer egymással közeli kapcsolatba lép, s a hibridek nagy számban alakulnak ki, a visszakereszteződés lehetősége mellett jelentősek lesznek a hasadó F nemzedékek is. Az ilyen nagymérvű rekombináció eredményeként számos, olykor a szülőformákat is felülmúló (transzgresszív rekombináció) szegregáns jön létre, amelyek között egyesek a többitől reproductíve is izolálódhatnak. Ilyen reproductíve izolálódott hibrid szegregánsokat talált STEBBINS (1957) Kaliforniában az *Elymus glaucus* (*Gramineae*) komplexben. Kísérletesen is igazolta, hogy az *E. glaucus* kisfajok *Sitation* fajokkal való hibridálódással jöttek létre (nagyrészt introgresszió az *Elymus* irányába), s ma a szegregánsok egymástól reproductíve izolált csoportokat, elkülönült populációkat alkotnak (14. ábra).

Szülőformáival intersteril — új fajnak is nevezhető — *Crepis* (*Compositae*) típust GERASSIMOVA (1939, cit. GRANT 1963) mesterségesen is létrehozott. A *Crepis tectorum*-ban röntgenbesugárzással különböző transzlokációs változatokat hozott létre, amelyek keresztezésével a rekombinánsok közül egy típus (*Crepis nova*) az eredeti fajtól reproductíve izolált, s morfológiailag is eltérő volt.

Poliploidia

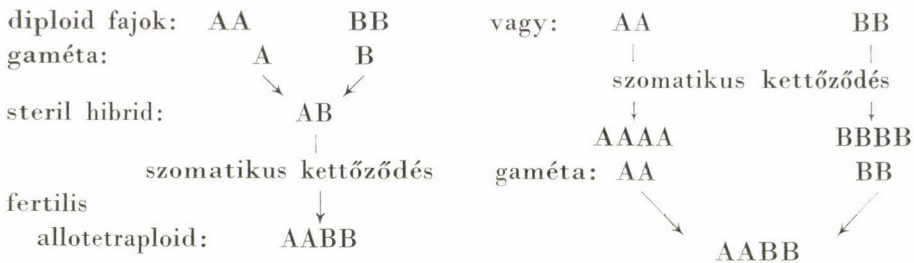
A kromoszómaszám egész számú megsokszorozódása (poliploidia) különösen a magasabbrendű, hajtásos növények között gyakori (15. ábra). A természetben élő poliploidok legtöbbjéről kimutatták, hogy létrejöttek hibridálódással kapcsolatos (STEBBINS 1950).

A poliploidoknak három alaptípusa ismeretes. *Autoploidia* esetében a poliploid genetikailag nem hibrid, s így lényegében ugyanazt a genomot tartalmazza négyszeres (autotetraploid), hatszoros (autohexaploid) stb. számban. Az egyes genomokat betűkkel jelölve egy autotetraploid leggyakoribb eredete a következő:

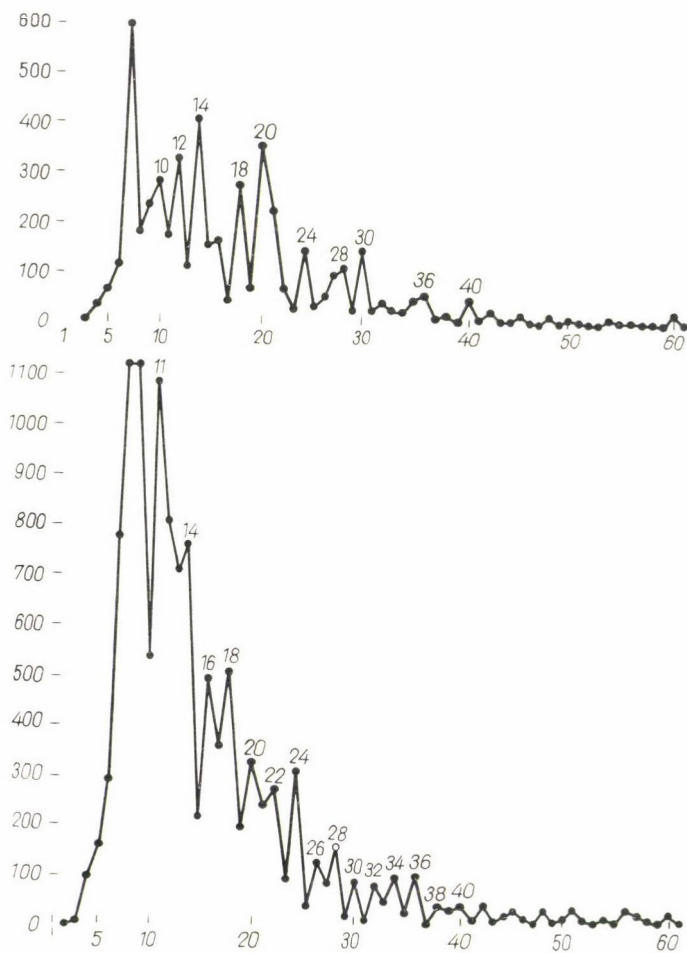


A természetben az igazi autoploidianak alig van evolúciós jelentősége.

Egy valódi *allopoloid* ezzel szemben mindig hibrid eredetű:



A természetes poliploidok között gyakran átmenetek (szegmentális allopoloid — STEBBINS 1950) is gyakoriak, ahol a hibridálódó szülőfajok



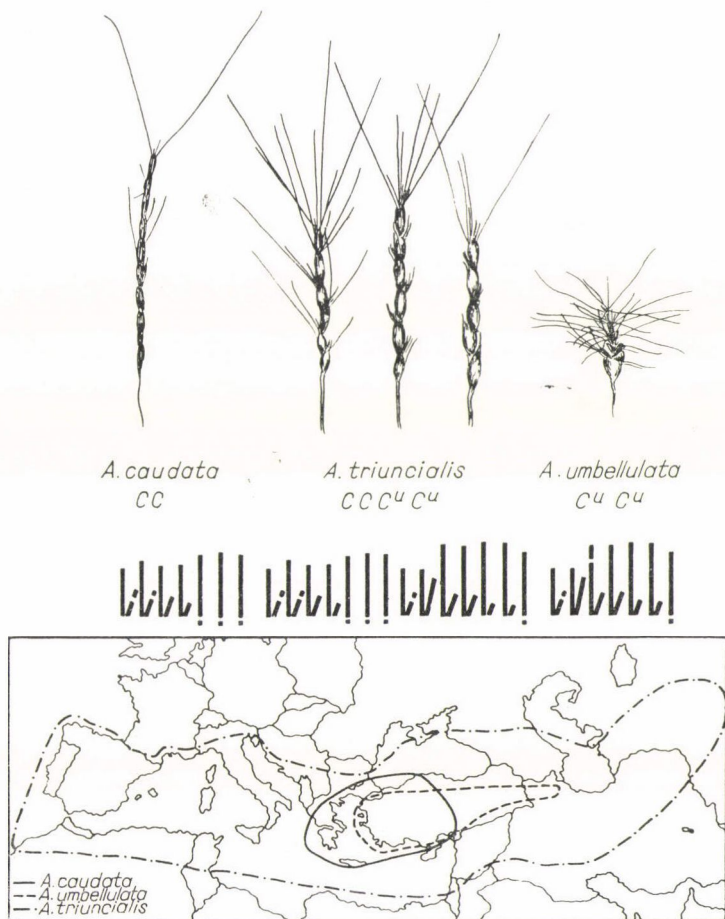
15. ábra. A haploid kromoszómaszámok (vízszintes tengelyen) gyakorisága az egyszikű (fent) és kétszikű (lent) növényeknél. (17 000 faj kromoszómaszáma alapján.) — GRANT 1963

genomja csak bizonyos kromoszóma-szegmentekben tér el. Ilyenkor az előbbi vázlatához hasonlóan AA és ÁÁ rokon szülőfajok (vagy alfajok) kereszteződéséből és poliploidálásából AAAÁ szegmentális allotetraploid keletkezhet.

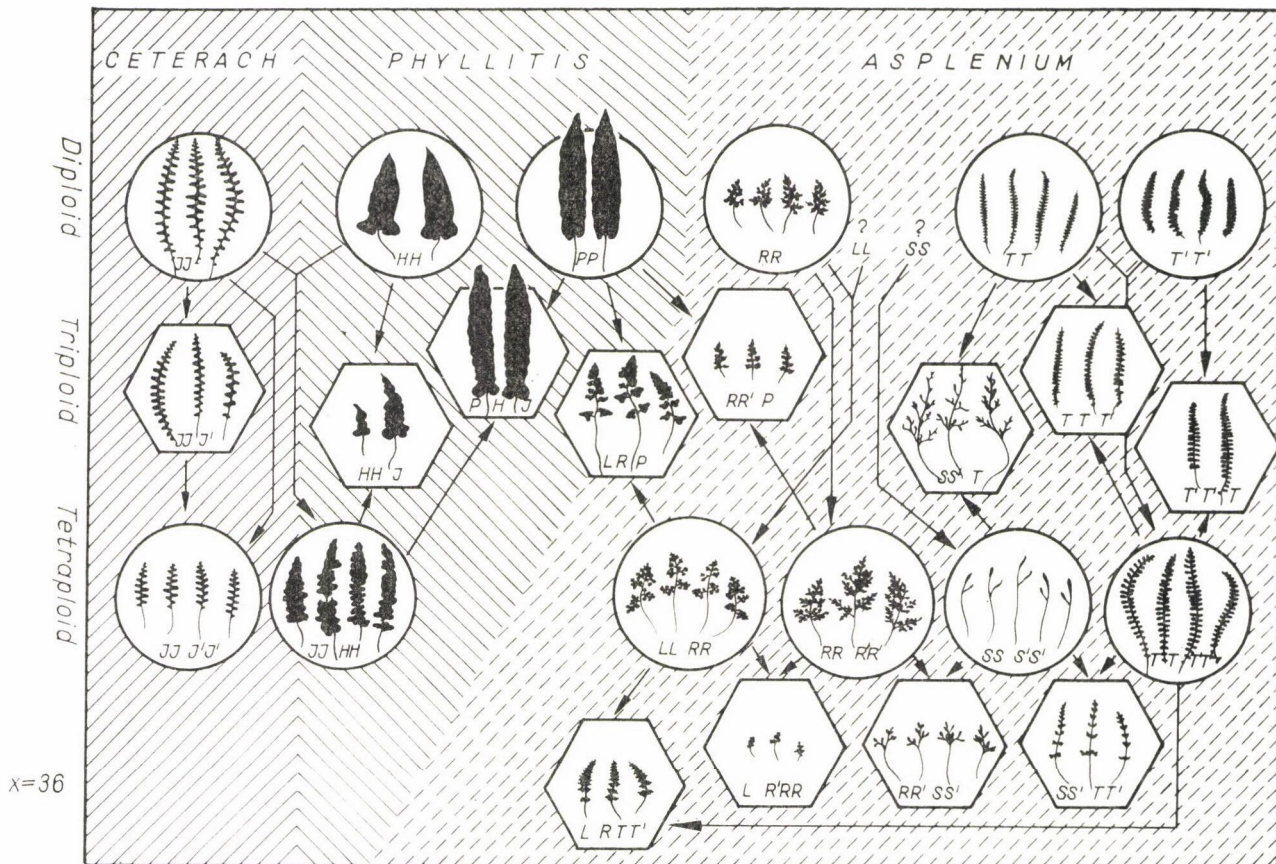
Az allopoloidok (tág értelemben véve) nagyon gyakran rátermettebbeknek bizonyulnak a diploid progenitorjaikhoz képest, s így areájukban messze felülmúlhatják szüleiket (16. ábra), sőt kiszorítva őket, azok pusztulásához is vezetnek. Így nagyon sok esetben a poliploidok diploid ősei már ismeretlenek.

Genom-elemzés

A fajképződés poliploidiaival kapcsolatos lépéseit — az úgynevezett retikuláris evolúciót (WAGNER 1954) — a poliploid fajok kariotípusának



16. ábra. Az *Aegilops caudata* és *A. umbellulata* diploid fajok és az ezekből létrejött allotetraploid *A. triuncialis* kalásza, kariotípusai és elterjedésük. — KIHARA nyomán STEBBINS 1959b



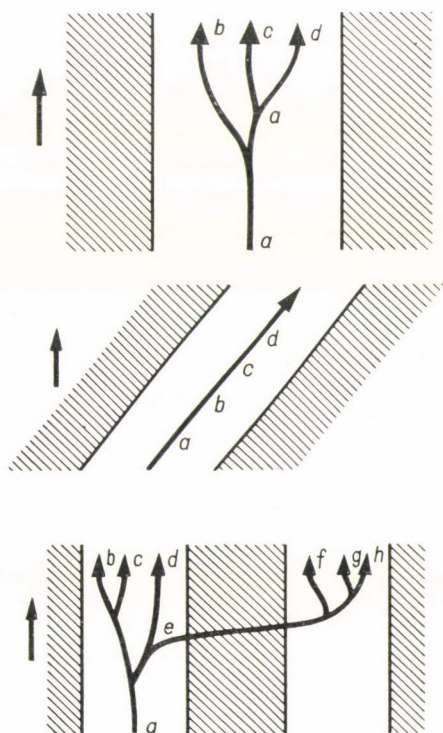
17. ábra. Az *Asplenium* nemzetség (sensu lato) egyes fajainak poliploidizációs evolúciója a hibridek (hatszögekben) genom-elemzése alapján. Diploid fajok: *A. javorkaeum* (JJ), *A. sagittatum* (HH), *A. ruta-muraria* ssp. *dolomiticum* (RR), *A. scolopendrium* (PP), *A. trichomanes* s. str. (TT), *A. trichomanes* ssp. *inexpectans* (T'T'), tetraploidok: *A. ceterach* (JJ J'J'), *A. hybridum* (JJHH), *A. lepidum* (LLRR), *A. ruta-muraria* s. str. (RR R'RR'), *A. septentrionale* (SS S'S'), *A. trichomanes* ssp. *quadrivalens* (TT T'T')

elemzésével (16. ábra) vagy gyakrabban különféle hibridjeik meiozisének kromoszóma-párosodási viszonyainak vizsgálatával szokták elvégezni. Meiozisan általában a homológ vagy homoeológ kromoszómák párosodnak. A kromoszóma párosodás hiánya azonban még nem jelent minden esetben inhomológiát, mivel a kromoszómák párosodása olykor génikus kontroll alatt is állhat (RILEY 1960).

Az *Asplenium* páfránynemzetségben végzett genomelemzések alapján (VIDA 1964) összeállított retikuláris evolúciós összefüggéseket a 17. ábra illusztrálja. Ebből is látható, hogy a hibridálódás és a poliploidia együttesen milyen jelentős tényező az új fajok kialakításában.

VI. Az evolúció módjai

A fokozatos megváltozásokkal folyó evolúciónak két fő formája van (SIMPSON 1953). A *filetikus evolúció* során a faj időben transzformálódik, s ezáltal egy régi faj fokozatosan egy új fajjává változik. A *speciáció* ezzel szemben divergációval egy fajtól két vagy több új fajt hoz létre. Ezáltal a fajok száma gyarapszik, s fajgazdag genuszok kialakulásához vezet.



18. ábra. Az evolúció módjai: speciáció (fent), filetikus evolúció (középen) és a quantum-evolúció (lent). A vonalkázott területek közötti rész az adaptív zóna. — SIMPSON 1953

A természetben szemünk előtt lejátszódó mikroevolúciós megváltozásokat általában e két kategóriába sorolhatjuk. A paleontológiai leletek alapján azonban az tapasztalható, hogy a magasabb taxonómiai kategóriák sokszor geológiailag igen rövid idő alatt jelennek meg gyakran szinte átmenetek nélkül (RENSCH 1959). Ezen az alapon többen feltételezték, hogy a nagyobb, makroevolúciós megváltozások lényegében eltérnek a mikroevolúció formáitól.

Elképzelhető, hogy nagyon ritka, gyökeres változásokkal járó speciális mutációk (systemic mutation — GOLDSCHMIDT 1940, cit. GRANT 1963) hozták létre a magasabb taxonokat. Ilyen megváltozás azonban, ha nagyon ritka, egy dioikus faj populációiban nem lehet eredményes. Ha viszont az ilyen megváltozás nem olyan ritka, akkor ma is megfigyelhető lenne.

Ismertek ugyanakkor nagy rendszertani ugrást eredményező egyszerű mutációk, mint pl. a négyszárnyú *Drosophila* (*Diptera*!) vagy a „switch”-génés megváltozások (*Aquilegia*). Nagyon nagymérvű hirtelen variabilitást vált ki a hibridálódás is. Így feltételezhető, hogy a makroevolúcióban ehhez hasonló megváltozások eredményezik azt, hogy valamely élőlény számára teljesen új adaptív zóna válik elérhetővé (quantum evolúció — SIMPSON 1953), melyet aztán speciációval és filetikus evolúcióval rövid idő alatt birtokba vesz (18. ábra). Egy ilyen quantum evolúciós megváltozás mechanizmusát tekintve lényegében megegyezik az itt tárgyalt evolúciós megváltozásokkal. Feltételezhetően a makro- és mikroevolúció csak az időfaktor nagyságában és a változást szenvedett szerv taxonómiai fontosságában különbözik.

VII. Összefoglalás

Az élővilág evolúciójának alapja a populációkban külső (szelekció, sodródás) és belső (mutáció, rekombináció) tényezők hatására bekövetkező genetikai megváltozás. A populációk szétterjedése és egymástól való izolációja teszi lehetővé a genetikai divergálódást az eltérő adaptív normák kialakulása révén. E folyamat a populáció rendszerek közötti reprodukív izoláció létrejöttével új fajok kialakulásához vezethet. A populáció rendszerek hibridálódása és a poliploidia a variabilitás fokozásával és új reprodukív izolációs mechanizmusok kialakításával járul hozzá a fajképződés sokféleségéhez.

A populáció egyedeiben fellépő apró megváltozásoktól a fajok kialakulásáig tartó folyamat a mikroevolúció. A magasabb rendszertani egységeket minden valószínűség szerint ugyanilyen evolúciós mechanizmusok hozzák létre: a makroevolúció mikroevolúciók láncolatából áll.

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom DR. GYÖRFFY BARNA igazgatónak, aki e dolgozat elkészítéséhez irodalommal, tanácsaival, előadásaival és még publikálatlan kézírataival számomra nagy segítséget nyújtott.

IRODALOM

- ANDERSON, E.: Introgressive hybridization. New York, Wiley and Sons (1949).
- ANDERSON, E.: Introgressive hybridization. *Biol. Rev.* **28**, 280—307 (1953).
- ANDERSON, E. and STEBBINS, G. L.: Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution* **8**, 378—388 (1954).
- ANFINSEN, C. B.: The molecular basis of evolution. New York, Wiley and Sons (1961).
- ALSTON, R. E., MABRY, T. J. and TURNEL, B. L.: Perspectives in chemotaxonomy. *Science* **142**, 545—552 (1963).
- BROWER, J. V. Z.: Experimental studies in mimicry in some North American butterflies. *Evolution* **12**, 32—47, 123—136 (1958).
- CLAUSEN, J., KECK, D. D. and HIESEY, W. M.: Experimental studies on the nature of species III. Carnegie Inst. Wash. Publ. **581** (1948).
- CLAUSEN, J. and HIESEY, W. M.: Experimental studies on the nature of species IV. Carnegie Inst. Wash. Publ. **615** (1958).
- DARWIN, C.: On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London (1859).
- DARWIN, C.: The origin of species. 6th ed., John Murray, London (1872).
- DOBZHANSKY, T.: Genetics and the origin of species. 3rd ed., Columbia Univ. Press, New York (1951).
- DOBZHANSKY, T., SPASSKY, B. and SPASSKY, N.: A comparative study of mutation rates in two ecologically diverse species of *Drosophila*. *Genetics* **37**, 650—664 (1952).
- EHRlich, P. R. and HOLM, R. W.: The process of evolution. McGraw-Hill Book Co., New York (1963).
- GAJEWSKI, W. and PRAZMO, W.: The genetic basis of specific differences in *Aquilegia*. Tenth Int. Bot. Cong. Abstracts **302**, p. 133—134 (1964).
- GRANT, V.: „The plant species in theory and practice” — in E. Mayr, ed., The species problem. Washington, D. C. (1957).
- GRANT, V.: The origin of adaptations. Columbia Univ. Press, New York (1963).
- GUSTAFSSON, Å.: The induction of early mutants in *Bonus* barley. *Hereditas* **46**, 675 (1960).
- GYÖRFFY B.: A mutáció mint evolúciós tényező. *MTA Agrártud. Oszt. Közl.* **23**, 303—321 (1964).
- GYÖRFFY B.: Evolúció fajok közötti hibridálódással. *MTA Agrártud. Oszt. Közl.*-ben megjelenés alatt (1966).
- HIESEY, W. M.: The genetic-physiologic structure of species complexes in relation to environment. *Genetics today*, Vol. **2**, 437—445 (1964).
- HOYER, B. H., MCCARTHY, B. J. and BOLTON, E. T.: A molecular approach in the systematics of higher organisms. *Science* **144**, 959—967 (1964).
- KENDRICK, W. B.: Complexity and dependence in computer taxonomy. *Taxon* **14**, 141—154 (1965).
- KIMURA, M.: Optimum mutation rate and degree of dominance as determined by the principle of minimum genetic load. *Journ. Genet.* **57**, 21—34 (1960).
- MAYR, E.: Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York (1942).
- MAYR, E.: Animal species and evolution. Harvard Univ. Press (1963).
- MERREL, D. J.: Evolution and genetics. Holt, Rinehart and Winston, New York (1962).
- PRAZMO, W.: Genetic studies on the genus *Aquilegia* L. I. Crosses between *Aquilegia vulgaris* L. and *Aquilegia calcarata* Maxim. *Acta Soc. Bot. Polon.* **29**, 57 (1960).
- REEVE, E. C. R. and ROBERTSON, F. W.: Studies in quantitative inheritance. II. Analysis of a strain of *Drosophila melanogaster* selected for long wings. *Journ. Genet.* **51**, 276 (1953).
- RUNEMARK, H.: The species and subspecies concepts in sexual flowering plants. *Bot. Notiser* **114**, 22—32 (1961).
- RILEY, R.: The diploidization of polyploid wheat. *Heredity* **15**, 407—429 (1960).
- SIMPSON, G. G.: The species concept. *Evolution* **5**, 285—298 (1951).

- SOKAL, R. R. and SNEATH, P. H. A.: Principles of numerical taxonomy. Freeman and Co., San Francisco (1963).
- STEBBINS, G. L.: Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press, New York (1950).
- STEBBINS, G. L.: The hybrid origin of microspecies in the *Elymus glaucus* complex. *Cytologia*, suppl. vol.: 336—340 (1957).
- STEBBINS, G. L.: The role of hybridization in evolution. *Proc. Amer. Philos. Soc.* **103**, 231—251 (1959a).
- STEBBINS, G. L.: Genes, chromosomes and evolution. In W. B. Turrill (ed.) *Vistas in Botany* 258—290. London, Pergamon Press (1959b).
- STEBBINS, G. L.: The comparative evolution of genetic systems. In S. Tax (ed.) *Evolution after Darwin*. Chicago Univ. Press (1960).
- STEBBINS, G. L.: The experimental approach to problems of evolution. *Folia Biologica* **11**, 1—10 (1965).
- VIDA, G.: Cytogenetical studies in *Asplenium* hybrids found in Hungary. *Tenth Int. Bot. Cong. Abstracts* p. 500 (1964).
- WADDINGTON, C. H.: Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution* **7**, 118—126 (1953).
- WADDINGTON, C. H.: Genetic assimilation of bithorax phenotype. *Evolution* **10**, 1—13 (1956).
- WADDINGTON, C. H.: Evolutionary adaptation. In Tax (ed.) *Evolution after Darwin*. Vol. I. 381—402 (1960).
- WAGNER, W. H.: Reticulate evolution in Appalachian *Aspleniums*. *Evolution* **8**, 103—118 (1954).

ZÁRÓSZÓ

GYÖRFFY BARNA

MTA Genetikai Intézet

A tihanyi ötnapos genetikai kollokvium végéhez érkeztünk. Helyénvaló¹ hogy befejezésként értékeljük: a kollokvium célkitűzésünknek megfelelően elérte-e azt, amit elgondoltunk?

Amikor a Biológiai Tudományok Osztálya a Genetikai Bizottságot megbízta egy, a „Genetika időszerű kérdései”-t megvitató kollokvium tervének összeállításával, Genetikai Intézetünkben az a nézet alakult ki: nem a „genetika időszerű” kérdéseiről kellene kollokviumot tartani, mert hiszen a genetika szerteágazó, nagy területének időszerű kérdéseit ismertetni — lehetetlenség. Hanem szemeljünk ki *néhány időszerű genetikai kérdést* a széles skála néhány egymástól távoli pontjáról, amelyeken keresztül be lehet mutatni:

milyenek napjaink genetikai kutatásainak probléma felvetései,
milyenek az azokat megközelítő kísérletes utak, és
melyek néhány kiragadott kérdésben a mai eredmények, hogyan jutott el a kutatás oda, ahol ma állunk, s esetleg
merrefelé törekszik — néhány területen — a közeljövő kutatása.

Így jött létre az „Időszerű genetikai kérdések” kollokviumának programja, amely a molekuláris genetikától az evolúciogenetikáig 11 mozaikból állott.

Azt a célkitűzésünket, hogy bepillantást kaphassunk a genetika tarka és egymástól elég távol álló, különböző részletkutatási területébe, sikerült elérnünk. És úgy érzem, azt is elértük, hogy azok előtt, akik egy-egy szűkebb genetikai problémakörben dolgoznak, de figyelemmel végighallgatták a távolabbi problémakörökről szóló előadásokat, kialakult egy olyasféle kép, hogy a legkülönbözőbb genetikai jelenségek, az azok megközelítésére irányuló kísérletes megközelítések és az elért eredmények — ha első pillanatra talán olykor túlságosan is távol állóknak és össze nem függőknek látszanak — szervesen integrálódnak egy nagy egységben: a genetikában, amelynek szerteágazó területei egymással mégis összefonódnak, egymást kiegészítik.

Az elhangzott 12 előadás meggyőzően bemutatta, hogy *genetika, mint tudományterület, csak egy van*, amelyik mindegyre jobban kiterjedéyesedik. De ha figyelembe vesszük a legkülönbözőbb területeket, akárcsak az elhangzott

előadások alapján is, láthatjuk azt is, hogy a genetikai kutatásokban már kezd kibontakozni a jövő két szintetizáló iránya. Az egyik: a molekuláris genetika új alapvetéseinek alapján az élőek magasabb szerveződési szintjén felmerülő és ma még csak alig ismert genetikai jelenségek felderítésére és elemzésére törekvő *organizációgenetika*. A másik: az egyedek magasabb szinten szerveződött csoportjainak: populációknak, fajoknak, dinamikus változásaival összefüggő genetikai kérdések megoldására törekvő *evolúciógenetika*.

Ha az elhangzott előadásoknak sikerült felkelteni az érdeklődést távolabbi genetikai problémák után is és kiváltani azt a törekvést, hogy igyekezzünk a jövőben is a genetika különféle területei állásáról, eredményeiről némi tájékozódást nyerni, remélhető, hogy lassanként kialakul a helyes genetikai gondolkodás, a genetikai szemlélet.

Várakozást felülmúló, de rendkívül örvendetes, hogy ez a genetikai kollokvium ilyen széles körű érdeklődést váltott ki és a legkülönbélebb területeken kutatók ily sokan eljöttek ide. Ez biztató ígéret, hogy a genetika hazai művelése a közeljövőben még harmonikusabban fog kibontakozni.

Azok a gyakran igen élénk és hosszantartó, de komoly viták, hozzászólások, amelyek nemegyszer — s ezt nyugodtan állíthatom — színvonalukban nem maradtak el a külföldi vagy nemzetközi vitáké mögött sem —, ezek a discussiók nemcsak félreértéseket tisztáztak, hanem nemegyszer elgondolkodtató eredmény-magyarzatokat, kutatást inspiráló ötleteket is felszínre hoztak. Az a gátlásmentes, élénk vitaszellem, ami kialakult, külön kiemelendő eredménye az ötnapos genetikai kollokviumnak.

Köszönjük az előadónak fáradozásukat, nemkülönben az egyes ülések elnökeinek is, de ugyanígy köszönjük minden hozzászólónak, vitában résztvevőnek, aktív közreműködését. Köszönjük a Biológiai Osztálynak a kollokvium megrendezését, s különösen Dr. Szabó Gyulánénak lelkes fáradozásait, aki a kollokvium sikeres lebonyolítását így biztosította. De köszönjük mindannyian a bennünket vendégül látó Intézetnek, és annak igazgatóhelyettesének, Dr. Entz Bélának, valamint gazdasági vezetőjének, Forró Tibornak, azt a szíves fogadtatást és mindenről gondoskodást, amely az itt eltöltött öt napot oly kellemessé tette.

Mielőtt befejeznék ezt a tihanyi genetikai kollokviumot, szeretném felhasználni ezt az alkalmat, amikor az ország különböző tájáról és különféle intézményeiből oly szép számban együtt vannak azok, akik vagy a genetika területén dolgoznak, vagy a genetika után érdeklődnek. Úgy érzem, hogy ez a megfelelő alkalom arra, hogy egy, a magyar genetikusoknak külön is szóló üzenetet tolmácsoljak.

A Genetikai Intézet két évvel ezelőtt rendezett egy Nemzetközi Genetikai Symposiumot a bakteriális transzformációról, bakteriocinogeniáról és sejtregulációról. Bár a résztvevők száma nem volt nagy, a symposion jelentősen eredményes volt. Ez év nyarán újból rendeztünk egy kétnapos Mikrobiális Geneti-

kai Konferenciát, hogy azon a hazai eredményeket közösen áttekinthessük, megvitathassuk. Mivel augusztusban rendezték a MENDEL emlék-symposiont Brűnbnben, reméltük, hogy a külföldiek közül többen, akik részt vesznek ezen a centenáriumon, utána eljönnek a budapesti kis symposionunkra is. Így is történt és ez a második, mondhatjuk, újra nemzetközi genetikai symposionunk szintén eredményes volt.

A meghívott külföldi genetikusok között volt a Nobel-díjas H. J. MULLER is, aki azonban betegsége miatt nem jöhetett el Európába. Május 24-i levelében, meghívásunkat megköszönve, a következőket írja: Talán önt is érdekelni fogja annak a levelemnek egy másolata, amelyet a csehszlovákiai symposionok főtít-kárának márciusban elküldtem, válaszként az ő meghívásukra, hogy azokon a symposionokon vegyek részt. Elküldöm önnek is az üzenetemet, mert hasonló megfontolások a magyar genetikusok symposionával is összefüggnek.

H. J. MULLER üzenete a következő:

„Nagy öröm számomra, hogy Gregor MENDEL korszakalkotó felfedezését 100. évfordulója alkalmából nemzetközi konferencia fogja ünnepelni, abban a városban, amelyben ő működött. Két különleges körülmény miatt rendkívül örvendek ennek. Az egyik az a tény, hogy a MENDEL által felfedezett alapelveknek — annak ellenére, hogy azok igazságát és értékét a világ egy tekintélyes részén csaknem 30 éven át tagadták —, a megillető elismerést végül is újra megadták. A másik különleges körülmény: a mendeli öröklődés anyagi alapja, ultraszerkezetére és működésére vonatkozó alapvető ismereteinknek az a hatalmas fejlődése, ami az utolsó pár évtized alatt ment végbe és ami a mendelizmust a kémiával és fizikával egyesítette.

Életem korábbi éveiben abban a kiváltságos helyzetben voltam, hogy a mendelizmus feltámadását, a chromosomáknak, annak anyagi alapjának és egységeiben végbemenő megváltozásoknak a megalapozását egészen közelről szemlélhettem. Később továbbra is figyelemmel kísérve ezen kutatások szét-ágazódását, szintén abban a helyzetben voltam, hogy hivatásos kollégáim legtöbbszörénél, valamivel közelebből láthattam az említett események lefolyását: a mendelizmus részleges elsötétülését a nem-tudósok között és annak második feltámadását, továbbá a mendelizmus alátámasztását, azok részéről, akik ezt a fizikai tudományokkal egybekapcsolták. Együtt mondom GALILEOVAL: és a világ mégis mozog.

Szerettem volna tisztelettel adózni annak az embernek születése helyén, aki DARWIN-nal együtt, elindult az ember és minden élő szervezet biológiai természete legmélyebbreható megismeréséhez vezető úton.

Az a tudomány, amit ma genetikának nevezünk és amelynek világos kezdete: Gregor MENDEL ragyogó munkája, tartalmazza a megoldás kulcsát az életnek a nem élő anyagból keletkezéséhez, az evolúció kanyargós útjai természetéhez. MENDEL-t kétszer támasztották fel, de az embert ismételtén, sőt folytonosan kell feltámasztani. Ez a megújulás az egymást kölcsönösen

alátámasztó kivitelezések azon útján fog előrehaladni, ami a fizikai és kulturális környezetet a humanitás érdekében befolyásolja és gazdagítja és ami az ember rejtett genetikai konstitúcióját emeli. A megújulás ezen munkájában az egész emberiség részt fog venni és együtt fog működni. A tudomány sokoldalú, de egységes. A tudomány művelésében és eredményei alkalmazásában az ember sokarcú családja szintén egy magasabb fokú egységet fog megvalósítani. És ebben a merész vállalkozásban a genetika, ami MENDEL-lel kezdődött, központi szerepet fog játszani.”

Úgy érzem, nagyon is aktuális volt ezt az üzenetet itt a Biológiai Kutató Intézetben a magyar genetikusok felé tolmácsolnom. Ez az intézet az, ahol 40 évvel ezelőtt a hazai genetikai kutatásoknak egyik, majd 25 évvel ezelőtt egy másik kísérletes iránya vette kezdetét . . .

Remélem, a jövőben mindegyre jobban terebélyesedni fog a hazai genetikai kutatás is, az egészséges, tudományos kiegyensúlyozott egysége megőrzésével és remélem azt is, hogy megérjük azt is, hogy tudatosulni fog a különféle genetikai kutatások jelentősége, nemcsak a tudományos életünkben, hanem társadalmunkban is. Nagyon szeretném, ha a jövőben gyakrabban találkozhatnának azok, akik a genetika területén dolgoznak, akik a genetika előrehaladása után érdeklődnek, hogy kölcsönösen vitassák meg eredményeiket, tisztázzák elgondolásaikat és összeműködjenek a kutatómunkában. Remélem, hogy ennek az ötnapos kollokviumnak résztvevői úgy távoznak el innen a tihanyi visszhang közeléből, hogy olykor-olykor visszhangként felidéződnek a felvetett gondolatok.

Ezzel a Genetikai Bizottság nevében az „Időszerű genetikai kérdésekről” tartott kollokviumot bezárom.



A kiadásért felel az Akadémiai Kiadó igazgatója

Műszaki szerkesztő: Farkas Sándor

A kézirat nyomdába érkezett: 1965. XI. 29. — Terjedelem: 15 (A/5) ív, 49 ábra

66.61882 Akadémiai Nyomda, Budapest — Felelős vezető: Bernát György

TARTALOM

IDŐSZERŰ GENETIKAI KÉRDÉSEK, II. RÉSZ

FÁBIÁN Gyula: Fenogenetika	1
DANIEL Lajos: Mennyiségi tulajdonságok öröklődése	29
GYÓRFFY Barna: Nem-kromoszomális öröklődés	55
JANKÓ Béla: Természetes növényi populációk genetikai vizsgálata	91
W. GAJEWSKI: A rekombináció sajátossága és mechanizmusa	115
VIDA Gábor: Az evolúció genetikai alapjai	133
GYÓRFFY Barna: Zárószó	167

Megjelent 1966. március 17

A MAGYAR
TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYÁNAK
KÖZLEMÉNYEI

SZERKESZTI
STRAUB F. BRUNÓ

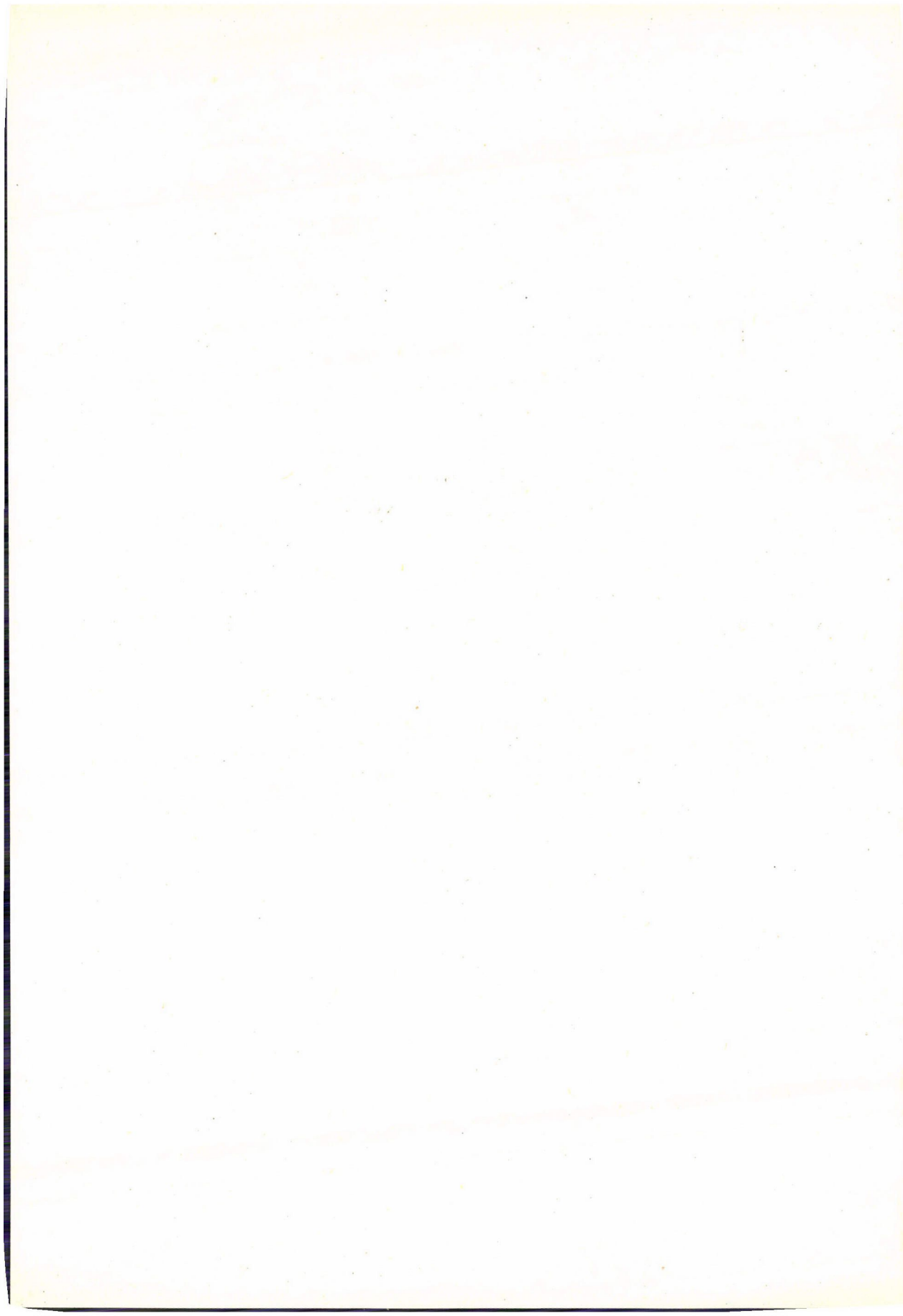
IX. KÖTET

3-4. SZÁM



AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST
1966

BIOL. OSZT. KÖZL.



AZ MTA BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYA VEZETŐSÉGÉNEK BESZÁMOLÓJA

STRAUB F. BRUNÓ

Tisztelt Osztálygyűlés! Amikor az Akadémiai Közgyűlés idején Osztályunk visszatekint az elmúlt évre, vagy egy hosszabb periódusra, akkor cselekszik helyesen, ha a tudomány fejlődésének legégetőbb kérdéseit veszi elő és a leghelyesebb álláspont kialakítására törekszik. Az elmúlt években többször foglalkoztunk a biológiai tudományok fejlődésének különböző kérdéseivel. A múlt évben egyik kérdésünk a demokratikus tudományszervezés volt. Talán nem hiába vitattuk meg akkor ezt a kérdést — úgy gondolom, az elmúlt év gyakorlatában sikerült előrehaladnunk abban az irányban, hogy az alaptudományok iránt érzett felelősség ne csak az Osztály vezetőségének, hanem a biológusok széles rétegének gondja legyen.

Ebben az évben az Osztályvezetőség úgy határozott, hogy a biológiai alap kutatások küszöbönálló fejlesztéséhez kapcsolódva, a káderképzés korszerűségének és hatékonyságának kérdését tűzzük napirendre. Ennek a beszámolóknak az elkészítése egyúttal igazolja múltévi beszámolónk eredményességét, legalább is azt, hogy az Osztályvezetőség igyekezett megvalósítani, amit elvként kimondott. A káderkérdések és a nemzetközi kapcsolatok ezzel összefüggő kérdéseinek elemzését először Szakbizottságaink végezték el és tulajdonképpen a Bizottságok megállapításaiból és elemzéséből alakult ki az a helyzetkép, amit itt előterjeszték. A Bizottságoktól nyert adatokat az Osztályvezetőség két ad hoc Bizottsága dolgozta fel. Legyen szabad külön is köszönetet mondanom a Botanikai Bizottságnak, amely különösen alapos és felelősségteljes munkát végzett, másrészt ki kell emelnem, hogy az anyag kidolgozásában az Osztályvezetőség részéről Balogh János levelező tag, Faludi Béla és Szabolcsi Lászlóné a tudományok doktorai végeztek igen alapos értékelő munkát.

A tudományos káderképzés feladata, hogy az országnak a következő évtizedekben rendelkezésére álljanak azok a szakemberek, akik mindenféle tevékenység biológiai problematikájában a legkorszerűbb tudományos álláspontot tudják elfoglalni és így be tudják tölteni feladataikat a termelés, az oktatás és a tudományos kutatás területén.

Az első kérdés, ami ilyenkor felmerül, a mennyiség kérdése. Ötéves tervekkel dolgozunk és ezen belül a szakemberszükségletet megfelelő hatóság

tervezi. Nyilvánvaló azonban, hogy csak a kereteket lehet megtervezni, a kereteken belül az egyes területek szakmehrszükségletét az illető tudományág embereinek kell megtervezniök. Azt a kérdést, hogy pl. a szakbiológus-képzés útján hány szakemberre van szüksége az országnak, meg lehet vitatni megfelelő fórumokkal — ezáltal figyelembe kell venni az ipar, a mezőgazdaság, az orvosi gyakorlat szakmehrszükségletét —, de a képzés irányait és azon belül a szükségletet mégiscsak nekünk, biológusoknak kell megmondanunk. A tudomány területén most már ott kell tartanunk, ami a szocialista élet jövőbeli célkitűzése, hogy az ország életének irányítása nem felülről jövő utasításokon keresztül, hanem a területhez értő, de ugyanakkor politikai és társadalmi áttekintéssel rendelkező szakemberek véleménye alapján történjék. Ezért azt hiszem, helyesen járunk el akkor is, amikor nem a Művelődésügyi Minisztériumtól várjuk, hogy megoldja a mi problémánkat úgy, ahogyan azt mi szeretnénk, hanem megtárgyaljuk mit tartunk helyesnek és reálisnak a biológia területén és azután megmondjuk, hogy mit tartunk helyesnek — az ország jelenlegi helyzetének reális figyelembevételével.

Négy évvel ezelőtt javasoltuk a szakbiológus-képzés megindítását és elmondottuk véleményünket a képzés tartalmára vonatkozóan. A Művelődésügyi Minisztérium megteremtette ezeket a kereteket, javasatainkat lényegében elfogadta. Igaz, hogy a felvettek létszáma elmarad a szükséglettől, de a mag legalább létrejött. Súlyos félreértésnek tartom azt az elterjedt véleményt, hogy a tudományos kutatói utánpótlás az egyetlen indoka a biológusképzés megindításának. A tudományos kutatásban jelentkező problémákról később beszélni fogunk, a gyakorlatban azonban nyilvánvalóan forintban jól kifejezhető kiesést okoz, ha a biológus szakértelmet követelő munkakörökben továbbra is nem-biológus autodidakták fogják a szükséges munkát elvégezni. Ezért ismételtelen le kell szögezniünk és fel kell hívnunk a Művelődésügyi Minisztérium figyelmét arra, hogy a szakbiológusképzés létszámát a jelenlegihez képest fel kell emelni.

Ez a mennyiség kérdése.

Nézzük azonban a tartalmi kérdéseket.

Az egyetemeken a biológusképzés súlypontja jelenleg a tanárképzés, holott a szakbiológusképzés majdnem olyan nagy, ha nem nagyobb társadalmi igényt jelent. Sőt, a vegyész és fizikusképzéssel szemben a biológusképzés feladata nem oszlik meg a műegyetemek és TTK között, így a TTK felelőssége e téren még fokozott. Sajnos ez a sajátos vonás és felelősség nem találkozik kellő megértéssel, még csak a probléma felismerésénél tartunk.

Szervezett biológusképzés a felszabadulás előtt nem volt. Egyes tanárok az egyetemi intézetek tanszemélyzetében autodidakta módon képezték magukat szakemberekké. Az 1952/53. évben megindult első szakképzés megbukott. Ennek, visszatekintve, a következő okai lehettek. Egyrészt a társadalmi igény még nem állt fenn, másrészt a képzés túlságosan specializált féltudósok

kibocsátását tűzte ki célul és végül főleg olyan területeken, amelyek a gyakorlatban nem álltak elég szoros kapcsolatban. Ennek ellenére az első szakbiológusképzésben résztvett egyes hallgatók ma igen sikeres művelői a biológia különböző ágainak, mind a tudományban, mind a gyakorlatban.

Jelenleg a szakemberutánpótlásnak két formája létezik: 1) az egyszakos tanárképzés; — 2) a szakbiológusképzés.

Az egyszakos tanárképzés problémáira nem kívánunk kitérni. Véleményünk szerint ez a képzési forma, tartalmánál fogva alkalmas arra, hogy a szakbiológusképzést kiegészítse és olyan területeken is biztosítja az utánpótlást, mint szisztematika, cönológia, ökológia, antropológia, hidrobiológia, anatómia stb.

Az új tantervekre épülő és modernizált szakbiológusképzés Budapesten az 1963/64., a szegedi egyetemen az 1964/65. évben indult meg. Két év múlva kerülnek ki az első végzős hallgatók.

Az eddigi tapasztalatok alapján megállapítható, hogy a matematikai-fizikai-kémiai megalapozás mindkét egyetemen jónak ígérkezik, és kisebb-nagyobb nehézségektől eltekintve már jelenleg is realizálható. A tanterv helyesen valósítja meg az alapozó képzés és a specializálódás egyensúlyát. Az a körülmény, hogy a specializálódástól függetlenül mindenki egyformán vizsgázik az első három év valamennyi tárgyából és alapfokon elvégez minden gyakorlatot, továbbá végülis egyforma értékű diplomát kap, amelyben a profil csak mint a diploma-munka jellege szerepel, nem köti meg elhelyezkedésüket sem objektív, sem szubjektív alapon. Ugyanakkor az a körülmény, hogy a 4–5. évfolyamon jelentős idő fordítható a speciálkollégiumok, bonyolultabb módszerek, szaklaboratórium elsajátítására, mégiscsak lehetővé teszi, hogy a specializálási irányukban nyernek elhelyezést, gyorsabban be tudnak kapcsolódni az alkotó munkába.

A terv kielégítő voltával szemben máris jelentkezik, és a profilozás évében már fenyegető, a kivitelezési lehetőségek hiánya:

a) a helyhiány nemcsak egyes gyakorlatok végzését, hanem még nagyobb műszerek igénylését is korlátozza;

b) a gyakorló laboratóriumok kilakoltatott pincelakásokban létesíthetők — ahol ilyenek vannak.

A profilozáshoz szükséges tanszékek ill. tanszéki részlegek a budapesti egyetemen elvben nagyrészt rendelkezésre állanak, de a korszerű gyakorlati oktatáshoz sem műszer, sem személyzeti ellátottság szempontjából nem elégségesek. Biofizikából még egy tanszéki csoport sem működik. Amíg fennáll — a biológiára különösen is hátrányos — normarendelet, addig ezen a helyzeten a Kar nem is tud változtatni.

Bizonyos mértékig még nehezebb a helyzet a szegedi egyetemen, ahol a genetikának, mikrobiológiának és biofizikának semmi elhelyezési lehetősége és oktatója eddig nem volt. Igaz, a szegedi egyetem vezetősége maximál-

lis jóindulattal és előrelátással foglalkozik ezekkel a kérdésekkel. A biológia fejlesztésével foglalkozó szegedi bizottság már konkrét javaslatokat is tett és most a Művelődésügyi Minisztérium hatékony és aktív lépésére van szükség, hogy a rendkívüli problémákat rendkívüli intézkedésekkel át lehessen hidalni.

Összefoglalóan megállapíthatjuk, hogy az országos szakbiológus szükséglet kielégítésének akadályai közül ma első helyen a megfelelő egyetemi tanszékek felállítása, illetve ezek személyi és oktatási eszközökkel való ellátottsága áll.

Javaslat:

1. A szakbiológusképzés segítése érdekében forduljon az Akadémia az illetékesekhez, kérje a szükségletek biztosítását:

a) a szükséges új tanszékek felállítása és megfelelő létszámú oktató-és segédszeméllyel való ellátása tárgyában;

b) az oktatás modernizálásához a legfontosabb anyagi eszközök rendelkezésére bocsátása vonalán.

2. Az Akadémia szorgalmazza a Művelődésügyi Minisztérium és a Szegedi Tudományegyetem vezetőségénél mindazoknak az új tanszékeknek a létrehozását, amelyek a szakbiológusképzés felsőbb évfolyamaiban történő specializálódást a korszerű irányokban lehetővé teszik. Addig is, amíg ezek a tanszékek létrejönnek, megfelelő külső előadók bevonásával biztosítani kell az oktatás magas, korszerű színvonalát.

3. Hasonlóképpen szükséges a budapesti TTK-n a hiányzó tanszékek létrehozása és a specializálódáshoz szükséges kollégiumok megfelelő gyakorlati eszközökkel és megfelelő tanszeméllyel való ellátásának biztosítása.

4. Hívja fel az Akadémia a Művelődésügyi Minisztérium figyelmét, hogy vizsgálja meg a biológia-szakos tanárképzés tartalmi kérdéseit. Ugyanúgy, ahogy a biológiai szakképzés tartalmilag alapos korszerűsítésre szorult, ugyanúgy változnia kellene a tanárképzés tartalmának is. Ma a szakbiológusképzés hátrányára szolgál az is, hogy a biológiai tanárképzés megmaradt régi felfogásában.

A biológus kutatóképzés problémái

Az említett egyetemi problémák szorosan kapcsolódnak a kutatóképzés problémáihoz. Természetesen, a kutatóképzés elsődlegesen a kutatóintézetek feladata. Helytelen lenne azonban a merev kettéválasztás. A kutatóképzés és a szakképzés nagyon sok vonásában közös, számos átmenetnek kell lenni a kettő között. Ebből pedig következik, hogy a kutatóknak a kutatóképzésben nemcsak a kutatóintézeteken belül, hanem az egyetemmel szemben is vannak kötelességeik. Sajnos ma még számos kutatóintézetünknek nincs megfelelő kapcsolata az egyetemi tanszékekkel. Úgy véljük, hogy az akadémiai intézeteknek sokoldalúan kell fejleszteniök ezeket a kapcsolatokat.

Az egyik jól bevált forma az, hogy az intézetek helyet biztosítanak bizonyos számú fiatalnak, tudományos diákköri munka számára. Ezek közül többnek, de ezeken kívül másoknak is lehetőséget biztosíthatnak a diplomamunka elvégzésére. Feltétlenül ki kell szélesíteni ezt a ma még csak szórványosan érvényesülő kezdeményezést, az eddigi tapasztalatok nagyon kedvezőek. Egyrészt az intézetek számára kapcsolatot teremtenek az egyetem végzős hallgatóival, ezen keresztül káderutánpótlásukban sokkal tervszerűbben dolgozhatnak. Másrészt a kutatóintézetek felszerelése lehetővé teszi a diplomamunkát végző vagy tudományos diákköri egyetemi hallgatóknak, hogy olyan korszerű kérdésekkel foglalkozzanak, amelyek művelésére esetleg a tanszéken nincs meg a lehetőség.

Egy másik, igen fontos kapcsolatot jelenthet a kutatóintézetek dolgozóinak bevonása az egyetemi oktatómunkába. Ezt az irányelvet képviseli az MTA elnökének nemrég közzétett felhívása, mely szerint az Akadémia különösen fontosnak tartja a kutatók bekapcsolódását az egyetemi oktatásba. Erre vonatkozóan már jónak ígérkező kezdeményezés indult meg az ELTE Természettudományi Karán, a szakbiológusképzésen belül, a biokémia oktatási tervében. Az MTA Biokémiai Intézetének és más kutatóknak a bevonásával sikerült a következő 2–3 évre megfelelően igényes és magas színvonalú speciálkollégium tervet kidolgozni. Úgy gondolom, hogy a biofizika, a genetika és a mikrobiológia területén hasonló kezdeményezéseket kellene tenni. Továbbmenve szükséges lenne felvenni a kapcsolatot a vegyészképzés és a fizikusképzés irányítóival is. — Mint arról nemrég az akadémiai összulésen megemlékeztem, a biológia korszerűségének egyik kulskérdése, hogy elméletileg jól képzett vegyészeket és fizikusokat is be tudjunk vonni a biológiai alapkutatásokba. Ehhez kívánatos lenne, ha már hallgatókorukban a vegyész és fizikus hallgatók meghallgatnák azokat a speciálkollégiumokat, amelyek a biológus-szakosok magasabb színvonalú képzését szolgálják.

Ezt a problémát az akadémiai intézetek kutatói egyedül nem tudják megoldani, hiszen senki sem ajánlkozhat, hogy az egyetemen szeretne előadásokat tartani. *Javaslatunk az*, hogy a Biológiai Osztály vezetősége vegye fel a kapcsolatot elsősorban a budapesti és a szegedi egyetemek vezetőségével ilyen irányú kooperáció kiépítésére.

Ez a kooperáció a kutatóképzés egy további problémája megoldásához is segítséget nyújtana. Ez az *intézeti és tanszéki kutatók rendszeres, magas színvonalú, a legújabb eredményeket ismertető továbbképzésének problémája*, ami szervezeten nincs megoldva sem a kutatóintézetekben, sem az egyetemi tanszékeken. A világszínvonalhoz képest elmaradott nálunk a tudományos kutatók továbbképzése.

A tudományos utánpótlás képzése a tudományos kutatás szerves része, és egyike a tudományos kutató vezető legnehezebb feladatainak. — Nálunk az aspirantúra bevezetése lényegében azt eredményezte, hogy a régi tudomá-

nyos képzés — amelynek az egyetemi doktori cím és az egyetemi magántanárság voltak a grádusai, más tartalommal — kétségkívül emelkedő színvonalal született újra. Mint minden szervezeti változásnál, így az aspirantúránál is természetesen az volt a helyzet, hogy a régi tartalom töltötte meg az új formákat. Kétségkívül jelentős haladást jelentett az aspirantúra abból a szempontból, hogy a filozófiai képzettség és a nyelvtudás bizonyos elemi szükségleteit előírta, valamint abból a szempontból, hogy a disszertációírás kötelezettségével, jól elbírálnak tartalmat követelt meg a devalválódott doktori és magántanári képesítések helyett. Azonban az aspirantúra, mint a szervezett tudományos utánpótlás, csak egy kis töredékét jelenti a tudományos utánpótlásnak, így áltatnánk magunkat, ha a tudományos utánpótlás képzéséről beszélve, az aspirantúra kérdését helyeznénk előtérbe.

Lényegében ma is az egyetemi tanszékeken, kutatóintézetekben és alkalmazott kutatással foglalkozó kutatóhelyeken folyik a tudományos utánpótlás nevelése. Ennek első grádusa, biológusok között, az egyetemi doktori cím elnyerése. Ez a továbbképzési forma gyakorlatilag spontán továbbképzést jelent, feltételei helyenként nagyon különbözőek. Az egyes intézmények vezetői eltúrik, támogatják, vagy egyenesen szorgalmazzák és biztosítják az ilyen irányú törekvéseket. A jelentős különbségek elsősorban nem szubjektív tényezőkön alapulnak, hanem az egyes intézmények feladatain, és az ehhez mért személyi és anyagi lehetőségeken múlnak.

Ennek a továbbképzési formának hatalmas hátránya, hogy a doktori címért dolgozó kutató egy egészen szűk munkaterületre áll be közvetlenül az egyetem elvégzése után, és egyáltalában nem követelmény, hogy látókörét szélesítse, az egyetemi tanulmányain lényegesen túlmenő további tudásanyagot gyűjtsön. Ebben a szemléletben még tükröződik az a legalább százéves szemlélet, hogy a tudományt az egyetemen teljesen megtanítják.

Lényegében ennek a hibának a felismerésén alapult az a reform, amit a tudományos minősítés új rendszerének a bevezetése jelentett. Az aspirantúra és a minősítések rendszere a kutató-képzésnek igen hatékony eszköze. Ma már elég tapasztalatunk van a tudományos minősítések rendszerében, hogy a további tennivalókat megfogalmazzhassuk.

Három szempontot kell kiemelni, amelyek látszólag ellentétesek, de mégis egységben kell őket érvényesíteni;

1. A kandidátusi vizsgák színvonalát a tudósképzéshez méltó színvonalon kell tartani.

2. A kandidátusi fokozatot jelentősen fiatalabb korban kell elérniük a kutatóknak, mint az ma szokásos.

3. A kandidátusi fokozat elérése legyen előfeltétele tudományos intézetekben az ottmaradásnak, tanszékeken pedig a magasabb beosztásnak.

A kandidátusi vizsga anyagának megállapítása jelenleg újra a TMB szakbizottságai előtt van. A Biológiai Szakbizottságok még nem végezték el ezt a

feladatot. Milyennek gondoljuk tehát a vizsgák követelményeit? Nézetünk szerint a széles látókör és az elméleti megalapozottság érdekében a szűkebb szakterület irodalmát teljes részletességgel kell ismerni és a tágabb szakterületen való tájékozottságot is a tankönyvi színvonalat meghaladó irodalmi ismeretek alapján kell megkövetelni. A tankönyvi színvonal csak a határterületek és az előírt társtudományok anyagából fogadható el.

Természetesen a vizsgafeltételek kidolgozása a TMB Szakbizottságainak feladata és azok jóváhagyása a TMB elé tartozik. De ne felejtjük el, hogy mi, akik itt jelen vagyunk, végső fokon azok vagyunk, akik mindezeket az előírásokat érvényesítjük, vagy nem érvényesítjük. Véleményem szerint a TMB szervezete, előírásai azok a formák, amelyekre támaszkodva elérhetjük azt, amit tudományos lelkiismeretünk diktál. Az, hogy a biológiai tudományok területén mi a kandidátúra, vagy a tudományok doktora cím tartalma és hitele, egyedül rajtunk múlik és a mi felelősségünk — ezt nem tudjuk semmiféle kifogással másra hárítani.

A kandidátusi vizsgákkal kapcsolatosan különösen fel kell hívnunk a figyelmet a nyelvvizsgák jelentőségére. Idegen nyelvek ismerete nélkül ma korszerű kutatást nem lehet folytatni. — Emlékeznek talán, közel két éve egy kimutatásunkra, mely szerint a biológusoknak csak 6%-a előadóképes két idegen nyelven, angolul és oroszul, és ezeknek a nyelveknek az ismerete ma a döntő. Igaz, azóta ez az arány emelkedett. Sajátos, hogy a biológiai munkaterületen még ma is találunk olyan minősített kutatót, aki csak német nyelven olvas, bár az experimentális biológia területén már régen az angol irodalom vette át a vezető szerepet, az orosz irodalom pedig rohamosan fejlődik.

Problémát látunk a nyelvvizsgák lebonyolításában. Nagyon helyes az, hogy a kandidátusi nyelvvizsgákat az állami középfokú vizsgák szintjével kívánjuk mérni, de érthetetlen, hogy miért és hogyan lehet egy biológus kutató számára szükséges nyelvtudást azon keresztül lemérni, hogy valaki egy napilap közgazdasági, termelési kérdéseivel foglalkozó vezércikkét idegen nyelvre le tudja-e precízen fordítani. A munkatermelékenység és az önköltségcsökkentés kétségtől fontos fogalmak, amelyek tartalmával tisztában akarunk lenni, de az öröklékenység vagy a specifikus viszkozitás angol illetőleg orosz szakkifejezése mégiscsak fontosabb.

Az eredményes kutatóképzés és a tudományos kutatómunka fellendítésének második feltétele, hogy a tanszékeken és a tudományos intézetekben dolgozó kutatók, a kandidátusi fokozatot reális határidőn belül, nézetünk szerint legkésőbb 27—30 éves korban érik el. Ez a feltétel jelenleg nem valósul meg. Az utolsó három évben a Biológiai Osztály területén kandidátusi fokozatot szerzett kutatók átlagos életkora 38 év és a szórás nagyon kicsi. Nem arról van szó, hogy néhány idősebb kandidátus rontaná le az átlagot. Ez azt jelenti, hogy 14—15 évi munka után szerezték meg a fokozatot, ami a jelenlegi kan-

didátusi követelmények ismeretében teljesen indokolatlan. Mindenesetre az ilyen magas átlagéletkort a kandidátusi minősítések megszerzésében egészségtelennek és a jövőre nézve tarthatatlannak tartjuk. Biológusok között szabad azt a hasonlatot mondanom, hogy a mi lassú tudományos káderképzésünk annyit jelent, hogy a generációs időnk lényegesen hosszabb, mint a tudományban előttünk álló nemzeteké. Az pedig közismert dolog, hogy a lassabb generációs idejű fajt a másik túlnövi és az kivész.

Ha az okokat kutatjuk, azt látjuk, hogy nem a kandidátusi értekezés tartalmához szükséges kutatómunka hiányában halasztják el ilyen későre a fokozat megszerzését, hanem elsősorban a széles látókört és kellő elméleti megalapozottságot igénylő vizsgák halasztgatása miatt.

Amikor a kandidátusi fokozat elnyerésében a felfokozott munkatempót követeljük, nem kívánunk lehetetlent. Ennek alátámasztására érdemes megemlíteni, hogy az utóbbi három évben doktori fokozatot nyert kutatók átlagos életkora — legalább is a kísérleti biológia területén — mindössze 3 évvel magasabb, mind a kandidátusoké.

Ami a kandidátusi disszertációk *színvonalát* illeti, az Osztály Szakbizottságainak véleménye nem egységes. A Botanikai Bizottság az általános színvonnallal meg van elégedve, a Biokémiai Bizottság ugyancsak megfelelőnek tartja. A legtöbb Bizottság azonban elzárkózott attól, hogy a már megvédett disszertációkról véleményt mondjon és ez a hallgatás, valamint a szóbeszéd inkább negatív mint pozitív értékelésre utal. Az utolsó három évben megvédett disszertációk és a jelenlegi aspiránsok témái határozott korszerűsödést és növekedő igényességet mutatnak. A témák és a módszerek már nagyrészt megfelelnek annak a célkitűzésnek, amit a Biológiai Osztály a biológia hazai fejlesztése céljával kitűzött.

Végeredményben a disszertációk tartalmi elbírálásával kapcsolatosan újra csak azt kell mondanom, hogy azok színvonalát nem a TMB, hanem mi bíráljuk el, amikor mint opponensek és bíráló bizottság véleményt mondunk, vagy nem mondunk. Sokan a TMB-t hibáztatják, amikor véleményük szerint érdemtelenül nyeri el valaki ezt vagy azt a fokozatot. Ismerjük el, hogy minden határozatát a TMB a biológusok javaslatára, a biológusok szakvéleményére támaszkodva hozza, így az igazi felelősök mi vagyunk.

Végül a harmadik feltétel, amiről megemlékeztem, ami a tudományos minősítések rendszerének hatékonyságát biztosíthatja, ha a tanszékeken és a tudományos intézetekben a kutatók a fent jelzett korban a fokozatot megszerzik. Aki erre nem képes, azt el kell tanácsolni az ilyen kutatóhelyekről, ugyanúgy, mint ahogy a Szovjetunióban a kandidátusi, Amerikában a Ph. D. fokozat az előfeltétele annak, hogy kutatóhelyen maradhasson valaki azután a kor után, amikor ezt a fokozatot már megszerezheti.

A tudományos minősítés rendszere után külön kell foglalkoznunk a szervezett aspirantúra kérdésével. A jelenlegi törvény értelmében a tanszékek

és a kutatóintézetek fiatal szakemberei a szervezett aspirantúrából ki vannak zárva azzal az indokolással, hogy számukra a munkalehetőség, a szakmai és az ideológiai képzés lehetőségei munkahelyükön biztosítva vannak. Az aspiránsok többsége ennek következtében (átlagos életkoruk 30 év!) olyan fiatalokból kerül ki, akik nem megfelelő munkakörülmények között dolgoznak. Szögezzük le, hogy az aspirantúra ma nem a szervezett kutatóútánptótlás módszere, hanem csupán egy biztosító-berendezés arra, hogy a tudomány iránt érdeklődő szakemberek, akik már bizonyos gyakorlati tapasztalatot szereztek, a tudományba visszatérhessenek. Az aspirantúra egy másik bizarr jelensége az, hogy a tudományos kutatóintézet vagy tanszék vezető beosztású kutatója anyagi ösztönzésben részesül azért, hogy a saját maga választotta fiatal munkatársainak továbbképzése rovására, a hozzá beosztott aspiránssal foglalkozik.

Úgy véljük, hogy a közeli években, amikor a szegedi biológiai intézetek létesítése elég nagy követelményeket jelent a tudományos utánptótlás biztosításában, az aspirantúrát fokozottabb mértékben kell felhasználnunk. Ennek érdekében meg kell kísérelnünk, hogy a TMB tekintszen el attól, hogy a fiatal kutatóknak 3 évig kell előbb valahol dolgozniuk, mielőtt aspirantúrára pályázhatnának. Amennyiben a TMB ezt a javaslatot — mint kivételt — elfogadja, úgy a biológusokra hárulna az a feladat, hogy a frissen végző szakemberek közül az aspirantúrára alkalmasakat a szegedi intézetek profiljának megfelelő területekre irányítsák. A Biológiai Osztály a közelmúltban, ehhez kapcsolódóan olyan kezdeményezést is tett, hogy kémiai és fizikai kutatóintézeteket is megkért megfelelő profilú biológus kutatóknak az aspirantúra keretében való képzésére.

Fentiekben a tudományos kádereképzés néhány problémáját érintettük, most azonban nézzük meg, hogyan lehet ezeken segíteni. Kifejeztük már azt a kívánságot, hogy mind a vizsgák, mind a disszertációs munkák színvonalát emelnünk kell. Ehhez azonban a fiatal tudós nemzedéknek több segítséget kell kapnia, mint amit eddig kaptak. Rá kell térnünk arra a rendszerre, amely az autodidakta módszereket hatékonyságában meghaladja.

A világban már kialakult a magas színvonalú, igényes továbbképzés rendszere, az ún. post-graduate kurzusok formájában. Véleményünk szerint ennek hazai bevezetésére szükség van. Két hibát kell ezzel kiküszöbölnünk. Egyrészt manapság kutatóink bezárkóznak egy-egy szűk kutatási területre és lemondtak arról, hogy a tudomány haladását széles látókörben figyelemmel kísérjék. Valóban az irodalom logaritmikus növekedésével ez még a nyelvi nehézség kiküszöbölése után is problematikus. Másrészt, ki kell küszöbölnünk azt a nézetet, amiről fentebb már megemlékeztem, hogy egy szakterület tudományos tartalmát az egyetemi oktatás színvonalával mérjük.

A tudomány haladásának figyelemmel kísérése csak úgy lehetséges, ha megfelelő színvonalas előadásokról gondoskodunk. Nálunk néhány elszórt

kezdemenyezés van, de egyik sem elég hatékony, egyik sem rendszeres. Így pl. a Budapesti Orvostudományi Egyetemen számos, nem-kötelező kollégium hangzik el, amely tartalmában a modern biológia kérdéseivel foglalkozik. De ezek propagálásával senki sem foglalkozik, még az Orvosegyetemen sem vesznek róluk tudomást. Másrészt a Biológiai Osztály rendezésében elhangzott már néhány tihanyi tanfolyam, ami ilyesféle volt — de Tihany a rendszeres továbbképzés szempontjából távol van és férőhelye nem elégséges. Végül a harmadik formája a tudományos tájékozottság korszerű szinten tartásának az ún. szeminárium, amelyet neves belföldi vagy külföldi kutatók tartanak. Nálunk az ilyen előadások sokszor inkább formálisak, mint szeminárium-szerűek — és éppen ezért az ilyen előadások kevésbé látogatottak, rendszeretelenségük miatt pedig az érdekeltek sokszor nem is szereznek róla tudomást. Példának megemlíteném, hogy a Biokémiai Társaság most foglalkozik egy nyári tanfolyam szervezésével a fehérjekutatás területén. Emlékszünk arra, hogy néhány Kostojans akadémikus tihanyi nyári iskolái milyen értékesek voltak.

Mindezeket az egészséges kezdeményezéseket kellene megfelelő szervezethez egybefogni és megvalósítani a kandidátusi fokozatra készülők számára egy olyan post-graduate kurzust, amely megfelelő színvonalon feltárja a korszerű kutatások problematikáját, módszertanát. Javasoljuk, hogy az Osztályvezetőség vizsgálja meg a post-graduate kurzus típusú továbbképzési forma meghonosításának lehetőségeit. Másrészt vizsgálja meg az Osztályvezetőség, hogyan lehetne a szemináriumok rendszerét a kutatóintézetekben rendszeressé és hatékonyá tenni. Szeminárium tartására nemcsak külföldi, hanem belföldi kutatók is alkalmasak. Utóbbiak esetében meg kell vizsgálni a honorárium kérdését — ez külföldön velejárója a szeminárium rendszernek.

A tudományos kutatóképzésnek elengedhetetlen részét képezi a tanulmányút. Az Osztályvezetőség beszámolójának melléklete, ismét csak Bizottságaink közreműködésével készített összeállítást tartalmaz külföldi kapcsolataink alakulásáról.

Ebből először is azt szeretném kiemelni, hogy az elmúlt években a hosszú tanulmányutak száma lényegében véve megfelelő színvonalon mozgott. Érdekes megemlíteni azt az adatot, ami valószínűleg nem is teljes, hogy az elmúlt három év során 225 tanulmányút valósult meg, s ennek során biológus kutatók összesen 48 évet töltöttek el külföldön. Ennek 75%-a a biofizikai, biokémiai, struktúrakutatási és genetikai bizottságok területére, 25%-a az egyéb biológiai szaktanárságok területére esik — ami az *időtartamot* illeti. A kiutazások számában fordított az arány, mintegy 30%-kal több kiutazás esik a botanikai, zoológiai, antropológiai és hidrobiológiai területre. Az Osztályvezetőség véleménye szerint a tudományterületek adottságainak megfelelnek ezek az eltolódások; míg az experimentálisabb jellegű területeken a hosszabb tanulmányutak — a kongresszusi és szimpozioni kiutazások mellett — a célra-

vezetőek, addig a többi szakterületen néhány hónapos külföldi utazás is teljesen eredményes lehet. Példa erre a kultúrcsere keretében végrehajtott expedíós utazás; a mai közlekedési eszközök és a modern terepmunka metodikája lehetővé teszi olyan tudományos feladatok elvégzését néhány hónap alatt, ami egy emberöltővel ezelőtt csak 1–2 éves expedíció szervezésével volt elképzelhető.

Az Osztályvezetőség véleménye szerint a kiutazások terén sem lehetünk megelégedve a korelosztással. Továbbra is fokozottabban kell a magyar tudományt reprezentáló vezetőgárda mellett a fiatalabb korosztály kiküldetésére gondot fordítani.

Az igazság kedvéért azt is meg kell mondanunk, hogy a kiutazások már-már kielégítőnek mondható számadatai úgy jöttek létre, hogy a rendelkezésre álló hazai keretek mellett igen sok külföldi ösztöndíj biztosítása egyéni kezdeményezésre, egyéni összeköttetésekre következett be. Természetesen szükséges lenne, hogy saját kereteink növekedjenek. Elsősorban a szimpozionok, a tudományos tanácskozások látogatásával kapcsolatosan vannak nehézségeink és főleg ennek a keretnek az elégtelensége az oka annak, hogy a különböző nemzetközi szervezetekben nem tudunk megfelelő súllyal résztvenni, és azt kell látnunk, hogy a csehszlovák, lengyel, sőt a román tudományos szervezetek sok esetben aktívabban tudják magukat képviseltetni, mint mi.

A saját keretek elégtelensége mellett azonban az egyéb források felhasználásával végeredményben biztosítani lehetett biológusaink külföldi tanulmányutakon való kiképzését. A Biológiai Osztály minden egyes alkalommal a leghatározottabban képviselte azt az álláspontot, hogy az egyéni kezdeményezéseken keresztül csak olyan tanulmányutat támogasson, amely megfelel a magyar tudomány érdekeinek. Így retrospektíve is biztosítva látjuk azt, hogy az egyéni kezdeményezések nem torzítják el az Osztály tudománypolitikáját.

A külföldi utazások jelentősége többrétű. Egyrészt hatalmas nevelő-behatást jelent a fiatal tudományos kutató számára — aki egy hazai kutató-intézet belső életét megismerte —, hogy egy másik, konkurens intézet belső életével azt összehasonlítja. Így lehet csak felismerni a lényegét, az újat, a jót néha egyesek megtanulták jobban megbecsülni hazai intézetüket, mint külföldi utazásuk előtt tették. Másodszor minden egyes külföldi tanulmányút, amennyiben valaki a jó külföldi kutatóintézet tematikájába bekapcsolódik, igen sok módszertani és metodológiai, tudományos problémafelvetésre vonatkozó új ismeretet jelent és ezek a kutatók hazatérve megtermékenyítik az egész intézet munkáját. Harmadszor a tudomány viharos sebességű haladása miatt ma már elengedhetetlenül szükséges, hogy a rokon-területen dolgozó kutatók személyes kapcsolatokat építsenek ki egymás között, és kívánatos, hogy a mi kutatóink is integráns részét képezzék annak a tudományos közösgnek, amely nemcsak a leírt és már a közléskor elavult információkat veszi

tudomásul, hanem résztvesz a forrongó kérdések, a programok megvitatásában, a gondolatok születésében.

Külföldi tanulmányutak és külföldi kapcsolatok szempontjából bizonyos hiányosságot is látunk, ha megvizsgáljuk a szocialista országokkal való kapcsolatainkat. Egyrészt sokan nem tudják, hogy szakembereinknek a szocialista országok kutatóintézeteiben való továbbképzésére hosszabb tanulmányutakat az eddigieknél lényegesen nagyobb keretek között tudnánk biztosítani. Ennek csak az az előfeltétele, hogy bizonyos mértékig magánkezdeményezésként fel kell deríteni a megfelelő intézeteket és biztosítani érdemes, a hivatalos eljárás megindítása előtt, hogy ott a kiküldendő kutató megfelelő munkalehetőséget és fogadtatást találjon, továbbá a középfokú állami nyelvvizsgát le kell tennie a kutatónak. Szeretném ajánlani főleg a biofizika s a genetika területén ennek a lehetőségnek fokozott kihasználását. A biokémia területén már a harmadik ilyen hosszabb tanulmányút megszervezésénél tartunk.

Szocialista országok közötti kapcsolatok terén különben is gyengén állunk, és sokszor értelmetlenül lebecsüljük ezeknek a kapcsolatoknak a jelentőségét. Sajnos, azok az együttműködési témák, amelyeket mellékletünk is felsorol, nagyon sokszor csak papíron léteznek. Ennek az oka a személyes kapcsolatok és a kutatócsere minimális volta. Ezen pedig lehet segíteni, csak meg kell mondani, mik az igények.

A tanulmányutak és a kongresszusok mellett az utóbbi időben egyre fokozódik a nemzetközi tudományos együttműködésnek az a formája, amely közös témákkal, azonos metodikákkal történő paralel vizsgálatokkal célratorően igyekszik egy-egy problémát megoldani. A szocialista országok közötti együttműködésben ilyen témák már szerepelnek, de említettem, hogy ezek gondozása, gyakorlása még nem kielégítő. Lényegében ugyanez mondható el a KGST tudományos együttműködés keretében végzett közös kutatásokról is, amelyek még inkább csak az ismerkedés és tapogatózás stádiumában vannak.

Úgy gondolom, tudományunk korszerűségét feltétlenül szolgálná, ha ezekre a kapcsolatokra nagyobb gondot fordítanánk. Mint ismeretes, ilyen kapcsolatokat nemcsak a szocialista országok akadémiai és a KGST szervei kezdeményeznek, hanem ilyesfajta együttműködést szervez a Nemzetközi Biológiai Program is. Eddig meglehetősen passzívan vettünk részt ebben a programban. Kívánatos, hogy a Nemzetközi Biológiai Program magyar nemzeti bizottsága sokkal aktívabb munkára ösztönözze a résztvevő intézeteket és kutatókat. Meg kell tanulnunk a nemzetközi együttműködésnek ezeket a formáit, hiszen nemcsak a résztvevő kutatóknak, de az egész országnak hatalmas előnyt jelent, ha a tudományos tapasztalatokat nemcsak könyvekből és folyóiratokból, hanem közös munkák sokkal értékesebb anyagából vehetjük át és hasznosíthatjuk idehaza.

Tisztelt Osztályülés! A káderképzés és a külföldi kapcsolatok kérdését kiragadtuk és úgy vélem, hogy ezen belül sem mondottuk el mindazt, ami ezen a téren teendő vagy probléma. Kiemeltük ezeket a kérdéseket, mert úgy véltük, hogy a jelen helyzetben a felvetett problémák megoldása, vagy legalább is a legnagyobb nehézségek kiküszöbölése, a biológiai kutatás elsőrendű érdeke. Kérem hozzászólásaikat az értékeléshez és a felolvasott javaslatokhoz. Természetesen, a közgyűlési kibővített Osztályülés alkalmával nem kívánjuk korlátozni a szót és amennyiben valaki úgy érzi, hogy a kibővített Osztályülés elé olyan egyéb sürgős és lényeges problémát kell hoznia, aminek megoldása a biológiai kutatás szempontjából fontos, úgy tegye meg észrevételét. Az Osztályvezetőség feladata, hogy a biológia haladását szolgálja és meghallgassa a biológusok minden konstruktív javaslatát.

MELLÉKLET

az MTA BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYA
1966. ÉVI
KÖZGYŰLÉSI BESZÁMOLÓJÁHOZ

1962—1966 III. 30-ig
biológiai tudományok doktora fokozatot
nyertek

Név:	Szakterület:	Munkahely:
Ádám György	élettan	BOTE Élettan
Elődi Pál	biokémia	MTA Biokémiai Int.
Faludi Béla	genetika	ELTE Szárm. és Örökléstan
Frenyó Vilmos	botanika	ELTE Növényélettan
Keleti Tamás	biokémia	MTA Biokémiai Int.
Nagy Lászlóné	botanika	Állami Földtani Int.
Szabolcsi Lászlóné	biokémia	MTA Biokémiai Int.
Tétényi Péter	botanika	Gyógynövénykutató Int.
Tigyi József	biofizika	PÖTE Biofizikai Int.
Mészöly Gyula	genetika	Duna—Tiszaközi Mezőg. K. I.
Gebhardt Antal	zoológia	ny.
Horváth János	mikrobiol.	AE. Mikrobiol. Tszék

1962—1966 III. 30-ig
biológiai tudományok kandidátusi
fokozatot nyertek

Név:	Szakterület:	Munkahely:
Dely Olivér	zoológia	TTM Állattár
Szunyoghy János	zoológia	TTM Állattár
Uherkovich Gábor	hidrobiológia	JATE Állatrendszertan
Csányi Vilmos	biokémia	BOTE Orvosi Vegytan
Faredin Imre	biokémia	SZOTE
Zabos Péter	biokémia	BOTE Orvosi Vegytan
Belea Adonisz	növ. gen.	MTA Mezőgazd. K. I.
Südi János	biokémia	MTA Biokémiai Int.
Pál István	növ. élettan	AE Növénytani Tanszék
Puppi András	állatélettan	POTE Élettan
Horváth Lajos	zoológia	TTM Állattár
Gárdos György	biokémia	O. V. Sz.
Gozmány László	zoológia	TTM Állattár
Horváth Éva	állatélettan	JATE Ált. Állattan
Kurcz Mihály	zoológia	ELTE Ált. Állattan
Kovács János	zoológia	ELTE Ált. Állattan
Gergely Judit	élettan	DOTE Élettan
Kedves Miklós	botanika	JATE Növénytani Int.
Tamásné Dvihalhy Zs.	hidrobiol.	Dunakutató Állomás
Venetianer Pál	biokémia	BOTE Orvosi Vegytani Int.
Domonkos Jenő	élettan	SZOTE Idegklinika
Polgár László	biokémia	MTA Biokémiai Int.
Szujkóné Lacza J.	botanika	TTM Növénytár
Kertész György	zoológia	ELTE Állatrendszertan
Horváth István	biokémia	Gyógyszeripari K. I.

Sajgó Mihály
Szalai Dezső
Borhidi Attila
Verzár Rezsőné
Balázs András
Stammer Aranka
Szilágyi Gyula
Kiss Árpád
Pozsár Béla
Gáspár László
Kotvics Gizella
Rajki Sándorné
Gubicza András
Tóth Sándor
Sinkovics Mária
Kovács Antal

biokémia
növ. genetika
botanika
botanika
állatélettan
állatélettan
növ. genetika
növ. genetika
növényélettan
növényélettan
növényélettan
növényélettan
növényélettan
növényélettan
zoológia
gerontológia
növénygenetika
növényélettan

MTA Biokémiai Int.
MTA Mezőgazdasági K. I.
ELTE Növényrendszertan
ELTE Alkalm. Növénytan
BOTE II. Kórbonctan
JATE Ált. Állattan
MTA Mezőgazd. Kut. Int.
Duna-Tiszaközi Mezőgazd. K. I.
Növényvédelmi K. I.
MTA Mezőgazdasági K. I.
Agráregyetem
MTA Mezőgazdasági K. I.
MTA Biológiai Kut. Int.
Állami Geriátriai Kórház
ELTE Szárm. és Örökléstan
Agrártud. Főiskola

Egyezményes tanulmányutak

	1963	1964	1965
Szovjetunió	6 fő	8 fő	8 fő
Csehszlovákia	2 "	3 "	3 "
Lengyelország	1 "	4 "	2 "
Románia	2 "	1 "	4 "
NDK	3 "	5 "	3 "
Mongólia	1 "	1 "	1 "
Bulgária	1 "	1 "	1 "
Vietnam	1 "	—	—
Jugoszlávia	—	1 "	3 "
Korea	—	1 "	—
Franciaország	—	3 "	1 "
Finnország	—	3 "	2 "
Római Magyar Akadémia	—	1 "	—
Coll. Hungaricum Bécs	—	1 "	2 "
USA (FORD)	—	1 "	1 "
NSZK	—	1 "	—
Kína	—	—	1 "
Anglia	—	—	1 "
Olaszország	—	—	1 "
Izrael	—	—	1 "

Ösztöndíjas meghívásos kiutazások

	1963	1964	1965
USA	2 fő	6 fő	3 fő
Kanada	2 "	—	—
Olaszország	3 "	—	—
Kongó	—	3 "	—
Ausztria	—	1 "	—
Anglia	—	—	2 "
NSZK	—	—	2 "
Svédország	—	—	1 "
Dánia	—	—	1 "
Dél-Amerika	—	—	5 "

Kongresszusokon való részvétel

	1963	1964	1965
	29 fő	47 fő	40 fő

Egyezményes vendégek

	1963	1964	1965
Szovjetunió	5 fő	3 fő	10 fő
Csehszlovákia	7 "	5 "	7 "
NDK	10 "	3 "	3 "
Bulgária	1 "		2 "
Lengyelország	5 "	4 "	6 "
Románia	3 "		1 "
Franciaország		1 "	
Mongólia		1 "	
Kína		3 "	
Kuba			1 "

Külön meghívásos vendégek

	1963	1964	1965
	8 fő	11 fő	4 fő
Eln. megh.		3 "	

HOZZÁSZÓLÁSOK

KONTRA GYÖRGY:

Az általános iskolai és középiskolai biológiatanítást nem volna helyes aszerint megítélni, hogy a tudományos kutatók utánpótlásának követelményeit kielégíti-e. Ezek az iskolatípusok egy-egy évfolyamon közel kétszáz ezer, ill. több mint ötvenezer tanulóval foglalkoznak és elsődleges feladatuk a tömegméretű általános képzés, illetve középfokú oktatás. Ennek ellenére a tudósképzés szempontjából sem lényegtelen, hogy a közoktatásban milyen tartalommal és milyen színvonalon folyik a biológiatanítás. Nyilvánvaló, hogy minél eredményesebb az általános képzésben tárgyunk oktatása, annál magasabb színvonalra emelkedik a biológiai közműveltség, és annál nagyobb tömegből lehet kiválogatni a legérdeklődőbb, legkiválóbb ifjakat, akik tudományos kutatásra alkalmasak.

Ismeretes, hogy a közoktatás reformjának kellős közepén vagyunk. Az általános iskolában 1963. szeptemberében kezdődött el az Élővilág újjáalakított tanítása, és a reform bevezetése az 1965–66. tanévben fejeződik be. A gimnáziumban 1966. szeptemberében az I. és II. osztályban lép életbe az új tanterv és először 1969-ben kerülnek olyan diákok az egyetemre, akik a gimnázium II–III.- és IV. osztályában már modernebb szellemben, új tankönyvekből tanultak.

Ha csupán az óraszámokat tekintjük, akkor a kép nagyon kedvező. Az általános iskola 5. osztályától a IV. gimnáziumig minden osztályban heti két órában folyik a tárgy tanítása, kivéve a III. gimnázium egyik félévét, amikor az idegéletteni tanulmányokat követően pszichológiával foglalkoznak a tanulók. Ez az óraszám eléri a legmagasabb nemzetközi színvonalat. A tanítás anyaga országos vita után — többek között a vezető biológus akadémikusok aktív közreműködésével — alakult ki. A tanterv olyan időpontban készült, amikor már lehetséges volt a molekuláris biológia elemeinek beiktatása is. Így tehát abban a kedvező helyzetben vagyunk, hogy — bár egy új tanterv bevezetése sok éves program — a tananyag a lehetőségekhez képest tükrözi a biológiai tudományok rendkívül gyors ütemű fejlődését. Az új tanterv igen nagy jelentőségű tendenciája, hogy a leíró, összehasonlító és kísérletező készséget tudatosan és következetesen kívánja fejleszteni, hogy ezáltal a tanulók oknyomozó és történeti szemlélete saját tényleges tevékenységük alapján alakulhasson ki.

Mindebből úgy tűnik, mintha azt várnánk, hogy a biológiatanítás helyzete hazánkban néhány éven belül mindenben a legkedvezőbbé alakul. Aki azonban ismeri a reformok tényleges megvalósulását, és azt a szükségszerű közegellenállást, amibe egy tantárgy átalakítása beleütközik, az nem táplálhat

ilyen hiú reményeket. Kétségtelen, hogy különösen a gimnáziumi tanítás átalakítása experimentális irányba sok helyiséget és eszközt igényel. A legnagyobb gond azonban az, hogy maguk a tanárok más szellemben nevelkedtek. Ismeretes, hogy a fizika és a kémia már régen experimentális jellegű tudományok, illetve tantárgyak voltak, amikor még mindig a leíró jellegű természetrajz uralkodott. Elég arra utalni, hogy egy fizikaórát már a századfordulón sem lehetett elképzelni kísérlet nélkül, és a kémiaórán már 30 évvel ezelőtt is végeztek tanulókísérleteket. Ezzel szemben a biológiaórákon még a tanári bemutató kísérlet (nem bármiféle bemutatás, hanem valódi kísérlet!) is ritkaságszámba megy. Nem csoda, hiszen az egyetemen a biológia—kémia-szakos tanárjelölt kémiából igen magas óraszámban foglalkozik didaktikai kísérletekkel, biológiából viszont szinte egyáltalán nem kerül erre sor. A reform sikeres megvalósítása tehát jórészt a tanárképzésen és a tanári továbbképzésen múlik.

Mindebből kitűnik, hogy a kutatógárda néhány éven belüli felfrissítését az oktatási reformtól nem lehet várni, de az is kitűnik, hogy a kutatóintézetek és maguk a kutatók, nem is szólva a tanárképző intézmények tanszékeiről, igen-igen sokat tehetnek azért, hogy a biológiatanítás — mondjuk egy évtizeden belül — valóban modernné, experimentális jellegűvé váljék.

VIDA GÁBOR:

Osztálytitkár úr előadásában foglalkozott a biológus káderképzés problémáival. Hozzászólásomban e kérdésnek középiskolai szintjére szeretnék kitérni.

Nem vitás, hogy a biológia oktatása középiskoláink jelentős részében messze elmarad a követelményektől. Ennek okai között a nem megfelelő tananyag, tankönyv és tanár egyaránt szerepelnek.

Mivel az egyetemi biológusképzés csak akkor lehet eredményes, ha megfelelő alappal rendelkező érettségizett fiatalok között válogathat, ezért úgynevezett „csúcs-szakkörökben” próbáljuk a budapesti gimnazisták között az arra alkalmas tanulókat kiválasztani és valamilyen irányú szakképzésükről gondoskodni. Nekem jutott az a feladat, hogy a „Genetika alapjai és az evolúció” címen meghirdetett szakkört vezesse. Ennek tapasztalatairól szólnék pár szót.

Talán érdemes először felhívni a figyelmet arra a felmérésre, amelyet a szakkör alakuló ülésén végeztem a diákok között.

Az egyik kérdés a *gén* fogalma iránt érdeklődött, s 5 perces időtartam volt a válasza adva. A jelenlevő 57 diák közül 23 volt negyedikes, így csak ezek tanulhattak az előző évi tananyagban némi genetikát. A 23 negyedikes közül 13-nak fogalma sem volt arról, hogy mi az a gén! Pl.: „ostorosoknál a belső kocsonyás rész”.

„A gén egy téves szaporodás elmélet, amely feltételezi, hogy a hímivar-sejtben egy kis élőlény van, és elveti, hogy a magzat a hímivar és a petesejt egyesülésekor keletkezik.”

Érdekes, hogy még a legjobb válaszokat a III. osztályosok feleletei között találtam, akik pedig eddig csak növény- és állattant tanultak: „A gének az átörökítés hordozói, funkcionális egységek. Egyes gének konfigurációi nem állandóak, hanem változnak. Ezek az allélek. Ha az allélek egymást felváltják, mutáció keletkezik.”

Egy másik kérdésre pl., hogy hogyan lehet két virágos növényt keresztezni, már többen adtak \pm megfelelő választ, bár még itt is a válaszok 1/3-a ilyesféle

volt: „Szemzés, megporzás, oltás — ezekhez különböző külső hatás, tényező szükséges.”

Nagyon érdekes és tanulságos volt annak a feladatnak az eredménye, amelyben a tanulóknak 5 perc alatt az összes eszükbe jutó biológus-tudós nevét kellett felsorolni. A tanulóknak több mint a fele említette Darwin, Micsurin, Pavlov, Pasteur, Linné és Mendel nevét. Ezek után sorra következtek a gimnáziumi tankönyvben szereplő egyéb nagy nevek: Herman O., Koch, Semmelweis, Szentgyörgyi, Oparin, Lamarck, Virchow, Schwann, Hook, Huzella, Leeuwenhoek, s ezután, a 19. helyen találjuk az első Magyarországon ma is élő biológust, Schleidennel és Tyimirjazevvel egy sorban Kontra Györgyöt, majd a következő helyen Morgannal együtt Csányi Vilmost. Korányi és Gelei nevei után a következő kategóriában Sabin és Flemming nevei mellett ismét találunk mai magyar biológusokat Anghy Csaba és Straub F. Brunó személyében, majd — hogy csak a hazai neveket említsem — Móczár László, Törő, Ábrahám és Soó professzorok következnek, s ezután egy vagy két említéssel még vagy 30 hazai biológus névvel találkoztam.

Az előbbi összeállításból kétféle tanulságot vonhatunk le.

1. A tankönyvben szereplő személynevek bevételeit különös gonddal kell megválogatni, s nem kellene idegenkedni a valóban világhírű, ma is élő külföldi biológusok nevének említésétől sem.

2. Népszerűsítő biológiai folyóiratokban megfelelő cikkekkal könnyen szerezhetünk híveket — mind magunk, mind tudományágunk számára.

Azóta — mintegy 20 szakköri foglalkozás után — a létszám a szakkörben egészségesen lecsökkent, s a mintegy 15—20 tanuló között 4—5 valóban tehetséges biológus-jelölt is van. Kérdés azonban, hogy a csúcsszakkörök mennyiben segíthetik a tanárképzést is. E tanulók ugyanis általában kutatni és nem tanítani szeretnének. Ezért hasznos lenne, ha az illetékes minisztérium gondoskodna egyrészt a tanári pálya vonzóbbá tételéről, másrészt a jelenlegi biológus oktatók megfelelőbb továbbképzéséről is. Sok gimnáziumban jogosan idegenkednek a csúcsszakkör-rendszerrel. A legújabb publikációk ismeretével felfegyverzett kutató ugyanis — rosszul választott hangnem esetén — a nevelési problémákkal is küzdő pedagógus tekintélyét teljesen lerombolhatja diákjai előtt, s a tanárainál mindent jobban tudó „zseniket” eredményezhet. Ezért a szakkör vezetésénél igen nagy gondot jelentett az esetleges iskola-szakkör közötti ellentétes oktatás óvatos áthidalása. Reméljük, hogy ezen a megfelelő új tankönyvek is segíteni fognak.

CSÁNYI VILMOS:

A biológus kutatók képzése az egyetemen történik. Az egyetem a felvételi vizsga alapján a jelentkezőkből kiválasztja azokat, akiket az egyetem elvégzésére alkalmasnak talál. Az egyetemek gyakorlatilag 2—3-szoros „túljelentkező” populációból válogatnak. Kérdés azonban, hogy az egyes szakokon jelentkezők populációja akárcsak közelítőleg is, azonos arányban tartalmazza-e a tehetségeket. Állítani lehet, hogy nem. A „pályaválasztó korban” levő gyerekek közül sokkal többen akarnak orvosok, mérnökök vagy úrhajósok lenni, mint mondjuk biocönológusok vagy genetikusok. Nyilvánvaló tehát, hogy az egyes szakokra jelentkező populációk között egyenlőtlen lesz a tehetségek eloszlása. Ma még biológusnak főleg azok a gyerekek jelentkeznek akik azt hiszik, hogy a biológusok kizárólag ritka és érdekes állatok, növények felkuta-

tásával és vizsgálatával foglalkoznak. (Egyébként ezt a nézetüket a TV „Ki miben tudós?” vetélkedője nagymértékben megerősíthette.) Azonban a biológia az elmúlt évtizedekben alapvető változásokon ment keresztül, ma a korszerű biológiát — még a biológia klasszikus területein sem — kémiai, fizikai, matematikai tudományokban való jártasság nélkül művelni nem lehet.

Mialatt a biológia előrehaladt, az alsófokú oktatás csipkerózsika álmát alussza még ma is. A ma használatos középiskolás biológia könyveket néhány apróbetűs sor kivételével akár 30 évvel ezelőtt is megírhatták volna.

Megvárhatjuk-e hogy az alsófokú oktatás felzárkózzon a kívánt színvonalra és a középiskolás korosztály számára reális képet adjon a biológiai tudományokról? Azt hiszem, hogy a biológiai tudomány szervezési problémái sokkal sürgetőbbek, semhogy ezt tehetnénk. Feltétlenül aktívan bele kell szólni a „tehetségelosztásba” és megfelelő módszerekkel serkenteni kell a tehetséges középiskolások biológiai pályára történő orientációját. És itt a hangsúly a tehetségen kell hogy legyen. Nemzetközi szinten csak úgy lehetünk „versenyképesek”, ha a nagyobb anyagi lehetőségek hiányában legalább a szellemi erőket koncentráljuk.

A BOTE Orvosi Vegytani Intézetében három éve folyik kísérleti jelleggel ilyen munka, ennek eredményeiről szeretnék egészen röviden számot adni. Egy kitűnő idős pedagógus, Ádám Manó kezdeményezésére hívták életre, évekkel ezelőtt, a központi tudományos szakköröket középiskolások részére. Az intézetben egy biokémiai szakkör működik. Minden évben összegyűjtünk 100—150 III. gimnazistát és egy 10 előadásból álló kurzust tartunk számukra. Ez kéthetenként egy-egy 3 órás előadást és konzultációt jelent, a modern biokémia és molekuláris biológia válogatott fejezeteiből. Így hallanak fehérjékről, nukleinsavakról, enzimekről, némi genetikáról. Az előadások színvonala nagyon magas, célszerűnek tartjuk, ha az egyes előadásokat a hallgatók 15—20 százaléka tudja csak követni. A kurzus végén versenyvizsgát tartunk, amelyen írásbeli feladatok szerepelnek a leadott anyag tárgyköréből. Irodalmi adatok alapján különböző biokémiai problémák megoldásának kísérleti körülményeit és egyes kísérletek során nyert adatokat adunk meg és a versenyzőnek értékelni kell a kísérleti eredményeket. A feladatok nagyon nehezek, bár kifejezett tárgyi tudást nem követelnek, inkább szemléletet; százszázalékos megoldásuk csak tapasztalt kutatók számára lehetséges. A vizsga eredményei alapján kiválasztunk 3—4 gyereket és számukra lehetővé tesszük, hogy az intézetben rendszeres externista munkát végezzenek.

A harmadik éve folytatjuk ezt a munkát és egészen kitűnő tapasztalataink vannak. Az intézetbe kerülő gyerekek minden esetben jóval átlagon felüli képességűek, szakirodalmat legalább egy, de sok esetben két nyelven képesek olvasni. A laboratóriumi munkába meglepően rövid idő alatt betanulnak és néhány hónap alatt megfelelő irányítás mellett önálló kísérleti munkára képesek. Természetesen van lemorzsolódás is, hiszen ez a réteg éppen azokból kerül ki, akik minden új és érdekes iránt a legfogékonyabbak. Szeretnék néhány adatot felsorolni:

Év	Indult	Vizsgázott	jelenleg dolgozik
1963/64	112	19	3
1964/65	158	28	2
1965/66	189	42	3

Ebben az évben néhányuknak már teljes értékű tudományos közleménye fog megjelenni. Úgy tervezzük, hogy ha a kiválasztottak szorgalma nem lankad és egyetemi pályafutásuk alatt érdeklődési területük nem változik, akkor elérhető lesz, hogy ezek az emberek az egyetemi záróvizsgák után közvetlenül kandidátusi disszertációt készítsenek. Ha ez sikerül, és minden okunk meg van a bizakodásra, akkor a hagyományosan képzett kutatókkal szemben 6–8 évet nyernek életük legtermékenyebb, legaktívabb periódusából. Nehéz lenne most felmérni, hogy mit jelentene a biológia számára, ha minden szakterület ilyen korán ki tudná választani a számára szükséges utánpótlást, ha tudományos pályára valóban a legtehetségesebb emberek kerülnének és ezek nevelése már a középiskolás korban megkezdődne. Nem állítom, hogy a káderutánpótlás eme módját mi találtuk fel, hasonló módszerekkel dolgoznak már a Szovjetunióban is. Sőt itthon is szép hagyományai vannak a matematikai tehetségkutatásnak.

Eddigi munkánkhoz a Biológiai Osztálytól minden segítséget megkaptunk. Remélem, hogy munkánk lassan elveszíti „kísérleti” jellegét és a tehetségkutatás a tudományos kutató képzés jövő terveiben megfelelő súllyal fog szerepelni.

ALFÖLDI LAJOS:

A biológus képzés problémáiról beszélve emlékeztetni szeretnék arra, hogy a múltban a biológus kutatóknak egy nagy százalékát az orvostudományi egyetemek képezték ki és ha a jelenlevők között körülnézünk, nagyon sok kollégát látunk, akik orvostudományi egyetemet végeztek. A tudományegyetemek és az orvostudományi egyetemek egymástól való különválása után az a tendencia, hogy az orvosegyetemekről kerülnek ki az olyan kutatók, akik a biológiai alaptudományokat művelik, mindinkább csökkenőben van. Az utóbbi évek tapasztalatai alapján azt kell mondanom, hogy a medikus hallgatók részben túlterheltségük, részben a szakma specializálódása miatt mind kevesebben érdeklődnek az alapkérdések iránt. Ez a tény még inkább indokolttá teszi azt, hogy a tudományegyetemen a biológus képzés sokkal nagyobb intenzitással induljon meg, mint eddig történt. Ez lenne az egyik megjegyzésem.

A másik megjegyzésem azt a problémakört érintené, amely akörül folyik, hogy vajon lehet-e már az egyetemen kutató képzést végezni. Ebben a tekintetben a vélemények nagyon megoszlanak, vannak, akik azt mondják, hogy igen, vannak, akik amellett kardoskodnak, hogy nem. Azt hiszem, hogy ez a vita — legalábbis, ahogy én láttam — teljesen meddő, mert hiszen az élet már bebizonyította, hogy igenis lehet. Részben az, amit Csányi és Vida kollégák említettek, részben pedig a tudományos diákkörök példája bizonyítja, hogy a fiatalok, a hallgatók között elég nagy számmal vannak olyanok, akik az adott megterhelés mellett is hajlandók bejárni az intézetekbe, ezekben az intézetekben éveken keresztül mint externisták vagy tudományos diákkörök tagjai, dolgoznak és az a tapasztalat, hogy ezek a hallgatók, amint végeznek, azonnal beállíthatók a kutató munkába, s megfelelő irányítás mellett azonnal kész kutatókként dolgoznak. A biológus képzésnek azt a formáját tehát, ahol már a hallgatók körében megindul a kutató képzés, véleményem szerint meg lehet valósítani és ez csak akarat kérdése.

TAMÁSSY ISTVÁN:

Az osztálytitkári beszámolóban érintett kérdéscsoportok közül úgy vélem, hogy valóban a biológiai kutatások területén legégetőbb két kérdéscsoporttal foglalkozik, a magasabb szintű biológiai káderképzés problémáival, valamint, hogy a magyar biológiai kutatások nemzetközi kapcsolatait hogyan lehetne tovább bővíteni. A magam részéről az első kérdéscsoporthoz szeretnék hozzászólni.

Már a felszólalásom elején fel szeretném hívni a Biológiai Osztály vezetésének a figyelmét, hogy a káderképzés problémájának nem kampány feladatnak kell lennie, hanem a Biológiai Osztály területén dolgozó vezetőknek, tudósoknak egyaránt állandó, napi tevékenységük szerves részét kell, hogy képezze. El kell érni, hogy mindennapi feladatként szerepeljen a tudományos káderképzés minden problémája és hogy tervszerű legyen.

A beszámolóban felvetett problémák közül elsőnek az aspiránsképzés kérdését érinteném.

Mindenekelőtt meg kell vizsgálni azt, hogy mi az oka annak, hogy napjainkban még a meglévő aspiránsi helyet sem lehet megfelelő jelöltekkel betölteni. Ott tartunk, hogy a meglévő rendes és levelező aspiránsi helyeknek mintegy 40–60%-a kerül csak betöltésre.

Annak, hogy napjainkban kevesen jelentkeznek aspirantúrára, több oka van:

- a) Nem kielégítő a tudományos fokozattal bírók erkölcsi elismerése.
- b) Az intézetvezetők, tanszékvezetők és aspiránsvezetők nem tartják mindig szívügyüknek az aspiránsok fejlődését.
- c) Létbizonytalanság.

A megbecsüléssel kapcsolatosan nemcsak az anyagi megbecsülésre, hanem az erkölcsi megbecsülésre is gondolok. El kell érni azt, hogy jövőben docensnek és tudományos főmunkatársnak csak kandidátusi fokozattal rendelkező személyek kerüljenek kinevezésre, s egy bizonyos idő után pedig a tudományos munkatársi státushelyek betöltéséhez is meg kell követelni a kandidátusi fokozatot. Kívánatos, hogy oktató-nevelő munkára is lehetőleg megfelelő tudományos felkészültséggel rendelkező és oktató-nevelő munkára alkalmas egyének kerüljenek alkalmazásra, nem pedig olyanok, akiktől meg akarunk szabadulni.

Hiányzik a tudományos káderek fejlődését figyelemmel kísérő tudományos ellenőrzés, vagy ha van, az nem kielégítő. Az Akadémia és az országos főhatóságok részéről az intézmények, illetve tanszékek látogatása elsősorban az igazgató és tanszékvezetői kézfogásban merül ki, semmint abban, hogy napirendre tűzzék ilyen látogatásokkor az ott dolgozó kutatók tudományos fejlődésének a kérdését. Ezt bonyolítja az intézetvezetők, osztályvezetők és rektorok, továbbá tanszékvezetők túlterheltsége.

Ebből adódik az a helyzet, ami számos intézetben fellelhető, hogy az intézetvezetők és osztályvezetők sok esetben a rendes és levelező aspirantúra kérdését, mint az egyének magánügyét tekintik és semmiféle tárgyi és személyi segítséget ezeknek az aspiránsoknak nem adnak.

Erdemes lenne, ha a Biológiai Osztály vezetősége megvizsgálná a maga területén azoknak a volt aspiránsoknak az ügyét, akik az aspirantúra befejezése után sem védték meg valamilyen oknál fogva disszertációjukat. Ezek ismeretében kielemezhető, hogy mi az ok: az aspiránsok nem megfelelő kiválogatása,

vagy az aspiránsvezetők nem kielégítő munkája, illetve az intézetvezetők, osztályvezetők és tanszékvezetők közömbössége az, amely előidézi a fennálló eseteket.

A létbizonytalanság onnan adódik, hogy sok esetben az aspirantúra elvégzése után az aspiránsok nem kerülnek vissza régi munkahelyükre és ezért nem szívesen vállalják az ilyen jellegű kockázatot, mint az aspirantúra, inkább megpróbálják aspirantúrájukon kívül elkészíteni értekezésüket. Természetesen ez a kérdés összefügg azzal is, hogy számos olyan kutató van, aki nem alkalmas kutatói státusz betöltésére, de a vezetőknek nem az aspirantúra intézményét kellene felhasználni arra, hogy a nem megfelelő munkatársaktól ilyen formában szabaduljanak meg. Meg kell követelni a vezetőktől, hogy a jövőben aspiránsnak a tanszékek, tudományos intézmények valóban munkatársaik legjavát küldjék.

Jogosan veti fel a beszámoló, hogy az aspirantúra feltételeit is szigorúbbá kell tenni. Ezzel kapcsolatosan meg szeretném jegyezni, hogy elsősorban saját magunk munkaterületén kell rendet teremteni, mert hiszen a biológiai szakbizottságok azok, amelyek még nem dolgozták ki és nem határozták meg világosan az egyes vizsgatárgyak pontos követelményeit.

Az aspiránsi követelmények mellett javítani kell a biológiai értekezések vitáinak színvonalán. A biológiai tudomány fejlődése, valamint a jelöltek tudományos fejlődése érdekében is feltétlenül el kell várni, hogy az eddiginél igényesebb és alaposabb opponensi vélemények készüljenek a biológiai értekezésekről, és az opponensek az eddigiéknél nagyobb követelményekkel legyenek a jelöltekkel szemben.

Amikor a vélemények harcát és cseréjét a tudományos munka egyik alapvető módszerévé kell tenni, ugyanakkor elejét kell venni annak, hogy ezt a lehetőséget egyesek bántó, sértő kirohanásokra használják fel azokkal szemben, akiknek más véleményük van. Ha mégis valahol egy-egy bíráló szó elhangzik, személyes sértésnek veszik azok, akiknek szól. Vannak esetek, amikor az egyes kutatók tudományos véleményét befolyásolják a kialakult családi és baráti kapcsolatok. Ezen az állapoton sürgősen javítani kell.

A beszámoló foglalkozik azzal a kérdéssel, hogy a kísérleti biológia fejlesztéséhez szükséges nem biológus képzettségűek, így vegyész, matematikus, fizikus fiatalok bevonása a biológiai kutatásokba, s hogy képezzük őket biológusokká. Erre feltétlenül szükség van, mert napjainkban különösen a tudományágak határterületein lehet mind nagyobb tudományos felfedezéseket tenni, eredményeket elérni.

Befejezésül úgy érzem, szólni kell a tudományos káderképzés terén elvégzett munka megbecsülésének kérdéséről is. Ezen a téren nem minden kielégítő az egész tudományos életet illetően, de a biológiai tudományok terén sem. Úgy vélem, hogy lépten-nyomon ki kell hangsúlyozni azt, hogy a tudományos káderképzésben kiemelkedő tudósaink munkáját legalább olyan fontosnak kell tartani, mint egy-egy tudományos felfedezést, nem szabad tudomásul venni azt a helyzetet, hogy legyenek neves tudósaink tanítványok nélkül. Egyik oldalon minden tudósunk kötelességévé kell tenni, hogy a kutatómunkája mellett ugyanolyan fontosnak tartsa a kádernevelő munkát, másik oldalról pedig harcolni kell azért, hogy megszervezzük: a káderképzésben kiemelkedő munkát végzett tudósok elismerést is nyerjenek ezért a munkáért.

Különös gondot kell fordítani az aspiránsvezetők, a fiatal kutatók nevelőinek, irányítóinak a megválasztására is. Ugyanis a rossz nevelő bizonyos mérté-

kig hasonlít a rossz karmesterre. Mindenki úgy játszik, ahogy neki tetszik a zenekarban, viszont neki úgy tűnik, hogy minden a legnagyobb rendben van.

Úgy vélem, hogy a fiatal tudósjelöltek munkájának megszervezése a KISZ, a pártszervek és az intézetvezetők részéről állandó, mondhatnám úgy is, hogy különleges gondoskodás tárgyát kell, hogy képezzék.

A szakemberképzésnek és az ideológiai nevelésnek elszakíthatatlan, szerves kapcsolatnak kell lennie, hiszen a szűk szakmai ismeretek maximális elsajátítása mellett a kutatónak széleskörűen ismernie kell a társadalom fejlődésének törvényszerűségeit is. Mindannyiunknak komoly erőfeszítéseket kell tennünk és jó példával kell elől járni a fiatal szakemberek, fiatal kutatók kommunista erkölcsben történő nevelése terén.

Mindezek megvalósításához az MTA minden szervének, így a Biológiai Osztály vezetésének is meg kell adnia minden segítséget.

FARKAS GÁBOR:

Örömmel üdvözlöttük, hogy Straub F. Brunó akadémikus a káderutánpótlás és a nemzetközi kapcsolatok kérdését helyezte osztálytitkári beszámolójának előterébe. Természetesen fel lehet tenni a kérdést, hogy miért a Biológiai Osztály veti fel ezeket a problémákat mai ülésén, amikor látszólag teljesen általános érdeklődésre számot tartó problémákról van szó. A kérdés azonban nem egészen így áll. A biológiának napjainkban e téren is sajátos problémái vannak, amelyeket meglehetősen nehéz megoldani. Ez abból ered, hogy a biológia akkor érte el ugrásszerű fejlődésének stádiumát, amikor a tudományos világ munkája — ha szabad így mondani — tömegtevékenységgé vált, szemben a fizikával és a kémiával, amely tudományágak nagy felfedezései ezt a korszakot megelőzték. Éppen a „tömegtevékenység” ma már elengedhetetlen volta teszi nehezzé a biológia speciális problémáinak a megoldását mind a káderképzés, mind a nemzetközi kapcsolatok terén. Szeretnék itt ezzel kapcsolatban néhány problémára rámutatni.

A biológus kutató vállára ma olyan információ-tömeg elsajátításának ill. megismerésének a szükségessége nehezedik, amely egy nagyságrenddel több a 10 év előtti igénynél. Metodikában és kérdésfelvetésben egyaránt olyan gyors a fejlődés üteme, hogy külön tudományszervezési problémává válik az ehhez való alkalmazkodás kérdése. Tudomásul kell vennünk, hogy megváltozott a kutatómunka jellege és, mint Straub akadémikus mondotta is, az a kutató aki, vagy az az ország, amely ma nem tud alkalmazkodni ezekhez a megváltozott körülményekhez, a versenyt elvesztette. A megváltozott körülményekkel kapcsolatban természetesen sok új lehetőség alakult ki mind a káderképzés, mind a nemzetközi kapcsolatok terén. Kétségtelenül régen elmúlt az az idő, amikor valaki eltöltött esetleg egy évet valamely külföldi (főleg német) egyetemen és ezzel egy egész életre megalapozta tudományos pályafutását. Az információ-elsajátítás ütemét a nemzetközi kongresszusok, szimpozionok, kurzusok (!), ösztöndíjak és magánkezdeményezések szinte óriásira növekedett hálózata igyekszik segíteni. Véleményem szerint korántsem kielégítő e lehetőségek kihasználása. Amikor a kísérleti biológia jövőjének tervezgetése során szó esett az elmúlt években a pénzügyi kérdésekről, akkor abból a tételből indultunk ki, hogy kis összegekkel nem lehet segíteni a biológián, mert itt ezeknél egy nagyságrenddel súlyosabb problémáról van szó. Ugyanez áll a káderképzés és a nemzetközi kapcsolatok egymástól elválaszthatatlan problémájára.

Engem nem nyugtat meg az Osztálytitkárnak az az értékelése, amelyet a nemzetközi kapcsolatokról mondott. Első pillanatra valóban jó hatást kelt, ha azt mondjuk, hogy kutatóink az elmúlt három év során évente 16 évnyi időt töltöttek tanulmányúton. Ehhez azonban hozzá kell tenni azt, hogy ez a szám csak akkor olyan nagy, ha azt az előző 15 év nullájához mérjük. Ahhoz, hogy valóban *reális értéket* kapjunk arra vonatkozólag, hogy egy-egy kutatóra tudományos pályafutása során mennyi tanulmányút esik, az osztást nem hárommal, hanem sokkal nagyobb számmal kell elvégezni. Nem szabad figyelmen kívül hagyni, hogy a külföldi kapcsolatok terén *sokat mulasztottunk és nagyon sok a behozni valónk!* Az pedig jól tudott, hogy behozni valamit sokkal több energiába esik, mint időben megcsinálni. Éppen ezért oly döntően fontos és súlyosan esik a latba minden kultúrpolitikai értékelés és határozat. Bár elismerjük az Osztály erőfeszítéseit a nemzetközi kapcsolatok kiépítése terén mégis szeretnénk hallani azt, hogy milyen konkrét intézkedéseket tervez az Osztály arra, hogy pl. legalább a csehekkel és lengyelekkel szembeni lemaradást (amit az Osztálytitkár is említett) felszámoljuk.

Természetesen a fent mondottak nem csak a mi problémánkat képezik. Itt egy nemzetközi méretű problémáról van szó. Erre vonatkozólag csupán 2 példát szeretnék említeni. Az egyik Monod professzornak Franciaország „túrhetetlen” helyzetével kapcsolatos véleménye, amelyet nemrég olvashattunk (*Science 150*, 1013, 1965). Érdekes, hogy Monod egészen hasonló dolgokban látja a biológia mai problémáinak lényegét, mint amelyek itt ma ugyancsak felmerültek. Ilyen az elavult tanszéki konstrukció az egyetemeken, valamint az egyetem utáni káderképzés nem kielégítő volta. Monod kifejti, hogy semmiképpen sem elegendő ma már az a négy év (nálunk aspiránsi három év), ami a doktorátus révén a tudományos káderutánpótlást van hivatva biztosítani. Ezután még több évi postgraduate típusú képzésre van szükség lehetőleg több különböző laboratóriumban, úgy ahogy az az USA-ban történik. Az ilyen jellegű tudományos képzés megszervezése, ill. lehetővé tétele a mi káderképzésünknek is döntő problémája.

Hasonló értelemben nyilatkoztak annak a konferenciának a résztvevői, amelyet 20 európai állam részvételével tartottak Párizsban ez év januárjában (*Science 151*, 976, 1966). A konferencia megállapította, hogy az európai tudomány a nagy versenyben évről évre jobban lemarad. Ennek részben anyagi okai vannak, de nem kizárólag. A konferencia javaslatait 5 pontba foglalták össze, amelyek a helyzet javítását célozzák: 1. Át kell törni az európai egyetemek elavult oktatású rendszerét (ez tehát mindenütt újra és újra felmerülő probléma). 2. Komolyabb mértékben kell a tudományos munkát anyagiakban honorálni. 3. Meg kell javítani a doktorátus rendszerét azokban az országokban, amelyekben ez gyenge (mi is ezek közé tartozunk). 4. Európai viszonylatban minden országban igen kicsi a tanulmányutakra fordítható költségek összege, és ezen döntő módon változtatni kell. (Véleményem szerint e pont a magyarországi helyzetre is érvényes. Ezért amikor a szegedi biológiai komplexus kialakítása és majdani fejlesztése érdekében erőfeszítéseket teszünk, azt hiszem gondolnunk kell a rendelkezésre álló anyagiak bizonyos mértékű átcsoportosítására, amint ezt az európai konferencia általánosságban is javasolja). 5. Európa eddig szinte teljesen elhanyagolta a doktorátus utáni ösztöndíjak rendszerét, amelyet nagy mértékben ki kell szélesíteni. Igen fontos az, hogy az emberek ne ragadjanak le egy munkahelyen. Ma már lehetetlenség az, hogy valaki elvégzi az egyetemet, ugyanott megszerzi a doktorátust vagy a kandida-

túrát elvégzi és ott is marad anélkül, hogy bármi egyebet látott volna. Az ilyen típusú kutatóktól nem várhatunk a mai gyors fejlődési ütem mellett megfelelő előrehaladást.

GYÖRFFY BARNA:

Az osztálytitkári beszámolóval és a hozzászólásokkal kapcsolatban három kérdéshez teszek rövid megjegyzést. Nem a „tudósképzés”-hez, hanem a fiatalok tudományos kutatómunkára irányításának és kiválasztásának kérdéséhez. Nagyon sokat hallunk a „tudósképzés”-ről, mintha lenne valami jó kialakult gyakorlat arra, hogyan lehet a kezdő fiatalokból „tudósokat” kiképezni. A megfelelő fiatalok kiválasztását nehezítette, hogy pl. intézetünknek sem volt az egyetemekkel kapcsolata. Ezért nagyon is szükséges a kutatóintézetek és egyetemi tanszékek közötti jobb kapcsolatok kialakítása. Örvendetesen nemrég az intézetünket is megkeresték az ELTE-n tartandó speciális genetikai gyakorlatok kérdésében, továbbá most már néhányan — bár még mindig kevesen — intézetünkben készítik el diplomamunkájukat.

Említés történt a kandidátusi vizsgák követelményeiről. Én azonban félek, hogy túlságosan magas követelményt javasolnak felállítani azzal, hogy még a tágabb szakterületet sem elegendő tankönyvi szinten megismerni. Valóban örülök, hogy nekem már nem kell vizsgáznom, mert őszintén bevallom, boldog lennék, ha csak a modern genetikai tankönyvekben található ismereteket mind tudnám. Szinte egészen biztos, hogy fel lehet nekem is három olyan genetikai kérdést tenni, amire nem tudnék válaszolni. Nem túlzott-e a vizsgákon a tervezett túl magas igényt felállítani?

Régi kérdés az intézetekben dolgozó kutatók továbbképzése, további fejlődésük biztosítása. Elhangzott, hogy a nem megfelelőket el kell tanácsolni az intézetekből. Szeretném azonban tudni, hogy ezt az „eltanácsolást” miként is lehet megvalósítani. A kandidátusi disszertáció védés után, bizonyos idő múlva van ugyan revízió, de ez legtöbbször nyilvánvalóan csak formális. Bár az egyik hozzászólás megemlítette a végző aspiránsokkal összefüggésben a „létbizonytalanság” kérdését, mégsem tartanám egészségtelennek, hogy — mondjuk — három évenként minden kutatónak újra kellene a régi vagy új állásra pályáznia. Szervezett továbbképző tanfolyamoknál talán ösztönzőbb lenne az ilyen három évenként megismétlődő „létbizonytalanság”, ami tudatosítaná, hogy egy állásra történt kineveztetés nem teljesen végleges, azért komolyan kell tovább dolgozni és az állandó továbbképzést folytatni. Így az igen kívánatos szelektálásra is meglenne a lehetőség. E tekintetben még az igazgatói állást sem tartanám kivételnek.

Megemlítésre került az értékes akadémiai előadásoknak gyér látogatottsága is. Talán ez részben azért is van, mert az előadásokat vita alig követi. Az utolsó tihanyi kollokvium sorozaton már sikerült a kötetlen és gátlás nélküli vitát megteremteni. Lehet, hogy azt a kialakult általános gyakorlatot kellene megváltoztatni, hogy csak az összes hozzászólás után válaszol az előadó; ha kérdések és válaszok egymást követnék, sokkal inkább megteremtődne az előadó és a hallgatóság közötti kapcsolat, az akadémiai rendezvényeknek is nyilván nagyobb lenne a látogatottsága. Élénk és komoly vita nélkül ugyanis a magamfajta vizuális típus hasznosabban profitál, ha a legtöbbször amúgy is megjelenő előadást csak később, de nyugodtan olvassa végig.

BÁLINT ANDOR:

Az osztálytitkári beszámolót, és az eddig elhangzott hozzászólásokat szeretném néhány vonatkozásban kiegészíteni. A középiskolás oktatás fejlődésével kapcsolatban nem osztom azt az optimizmust, ami a hozzászólásokban megnyilvánul. Az új tankönyvek feltétlen javítanak a helyzeten, de az oktatási reform során nem sikerült megvalósítani azt az elvet, hogy a biológia oktatás ne a gimnázium első osztályában kezdődjék, amikor a tanulók kémiai, fizikai ismeretekkel csak általános iskolás szinten rendelkeznek. Ennek a helyzetnek a megváltoztatása nélkül nehéz lényegesen emelni a biológia oktatás színvonalát.

A szakbiológus képzéssel kapcsolatban nem értek teljesen egyet az osztálytitkári beszámoló megállapításaival. Véleményem szerint a szakbiológus képzés jó programokkal, színvonalasan indult, természetesen a 15 év előtti helyzetnek megfelelően. A szakon végzettek közül többen mint kutatók, egyetemi oktatók kitűnően megállják a helyüket. A legfőbb hiba, ami miatt meg kellett szüntetni, a végzettek elhelyezésének megoldatlansága miatt keletkezett. A viszonylag nagyszámú végzők számára megfelelő munkahelyek nem álltak rendelkezésre. Volt olyan növényfiziológus, aki állatanatómiai tanszékre került laboránsnak, volt aki gépállomáson talajvizsgálatokat végzett, de volt olyan is, aki állattenyésztő agronómusként kapott beosztást egy állami gazdaságban.

Ilyen vonatkozásban nagyon meggondoltan kell a jelenlegi szakbiológusok beiskolázását, elhelyezésük szervezését megoldani. Nagyon fontos volna a pályára igyekvők, és a jelenlegi egyetemi hallgatók között is tudatosítani azt, hogy ez a képzettség nemcsak kutatóintézeti munkakörökre készít fel, hogy szakbiológusokra az ipar és a mezőgazdaság legkülönbözőbb területein is szükség van, és közülük csak a legjobb néhány számíthat kutatóintézetben, vagy tanszékre való elhelyezkedésre. Ezt a helyzetet tudatosítani kellene a középiskolákból kiválasztott diákokkal is, hangsúlyozva számukra, hogy újabb alkotó emberekre minden szakterületen szükség van, és ez nemcsak a kutatók és egyetemi oktatók kizárólagos joga.

Az aspiráns-képzéssel kapcsolatban elmondottakkal egyetértve csak azt szeretném kiemelni, hogy a jelenlegi vizsgarendszer az aspiránsoktól másfél-két évet igénybevesz, és nem ad lehetőséget arra, hogy elsősorban a vállalt kutatási feladat megoldására összpontosítsák erőiket. Az elhelyezési rendszer megváltozása itt is negatív irányban hat. A tanszékvezetők nem vállalhatják azt, hogy egy-egy embert kiemelve, munkáját a tanszék többi dolgozójával végeztessék el, hanem a tanszéki munkatársak egyenletes terhelésére, és így fejlődésük egyenletesebb, de lassúbb biztosítására nyílik csak lehetőség.

Az elmondottakat összefoglalva a középiskolás biológia oktatás reformja további napirenden tartását vélem szükségesnek, a tudományos utánpótlás nevelésénél pedig arra kell törekedni, hogy a beiskolázott és beiskolázandó létszám részére megfelelő elhelyezési feltételeket biztosítani tudjunk.

STRAUB F. BRUNÓ VÁLASZA:

Engedjék meg, hogy néhány szóval feleljek az elhangzottakra. Elsősorban azt szeretném mondani, hogy néhány hozzászólás kifogásolta vagy kiegészítette az anyagot a káderek kiválasztásának problémája tekintetében. Azt hiszem, egyetértenek azzal, hogy a diák-szakkörök — nem csak ez a kettő

van — rendkívül hasznosak, és ezeket az osztálynak minden szempontból támogatnia kell, ilyen szakkört kell kezdeményeznünk például Szegeden is. Ezeket keresztül kell elérni azt, hogy a fiatalság és az érdeklődő közvélemény tisztában legyen azzal, hogy mi a biológia alapvető feladata, s ennek a munkának mellékterméke még az, hogy már egészen korán fel lehet kelteni a kutatás iránti érdeklődést a fiatalokban, és el lehet indítani azt a meggyorsított képzést, amely lehetővé teszi mindazt, amiről beszéltünk. A szakkörök vezetése terén már vannak bizonyos tapasztalataink, Vida és Csányi elvtársak ezeket elmondották, azt hiszem, egymásnak is tudnának újat mondani különböző módszertani kérdések területén. Érdemes az osztálynak ilyen szempontból is istápolnia a szakköröket, hogy a szakkörvezetők tapasztalataikat egymás között megbeszéljék.

Alföldy elvtárs megjegyezte, hogy az orvosegyetemek ma már nem termelnek biológus kutatókat. Azt hiszem, ez nem a szervezeti szétválás, hanem a tudomány haladásának következménye, ma már egyre kevésbé fordulhat elő, hogy az orvosegyetemeken úgy képezzenek ki hallgatókat, hogy azok azután az alapkutatásokhoz tudnak visszakanyarodni. Ez a helyzet egyre fokozottabb felelősséget ró a biológus képzésre, mert hiszen azokat a biológiai alapkutatásokat, amelyeket az orvosi intézményekben folytatni kell, a jövőben a biológus képzettségű embereknek kell végezniük.

Alföldy elvtárs felvetette azt a problémát, hogy lehet-e kutatót képezni az egyetemi oktatás folyamán, el lehet-e kezdeni ezt a képzést az egyetemi hallgatóknál. Azt hiszem, hogy ezen a téren tisztában kell lenni egy tendenciával, amelyet talán nem nagyon népszerű kimondani, de mégis ki kell mondani, mégpedig azzal, hogy míg száz évvel ezelőtt az egyetem a tudománynak és mindennek, ami akkor korszerű volt, a teljessége volt, ma az egyetem egyre inkább a magasfokú szakképzést viszi, ez a hivatása, tudatosan is erre törekszik és ha szabad mondanom, inkább gátolja a szisztematikus tudósképzést. Azt hiszem, hogy a tudomány iránt felelősséget érző embereknek arra kell törekedniük, hogy az egyetemi szakképzés mellett és attól függetlenül is keressék meg azokat az embereket, akik a tudományos kutatásra alkalmasak és ezeknek az egyetemi szakképzésen kívül a legkülönbözőbb módon tegyék lehetővé, hogy tudományos képzésüket megindíthassák.

Tamássy elvtárs felszólalásában több kérdéssel foglalkozott, azok nagyrészevel egyetérték. Legyen szabad azonban egy dologra reflektálnom. Azt mondotta, hogy a biológusokkal az aspiráns keretet éveken keresztül nem tudtuk kitölteni, ez valóban így is van. Kezdődött a dolog úgy, hogy harcoltunk azért, hogy az aspiráns keretből a biológiai osztálynak minél több jusson, mert hiszen a biológia mennyiségi fejlődés előtt áll, szükségünk van tehát aspiránsokra. Azután viszont kiderült — és ezt a felvételi bizottság megállapította —, hogy a jelentkezők nagy többsége nem alkalmas arra, hogy aspiránsnak felvegyük. Kik jelentkeztek ugyanis aspirantúrára? — és ez azoknak a faktoroknak a következménye, amelyekről a beszámolóban beszéltem — olyan emberek is, akik valamilyen kevésbé kellemes helyen vannak, nem szeretik a helyüket, nem szeretik a kötelességüket, tehát megpályázták az aspirantúrárt. Ezeket nem a tudomány, hanem a jobb lehetőség vonzza, mert hiszen aki nagyon alkalmas a tudomány művelésére, azt már a kutatóintézetek, az egyetemek idejében kiválasztották.

De van a kérdésnek egy másik oldala is. Sajnos az intézeti vezetők, az aspiránsokat kiválasztó és értékelő szervek, tehát a saját hibájuk volt, hogy

sok esetben előfordult, amit nem tudom melyik hozzászóló mondott: az intézetből való eltávolítás egyik formája volt, hogy javasoltuk az illetőt aspiránsnak és amikor végzett, azt mondtuk, hogy nincs hely, nincs rá szükség. Ez azt eredményezte, hogy sokan tartózkodtak attól, hogy aspiránsnak jelentkezzenek. Tehát valóban az a helyzet, hogy az aspirantúrának nincs ma kellő becsülete, több okból. Ilyen visszásságok tehát vannak, ezért is exponáltam beszámolómban ezeket a kérdéseket. Azt hiszem, hogy az aspirantúrával kapcsolatos dolgok nincsenek rendben, meg kell tehát próbálni valahogy jobban megfogni, jobb lehetőségekkel, jobb tartalommal kitölteni.

Ami a létbizonytalanságot illeti, azt hiszem, ez a közeljövőben a biológiát illetően nem állhat fenn, mert hiszen éppen az a problémánk, hogy a szegedi kutatóintézetek létesítésével és már közben is jelentős káderezési szükségletek vannak. Ma nagyon könnyen vállalhatunk garanciát arra, hogy ha valaki aspiráns lesz, akkor három év múlva alkalmazni tudjuk — amennyiben megfelelő. Amennyiben nem felel meg, akkor sem nekem, sem másnak nem lehet lelkiismeretfurdalása. És ha már lelkiismeretfurdalásról van szó, az eltanácsolás kérdéséről beszélt a főtitkári beszámoló és itt is megemlékeztem erről a kérdéssel, hogyan lehet ezt megoldani. Azt hiszem, hogy ez nem rendelet kérdése, tehát az, ha bevezetnénk a három évenkénti pályázást, nem oldaná meg. Az orvosegyetemen van ilyen intézkedés, hogy két évenként meg kell újítani az állásokat. Ez azonban nem teszi könnyebbé a dolgokat, csak formális lehetőséget ad arra, hogy valakinek az ember azt mondja, hogy nem újítja meg a megbízását. Tessék, igazgató elvtárs, megcsinálná-e ezt valakivel szemben? Ugyanúgy nem tenné meg, mint ahogy most nem tanácsolja el. Ez nem rendelet, hanem elsősorban közszellem kérdése. Ma Magyarországon a tudományos kutatást egy kalap alá vesszük a bányászattal. A bányászásban helyesen adnak hűségjutalmat, ha valaki tíz évig ott dolgozik abban a bányában, de a tudományos kutatásnál ez helytelen, a kettőt nem lehet összekeverni. Mégis ez a közszellem és a rendelet így szól. Ezért kaptam én is 25 éves szolgálatom leteltekor jutalmat az egyetemen, mert kiderült, hogy az orvosi vegytani intézetben dolgoztam Pesten is, tehát jár a hűségjutalom ennyi szolgálat után. Nem tudom, hogy az ilyesmit helyes-e jutalmazni. Természetesen a közszellem kialakítása mellett bizonyos szervezeti intézkedésekre is szükség van. Mi már egyszer konkrétan javasoltuk ezt és ezzel érdemes lenne továbbra is foglalkozni, hogy amikor például az egyetemeken kifüggesztik a megpályázható állásokat a végzős hallgatók számára, akkor ugyanezeket az állásokat nyugodtan meg lehetne hirdetni a kutatóintézetekben is és az igazgató így állásokat javasolhatna egyes munkatársainak, amelyeket érdemes lenne megpályáznio. Biztos vagyok benne, hogy az ipar, a gyakorlat, sőt egyes esetekben még egy másik kutatóintézet is nagyon jól tudna alkalmazni olyan embereket, akik az egyik tudományos intézetben az ottani sajátos kívánalmaknak nem felelnek meg. Ezt a mozgási lehetőséget meg kell teremteni, ezt érdemes erőteljesen kimunkálni, de a három évenkénti megújítás önmagában nem oldaná meg a helyzetet.

Tamássy elvtársnak még egy megjegyzése volt. Rossz tapasztalatai vannak a középiskolai nyelvtanításról. Természetesen, hogy rossz, mert mindazok a fiatalok, akik nem látják be, hogy miért kell nyelvet tanulni, nem tanulnak, azok a fiatalok azonban, akik pl. III. éves korukban résztvesznek a biológiai csúcsszakkörben, már látják, hogy érdemes oroszul tanulni, érdemes komolyan megtanulni olvasni orosz és angol nyelven, így jön létre az, hogy vannak olyan egyetemi hallgatók, akiknek II. éves korukban nem okoz problé-

mát egy idegen nyelvű szakkönyv vagy egy referátum elolvasása. A nyelvtanulás kérdése nagyon szorosan összefügg az érdeklődés felkeltésével. Mi is könnyebben tanultunk VII—VIII. gimnazista korunkban nyelveket, mint később, tehát minél hamarabb jön rá az a fiatalember, hogy erre abszolút szükség van, annál könnyebben tudja ezt a követelményt teljesíteni és akkor aspiráns idejéből nem veszteget időt nyelvtanulásra.

Beszélt Tamássy elvtárs még a vizsgakedvezmények kérdéséről. Azt hiszem, hogy a vizsgakedvezmények kérdése szorosan összefügg a kandidátusok korával. Világos, hogy ha egy 50 éves kandidátus jön és kér vizsgakedvezményt, amikor már 25 éve előad egy tárgyat az egyetemen, hogy jogosult ez a kérése, de ez az egész probléma kiküszöbölődik akkor, ha meg tudjuk valósítani, hogy 30 éves korukban szerezzék meg az emberek a kandidátusi fokozatot és akkor semmiféle kedvezményre szükség nincs.

Györffy elvtárs aggályát fejezte ki a vizsgakövetelményekkel kapcsolatban, hogy ő nem merne nekimenni ennek a vizsgának, ha a tankönyveken túlmenő adatokat kívánnak. Nem tudok ezzel egyetérteni, csak arra szeretném felhívni a figyelmet, hogy én nagyon kevés olyan kandidátusi vizsgáról tudok, amely eredménytelenül végződött volna, mert vagy hümmögéssel vagy anélkül, de a vizsgabizottságok általában átengedték a jelölteknek, ha tudott körülbelül annyit, mint amennyi a tankönyvben benne van. Igényesség nélkül nem fogunk ezen a téren előbbre jutni.

Bálint elvtárs egy nagyon lényeges kérdést vetett fel, a szakbiológusok elhelyezésének a kérdését. Erről mi is beszélgettünk, a beszámolóban nem tértem ki rá, de tudatában vagyok annak, hogy a biológiai osztálynak ebben is aktív szerepet kell játszania, mert a biológusok maguktól nem fognak elhelyezkedni két év múlva. Nekünk egyrészt a sajtó, másrészt megbeszélések útján megfelelő helyeken, tehát nem a minisztériumban, hanem lejjebb, ahol az embereket igénylik, érintkezésbe kell lépnünk az ipar, a mezőgazdaság, az orvosi gyakorlat különböző területeivel, meg kell mondani, hogy íme ilyen és ilyen képzettségű emberek fognak végezni, idejében igényeljék őket, mert igenis igényelnék őket, csak nem tudják, hogy lehet-e.

Farkas elvtárs felvetette a külföldi kapcsolatokat érintve azt, hogy elég-e ez az ösztöndíj vagy nem elég. Ezen vitatkozni lehet. Valóban ha a múlttal hasonlítjuk össze, akkor nagyon szépnek találjuk ezeket a számokat, de abszolút értelemben is szép szám, mert jelenleg az a helyzet, hogy 16 évi külföldi tartózkodás van évente. Gondolom, hogy ez nem rossz, természetesen még lehet növelni, de valahol már olyan nagyságrendben vagyunk, amely megfelel. Ami az ösztöndíjkeretünket illeti, itt azt észlelhetjük, hogy a szocialista államok viszonylatában nagyobb az ösztöndíjlehetőségünk, mint amennyit kihasználunk, ugyanakkor vannak olyan tudományágak, ahonnan az emberek nem tudnak kijutni a Szovjetunióba vagy Csehszlovákiába. Lehet, hogy a biológia területéről is többen jelentkeznének, csak éppen nem tudnak ezekről a nagy lehetőségekről. Ezt még növelni is tudjuk a saját keretben is, a kapitalista viszonylatban fennálló kereteink is növekednek évről évre, nem látom tehát aggályosnak a helyzetet és azt hiszem, hogy meg tudjuk valósítani céljainkat.

Végezetül szeretnék még válaszolni Kontra elvtárs hozzászólására, aki elmondotta azt, hogy a középiskolai biológiai oktatás reformja készül. Elmondotta azt, hogy ez a reform nagyon nehéz munka, ebben teljes mértékben egyetértek vele. Elmondotta azt is, hogy ne várjunk túlságosan sokat. Azt hiszem, egészen helyesen exponálta ezt a kérdést. A dolog lényege az, amit itt felvetet-

tünk, szeretném ha a jövőben biológus tanárok továbbképzésének kérdésével többet foglalkoznánk. Ha a mi magunk oldaláról a biológus szakképzés és a biológus tudományos utánpótlás nevelése szempontjából mindent megteszünk ilyen középiskolai szakkörökkel stb., akkor azt hiszem, hogy a nagyobb hiányosságokat végeredményben ki tudjuk küszöbölni, saját utánpótlásunkat ki tudjuk nevelni és ha egyszer jó utánpótlás lesz, jó korszerű biológia tudomány lesz, ez erősebben vissza fog hatni abba a bizonyos bűvös körbe, amelyben most nem tudunk semmit sem csinálni, mert a középiskola ilyen. Műveljük tehát elsősorban a saját kertünket, nem lesz baj, ha egy kicsit bekapálunk a más kertjébe is, azt hiszem, hogy előre fogunk tudni haladni.



FEHÉRJÉK MOLEKULA-KOMPLEXEI A MOLEKULÁRIS BIOLÓGIA SZEMSZÖGÉBŐL*

S. A. NEIFAKH

Kísérletes Orvostudományi Intézet Biokémiai Genetikai Laboratóriuma,
Leningrád

Az elmúlt tíz esztendő alatt a molekuláris biológia oly hatalmas lendülettel fejlődött, hogy a kétségtelenül indokolt megalégedéssel egyidejűleg alapos kétségek is ébredtek. Olykor egy pillanatra meg kell állnunk, hogy körültkínthessünk, kiválaszthassuk a biológia, a természettudományok e kétségtelenül speciális ágazatának azokat a kérdéseit, a további irányokat, amelyeken haladva legkisebb a veszély, hogy a lényeges problémáktól eltérünk.

Az utóbbi időben hallhattunk olyan hangokat, véleményeket, hogy az élő sejt egyre több és több elemi összetevőre való fokozatos szétbontása lehetlenné teszi annak megértését, hogy hogyan egyesülhettek komplex rendszerré az összetevő elemek. Ezek a hangok óvnak bennünket attól, hogy az életműködés elkülönített jelenségeit vizsgáljuk. Ez azt a veszélyt hordozza magában, hogy elfeledkezhünk e folyamatok megbonthatatlan, kooperatív összhangjáról. Hogy világosan lássuk a sejt-biológia problémáját, a kritikusok egyike, PAUL WEISS, a sejt- és embriológia kiváló amerikai szakértője erre kér: „... árnyékoljuk be szemünket a molekuláris biológiából áradó káprázató fény elől, amelyben elmerül a sejt *egészének* problémája.”(1)

Úgy vélem, hogy ez a felhívás helyes és időben jött, és talán fékezheti a mechanisztikusan gondolkodók túlságosan erőteljes előretörését és túlzott lelkesedését. P. WEISS-SZEL szemben úgy vélem, hogy a molekuláris biológia konstruktív erői tökéletesen tisztában vannak az integritás jelentőségével. Nem hogy nem tévesztik szem elől, sőt szüntelenül és rendszeresen fáradoznak új utak kidolgozásán, a jelenségek és a megoldás új megközelítésén. De az a feladatunk, hogy világosan megértsük azokat a rendkívüli nehézségeket, melyek a kutatómunkát gátolják és a molekuláris biológiának ezt az irányzatát a többi irányzatokkal szemben háttérbe szorítják.

Fehérje komplexeken és szervezett szupramolekuláris struktúrákon végzett újabb vizsgálatok eredményei is ezt a tényt bizonyítják. Ilyen eredmények egyrészt az elektronmikroszkópia és a negatív festési eljárás kombinációjával, másrészt a fehérjék frakcionálásával, tisztításával és tanulmányozásával érhe-

* Az MTA felolvasó ülésén 1965. nov. 5-én elhangzott előadás.

tők el. Ezek a szó szoros értelmében ki vannak emelve a biokémiai folyamatok összehangoló mechanizmusából, legalábbis ami az izolált citoplazmatikus organellek szintjét illeti.

A molekuláris biológia klasszikus problémáinak a következőket tekintjük: a homogén fehérje és nukleinsav molekulák, ezek szerkezete, funkciója és bioszintézisük útja. Ma már azonban ezek a kutatókat nem elégitik ki teljesen. Egyes tudósok megpróbálnak behatolni a szubmolekuláris és szubatomos jelenségek mélységeibe, ahol már a klasszikus fizika törvényei sem érvényesülnek, hanem ezek a kvantumfizika birodalmába tartoznak. Mások ellentétes irányba, a szupramolekuláris komplexek területére terjesztik ki kutatásaikat, ahol olyan folyamatok játszódnak le, melyek minőségileg különböznek az egyszerű molekulák körében észlelt jelenségektől. Figyelmünket most ezekre irányítjuk.

A sejt organellek többnyire lamelláris rendszerek. A különböző organellek szerkezeti elemei hasonló membránokból épülnek fel, melyek az elektronmikroszkópos vizsgálatok szerint trilamináris jellegűek. A hárttyát egy intermedier lipid réteg és ennek két oldalán elhelyezkedő, nukleinsavakat és szénhidrátokat tartalmazó fehérje réteg alkotja. A különböző organellek szerkezeti felépítésük és molekuláris összetételük tekintetében különböznek egymástól, de ugyanakkor számos közös elemet tartalmaznak. A hárttyák izolálása és frakcionálása során eljuthatunk a molekuláris szintig, ahol a fehérjék vannak többségben, majd továbbhaladva elérjük a szubmolekuláris szintet, az egyedi polipeptid láncok níveljét. A disszociáció folyamán, még akkor is, ha a lebontás igen kíméletes körülmények között történik, a hárttyák számos funkcionális sajáttsága elvész, de enzim aktivitásuk megmarad. A fehérje komplexek újraegyesítésével egyes funkciókat vissza lehet állítani.

1. táblázat

Növekvő bonyolultságú molekuláris szerkezetek

Vegyület	Szerkezet	Szerveződés
Fehérjék	Protomér	egyszerű polipeptid lánc
	Monomér	negyedleges szerkezetű fehérje
	Polimér	több (négy) fehérje molekula
Szupramolekuláris komplex	Légzési heterokomplex	néhány elektron-transzfer fehérje, foszfolipid és nem-fehérje anyag egyszerű komplexe
	Légzési rendszer	négy különböző légzési heterokomplex
	Hárttya funkcionális részecskéje	légzési rendszer + kapcsolt foszforilálás fehérjéi + aktomiozin komplex + lipid középréteg
	Hárttya kontinuum	

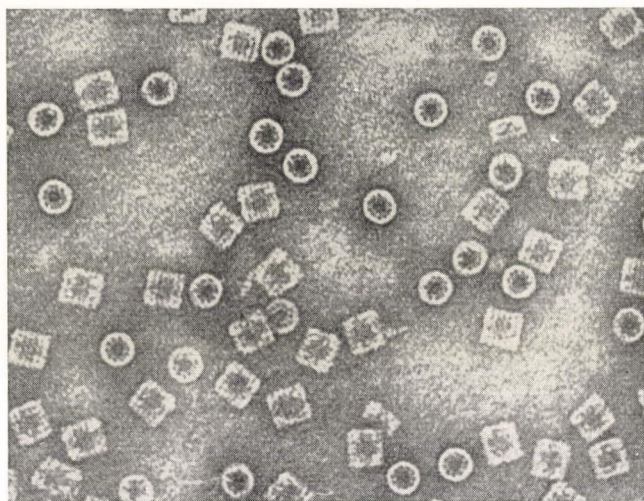
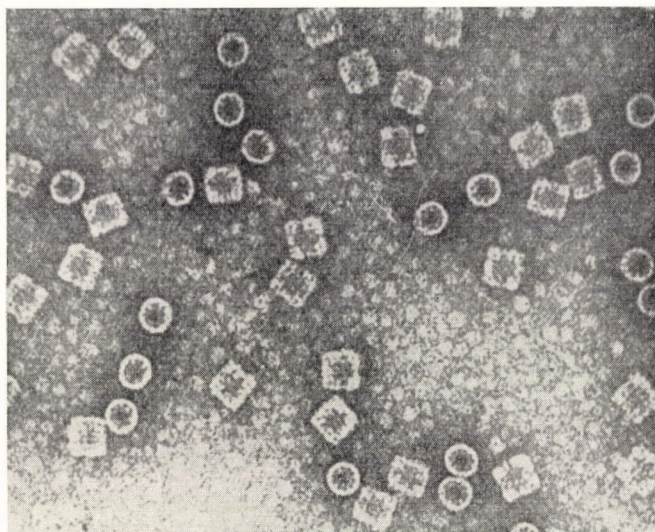
Elektronmikroszkópos adatok alapján nemcsak kémiai, hanem fizikai természetű szerkezeti sor is képezhető. Újabban, a negatív festési eljárás használatával az elektronmikroszkóp feloldóképessége tekintélyesen megnőtt.

A molekuláris szerkezet és a szuperaggregátumok rendszerezése során bizonyos hierarchiát állapíthatunk meg. Ily módon nem folytonos vonalat kapunk, hanem az egyre bonyolultabb szintek szakaszosan növekvő sorrendjét. Különböző képződményekhez juthatunk el, a legegyszerűbbektől a legbonyolultabbakig, melyekben a molekuláris szerveződés minden egyes egymást követő szintje lényegében magasabb fokon ismétli az előzőt, ily módon olyan új-típusú szerkezeti egységet képez, mely egyúttal új minőséget is jelent.

A negatív festési eljáráshoz elektronok számára kevésbé átjárható, kémiaiilag inert anyagot használunk, mely a hártya szerkezeti alkotórészeihez nem kapcsolódik, csak körülveszi azokat és finomabban kiemeli szerkezetük körvonalait.

Az 1. ábrán VON BRUGGEN (2) munkája alapján *Helix pomati*-ből izolált hemocianin molekulák láthatók. Az ábrán nemcsak a henger alakú fehérje különálló polimér molekulái láthatók jól — ezek itt két vetületben szerepelnek, körök és négyzetek formájában —, hanem a poliméreket képező monomérek is. A pH növelésével a polimér reverzibilisen disszociál, ami a monomér molekulák közötti kölcsönhatás ionos természetére utal. Számos más fehérjében a monomérek kötődése hidrofób kölcsönhatásokon alapul. A 2. ábrán egy dodekaéder modell több tengely irányából felvett különböző vetületei láthatók. A képek egyikén megfigyelhetők a fehérje disszociáció kezdeti lépései.

A 3. ábrán már sokkal bonyolultabb molekuláris komplex, a piruvát dehidrogenáz szerkezete látható, melyet *E. coli* kultúrából FERNANDEZ—MORAN és REED izoláltak (3). A piruvát dehidrogenáz multienzimkomplex molekulásúlya 4,8 millió, három különböző fehérjéből áll: *a*) piruvát dekarboxilázból, *b*) lipoinsav reduktáz transzacetilázból és *c*) flavoproteinből (dihidrolipoinsav dehidrogenázból). Az elektronmikroszkópos felvételen 300—400 Å átmérőjű poliéderek láthatók, melyek 130—150 Å átmérőjű tetráddá rendeződött négy alegységből állnak a poliéder közepén. A központi tetrádot 60—90 Å átmérőjű rétegben alegységek veszik körül. A piruvát dehidrogenáz komplex kémiai úton komponenseire disszociál, majd rekonstruálható úgy, hogy katalitikus tulajdonságait is visszanyeri (4. ábra). Megállapították, hogy a komplex egy molekulája 16 molekula dekarboxilázból, 64 molekula lipoinsav transzacetilázból és 8 molekula flavoproteinből alakul ki. Az adatok alapján megalkották a piruvát dehidrogenáz modelljét (5. ábra). Az eredeti molekula és a modell szerkezete nagyon hasonló. A modell gömbökből áll, melyek átmérője arányos az egyes enzimek molekulásúlyával. A két fehérje molekulái két gyűrűben helyezkednek el egymás alatt. A két gyűrűt a harmadik fehérje aggregátumai veszik körül, ezek összesen a 64 alegységnek felelnek meg és négy halmazban rendeződnek el. A magas szervezettségű szupramolekuláris szerkezetnek megfelelően a piruvát dehidrogenáz rendszert magas moláris aktivitás jellemzi. Négy bio-

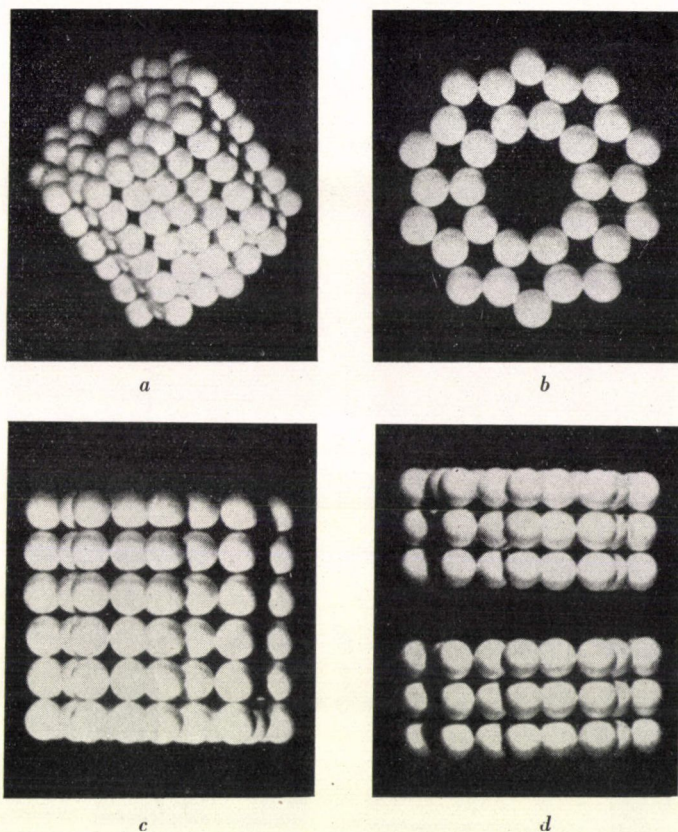


1. ábra. *Helix pomatia* hemocianin molekulák uránium: EDTA komplexszel negatívan festve. (2)
Nagyítás $200\,000\times$ a) pH 6,0-n b) pH 7,6-n

kémiai reakciót katalizál: dekarboxilezést, redukzív acetilezést, acetil átvitelt és elektron átvitelt.

Végül, hogy a molekuláris szerkezetek sorát teljessé tegyem, megemlítem a mitokondriumok hártáiban található funkcionális részecskéket, melyek a makromolekuláris elrendeződés szintjén prototípusnak tekinthetők. A vizsgálatokat marhaszív mitokondriumon GREEN és FERNANDEZ—MORAN végezték. A mitokondriumból homogén frakció formájában olyan sajátos egységet izo-

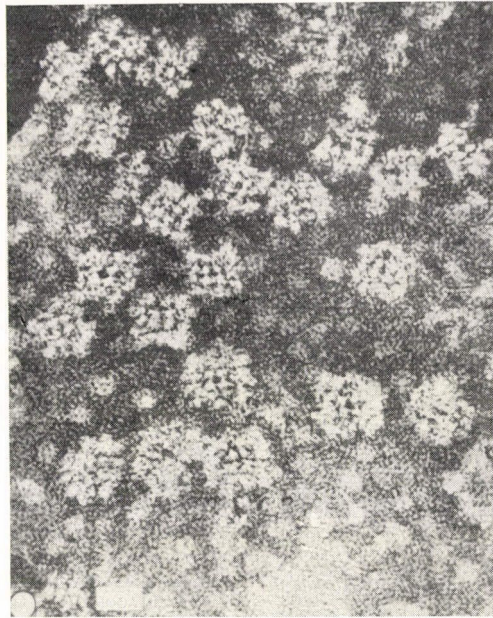
láltak, mely a teljes elektron-transzferláncot tartalmazta. Minden mitokondrium 10^4 – 10^5 ilyen részecskét tartalmazott. Minden egyes részecske a különböző légzési fehérjék heterokomplexeinek halmaza. Az elektronmikroszkópos felvételen (6. ábra) a komplex szférikus, vagy poliédres alakban jelenik meg,



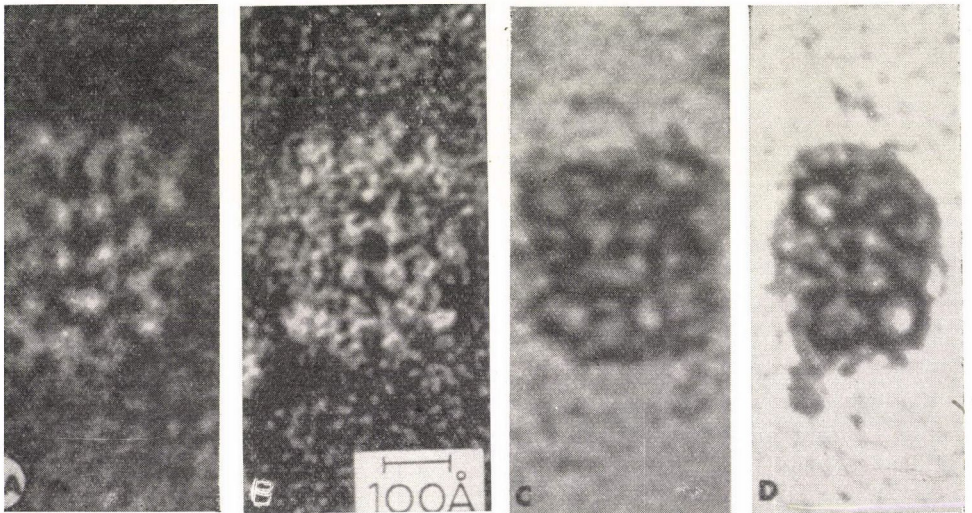
2. ábra. *Helix pomatia* hemocianin molekula megközelítő modellje (2). a) teljes modell; b,c) a hengeres tengellyel párhuzamos és arra merőleges felvételek, d) a disszociáció első lépésére javasolt mechanizmus

mérete $120 \times 180 \text{ \AA}$, egyedi jellegű és $20 \times 30 \text{ \AA}$ méretű elemi alegységeket tartalmaz. Ezeket a halmazokat detergensekkel egyedi enzim molekulákká frakcionálták, majd rekonstruálták oly módon, hogy szerkezetük (7. ábra) és az elektron átvitt katalizáló aktivitásuk teljesen helyreállt.

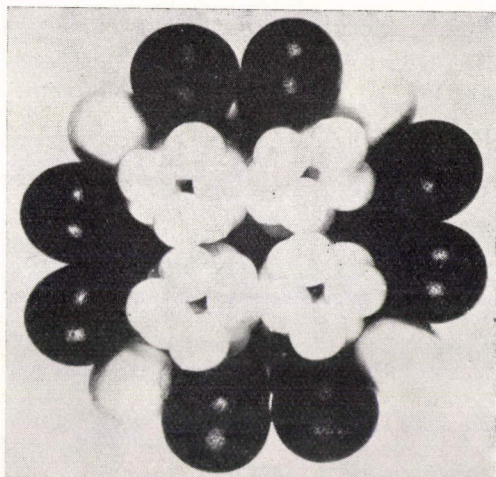
A következő ábrán egy ép mitokondrium membránjának teljes funkcionális részecskéjét láthatjuk, in situ. Az elektronmikroszkópos felvételen (8. ábra) oldalnézetben látható töredezett kriszták elemi részecskéinek jellegzetes, ismétlődő páros elrendeződése, melyek könnyen megkülönböztethetők a mitokondrium burkától.



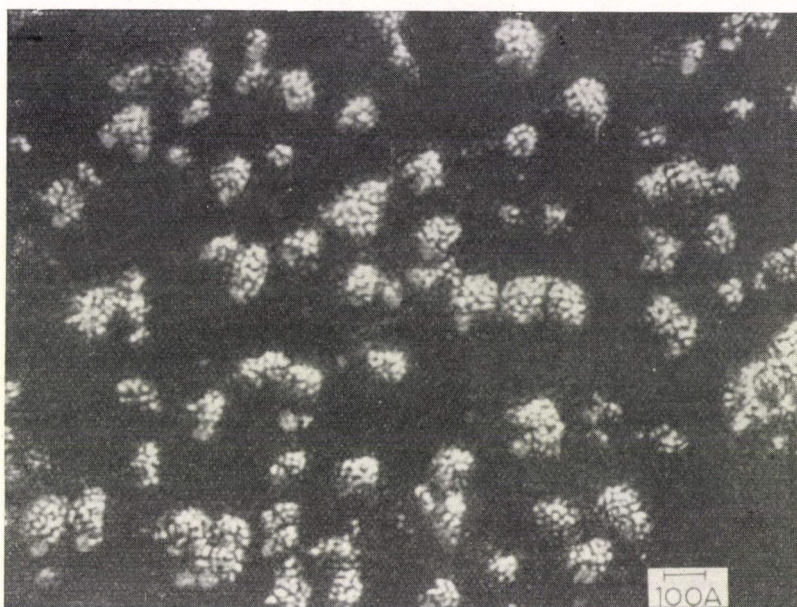
3. ábra. *E. coli* piruvát dehidrogenáz komplexe, negatív festés foszforwolframáttal (3). Nagyítás 625 000 ×



4. ábra. *E. coli* piruvát dehidrogenáz komplex (PDC) elektronmikroszkópos képe nagy feloldásban (3). A) rekonstituált PDC, negatív festés foszforwolframáttal, nagyítás 950 000 ×. B) natív PDC komplex a négy centrális alegységgel és a kapcsolódó struktúrákkal, nagyítás 950 000 ×. C, D) uranilacetáttal pozitívan festett komplex. Alegység struktúrák különböző irányokból, nagyítás 950 000 ×



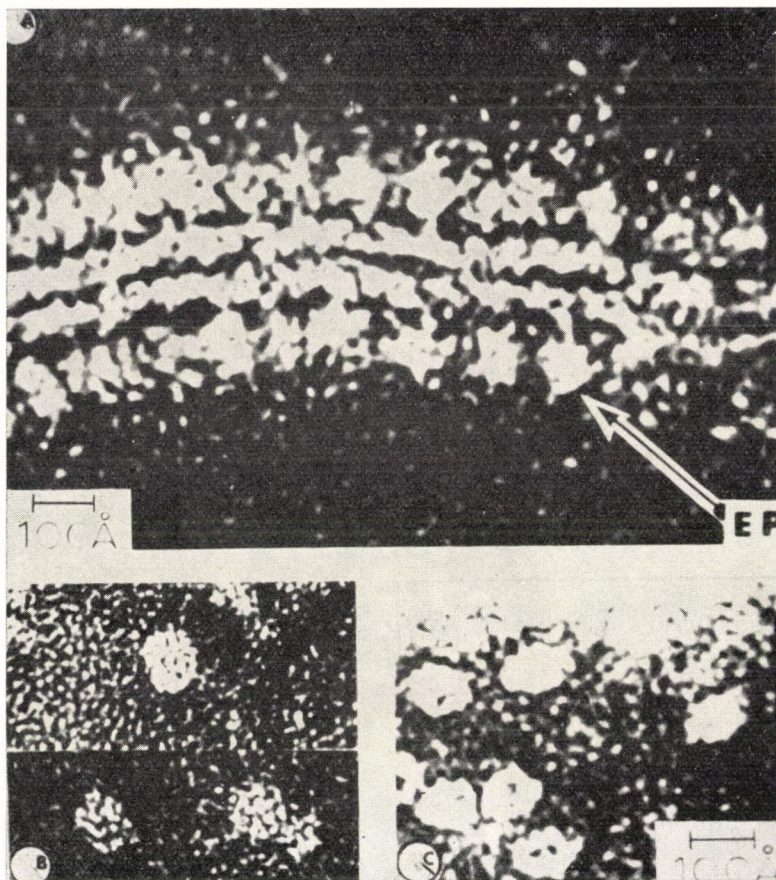
5. ábra. *E. coli* piruvát dehidrogenáz komplex modell elektronmikroszkópos és biokémiai adatok összevetése alapján



6. ábra. Szív mitokondrium izolált elemi részecskéinek mikrodropletjei uranilacetáttal pozitívan festve és platinakorommal árnyékolva: az így keletkezett „felületi dekorációs” mintázatok az egyedi részecskék valószínű alegység szerkezetét jelzik (4). Nagyítás 600 000 ×

Ezek a globuláris részecskék elektron-áteresztő közti réteg két oldalán rendeződnek el. Amint az a 9. ábrán 600 000 × nagyításban látható, az elemi részecskék három részből állnak. A nyilak a szférikus, vagy poliédres fej-részre mutatnak (átmérőjük 80–100 Å). Ezek a fej-részek a 6. ábrán izolált

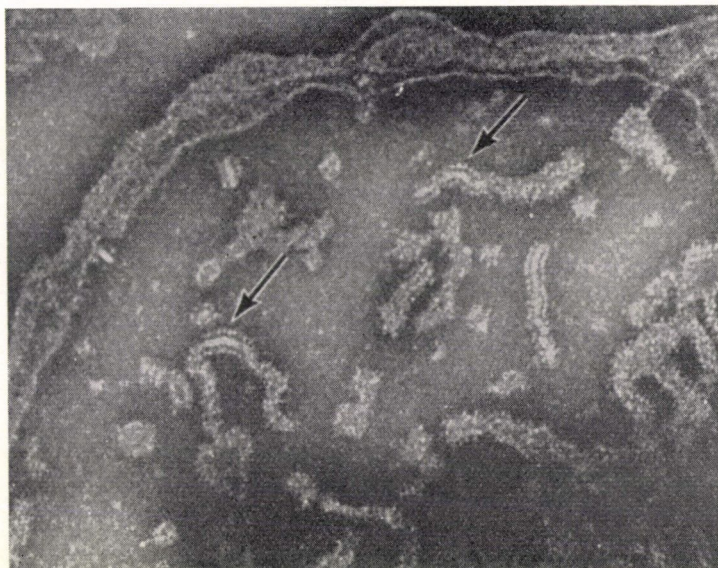
formában látható sajátos egységeknek felelnek meg. Továbbhaladva az intermedier lipid réteg felé, látjuk a részecske második részét, az 50 Å hosszú nyelet, majd harmadik részét, mely az alapot képezi és az intermedier réteg integráns része. A biokémiai analízisek adatai arra utalnak, hogy a poliéder feje citochrom a-ból és a₃-ból áll, és ez a mitokondriumon levő rés felé néz, ahol a mole-



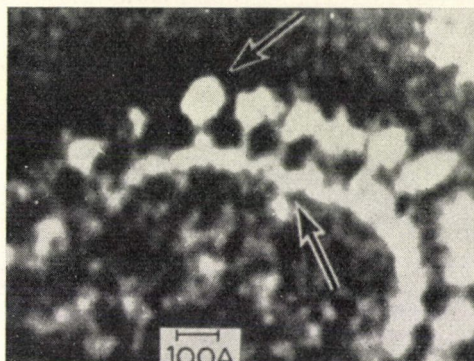
7. ábra. Nagy feloldású elektronmikroszkópos kép negatívan festett mitokondrium membránokról (3). A) hártya szegmens (kriszta) szív mitokondriumból páros elrendeződésű elemi részecskékkel (sűrű szub-struktúrával), melyek a középső hártya réteghez kapcsolódnak. B) teljes elektron-transzfer láncot tartalmazó izolált részecskék. C) rekonstituált elektron-transzfer részecskék, Nagyítás 1,150 000 ×

kuláris oxigén bediffundál. Ennek alapján közvetlen kapcsolat alakulhat ki a citochromok és az oxigén között. A részecske mentén a lipid réteg felé haladva láthatók még: a légzési rendszer egyéb komponensei, „kapcsolt” foszforilálási enzimek, és aktomiozin-szerű fehérje. Megemlíteném azt az érdekes jelenséget, hogy a légzési hordozók térbeli elrendeződése lehetővé teszi a partnerekkel való

összeköttetést a mitokondriumban kialakult egymáshoz kapcsolódó genetikus tényezők sorrendjének megfelelően. Tehát a mitokondriumok membránjainak unikális konformációját a mitokondriális DNS speciális operonjainak szerkezete határozza meg.



8. ábra. Izolált marhaszív mitokondrium vékony foszforwolframát rétegbe ágyazva (4). Megfigyelhetők a töredezett kriszták jellegzetes páros elrendeződésű elemi részecskéi oldalnézetben



9. ábra. Magnagyított kriszta szegmens (4) az elemi részecske három részével, nagyítás 600 000 ×

A továbbiakban ezekre a példákra fogjuk korlátozni vizsgálódásunkat. A példák kielégítőek ahhoz a következtetéshez, hogy az elektronmikroszkópos adatok és a biokémiai analízisek közötti összefüggések alapján megállapíthatjuk: a sejt organelleimokban a molekuláris szerkezeteknek fokozatonként

kialakuló és termodinamikailag stabilis szabályozó rendszere van, mely a funkciók megfelelő megoszlásáról gondoskodik.

Az olyan magas szervezettségű szupramolekuláris szerkezeteket, mint az organellumok, elsősorban az enzimatikus folyamatok megfelelő *megoszlása* jellemzi. Ez a megoszlás feltételezi a sejten belüli megoszlást, mivel az organellumokat „sejtben levő sejteknek” is tekinthetjük. Ha a szavakról a tettekre térünk át és megvizsgáljuk ennek a megoszlásnak a lényegét, azt látjuk, hogy a molekuláris biológia itt is konkrét tényekkel és meghatározott fogalmakkal dolgozik. A sejt organellumok bizonyos funkciói az egyes molekulák funkcióival magyarázhatók, mint pl. az individuális enzimek molekuláinak hatásával. A megoszlást elsősorban azok a biokémiai funkciók, azok a tulajdonságok jellemezhetik, melyek csökkennek, vagy teljesen eltűnnek, ha az organellumokat különálló molekulákká disszociáljuk. Ezek a funkciók és tulajdonságok a tiszta fehérjék keverékének oldatában nem jelentkeznek. A mitokondriumokban, melyeket sokkal részletesebben tanulmányoztak, mint a többi organellumokat, ezek a tulajdonságok a következők:

a) az igen magas légzési sebesség és légzési foszforilálás;
 b) az a képesség, amely az oxidációs energiát közvetlen és igen hatásos módon átalakítja más energia formákká: kémiai, ozmotikus és mechanikai energiává;

c) az enzim aktivitás vektoriális jellege;

d) a fehérjék szintézisének és részleges önreprodukciónak képessége.

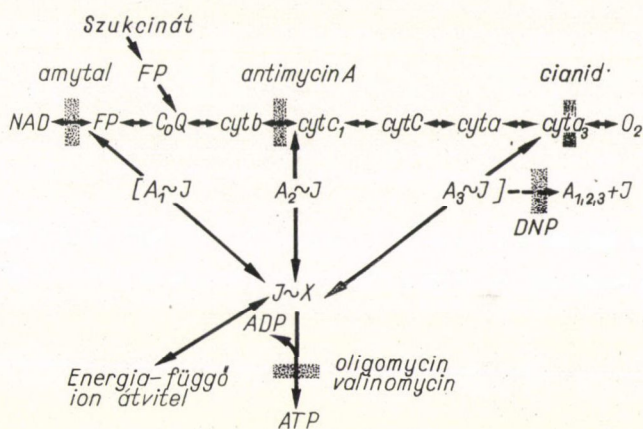
Ezeket a tulajdonságokat úgy mutattuk be, mint az individuális mitokondriális enzimek inherens tulajdonságainak összegét.

Vizsgáljuk meg sorra ezt a négy alapvető tulajdonságot.

Elsőnek foglalkozunk a *reakciók sebességével*. A mitokondriumok funkcionális egységeinek rekonstrukcióját vizsgáló kísérletek azt mutatták, hogy még a legoptimálisabb körülmények között és a leggyorsabb oxigén diffúzió esetén az intakt mitokondrium légzési sebességének egy tizede sem állítható vissza a rekonstruált rendszerben. A légzési sebesség — természetesen — a legfontosabb fiziológiai paraméter. A fentiek magyarázatának tekinthető az a hipotézis, mely szerint a membránon rögzített elektron-transzfer fehérjék között kinetikailag előnyös kapcsolat alakul ki oly módon, hogy a fehérjéken flexibilis, mozgékony karokon mozgó atomcsoportok helyezkednek el és ezek átveszik és továbbadják az elektronokat. Nyilvánvaló, hogy ez a kinetikus előny homogén oldatokban nem alakulhat ki.

Második alapvető tulajdonság az *energia közvetlen átalakítása*. Az oxidáció-redukció energiája, mely az elektron-transzport reakcióiban halmozódik fel, nemcsak az ATP foszfátkötéseinek energiájává, hanem közvetlenül, ATP közbeiktatása nélkül, ozmotikus és mechanikai energiákká alakul át (5). Individuális enzimeken eddig senkinek sem sikerült reprodukálni sem a kapcsolt oxidatív foszforilálást, sem a kemoozmotikus kapcsolódást, vagy ion-

transzlokációt. Olyan rendszerekben azonban, melyek a membránnak legalább részeit tartalmazzák, az ion transzport könnyen létrehozható. Ebben az esetben az energiaforrás nem az ATP, hanem egy megelőző makroerg intermedier. A folyamatot a 10. ábrán vázoltuk fel. Az ábrán egy légzési lánc látható, az energia kapcsolódás reakciói az ATP képződéséig, végül a légzési láncsal kapcsolódó ion transzlokáció egy pontja. A széles sávok a gátló hatást jelzik. Látható, hogy az ion transzlokációt a légzési lánc megszakítása, vagy az energia kapcsolódás zavara csökkenti. Antibiotikumok: oligomicin, vagy valinomycin megszakítják az ATP szintézis terminális reakcióját. Ha az ATP szintézise megáll,



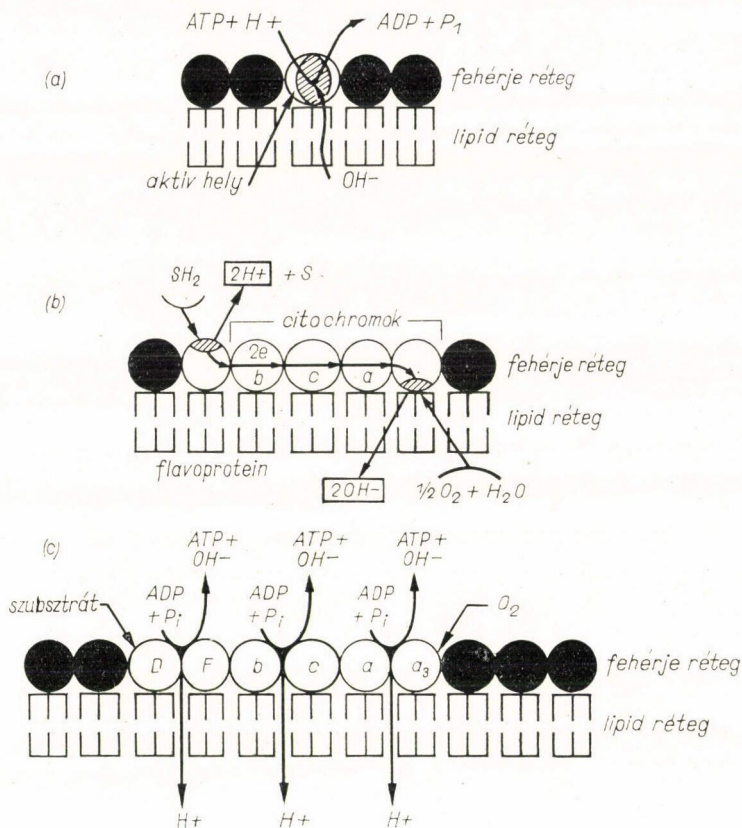
10. ábra. Légzési láncsal kapcsolódó energia átalakító rendszer sematikus diagramja. Az árnyékoltsávok a gátló hatás pontjait jelzik

de az összes előző reakciók zavartalanul lejátszódnak, az ion transzlokáció változatlanul végbemegy. Ebből következik, hogy az oxidáció energiája a membrán transzportban közvetlenül felhasználódik, ATP nem szükséges hozzá. Meg kell jegyeznünk, hogy az energia közvetlen átadásában nemesak a mitokondriumok vesznek részt. Úgy látszik, hogy ez a tulajdonság az összes sejt membránokra jellemző. Ahol membrán transzport folyik, ott szükségszerűen egy energia fejlesztő és átalakító autonóm enzim rendszer is jelen van.

Harmadik alapvető tulajdonság az *enzimhatás vektoriális jellege*. Ezt a kifejezést a „skaláris hatás” kifejezéssel állítjuk szembe, vagyis azzal a nem orientált hatással, melyet az enzimek oldatban kifejtenek. Tulajdonképpen az összes enzimek nagyfokú specificitásuk és aktív helyeik aszimmetriája következtében inherensen képesek irányított működésre. Az enzim és a szubsztrát között térbeli hasonlóság következtében a szubsztrát molekuláknak az enzim molekula hossz tengelyéhez viszonyítva mindig meghatározott irányban orientálnak kell lenniük. Az oldatban lejátszódó enzimreakciók azonban sem aszimmetriára, sem irányítottságra nem utalnak, minthogy oldatban az enzimmolekulák

egymáshoz képest statisztikusan, rendezetlenül helyezkednek el. Ezért az aktív helyek is rendezetlenül helyezkednek el.

A sejtártya azonban az enzimeket erősen rögzíti, ezért nem áll módjukban, hogy helyzetüket megfelelően változtassák és aszimmetrikus aktív helyeik



II. ábra. A membrán szerkezetben előforduló ATP-ázok, vagy elektronhordozók aktív helyeinek aszimmetrikus elrendeződésén alapuló ion-transzport mechanizmus vázlatos ábrázolása. Az elrendeződés lehetővé teszi a H^+ és OH^- elkülönítését a H^+ -ra viszonylag impermeabilis hártján. Az SH_2 -t oxigén S-é oxidálja. D,F,b,c,a, a_3 a légzési lánc komponensei

a hártya síkjának megfelelően helyezkedjenek el. Az aszimmetrikus aktív helyek miatt az enzim a kétszakaszos rendszernek csak egyik oldala felől képes szubsztrát molekulával kapcsolódni és a termék csak a rendszer másik oldala felé tud távozni. Ezért az enzim működés vektoriális jellege folytán a a hártya két oldalán az anyagok szelektív megoszlása alakul ki. Nyilvánvaló, hogy ez az elv minden élő sejtben érvényesül. Például, a mitokondrium hárttyák anizotróp szerkezete, az elektron és ATP-áz hordozók aszimmetrikus elhelyezése

teszi lehetővé az állandó hidrogén és hidroxil ion szállítást és megoszlást, valamint egyéb ionok vándorlását.

A 11. ábra a LEHNINGER-hipotézis vázlatát mutatja be (5.) Legfelül látható az aszimmetrikus ATP-áz, mely hidrogén ionokra impermeábilis, ezért pH grádiens kialakítására képes. Az ábra alján hidrogén és hidroxil ionok elválasztásának képzeletbeli rajza látható, az elválasztás ADP-ből és foszfátból való ATP képzéssel van összekapcsolva, végül egyidejűleg egy víz molekula is lehasad. Az ábra közepén a hidrogén és hidroxil szétválása látható a szubsztrát oxigénnel való oxidációja során annak következményeként, hogy a flavoproteid és a citokromoxidáz aszimmetrikusan és egymással szemben helyezkednek el a hártya két oldalán. A hipotézis szerint az egyéb ionok vándorlása úgy megy végbe, hogy a hidrogén másodlagosan káliumra, nátriumra, vagy más kationokra, míg a hidroxil foszfát ionra, vagy más anionra cserélődik ki.

A negyedik alapvető tulajdonság a *membrán szerkezet autoreprodukciós képessége és részleges genetikus autonómiája*. Ez a képesség az organelumok változó összetételétől függ, mely lényegesen bonyolultabb, mint akár a fágoké, vagy vírusoké. Újabban mitokondriumokban és kloroplasztiszokban kimutatták DNS és RNS jelenlétét és a szintetizáló rendszereket (6–11). A mitokondriumok szerkezeti fehérjéinek autonóm szintézise abból az energiából táplálkozik, melyet maga a mitokondrium termel. A folyamatokat megismételték izolált organelumokon is, melyek sem sejtmagot, sem riboszómát nem tartalmaztak.

Ezeknek a tényeknek ismeretében világosabbakká váltak azok a korábbi adatok, melyek a mitokondriumokban jelenlevő nem-mendeli öröklődési faktorokra utaltak.

15 évvel ezelőtt EPHRUSSI felfedezett *Saccharomyces cerevisiae* mutánsokat (12) majd később MITCHELL talált olyan *Neurospora crassa* mutánsokat (13), melyek a stabil mitokondriális öröklődési faktor extrakromozómás sérülése következtében jöttek létre.

Újabban sikeresen hoztak létre öröklődésen keresztül megnyilvánuló citoplazmatikus transzformációkat: a) *Neurospora crassa*-ban homológ mitokondrium szuszpenzió mikroinjektálásával (14, 15) b) *Saccharomyces cerevisiae*-ben homológ mitokondriumból nyert tiszta DNS preparátummal.

Bár a mitokondrium öröklítő hatásának mechanizmusa még ismeretlen, az bizonyos, hogy a mitokondriális hárttyák molekuláris szerkezetében megvannak mind a fehérje szintézis, mind a további szervecske differenciálódás feltételei. Az energia átalakítás a mitokondriumban tehát össze van hangolva: az aktív transzporttal, a kontraktilitással és az önreprodukcióval.

A felsorolt négy tulajdonság valószínűleg nem meríti ki a sejt organelumok összes különleges képességét, mely a felépítő fehérjék tulajdonságaihoz képest bennük megnyilvánul. A felsorolást ki lehetne még egészíteni további, nem kevésbé érdekes adatokkal. Itt azonban csak azt kívántam hangsúlyozni, hogy a magas szervezetségi fehérje komplexek tanulmányozásához új techni-

kák és módszertani megközelítések felhasználása válik szükségessé. Az enzimológia klasszikus módszerei — az enzimek tanulmányozása oldatban — bár szükséges előfeltétel, de ebben az esetben nem kielégítő.

Láthattuk mennyire különbözik az oldott enzim szabad molekuláinak működése az intakt enzimétől. Ahhoz, hogy a membrán szerkezetének fent felsorolt tulajdonságai közül akár egyet is létrehozzunk modellen, valószínűleg olyan felfedezés szükséges, amilyen a tiszta kristályos fehérjék előállítás volt.

A szabályosan rendezett fehérje komplexumoknak tekinthető sejt organellek molekuláris szerveződésének területén való kalandozásunk nem merítette ki a problémát egészében. A tárgyalás folyamán szándékosan mellőztem a bizonytalan, vagy ellentmondó adatokat. Céлом az volt, hogy felhívjam a figyelmet a *molekuláris biológia új szemléletére*, mely újabban alakult ki és amely elsőrendű jelentőségű az ép sejtek vizsgálatában. Előadásomat Fritz Lipmann a kiváló kortárs biokémikus szavaival fejezném be: „Ha az élő szervezetekben végbemenő kémiai folyamatok folytonosságát megszakítottuk, nem szabad elhanyagolni azt a feladatunkat, hogy a szétválasztott részeket újra egyesítsük egészé.”

Összefoglalás

A sejt szerkezet biokémiai alkotórészei bonyolultságuk növekvő sorrendjében hierarchikus rendbe sorolhatók: az egyszerű fehérjék protomérjeitől a szupramolekuláris fehérje-komplexeken keresztül a rendezett biológiai hártályáig, melyekből a sejt organellek felépülnek. Ezeket a szupramolekuláris szerkezeteket fehérje molekula-komplexeknek tekinthetjük. Napjaink molekuláris biológiája az egyedi fehérje molekulák és nukleinsavak vizsgálatától a szervezett molekuláris komplexek tanulmányozása felé halad. Ezeknek a struktúráknak szintjén új biológiai tulajdonság lép föl — a biológiai funkciók koordinációja. Az elektronmikroszkópos és biokémiai adatok összefüggése megnyitja az utat a szupramolekuláris komplexek szerkezetének és működésének tanulmányozásához. A hártályák és egyéb fehérje komplexek egyedi molekulákká való disszociáltatásuk során számos funkciójukat elveszítik, a komplexek ezt követő rekonstrukciója arra irányul, hogy ezeket a funkciókat visszaállítsák.

A mitokondriális hártályák közvetkező specifikus tulajdonságai nem mutatkoznak, ha a hártályákat alkotó komponensek rendezetlen keverékeit vizsgáljuk:

- a) nagy sebességű légzés oxidatív foszforilálás;
- b) az oxidáció energiájának közvetlen és igen hatásos átalakítása egyéb energiákká;
- c) az enzimreakciók vektoriális jellege;
- d) a fehérje szintézis és részleges autoreprodukciónak képessége.

IRODALOM

1. WEISS, P.: *J. Theoret. Biol.* **5**, 389 (1963)
2. VON BRUGGEN, E. F. J., WIEBENGA, E. H., GRUBER, M.: *J. Molec. Biol.* **4**, 1 (1962)
3. FERNANDEZ—MORAN, H.: *J. Royal Microscop. Soc.* **83**, 183; (1964) *Science* **145**, 930
FERNANDEZ—MORAN, H., REED, L. J., KOIKE, M., WILLMS, CH. R.: *Science*, **145**, 930 (1964)
4. FERNANDEZ—MORAN, H., ODA, T., BLAIR, P. V., GREEN, D. E.: *J. Cell Biol.*, **22**, 63 (1964)
5. LEHNINGER, A. L.: *The Mitochondrion: Molecular Basis of Structure and Function*, W. A. Benjamin, Sec. ed., N. Y. (1965)
6. SCHATZ, G., HALSBRUNNER, E., TUPPY, H.: *Bioch. Bioph. Res. Comm.* **15**, 127 (1964)
7. LUCK, D. J. L., REICH, E.: *Proc. Natl. Acad. Sci.* **52**, 931 (1964)
8. WINTERSBERGER, E.: *Hoppe-Seylers Ztr. physiol. Chemie* **336**, 285 (1964)
9. GIBOR, A., GRANICK, S.: *Science* **145**, 890 (1964)
10. WINTERSBERGER, E.: *Bioch. Ztr.* **341**, 409 (1965)
11. WINTERSBERGER, E., TUPPY, H.: *Bioch. Ztr.* **341**, 399 (1965)
12. EPHRUSSI, B.: *Nucleo-cytoplasmic Relations in Microorganisms*, Clarendon Press, Oxford (1953)
13. MITCHELL, M. B., MITCHELL, H. K., TISSIERES, A.: *Proc. Natl. Acad. Sci.* **39**, 606 (1953)
14. GARNJOBST, L., WILSON, J. F., TATUM, E. L.: *J. Cell Biol.* **26**, 413 (1965)
15. DIAKUMAKOS, E. G., GARNJOBST, L., TATUM, E. L.: *J. Cell Biol.*, **26**, 427 (1965)
16. TUPPY, H., WILDNER, G.: *Bioch. Bioph. Res. Comm.* **20**, 733. (1965)

A GENETIKA 100 ÉVE

MEGEMLÉKEZÉS GREGOR MENDEL CENTENÁRIUMÁN*

GYÓRFFY BARNA
MTA Genetikai Intézet

Gregor Mendel

1865 február 7.-én a brünni Természetvizsgálók Egyesületében az ottani főreáliskola fizika—kémia szakos tanára 7 év kínos gondossággal kivitelezett keresztezési kísérleteiről előadást tart. Az eredmények ismertetése és azok értékelése és a felolvasás a március 8.-i ülésen folytatódik. Az előadó az Ágostonrend szerzetese, Gregor MENDEL. Előadását mindkét alkalommal tisztelettel hallgatják végig, talán csodálkozva is azon a szabályos számszerűsége, amellyel a hibridek utódaiban az öröklődő jellegek szétválnak. A Természetvizsgálók Egyesületének jegyzőkönyve szerint a hallgatóságban nagy az érdeklődés, hozzá is szólnak és elismeréssel jutalmazták, de a jelenlevő kiváló természetbúvárok egyike sem fogta fel MENDEL fő gondolatát. 1866-ban *Kísérletek növény hibridekkel* címmel a tanulmány ugyan megjelenik, de az idő túl korai volt, mert a tudomány állását messze megelőzte és ezért nem találhatott visszhangra. Ezt MENDEL is érzi, amikor C. v. NÄGELI-hez írott levelében (1867. április 18.) megemlíti: „Tudom, a kapott eredmények nem könnyen egyeztetethetők össze a jelen tudományos ismerettel s ily körülmények között egy ilyen izolált kísérlet közlése kétszeresen veszélyes. . .”

Az idő még nem érett meg arra, hogy a kortársak felismerjék az alig ismert MENDEL egyszerű borsóval, egy kis kertben végzett egyszerű keresztezési kísérleteinek eredményeiben azt, hogy az egyszerű és igen világos előadás egy új tudományágnak, a genetikának az alapját fekteti le. Ez az alapvetés 100 év elmúltával még ma is változatlanul érvényes.

Meddig jutott el az ember az öröklődéssel összefüggő jelenségek megismerésében MENDEL-ig? Az ember történelmének kezdeti korából fennmaradt régi elgondolások egyes nyomai még ma is élnek a primitív népek, egyszerű emberek hiedelmeiben.

A klasszikus időben a beltenyésztés és rokonházasság is kívánatos volt, a fáraók lehetőleg leányaikkal házasodtak és a görögöknél is általános az unokatestvér házassága. Igen sokáig teljesen természetes gyakorlat a háziállatok beltenyésztése, Jersey és Guernsey szigetekre tilos volt idegen szarvasmarhát

* A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Tudományok Osztálya Genetikai Bizottsága 1965. május 25-én rendezett MENDEL emlékülésén tartott előadás alapján.

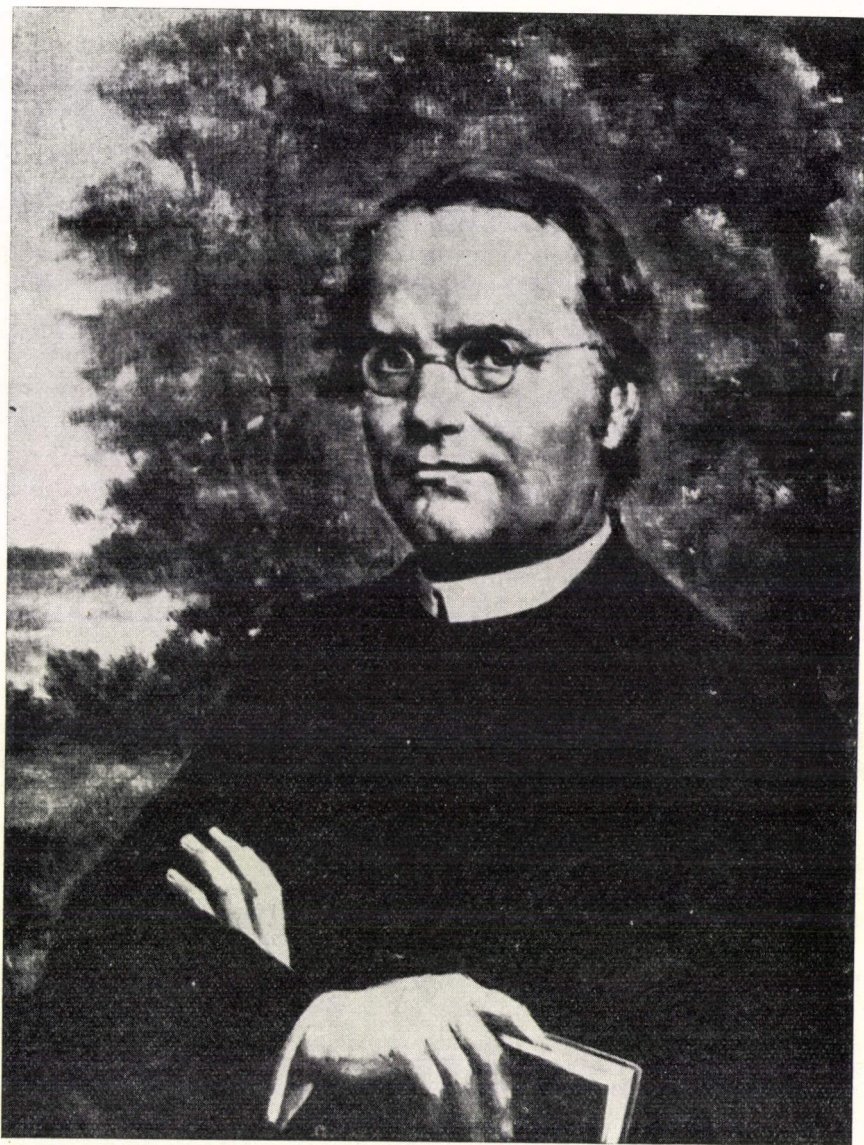
bevinni, s így maradtak fenn napjainkig a híres tiszta tenyészállományok. A hibridálással szembeni előítélet miatt a héber gyakorlat még kevert magnak földbe vetését sem ajánlotta és írások maradtak fenn fantasztikus állat kereszteződésekről, groteszk hibridekről: a zsiráf a tevé és leopárd kereszteződése, a kétpupú tevé a tevének és vadkannak hibride, a vadkan pedig kutya és kecske közös utódja (C. GESSNER 1569, J. JOHNSTON 1657). Régóta ismertek a csodálatos oltáshibridek is, a citromból gránátalma alanyon narancs (DIOPHANES i. e. 350), alma alanyon pedig fekete citrom (FLORENTINUS i. e. 220) lesz. Nem csoda, hogy amikor az embertörténet hajnalán az volt a hiedelem, hogy a lehulló levelek hallá átalakulnak, azt is elhitték, hogy egyik fajból egyszerűen egy másik faj keletkezik és THEOPHRASTOS (i. e. 370) „*De causis plantarum*”-ában megírt „*transmutatio frumentorum*” naiv hiedelme még napjainkban sem tűnt el. VIRGILIUS és PLINIUS feljegyzik, hogy ha a búzát és árpát együtt vetik el, akkor vadzab kel ki, majd a XVII. században megírják, hogy a búzalkalászban zabszem az árpakalászban pedig rozsszem képződik (T. JOHNSON 1633, O. WORM 1655).

Vannak azonban komoly elgondolások is az öröklődésről.

EURIPIDES szépen bemutatja az Elektra-ban a görögök embergenetikai ismeretét, amiről HIPPOKRATES és ANAXAGORAS is írnak, sőt ARISTOTELES vitatva HIPPOKRATES panspermia elgondolását, a jellegek átöröklődésére partikularis magyarázatot is megad. EMPEDOKLES és DEMOKRITOS praeformáció tanának követője J. SWAMMERDAM (1669), majd az ovulisták (C. BONNET 1772, L. SPALLANZANI 1795, M. MALPHIGI 1668), az animalkulisták (N. HARTSOEKER 1677 és A. v. LEEUWENHOEK 1677), ez a tan C. DARWIN provizorikus pangensis tanában (1868) éri el tetőpontját, bár ARISTOTELES dinamikus epigenetikai elgondolásai nyomán W. HARVEY „*ex ovo omnia*” tétele (1651) alapján C. F. WOLF már 1759-ben lefekteti epigenesis tanát a „*Theoria generationis*”-ban. Ezt váltja fel azután A. WEISMANN determináns feltevése (1885).

A XVI—XVII. századból több heredopathológiai munka és pontos feljegyzés marad fenn.

L. MERCADO: *De morbis hereditariis*, 1594; E. DEMAEARA: *De morbis hereditariis*, 1665; öröklődő jelleg a hernia, pulmonaris lithiasis, idiosyncrasia, melancholia, epilepsia, diuria, süketség és vakság; nemhez kötötten öröklődik a színvakság (J. PRIESTLEY 1775, M. LORT 1779, J. DALTON 1798). P. L. M. DE MAUPERTUIS (1745) szerint a praeformistákkal szemben a polydactylia mindkét szülőtől öröklődik és partikuláris öröklődés elgondolásában (éléments) van valami MENDEL-hez hasonlóság. A múlt évszázad alapvető úttörői J. OTTO (haemophilia, 1803), J. F. MECKEL (öröklődő torz-kialakulások, 1812), J. ADAMS (A treatise on the supposed hereditary properties of diseases based on clinical observation, 1814), C. F. NASSE (színvakság nemhezkötöttsége, 1820), P. LUCAS (psychés sajátságok, 1847) és B. A. MOREL (elmezavarok, 1857).



GREGOR MENDEL
1822 — 1884

Az osztrák J. O. Flatter festményének reprodukciója, a *Journal of Heredity* beleegyezésével

A *sejtelmélet* lassan alakul ki, csak a XIX. században követik egymást a jelentősebb felfedezések.

A sejtmag felfedezése (R. BROWN 1833), sejtelmélet megfogalmazása (M. J. SCHLEIDEN 1838, Th. SCHWANN 1839), protoplasma felfedezése (J. E. PURKINJE 1840, C. NÄGELI 1842, H. v. MOHL 1848), „omnis cellula e cellula” (R. VIRCHOW 1858).

Régi múltja van a *növény-kereszteződéseknek* és mesterséges keresztezéseknek is.

A datolyapálma mesterséges beporzásáról első adatunk i. e. 2000-ból van és a pollen szerepét az i. e. IX. századból fennmaradt asszír relief szerint már akkor is jól ismerték; mégis a növények bisexualitását csak a XVII. század végén ismerik fel (N. GREW 1692, J. RAY 1693) és R. J. CAMERARIUS (1694) bizonyítja, hogy az életképes maghoz pollen közreműködése szükséges. Bár amatőrök és hivatásos kertészek réges-régóta végeztek mesterséges keresztezéseket, a legelső botanikai feljegyzést Th. FAIRCHILD-nál találjuk (*Dianthus caryophyllus* × *D. barbatus*, 1717). Mintegy harmincan már leírnak hibrideket (pl. *Mercurialis*-nál, J. MARCHANT 1721, *Brassica*-nál Ph. MILLER 1721, *Linaria*-nál D. RUDBERG 1744, *Tulipa*-nál J. G. WAHLBOM 1746, *Ranunculus*-nál és *Primula*-nál N. GUYOT 1752, *Tragopogon*-nál C. LINNAEUS 1759), amikor J. G. KOELREUTER, aki 136 mesterséges keresztezési kísérletet végzett, közlemény sorozata (1761–66) megjelenik.

Növényhibridek utódai között hasadást („*degenerálódást*”) CLUSIUS (Ch. d'ÉCLUSE 1576) után sokan feljegyeznek és a fajok alkalmi változását ezzel magyarázzák. Így J. GARRET (1577) *Tulipa*-ból 20 éven át nem tud tiszta tenyészetet előállítani, G. FERRARIO (1633) fehér *Dianthus* magyából tarka virágúakat nevel fel, C. MATHER (1716) *Zea* és *Cucurbita* keresztezések szem színét írja le. Az 1820-as évektől kezdve számos feljegyzés van a második hibrid nemzedékben a szülői típusok újra megjelenéséről.

Fehér és piros szegfű keresztezésnél a „*dominálás*” kifejezést már G. GALERIO (1816) használja. *Pisum*-nál F_1 -ben dominanciát, F_2 -ben recesszív jellegek hasadását figyeli meg J. GOSS (1820), virág színben köztes alakok hiányát, csak a szülői színek újra megjelenését észleli A. SETON (1824), amiket megerősít Th. A. KNIGHT (1823) is és visszakeresztezésben két típus kihalását állapítja meg. *Cucumis melo* keresztezéseknél M. SAGERET (1826) elsőként vesz figyelembe ellentétes jellegeket és közel jut a független öröklődés megfigyeléséhez. Különbőféle fajhibridek visszakeresztezésével a szülőhöz közeledést megállapítja D. A. GODRON (1844), az F_1 egyöntetűségét és F_2 -ben új típusoknak is a megjelenését C. F. v. GÄRTNER a holland tudományos akadémián pályanyertes munkájában (1848) írja le. L. VILMORIN *Lupinus* hibrid utódoknál a piros:fehér hasadásnál már mendeli arányt talál (1859).

Állatkeresztezésekről kevesebb a feljegyzés (A. v. LEEUWENHOEK 1683, P. L. M. de MAUPERTUIS 1753), bár a francia tudománytörténészek egykor

L. du BUFFON riválisát, R. A. FERCHAULT du RÉAMUR-t (1749) baromfi keresztezései elismeréseként (1749) „genetika atyja” elnevezéssel tisztelték.

Száz évvel ezelőtt különösen C. DARWIN munkái hatása alatt a *faj keletkezés* kérdése áll az érdeklődés előterében és a botanikusokat is a növényi fajkereszteзések tulajdonképpen a fajok önállósága kérdése miatt érdekli. Talán MENDEL is, aki DARWIN összes munkáját igen behatóan tanulmányozza, ezzel összefüggésben kezdi meg kísérletes vizsgálatait. A kolostor kertjében megfigyeli, hogy a *Ficaria verna* egymás mellett elültetett két alfaja, a *F. calthae-folia* és *F. ranunculoides* évek múlva is változatlanul ugyanaz marad. Ez tehát arra utalna, hogy a természetben a fajok keletkezése mögött valami más kell legyen és az igen lassú evolúciót mi nem is láthatjuk; ha a fajok viszont egymással kereszteződnek, új variációk adódnak és ez a hibridálódás az evolúció előmozdítója lehet. Feltehető, hogy MENDEL-nek ez a látszólag antidarwinista elgondolása volt az egyik indíték eltérő jellegű borsó fajták közötti keresztezéshez.

Borsó keresztezésről egyébként az előbb már említettek előtt elsőként T. HENCHMAN (1729) számol be, aki a hibrid növényen egyetlen hüvelyben különféle színű magvakat talál. MENDEL után és róla mit sem tudva T. LAXTON (1866), H. de VILMORIN (1890), majd P. BOLIN és H. TEDIN (1897) szintén borsó keresztezésekről számolnak be, közülük P. BOLIN közelíti meg legjobban MENDEL-t matematikai értékelései alapján. Bár pontos számarányt egyikük sem állapít meg.

Ch. NAUDIN a párizsi Akadémia pályatételén díjat nyert munkájában (1863) közli vadfajok hibrid utódai és visszakereszteзései alapján az F_1 egyöntetűségét, az F_2 -ben a különböző, szülőkhöz hasonló alakok egyvelegét. A hibridet mozaiknak tartja, amiben a különböző elemek annyira összevegyültek, hogy nem ismerhetők fel és ivarsejt éréskor a szülők öröklődési anyaga az utódokat teljesen véletlenszerűen elkülönülve határozza meg. 1865-ben számol be M. WICHURA mesterséges *Salix* hibrideinek köztes jellegéről, B. VERLOT pedig a dísznövények hibrid utódai tisztán továbbtenyésztéséről, illetve atavizmusáról.

MENDEL hivatkozik J. G. KOELREUTER, C. F. GÄRTNER, W. HERBERT, H. LECOQ és M. WICHURA kereszteзési munkáira. Azt, hogy közülük egyik sem tudott a hibridek képződéséről általános érvényű törvényt megállapítani MENDEL azzal magyarázza, hogy a múlt számos kísérlete közül egy sem volt olyan méretű és oly módon kivitelezett, hogy az utódok közt fellépő különböző alakok számát, azoknak az egyes nemzedékekhez tartozását meg lehessen állapítani és így helyes számarányhoz jutni. „Kétségtelen, hogy bizonyos bátorság szükséges egy ilyen, mindenre kiterjedő munka megkezdéséhez, — jegyzi meg MENDEL — de ez látszik az egyedül helyes útnak a kérdés végleges megoldásához; ez pedig a szerves alakok fejlődéstörténetét illetően nem alábecsülendő jelentőségű”.

MENDEL szerényen csak próbálkozásnak nevezi hét éven át folytatott kísérletét, melyben a régiek hiányosságát igyekezett elkerülni. Új tudományos korszakot kezdeményező élelátása éppen abban rejlik, hogy kísérleteiben három alapfeltételt következetesen és mindig szem előtt tart, mégpedig a következőket.

Először: két fajta hibridjének utódai között fellépő nagy változatosság és bonyolultság leegyszerűsítésére az utódnemzedék minden egyes típusát külön kell megszámolni. Ezzel MENDEL elsőként egyszerűsíti le az öröklődés jelenségét egzakt mérhető alapokra és alkalmaz quantitativ módszert. *Másodszor:* amíg a régebbi vizsgálatok az élőlény egészét, annak számos jellegét együttesen vették figyelembe, addig MENDEL egyszerre csak egyetlen jelleget vizsgál és ezt követően kezdi el két jelleg egymás melletti öröklődésének elemzését. Így sikerül neki rendet teremtenie ottan, ahol elődei csak kusza összevisszaságot láthattak. *Harmadszor:* az egyes jellegeket nemzedékeken át követve és a megfigyeléseket rendszeresen feljegyezve MENDEL minden egyes növény-egyedéről tudja, melyek azoknak a szülői és mely növényekből áll egy-egy keresztezés utódnemzedéke. Bármennyire is természetesnek tűnik ma az ilyen pontos jegyzőkönyv vezetés, a jellegek külön-külön figyelembe vétele és a számarányok megállapítása, ezt előtte senki nem alkalmazta.

MENDEL előadása, majd munkájának megjelenése után mi sem történik. Sem a brünni társaság tagjai, sem korának botanikusai, azon kevesek akiknek kezében járt MENDEL munkája, nem látták meg MENDEL megállapításainak jelentőségét. Korának biológus és orvos körei érdeklődését részben L. PASTEUR felfedezése, az egymást követő sejttani újdonságok, részben E. HAECKEL és C. DARWIN munkái kötötték le. A darwini evolúciós gondolat szinte teljesen uralja a helyzetet és ez — ahogy W. JOHANNSEN írja 1909-ben — leginkább zavarja az öröklődéstan nyugodt fejlődését. A kutatók érdeklődését inkább vonzza a fejlődés nagy kérdéseiben filozofálgatás, törzsfák szerkesztése, mint a szerény, szűkre szabott, fáradságos és akkor még hálátlannak látszó feladatokkal foglalkozás, vagyis a szülők és utódaik sajátságai közötti viszonyok egzakt módon felderítése. Ahogy azt W. BATESON 1913-ban írta, DARWIN munkájának megjelenésével az evolúció gondolata győzött és a fajok közötti különbségekre kíváncsiság ezzel kielégült; következett az esszéista periódus, a hit korának jellemző apathiája 30 éven keresztül és a variációk vizsgálata időfecsérlésnek látszott, mivel DARWIN ezt a mezőnyt tisztára kiséperte. DARWIN tanának az alapvonása a fajok változékonysága volt, ezzel szemben MENDEL alap gondolata a jellegek állandósága, melyek öröklődési tényezőktől függenek.

MENDEL korának botanikusai közül csak C. v. NÄGELI-vel van levelezésben, akit eredményeiről időnként részletesen tájékoztat, sőt borsó anyagából is küld neki. Ennek ellenére NÄGELI véleménye elég elmarasztaló volt: „Úgy tűnik nekem, hogy a borsóval a kísérletek nem befejezettek, sőt tulajdonképp most kellene igazában elkezdni” írja akkor, amikor MENDEL már 355

mesterséges keresztezésből mintegy 10 000 hibridet és utódot felnevelt. Sőt 1865. december 15-én NÄGELI egy müncheni előadásán megjegyzi, hogy „még mindig hiányzanak tények, melyek eldöntnék, hogy a leszármazottak matematikailag miként öröklődnek szülőiktől”. MENDEL 1870. július 3-i levelében írja, hogy a *Zea*, *Matthiola* és *Mirabilis* hibridek mind a *Pisum*-hoz hasonlóan viselkednek és egyetlen pollen elégséges a megtermékenyítéshez. Mindez NÄGELI-re nem volt hatással, őt jobban érdekelte a *Hieracium* kísérlete, aminek spontán kereszteződésével példázza MENDEL az olyan variációk keletkezését, melyekből a legrátermettebbek kiszelektálódnak. 1884-ben megjelenő származástani könyvében NÄGELI még csak MENDEL nevét sem említi meg.

A botanikusok közül csak H. HOFFMANN, W. O. FOCKE és L. H. BAILEY hivatkoznak MENDEL-re, akinek munkáját A. KERNER von MARILAUN könyvtárában felvágatlanul találják meg. HOFFMANN (1869) megemlíti, hogy MENDEL hibridei a későbbi nemzedékekben visszalakulást mutatnak a szülő fajokhoz és talán ennek alapján hivatkozik FOCKE „Die Pflanzenmischlinge” (1881) c. könyvében 15-ször MENDEL-re, akit azonban ő sem tud kellően értékelni: „számos keresztezésből kapott eredményei egészen hasonlóak KNIGHT-éhez, mégis MENDEL azt gondolta, hogy a hibrid típusok között állandó számviszonyokat talál”. FOCKE nyomán idézi MENDEL-t az amerikai botanikus BAILEY (1892). Mindebből kitűnik, hogy egyetlen korabeli sem tudta értékelni MENDEL kísérleteinek jelentőségét, gondolatmenetének világosságát és következtetései- nek pontosságát. Szokatlan volt a matematika és a biológia összekapcsolása és túl korai volt elfogadni azt az új gondolatot, hogy törvényszerűségeiben benne van a valószínűség vagy statisztika is.

Részben ez a közöny, részben a *Hieracium* keresztezéseknek az apomixis miatt nem áttekinthető eredményei, de különösen a hivatalos gondok, amit a brünni apátnak kellett főleg a külön adó kérdésben végigküzdenie, mind hozzájárultak ahhoz, hogy az egykor kedélyes és barátságos MENDEL emberkerülővé lesz, s ha látogatói kísérletei után érdeklődnek a beszélgetést másra tereli. Feljegyzések szerint MENDEL többször mondogatta: „meine Zeit wird kommen” ezt azonban nem éri meg — 1888. január 6-án halott.

A csak kevesek által ismert és hamar el is felejtett MENDEL munkájának megjelenése után még szinte 35 év telik el, mikor azt újra felfedezik és a századforduló egyben a biológiában is fordulópont, mert beköszönt a genetika hajnala.

A genetika hajnala

1900-ban három botanikus egymást követően hozza nyilvánosságra egymástól függetlenül végzett kísérleteik eredményeit, és mindhárman csak ekkor fedezik fel, hogy megállapításaikhoz hasonló eredmények MENDEL-nek már 35 évvel előbb megjelent munkájában megtalálhatók. A holland H. DE VRIES különféle növényfajok hibridei utódnemzedékében 1892-től kezdve hasadásokat állapít meg. Így az *Oenothera lamarckiana* × *O. brevistylis* hibride egységes, a szülők ellentétes jellegei közül az egyiké dominál és a pollen illetve petesejt képzésekor a szülői jellegek elkülönülve, 3 : 1 arányban hasadnak; ugyanez 16 további hibridnél is megfigyelhető. Kísérleteinek szinte lezárása után olvassa el BAILEY növénynevelési könyvét és ott talál MENDEL-re utalást. Első közleményében (Sur la loi de disjonction des hybrides), ami a Comptes rendus 1900. március 26-i számában jelenik meg, dominanciáról is ír, de MENDEL-t nem említi meg. A német C. CORRENS a xenia kérdését 1894 óta vizsgálja és *Zea* meg *Pisum* keresztezéseiben a hasadás szabályszerűségét felismeri. MENDEL munkáját ő is csak 1899 őszén olvassa el és amikor 1900. április 21-én kézhez kapja DE VRIES különlenyomatát, feltételezi, hogy DE VRIES is nyilván olvasta MENDEL-t s egyben ő is sietve állítja össze eredményeit. Közben DE VRIES második közleménye a Német Növényteni Társasághoz március 11-én megérkezik és a Társaság Berichte-jének márciusi füzetében megjelenik „Das Spaltungsgesetz der Bastarde” címmel, amelyben az *Oenothera* hasadások MENDEL eredményeivel vannak egybevetve. C. CORRENS április 27-én tartott előadása ugyancsak a Német Növényteni Társaság Közleményei májusi számában jelenik meg „G. MENDEL'S Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde” címmel. A bécsi E. v. TSCHERMAK DARWIN hatására elkezdett borsó keresztezéseiben 1899 őszén az F_2 -ben 3 : 1, a visszakeresztezésben 1 : 1 hasadást talál. Ő is csak ekkor olvassa FOCKE könyvében, hogy ezt MENDEL már előbb megállapította. Habilitációs munkáját 1900 januárjában adja be az egyetemi szerkesztőnek, és amikor márciusban kézhez kapja DE VRIES első cikkét, sürgeti annak kiadását; közben megjelenik DE VRIES és CORRENS közleménye is, ezért sietve bead június 2-án egy rövid közleményt a Növényteni Társaságnak és ez „Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*” címmel hamarosan meg is jelenik.

MENDEL három újralfedezője közül később DE VRIES a mendelizmus gyors fejlődése és saját mutációs elméletének mellőzése miatt féltékenykedik, sőt növénynevelési könyvében (1907) MENDEL-t nem is említi. Viszont C. CORRENS, aki a számszerűségeket „Mendel törvényeknek” nevezi el, nagy és egyedülálló érdeme, hogy tervszerű kísérletezésével a genetika megalapozásában és előbbre vitelében igen hatékonyan vesz részt, aminek elismerése az, hogy a Nobel díj alapítása utáni első évtizedben DE VRIES-sel együtt ő is a Nobel díj jelöltje.

1900-ban tehát beteljesül MENDEL reménye, „az idő elérkezett” és munkáját nemcsak hogy újra felfedezik, de egyben teljes jelentőségét is felismerik, a klasszikus „Versuche über Pflanzenhybriden”-t újra kiadják és megkezdődik a mendelizmus alapokat lerakó elemző periódusa.

A mendelizmus megszilárdulása

Az „újralfedezés” után nagy lelkesedéssel mindenfelé elkezdődik a keresztezések utódainak mendeli elemzése. Többen megismétlik MENDEL borsó-kísérleteit is, de annyira pontos megegyezést senki nem kap (1. táblázat).

I. táblázat

Pisum magszínének hasadási arányai

Sárga	Zöld	Hasadási arány	Szerző
6,022	2,001	3,002 : 0,998	G. MENDEL 1865
1,394	453	3,019 : 0,981	C. CORRENS 1900
3,580	1,190	3,002 : 0,997	E. v. TSCHERMAK 1900
1,310	445	2,986 : 1,014	C. C. HURST 1904
11,903	3,903	3,012 : 0,988	W. BATESON et al. 1905
1,438	514	2,947 : 1,053	R. H. LOCK 1905
109,060	36,186	3,004 : 0,997	A. D. DARBISHIRE 1909
19,195	6,553	2,982 : 1,018	Ö. WINGE 1924

Többször felmerült a kritika, hogy MENDEL-nek „szerencséje” volt, ez azonban nem egészen áll, mert nemcsak szerencse az, ha hét éven át lassan gyarapodó és a részletekre is gondosan kiterjedő megfigyelések adattömegéből történik következtetések levonása. Többen azt is kifogásolták, hogy közölt adatai nem egészen objektívek, mert másoknál nem volt annyira pontos a számaránybeli megegyezés, sőt valószínűség szerint az nem is igen várható. Lehet, hogy MENDEL eredményei összeállításánál talán egyes zavaró adatokat valóban kihagyott, de nyilván azért, mert a szabályszerű összefüggés akkor már egészen világos volt előtte.

Angliában W. BATESON a legelső, lelkes MENDEL követő, aki 1897-ben kezd el *Lychnis* keresztezéseket és munkáit ő fordítja le először angolra. Ő írja 1909-ben, hogy „a Mendel elmélet gyakorlati alkalmazása és haszna valószínűleg messze túlhaladja majd a malátható határait. Ezt nem tekinthetjük csupán a növények és állatok nemesítése művészetében előforduló egyszerű hasadásnak, hanem eszköznek, mely képessé tesz bennünket saját fajunk sorsa irányítására”.

Egymás után válnak közismertté a különféle állat- és növényfajok és fajták közötti keresztezések eredményei (2. táblázat). A monohibrid domináns-

2. táblázat

A mendelizmus első eredményeinek néhány adata.

Monohibrid domináns-recesszív öröklődésmenetek (3 : 1)

- 1900 H. DE VRIES — *Zea* szem színe, alakja
 1902 W. BATESON — *Homo* brachydactyliaja
 W. BATESON és E. R. SAUNDERS — *Bos* szarvatlansága
 A. D. DARBISHIRE — *Mus* táncos viselkedésmódja
 1903 R. P. GREGORY — *Zea* szem keményítőjének szerkezete
 1905 C. CORRENS — *Urtica* levélalakja, első kimutatás taxonok közötti mendeli különbségre
 H. DE VRIES — *Chelidonium* laciniata alakja, első ismert spontán recesszív mutáció
 W. E. CASTLE — *Cavia* szőrének színe és hossza
 1906 C. C. HURST — *Lycopersicon* terméshúsának színe

Kodomináns (intermedier) öröklődésmenetek (1 : 2 : 1)

- 1902 C. CORRENS — *Mirabilis* virágszíne
 E. BAUR — *Antirrhinum* virágszíne

Komplementer öröklődésmenetek (9 : 3 : 3 : 1 vagy 9 : 7)

- 1904 L. CUÉNOT — *Mus* szőrszíne
 1905 W. BATESON és R. C. PUNNETT — *Gallus* rózsataraja, *Lathyrus* virágszíne
 1910 E. BAUR — *Antirrhinum* virágszíne

Duplikát faktorok

- 1914 G. H. SHULL — *Capsella* becőkealak

Epistasis hatások (9 : 3 : 4 vagy 12 : 3 : 1)

- 1902 E. v. TSCHERMAK — *Pisum* virágszíne
 1903 E. v. TSCHERMAK — *Hordeum* szemsorszám (kryptomeria)
 1906 K. TOYAMA — *Bombyx* hernyó selymének színe
 1910 E. BAUR — *Antirrhinum* virágszín

Polyallél sorozatok

- 1902–06 L. CUÉNOT — *Mus musculus*
 1906 W. E. CASTLE — *Cavia cobaya*
 1909 R. A. EMERSON — *Zea mays*, *Phaseolus vulgaris*
 1910 E. BAUR — *Antirrhinum majus*
 1911 W. BATESON és R. C. PUNNETT — *Primula sinensis*

recesszív öröklődésmenet mellett felismerik az intermedier (kodomináns) 1 : 2 : 1 hasadást, a baromfi-taraj alakja független 9 : 3 : 3 : 1 hasadásának kimutatása egyben a mendeli törvények állatokra érvényességének első bemutatása. Eredményesen elemzik a bonyolultabb, több tényezőtől függő öröklődés meneteket és bevezetik a komplementeria, duplikálódás, additio és epistasis fogalmakat. Az analizáló periódusban a *kémiai genetikai* irányúttörőinek tekint-
 hetők azok akiknél már felmerül az öröklődés kémiai vonatkozása is (3. táblázat).

3. táblázat

Első utalások az öröklődés kémiai vonatkozására.

- 1902 C. C. HURST — allélek és enzimek közt összefüggés feltételezése A. E. GARROD — alkaptoria, az első emberi öröklődő biokémiai különbség
- 1903 L. CUÉNOT — *Mus* szőrszíne biokémiai alapja: a színgének specifikus enzimek létrehozásával hatnak
R. P. GREGORY — *Zea* szem anylum szerkezete, genetikai faktoroknak kémiai természete
- 1907 M. WHELEDALE — *Antirrhinum* virágszín vizsgálatok kezdete
T. B. WOOD — a búzaliszt vizsgálatával az első kémikus, aki genetikai kérdéssel foglalkozik
- 1908 A. E. GARROD — cystinuria, porphyria, pentosuria, mint veleszületett anyagcsere zavarok; útmutató a gének természete megközelítéséhez
- 1909 W. BATESON — az öröklődés átvitelében valami enzimhez hasonló sajátosság van
- 1910 J. E. S. MOORE — a dominancia biokémiai fogalma
- 1911 A. L. HAGEDOORN — a gének autokatalizátorok
T. H. MORGAN — a chromosómában kémiai anyagoktól függenek bizonyos jelleg asszociációk az öröklődésben.

Már MENDEL is felemlíti, hogy *Phaseolus* fajkeresztésében a magszín hasadásánál 31 : 1 arányt talál, amiből több tényező közreműködésére következtet. Ez vezet el a polymeria felismeréséhez, a „fluktuáló variációk” vagyis a gradális jellegek öröklődésének mendeli elemzéséhez. JOHANNSEN a tiszta származéksorok kimutatásával (1901) bizonyítja, hogy a külső hatásra kiváltott egyszerű módosulás nem öröklődik és az ilyen környezeti variációtól a genetikai variációt el lehet és el is kell különíteni. Hangsúlyozza, hogy a „reine Linie” elve a mendelizmussal összefüggésben a kutatásnak fontos elemző eszköze és a darwini szelekciós tant is így lehet helyes megvilágításba helyezni. A variációs jelenségek eredményesen csakis így elemezhetők, ahol ez hiányzik ott érvényesek HEINE szavai:

„Es war ein buntes Durcheinander
Wie Mäusedreck und Koriander”.

JOHANNSEN szerint fontos a matematika alkalmazása az öröklődés egzakt kísérletes vizsgálatában, de „az öröklődést matematikával és nem mint matematikát kell művelni”.

A fokozati különbségeket mutató és ezért mértékegységbeli különbségekkel jellemezhető, úgynevezett *quantitatív jellegek* öröklődésénél felismerik a több genetikai tényező összeműködését, kimutatják, hogy az ilyen, sok mendeli egységtől meghatározott kis változások képviselik a darwini evolúciós folyamatban az apró, alig észrevehető lépésekben történő előrehaladást (4. táblázat).

4. táblázat

Gradális variációk mendeli elemzése.

- 1865 G. MENDEL — *Phaseolus* magszín, 31 : 1
 1902 W. BATESON — *Homo* termete
 1903 W. JOHANNSEN — *Phaseolus* magsúly és méret
 1908–10 H. NILSSON—EHLE — *Triticum*, *Avena* pelyvaszíne, 3 : 1, 15 : 1, 63 : 1 a polymeric fogalma
 1910 E. v. TSCHERMAK — *Pisum* virágszíne
 A. LANG — nincsen „blending” öröklődés, hanem polymeric
 1910–11 E. M. EAST és H. K. HAYES — *Zea* szemszíne, csőhossza, *Nicotiana* pártahossza
 1911 H. NILSSON—EHLE — *additív* génhatással oppozitív dominancia T. TAMMES — azonos faktorok megállapítása variációs koefficienssel
 1912 W. E. CASTLE — *Rattus* tarka szőrmintázata
 1912–13 R. A. EMERSON és E. M. EAST — *Zea* szemszám, *Nicotiana* levélszám; „kétes allelomorphizmus” és multiplex tényezők fogalma

Már az első években is megfigyelnek mendeli szabályoktól eltéréseket, melyeket szelektív megtermékenyüléssel (*Zea*, C. CORRENS 1905; *Mus*, L. CUÉNOT 1905), vagy letalitással magyaráznak, amilyen az egér 2 : 1 hasadásának klasszikus „letális faktor” esete. A kétlaki *Bryonia* mendeli elemzésével (C. CORRENS 1903) kapcsolatban is felmerül a sexualitás és a chromosomák közötti összefüggés (N. M. STEVENS 1905).

Több „nem-mendelező” esetről hamarosan kimutatják, hogy az öröklődésben nemcsak mendeli faktorok szerepelhetnek, ez a plasmás öröklődés vizsgálata kezdete.

Első „nem-mendelező” esetek: *Satureja* és *Cirsium* gynodioeciaja (C. CORRENS 1904), *Antirrhinum aurea* változata (E. BAUR 1908), *Mirabilis jalapánál* a *s. albomaculatus* (C. CORRENS 1909) és a *Pelargoniumnál* a *s. paralbomaculatus* (E. BAUR 1909); *Epilobium* hibridek reciprokkülönbsége (R. H. COMPTON 1911).

A kivételes esetek bizonyos csoportjánál már felmerül a faktorok kapcsolódásának kérdése, amire CORRENS 1900-ban phaenotypusos magyarázatot megad, BATESON is már „kapcsolódás és génközösítés”-ről tesz említést (1905), de a R. C. PUNNETT-el a *Lathyrus*-nál talált faktor-kapcsolódásra (1906) adott feltevésük (1911) még nem helytálló.

Hamarosan megjelennek a legelső és klasszikus nagyobb munkák is. Az első W. JOHANNSEN „Arvelighedslærens Elementer” (Kopenhága, 1905) kézikönyve, ezt követi W. BATESON adatokban igen gazdag „Mendel's Principles of Heredity” (Cambridge, 1909) c. könyve. JOHANNSEN könyvét kibővítve adja ki 1909-ben („Elemente der exakten Erblichkeitslehre” Jena) és 1911-ben jelenik meg az „Einführung in die experimentelle Vererbungslehre” (Berlin) E. BAUR-tól és az „Einführung in die Vererbungswissenschaft” (Leipzig) R. GOLDSCHMIDT-től.

A belga anthropológus L. A. J. QUETELET elsőként alkalmaz valószínűségi elméletet embertani jellegek leírására („Anthropométrie”, 1871), ezt a Quetelet-törvényt W. F. R. WELDON és C. B. DAVENPORT, de különösen F.

GALTON erősíti meg. GALTON kifejti, hogy az öröklődést nagy populációban kell vizsgálni a valószínűség törvénye alapján (1889). Alkalmazza a regresszió törvényt és az ősrökség törvényében statisztikailag leírja, az elődök milyen arányban vesznek részt az egyed öröklődésében (1897). Bár megkísérel átfogó elméletet adni, eredményei azonban nem genetikai, hanem inkább csak statisztikai megállapítások. Tanítványai heves vitát folytatnak a „fiatal” mendelistákkal és 1902-ben BATESON a mendelizmus érdekében külön „védelmet” is ír.

Az öröklődés anyagi alapja H. SPENCER (1864) szerint az ivarsejtekkel átvitt és a faj jellegét képviselő „életteni egységek”, DARWIN pangenesis elméletében pedig az öröklődés hordozói a gemmulák (1868), amit DE VRIES is elfogad (pangenes, 1889), de már lehetségesnek tartja, hogy az öröklődő jelleg hordozója a chromatin fonál. Egyébként E. HAECKEL már előtte utal arra, hogy az öröklődés anyagi alapját a sejtmag szolgáltatja (1866); alapvető vizsgálatukkal O. HERTWIG és E. STRASBURGER (1884) szintén ilyen következtetésre jutnak. NÄGELI idioplasma elméletének továbbfejlesztésével a kiváló theoretikus A. WEISMANN a pangenesis tana ellenében felállítja a csíraplasma folytatólagosságának elméletét (1883), amit már GALTON és G. JÄGER (1876) is elképzelnek. WEISMANN helyesen ismeri fel az öröklődésnek bizonyos molekuláris mintázattól, determinánsoktól függését, melyeket a gameta visz át az utódokba (1886, 1892); a meiosis létezésének szükségességét szintén előre jelzi. Elméletének egyben diadala az is, hogy a babonás primitív korból visszamaradt elgondolást a szerzett tulajdonságok öröklődéséről megcáfolja, „mindenféle öröklődési kaland és anekdota lomtárában WEISMANN úgy kitakarított és felsepert, hogy vajmi kevés pozitívum maradt vissza” (JOHANNSEN).

Az öröklődés anyagi egységét MENDEL tényezőnek (Faktor) nevezi s ennek kettősségéről világos fogalma van, ezek azok az elemek, melyek a különböző jellegeket meghatározzák. JOHANNSEN-től ered a gameta, zygota, homozygota, heterozygota, genotypus, phaenotypus és a gén elnevezés is, „a gén kifejezés teljesen mentes minden feltevéstől, egyszerűen csak azt a bizonyított tényt fejezi ki, hogy a szervezet mindenkor sok tulajdonságát a gametákban előforduló sajátos, elkülöníthető és így önálló állapotok, kezdemények határozzák meg, vagyis röviden az, amit mi éppen génnek nevezünk”. BATESON bevezeti az allelomorph fogalmát, de az allelomorphizmust magyarázó „van-nincs” feltevése helytelenítődik.

MENDEL figyelemre méltó eredetisége, hogy a jellegek öröklődése elemzésekor, bár még ismeretlen a megtermékenyülés folyamata és a meiosis részletei, ő mégis olyan számszerűségeket tud megállapítani, amelyek a később megismert chromosoma viselkedéssel pontosan egybevágóknak.

A sejtani kutatások nagy felfedezései MENDEL után egymást követően ismerik meg a mitosis és meiosis részleteit, a megtermékenyülés mechanizmusát, a chromosomák viselkedését.

Első chromosoma leírása: „pálcikák” a sejtlemezen (E. STRASBURGER

1872); a sejtmagorsó felfedezése növényi (E. STRASBURGER 1875) és állati sejtkben (O. BÜTSCHLI 1875). Megtermékenyítéskor a ♀ és ♂ sejtmagvaknak a petében egyesülése (O. HERTWIG 1875, és E. STRASBURGER 1876), a karyokinesis fontosabb szakaszai (A. SCHNEIDER 1873) és a mitosis sajátosságai felismerése (O. BÜTSCHLI 1876). A festés után látható „chromatin” hasadása, a chromosoma felek számszerű szabályszerűséggel pólusokba jutása (W. FLEMING 1879 és 1882, L. GUIGNARD 1883, E. HEUSER és E. STRASBURGER 1884), állatoknál petesejt képzéskor a chromosomaszám feleződés, megtermékenyítéskor újra-kettőződés és ezzel a chromosomaszám állandóságának biztosítása (E. van BENEDEN 1883) kimutatása. Minden fajban a chromosomaszám meghatározottságának, azaz a chromosoma individualitásának és egyben kontinuitásának megállapítása (K. RABL 1885), a „chromosoma” elnevezés megalkotása (W. WALDEYER 1888); növényeknél a kettős termékenyítés felfedezése (S. NAWASCHIN 1888). Megtermékenyítéskor a ♀ és ♂ chromosomák számbeli egyenlőségének (T. BOVERI 1890, L. GUIGNARD 1890), számredukálás előtt a szülői eredetű chromosomák párosodásának felfedezése (H. HENKING 1891, J. RÜCKERT 1892). A prophaseban párosodott homológ felek anaphasisban szétválásának és így külön gametákba kerülésének megállapítása (M. F. GUYER 1900, T. H. MONTGOMERY 1901, W. S. SUTTON 1903 és H. DE WINWARTER 1903). A sajátos viselkedésű X-chromosomának (H. HENKING 1891) feltételezetten nemiséget meghatározó szerepe (C. E. McCLUNG 1901) igazolása (N. M. STEVENS és E. B. WILSON 1905).

Mindezen sejttani felfedezések elvezetnek a *chromosoma elmélet* kialakulásához. Már W. ROUX (1883) feltételezi, hogy a chromatin fonal kell legyen az öröklődés hordozója, a kvalitások lineáris elrendeződésben egyenlően osztódnak szét a fióka sejtmagvakba. A chromosoma elméletet elméleti alapon WEISMANN (1887) és tőle függetlenül meiosis vizsgálatai alapján E. STRASBURGER (1888) szintén feltételezik. Később CORRENS (1900) és STRASBURGER (1901) rámutatnak a chromosomaszám csökkenése és a mendeli hasadás közötti összefüggésre, W. A. CANNON (1902) pedig a mendeli tényeknek cytológiai alapot javasol. A chromosomák kvalitatív különbségének és genetikai kontinuitásának kimutatásával T. BOVERI (1902) igazolja W. S. SUTTON (1902) feltevését és ezzel kialakul a Sutton—Boveri-féle feltevés a mendeli öröklődés chromosomális mechanizmusáról, amely szerint a chromosomák viselkedése pontosan egybevág a mendeli tényezőknek a hasadásban és rekombinálódásban viselkedésével (1903). Azt a feltevést, hogy az allélek véletlenszerű rendeződése a chromosomák esélyszerű szétválásával egybeesik (W. S. SUTTON 1903), az ivari chromosomák viselkedése alapján véglegesen csak E. E. CAROTHERS (1917) bizonyítja.

Érdekes, hogy MORGAN 1910-ben még nem fogadja el az öröklődés chromosoma feltevését és szinte érthetetlen, hogy BATESON 1924-ben is szkeptikusan nyilatkozik a chromosoma vizsgálatok jelentőségéről.

Az első 15 év alatt az öröklődés vizsgálatok hirtelen fellendülnek, különböző újabb területekre kiterjednek, különböző irányokba szétágazódnak. A 20-as évek táján aztán lassan már elkezdődik az átmenet az analízisből az új szintetizáló fázisba és a felmerülő fő kérdések: mi az öröklődés irányítóinak, a géneknek természete, miként alakítják ki a jellegeket, a phaenotypust, hogyan hatnak az egyedfejlődésben.

A genetika kibontakozása

A genetika haladásáról, irányai kialakulásáról, száz év alatt megtett útjáról, nehéz tömören megfelelő áttekintést nyújtani, mert a fejlődése mind-egyre gyorsul és genetikai kérdések a legkülönbözőbb területeken felmerülnek. Az újabb, sokszor ragyogó előrelendüléstől lenyűgözve akaratlanul is kevesebb értékelésben részesül a múltnak sokszor csak egyszerű kísérlettel elért eredménye. Pedig a genetikának szinte már minden alapvető problémája réges-régóta felmerült és közülük nem egy még ma is éppannyira megoldatlan mint akár 50 évvel ezelőtt. A jelen kiváló eredményeinek értékét egyáltalán nem csökkenti annak az elismerése, hogy a gondolat esetleg nem is új, nem is eredeti. E. HADORN (1963) megemlítette, hogy „számos az az előrelátó megállapítás, amelynek heurisztikus értéke csak az utóbbi években vált nyilvánvalóvá. Inspiráló prófétai meglátásokat, tények közlését, amelyeket talán csak ma tartunk izgalmasaknak, nemcsak a prominensek régebbi előadásában találjuk, hanem elég gyakran eldugott közlésekben”.

A genetika mindegyre gyorsuló fejlődését bemutató kép kialakítható a nemzetközi genetikai találkozások, kongresszusok és szimpozionok alapján, amelyek a közvetlen megelőzően elért eredményeket és a pillanatnyi helyzetet rendszerint összefoglalják.

1899-ben az első Nemzetközi Fajtahibridálási Konferencián DE VRIES *Lychnis*-fajták keresztezéses utódaiban sok hasadási arányt, köztük sok mendelit is megállapít. BATESON programot ad a közelrokonok keresztezésére, az utódok statisztikai vizsgálatára, hogy az utódok közül mennyi az egyik szülőhöz hasonló és mennyi a köztes alak. 1902-ben a II. New York-i konferenciával vonul be a mendelizmus Amerikába és BATESON szerint a zavaros korszak is kezd elmúlni. 1906-ban a III. konferencián Londonban C. C. HURST felveti az allélek és enzimek összefüggése gondolatát, JOHANNSEN elemez minden fogalmi zavart és támadja az ésszerűtlen biológiai alapon dolgozó biometrikusokat. Az „új” tan elnevezésére BATESON a „genetika” kifejezést javasolja és a kiadvány már a III. Nemzetközi Genetikai Kongresszus címmel jelenik meg.

Az 1911-es párizsi kongresszuson a Pasteur Intézet látogatásakor találkoznak a genetikusok először a mikroszervezetekkel, sőt BATESON molekuláris genetikai gondolatot is felvet. MORGAN ugyan nincs jelen, de ezen a kongressz-

szuson már szerepel. A DELCOURT és E. GUYÉNOT kísérletes evolúciós kérdést tárgyaló előadásában a *Drosophila* is, mellyel C. M. WOODWORTH és W. E. CASTLE is elkezdtek 1906-ban populáció beltenyésztéses vizsgálatokat.

Az első világháború miatt csak 15 év múlva van Berlinben a következő kongresszus, amely a mendelizmus teljes fénykorát visszatükrözi.

Rövid két évtized alatt igazolódik a mendelezés általános érvényessége, a CORRENS-féle „centrális mendeli dogma” a gameták arányának a hasadási arányokkal megegyezése kimutatásával bizonyítást nyer a haploid mohák, gombák és algák továbbá a pollenek tetrádelemzésében (5. táblázat). Elmélyül-

5. táblázat

Haploid tetrádelemzésekben hasadás kimutatása

- Mohák — *Funariaceae* spóratetrádok elemzése (F. von WETTSTEIN 1924)
 Gombák — *Phycomyces* faktorok 2 osztályra hasadása (H. BURGEFF 1928)
 Neurospora ascospórákban sexus faktor hasadása (B. O. DODGE 1927)
 Schizophyllum basidiospórákban ivarmeghatározó *Aa Bb* faktorok hasadása (H. KNIEP 1922)
 Alga — *Chlamydomonas* zygótából 4 haploid független hasadása (A. PASCHER 1916)
 Pollentetrádok — *Oryza* keményítőjelleg 1 : 1 hasadása (F. R. PARNELL 1921)
 Zea waxy jelleg 1 : 1 hasadása (M. DEMEREC 1924)
 Elodea egyetlen pollentetrádjával beporzaskor a ♀ és ♂ egyedek aránya 1 : 1 (E. STRASBURGER 1910)
 Epilobium, *Salpiglossis* pollentetrád elemzések (C. CORRENS 1916)

nek az öröklődéssel összefüggő rendszeresebb kémiai vizsgálatok (állatok színe, kutyánál allantoin kiválasztás, M. W. ONSLOW 1915, 1923; virágok színe, M. WHELDALÉ és H. BASSETT 1913, M. W. ONSLOW 1925).

Gyarapodnak az *embergenetikai* öröklődési adatok, egyes jellegek mendelező öröklődésmentének kimutatásában és az ikerkutatásban úttörő eredmények adódnak (6. táblázat). G. H. HARDY és W. WEINBERG (1908) szabályának

6. táblázat

Az embergenetikai kutatások néhány eredménye

Mendelező öröklődésmentek

- 1902 A. E. GARROD — alkaptonuria
 1903 E. ABDERHALDEN és E. KAUFMANN — cystinuria
 1904 W. C. FARABEE — brachydactylia
 1907 C. C. HURST — szemszín, első monofaktoriális jelleg
 1910 E. v. DUNGERN és L. HIRSZFELD — ABO vércsoportra, első bifaktoriális elmélet
 1913 C. B. DAVENPORT — fehér-fekete bőrszín 2 főtényező különbsége
 1923 W. H. TALIAFERRO és J. G. HUCK — sarlósejt anaemia
 1924 F. BERNSTEIN — ABO vércsoport 3 alléljének kimutatása

Ikerkutatások

- 1923 E. APERT — fiziologiai és pathologiai ikervizsgálatok
 1926 G. DAHLBERG — fizikai jellegek, iker szülések öröklődése
 1927 C. B. DAVENPORT — ikerhajlam
 O. v. VERSCHUER — növekedés vizsgálatok
 W. WEINBERG — ikerhajlam öröklődése

hasznosságát a humángenetika területén a vércsoportoknál F. BERNSTEIN (1924) bemutatja és „mendeli anthropológiáról” ír (1927). Az eugenika irányzata is kezd kibontakozni, de BATESON felemeli szavát, hogy „az eugenikus és genetikus, bár sok a közös kérdés, szerves kapcsolat nélkül hatékonyabban dolgozhatnak — tehát ne legyünk egy brigádban”. A németeknél az eugenika hamarosan át is csúszik az eltorzult „rasszhygieniába”. FLEMMING már 1898-ban 24 chromosomapárt állapít meg az embernél, majd WINIWARTEK (1912) a nőben 48, a férfiben 47 chromosomát; a 23 autoszoma mellett és X és Y chromosomák előfordulására először T. S. PAINTER (1921) utal, de a humán-cytogenetika tulajdonképpen csak 35 év múlva kezdődik. D'ARCY POWER (1927) a neoplasiákkal összefüggésben már felveti a sejtgenetika gondolatát.

Nagy lendülettel tör elő a *Drosophila* kutatás. Ennek központja a New York-i Columbia Egyetemen T. H. MORGAN szerény kis laboratóriuma, ahol MORGAN, A. H. STURTEVANT, C. B. BRIDGES és H. J. MULLER az újabb eredményeket élénken vitatják meg, érvelnek és spekulálnak és ezért néha szinte lehetetlen megállapítani, az eredeti ötletet ki is kezdeményezte. Abban az időben a „légy-genetikus” a kutatásért lelkesedésben egykönnyen személytelenné vált. Ma viszont a prioritásért versenyfutásban nem egyszer az egyéni dícsőségre törekvés az előrelendítő.

L. DONCASTER (1908) az *Abraxas*-nál talál sajátos „criss-cross” öröklődésmenetet, majd F. M. DURHAM és D. C. E. MARRYAT (1908) a kanárinál, W. J. SPILLMANN (1909) pedig a Plymouth Rock baromfinál; ehhez hasonlókat korábban már CASTLE is megfigyelt. MORGAN 1910-ben még vitatja ezt, de hamarosan kezében van a *Drosophila* híres *white* mutánsa, amivel N. M. STEVENS (1908) felfedezi a *Drosophila* ivari chromosomáit és ezután MORGAN is kimondja a neki chromosomához kötött öröklődést (1910). F. A. JANSSENS (1909) a „chiasmotypia” folyamatának cytológiai képében kimutatja a konjugáló chromosomák közti átcsavarodást, aminél finomabb átkeresztződéseket GELEI JÓZSEF (1921) rajzol le; ez a crossing-over cytológiai képe, aminek nyomán MORGAN 1911-ben már kiemeli a kicserélődések lineáris távolsággal összefüggését és feltételezi a kettős crossing-over-t, amit J. S. DEXTER (1912) ki is mutat. STURTEVANT (1913) megállapítja egyes gének lineáris sorrendjét, a kapcsolódási csoportokat és megszerkeszti az első chromosoma térképet. Majd MULLER BRIDGES-szel együtt a crossing-over mechanizmusát és a non-disjunctiót vizsgálja (1916) és STURTEVANT-tal pedig a helyezethatást fedezi fel (1925), utóbbi felfedezi az első invertálódást is (1926) és tisztázza a *Drosophila* intersexualitása egyes genetikai kérdését.

A növényeknél az első „criss-cross” öröklődésmenetet a *Lychnis alba*-nál E. BAUR (1912) találja, majd hasonlókat a *L. dioica*-nál Ö. WINGE (1927). Az első növényi X és Y chromosomát *Sphaerocarpus*-ban C. E. ALLEN (1915) fedezi fel; virágosaknál Ö. WINGE (1923) és C. B. BLACKBURN (1923) találják meg. Ivári dimorphismust gombáknál, algáknál egymást követően mutat-

nak ki H. BURGEFF (1915), H. KNIEP (1923), H. BRUNSWICK (1924), F. v. WETTSTEIN (1920) és M. HARTMANN (1922), aki a relatív sexualitás elméletét is felállítja.

Először növényeknél találják meg egyazon génnek több allélváltozatát (polyallelia). CORRENS már 1910-ben felveti a mutabilis génekkomplex szerkezetét és W. H. EYSTER (1928) a tarkalevelűség mechanizmusát „genomeron” feltevésével magyarázza, vagyis minden egyes gén kisebb elemekből állna. 1927-ben A. S. SEREBROVSKY ismerteti a „lépcsős” allelomorphismust, egy génnek sublocusokból álló funkcionális egység sorozatát. A *Drosophila*-nak *achaete* locusán belül 12 elemi „centrumot” tételeznek fel N. P. DUBININ (1929), S. G. LEVIT (1930), H. AGOL (1931).

A felkapott *Drosophila*-divat mellett jelentőségtelennek tűnik a növényi *cytogenetika*. „Egyesek megkíséreltek *Drosophila* utánszót csinálni az *Oenothera*-ból, állítván, hogy az *Oenothera*-nál talált öröklődési sajátosságok valamilyen formában a *Drosophila*-nál már úgyis ismertek. Az *Oenothera* kutatásnak tehát alig irigylésreméltó feladata, hogy saját objektumán megismételje azt, amit MORGAN és köre a *Drosophila*-nál már elvégzett. Azonban az *Oenothera*-nál is vannak olyan jelenségek, mint a függetlenül mendelező chromosomagyűrű-rendszer, aminek megfelelő a *Drosophila*-nál nincsen, ahogy ezt nemrég a morgani körbe tartozó STURTEVANT is beismerte” (O. RENNER 1923). A cytogenetikai vizsgálatok a karyotypus (M. NAVASHIN 1925) elemzések mellett (J. BELLING és A. F. BLAKESLEE 1922) főleg természetes és mesterséges hibridekre irányulnak (*Datura*, A. F. BLAKESLEE és J. BELLING 1926; *Ornithogalum*, L. N. DELAUNAY 1925; *Gasteria*, W. R. TAYLOR 1924). O. ROSENBERG (1909) úttörő *Drosera*-ploidok vizsgálata után, amiért a „cytotaxonomia atyja” elnevezéssel szokták tisztelni, főleg evolúciós összefüggésben elemeznek faj csoportokat (*Chrysanthemum*, M. TAHAKI 1921; *Narcissus*, T. J. STOMPS 1919), szintetizálnak allopoloid eredetű fajokat és igazolják WINGE (1917) feltevését új fajok keletkezéséről a hibridálódást követő chromosomaszám kettőződéssel (*Nicotiana glauca*, R. E. CLAUSEN és T. H. GOODSPEED 1925; *Aegilotriticum*, E. TSCHERMAK és H. BLEIER 1926; *Raphanobrassica*, G. D. KARPECHENKO 1927; *Primula kewensis*, W. C. P. NEWTON és C. PELLEW 1929). Egyébként már régebben kiderült, hogy DE VRIES híres *Oenothera lamarckiana* gigas mutánsa, amire mutáció elméletét építette, tulajdonképpen az első felismert polyploid (A. M. LUTZ 1907).

A *cytogeographiai* kutatásban a chromosoma rasszok felderítésével szintén meggyőző bemutatásra kerül a polyploidok evolúciós jelentősége (*Empetrum*, O. HAGERUP 1922; *Viola*, J. CLAUSEN 1926). A polyploidia kutatás szinte uralja a növényi cytogenetika területét, ahol jelentősek a mesterséges ploid-alak előállítások (H. WINKLER 1916, C. A. JÖRGENSEN 1927) s különösen von WETTSTEIN moha-sorozatai (1924). A heteroploidia vizsgálatok közül kiemelkedő BELLING és BLAKESLEE (1921-től) „12 *Datura* apostola”, az első monoso-

mok leírása (*Triticum „speltoid”*, WINGE 1924; *Nicotiana tabacum*, CLAUSEN és GOODSPEED 1926).

Elfelejtődött, hogy a *populációgenetika* egy kérdését elsőként MENDEL tárgyalja, a heterozygoták öntermékenyülésekor kialakuló genotypusok relatív gyakorisága bemutatásával. A populációgenetika alapvetései: annak kimutatása hogy a fajtán belüli phaenotypus eltérések és kontinuuosan variáló jellegek kifejeződése a környezettől függ (JOHANNSEN 1903, G. U. YULE 1906), populációban a heterozygoták és öntermékenyülésekor a homozygosis kialakulásának felismerése (E. M. EAST 1907, G. H. SHULL 1908). A matematikai irány úttörői F. BERNSTEIN (1904), G. H. HARDY (1908) és W. WEINBERG (1908) a mendelizmus kvantitatív kezelésére panmiktikus populációban az első kísérletek megadásával, bár erre a genetikusok még nem figyelnek fel. H. S. JENNINGS (1916) különféle szaporodási rendszerek következményeit mendeli alapon elemző írása viszont széles körű érdeklődést vált ki. Ennek az iránynak megalapozói tulajdonképpen S. WRIGHT a genetikai és környezeti variációk statisztikai szétválasztása megadásával és a „lépés”-koefficiens bevezetésével (1916–18), tőle függetlenül R. A. FISHER a természetes kiválasztódás genetikai elméletének megadásával (1918, 1922), és J. B. S. HALDANE a kiválasztódás matematikai elméletének körvonalazásával. A természetes populációk vizsgálata keretében kiderül, hogy a gradalis jellegek szelekciójánál sok gén szerepel (STURTEVANT 1913, F. PAYNE 1918), beltenyésztéskor a fertilitás csökken, de produktívabb egyedek kiválasztódhatnak (CASTLE 1906), a heterozygoták szelektív fölénye jellemzi a vad populációkat, ezeknek a szelekció kedvez (C. ZENENY 1920, FISHER 1922), és kiegyensúlyozott letalisokkal maradnak fenn (MULLER 1918). J. W. HESLOP-HARRISON (1920) kimutatja a melanisztikus lepke-mutánsok gyors szétterjedését az angol ipartelepek környékén. A kísérletes *Drosophila* vad-populáció vizsgálatokat S. S. CHETVERIKOFF (1926) kezdi el. Az alkalmazott genetika területén jelentős a gazdasági értékmérők (tojáshozamra kiválogatás, R. PEARL 1912) mendeli értelmezése, emberi népességekben mutációs gyakoriságok kimutatása (C. H. DANFORT 1921).

A *nem mendelező* öröklődés esetei gyarapodnak (*Oenothera*, de VRIES 1913; *Epilobium*, E. LEHMANN 1918; *Pisum*, BATESON 1915; *Linum*, A. E. GAIRDNER 1929). A tarkalevelűségnél igazolódik WINGE feltevése a mutáns plastidok kevert előfordulásáról (BAUR 1923) és még ma is egyedülálló von WETTSTEIN genom-plasmon kölcsönhatás vizsgálata (1922–28).

A *mutáció* kérdésében 1927 nevezetes határkö. A mesterséges mutáció kiváltás gondolatát DE VRIES már 1901-ben felveti és 1904-ben sűrgeti a Röntgen- és Curie-sugarak alkalmazását. A 10-es évek elején MORGAN-ék *Drosophila*-nél, D. T. MACDOUGAL növényeknél sikertelenül próbálkoznak. Radium emanációval E. STEIN (1922) *Antirrhinum*-nál „radiomorphose” alakot kap. G. A. NADSON és G. S. PHILIPPOV (1925) gombáknál röntgen-mutánst váltanak ki, HESLOP-HARRISON és F. C. GARRETT (1926) pedig

vegyszerekkel melanin-mutánsokat lepkéknél. 1927-ben egymástól függetlenül MULLER a *Drosophila*-nál és L. J. STADLER a *Zea*-nál és *Hordeum*-nál sikeresen állítanak elő röntgen mutánsokat, G. S. GAGER és BLAKESLEE pedig a *Datura*-nál radioaktív anyaggal. A berlini Genetikai Kongresszuson szóbakerül a mutációknak az állattenyésztésben felhasználása (H. KRAEMER) és a földrajzi elterjedésben a mutánsok adaptív előnye kérdése (O. E. WHITE).

A généletani vizsgálatok foglalkoznak a környezet hőmérséklet hatásával (himalájai nyúl bunda-mintázata, STURTEVANT 1913; lepke szárny-mintázata, A. KÜHN 1926). A phaenokopia fogalmát R. GOLDSCHMIDT bevezeti és megjelenti „Physiologische Theorie der Vererbung” munkája, az adatok és magyarázatok gazdag gyűjteménye (1927); különösen a *Lymantria dispar* ivarmeghatározása és intersexualitása alapján utal a jelleg meghatározásoknak génhatások sebességétől függésére, génhatásokban enzimek szerepére.

A kontinuos variációt mutató *gradális jellegek* mendeli elemzésében CASTLE (1921) és SEREBROVSKY (1928) a faktorok száma megállapítására az F_2 variációja alapján képletet adnak meg. A berlini kongresszuson a kvantitatív öröklődéssel foglalkoznak A. L. HAGEDOORN, J. PHILIPTSCHENKO és Y. TAKEZAKI; E. W. LINDSTROM a *Lycopersicon* méretfaktorok kapcsolódási viszonyainál kiemeli a többszörös allelia feltevés igazolásával a mendelizmus chromosomális elvének minden jellegre kiterjeszthetőségét. Ugyanitt H. WINKLER kétségbevonja a crossing-over realitását és e helyett bevezeti a génkonverzió fogalmát. A crossing-over elegáns cytológiai bizonyítását pár év múlva C. STERN és B. McCLINTOCK adják meg. A kapcsolódási csoportok feltérképezése gyarapodik (*Pisum*, O. E. WHITE 1917, H. KAPPERT 1925; *Zea*, E. W. LINDSTROM; *Lycopersicon*, J. W. MACARTHUR 1924) és az 1932-es ithacai Nemzetközi Genetikai Kongresszuson R. A. EMERSON a *Drosophila*-val vetélkedően a kukorica élő térképét mutatja be. Az elnöki megnyitóban MORGAN javasolja új objektumok vizsgálatát, de a kiállításon már ott szerepel C. LINDEGREN *Neurospora*-ja.

1933 nevezetes felfedezése a *Diptera*-k nyálmirigyében a már E. G. BALBIANI által leírt óriás chromosomák megtalálása (*Bibio hortulanus*, E. HEITZ és H. BAUER), amit hamarosan mások is kimutatnak, (*Drosophila*, PAINTER 1934, BRIDGES és N. K. KOLTZOFF 1935; *Chironomus*, H. BAUER 1935; *Sciara*, C. W. METZ 1935). Ez nemcsak a cytogenetika elmélyülését segíti elő, hanem az öröklődés *chromosoma elméletének* végleges megfogalmazását is.

A chromosoma elmélet szerint:

a genetikai hasadás meiosiskor következik be (BRIDGES 1916, ALLEN 1917, von WETTSTEIN 1924);

a hasadás függ a chromosomák viselkedésétől a meiosisban és a chromosomaszámtól (BLAKESLEE, BELLING és A. FARNHAM 1923);

hasadás legtöbbször a meiosis első osztódásában van és a nem homológok faktorai függetlenül hasadnak (CAROTHERS 1917, D. H. WENRICH 1917), a kapcsos-

lódási csoportok száma azonos a szabad, nem homológ chromosomákéval (S. EMERSON 1912);

crossing-over csak homológ genetikai elemek között alakul ki, csakis homológ chromosoma részek párosodhatnak (BRIDGES és E. G. ANDERSON 1931);

crossing-over a meiosis négyfonalas állapotában van és egy pontban mindig csak két chromatida közt (BRIDGES 1916).

A cytogenetika szellemi központja MORGAN köre a New York-i Columbia Egyetemen. 1931-ben itt vannak A. H. STURTEVANT, C. B. BRIDGES, E. G. ANDERSON, M. RHOADES, T. DOBZHANSKY, S. EMERSON, J. SCHULTZ, G. KARPECHENKO, C. DARLINGTON, akik a *Drosophila*, *Neurospora*, *Oenothera* és *Zea* cytogenetikájával foglalkoznak. *Drosophila* kutatásai és a gén sajátossága tisztázása elismerésére kapja 1934-ben MORGAN a Nobel-díjat.

A 30-as évek jelentik a „sugárzás genetikája” kezdetét. A mutáció kutatások alapján alakul ki a találat-elmélet (N. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, K. G. ZIMMER és M. DELBRÜCK). A *Drosophila w* locusának mutabilitása alapján az „érzékeny térfogat”, vagyis a gén minimális mérete $1,85 \times 10^{-18} \text{ cm}^3$ (C. L. HUSKINS). TIMOFÉEFF-RESSOVSKY-ék meghatározásában a gén egy molekula meghatározott és bizonyos helyzetében stabilan rendezett atomokból álló csoportosulása, a mutáció pedig az atomok egy másik hasonlóan stabil egyensúlyhelyzetbe átalakulása.

A növénygenetika területén a *cytogenetikai* vizsgálatok a 30-as években nyomon követik a chromosoma evolúciót (*Crepis*, E. B. BABCOCK 1934), felfedezik az első nullisom alakot (*Zea*, McCLINTOCK 1929), a cytogeographiai vizsgálatok megerősítik a ploid alakok gyakori földrajzi-környezeti adaptív fölényét (O. HAGERUP 1927, 1931; G. TURESSON 1929; I. MANTON 1934, G. TISCHLER 1935, A. MÜNTZING 1936), többen meglevő fajokat reszintetizálnak (*Galeopsis tetrahit*, A. MÜNTZING 1930; *Prunus domestica*, W. RYBIN 1936). A kvantitatív genetikai növényi szervek alakjának és méretének öröklődését hozza előtérbe (E. W. SINNOTT és S. KAISER 1931, J. W. MACARTHUR és L. BUTLER 1930).

A *populáció-genetika* elméleti iránya alapvetését a 30-as évek elején a változó allélgyakoriságoknál fellépő természetes kiválasztódás első matematikai fogalmazása jelenti. R. A. FISHER (1930) a „naturalis selectio fundamentalis theorema”-jában kifejti a szervezet rátermettségének (fitness) fokozódása és a genetikai variancia közti összefüggést; a természetes kiválasztódás kedvez a gradalis jelleget szabályozó két tényező szoros kapcsolódásának, a heterozygotának, a heterozygota mutáns módosító gének szelektálódásával a vad típus felé tolódik el (dominancia evolúció). S. WRIGHT (1931) a mutáció, beltenyésztés és a populáció szerkezete összefüggéseit vezeti le a mendeli populáció evolúciójában és feltételezi kis populációban a természetes kiválasztódás nélküli gyors adaptálódást, izolált speciális környezetben (genetikai sodródás); J. B. S.

HALDANE pedig a szelekció és mutáció szerepének és a gén időhatásának matematikai levezetését adja meg.

A *biokémiai genetikai* vizsgálatok még nem figyelnek fel sem GARROD régi közleményeire, sem F. GRIFFITH-nek (1928) a *Pneumococcus* tokképződése transzformálására, amit J. L. ALLOWAY 1932-ben már sejtkivonattal is megismételt. Viszont K. LANDSTEINER (1900), L. HIRSCHFELD (1910), O. T. AVERY (1915) immunológiai vizsgálatait követve M. R. IRWIN 1930-ban elkezdett örvösgalamb vizsgálataival kialakítja az immunogenetikai kutatási irányt; 1941-től *Bos bovis* vércsoport vizsgálatokat végeznek L. C. FERGUSON, C. STORMONT és M. R. IRWIN. A viselkedésmód genetikájának egyik alapvetése 1932-ben jelenik meg (*Habrobacon* sexmozaikok, P. W. WHITING).

A virágszínnek klasszikus mendeli és kémiai vizsgálata (W. C. LAWRENCE 1929, R. SCOTT-MONCRIEFF 1930) és az állatok színének hasonló elemzése mellett a rovarok szemfesték vizsgálata kerül előtérbe. S. WRIGHT *Cavia* színvizsgálata alapján (1920—30) a génhatást enzimhatással azonosítja és felállítja a génj→jelleg reakciólánc vázlatát (1934). A KÜHN (1930) és csoportja, majd E. CASPARI-ék (1932) az *Ephestia*, G. W. BEADLE (1935) és B. EPHRUSSI (1936) pedig a *Drosophila* szemmutánsok festékvizsgálatával, szerv-átültetéssel és szerv-kivonattal (E. PLAGGE és E. BECKER 1937) a génreakció-láncot tisztázzák, a „szemfesték hormont” azonosítják. A gén→enzim lépésre első kísérletes bizonyítékot nyulaknál R. DANEEL-nek sikerül megadni (1938).

A küszöbön álló második világháborúnak már izgalmas politikai légkörében tartják, majd hirtelen befejezik 1939 augusztusában az edinburgi VI. Nemzetközi Genetikai Kongresszust. Itt mutatja be T. CASPERSSON UV-spektromikroszkópos sejtmag és óriás chromosoma vizsgálatait a DNS—RNS lokalizálásról W. T. ASTBURY ismerteti a nukleinsav templátműködésére vonatkozó elgondolását. Az embergenetikai kutatások eredményeit összefoglaló nagy német munkák jelennek meg, de egyben megtörténik a nagy visszaélés a genetika tudományos kutatási eredményeivel és kibontakozik a politikogenetikai eugenika.

A második világháború alatt nincs nagyobb nemzetközi találkozás. Bár a kutatások lendülete lefékeződik, mégis vannak jelentősebb felfedezések, új irányokba kibontakozások, amit a stockholmi VIII. Kongresszus 36 szekció ülésén foglal össze 1948 júliusában.

A klasszikus korszak folytatását képviselik a szín és egyéb jellegek öröklődésének vizsgálata, főleg emlősöknél, a kapcsolódási csoportok elemzése. A polygenia fogalmának bevezetése (K. MATHER 1941) előbbre viszi a kvantitatív öröklődés megértését, a heritabilitás vizsgálatok is megkezdődnek, a superdominancia (F. H. HULL 1945) felismerése a heterosis jelenségeknek új értelmezést ad (J. F. CROW 1948); így alakul ki a biometriai genetikai irány, amelyben J. L. LUSH (1945), R. A. FISHER (1949) és K. MATHER (1949) könyvei jelentősek.

A cytológiai vizsgálatok izolált chromosomákban a szerkezet, kémiai összetétel (J. SCHULTZ 1936, A. E. MIRSKY és H. RIS 1947), a mitosis és meiosis mechanikája (C. L. HUSKINS 1948) kérdésével foglalkoznak. Előtérben áll a colchicin hatásmódjának elemzése (A. LEVAN 1938), miután 1937-ben BLAKESLEE és A. G. AVERY, valamint B. R. NEBEL és M. L. RUTTLE a colchicin technika bevezetésével a polyploidok egyszerű és eredményes előállítását lehetővé tették. Az indukált polyploidia előrelendíti a növényi cytogenetikát, hexaploid *Triticum*-ot szintetizálnak és a *Triticum* genomokat azonosítják E. S. McFADDEN és E. R. SEARS (1944), H. KIHARA (1944), F. LILIENFELD (1948); a polyploidia evolúciós jelentősége megerősítődik (G. L. STEBBINS 1940) és phylogenetikai összefüggéseket is sikerül kísérletesen nyomomonkövetni (*Oenothera*, R. E. CLELAND 1940-tól). Jelentősek a klíma-rasszokkal, ökotípusokkal végzett kaliforniai kísérletes evolúciós vizsgálatok (J. CLAUSEN, D. D. KECK és W. H. HIESEY, 1939-től). A 40-es évek elején a chromosoma kettőződés autokatalitikus módját interpretálják M. DELBRÜCK, H. FRIEDRICH-FREKSA.

A harci mustárgázok biológiai és genetikai hatásainak vizsgálati eredményei csak 1943–44-ben kerülnek nyilvános közlésre (C. AUERBACH és J. M. ROBSON, P. C. KOLLER). A kémiai *mutagenesis* területén W. SACHAROFF (1932–35) és M. LOBASOV (1934) már eredményeket érnek el, majd J. A. RAPAPORT (1946–48) kimutatja a *Drosophila*-nál az alkyláló agensek mutagén hatását. Növényeknél H. STUBBE (1940) és F. OEHLKERS (1943) érnek el eredményt.

Az UV mutagén hatását először véglénynél (M. S. MacDOUGALL 1929), majd gombánál (A. HOLLAENDER és C. W. EMMONS 1941) és baktériumnál (M. DEMEREC 1946), de pollenbesugárzással növényeknél is (L. J. STADLER 1941) kimutatják. Az ionizáló sugárzások chromosoma szerkezeti változást előidéző hatásának vizsgálata igen intenzív (C. D. DARLINGTON és P. C. KOLLER 1944, valamint La COUR 1945, D. E. LEA és J. M. THODAY 1946, D. G. CATCHESIDE 1948). 1948-ban az első Oak Ridge-ben tartott szimpozion a „sugárzás genetiká”-val foglalkozik és érthetően a stockholmi kongresszus egyik központi témája a mutagenesis (30 előadás), ahol már igen sok mikroszervezet a vizsgálat objektuma (*Aspergillus*, *Neurospora*, *Saccharomyces*, *E. coli*, *Salmonella*, *TMV*).

A háborús években kezd kibontakozni a *mikrobiális genetica*, ahol az első periódusban a központi kérdés szintén a mutáció. Jelentős határkő az első baktérium transzformálás tisztított DNS-sel 1944-ben, és a Cold Spring Harbor Symposium 1945-ben.

1943: S. E. LURIA és M. DELBRÜCK — fluktuálási próba a spontán mutabilitás kimutatására.

1944: R. R. ROEPKE, R. L. LIBBY és M. H. SMALL, valamint G. H. GRAY és E. L. TATUM — első *coli* auxotroph mutánsok X besugárzásra; O. T. AVERY, C. M. McLEOD és M. McCARTY — *Pneumococcus* transzformálás DNS-sel.

1945: M. DEMEREC — penicillin rezisztencia többlépéses kimutatása.

1946: J. LEDERBERG és E. L. TATUM — *coli* auxotrophokkal rekombinálás, D. BONNER — *Neurospora* auxotroph mutánsok, A. D. HERSHEY — T_2 phag spontán mutánsok, M. DELBRÜCK és W. T. BAILEY — indukált phag mutánsokkal rekombinálás, G. PONTECORVO — *Aspergillus* heterokaryosisa, T. SONNEBORN — *Paramaecium* cytoplasmás faktora, C. LINDEGREN — cytogén elmélet.

1947: LEDERBERG — első bakteriális kapcsolódási csoport, R. R. BURKHOLDER és N. H. GILES — *B. subtilis*-nél UV és X besugárzásra mutánsok.

1948: H. B. NEWCOMBE — phaenotypusos késlekedés kimutatásának próbája, M. DEMEREC — kémiai mutagének alkalmazása, Ö. WINGE — *Saccharomyces* enzim jellegek öröklődése.

A mutáció vizsgálatok felvirágzása korában kapja meg 1946-ban a Nobel-díjat úttörő eredményeiért H. J. MULLER.

A DNS történetében rohamos a fejlődés.

F. MIESCHER az 1870-es években baktérium sejtmagból és lazac spermából izolál nukleinsavat (utóbbiból protamint is), aminek kémiai vizsgálatát A. KOSSEL (1885) folytatja és a protamint elnevezi histon-nak. Majd R. FEULGEN festési eljárásával FLEMMING chromatinját a „thymonukleinsavval” azonosítja (1914) és ezt a búza csírájában is kimutatja (1924). T. CASPERSON 1930-ban elkezd UV-mikroszkópiával a nukleinsavak lokalizálását a sejtmagban. Gombaspórák (HOLLAENDER és EMMONS 1941), *Zea pollen* (STADLER és ÜBER 1942) UV besugárzásából kitűnik a maximális mutációs gyakoriságot kiváltó hullámhossznak a nukleinsav abszorpciós maximumával egybeesése. Mindez még csak közvetlen bizonyíték a genetikai anyag és a DNS közötti összefüggésre. Első közvetlen és döntő bizonyíték AVERY-ék (1944) tisztított DNS-sel transzformálása. A. BOIVIN, R. és C. VENDRELY (1948) továbbá MIRSKY és RIS kimutatják a sejtmag DNS tartalma chromosomaszámtól függő állandóságát.

A populációgenetika kísérletes irányában CHETVERIKOFF tanítványai, DUBININ (1934) és TIMOFÉEFF-RESSOVSKY (1940) folytatják a *Drosophila* vad-populációk vizsgálatát, melyeket Észak-Amerikában STURTEVANT és DOBZHANSKY 1934-ben szintén elkezdnek. Kiderül, hogy a vad populációk, csaknem minden egyede igen sok tényezőre heterozygota, ezek kisebb allélkülönbségeknél a homozygotáknál rátermettebbek, felfedezik a chromosoma szerkezeti polymorphismust, ami olykor szezonos ciklusokat és lakóhelyhez alkalmazkodottságot mutat. WRIGHT és DOBZHANSKY (1946) kísérletesen is kimutatják a heterozygoták előnyét. A populációk polymorphismusa kérdésében, miután a polygének evolúciós szerepére már E. M. EAST (1935) is utalt, a polygenia fogalmának bevezetése az egyedek környezetükhöz adaptálása alapfeltételének, a fejlődés egyensúlyának és kipufferoltságának (MATHER 1943), azaz a kanalizált fejlődésnek (C. H. WADDINGTON 1942) megismerését mélyíti el.

A kiegyensúlyozott polymorph génkomplexek (supergének, R. K. NABOURS 1929) a módosító gének felhalmozódásával és a kapcsolódások szelektív megváltozásával természetes kiválasztódásra lassan épülnek fel (DARLINGTON 1932, MATHER 1933). Ezzel alakul ki darwini módon a mimikri alak (E. B. FORD 1946), miként mesterséges kiválogatásra is a „folytonosan hasadó” kapcsolódás a *Matthiola*-nál (WINGE 1931). Besugárzott *Drosophila* populációban is kimutatható, hogy az életképesség, termékenység, fejlődési sebesség polygénjeinek mutálódásával a szelektálódásra megjavul a rátermettség (DOBZHANSKY és B. SPASSKY 1947).

Embergenetikai vizsgálatok beszámolója 40 előadásban szerepel a svédek-nél tartott kongresszuson.

A 30-as évek közepétől igen intenzív az öröklődő recesszív betegségek felderítésére, a heterozygota betegséghordozók felismerésére törekvés (allergiás állapot, A. S. WIENER-ék 1936; epilepsia, W. G. LENNOX, E. L. és F. A. GIBBS 1940; nemhezkötött retinitis pigmentosa, H. F. FALLS és C. W. COTTERMAN 1948). Kimutatnak kapcsolódásokat (L. H. SNYDER 1948), vizsgálják a vércsoportok genetikai összefüggéseit (A. S. WIENER 1944-től). Az emberi népességekben előforduló spontán mutációk gyakoriságára az első modern becsléseket HALDANE, M. GUNTHER és L. S. PENROSE (1935) adják meg. A pszichiatriai genetika is elkezdődik (T. SJÖGREN 1935).

Az 1948-as genetikai kongresszus megnyitójában a Nobel-díjas MULLER a „genetika diadalait” emlegeti — és egy hónap múlva egy moszkvai konferencián megvitatásra kerül „a biológiai tudomány állása”.

A népességek genetikai terheltségének általános gondolata HALDANE-től származik és 1950-ben MULLER kifejti a mutációs terheltségnek a populációk rátermettségét csökkentő hatását, LERNER pedig az egyensúlyban maradási biztosító genetikai homeostasist. Ugyancsak 1950-ben, a Genetika Aranyjubiléumán van áttekintő megemlékezés a MENDEL újrafelfedezése óta kibontakozott törekvésekről, elért eredményekről — világszerte, csak ott nem, ahol a „mutációs tehertől” nem tudott mentesítést nyújtani a perturbált genetikai homeostasis.

Az elmúlt 15 év alatt széles mezőnyön fejlődik tovább a genetika. Egyes, már régebben elkezdett utakon csak lassabban, nagyobb látványosságok nélkül, más újabb utakon viszont új gondolatok, nagy felfedezések diadalmas előretörésével. Mindegyre gyakoribbak a genetikusok nemzetközi találkozásai az öt évenként megtartott nemzetközi kongresszusokon, speciálisabb szimpozionokon, melyek közül a Cold Spring Harbor-ban tartottakon egymást követik a genetikai problémák megvitatása, de nemkülönben Oak Ridge és Brookhaven Symposiumain is (7. táblázat).

7. táblázat

Nemzetközi Genetikai Kongresszusok

- 1953 Bellagioban IX.
1958 Montrealban X.
1963 Hágában XI.

Nemzetközi Humángenetikai Kongresszusok

- 1956 Kopenhágában I.
1961 Rómában II.

Cold Spring Harbor szimpozionok

- 1950 Az ember eredete és evolúciója
1951 Gének és mutációk
1955 Populációgenetika
1956 Genetikai mechanizmusok
1958 Genetikai anyag kicserélődése
1959 Genetika és a XX. század darwinizmusa
1961 Sejtek szabályozó mechanizmusai
1963 Makromolekulák szerkezete és működése
1964 Embergenetika

Oak Ridge szimpozionok

- 1954 Genetikai rekombinálódás
1958 Szómás sejtek genetikája
1960 Emlősök genetikája
1962 Differenciálódás
1963 Makromolekuláris génhatások

Brookhaven szimpozionok

- 1955 Mutáció
1956 Genetika a növénynevelésben
1959 Genetikai elemek szerkezete és működése

A molekuláris genetika előretörése

Az utolsó 15 év genetikai eseményei filmszerűen peregnek. A gén és az allél fogalmak a genetikában alapvetőek és a „mi a gén” kérdésre választ adni törekvés sokban visszatükrözi a genetika történeti fejlődését is.

Kezdetben a *gén*, Mendel faktora, mint partikuláris egység szerepel, ami a mendelező sajátos jelleg kifejeződését meghatározza, az allél pedig annak a két alternatív — domináns és recesszív — állapotok egyikét jelenti, amelyben a gén előfordulhat. Már CORRENS (1910) felveti a mutabilis gén összetettsége lehetőségét, amit DEMEREC (1931) a locus kémiai természetével magyaráz. Miután SEREBROVSKY majd DUBININ (1927—29) az egy locuson belül talált crossover alapján feltételezik, hogy a gén külön funkcionális egységek lineárisan rendezett sorozatából áll és amit később ki is mutatnak (*Drosophila*, C. P. OLIVER 1940; M. M. és K. C. GREEN 1949; *Gossypium*, S. G. STEPHENS 1948; *Zea*, J. R. LAUGHAN 1948), a cis-trans komplementálási próba alkalmazásával

E. B. LEWIS (1951) felállítja a komplex locusok pseudoallelia elméletét. Ez az interalléles rekombinálódást kimutató mendeli próba a genetikai finomszerkezet elemzés leghatékonyabb technikája lesz.

A mikrobiális genetikai ismeretek egymás után gyarapodnak.

B. D. DAVIS (1949) penicillines, de különösképpen LEDERBERG-ék szelleges replika-technikája auxotroph mutánsok izolálására a baktérium mutációk vizsgálatát lendíti elő. Kimutatják az *E. coli* Hfr típusát (L. L. CAVALLI-SFORZA 1950), a stabil diploid heterozygotákat (M. ZELLE és J. LEDERBERG 1951). A transzformálásokban a penicillin és streptomycin rezisztencia (R. D. HOTCHKISS 1951—52), a DNS rekombinálódása (H. EPHRUSSI-TAYLOR 1951) kerül előtérbe. A *Salmonella*-nál N. D. ZINDER és J. LEDERBERG felfedezik a transzdukiót, először szűrlet alkalmazásával (1951) majd phaggal (1953), A. D. HERHEY és M. CHASE (1951) pedig a T_2 phagok rekombinálódásánál azok heterozygosisát. A phag kereszteződés és rekombinálódás populációgenetikai jellegét N. VISCONTI és DELBRÜCK (1953) fejtik ki.

W. HAYES (1952) kimutatja baktérium konjugáláskor a chromosoma egyirányú átvitelét, PONTECORVO az *Aspergillus* komplex locusait (1952) és a mitotikus rekombinálódást (1953).

1953-ban megjelenik a J. D. WATSON és F. H. C. CRICK híres DNSmodelje, ami mind a gondolkodást, mind a kísérleti beállításokat még ma is uralja. Ugyancsak 1953-ban van a IX. Kongresszus Bellagioban, ami áttekinti a genetika különféle irányai haladását és ahol GOLDSCHMIDT elnöki megnyitójában a „genetikai filozófiákat” fejtegeti.

1954 hozza az első vitathatatlan bizonyítékot a gén komplex jellegére, amikor DEMEREC kimutatja a funkcionális gének csoportosulását a *Salmonella* genomban. DNS-sel már kapcsolt markereket transzformálnak (J. MARMUR és HOTCHKISS), megismerik a *coli* λ phagja galactose regioját (M. L. MORSE), az átfedő és heteroduplex T_2 heterozygotát (C. LEVINTHAL). V. G. ALLFREY kimutatja a DNS közvetlen részvételét a proteinszintézisben és G. GAMOV közli „diamond kód”-ját.

1955-ben közlik CAVALLI-SFORZA és LEDERBERG praeadaptív mutációkat quantitative szelektáló technikájukat és J. LEDERBERG ismerteti a rekombinálódás mintaválasztó (copy choice) modeljét, C. C. LINDEGREN (1955), M. B. és H. K. MITCHELL (1954) pedig génkonvertálódási vizsgálataikat. Legjelentősebb S. BENZER T_4 rII phagmutánsok komplementálásával elért első kísérlete a DNS kémiája és a genetika áthidalására, ami a tradicionális génfogalomnak molekuláris kifejezésekbe átfordításához vezet.

1956-ban E. L. WOLLMAN, F. JACOB és W. HAYES kimutatják a *coli* chromosoma orientált áthaladását konjugáláskor és logikailag feltételezik a bakteriális chromosoma zárt körét. Izotóp jelzéssel nyomkövethető a phag DNS fél-konzervatív lemintázódása (LEVINTHAL), amely lehetőséget elméletileg fejtegetnek M. DELBRÜCK és G. S. STENT a McCollum Pratt Symposiumon,

ami az „Öröklődés kémiai alapját” a szerveződés legkülönbözőbb szintjein tekinti át, míg a Cold Spring Harbor Symposion a genetikai mechanizmusokat. Fontos felismerés, hogy egymást követő biokémiai lépéseket irányító gének megfelelő polarizált sorrendben lokalizáltak (DEMEREK és P. E. HARTMAN). Kiderül, hogy a dohánymozaik vírusa RNS- és nem DNS tartalmú (H. FRAENKEL-CONRAT), a *Paramaecium*-ban az antigén képződést szabályozó gének aktiválódását a cytoplasma átmenetileg rögzült állapota határozza meg (G. H. BEALE). Érdekesekek az óriási chromosomák sajátos, lokális átmeneti fellazulásainak (puff) összefüggése a differenciálódás folyamán időzített génhatásokkal (W. BEERMANN).

A kibernetika és információ elmélet új fogalmainak a hibridálódása a genetika klasszikus kifejezéseivel 1957 körül kezdődik el és ezt a genetikai informálási elméletet M. WESTERGAARD (1957) úgy fogalmazza meg, mint „a partikuláris génekben hordozott genetikai informálás specifikusságának (vagy talán helyesebben az informálás potencialitásának) a szülőkből az utódokba átvitele mechanizmusának a kérdését”. Ma már sokszor csak genetikai kódról, genetikai információról, annak átbetűzéséről meg átfordításáról esik szó, a génhatás és génműködés „elavult” kifejezésnek tűnnek. Jogosan kifogásolja azonban MULLER (1960) a genetikai információ kifejezés általános használatát ott is, ahol a genetikai sajátosság (specifikusság) tradicionális kifejezés a megfelelőbb. Vitathatatlan azonban, hogy az információ elmélet új fogalmai mentesültek az olyan értelmi leszűkítésektől, amelyek egyes régi fogalmak szóhasználatához ma már hozzátartoznak és éppen ezért nagyban elősegíti számos genetikai jelenség világosabb felismerését, amiért a genetikusok már kezdettől fogva felismerték a pusztá szóhasználaton túlmenő jelentőségét.

1957 adja a molekuláris genetika centrális dogmájának legelső kísérletes igazolását a génnek a haemoglobin molekula aminosav sorrendjét meghatározó szerepe felfedezésével (V. INGRAM), amit a sarlós sejt variánsnál L. PAULING-ék már 1949-ben feltételeztek.

1958-ban két szimpozion is tárgyalja a genetikai mechanizmusokat, a rekombinálódást; M. MESELSON és F. W. STAHL bemutatják a baktérium DNS fél-konzervatív lemintázódását, új mutagének kerülnek bevezetésre (nitrit, H. SCHUSTER és G. SCHRAMM; bromuracil és egyéb analógok, S. ZAMENHOF, S. GREER), T_4 phagnál kimutatják a nagyfokú negatív interferenciát (N. CHASE és A. DOERMANN) és bevezetik az episoma fogalmat (F. JACOB és E. L. WOLLMAN). 1958-ban a molekuláris genetikában elért eredményeiért kap Nobel-díjat B. G. BEADLE és L. TATUM „azért a felfedezésért, hogy a gének specifikus kémiai folyamatok szabályozására hatnak”, továbbá J. LEDERBERG „a baktériumok genetikai rekombinálódásának és a genetikai anyag szerveződésének felfedezéséért”.

1959 jelentős eredménye E. FREESE molekuláris magyarázata a mutáció mechanizmusáról, F. JACOB és A. CAMPBELL feltevése a lysogen baktérium

immunitását biztosító represszor anyagról, I. MIYAKE és DEMEREC kimutatása az *E. coli* és *Salmonella* hibridálásáról.

1960-ban jelenik meg JACOB és MONOD operon modelje és ettől kezdve, további módosulásokkal, rendező elvként értelmez számos addig zavarosnak tűnő jelenséget, vezet el valószínűsíthető mechanizmusok feltételezésére, azok kísérletes bizonyítására. Az operon model alkalmazását génhatások mechanizmusának molekuláris magyarázatára (rezisztencia, F. X. LAUBSCHER 1963; fejlődést szabályozó „cascade repression”, C. H. WADDINGTON 1962) azonban a magasabbrendű szervezeteknél nagyon is jogosult fenntartással elfogadni (G. S. STENT 1963). A polaron model szerint (P. LISSOUBA és G. RIZET 1960) a chromosoma egy egységén belül a rekombinálódás polarizált, amire a szervezettebb chromosomák radioautographiás képe is utal (A. LIMA-de-FARIA 1961).

A mikrobiális rendszerek gén kölcsönhatásainak vizsgálatában a független supressor locusok felismerése, majd az indukálható enzimeképzés (J. LEDERBERG 1951) genetikai elemzésével feltételezett represszor (A. B. PARDEE-ék 1959) jelentenek nagy előre haladást. Supressor mutációkkal értelmezhető egy génnek ismételt „előre-vissza” mutálódása, a mutánsok revertálódása; az allél-specifikus (S. BENZER és S. P. CHAMPE 1961) vagy a génen belüli supressor (A. GAREN 1961) részben igazolt, részben még sejtés.

A következő években a mikrobiális genom körkörösségének feltételezése igazolódik (*T*-phag, H. M. FOSS és F. W. STAHL 1963) és J. CAIRNS (1963) ragyogó technikával mutatja be az *E. coli* cirkuláris chromosomáját és annak lemintázódása menetét. A komplementálási technika alkalmazásával az élesztő (W. P. CASTELLO és E. A. BEVAN 1964), a *Salmonella* (DEMEREC 1964), a *coli* (A. L. TAYLOR-ék 1964) kapcsolódási térképét igen részletesen megszerkesztik és különösen látványos a T_4 phag térképén a gén-sorrend pontos megegyezése, azoknak az életoikluson belüli aktivitásuk idejével (R. S. EDGAR és R. M. EPSTEIN 1963).

A genetikai kód kérdése, a DNS bázisai sorrendjében rögzített genetikai specifikusság, meglepő rövid idő alatt lényegében tisztázódik vad és mutáns proteinek aminosav elemzésénél a kolinearitás kimutatásával és specifikus mutagénnel revertálásokkal (F. C. H. CRICK és S. BRENNER-ék 1961, C. YANOFSKY 1961, H. G. WITTMANN 1962), szintetikus polynucleotidokkal stimulált in vitro protein képzéssel azaz „in vitro genetikai dekódolással” (M. W. NIRENBERG és J. H. MATTHAEI 1961, P. LENGYEL és S. OCHOA-ék 1961). A genetikai kód általános érvényessége valószínűsíthető in vitro rendszerekben (I. B. WEINSTEIN és A. N. SCHECHTER 1962) vírusoknak bacillus (P. ABEL és T. A. TRAUTNER 1964, K. BAYREUTHER és W. R. ROMIG 1964) vagy növényi sejtben (SANDER-ék 1964) szaporodásából. A DNS homológián alapuló hibrid molekula képzés új technikát nyújt evolúciós rokonsági fokozatok megállapítására, bakteriumoknál (J. MARMUR-ék 1963), de magasabb szervezetségűeknél is (B. H. HOYER,

B. J. McCARTHY és E. T. BOLTUM 1963). A DNS kettős szerepe közül az egyik, egy fehérje specifikusságának kialakítása, nagy vonásaiban tisztázott; a másik szerepének, önmaga lemintázódásának és egyben a mikrobiális genom replikálódásának a kérdése még mindig a vizsgálatok középpontjában áll (A. KORNBERG 1959, H. YOSHIKAWA és N. SUEOKA 1963, T. NAGATA 1963, K. G. és C. LARK 1964, E. A. ADELBERG 1963).

Az utolsó 15 év mozaikszerűen és hiányosan felsorolt genetikai eredményei bemutatják, hogy a makromolekulák nagyságrendjében a szerkezet és folyamat megismeréséhez a szellemes, nem egyszer merőben spekulatív elképzelések, de emellett a kifinomult módszerek, újabb és újabb vizsgálat sorozatokat indítanak el. Ezekről valóban remélhető, hogy mind a genetikai anyag finom szerkezetének, mind az elsődleges génhatásoknak az ismerete a közeljövőben a valóságot fogják visszatükrözni. Azonban a molekuláris genetikának gyors előretörése és ragyogó teljesítménye nem jelenti, hogy a genetika többi területén ugyanekkor lényeges fejlődés nem ment végbe. Erről tanúskodik az 1958-as montreali kongresszus, amelyen a mutagenesis és a sugárzások genetikai hatása, a cytogenetika, a populáció- és evolúció genetika kérdései külön-külön a molekuláris és mikrobiális genetikával megközelítően azonos előadással szerepel. A genetika fő területein a kutatásoknak ez a megoszlása lényegében változatlan az 1963-as hágai XI. Nemzetközi Genetikai Kongresszuson is, azzal a módosulással, hogy az embergenetika is felsorakozik az öt fő genetikai problémakör közé.

Embergenetika

Lenyűgöző az a bámulatos haladás, amit az embergenetika az utolsó évtizedben tett meg elméleti és alkalmazási területén egyaránt. A kizárólag mikrobiális genetikai eredményeket figyelemmel kísérők előtt olykor lekicsinyelt lehet az embergenetika egészen kevés egyedszám alapján kivitelezett családfa kutatásra alapuló öröklődésment vizsgálata. Jóllehet éppen az embergenetika nyújtott páratlan kezdeményezést a molekuláris genetika kialakulásához, a haemoglobinok, plasmaproteinek genetikai variánsai vizsgálatával. Ez egyben nagy előnyt is jelent, mivel az elsődleges génhatás közvetlen terméke, a protein vizsgálható és nem enzimhatás változásából kell a génhatásra visszakövetkeztetni, miként igen sok vizsgált mikrobiális rendszerben.

Abnormis haemoglobinok aminosav sorrendjének megállapításából a gén evolúciójára lehet következtetni. Nem-homológ crossing-over-rel létrejött kettőződés új haemoglobin variánsokhoz vezet (C. BAGLIONI 1962), és levezethető a chromosomán fellépő mutációk megoszlása (V. M. Ingram 1961), különféle gerinces fajok közt kimutatható aminosav sorrendi homológia alapján az ősi haemoglobin lánc divergálódása (G. BRAUNITZER-ék 1961), sőt evolúciós időszámítás is megkísérrelhető (E. ZUCKERKANDL és L. PAULING 1962).

A heterozygoták hibrid molekuláinak kimutatása (AB anyag, W. T. J.

MORGAN és W. M. WATKINS 1956; haptoglobin, O. SMITHIES-ék 1956) közelebb visz a népeségek biokémiai polymorphismusa megértéséhez. A csoport-specifikus Gc vegyület felfedezése e tekintetben különös jelentőségű (H. CLEVE és A. C. BEARN 1962). Gyakorlati vonatkozásban pedig igen értékes, főleg az enzimopathiak korai diagnosztikáját tekintve, a genetikai proteini abnormitások kimutatása (O. SMITHIES 1955, H. M. KALCKAR 1956).

A dróg hatásokban résztvevő genetikai mechanizmusok vizsgálata a pharmacogenetika új iránya (A. G. MOTULSKY 1957, W. KALOW 1962).

Az emberi *népeségek* kvantitatív genetikai jellemzésénél a géngyakoriságok felmérése mellett a rekurrens mutációk gyakoriságának megállapítása van előtérben (H. NACHTSHEIM 1954, F. VOGEL 1955, L. S. PENROSE 1955, J. F. CROW 1956, N. E. MORTON 1959). A géngyakoriságbeli változások értékeléséhez szükséges ismerni a genetikai variánsok darwini rátermettségét (A. G. MOTULSKY, WARKMAN 1963), ami eddig még csak néhány esetben valószínűsíthető (A. D. ALLISON 1954, PARDER 1964). Az emberpopulációk genetikai kérdései: a genetikai terheltség (N. E. MORTON 1959), izolálódások, illetve népkéveredések (kivándorlás, áttelepítés) alkalmával az új környezet hatása a népesség genetikai összetételére (A. G. MOTULSKY 1960, J. F. CROW és N. E. MORTON 1960, A. G. STEINBERG-ék 1964).

1932-ben HALDANE felveti, majd J. T. PATTERSON és G. BONNIER, 1933-ban pedig J. W. GOWEN, hogy az ember *sexualis* aberrációinál *chromosomális rendellenesség* fennforoghat. A mongolizmusnál ilyen vizsgálat szükségességét P. J. WAARDENBURG (1932) is említi, sőt C. B. DAVENPORT (1932) vizsgálatot is kezdeményez, de T. S. PAINTER semmit sem tud kimutatni. Abnormis Rh konstitúciónál deletiót találnak R. R. RACE és R. SANGER (1950). De a citogenetikai vizsgálatok kezdetét a „sex chromatin body” megtalálása (H. BARR és E. G. BERTRAM 1949) és a pontos chromosomaszám megállapítása (J. H. TJIO és A. LEVAN 1956) jelentik. Ettől kezdve hihetetlen gyors és meglepő a fejlődés; 1959-ben a humán idiogramot tisztázzák (A. LEVAN, É. H. Y. CHU és N. H. GILES) és az 1960-as denveri nemzetközi standard nomenclatura a karyotypus elemzéseket egységesíti. Közben a vizsgálati technika finomul és meglepő gyorsan derítenek fel chromosomális rendellenességet *sexualis* abnormitásokkal, congenitalis defektusokkal, szellemi károsultságokkal stb. összefüggésben (Klinefelter syndroma trisomiája, J. LEJEUNE-ék 1959; Turner syndroma trisomiája, C. E. FORD-ék 1959, az első esetek). A különféle rendellenes aneuploid és mozaik típusok felismerése minél korábban a mai klinikai gyakorlatban elsődleges feladat. M. F. LYON (1961) feltevése alapján az X chromosoma megkésve kettőződik, ami H³-jelzéssel szépen kimutatható (J. H. TAYLOR 1960, J. ROWLEY-ék 1964) és amivel X-syndromák is felfedezhetők (J. J. YUNIS 1965).

A „modern” humángenetikai irányok mellett nem lebecsülendők a familiáris esetekben „csak egyszerű” öröklődésment vizsgálatok. A mendelezés

és kapcsolódások felderítése továbbra is a klinikai gyakorlatnak nyújt nélkülözhetetlen alapot. Azonban még mindig csak kevés igazolt kapcsolódás ismert (X chromosomában színvaktság—G-6-PD—Xg^a, R. R. RACE 1962; autosomában Rh—elliptocytosis, S. D. LAWLER és M. SANDLER 1954, Lu—Secretor, J. MOHR 1951 stb.).

Populációgenetika — Evolúciógenetika

Kevésbé látványos a populáció- és evolúciógenetika előrehaladása, művelése sem könnyű, s bár ezért ma még csak keveseket érdekel, mégis ez a jövőben kialakuló két genetikai főirány egyike. A populációgenetikának leíró matematikai iránya modellekkel elemzi az evolúció egyes folyamatait, a biometriai genetikai irány ezeket analizálással közelíti, a kapcsolódási viszonyokat és mendeli hasadásokat, gradalis jellegek öröklődését értékeli.

A populációk dinamikája leegyszerűsítésével a *modellek* genetikai változásokat előre jeleznek, bár matematikailag egy vad populáció konkrét részletei előre nem állapíthatók meg. Az így feltételezett genetikai sodródást (drift, S. WRIGHT 1948) csak később mutatja ki H. L. CARSON (1952) a természetben. A kiválasztódás leegyszerűsített három elméleti lehetősége: a szélsőséges variánsokat kiküszöbölő (stabilizáló, D. S. FALCONER és A. ROBERTSON 1956), illetve azoknak kedvező (felbontó, disruptív, C. H. WADDINGTON 1954, J. M. THODAY 1959), valamint a középértéket eltoló (irányító, lineáris, J. L. LUSH 1945, K. MATHER 1949) kiválasztódás. Ez az elméleti irány elektronikus számológépekkel ma már 20—50 nemzedék menetében nyomon kíséri a genetikai terheltségek következményét, a szelekcióra bekövetkező változásokat (A. S. FRASER 1957, R. C. LEWONTIN 1960); megszívlelendő azonban K. MATHER intelme: „ne engedjük, hogy a matematikai érvelésre a biológiai realitás előtt elvakuljunk”.

A *kísérletes irányzat* a populációk polymorphismusa mibenléte és kialakulása vizsgálatában kideríti, hogy a vad *Drosophila* populációban csaknem minden egyed igen sok locusára heterozygota, ezek a kiválasztódás szigorát könnyebben átvészeli és főleg inverziók kiegyensúlyozottan fenntartják ezt a történetileg kialakult euheterosist (DOBZHANSKY 1952) és így biztosítódik a populációnak környezetéhez jobb hozzáidomulása. Az egyed fejlődésének a környezeti feltételek változásai ellenére zavartalan menetét a fejlődési (élettani) homeostasis (I. M. LERNER 1954), ill. a fejlődés „kanalizálása” (WADDINGTON 1942) teszi lehetővé. A fejlődés megfelelő szakaszaiban aktiválódó ún. átváltó (switch) gének kivédik a környezeti behatások felborító törekvését és így képes az egyed a helyi feltételekhez specifikusan hozzáidomult phaenotypusát kialakítani (C. A. CLARKE és P. M. SHEPPARD 1960). A fejlődési flexibilitás (MATHER 1953, THODAY 1955) genetikai alapjának tekinthető az erőteljesebb

fejlődésű heterozygota egyedek vizsgálata alapján a superdominancia, ami monogénesen megalapozott heterosis hatást eredményezhet (H. STUBBE 1953, A. HAGBERG 1953). Mivel egyes génhatásoknál kimutatható a kapcsolódó polygénektől befolyásoltság (S. C. és E. W. REED 1950, J. A. THOMPSON 1961, S. POLIVANOV, 1965), felmerül az a lehetőség, hogy a superdominanciát nem egyetlen locus alléljai közötti, hanem supergének közötti kölcsönhatás eredményezi (P. A. PARSONS és W. F. BODMER 1961).

A polygének nagyfokú mutabilitását (A. A. BUZZATI-TRAVERZO 1955, G. F. SPRAGUE 1960) a kísérletes besugárzások megerősítik (R. E. és S. SCOSSIROLI 1954—55). A természetes kiválasztódásra formálódnak a kiegyensúlyozott polygén-komplexek, a supergének, amelyekben módosító hatású gének kapcsolatosan felhalmozódnak és a fejlődés menetében átváltásokkal irányítják az adaptív phaenotypus kialakulását. A kapcsolódásoknak egyébként is jelentős a szerepük a populáció változásokban az egész szelekció menetére (M. KIMURA 1956, R. C. LEWONTIN és K. KOJIMA 1960, W. F. BODMER és P. A. PARSONS 1962). Így alakulhat ki gyors evolúcióval az *Enterobacterium*oknál az RTF episoma is (T. WATANABE 1963).

A populáció szintjén megnyilvánuló heterozygota fölénynek superdominanciávalmagyarázatát (A. B. da CUNHA 1953, DOBZHANSKY 1957, B. WALLACE 1957), mivel a legtöbb új mutáns kedvezőtlen MULLER és R. FALK (1959—61) elvetik, viszont WALLACE (1955) kimutatja, hogy *Drosophila* populáció besugárzásakor új mutációkkal a heterozygosis és az életképesség is fokozódik.

Az egyedek egyszerű heterozygosisa a „luxuria”-val a populáció biológiai sikeréhez hozzájárul (H. L. CARSON 1958) és így bizonyos kezdeti előnyükkel képesek tovább integrálódni. Ez a koadaptálódás (DOBZHANSKY és WALLACE 1953) vezet el a génkomplexek kiegyensúlyozódásához, amit aztán chromosoma szerkezeti átrendeződések biztosítanak. Kiválasztódással így alakul ki az euheterosis; ez a kiegyensúlyozott heterozygota egyensúly a további nemzedékekben is fennmarad. A koadaptálódás kialakítja a heterozygotákban tárolt genetikai flexibilitás és a polygén rendszerben tárolt stabilitás közti kompromisszumot (CARSON 1958). Az egész populációnak ez a tovább integrálódással való autoregulálása a genetikai homoestasis (LERNER 1950), amivel a populáció genetikai összetételét hirtelen környezeti változások ellenére optimális egyensúlyban fenntartja. Ez a dinamika adja a környezethez való darwini relatív hozzáilleszkedési képességet: a rátermettséget (fitness), amivel a populáció képes életben maradni és szaporodó utódokat létrehozni.

Olykor különleges környezeti behatásokra a populáció közvetlen adaptálódással megváltozik, bizonyos genotypusok megnyilvánulása specifikusan kiváltódik. Ez a „genetikai asszimilálódás” (WADDINGTON 1953, K. G. BATEMAN 1959), amivel kialakulnak melanin alakok (H. B. D. KETTLEWELL 1956), insecticid rezisztens alakok (D. J. MERRELL és J. C. UNDERHILL 1955, C. OSHIMA 1958). A genetikai asszimilálás mechanizmusa nem a szerzett tulaj-

donságok öröklődésénél elképzelt lamarcki adaequat adaptálódás, hanem a penetranciát módosító szelekciójával polygén rendszerbeli változás (R. D. MILKMAN 1960). Közvetlen kiválasztódással alakul ki a polymorphismus is, amivel heterozygota fölény nélkül történhetik adaptálódás sok környezettanilag eltérő lakóhelyhez (H. LEVENE 1953, F. C. CROW 1957). A környezet és hozzáidomulás együttes vizsgálata az ökológiai genetika tárgyköre (E. B. FORD 1964). Kisméretű és izolált populáció nem adaptív kiválasztódása a genetikai sodródás, ami kísérletes populációkban (W. E. KERR és S. WRIGHT 1954) és természetesebben (H. L. CARSON 1952, DOBZHANSKY és O. PAVLOVSKY 1957) egyaránt előfordul.

A populáció változások vezetnek el a populáció rendszerekhez, amelyekben elszigetelődéssel alakulnak ki lokális klíma-raszok, ökotípusok, jelentéktelennek tűnő mutációk felhalmozódásával (W. M. HIESEY 1964), bár olykor nagy mutációs lépések is fellépnek (A. GUSTAFSSON 1954, W. GAJEWSKI és W. PRAŽMO 1964). Izolált populációk egymással kereszteződése génbeszivárgást (E. ANDERSON 1949) vagy hibrid rajokat (C. G. SIBLEY 1950, E. G. BOBROV 1964) eredményez. A chromosomalis polymorphismus (M. J. D. WHITE 1954, C. D. DARLINGTON 1956), a karyotypus evolúció (G. L. STEBBINS-ék 1953, H. KIHARA 1954) nyomon követése felderíti a genetikai rokonsági összefüggéseket, mert KIHARA szerint „A föld története annak rétegeiben van megírva, az élő szervezetek története a chromosomába van beírva”. Így halad az evolúció a fajképzéshez, a populációk fajjá alakulásához.

„Az evolúció technológiájával foglalkozó populációgenetika ma már elérkezett oda, hogy az evolúció-genetikának mai neodarwinista elmélete szerint az evolúció fő mozgatóit többé-kevésbé ismerjük, tudjuk, hogy sem mutáció, rekombinálódás, sem a kiválasztódás és izolálódás nem elégséges egyedüli ok, hanem mindezek egymást kiegészítik” (WADDINGTON 1963). A darwini szelekciós gondolat a kísérletes vizsgálatok alapján új megvilágításba kerül és ezt a mai neodarwinizmust foglalta össze a DARWIN centenáriuma alkalmából tartott szimpozion a „Darwin utáni evolúció”-ról és az evolúció mechanizmusainak jó szintézisét adják W. F. BLAIR (1961), P. H. DAVIS és V. H. HEYWOOD (1963), T. DOBZHANSKY (1955), V. GRANT (1963), E. MAYR (1963), I. I. SCHMALHAUSEN (1949), G. L. STEBBINS (1950).

*

100 év alatt hatalmasan kifejlődött és a legkülönbözőbb tudományterületekre is szétágazódott a genetika. Egyes kérdésekben már előttünk áll a valóságot megközelítő kép, másokban még mindig nem sikerül megoldást találni. Miként más tudományok területén, úgy itt is vannak divatok, kibontakozó új irányok, melyek a ragyogó eredmények diadalmenetében pillanatnyilag úgy tűnnek, hogy az egész genetikát uralják. A túlzott specializálódás és a távolabbi területekről hiányos tájékozódás pedig gyakran vezet el oda, hogy

a más területek eredményeit elfogultan, sőt lekicsinylően értékelik. Ebből adódik, hogy az utóbbi időben is gyakran hangzik el, napjaink molekuláris genetikája a jövő valódi genetikája és a klasszikus génfogalom is, miként a mendeli 3:1 számarány is már idejét múlta. Sőt nem egyszer még a genetika területén vizsgálódó is összetéveszti a genetikai ismeretet a genetikai szemlélettel.

A genetika haladását MENDEL óta eltelt 100 év alatt egyre nehezebb világosan áttekinteni. Különösen mióta a különböző területek vizsgálatai mind-egyre jobban egybefonódnak. Ha most MENDEL alapvetése után 100 évvel a genetika helyzetéről képet akarnánk kialakítani, talán helyes, ha azt nézzük meg, hogy mit tudunk a genetika alapkérdéseiről 1965-ben, ezek alapján miként történik a fejlődés megismerésének genetikai megközelítése és hogy hogyan érvényesülnek MENDEL alaptételei a szerveződés hierarchikus szintjein.

A genetikai anyag és szerveződése

A genetika egyik alapkérdésére: mi az öröklődés anyaga s milyen a szerveződése — ma már részben választ tudunk adni.

Bebizonyított, hogy az öröklődés anyagi hordozója a DNS, kivételesen RNS, és ez biztosítja a genetikai kontinuitást. A DNS két működése közül az egyik: lemintázódással genetikai sajátosságát az utódokba átvinni, a másik: ezt a genetikai információt a sejtnek, elsősorban a cytoplasmának átadni, ahol a sejtműködések többsége végbemegy és ahol a proteinek minőségét a genetikai informálás determinálja. Ez a genetikai jellemzés a genetikai kódban van rögzítve, amit a bázispárok háromtagú csoportjai képviselnek.

A baktérium és a phag primitív genomja egyszerű DNS kettős helix, a magasabb szervezettségűek bonyolult chromosomájának szerkezete viszont még alig ismert; valószínűsíthető a kettős fonalpárok hierarchikus rendjében szerveződöttség (D. STEFFENSEN 1959), ahol az elemi egység szintén a DNS kettős fonala, de aminek kontinuus lefutása a chromosoma hosszában nem valószínű (E. FREESE 1958, C. H. UHL 1965). Az erősen spekulatív chromosoma szerkezeti modellekben a bakterium-phag genomok valószínűsíthető molekuláris mechanizmusai vannak extrapolálva. Így emlőssejtek DNS-ében szintén kör kialakulást vélnek (Y. HOTTA-ék 1965), és feltételezik *Neurospora*-nál (A. M. KAPULER és H. BERNSTEIN 1963) sőt a *Zea* komplex *waxy* locusánál is (O. E. NELSON 1962), bár *Drosophila*-nál nem igazolható (A. CHOVIK-ék 1965).

A DNS lemintázódásának phagnál molekuláris szinten kimutatott félkonzervatív módjához hasonló a mitotikus chromosoma kettőződése (J. H. TAYLOR-ék 1957). Viszont a meiotikus chromosoma a *coli* kettős helix-párból álló „biuniális”-ához hasonlóan (L. F. CAVALIERI és P. H. ROSENBERG 1961)

konzervatív replikálódást mutat; feltehetően a párosodott szerkezettel szemben az aleggységek megoszlása konzervatív (H. BERNSTEIN 1964). A crossing-over és a rekombinálódás mechanizmusában még alig valami a biztosan ismert. Számos meggyőző feltételezés van a primitív chromosoma rekombinálódásáról és génkonverzióról (R. HOLLIDAY 1964) s ezek alapján a szervezettebb crossing-over mechanizmusról a modellek egymást követik (H. L. K. WHITEHOUSE 1963, C. H. UHL 1965). De arra, hogy mi is végeredményben a crossing-over, a rekombinálódás folyamata és általános érvényű mechanizmus létezik-e, még mindig nincs válasz (G. PONTECORVO 1963, M. WESTERGAARD 1964).

Az öröklődés anyagi alapjának szerveződéséről kialakult képünk kibővül azzal, hogy genetikai informálást a DNS nemcsak a chromosomába szerveződött képviseli, hanem azzal hol integráltan, hol független állapotban jelenlevő episomában is (A. CAMPBELL 1962, T. WATANABE 1963) és hogy a nem-chromosomal öröklődésnél a determinánsok a plastid, mitochondrion és kinosoma DNS-sel azonosítható (L. SAGAN és S. SCHER 1961, E. H. L. CHUN 1963, H. SWIFT 1964, G. R. SEAMAN 1964). Túl korai azonban a baktériumok episomalis szerveződését a virágos növények kontroll-rendszerére (B. McCLINTOCK 1951) és paramutációjára (R. A. BRINK 1956) csak egyszerűen alkalmazni.

Arra a kérdésre, hogy mi a *gén működése*, az első lépésben miként alakítja ki az elsődleges génterméket, részleges választ szintén tudunk adni. A génműködés legelső lépése a „centrális dogma” szerint specifikus RNS-ek közvetítésével egy protein molekula sajátos jellemzése. Az izozimek felismerése óta mind több esetben kimutatnak allélok vagy nem-allélok együttes vagy független hatásával képződő hibridenzimeket (C. L. MARKERT és F. MULLER 1959, J. M. ALLEN 1961, D. SCHWARTZ 1962, J. G. SCANDALIOS 1964).

A chromosomában a gének térbeli viszonyainak kimutatására alkalmazott komplementálás a baktériumok és phagok bámulatosan finom részletű genetikai térképét szolgáltatják. De nemkülönbén finoman felbontott már a *Drosophila* egyes cistronja is (A. CHOVIK-ék 1964), ahol a pontmutáció mellett még apró inverziók is figyelemmel kísérhetők (G. DORN és A. B. BURDICK 1962).

A klasszikus *gén fogalom*, mint a rekombinálódás és funkció tovább fel nem osztható legkisebb egysége, a pseudoallelia felismerésével ugyan módosul, de továbbra is a genetikai működés egységét jelenti, amelyen belül rekombinálódással mutációs pontok elkülöníthetők. A cistron fogalom bár értékes, főleg a finomszerkezet megismerésénél, mégsem helyettesíti a génfogalmat. A magasabb szervezetségűek biológiailag túl bonyolultak a gén finom részletei felderítéséhez, a mikrobiális rendszer mai modelje viszont túl egyszerű és aligha alkalmas egy sejtnek a genetikai rendszertől szabályozott bonyolult reakciói magyarázatához. Még nagyon sok ismeret szükséges egy olyan gén model kialakításához, ami hasonlítana akár a *Drosophila*-nál már régebben

kidolgozott, szélesebb öröklődő mechanizmusok modeljéhez (M. DEMEREC 1963). Bár a génlocus a chromosoma szelvényére kiterjedő, komplex szerkezet, mégis a gén kifejezés, mint a genetikai anyag egy partikuláris része, ami a mendeli szabályok szerint egy sajátos jelleg kifejeződését meghatározza, a további használatra igen alkalmas, különösen olyan időkben, amikor az elgondolások elég gyorsan változnak. Mert a „gén” már oly nagyon sok különféle fogalomnak az evolúcióját túlélte (W. HAYES 1964).

Szervezetek genetikai szabályozása

Az élőlények alapvető jellegzetessége a szerveződöttségük. Az egyszerű szervezetekben nincs elkülönült sejtmag, endoreticularis rendszer, a sejt-működések közege eléggé közös és a genetikai anyag egyszerű DNS fonal. Viszont a szerveződöttségben bonyolult a belső differenciáltság és a genetikai anyagot hordozó chromosoma is. A biológiai szerveződöttség egymást követő fokozódóan bonyolultabb szintjei hierarchikus rendjében bármely szint elemi egységekből áll, melyek viszont rendszerek a megelőző alsóbb szinten. Mind-egyik szint egyaránt vizsgálható mint egész vagy mint a rendszer elemi egysége, de a teljes megértéshez mindkettő szükséges. Szerencsére eredménnyel vizsgálható egy magasabb szint már jóval az alsóbb szint elemi egységeinek teljes megismerése előtt.

Amíg a viszonylag primitív baktérium sejtben a rövid generációs időtartam alatt alig van lényeges epigenetikai differenciálódás, addig a soksejtűek szerveződöttségének kialakulása időben kinyúló és az epigenesis bonyolult szintjein megy végbe. W. ROUX fejlődésmechanikájának hatására már a korai fejlődés-genetikának is központi kérdése volt, a differenciálódás során miként nyilvánulnak meg a génhatások és a molekuláris genetika kibontakozásával ez újra előtérbe kerül.

A *génműködések szabályozása* nem azonos a gén, a chromosoma, a sejt, a szervezetnek egyedi és populációs szintjén. A baktérium környezetével közvetlenül érintkezve a hirtelen változásokhoz gyorsan alkalmazkodik, ezért sok a indukálható enzime; ez vezetett el az operon modelhez, amivel jól értelmezhetőek egyes elsődleges molekuláris szintű génhatások magasabb szerveződöttségűeknél is (mint a γ -globulin, antihæmophilia faktor vagy β -thalassæmia képződése; L. R. FINCH 1964, W. D. McLEISTER és J. B. GRAHAM 1964, E. ZUCKERKANDL 1964). De az operon modelt gyakran megkísérelték alkalmazni a legkülönbözőbb géntől szabályozott működésekre is; azonban a soksejtű szervezetek sejtjei környezetükkel nem közvetlenül érintkeznek s a külső megváltozásra gyors válaszadásuk nem szükséges. A molekuláris genetika új eredményeitől így megtévesztődve gyakori az a nézet, hogy a genetika leg-

alapvetőbb kérdéseinek tisztázása már nincs nagyon messze és olyan régi, de eddig kevés eredménnyel megközelített kérdés is, mint a gén működés, génhatás hamarosan meg fog oldódni. Kétségtelen, hogy van molekuláris szinten egy az összes előre közös és általános alapelv és nyilvánvaló, hogy van egy elsődleges „genetikai kód”. Sajnos a molekuláris genetika ezt a fogalmat szinte egészen kisajátítva csak leszűkített értelemben használja. Mert hiszen a nukleotid-sorrend alacsony kódszintjén csak az egyes aminosavak („betűk”) specifikálása történik, azok sajátos sorrendje ezzel még nem magyarázható, hanem a magasabb szerveződésű cistron „kódjával”, ahol ez az operációs egység a sorrendi viszonyában képviseli a specifikus informálást („szavakat”). Ez az evolúcióban jelentős szerveződési szint formailag helyezethatás, akár csak a különféle járulékos chromosomal szerveződések (pl. kontrol elemek) a „genetikai kód” magasabb szintjével. A magasabb fokon szerveződött egyed fejlődésében a hierarchikus dekódolás újabb bonyolult rendszereket alakít ki az alacsonyabb szintű rendszerből és ez újabb „kódokat” is teremt, tehát van a molekuláris genetikai kódnál magasabb szintű genetikai kód is (S. S. SAND 1965), sőt nem meglepő, hogy a soksejtűekben további egészen más, gyakran csak quasi-hereditær szabályozások is vannak (G. S. STENT 1963).

A fejlődés a géneknek megfelelő időpontokban bekövetkező „be- és kikapcsolódásából”, a génműködések átváltó sorozataiból áll. Erről a genetikai fejlődés szabályozásáról alig van valami rendszerező áttekintésünk; egy újabb szintézisnél a következőkből lehet kiindulni.

A differenciálódás menetében időzített génhatásoknak a chromosoma szerkezeti változásokkal összefüggését bemutatják a *Diptera*-k óriás chromosomáinak lokalizált sajátos fellazulásai, a puff-ok, mint funkcionális változások (W. BEERMANN 1958, U. CLEVER 1961).

Chromosomal szabályozás alatt áll a gének aktiválása és represszálása. A génműködés be- és kikapcsolódását elsődlegesen a chromosomán belül, annak spiralizálódásával összefüggő, mind a differenciálódás folyamán módosuló belső környezetre, mind a változó külső feltételekre különösen érzékeny „parachromatinos” folyamatok kondicionálják (R. A. BRINK 1964). A *Pellia*-ban felfedezett heterochromatin szakasról (E. HEITZ) a *Drosophila*-nál először tételezték fel, hogy az genetikailag inaktív (T. S. PAINTER 1929), mivel a mozaikosan tarka phaenotypust eredményező V-típusú helyezethatáskor egy heterochromatinos résznek az euchromatinos szakaszba áthelyeződésére ez utóbbi génjeinek hatása represszálódik, majd ez ismét eltávolítódva, a gének újra működnek (MULLER 1930). Heterochromatin hatásra a szomszédos szakasz spiralizálódása tömörül, így a DNS replikálódása akadályozott (G. T. RUDKIN 1963), ugyanígy a puff kialakulás is elnyomott (J. SCHULTZ 1964). Hasonló, csak átmenetileg stabilizált paragenetikai jelenségek a következők is. Heterochromatin hatására tömött felcsavarodás miatt gyakori az X-chromosomának non-diszjunctiója, ami a chromatidák megkésést

szétválásával trisomiahoz vezet (G. R. STADLER-ék 1965), továbbá a két X-chromosoma egyikének korai inaktiválódásával („lyonizálódás”) a nemhez kötött öröklődés tarka megnyilvánulásához. Chromosomal szabályozás van az úgynevezett labilis locusokban, a paramutáció jelenségeinél, ami irányított, de csak metastabil változást idéz elő (R. A. BRINK 1956, E. H. COE 1958, L. SANDLER és Y. HIRAZUMI 1961). Kevésbé specifikus és inkább csak alkalmi a kontrol-elemeknél megnyilvánuló, igen sajátos gén és represszálo chromosomarész közti reláció (B. McCLINTOCK 1956, P. A. PETERS 1960).

Az ilyen chromosomal szabályozásokban valószínűleg histon működik közre, ami a chromosomal DNS-t hidakkal összekötve „supercoiled” állapotban rögzíti, majd a hidak felszakadásával a histontól mentesült DNS kitekerődik és a specifikus locusok aktiválódnak (G. ZUBAY 1964). A *Hordeum* arginin-igényű mutánsában összefüggés van a histon és RNS szintézis csökkenése és a rendellenes differenciálódás között (R. T. WIJEWANTHA és G. L. STEBBINS 1964). A histonos gén represszálas-aktiválás nem azonos a molekuláris operon regulator hatásával és minden egyedi génszabályozást megelőz. A heterochromatizáló átrendeződés tehát az általános chromosomal folyamatot befolyásolja és csak ezt követően lehetséges az „orthochromatinos” szabályozás. Ez utóbbi igen specifikus egyedi génműködésre vonatkozik és az általános kétfázisos rendszerben, a gén és a cytoplasma szintjén egyidejű működésben nyilvánul meg (K. MATHER 1964).

A szervezet egyedi szintjén a genetikai szabályozás mechanizmusai felderítésében gyorsabb előrehaladás várható a növényeknél, mivel azok előnyösebben vizsgálhatók, mint az állatok, melyeknek epigenetikai vizsgálata nem sokat haladt előre. A rendes fejlődésmenetet a chromosomal genetikai rendszer és a cytoplasma celluláris szinten egymáshoz illeszkedett kölcsönhatása biztosítja. Bár a gének aktiválódását a cytoplasma konstitúciója is szabályozza, a chromosomal rendszer a fejlődés folyamán változatlanul megmarad. Teljes növények kialakíthatók az erősen differenciálódott, de totipotenseknek megmaradt *Sphagnum* hyalin sejtjeiből (E. ZEPF 1952), izolált phloema- vagy gyökérsejtből (F. C. STEWARD-ék 1958, E. D. EARLE és J. D. TORREY 1963). Sokszoros visszakeresztezésekben is a nemzedékeken át inaktívált genom változatlanul megmarad (O. RENNER 1922, F. von WETTSTEIN 1946). Egyes génlocusok az életciklus alatt aktív és inaktív állapotban lehetnek, sőt inaktív állapotban replikálódhatnak is, míg valamilyen agens hatására nem reaktiválódnak (D. SCHWARTZ 1963). A nucleo-cytoplasmás kölcsönhatások genetikai szabályozó rendszerében a plasma átmenetileg rögzült (steady-state) állapotának megfelelően lépnek fel génaktiválások bizonyos „anyai öröklődéseknél” (M. M. RHOADES 1933), plasmontól befolyásolt génhatásoknál (F. OEHLKERS 1940, E. H. BEALE 1954). Ha a nucleo-cytoplasma kölcsönhatás egymáshoz illeszkedése felborul, rendellenes differenciálódás következik be, sőt letális hatások is (E. HADORN 1948, H. GRÜNEBERG 1948), ami sejt-

mag átültetéseknél is jelentkezik (J. A. MOORE 1958). Ilyen nucleo-cytoplasmás kölcsönhatás az indukált enzimszintézis, ez azonban idősorrendiség nélküli, szabálytalan kontrolműködés, viszont a fejlődés folyamataiban szabályozott időzítetttség van (L. SZILÁRD 1960).

A fejlődés korábbi szakaszában termelt és felhalmozódott anyagok mint cytoplasmás hatások közreműködnek a későbbi differenciálódás genetikai szabályozásában. Egyszerű külső fizikai tényezők is közreműködhetnek ily módon, miként a hőmérséklet (A. KÜHN 1926, E. H. BEALE 1954), fényperiódusok (L. BAUER 1963), a primitívebb szervezeteknél egyszerű exogén anyagoknak is erős a morphogenetikai hatása (J. BRACHET 1961). Külső komplex szerves anyagok egészen sajátos fejlődést indítanak el, esetleg a genetikailag determinálttól teljesen eltérőt (gubacsok). Ugyanígy fejlődési irányváltozás következik be, ha izolált sejtömegek eredeti szövet-környezetükből kiemelődnek (A. E. De MAGGIO 1963), mivel a hasonló genetikai konstitúciójú környezetben biztosított a differenciálódás rendes továbbhaladása (R. H. WETMORE és J. P. RIER 1963), ami a szöveti környezettől függő génhatás szabályozásra utal.

A fejlődés genetikai irányítása megismeréséhez nem elég csak azt ismerni, hogy a kódolt enzimes reakciók mikor alakítják ki a morphologiai „terméküket”. A szöveti differenciálódás, az egész architektúra genetikai szabályozása felderítéséhez új megközelítési utak: a magorsó iránya, a mitosisok gyakorisága és a kezdemények alak-kibontakozása közötti összefüggések elemzése (E. A. YACIL és G. L. STEBBINS 1963, D. E. FOARD és A. H. HABER 1961), a sejten belüli polarizáltság és a cytoplasma differenciáltsága (E. BÜNNING és F. BIEGERT 1953), de nemkülönben a sejtosztódások intercelluláris kölcsönhatásainak felderítése.

A szervezetek fejlődésük előrehaladásával a külső hatások ellenében mind hatékonyabban pufferolódnak, ez a genetikailag szabályozott *fejlődési homeostasis* biztosítja a stabilitást (G. J. PAXMAN 1956). Ha a külső hatások szigora az utódokra is áterjedő morphogenetikai változást idéz elő, a phaenokopia vagy tartós módosulás fellépésével látszat öröklődés alakul ki, ahol a nem-chromosomális öröklődéssel a határ sokszor elmosódik.

Az egyedek magasabb szerveződése szintjén, a populációban a *genetikai homeostasis* szabályozza az optimális egyensúlyban maradási, a környezethez legjobb beilleszkedést. De itt is a környezeti hatások szigora kiválthat átmenetileg adaptív phaenokopiát, ami aztán genetikailag „asszimilálódhat” és így a populáció génállományában rögzül. A populációnak is megvan a sajátos „genetikai kódja”, amely alapelvben hasonló, mechanizmusai-ban merőben eltérő a mikrobiális rendszerek molekuláris „genetikai kódjától” (I. I. SCHMALHAUSEN 1959).

A genetikai kódot és a szabályozó mechanizmust a szerveződés hierarchikus rendjén végig követve, kialakul az *integrálódó kontinuitás* képe a molekula-

láris genetika — organizációgenetika — populáció- és evolúciógenetika hierarchiájáról.

A molekuláris genetika, WESTERGAARD fogalmazásában, arra törekszik, hogy megmagyarázza a biológiai folyamatokat, annak ismeretével vagy vélt ismeretével, amit bizonyos makromolekuláknak a szerkezetéről, szintéziséről, fizikokémiai sajátosságairól és az élő sejtben lokalizálódásáról tudunk. A cytológia és genetika egymásra vonatkoztatott tanulmányozása, azaz a klasszikus cytogenetika (C. R. BURNHAM) korábbi analizáló periódusának „formális” vizsgálataiba új perspektívák nyomulnak be (B. P. KAUFMANN 1960). A fejlődés során időzített specifikus génhatásoknak az organizálódás menetében a chromosoma szerkezeti és viselkedési változásokkal összefüggése egyidejű mikroszkópos és biokémiai vizsgálatai új utakat kezdeményeznek a molekuláris szintű vizsgálatok további kiszélesítésére. A genetika általános kérdései nézőpontjából így elkerülhetetlenül, a haladás útján, a mai molekuláris genetika a modern cytogenetikával integrálódik. A genetika egységén belül a jövő kibontakozó főútjain pedig a molekuláris genetika újabb probléma felvetései és a modern cytogenetika új megközelítései révén az organizációgenetika útjára terelődnek, mivel érdeklődésük mindinkább a szerveződésnek magasabb szinten kibontakozására irányul: a klasszikus genotypus-phaenotypus fogalmi elkülönítéseknek megfelelően hogyan történik a genotypus, mint reakció norma által megszabott lehetőségeken belül a phaenotypus teljes organizáltságának kialakulása.

A mendeli öröklődés 1965-ben

A klasszikus mendelizmus kezdetén BATESON írja, hogy „egyik szemünk mindig az evolúció kérdésére figyel. Egy ideig talán helyesebb, ha kutatásainkat a gén-élettan közvetlen kérdéseire, az öröklődés törvényeire, a variációk sajátosságára irányítjuk és elhalasztjuk az eredmények alkalmazását tágabb kérdésekre, melyek megfelelőbbek egy érettebb fejlődési szakasz feladatainak”. Ma a genetika újabb, nagy szintézise idején már elérkeztünk ahhoz az „érettebb” szakaszhoz, amelyben a mendeli öröklődés világos alapjaira visszavezethető bonyolult genetikai mechanizmusokat a populációgenetika átvezetésével az evolúció szövevényes dinamizmusában elemezhetjük.

A mendeli öröklődés kiindulási alapja a gameták egyenlő aránya, ha ebben eltolódás következik be, a populáció génállománya megváltozik, és ezzel evolúciós változás megindulhat.

A mendelezés leegyszerűsített modeljében egyetlen egy locusban az allélok kölcsönhatására dominancia, kodominancia vagy superdominancia jelentkezik. Teljes a dominancia, ha az egyik allél inaktív, nem teljes, ha a két allél hatása közt versengés van. Kodominanciával köztes phaenotypus alakul

ki, ha az allélok hatása megközelítően egymást kiegyenlítő, ha viszont felhalmozódó, a gének számával arányosan fokozódik a hatás. Egyetlen locus két allélja kölcsönhatásával előnyösebb phaenotypust eredményez a superdominancia.

Több locus génjeinek kölcsönhatásából kiegészítés (komplementeria), gátlás vagy elnyomás, illetve epistasis alakul ki. Komplementeria megnyilvánulásakor a gének vagy különböző utakon, vagy egy közös úton, esetleg annak különböző lépéseiben hatnak a jellegre; inhibálás vagy szupresszállás viszont igen bonyolult kölcsönhatásos összefüggésekből származhatik. Ilyen génkölcsönhatások biokémiai vizsgálata vezetett el a molekuláris genetika első alapjaihoz. Többrészes (multiplex) génrendszerek kölcsönhatásaiban elkülöníthető megnyilvánulások különböző esetei a módosító génhatásoktól befolyásolt főgènes rendszer, a polymeria és a polygenia. Egy feltűnő hatású „főgén”-nel közel kapcsolódásban az evolúció során polygènes komplex locus alakul ki. Az ilyen supergén csak nagy általánosságban mutat egyszerű mendelezést; számos „monofaktoriális”-an hasadó, sőt egyes, allélkölcsönhatásra superdominánsan megnyilvánuló tulajdonság kialakulása is tulajdonképpen ilyen komplex supergéntől függ. A polymeria egyenlően összegző, ellentétesen csökkentő és felhalmozódóan fokozó hatásai a formális genetikai kifinomult módszerekkel igen sok esetben még jól elemezhetőek. 100 év elmúltával is a mendeli elemzés a leghatékonyabb módszer, a molekuláris genetika pedig szinte kizárólag ezt alkalmazza. A több részes, különösen polygènes rendszerknél azonban az egyedi hatások már elmosódnak, a környezeti hatások a phaenotypus kialakulását erősen módosítják. Ilyen bonyolult rendszerek csak speciális biometriai módszerekkel elemezhetőek, bár a mendeli alapok mindenütt megvannak.

A klasszikus genetikának kétségtelenül legfontosabb alapelve a meiosis mechanizmusától függő mendeli hasadás. Ha a gameták aránya változatlanul egyenlő marad, akkor nem változó környezetben egy populáció allélgyakorisága is állandósul és chromosomális rekombinálódásra elsődlegesen még nem változik, sem szerkezeti átrendeződésekre. Amíg a chromosomal változások ellenére a meiosis zavartalan, a gameták egyenlő aránya fennmarad, bár a kapcsolódási csoportok módosulhatnak és ennek következtében egyes génhatás megnyilvánulások is. Sőt chromosomal polymorphismus kialakulásával a mendeli tényezők különféle kombinációi, különösen a heterozygosis állapot, kiegyensúlyozottan állandósulnak; a populáció stabilizálódik. A természetes és kísérleti populációkban azonban a változékony környezeti vagy különféle genetikai hatásokra igen gyakran megváltozik a gameták egyenlő aránya, elsősorban a heterozygotáknál, aminek következménye a populáció génállománya megváltozása. Ilyen gameta arány eltolódás bekövetkezik a gameták működésbeli szelektív különbségeire, a meiosis mechanizmusának módosulására, amit sajátos gének, chromosomal átrendeződések, genom

változások okozhatnak. A meiosis mechanizmusának változása (meiosis „labdázása”, preferenciális párosodás) szintén eltolja a gameta arányokat és ezzel a populáció evolúciós mozgásba kerülhet. Az evolúció elemi egysége a mendeli populáció, amelyben Mendel faktorai változatlanul ugyanazt a klasszikus hasadási arányt mutatják, ha függetlenítődnek kapcsolódási csoportjuktól, vagy kiszabadulnak inverziós bezártságukból. De mendelező hasadást adnának azok a faktorok is, amelyek polygén komplexekben egymás mellett sorakoznak, ha meglenne felbontásukra a megfelelő technikánk.

A mendelezés — CORRENS klasszikus megfogalmazásában — mindazon öröklődés jelenségeket magába foglalja, melyekben a chromosoma szerelvény és annak viselkedése a meiosisban résztvesz. A mendeli alapelvek alkalmazásának eredményei a klasszikus chromosoma térképezések, de ugyanígy a nukleotidok nagyságrendjéig beható mikrobiális komplementálási térképek. A mendeli alapelvek alapján kifejlesztett elemzési eljárásokkal elemezhetők az evolúciót megvalósító populáció dinamikai változások mechanizmusai, de ugyanígy a „primitív” mikroszervezetek genetikai megváltozásai is. A mendelezés különböző szintjein a genetikai jelenségek megközelítésében alkalmazott módszereknek különlegességei alapján kifejlődött és bár izoláltan önállónak tekinthető, mégis egymást átfedő genetikai területeket a 100 éves mendeli alapelvek ma is változatlanul a genetika egészében egyesítik.

*

A genetika 100 éves történetében ismételtelen előfordult, hogy nagy meglátások, jelentős felfedezések, csak rövidebb-hosszabb évek elmúltával váltak közismertté. MENDEL-t is csak 35 év múltával fedezték fel újra és ugyanígy többeknek ugyancsak úttörő, eredeti megállapításai egy ideig elfeledtek. Ha ilyen közönyök vagy elfeledések miatt a genetika fejlődése talán olykor kissé meg is késett, mégis 100 év alatt hatalmas fejlődést ért el. 100 év alatt, mert kevés olyan tudományterület van, ahol a kezdetet ennyire pontosan meg lehet állapítani. A 100 év pedig igazolta, hogy Gregor MENDEL megállapításai ma is érvényesek, a genetika a jövőben is erre a biztos alapra építheti tovább szétterjedő nagy egészét.

A genetika fejlődését nagyban elősegítette, hogy széles körökben tudatosult a genetika jelentősége, világossá vált a genetikai ismeretek hasznossága és a genetikai kérdések az érdeklődés kiváltásán túlmenően vonzották is a kutatókat erre a tudományterületre. A brünni MENDEL-re emlékezés újra tanúbizonysága annak: mit lehet elérni akkor, ha a genetika jelentőségét felismerik, azt kellően értékelik és a genetikai ismereteket megfelelően felhasználják, alkalmazzák és hogy milyen hasznos következményei vannak egy helyes genetikai szemlélet elterjedt kialakulásának.

A genetika fejlődését késleltette, hogy MENDEL-t csak hosszú évek múltával fedezték fel újra. Hogy minálunk ma még oly kevés az érdeklődés a genetika iránt, hogy még mindig szinte csak elvétve élünk a genetika eredményeivel, a genetika ismerete eléggé felületes és így általános genetikai szemléletről alig lehet szó — mindez azért van, mert csak a genetika 100. évében kezdődik meg minálunk a genetika újra felfedezése.

AZ ELŐEMBER FOGMARADVÁNYAI A VÉRTESSZŐLLÓSI ŐSTELEPRŐL

THOMA ANDOR

Kossuth Lajos Tudományegyetem Embertani Intézete, Debrecen

A körülmények váratlan és szerencsés találkozása felbecsülhetetlen értékű leletet juttatott a magyar ősemberkutatás kezébe. Legyen szabad bevezetésképpen e leletkörülményeket röviden ismertetnem.

Budapesttől 50 km-re nyugatra, Vértesszöllős község határában emberemlékezet óta fejtik a pleisztocénben időszakosan működő melegforrások által lerakott mésztufát. Senki sem sejtette, hogy az alsó-paleolitikum embere több tízezer éven át tanyázott e források közelében. Egy napon azonban a bányaművelés elérkezett az őskőkori telep széléhez, és ugyanakkor, geomorfológiai kutatásai során arra járt Pécsi Márton, az Akadémia Földrajzi Kutatóintézetének igazgatója. Pleisztocén rétegben feltört kavics-szilánkokat és állati csontmaradványokat talált. Jelentése nyomán a Magyar Nemzeti Múzeum 1963-ban próbaásatást szervezett a helyszínen, amit 1964 és 1965 folyamán nagyobb arányú feltárási munkálatok követtek. Az ásatásokat vezető Vértés László munkaközösséget szervezett az egyre növekvő mennyiségű és értékű leletanyag feldolgozására. Kiderült, hogy a vértesszöllői mésztufa a legritkább fogást: egy alsó-paleolitikus telepet zárt magába, tűzhelyekkel és kőeszközök tömegével. A lelőhelyen négy kultúrréteg helyezkedik el egymás fölött; ezek közül a legelső a leggazdagabb és legjelentősebb, Vértés meghatározása szerint az eszközanyag zömét kavicsból készült, primitív hasítóeszközök adják, nemzetközileg elfogadott angol szakkifejezéssel a pebble/chopper ipar. Ez a kőipar mindaddig csak Afrikából, Kelet- és Dél-Ázsiából volt ismeretes. Európában való jelenlétét a vértesszöllői felfedezés előtt csak gyanították, néhány rétegtanilag bizonytalan szórványlelet alapján. Magyarországon Kadić Ottokár talált a budai Várhegyen néhány hasonló eszközt a 30-as években, s ezt felismerve Vértés az egész kultúr-facies-nek a *Buda-ipar* nevet adta. A négy kultúrréteg kitűnő lehetőséget kínál a paleolitikus ipar evolúciójának tanulmányozására. Vértesszöllős egyike a legrégebb emberi telepeknek, és Csukutien-nel együtt a legősibb adatot szolgáltatja a tűz használatára vonatkozólag. A szerencsés körülmények felsorolását folytathatjuk azzal, hogy a

* Az MTA Biológiai Osztályának 1965. október 19-én tartott felolvasó ülésén elhangzott előadás.

rétegvizonyok kivételesen tiszták, és a kőszközökkel együtt gazdag fosszilis emlősfauna került a napvilágra. Ezek alapján Kretzoi Miklós teljes biztonsággal tudta az őstelepet az ő bihari emeletének felső részére datálni. Az Alpok eljegesedési fázisaival szinkronizálva az alsó kultúrréteg kora megfelel a második eljegesedés, a Mindel interstadiálisának. A csillagászati kronológia szerint abszolút kora 440—460 ezer év. A felső kultúrrétegek a Mindel második hideg fázisába esnek, 420—440 ezer évesek. A kultúrrétegek emlős-maradványai az ó-paleolitikus ember „étlapját” reprezentálják; ha ezeket összehasonlítjuk a kőbánya más helyén talált, azonos korú thanatocönózis fajmegoszlásával, érdekes felvilágosításokat kaphatunk az itt élt törzs vadászati szokásaira vonatkozólag. Rendkívül gazdag a vértesszőllősi mésztufa növénylenyomat-anyaga is, amit Skoflek István dolgoz fel.

E kivételesen értékes leletegyüttes jellege már az 1964-es ásatás folyamán tisztázódott, amint azt KRETZOI és VÉRTES (1964) előzetes közleményükben ismertették. Csak magának az itt élt Hominidának a maradványai hiányoztak még, hogy a kutatószerencse teljes legyen. A vértesszőllősi munkaközösség megalakulásakor a várható emberi fossziliák feldolgozására kaptam megbízatást. Munkám megkezdésére nem sokáig kellett várnom. Az 1964-es ásatás folyamán kiemelt üledékanyag laboratóriumi átvizsgálásakor, 1965 tavaszán, négy emberi fog-töredék került elő a legelső, I. kultúrréteg, BC szelvény 19—20 m²-éből. A Hominida-fogazat nagy taxonomiai és filogenetikai értéke közismert. Érdekes módon a legnagyobb diagnosztikus jelentősége összes fogaink közül az alsó tejszemfognak van. A négy vértesszőllősi fogmaradvány közül az egyik éppen bal alsó tejszemfog koronája. Ezenkívül rendelkezésünkre áll egy bal alsó második tej-örölőfog félkoronája és két kisebb moláris-töredék. Feltehetőleg egy gyermek mandibulájának bal fele feküdt a rétegben, azonban a rossz fosszilizációs körülmények folytán a csont szétmállott. 1965. aug. 21-én azután egy koponya került a napvilágra. A leletet magába záró mésztufatömb jelenleg még a Nemzeti Múzeumban pihen, s abból csak a nyakszirti rész áll ki szabadon. Csak a hónapokat igénylő preparálás után fog kiderülni, hogy a koponya mely részei maradtak meg. A vértesszőllősi ember Heidelberg és a kínai Senszi-tartomány között a legrégebb emberi fosszilia Euráziában, s nemzeti kultúrkincsnek tekinthető. A fogmaradványok feldolgozását befejeztem, s a jelen előadással az irántuk megnyilvánuló jogos érdeklődést szeretném kielégíteni, legmagasabb tudományos fórumunk előtt. Remélhetőleg rövidesen módom lesz a koponya vizsgálatának eredményeiről is beszámolni.

Még néhány szót a kutatás személyi feltételeiről. Az adott, komplex kutatásban a régész a vezető szerep, aki a helyszínen az ásatást vezeti, és akire a feladat oroszlánrésze — az őskőkori kultúra vizsgálata — hárul. Az összes szakágak eredményei értékelhetőségének „sine qua non”-ja viszont a megbízható kronológia, amit a paleontológus szolgáltat. A szerencsés leletkörülmények közé tartozik az is, hogy a Vértesszőllős név akkor bukkant fel az

ősemberkutatás kalendáriumában, amikor Magyarország két olyan szakemberrel rendelkezik, akik e két fő feladatot nemzetközi szinten a legmagasabb fokon képesek megoldani. Vértes Lászlónak a paleolitikum kutatására fordított, két évtizedes, sokoldalú, precíz és a legnagyobb mértékben originális munkáját koronázta meg a vértesszőllősi őstelep felfedezése. A nemzetközi paleontológiai szakirodalom pedig a pleisztocénnek az egymást követő faunahullámok alapján való, első olyan tagolását, amelynek segítségével kontinensek közötti szinkronizálást is végre lehet hajtani, Kretzoi Miklós nevéhez fűzi.

*

A fogmaradványok hármas feladatot rónak az anthropológusra: 1. a vértesszőllősi ember taxonomiai és filogenetikai helyének meghatározása, 2. a fog-filogenezisre vonatkozó információk kivonása és 3. az emberi evolúció általános menetére vonatkozó következtetések levonása az új leletanyag alapján. Mindehhez tekintsük át először a keretet, amelyben leleteinket el kell helyoznünk, vagyis az Emberfélék rendszerét:

Familia: H o m i n i d a e

Subfamilia: Praehomininae (= Australopithecinae)

Genera: *Australopithecus*
Paranthropus

Subfamilia: Euhomininae

Genus: *Homo*
Species: *Homo sapiens*

Fajon belüli evolúciós szintek { „Archanthropus” (Előember)
„Palaeanthropus” (Ősember)
„Neanthropus” (Mai típusú ember)

Ez a rendszer mint keret általánosan elfogadott, csak az egyes csoportok rangját, illetve egyes leletek elhelyezését illetően folyik még vita. A két pre-hominin-nemhez szubhumán, alsó-pleisztocén, afrikai Emberfélék tartoznak, közülük a *Paranthropus*, biztosan kihalt oldalág, az *Australopithecus* közelebb áll a *Homo*-hoz. A három euhominin-csoport taxonomiai rangja attól függ, hogy az emberi evolúciónak melyik törzsfasémáját fogadjuk el. Ha az előembert, ősembert és mai típusú embert egyetlen orthogenetikus sor három lépcsőjének, vagy ezzel diametrikus ellentétben három különálló „phylon”-nak fogjuk fel, mindkét esetben jogosult lenne azok faji rangú elkülönítése *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis* és *Homo sapiens* néven. Újabb kutatások azonban egyre inkább azt teszik valószínűvé, hogy e kollektív evolúciós szinteken több párhuzamos leszármazási vonal haladt át egymástól függetlenül, következésképpen a fosszilis euhominin-formákat be kell kebeleznünk a vertikálisan és horizontálisan egyaránt politipikus *Homo sapiens* fajba. Az egyedi

leleteknek közhasználatú nevei vannak, pl. az előemberen belül a Pithecanthropus, Sinanthropus, Atlantropus, ezek azonban nem tekinthetők rendszertani megnevezéseknek.

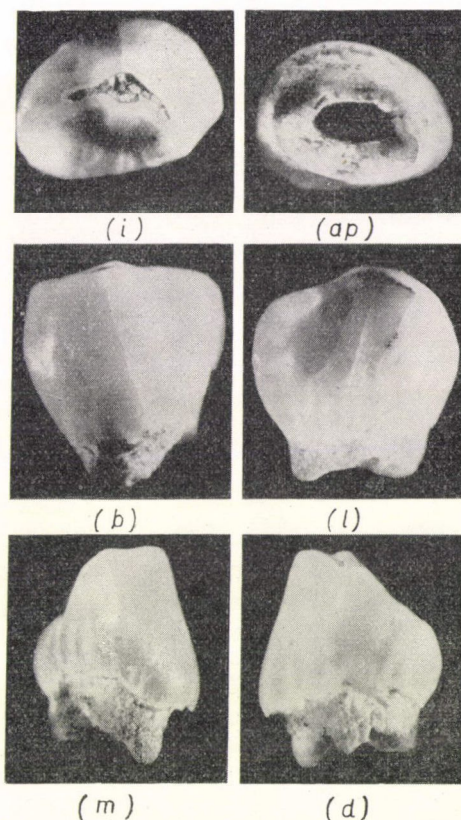
A következőkben megadom a vértesszőllősi fogleletek sommás leírását, majd a főbb meghatározó jellegek szempontjából összehasonlítom a többi Hominida-csoport megfelelő fogaival, továbbá a recens és fosszilis ember-szabású majmokéival (P o n g i d a e). A Praehomininae-nek 8 tejszemfogát és 21 db második alsó tejmolárisát ismerjük. Az előemberből a pekingi Sinanthropus 3 db dc-je, és 5 dm₂-je ismeretes. A változatos ősember-formák közül csak a neandertáliak homológ fogait ismerjük: az irodalom 4 dc-ről és tucatnyi egyén dm₂-iről ad számot. A recens fogvariáció figyelembevétele céljából átvizsgáltam a Természettudományi Múzeum Embertani Tárának teljes gyűjteményét (bronzkortól a középkorig) a megfelelő fogakra nézve (22 dc, és 27 dm₂, egy-egy gyermekkoponyán csak egy-egy fogat véve figyelembe). A Skhul-i leleteket, amelyek véleményem szerint hibrid-populációtól származnak, a Sztaroszelje-i és Les Rois barlangi tejfogakkal együtt a fosszilis Neanthropus csoportjában tárgyalom. — A fosszilis Hominidák gényeihez nem férhetünk hozzá. A komparatív morfológia és a biometria módszereinek segítségével kell a lehetőségek szerint maximális információkhoz eljutnunk, hogy a leletanyag által felvetett három kérdésre a feleletet végül megadhassuk. Módszereink kényszerűségből hagyományos voltát azonban érdekesség szempontjából kompenzálja az a tény, hogy az emberiség biológiai evolúciója mindannyiunk közös ügye.

Az alsó tejszemfog

Leírás. (V. ö. l. sz. fénykép). — A vértesszőllősi bal alsó tej-caninus gyökere hiányzik és vágóéle ívalakban megkopott. A korona jelenlegi magassága 6,4 mm, rajzos kiegészítés alapján becslve az intakt korona magasságának 1/5-e kophatott le, tehát eredetileg kb. 8 mm magas lehetett. Incisalis nézetben jól kivehető az erősen fejlett basalis zománc-öv, a cingulum, kiugró distolingalis nyújtványával. A buccalis felszín közepén kerek hátú vertikális duzzanat fut le mesial és distal felől sekély és gingiválisan divergáló árkokkal határolva. Distalisan jól kiegyénült és megvastagodott talonid-lebeny foglal helyet. A bucco-basalis zománc-megvastagodás distalisan kissé magasabban végződik mint mesialisan. Efölött a distalis oldalon rögtön a vágóél kezdődik, míg a mesialis oldalon egy vertikális, egyenes szakasz iktatódik közbe. Ennek megfelelően lingual felől nézve jól megfigyelhető, hogy a vágóél mesialis része egyenesebb és kevésbé lejt mint a distalis. A korona így semi-caniniform kialakulása. A konkáv lingualis-felszín megvastagodott zománcszegély keretezi, a felszín közepén finom zománc-tarajocska fut a cingulumtól a csúcs felé.

A fognak tuberculuma tulajdonképpen nincs, csak az említett disto-lingualis nyújtvány. Lingual felől is jól kivehető a megvastagodott distalis talonid-lebeny. A vágóél és a mesialis felszín találkozásánál is található egy kis zománc-megvastagodás, ez azonban a fotókon nem jól vehető ki. A kontakt felszínnek mind a mesialis mind a distalis oldalon megtalálhatók, diastema hiányzó.

dc,



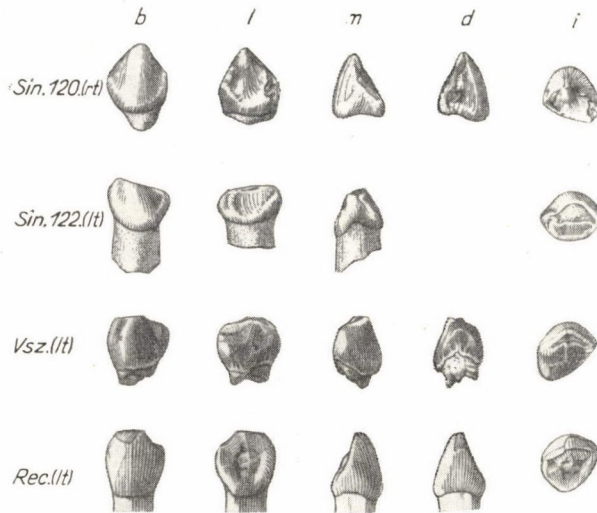
1. sz. fénykép. A vértesszőllősi bal alsó tejszemfog incisalis (i), apicalis (ap), buccalis (b), lingualis (l), mesialis (m) és distalis (d) nézetből fényképezve. 4× nagyítás (Fotó: Kállai L.)

tanúskodva. A distalis felszín lényegesen alacsonyabb és bucco-lingualisan szélesebb mint a mesialis.

Összehasonlítás (V. ö. 1. ábra). — A komparatív morfológiai vizsgálat három megkülönböztető mintázatra támaszkodik.

1. *Cingulum-komplex*. A vértesszőllősi caninustól eltérően a recens dc, sohasem visel bucco-basalis zománc-duzzanatot, és ha a lingualis oldalon van is néha cingulum-maradvány, annak inkább csak a distalis része érzékelhető. A lingualis felszín közepén a basalis dudor variábilis kifejlődésű — hasonló

képlet nem különül el fosszilis fogunk cingulumából. A Skhul I-es foga e szempontból modern jellegű, és a három neandertáli dc, basalis képződményei is belül maradnak a recens variáció terjedelmén, sőt a Pech de l'Azé-i e szempontból hypermodernnek mondható. A Sinanthropus-fogak cingulumának nagysága és primitivitási foka viszont megfelel a vértesszőllősi dc,-ének. A Sinanthropus 120. cinguluma a disto-lingualis nyújtvány fejlettségével, továbbá a buccalis duzzanat függőleges és vízszintes görbületének lefutása, pontos másolatai a vértesszőllősi dc,-ének, a másik két caninus megfelelő képletei alakilag egy kissé eltérnek attól. Ám a Sinanthropus-fogak cinguluma, primitív módon



I. ábra. A vértesszőllősi bal alsó tejszemfog, összehasonlítva két Sinanthropus- és egy recens gyermek homológ fogával buccalis (b), lingualis (l), mesialis (m), distalis (d) és incisalis (i) nézetben. 2 × nagyítás. (M. Albán Ilona rajza)

mesialisan magasabbra terjed fel a koronára mint distalisan, míg a vértesszőllősi fagon fordított a helyzet. Ez a jelenség összefüggésben áll a proximalis felszín kiképződésével. Az összes prehominin tejszemfogak viselnek (mesialisan magasabb) cingulumot, de annak horizontális kiterjedtsége sohasem éri el a vértesszőllősi vagy csukutieni méreteket. Így részben primitívebbek, részben progresszívebbek fosszilis fogunknál. Az összes primitív Hominidák cingulumai azonban gyengébben fejlettek mint a Pongidák homológ fogainak kiugró linguo-basalis zománcléce.

2. Csúcs-formáció. A recens dc, koronája többé vagy kevésbé incisiform: karesú, vertikálisan megnyúlt, proximalis felszínei magasak, és a csúcs nem hegyes, mivel a vágóél mesialis és distalis szakaszai tompaszögben találkoznak. Skhul I, valamint a Chateauf-neuf-i és Shanidar-i neandertáliak dc,-i valamivel hegyesebbek a recens átlagnál, míg a Pech de l'Azé-i kifejezetten incisiform.

Teljesen más morfológiai típust képviselnek a *Sinanthropus caniniform* tejszemfogai; a csúcsrész legjobban a nem kopott 120. példányon tanulmányozható. Proximalis felszíneik alacsonyak, a csúcs aránytalanul magas és hegyes, és a közvetlenül a cingulum fölött induló vágóél-részek hegyesszögben találkoznak. E primitív fogak távolról emlékeztetnek a pongid dc.-re, amelynek jóval magasabb, konkáv distalis élű, tőrszerűen keskenyedő csúcsa közvetlenül a cingulumból indul ki. A semi-caniniform vértesszőllősi fog közbülső helyet foglal el a *Sinanthropus* és a felső-pleisztocén Hominidák között. A kopás ellenére megítélhető, hogy viszonylag hegyes, de a *Sinanthropus*énál alacsonyabb csúccsal kellett rendelkeznie. A csúcsformáció distalis része megközelíti a *sinanthropusi* viszonyokat, míg proximalis része mozaikszerűen progresszív jellegű. A prehominin dc.-k, a Sterkfontein-i *Australopithecus* enyhe kivételével, nem mutatnak caniniform tendenciákat. A *Paranthropus* tejszemfogai igen alacsonyak és spatula-szerűek.

3. *A korona lebenyezettsége.* A pongid dc.-n a cingulum messze kinyúlik distal felé és ott egy alacsony, valódi talonidot alkot. A vértesszőllősi fog jól definiált, megvastagodó distalis kiszögellése — cinguláris eredetét is tekintve — ezzel nyilvánvalóan homológ. A recens caninuson a talonid-megvastagodás gyenge és incisalis magasságú végződésű, a buccalis és lingualis felszín tagoló struktúrelemek elmosódtak. A felső-pleisztocén fogak e szempontból változatos képet mutatnak. Skhul I modern jellegű. A neandertáliak közül Pech de l'Azé hypermodern módon lebenyezetlen, Chateaufort megfelel a modern formának, a Combe-Grenal-i dc, enyhe proximalis zománc-megvastagodásokat visel, a Shanidar-i fog viszont kifejezetten lebenyezett struktúrájú. Buccal felől nézve a *Sinanthropus* 122. fogának lebenyezett struktúrája hasonlósága a vértesszőllősinek. A 120. egyéneknél azonban a tagoló struktúrelemek elmosódottabbak. A vértesszőllősivel való hasonlóságot fokozza, hogy a *Sinanthropus-caninusok* konkáv lingualis felszínét ugyancsak megvastagodott zománcszegély keretezi (ez a 122.-n kettős), és a 120.-on a pongid-szerű vertikális tarajocska is mutatkozik. Mind az *Australopithecus* mind a *Paranthropus* tejszemfogai az előzőeknél is lebenyezettebb struktúrájúak. Az összehasonlításból nyilvánvaló, hogy a korona lebenyezettsége archaikus Hominida-sajátság, amely a későbbi evolúció során változatos módokon redukálódott. Általános szabálynak látszik, hogy minél robusztusabb és horizontálisan kiugróbb a distalis lebeny, annál alacsonyabb is — tehát annál talonid-szerűbb.

Odontometria. — Az odontometriai vizsgálat előbb egy holisztikus majd egy analitikus szempontot követ. Egy kérdéses példány besorolása egy vagy több csoport valamelyikébe a diszkriminancia-analízis modell-esete. Alkalmaztam BRONOWSKI és LONG (1952, 1953) speciálisan odontometriai problémákra kidolgozott többváltozós statisztikáit, amelyek a teljes metrikus konfigurációt kohérens egészként kezelve határozzák meg annak csoportok közötti helyzetét. A vizsgálat alapjául négy speciális méret szolgál, amelyeket a varian-

ciák és interkorrelációk figyelembevételével egységes matematikai kifejezésbe foglalunk:

- x_1 = a korona magassága (Vsz. 6,4+),
 x_2 = a felső fél maximális mesio-distalis-átmérője (6,7 mm),
 x_3 = a felső fél maximális bucco-lingualis átmérője (4,1),
 x_4 = maximális mesio-distalis átmérő a lingualis cingulum csúcsának magasságában (6,4).

Az idézett szerzők az *Australopithecus* és *Paranthropus*-példányok helyzetét határozták meg többváltozós technikával. A számításokat a vértesszőllősi caninusra elvégeztem, továbbá a párizsi Institut de Paléontologie humaine-ben őrzött Pech de l'Azé-i neandertáli gyermek tejszemfogára is, összehasonlítás céljából. Az utóbbinak speciális méreteit Dr. Denise Ferembach volt szíves kérésemre felvenni, és velem levélben közölni. Az S-függvény a vizsgálandó tej-caninusnak a recens emberi centroidtól való általánosított távolságát és annak abszolút valószínűségét méri le. Mivel a vértesszőllősi fog kopott, az adottól növekvő magassági értékeket helyettesítettem be a függvénybe (1. táblázat), és biztonság okából a minimális általánosított távolságot vettem

1. táblázat

Az S-függvény és a diszkrimináns értékei, növekvő korona-magasság értékek (és a hozzátartozó felső szélességek) behelyettesítésével

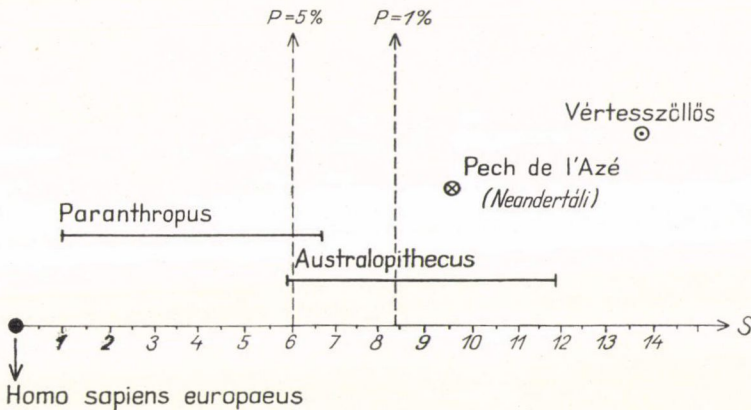
x_1	(x_2)	S	D(x)
6,4	(4,1)	19,23	-4,109
7,0	(3,9)	14,92	-3,977
7,5	(3,8)	13,95	-3,711
7,8	(3,7)	13,73	-3,645
8,0	(3,65)	13,75	-3,562
8,2	(3,6)	13,79	-3,479
8,5	(3,5)	14,32	-3,413
9,0	(2,0)	28,71	-6,423

figyelembe. A 2. ábrán látható, hogy ez a minimális általánosított távolság is 1%-ra szignifikáns eltérést mutat a recens fogaktól. Kisebb mérvű, de ugyancsak szignifikáns eltérést mutat a Pech de l'Azé-i fog. Ebből a szempontból az *Australopithecus* közelebb, a *Paranthropus* még közelebb áll a recens emberhez. Ezek az első pillanatra furesán ható általánosított távolságok illusztrálják azt a morfológiailag evidens tényt, hogy a prehominin frontfogazat erősen redukálódott, és egy evolúciós konvergencia révén közelebb áll a recens emberi frontfogazathoz mint a primitív Euhominináké. A növényevő *Paranthropus caninusa* modernebb jellegű mint a ragadozó *Australopithecus*-é, mely utóbbinak csontváz-jellegei közelebbi rokonságot mutatnak a primitív Euhomininákkal mint az előbbié. Mind a morfológiai mind a statisztikai

vizsgálat alapján a Sterkfontein-i *Australopithecus* dc,-je (az ábrán az illető genus mintájának maximumánál) viszonylag közel áll a vértesszőllősihez. —
— A diszkrimináns függvény:

$$D(x) = x_1 - 7,49x_2 + 2,34x_3 + 4,70x_4,$$

a recens emberi vagy csimpánz-cluster-hez való hozzátartozás alternatíváját vizsgálja, relatív valószínűségek formájában. A 3. ábra világosan mutatja, hogy a vértesszőllői fog diszkriminánása az emberi terjedelmen belül esik, a két prehominin-nemmel együtt, míg a Pech de l'Azé-i fogé egyenesen az ultra-

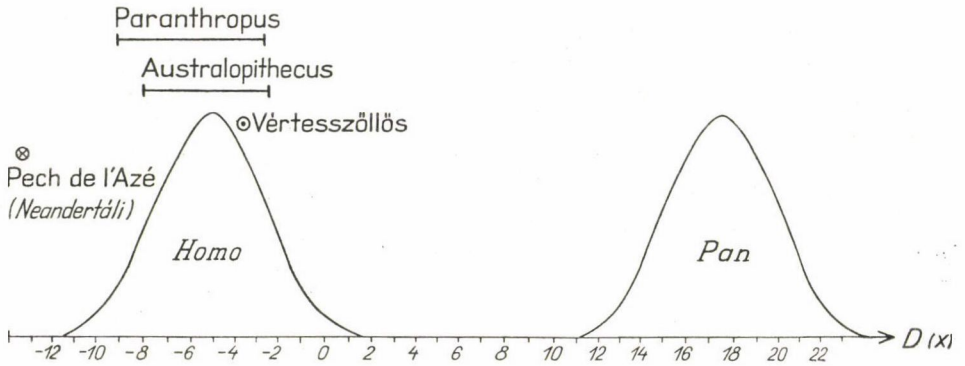


2. ábra. Az általánosított távolságok megoszlása. (1-nél nagyobb esetszámú minta esetén az összes diagramokon a variáció terjedelme van feltüntetve)

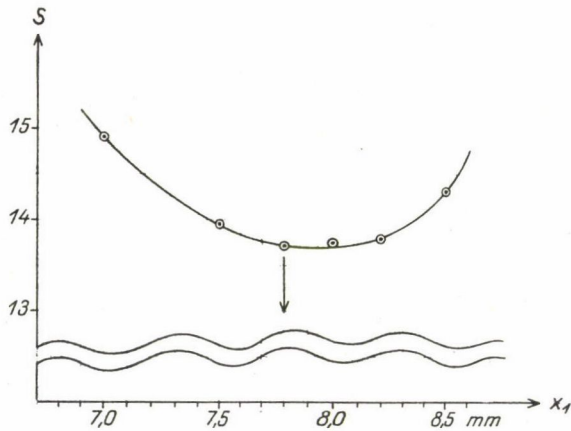
humán zónába tolódott el. Ez az utóbbi adat egybevág az e fagon végzett morfológiai megfigyelésekkel, másrészt alátámasztja Marcellin Boule régebbi megállapításait a klasszikus neandertáli ember ultra-humán jellegzetességeiről (a hatalmas orr, a mai átlagnál nagyobb agyvelő, a molárisok pulpaüregének taurodont kitágulása, a végtagok distalis segmentumainak megrövidülése). E viszonyból továbbá arra következtethetünk, hogy — az előbb elmondottak figyelembevételével — az általánosított távolságok hyperterében a vértesszőllői caninusnak a recens centroidtól való eltérése más irányú mint a neandertálié, és minden valószínűség szerint primitivitásra utal.

Ha megfordítjuk az eddigi gondolatmenetet, az S-függvényt felhasználhatjuk az eredeti korona-magasság — amit anatómiai megfontolások alapján ± 8 mm-re becsültem — rekonstrukciójának ellenőrzésére. A CAVALLI — SFORZA és EDWARDS (1965) által empirikusan is bizonyított „minimum-evolúció elv” azt mondja ki, hogy az evolúció lehetséges útjai közül azt fogadjuk el legvalószínűbbnek, amelyik a teljes struktúra legkisebb megváltozásával jár. Felvéve ezt az elvet, azt a korona-magasságot fogadjhatjuk el legvalószí-

nűbbnek, amelynek behelyettesítésével a vértesszőllősi caninus teljes metrikus konfigurációja a leghasonlóbbnak bizonyul a homológ recens fogéhoz. Mint az a 4. ábrán látható, a minimális általánosított távolság 7,8 mm-es magasságnál adódik, de a 8-as érték gyakorlatilag ugyanolyan valószínű.



3. ábra. A diszkriminánsok megoszlása



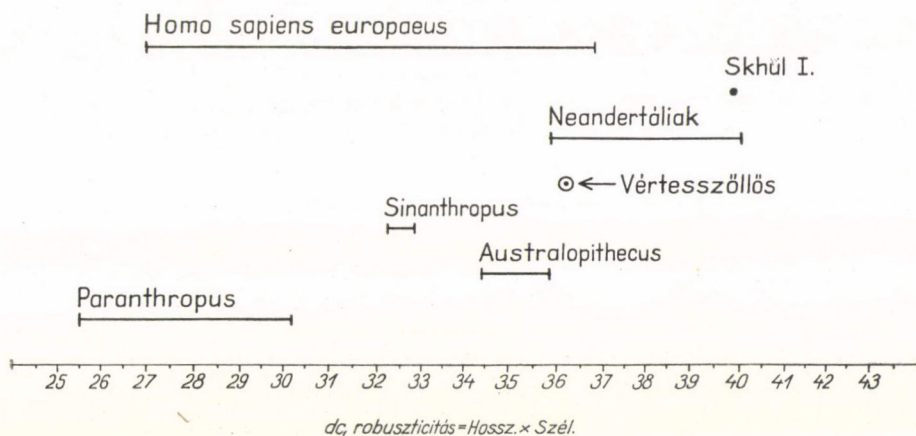
4. ábra. A vértesszőllősi tejszemfog eredeti korona-magasságának rekonstrukciója, többváltozós minimum-evolúció feltételezésével

A caninus nagyság- és formaviszonyainak elemzésére felvettem a mesio-distalis és bucco-lingualis átmérőt; ezeket összehasonlítás céljából kétféleképpen szokás kombinálni: szorzatuk a robuszticitás mértékszám, százalékos viszonyuk pedig a korona alakját leíró index. Szigorúbb statisztikai összehasonlítást csak a saját kezűleg mért recens mintával érdemes végezni (2. táblázat). A mintaátlag és az egyedi érték különbségének a minta szórásával képzett hányadosát, mindegyik esetben 21 szabadságfokkal, kétoldali t-eloszlás alapján értékelve megállapíthatjuk, hogy a hosszúság és koronaindex terén szig-

2. táblázat

A vértesszőllősi bal alsó tejszemfog és a megfelelő recens minta (Magyarország, bronzkortól—középkorig) metrikus jellemzőinek statisztikai összehasonlítása

dc, (mm)	m — d hossz.	b — l szél.	Robuszticitás	Korona- index
Vértesszőllős	6,7	5,4	36,18	80,59
Recens	N	22	22	22
	M	5,85	5,34	31,21
	s	0,295	0,236	2,45
diff/s	2,881	0,254	2,029	2,334
P %	1 > P > 0,1	90 > P > 80	10 > P > 5	5 > P > 2

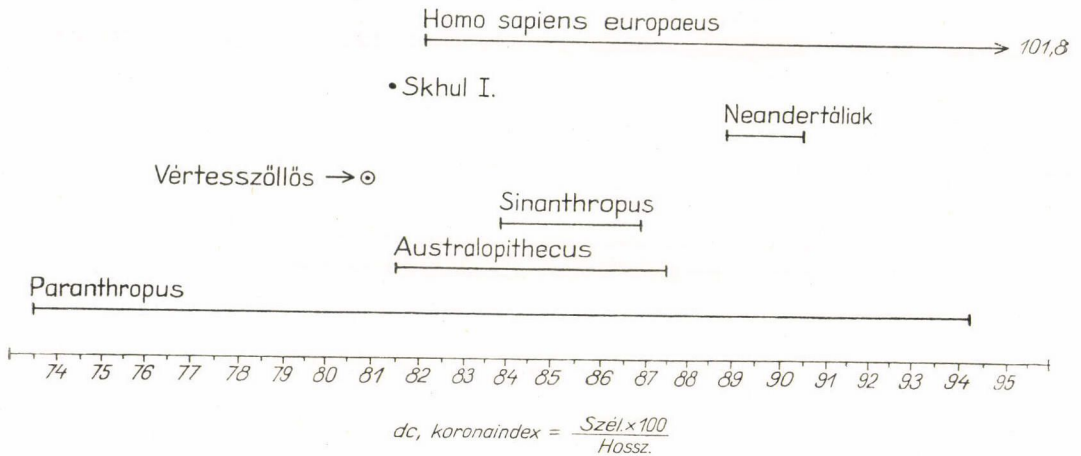


5. ábra. Hominida-tejszemfogak nagyság szerinti metrikus összehasonlítása

nifikáns differenciák mutatkoznak a vértesszőllősi tejszemfog és a recens minta között, a szélességbeli eltérés jelentéktelen, míg a robuszticitás differenciája kétes szignifikanciájú. Fosszilis fogunk tehát recens megfelelőjéhez képest mesio-distalisan határozottan megnyúlt alakú.

A robuszticitási értékek összehasonlítása (5. ábra) a vértesszőllősi fog közepes nagyságára utal. Makrodontabb mindkét prehominin genushoz, bár az *Australopithecus-maximum* (ismét Sterkfontein) elég közel áll hozzá. A *Sinanthropus*-fogak robuszticitását jelentősen felülmúlja, azonban itt meg kell jegyeznünk, hogy WEIDENREICH (1937) aki a *Sinanthropus* fogzatán hatalmas nemi különbségeket talált, mindhárom tejszemfog-szolgáltató egyént kislánynak határozta meg. A vértesszőllősi érték egyébként a neandertáli és recens terjedelem átfedési zónájába esik. — A koronaindex terén a *Paranthropus* extrém variabilitást mutat, egyébként a vértesszőllősi caninus az összes hominid dc,-knél megnyúltabb alakú (6. ábra).

Az egész odontometrikus összehasonlításból nyilvánvaló, hogy a vértesszőllősi tejszemfog közepesen robusztus és mesio-distalisan erősen megnyúlt alakú koronája sajátos és kifejezetten archaikus szabású. A Leche-szabály szerint a diphyodont emlősök tejfogazata mindig primitívebb jellegű mint maradandó fogazatuk, s e szabály drasztikus érvényesülését alkalmam volt megfigyelni a subalyuki neandertáli tejfogazat vizsgálata alkalmával (THOMA, 1963). A vértesszőllősi caninus ezen az alapon is primitívnek minősíthető, ugyanis ugyanolyan irányban tér el a modern tejszemfog alakjától, mint a re-



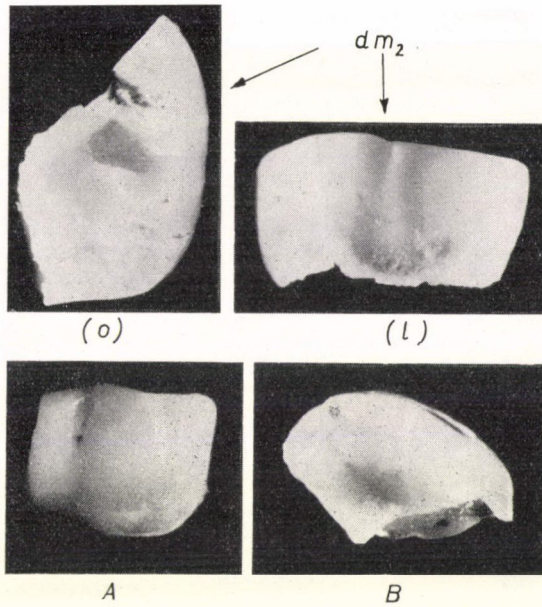
6. ábra. Hominida-tejszemfogak alak szerinti metrikus összehasonlítása

cens tejszemfog a recens maradandó szemfogtól. A recens tejszemfog koronaindexé ugyanis mindig jóval alacsonyabb mint maradandó utódjáé. Mint azt REMANE (1962) kimutatta, a *Homo sapiens* tejfogai a maradandó fogakhoz viszonyítva mesio-distalisan jóval megnyúltabbak mint a Pongidákéi, és ennek oka a maradandó fogak erős, nagyságbeli redukcója az előbbinél. Tejfogaink nyilvánvalóan archaikus állapotot őriznek, mivel a redukcó trendjét csak lassabban követték mint a maradandó fogazat. Ez az onto-filogenetikai párhuzam és a trend lassúsága fokozott súlyt ad annak a ténynek, hogy a vértesszőllősi tejszemfog meggyúltabb alakjával primitív irányban tér el a homológ recens fogtól.

A bal alsó második tejmoláris

Leírás (V. ö. 2. sz. fénykép). — A főtörredék a korona disto-lingualis darabjából áll. Az occlusalis felszín közepesen kopott, rajta két kisebb zománcsérülés teszi szabaddá a dentint. Az öt primér fogcsücsök közül a metaconid és entocoid területe teljesen, a hypoconid és hypoconulidé részben megvan, a proto-

conid hiányzik. A hypoconulid erősen buccalis elhelyezkedésű; valószínűleg nagy horizontális kiterjedésű és kettéosztott lehetett, a distalis marginalis taraj csonka kiszögelléséből ítélve. Másodlagos csücsköknek nyoma sincs, s ez az adott esetben semmiképpen sem lehet a kopás eredménye. A töredékből is megítélhető, hogy a talonid-rész szélesebb és magasabb volt mint a trigonid-rész. A lingualis felszínen cingulum nyomai nem mutatkoznak. A lingualis felszín horizontális körvonala igen enyhén ívelt, a disto-lingualis szögletben



2. sz. fénykép. Felül a vértesszőllősi bal alsó második tejmoláris fő-töredéke occlusalis (o) és lingualis (l) nézetből fényképezve. Alul buccalis faltöredék (A.) és mesialis marginalis taraj töredéke (B.). 4× nagyítás. (Fotó: Kállai L.)

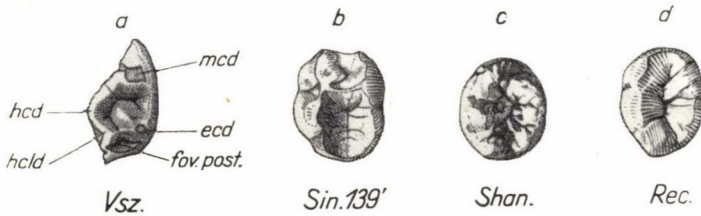
hitelen megtörik. A korona tehát viszonylag szögletes alakú volt. A rágófelszín distalis szegélyétől közvetlenül mesialisan hatalmasan fejlett, fésűkagyló-alakú *fovea posterior* helyezkedik el. Az occlusalis árokrendszer klasszikus *Dryopithecus*-mintába rendeződik el: az elágazó Y-alakú árok szára a metaconid és entoconid között fut, villája a hypoconidot fogja közre; a fogtöredéken a metaconid-hypoconid kontaktus 2 mm-es szakaszon figyelhető meg. Az összehasonlító odontográfia ezt a mintázatot rövidítve Y5-strukturának is nevezi.

Az A.-töredék nagysága és morfológiája szerint minden további nélkül lehet ugyanezen dm_2 buccalis fala, a B.-töredék pedig mesialis marginalis taraja. Azonban egyik sem illeszkedik hézagmentesen a főtöredékhez. Az A.-n két függőleges barázda fut, amelyek a hypoconidnak megfelelő areát fogják

közre. A fotón a mesialis barázdában egy fekete pont mutatkozik: ez nem a *foramen coecum*, hanem csak egy kis elszíneződés. A foramen coecum hiányzik, s ezt Árkövy nyomán primitív bélyegnek tartják. Az összehasonlításnál e két töredékről nem lesz szó.

Összehasonlítás (V. ö. 7. ábra). — Az összehasonlításnál négy megkülönböztető bélyeget kell figyelembe vennünk.

1. *A korona alakja.* A vértesszőllősi moláris szögletes körvonalai occlusalis nézetben megegyeznek a recens és fosszilis *Neanthropus* valamint a *Sinanthropus* homológ fogaiéval. A számos foggal képviselt neandertáli csoport, valamint a Sztaroszelje-i és Ehringsdorf-i dm_2 -k körvonala viszont erősen le-



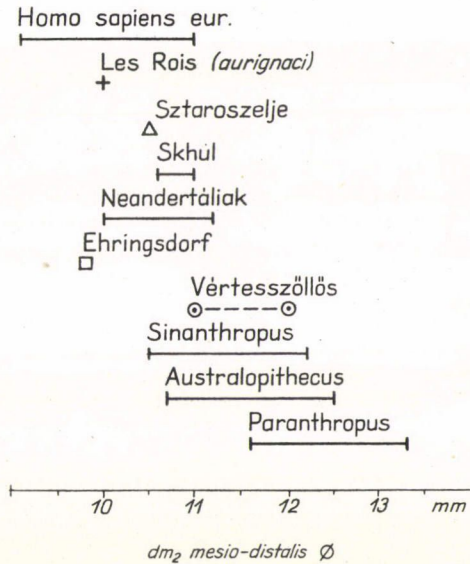
7. ábra. A vértesszőllősi bal alsó második tejmoláris töredéke (a) occlusalis nézetből összehasonlítva a *Sinanthropus* 139' (b), a Shanidar-i neandertáli (c) és egy recens gyermek (d) homológ fogával. 2× nagyítás. (M. Albán Ilona rajza)

kerekített: tipikus képviselőjük a leképezett Shanidar-i tejmoláris. Mint számos más morfológiai tulajdonság terén, a Neandertáliak itt is egy specializált irányban mutatnak variációs tendenciát, míg a *Neanthropus* és *Archanthropus* jobban megegyeznek egymással. A prehominin dm_2 -k körvonala szabálytalanul hullámos. A fosszilis emberszabású majmok közül az alsó-pliocén *Oreopithecus bambolii* megfelelő tejmolárisa minden Hominidától elütő módon bab-alakú. A vele azonos korú *Dryopithecus rhenanus* dm_2 -jének koronája szabálytalanul hullámos körvonalú, és minden oldalról fejlett cingulum veszi körül. Ezzel összevetve a *Sinanthropus* dm_2 -inek lingualis fala vertikálisan konvexebb mint a vértesszőllősi fogé.

2. *Csücskök száma.* Az öt fő csücsök az összes fosszilis hominid dm_2 -kön állandóan jelen van. Filogenetikai szempontból nagy fontosságú, hogy az emberi magzat dm_2 -csíráján nem több és nem kevesebb mint öt kalcifikációs centrum jelentkezik, az öt fő csücsöknek megfelelően. Minden valószínűség szerint ez a szám reprezentálja az őseredeti Hominida-állapotot, hasonlóan az eocén *Necrolemur antiquus* molárisaihoz. Az *Oreopithecus* tejmolárisa viszont archaizáló módon hatsücskű: paraconidja még nem fuzionált a metaconiddal. A vele geológiailag egykorú *Pliopithecus* cf. *antiquus* ezzel szemben elvesztette a hypoconulidot. E „sui generis” formáknál jóval közelebb áll a Hominidák dm_2 -

struktúrájához a *Dryopithecus rhenanus* molárisa, amely öt fő csücsökkel rendelkezik.

A vértesszőllősi fogon két másodlagos csücsöknek lenne helye. Az egyik a *tuberculum sextum*, amely distalisan a hypoconulid és entoconid között helyezkedne el. JØRGENSEN (1955) recens mintákon 2,0–5,1%-ban találta meg. A fosszilis Euhomininákon jóval gyakoribb mint azt a recens előfordulás alapján várhatnók (a *Sinanthropus* 128-on is jelen van), a *Praehomininae*-n csaknem



8. ábra. Hominidák alsó második tejmolárisainak hosszúsága

általános. Hiányzik viszont a recens és fosszilis emberszabású majmokon. Inkább korai Hominida-szerzeménynek mint kifejezetten archaikus jellegnek tekinthető. — A *tuberculum intermedium* a metaconid és entoconid között jelentkezhet. Jelenlétének vagy hiányának nagyobb filogenetikai jelentősége nincs, mivel számos adat bizonyítja, hogy Hominidáknál és Pongidáknál egyaránt több vonalon, párhuzamosan kialakult.

3. *Fovea posterior*. Recens összehasonlító anyagomon a vértesszőllősit megközelítő nagyságú fovea posteriort nem találtam. Csökevényes formája azonban nem ritka: JØRGENSEN recens mintákon 20% körüli gyakorisággal észlelte. Skhul I dm₂-je kicsiny, de élesen elhatárolt foveát visel. A Krapina-i és Shanidar-i Neandertáliakon megfigyelték ezt a képletet, a Salemas-i dm₂-n csak a nyomát. A fényképek alapján úgy látszik, hogy az Ehringsdorf-i gyermek megfelelő fogán is jelen van. A nem-kopott *Sinanthropus*-fogon a fovea posterior helyét a *tuberculum sextum* foglalja el, hasonlóan a *Praehomininae* dm₂-inek többségéhez. Néha a foveának csak egy részét tölti ki a hatodik

csücsök, mint a Swartkrans-i leletnél. Viszont a Kromdraai-i *Paranthropus*, amelynek dm_2 -iről hiányzik ez a másodlagos csücsök, jól körülírt fovea posteriorral rendelkezik. Úgy látszik, a többi fosszilis Hominida megfelelő fogairól hiányzik a fovea, míg a *Dryopithecus rhenanus* és az *Oreopithecus* dm_2 -in jelen van (tuberculum sextum nélkül), akár a recens Pongidákon. Az a — nemcsak fosszilis hanem recens anyagon is demonstrálható — jelenség, hogy a tuberculum sextum és a fovea posterior egymást kölcsönösen kizáró képletek (illetve, hogy egyes prehominin fogakon a járulékos csücsök benne ül a fovea-ban), figyelembe véve e járulékos csücsök főtális kalcifikációs centrumának hiányát, továbbá a fovea posterior meglétét és a tuberculum sextum hiányát harmadkori dm_2 -kön, amellet szól, hogy a hatodik csücsök nélküli fovea posterior volt a primér strukturális állapot. A vértesszőllősi dm_2 , amely a homológ Hominidafogak közül úgy látszik a legfejlettebb fovea posterior-ral rendelkezik, eszerint igen archaikus állapotot őriz, és e jellegében primitívebb a *Sinanthropus*-fogaknál.

4. *Occlusalis árokrendszer*. Recens fogakon végzett megfigyeléseim megegyeznek SENYÜREKÉVEL (1959) abban, hogy a mai dm_2 occlusalis árokrendszere igen variábilis kialakulású, és az előforduló *Dryopithecus*-minta degenerált. Olyan klasszikus fejlettségű γ -alakú árkot és olyan hosszú metaconid-hypoconid kontaktust mint amilyent a vértesszőllősi dm_2 , a *Sinanthropus*, a *Praehomininae* és természetesen a *Dryopithecus rhenanus* megfelelő fogai viselnek, recens összehasonlító anyagomban nem találtam. SENYÜREK ó-anatóliai tejmolárisain a degenerált *Dryopithecus*-minta mellett (+) mintát, továbbá protoconid-entoconid kontaktust talált. Ez utóbbi forma JØRGENSEN recens dán anyagában uralkodó variánsnak mutatkozott. A felső-pleisztocén dm_2 -k occlusalis mintázata variábilis. Amennyire megállapítható, klasszikus *Dryopithecus*-mintát viselnek Skhul X és a Gibraltar-i neandertáli gyermek, valamelyik modernizált változatot a Sztaroszelje, Engis, La Chaise, Pech de l'Azé és Shanidar-i fosszilis dm_2 -k. Az összehasonlítás tehát a vértesszőllősi dm_2 occlusalis árokrendszerét kifejezetten primitív struktúrájának mutatja.

Odontometria. A sérült korona méreteit nem lehet teljes biztonsággal rekonstruálni, mesio-distalis átmérőjének azonban feltétlenül 11 és 12 mm közé kellett esnie. Az összehasonlító diagramon (8. ábra), amelyen az időrend alulról-felfelé halad, jól érzékelhető a moláris evolúciós megrövidülésének trendje. A vértesszőllősi fog tekintélyes hosszúsága kitűnő megegyezést mutat a *Sinanthropus*-szal.

Véggöveztetések

Az összehasonlító elemzések után levonhatjuk a konklúziókat a bevezetésben megfogalmazott három pontnak megfelelően.

1. *A vértesszőllősi ember taxonomiai és filogenetikai helye*. Nem kétséges,

hogy a vértesszőllősi tejfogak egy Hominidához tartoznak, és az sem, hogy mind metrikus mind anatómiai konfigurációjukban eltérnek a homológ recens fogaktól. Érdekes méretbeli és strukturális hasonlóságokat mutatnak a Skhul-i fogakkal, azonban a caninus lebenyezettsége és cingulum-komplexe, valamint a moláris tetemes nagyságá következtében sokkal archaikusabbak azoknál. Könnyű szerrel eldifferenciálhatók az összes, rendelkezésre álló neandertáli példányoktól: dc,-iket megkülönbözteti a modernül magas koronaindex, továbbá a cingulum hiánya a Neandertáliakon, dm₂-iket azok specializált alakja az utóbbiaknál, ezenkívül a korona nagysága és részben az occlusalis felszín jellegei is (ugyanezen kritériumok választják el a vértesszőllősi molárist a Sztaroszelje-i és Ehringsdorf-i dm₂-ktől). — Döntő affinitás mutatkozik a primér taxonomiai jellegek terén a vértesszőllősi és Sinanthropus-fogak között, figyelembe véve az utóbbiaknál a populáción belüli variabilitást is. A vértesszőllősi és Sinanthropus 120. dc,-k egész cingulum-komplexe pontos másolata egymásnak, és e két caninus lingualis felszínének lebenyezett struktúrája is nagyon hasonló egymáshoz. Buccal felől nézve, a korona lebenyezettségében a vértesszőllősi és Sinanthropus 122. dc,-k ugyancsak pontos megfelelői egymásnak. A vértesszőllősi dm₂ és a Sinanthropus megfelelő fogai megegyeznek egymással a korona nagyságában, horizontális kontúrjaiban és a klasszikusan fejlett Dryopithecus-mintában. Mutatkoznak azonban érdekes eltérések is közöttük. A vértesszőllősi dc, modernebb a Sinanthropus-fognál a csúcsrész semi-caniniform kialakulásában, viszont mesio-distalisan megnyúltabb alakja primitívebbé teszi a Sinanthropus tejszemfogainál. A vértesszőllősi dm₂ koronája modernebb szabású a homológ Sinanthropus-fogakénál a lingualis fal enyhébb vertikális konvexitásában, míg az erősen fejlett fovea posterior jelenléte archaikusabbá teszi a csukutieni fosszilis tejmolárisoknál.

A többváltozós statisztika azt mutatta, hogy a prehominin dc,-k közelebb állnak a recens ember megfelelő fogához, mint a vértesszőllősi. A filogenetikai és taxonomiai szempontból legfontosabb cingulum-komplex a prehominin dc,-ken egészében gyengébben fejlett mint a vértesszőllősi példányon, nem rendelkezik disto-lingualis kiszögelléssel, a buccalis zománc-duzzanat gyengébb és eltérő struktúrájú, ezenkívül teljesen különbözik a proximalis cingulumnyújtványok magassági aránya. A prehominin dm₂-k occlusalis körvonala is többé-kevésbé eltér a vértesszőllősi fogétól. Ezen általános eltéréseken túl a *Paranthropus* dc,-i spatula-szerűbbek a vértesszőllősi fognál. E genus specializált fogazata metrikusan is élesen megkülönböztethető fogleteinktől, extrém módon redukált dc,-je és hatalmas dm₂-je révén. Ennél kisebb különbség mutatkozik az *Australopithecus* és a vértesszőllősi ember homológ fogai között.

Végeredményben a vértesszőllősi fogak teljes morfológiai mintázata kielégítően megegyezik a Sinanthropuséval, az összes többi Hominida-csoport pedig kizárható. A magyarországi és kínai fossziliák váltakozva archaikus vagy modern irányú eltérései a megegyezésekhez képest alárendelt jelentőségűek,

és — a mozaik-evolúció általános jelenségének megfelelően — egymást kompenzálják. Mindenesetre elegendő súlyúak annak bizonyítására, hogy a vértesszőllősi ember maga nem volt *Sinanthropus*, csak azzal rokon forma. Jellegegyüttesének általános primitivitási foka megfelel az Előember evolúciós szintjének. A diagnózis tehát a következő: *a vértesszőllősi fogleletek az Archanthropus egy változatát képviselik* (és valószínűleg annak egy önálló filétikus vonalához tartoznak), amely morfológiailag nem tér el jobban a *Sinanthropus*-tól mint az észak-afrikai *Atlanthropus* (cf. ARAMBOURG, 1963) — és ez utóbbi formáktól legfeljebb alfaji differencia választja el. Amit az új koponyaletről a helyszínen meg lehet állapítani: vastag nyakszirtpikkely, fejlett torus occipitalis transversus és a mai átlagnál valószínűleg néhány száz cm³-el kisebb kapacitás, az nem mond ellent e diagnózisnak.

2. *Az emberi szemfog törzsfjlődése.* — A két világháború közötti időben élénk vita folyt a redukción és primitivitási hipotézis hívei között — elsősorban a recens formák komparatív vizsgálatára támaszkodva — azon, hogy az emberi szemfog evolúciója átment-e egy pongid-szerű fázison, vagy a kicsiny és viszonylag incisiform recens caninus még a primitív állapotot őrzi. Az azóta napvilágra került fosszilis leleteket figyelembe véve a redukció mellett kell döntenünk. Perdöntő érvnek látszik a *Sinanthropus* dc.-inek extrém caniniform jellege. Nem jelentenek ellenérvet az *Australopithecus* és *Paranthropus* redukált szemfogai, hiszen minden jel arra mutat, hogy a *Homo* genus egy egészen korai prehomínin-formából vált ki. A primitív fog-struktúra párhuzamos leszármazási vonalakon, mozaikszerűen és változatos módokon redukálódhatott. Tanulságos ebből a szempontból a vértesszőllősi semi-caniniform dc., Ugyanezen folyamaton kellett a cingulumnak is átmennie. A *Sinanthropus* és vértesszőllősi dc.-k lingualis cingulum, a disto-lingualis nyújtvánnyal, alakilag igen hasonló a csimpánzéhoz, csak gyengébb annál. A prehomínin dc.-k proximális felszínein a cingulum magasra felterjed. Úgy látszik, ezeken a régiókon ők őrizték meg jobban az ősi struktúrát, míg basalis elemeik jobban redukáltak mint a primitív euhomínin fogakon. A cingulum proximalis redukciója természetesen fokozatosan csökkentette a korona mesio-distalis megnyúltságát, és emellett egyenlőtlen tempójával létrehozta a mesialis és distalis járulékos zománc-csücsköcskéket. Az egész evolúciós folyamatnak igen lassan kellett végbemennie, még a Neandertáliakon is megfigyelhető, a Pech de l'Azé-i és Shanidar-i végpontok között megnyilvánuló, extrém variációból ítélve.

A redukció hipotézise javára szóló konklúzió csak a szerv filogenezisére vonatkozik és nem a csoportéra, azaz nem jelenti szükségképpen azt, hogy a *Hominidae* család a főemlős-evolúciónak egy specializált pongid fázisában egyenült ki; az utóbbi kérdés a jelenlegi tényanyag alapján még távol van a megoldástól. A hasonló alaporganizáció és a funkcionális feladatok korlátozott morfológiai megoldási lehetőségei miatt, éppen a fog-struktúra terén mindig

számolnunk kell a hosszú parallel-evolúció lehetőségével. E jelenség klasszikus példája a *Suidae* molárisai, amelyek következetesen a quadritubercularis típus felé fejlődtek, három önálló leszármazási vonalon.

A moláris-evolúcióra vonatkozó megállapítások az összehasonlító fejzetben bennfoglaltatnak, így azokat nem ismétlem meg.

3. A vértesszőllősi leletek jelentősége az emberi evolúció általános menetére.

— Az Archanthropusra jellemző az óriási földrajzi elterjedés: Kína, Jáva, Tanganyika, Észak-Afrika. Éppen ezért meglepő leleteinek morfológiai homogenitása, amely jóval kifejezettebb mint pl. az utolsó interglaciálisból származó emberi fossziliáknál. A tényeknek ez a kombinációja csak egyféleképpen értelmezhető: viszonylag még közel állanak a közös, filétikus gyökérhez. Későbbi leletekkel specializáció-kereszteződést nem mutatnak. Minden jel arra mutat, hogy szétszóródásuk primér centruma Afrika volt. Európából csak egy, velük egykorú emberi maradványt ismertünk: a maueri állkapcsot. Ennek besorolása azonban mindmáig problematikus. Lehet aberráns Archanthropus, de más esélyei is vannak. Eszközeit nem ismerjük, az úgynevezett „heidelbergi kultúrát” a régészek többsége tagadja. Az állkapcsot alkalmam volt 1963-ban, Heidelbergben megvizsgálni, de semmit sem tudok hozzátenni ahhoz, amit mások elmondtak róla. A vértesszőllősi emberi fossziliák azonban most már bizonyítják, hogy az Archanthropus Európában is élt! Úgy látszik, hogy az Archanthropus egy adott időhorizontban, a Nagy Interglaciális előtt, már kitöltötte az Óvilág lakható részeit. Csukutien és Vértesszőllős telephelyek, tűzhellyel és eszközök tömegével, tehát — ha elemi fokon is — de már hominizált társadalmat bizonyítanak. Mindennek alapján valószínűtlenné válik az az eléggé elterjedt koncepció, amely ezt a Hominidát megkülönböztetett *species*-ként kezelve, egy kihalt oldalágra helyezi. A gondolkodás sokkal jobb ökonómiáját jelenti, ha számos, enyhén divergáló filétikus vonalból összetevődő, archaikus emberi rétegeként, az egész későbbi emberiség közvetlen evolúciós bázisának tekintjük.

IRODALOM*

1. ARAMBOURG, C.: Le gisement de Ternifine. 2^o Partie.-L'*Atlanthropus mauritanicus*. Masson, Paris. (1963).
2. BRONOWSKI, J. and W. M. LONG: Statistics of Discrimination in Anthropology. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **10**, n. s., 385—394 (1952).
3. BRONOWSKI, J. and W. M. Long: The Australopithecine Milk Canines. *Nature*, **172**, 251 (1953).
4. CAVALLI—SFORZA, L. L. and A. W. F. EDWARDS,: Analysis of Human Evolution. *Genetics Today*. Pergamon Press, Oxford. 923—933 (1965).

* A terjedelmes odontográfiai irodalomból itt csak a legfontosabb forrásmunkák szerepelnek, ill. a szövegben idézett dolgozatok.

5. JØRGENSEN, K. D.: The Deciduous Dentition. A Descriptive and Comparative Anatomical Study. Acta Odontologica Scandinavica, **14**, Supplementum 20, Bianco Lunos, København. (1956).
6. KRETZOI, M. és VÉRTES, L.: A vértesszöllősi alsópaleolit őstelep. MTA Társ.-Tört. Oszt. Köz. XIII., 421—423. (1964).
7. REMANE, A.: Masse und Proportionen des Milchgebisses der Hominoidea. Bibl. primat., **1**, 229—238 (1962).
8. ROBINSON, J. T.: The Dentition of the Australopithecinae. Transvaal Museum, Pretoria. (1956).
9. ŞENYÜREK, M.: A Study of the Deciduous Teeth of the fossil Shanidar Infant. A Comparative Study of the Milk Teeth of Fossil Men. Türk Tarih Kurumu Basimevi, Ankara (1959).
10. THOMA, A.: The Dentition of the Subalyuk Neandertal Child. Z. Morph. Anthrop., **54**, 127—150 (1963).
11. WEIDENREICH, F.: The Dentition of *Sinanthropus Pekinensis*: A Comparative Odontography of the Hominids. Palaeontologia Sinica, New Series D, No. 1 (Whole Series No. 101). Peiping, (1937).

AZ ÓSMAGYAROK MAI RELICTUMÁRÓL

(ELŐZETES BESZÁMOLÓ)

TÓTH TIBOR

TTM Embertani Tár, Budapest

1964 őszén és 1965 tavaszán, féléves tanulmányutam idején embertani vizsgálatokat folytattam a Szovjetunió köztársaságaiban: Baskiriában, Tatáriában, Grúziában és Kazahsztánban. Az adatokat 3100 mindkét nembeli felnőtt egyénnél gyűjtöttem.

A választott témával összefüggésben jelenleg az ÉNy-kazahsztáni vizsgálatokról lesz szó. Ugyanis Alma-Atában a Kazáh Tudományos Akadémián, a kipszákok vizsgálatának előkészítése közben Szeitbek Nurhánov, a Nyelvtudományi Intézet munkatársa tájékoztatott arról, hogy a Kazáh Köztársaság Kusztanáji Területén egy magyar népcsoport él. Kérésemet a KTA Elnöksége valamint Történet-, és Nyelvtudományi Intézeteinek igazgatói elfogadták, miáltal 1965 áprilisában három hetet töltöttem a Kusztanáji Terület magyar-argün és kipszák csoportjai között, Szeitbek Nurhánov kíséretében. A természeti-időjárás viszonyokból adódó nehézségeket jelentős mértékben ellensúlyozta az a tény, hogy kísérőm (Sz. Nurhánov) maga is kipszák származású a kusztanáji területről és korábban (1950–51) hosszú ideig tanítóként dolgozott az argün-magyarok között.

Földrajzi vonatkozások

A Kazáh Köztársaság Kusztanáji Területe magában foglalja a turgáji geomorphológiai rendszert, amely 200,000 km² kiterjedésű. Ez a Magyarországnál kétszer nagyobb terület meridionálisan, vagyis a Nyugat-Szibériai Alföldtől az Aral-melléki sivatagi zónáig 700 km hosszú, továbbá 250–400 km-nyi szélességű, kelet–nyugati irányban. Északról délre haladva nyugat-szibériai erdőssztyeppe, kusztanáji mérsékelt száraz sztyeppe, a Turgáj folyó övezetében levő száraz sztyepp és félsivatag, valamint agyag-, és homok-sivatag — váltogatják egymást. A Turgáj-fennsík legmagasabb része mindössze 200–330 m. Az egész terület éghajlata kontinentális: a téli hónapokban –30, –35°, a nyári időszakban pedig +35, +40° a hőmérséklet. A csapadék meridionálisan szintén csökkenő tendenciájú: a sztyeppe övezetben az évi átlag 300–

350 mm, viszont a turgáji félsivatagos-sivatagos tájékon csak 150–200 mm (SZAUSKIN 1963). A geomorphológiai és klimatológiai sajátosságokkal összefüggésben a terület vízhálózata viszonylag gyengén fejlett: csupán a Tobol és a Turgáj folyók hossza több 500 km-nél. Ugyanakkor figyelmet érdemel, hogy a kusztanáji területen több, mint ötezer tó található bár ezeknek 80%-a nem nagyobb 1 km²-nél, mélységük pedig átlagban 2 m (SZAUSKIN 1963).

A meridionális irányú Turgáj-mélyedés déli részén van a Szárükopa-tó, mely a mélyedés irányát követve hosszanti formájú; partjai erősen tagoltak. Északkeleti irányból ömlik a tóba a Száriuuzeny, amelyet azonban a helyi ethnikai csoportok Khonraulö-nek neveznek. E folyó torkolatánál és a Szárükopa-tó keleti partja mentén laknak az argün-magyarok. Jelenleg ez a terület a turgáji (zsángeldii) járáshoz tartozik, történetileg pedig a Szárükopa-Khonraulö partmenti övezet a magyar csoport fő szállásterületének tartható. Néhány évtizeddel ezelőtt társadalmi-gazdasági okok következtében a csoport egy része innen telepedett át a kusztanáji terület más járásaiba.

A Szárükopa-tó egyébként a környező vidékkel együtt a mérsékelt száraz, és száraz sztyeppe átmeneti régiójában helyezkedik el. Szélsőséges, kontinentális éghajlata miatt a lakosság elsősorban állattenyésztéssel foglalkozik. Gazdaságföldrajzi szempontból a környezeti lehetőségek az előző évszázadokban is hasonlóak voltak és a legeltető-nomadizáló állattartás kialakulását illetve fennmaradását eredményezték (AGAFONOV 1961). Külön figyelmet érdemel, hogy a környezet kontinentalitása folytán az előző évszázadokban a nomadizálás rádiusa elérte a 400 usque 700 km-t. Ezek a nagytávú helyváltoztatások fontos ethnikai-történeti adalékot képeznek további kutatásainkhoz.

Néprajzi vonatkozások

Az embertani adatok gyűjtése mellett minden lehetséges időt a magyar (madiar)csoport törzsi-nemzetségi helyzetének megállapítására használtam fel. A Szárükopa északi övezetében levő állattenyésztő szovhoz („Küzbel”) több magyar telephelyén ismételt beszélgetésekben alakult ki a törzsi-nemzetségi összetétel képe. Ennek megfelelően a magyar(madiar)csoport az előző évszázadokban a kazáh nép Középső Zsuzához tartozó Argün törzsszövetségen belül foglalt helyet, mint egyetlen törzs. Biktászov Dair Szárükopa-sümöktői ak szakál szerint e törzs hat nemzetségfője Akbáj, Aitkul, Boz, Kalmambet, Abüz és Seru volt, akik közül utóbbi azonban korán, utód nélkül halt meg (7. ábra). Az embertani vizsgálatokhoz szükséges adatgyűjtés igazolta Biktászov Dair közléseit, mivel 21 férfi és 6 nő az Akbáj nemzetséghez, 26 férfi és 6 nő az Aitkulhoz, 9 férfi és 6 nő a Bozhoz, 3 férfi és 2 nő a Kalmambethez, 21 férfi és 11 nő pedig az Abüz nemzetséghez tartozónak vallotta magát. Mindössze egy nő nem közölte a nemzetségfő nevét! A Küzbel szovhoz adminisztrá-

ciójának vezetői rendelkezésekre bocsátották a Turgáji (Zsángeldii) járásban és a Kusztanáji Terület más járásaiban élő magyar-törzsbeli családok névjegyzékét. Ennek alapján megállapítható, hogy jelenleg ÉNy. Kazahsztánban vagyis a Kusztanáji Területen 171 argün-magyar család (= udvar) található. Ebből, a történetileg központi szállásterületnek tartható Szárükopa-Khonrauló partmenti övezetében a családok (= udvarok) száma: 84. Itt vagyis a Küzbel szovhoz egyes telephelyein sikerült pontosan megállapítani, hogy a 84 családban 216 a 20–60 életév közötti egyének száma, a 20 év alatti gyermekeké pedig — 243. Tehát a központi szállásterületen 84 családban 459 magyar él. Fentiekből megállapítható továbbá, hogy az egyes családokban a 20 év alatti gyermekek száma, átlagban: 3. Ezt a számot használva szorzóként a Kusztanáji Terület más járásaiban tartózkodó további 87 magyar családnál, a 20 év alatti gyermekek számaként 261-et kapunk. Ugyanezen, a központi szállásterületről széttelepült, viszonylag nagyobb csoportnál a 20 év fölötti kategóriát családonként kettőnek (apa és fia vagy leánya) véve, 174 főt kapunk. Tehát a pontosan regisztrált 87 családban kb. 435 magyar él. Az összesítésnél figyelembe veendő továbbá, hogy a Küzbel szovhozon belül 55 nő a korábbi évtizedekben más törzsbelivel házasodott, tehát külön kontingenst képezve 949-re növeli a magyarok összlétszámát. Mivel a Küzbel szovhozon kívül élő 87 pontosan regisztrált családnál a lélekszám becsléses jellegű, a Kusztanáji Területen élő argün-magyarok összlétszáma 900—950 főre körvonalazható.

A turgáji járásban törzsszövetségi szinten az argünök (2/3-ad rész) és a kipszákok (1/3-ad rész) élnek. Viszont a Szárükopa övezetében kizárólag az argünök törzsei illetve nemzetségei tartózkodnak, nevezetesen: magyarok, simbolátok, zilskajdarak és utejek (7. ábra). A magyarok az itt felsoroltakkal, valamint a különböző kipszák törzsek tagjaival házasodtak mind a közel-, mind a távoli múltban. Ami az egyes magyar nemzetségek családfáját illeti, Biktászov Dair sümöktői akszakál és más öregek elmondása alapján 10—12 nemzedék volt visszakövethető. Sajnos se szerét vagyis a családfa írásos változatát egyetlen telephelyen sem sikerült találni.

Az embertani adatokról

Bár a morfológiai jellegeket a Kusztanáji Terület Zsángeldii (Turgáji) és Toboli járásaiban összesen 400 felnőtt egyénnél elemeztem, ebből a kontingensből a magyarok részaránya: 112, vagyis 80 férfi és 32 nő. Túlnyomó többségüket a Küzbel szovhoz telephelyein (Szaga, Özönküzdük, Zsörök, Khömsök, Sopán és Zsüzbáj-jurtacsopot) vizsgáltam.

Az adatgyűjtést 47 metrikus és merológiai jellegre vonatkozóan végeztem. A haj, szem és bőr pigmentációját FISCHER, MARTIN (1928) és LUSCHAN mintái

1. táblázat
Férfi-szériák metrikus összehasonlítása

Ethnikai csoport	N	Arcmagasság (morphológiai)	Járomtviszesség	Orrmagasság I.	Orrmagasság II.	D (I-II)	Orrszélesség	Mandibulaszélesség	Fejhoszság	Fej szélesség	Térmet
Magyar (Turgáj)	80	132,6	148,7	61,2	55,8	5,4	36,7	99,9	186,1	158,3	163,7
Argün (Turgáj)	78	132,9	149,5	59,9	55,0	4,9	36,3	100,9	187,3	158,4	166,2
Kipcsák (Turgáj)	106	133,4	150,3	60,3	54,8	5,5	37,3	101,6	188,3	158,6	166,5
Ujszun (DK. Kazahsztán)	100	132,3	147,3	60,0	54,2	5,8	36,7	99,0	187,4	157,3	164,7
Osszét (Grúzia)	100	131,1	149,2	59,3	55,6	3,7	37,1	97,7	189,7	161,1	173,6
Jurmata (Baskiria)	95	128,6	142,7	55,7	50,7	5,0	37,4	98,5	190,6	152,4	164,2
Min-Jaik (Baskiria)	94	129,9	143,6	55,1	50,5	4,6	36,7	99,1	191,2	151,9	165,4
Jenej (Tatária)	92	128,5	141,3	56,0	51,5	4,5	35,8	99,8	192,8	150,8	164,0
Uszergán (Baskiria)	97	132,5	146,1	57,9	53,0	4,9	37,1	100,8	190,7	156,4	166,6
Burját (Debec 1951)	250	135,9	148,8	63,5	53,7	9,8	36,5	115,2	192,8	157,8	163,0
Lamut (Debec 1951)	131	135,0	147,5	62,1	51,6	10,5	36,2	116,8	194,6	154,6	160,4
Kati-Afgán (Debec 1965)	113	122,4	137,4	54,1	51,5	2,6	35,4	105,1	192,8	147,9	166,4
Megri-Örmény (Abduselisvili 1963)	100	126,1	139,6	57,0	54,3	2,7	35,6	106,3	180,4	155,2	164,7
Kazáh I. (Debec 1952)	99	131,3	150,0	63,0	53,0	10,0	37,6	114,6	186,8	159,4	166,1
Hanti (Debec 1947)	128	129,4	149,7	57,8	51,1	6,7	36,1	115,2	192,1	159,7	159,8
Kazáh II. (Levin 1952)	207	129,2	149,5	60,3	52,4	7,9	38,4	112,6	188,1	160,0	165,0

1. tábl. (folyt.)

Ethnikai csoport	Metrikus jellegek	N	Arcmagasság (morphológiai)	Járomv-szélesség	Orrmagasság I.	Orrmagasság II.	D (I—II)	Orrszélesség	Mandibula-szélesség	Fejhoszság	Fejszélesség	Termet
Kazáh III. (Levin 1952)		50	130,3	148,5	60,6	53,1	7,5	38,7	113,3	186,9	161,4	163,2
Kazáh IV. (Levin 1952)		111	129,1	148,9	59,4	52,4	7,0	38,8	113,9	186,5	159,8	165,1
Jakut (Levin 1947)		597	138,6	148,3	67,9	53,8	14,1	37,3	115,1	192,4	156,6	163,6

szerint elemeztem. A merológiai tulajdonságokat a moszkvai anthropológiai iskola vizsgálati programját képező leíró kategóriák (hármás, négyes és ötös ball-rendszer) szerint értékeltem. Ezáltal, az egységes metodika következtében s különösen a metrikus jellegek vonatkozásában, fokozódott a reális összehasonlítás lehetősége (ROGINSZKIJ—LEVIN 1955).

Jelenleg, a magyar csoporttal együtt, kilenc férfiszéria 842 egyénének kilenc metrikus és 14 merológiai-leíró jellegére vonatkozó adataink rövid értékeléséről szólunk. Az értékelésnél a primér taxonómiai jellegek történeti korrelációjának tényéből (elvéből) indultunk ki, amely Eurázsia ethnikai-anthropológiai kontaktzónáiban több, mint kétezer év folyamán gyakori jelenséggé funkcionált a paleometallikumtól a népvándorlaskor végéig. Ezért az eurázsiai kontinens fő taxonómiai csoportjainak jellemző adatait bevontuk az összehasonlításba (DEBEC 1951, 1965; LEVIN 1947; ABDUSELISVILI 1963; lásd 1. és 4. tábl.). Ugyancsak felhasználtuk az eurázsiai kontaktzóna kevert eredetű csoportjainak adatait (DEBEC 1947, 1952; LEVIN 1952) is.

A Kusztanádi területen élő argün-magyar férfiszériára jellemző a rövid igen széles fej, az igen széles, magas arc, a kisközepes termet (163,7 cm). Jellemző továbbá a lissotrichia, amelynek azonban első kategóriája vagyis az egyenes-merev haj csupán 38,1%-ban fordul elő (2. tábl.). Az epicanthus közel 80%-ban hiányzik, az arcszőrzet sűrűsége az átlagosnál gyengébb, a mellszőrzet pedig dominánsan nagyon ritka (94,6%). Az arcprofilra és a járomtájra a közepes fejlettség a jellemző, mint az orrgyökmagasságra is. Többséget képez az egyenes orr (61,2%). A sellion-ciliármediális táv (= D), amely elsődleges rasszdiagnosztikai jelentőségű, viszonylag kicsiny (5,4 mm). A haj-, és szemszín vonatkozásában jellemző a dominánsan sötét pigmentáció (3. tábl.). A bőrszín elemzése szinte teljes mértékben a világos változatot adta (98,7%).

A fenti észrevételek alapján kétségtelen, hogy az argün-magyar férfiaknál a dél-szibériai rassz morfológiai sajátosságai tükröződnek az egyes metrikus és merológiai adatokban illetve azok komplexumában (LEVIN 1954;

2. táblázat
Férfi-szériák

Jellegek Ethnikai csoportok	N	Életkori csoportok %			Epicanthus				Szemnyílás Lelyzete	
		18—24 év	25—39 év	40—60 év	hiányzik (0) %	gyengén fejlett (1) %	erősen fejlett (3) %	átlag ball (0—3)	külső vége fentebb (3) %	átlag ball (1—3)
Magyar (Turgáj)	80	6,2	53,8	40,0	78,7	15,0	0	0,27	55,0	2,55
Argün (Turgáj)	78	9,0	66,6	24,3	66,6	24,3	1,3	0,43	44,8	2,43
Kipcsák (Turgáj)	106	11,3	49,05	39,6	73,6	20,7	0	0,32	57,5	2,57
Ujszun (DK. Kazahst.)	100	25,0	41,0	34,0	73,0	20,0	1,0	0,35	50,0	2,50
Osszét (Grúzia)	100	8,0	62,0	30,0	100,0	0	0	0	11,0	2,06
Jurmata (Baskiria)	95	12,6	62,1	25,2	65,2	33,7	0	0,36	20,0	2,20
Min-Jaik (Baskiria)	94	10,6	61,7	27,6	75,5	23,4	0	0,25	33,0	2,33
Jenej (Tatária)	92	15,2	56,5	28,2	92,4	7,6	0	0,07	50,0	2,50
Uszergán (Baskiria)	97	6,2	69,0	24,7	75,2	24,7	0	0,25	15,4	2,15

GINZBURG 1963a, b). De az egyes jellegek abszolút értékeinek elemzésén túlmenően fontosnak tartjuk néhány jellegpár kombinációjának sztereo-korrelációs analízisét.

A sellion-ciliármediális távot kifejező két orrmagasság adatai (= D) a korrelációs mezőben lehetővé teszik annak megállapítását, hogy a turgáji csoport vagyis a magyar, egyéb argün (=saksak, simbolát, zsilkajdár) és kipcsák férfiak e fontos rasszdiagnosztikai sajátosság tekintetében igen közel vannak egymáshoz és az összetekhez, a kombinációs mező átmeneti zónájának europoid felében. Megállapítható továbbá, hogy a nevezett turgáji csoport jelentősen távol van a hantiktól (1. ábra). A hanti anyag a fenti jellegkombináció szerint a bjelájai csoporthoz van közel, az uszergán anyag pedig a kazáh IV-es (Kis-Orda) szériához. Igen fontos momentum, hogy a turgáji csoport közelebb van a többi kazáh szériához, mint a bjelájaiakhoz (1. ábra).

leíró jellegei

igen ritka (1) %	Arcszőrzet (25. évtől)				Mellszőrzet (25. évtől)					Szemöldök fejlettsége		Hajforma %		
	ritka (2) %	fejlett (4) %	erősen fejlett (5) %	átlag ball (1-5)	igen ritka (1) %	ritka (2) %	fejlett (4) %	erősen fejlett (5) %	átlag ball (1-5)	erős (3) %	átlag ball (1-3)	N	egyenesterev	egyenestűgy
46,6	36,0	8,0	0	1,80	94,6	5,3	0	0	1,05	25,0	1,94	76	38,1	60,5
49,3	33,8	7,0	0	1,75	94,3	4,2	0	0	1,07	21,8	1,95	78	16,7	80,7
62,7	22,3	3,2	0	1,55	98,9	0	1,1	0	1,03	18,8	1,91	105	24,7	73,3
26,6	33,3	14,6	0	2,28	93,3	4,0	1,3	1,3	1,13	15,0	2,02	100	46,0	54,0
0	1,1	72,8	3,2	3,78	19,6	15,2	21,7	27,2	3,22	67,0	2,67	99	0	74,7
12,0	30,1	26,5	6,0	2,84	78,3	7,2	2,4	3,6	1,46	80,0	2,80	95	20,0	80,0
28,6	22,6	21,4	0	2,42	65,5	23,8	3,6	0	1,50	61,7	2,59	94	28,7	71,3
10,2	24,3	21,8	1,3	2,79	79,5	5,1	3,8	2,5	1,45	57,6	2,49	92	20,6	79,3
19,8	27,4	18,7	1,1	2,54	80,2	13,2	3,3	2,2	1,34	26,8	2,20	97	13,4	85,5

A második korrelációs mezőben a morfológiai arcmagasság és a járomívszélesség kombinációja elemezhető (2. ábra). A magyar széria a mongoloid csoport közvetlen közelében található, mint a többi turgáji s egyéb kazáh leletek. A bjelájai csoport többsége az átmeneti zóna europoid felében van, csak az uszergánok közelítenek a kazáhokhoz. A turgáji magyarok és a bjelájaiak (pl. délbaskiriai jurmaták és tatáriai jenők) morfológiai távolsága e kombinációban szintén jól kifejeződik.

A harmadik korrelációs mezőben a morfológiai arcmagasság és az első orrmagasság (subnasale-ciliármediális táv) kombinációja analizálható (3. ábra). Ez esetben a turgáji csoport (magyar—argün—kipsák) szintén az átmeneti zóna mongoloid térfelén van. Az uszergánok nem a bjelájaiakhoz (jurmata, min, jenej), hanem a turgáji csoporthoz vannak közelebb.

A negyedik kombinációs változatban a fejhosszúság és fejszélesség adatai-

3. táblázat
Férfi-szériák

Ethnikai csoportok	Arcprofil			Járomtáj fejlettsége			Orrgyök magassága		
	széles (1) %	keskeny (3) %	átlag ball (1—3)	gyenge (1) %	erős (3) %	átlag ball (1—3)	kicsiny (1) %	nagy (3) %	átlag ball (1—3)
Magyar (Turgáj)	2,5	31,2	2,29	5,0	41,2	2,36	1,2	2,5	2,01
Argün (Turgáj)	2,6	37,2	2,35	41,0	12,8	1,72	1,3	15,4	2,14
Kipcsák (Turgáj)	—	29,2	2,29	6,6	18,9	2,12	2,8	2,8	2,00
Ujszun (DK. Kazahst.)	4,0	13,0	2,09	7,0	25,0	2,18	15,0	3,0	1,88
Osszét (Grúzia)	—	87,0	2,87	87,0	—	1,13	—	74,0	2,74
Jurmata (Baskiria)	—	23,1	2,23	43,1	5,2	1,62	—	97,9	2,98
Min-Jaik (Baskiria)	—	53,2	2,53	46,8	2,1	1,55	2,1	30,8	2,30
Jenej (Tatária)	1,09	38,0	2,37	54,3	2,2	1,48	—	60,9	2,61
Uszergán (Baskiria)	1,03	24,7	2,24	26,8	6,2	1,79	5,1	16,5	2,11

nak összefüggését elemezhetjük (4. ábra). Az előző három korrelációval szemben itt nem az eurázsiai fő taxonómiai csoportok sajátosságai fejeződnek ki, hanem csupán a morfológiailag másodlagos taxonómiai értékű vonások, amelyek függetlenek a kontinentális (vagyis europoid illetve mongoloid) szisztematikai csoportoktól. Az itteni kombinációból világos, hogy a brachy-, és dolichocrán sajátosság mindkét kontinentális szisztematikai csoportnál megvan. A turgájiaknál a brachy-, mesobrachycránia tendenciája figyelhető meg.

A következőkben nem morphometrikus, hanem morphoscopikus jellegek kombinációját adjuk. Az epicanthus és arcszőrzet esetében a magyarok az argünökkel és kipcsákokkal együtt a többi kazah szériához vannak közelebb az átmeneti zónában, nem pedig a bjelájaiakhoz (5. ábra). Végül az arcprofil és az orrgyökmagasság morphoscopikus kombinációját alkalmazzuk (6. ábra). A turgáji magyarok, argünök és kipcsákok e vonatkozásban is közel vannak

leíró jellegei

Orrbát haránt-profilja			Általános orrprofil %				Hajszín %		Szemszín		Bőr-szín
alacsony (1) %	kiemelkedő (3) %	átlag ball (1-3)	concav	egyenes	convex	hullámos	N	fekete (27; 4-5)	sötét (2) %	átlag ball (0-2)	világos (3; 7-9)
1,2	27,5	2,26	11,2	61,2	11,2	16,2	76	98,6	73,7	1,70	98,7
17,9	32,0	2,14	12,8	62,8	9,0	15,4	78	100,0	84,6	1,82	91,0
10,4	30,2	2,20	18,8	56,6	8,5	16,0	105	100,0	77,3	1,76	99,0
21,0	13,0	1,92	10,0	66,0	11,0	13,0	100	100,0	82,0	1,78	79,0
4,0	32,0	2,28	0	65,0	19,0	16,0	94	98,9	30,0	1,22	100
—	68,4	2,68	26,3	56,2	2,1	18,9	95	83,1	54,7	1,45	87,4
1,0	27,6	2,26	20,2	57,4	3,2	19,1	94	91,5	56,4	1,43	83,0
1,1	27,2	2,26	20,6	59,8	3,2	16,3	92	86,9	28,2	1,09	94,5
7,2	23,7	2,10	22,7	53,6	8,2	15,4	97	96,9	58,7	1,52	91,7

egymáshoz de az átmeneti zóna europoid térfelén. Az uszergán széria közel van a magyarokhoz. A többi bjelájai leletek (jurmata, min, jenej) viszont az europoid zónán belül helyezkednek el. Ebben a második morphoscopikus kombinációban bizonyos eltérés mutatkozik az általunk nyert értékek valamint DEBEC és LEVIN adatai között, (6. ábra; 3. és 4. tábl.). Ez, kétségtelen, hogy magyarázható részleges metodikai eltéréssel, amelynek lehetősége merológiai sajátosságok elemzésénél nem mindig kerülhető el, ugyanakkor figyelmet érdemel, hogy a sztyeppe övezetben keletről nyugatra haladva a morfológiai összetételben az europoid sajátosságok egyre gyakrabban fordulnak elő. Márpedig a turgájiak az eurázsiai kontaktzóna nyugati felében élnek.

Az alkalmazott összehasonlításokból ismétlődően megállapítható a turgáji magyarok, egyéb argünök (= saksak, simbolát, zsilikajdár) és kipesákok nagyfokú közelsége, amely csak hosszan tartó együttélés folyamatában alakul-

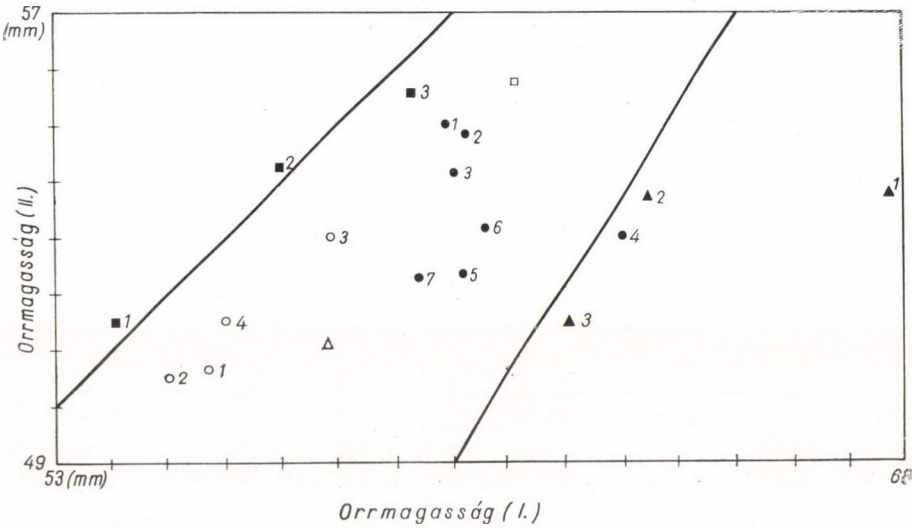
4. táblázat

Férfi-szériák leíró jellegei

Etnikai csoport	Jellegek	N	Epicanthus (%-os hiány)	Arcszőrzet (átlag ball; 1-5)	Arcprofil (átlag ball; 1-3)	Orrgyökmagasság (átlag ball; 1-3)
Burját (Debec 1951)		250	45,6	1,51	1,05	1,42
Lamut (Debec 1951)		131	25,0	1,04	1,01	1,14
Kati — Afgán (Debec 1965)		113	100,0	3,25	2,53	2,50
Megri — Örmény (Abduselisvili 1963)		100	100,0	3,72	2,71	2,73
Kazáh I. (Debec 1952)		99	80,8	2,03	1,22	1,69
Hanti (Debec 1947)		128	76,4	1,92	1,20	1,65
Kazáh II. (Levin 1952)		207	81,5	1,93	1,14	1,50
Kazáh III. (Levin 1952)		50	84,0	1,73	1,16	1,56
Kazáh IV. (Levin 1952)		111	87,3	1,86	1,08	1,45
Jakut (Levin 1947)		597	34,6	1,18	1,12	1,61

hatott ki. Az a tény, hogy a turgáji csoport az egyes kombinációk tekintetében nem a bjelájaiak (jurmata, min, jenej)-hoz, hanem a kazáh nép középső és kis zsuzainak szériáihoz van közelebb, jól kifejeződik az argün-magyarok korai, igen régen elkezdődött asszimilációs folyamata. Mindenesetre kétségtelen, hogy a szárükopai magyarok embertani összetételében tükröződő morphogenezis iránya más, mint a Bjelája-medencei jurmatáknál, mineknél és jenejknél!

Már a taxonómiailag fontos somatometrikus és somatocopiai jellegek értékelésénél utaltunk arra, hogy a szárükopai magyarokra a délszibériai rassz sajátosságai a jellemzők. Ismeretes, hogy a dél-szibériai rassz genézisében két morfológiai faktornak volt meghatározó szerepe: a közép-ázsiai-kazahsztáni területen élt bronzkori-andronovói népesség europoid jellegkomplexumának és belső-ázsiai mongoloid elemeknek (GINZBURG 1963a, 1964; DEBEC 1952, 1956, 1958; LEVIN 1952, 1954). Az a tény, hogy a szárükopai magyarok embertani habitusában a dél-szibériai rassz tulajdonságai fejeződnek ki, felveti a hosszan-

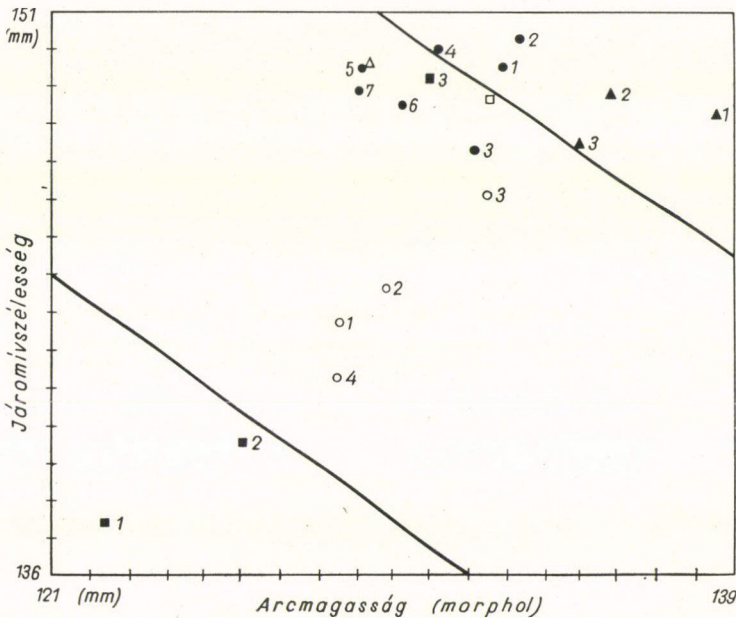


I. ábra

Ethnikai csoportok összehasonlítása morphometrikus jellegek szerint

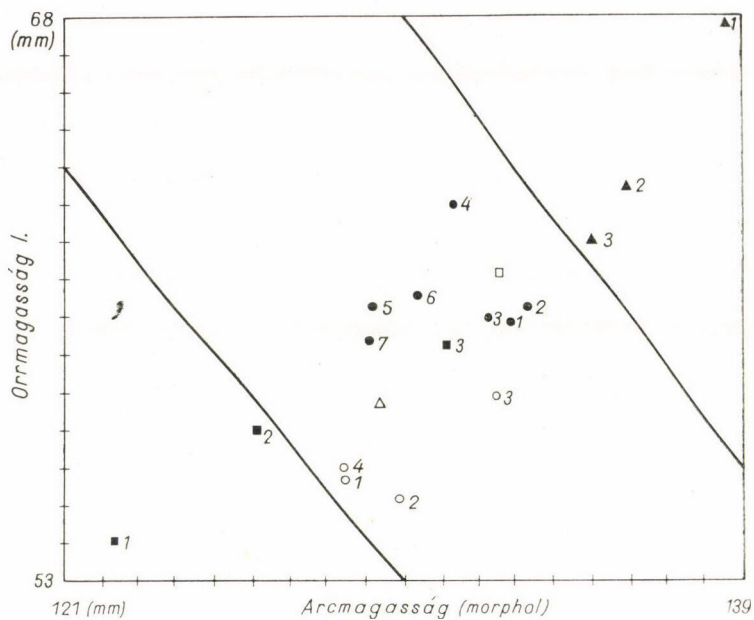
Jelmagyarázat 1—6. ábráig:

- ▲ 1 — Jakut, 2 — Burját, 3 — Lamut ■ 1 — Kati-Afgán, 2 — Megri-Örmény, 3 — Osszét (Gruzia) △ — Hanti □ — Magyar (Turgáj) ● 1 — Argün (Turgáj), 2 — Kipsák (Turgáj), 3 — Ujszun (DK. Kaz.), 4 — Kazáh I. (DK. Kaz.), 5 — Kazáh II. (DK. Kaz.), 6 — Kazáh III. (Ny. Kaz.), 7 — Kazáh IV. (Ny. Kaz.) ○ 1 — Jurmata (Baskiria), 2 — Min-Jaik (Baskiria), 3 — Uszergán (Baskiria), 4 — Jenej (Tatária)

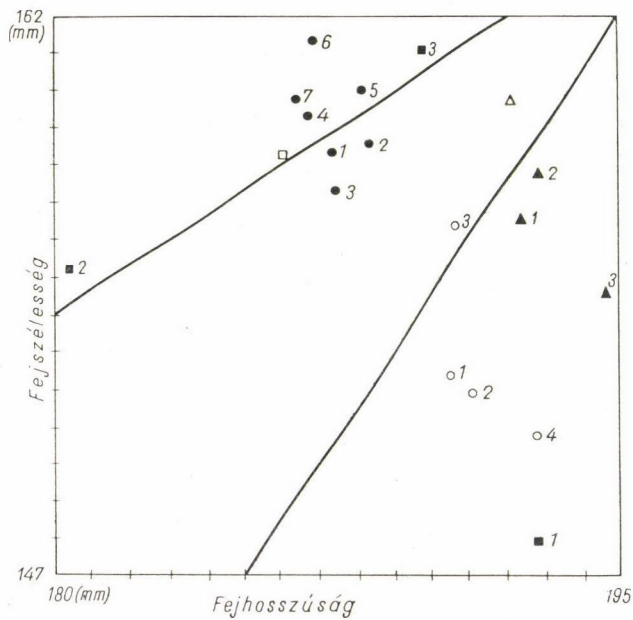


2. ábra

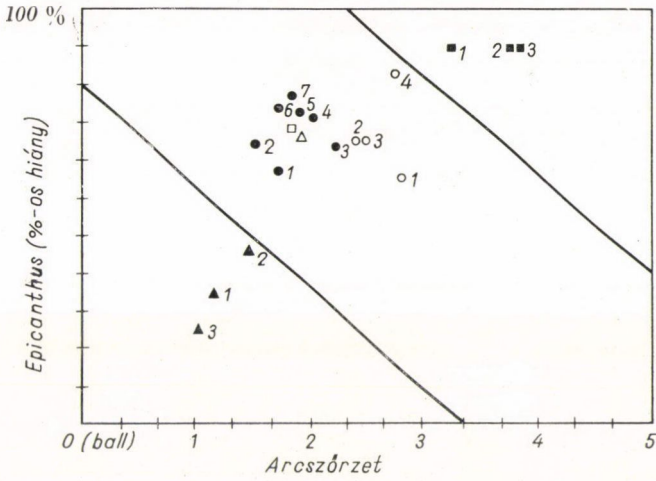
Ethnikai csoportok összehasonlítása morphometrikus jellegek szerint



Ethnikai csoportok összehasonlítása morphometrikus jelek szerint

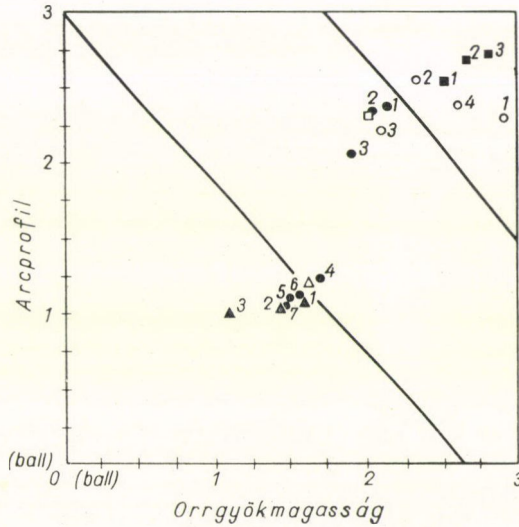


Ethnikai csoportok összehasonlítása morphometrikus jelek szerint



5. ábra

Ethnikai csoportok összehasonlítása morphoscopiai jelegek szerint

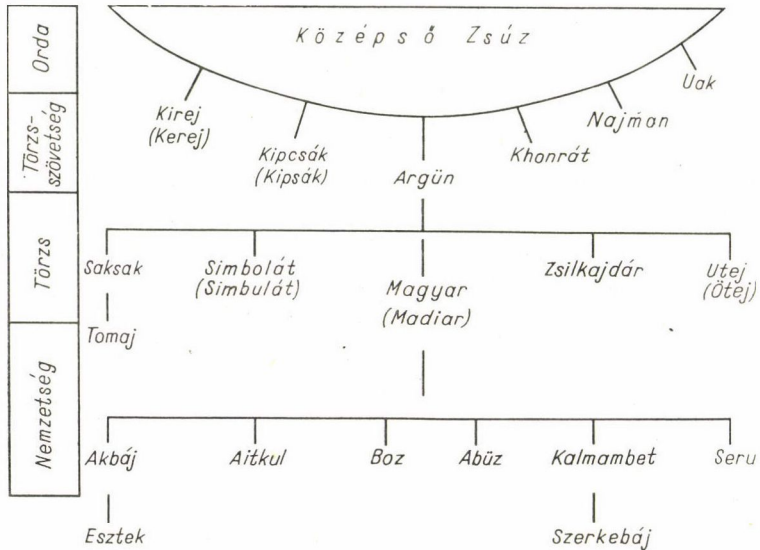


6. ábra

Ethnikai csoportok összehasonlítása morphoscopiai jelegek szerint

tartó asszimiláció időtartamának problémáját. Ezzel kapcsolatban utalunk arra, hogy a dél-szibériai rassz genezisében végbement keveredési folyamat időtartamát DEBEC (1956) a népvándorlás korára jelöli. GINZBURG pedig a dél-szibériai rassz genezisének időtartamát az i. u. első évezred egész intervallumára körvonalazza (1963a, 1964). A közelmúltban végzett kiegészítő vizs-

gálatok (TÓTH 1965) megerősítik a korábbi észrevételeket, melyek szerint a keveredés folyamatában kialakuló morfológiai tulajdonságok legalább egy évezrednyi együttélés következményei. Mivel viszont a paleoanthropológiai leletekből az i. u. első évezred egész intervalluma állapítható meg a dél-szibériai rassz kialakulásának időtartamaként, s mivel a turgáji magyarok nem a



7. ábra

A turgáji magyarok törzsi—nemzetiségi helyzete

bjelájaiakhoz, hanem a nyugatkazahsztáni etnikai csoportokhoz vannak közelebb, feltételezhető, hogy a szárükipai magyarok az i. u. első évezredben élt Észak-Káspi-Jaik melléki szarmata-alán-prehun kori elődök mai relictumát képezik, akik a Nyugati-Türk Khaganátus idején vagy későbbben mai szálláshelyükre telepedtek át.

Néhány auxiliáris problémáról

A turgáji magyar csoport törzsi-nemzetiségi helyzetével kapcsolatban elkerülhetetlen egy elméleti aspectus: a törzs és nemzetiség fogalmának gyakori összefonódása. Nincs egységes vélemény arra vonatkozólag, hogy az ajmak (középkori ojmak, omak) terminus hármas fogalma: nemzetiség, nagy-nemzetiség, törzs, milyen társadalmi-gazdasági körülmények között váltakozott (TOKARJEV 1958, AMANZSOLOV 1959, VOSZTROV 1962). Bár az utóbbi évtizedekben intenzíven foglalkoztak a kazáh nép törzsi-nemzetiségi összetételének

vizsgálatával (AMANZOLOV 1959; VOSZTROV 1961, 1962), az egyes törzseket alkotó nemzetségek rendszeres kutatása a nyugat-kazahsztáni Kis-Zsuz vonatkozásában ismeretes egyelőre (VOSZTROV 1962). Fenti észrevételek azonban nem változtatnak a szárükopai magyarok törzsi-nemzetségi helyzetének képén. Az argünök törzsszövetsége viszonylag későn alakult ki és területileg a XI. században Mahmud-al-Kasgari szerint a mai DK. Kazahsztán területén tartózkodtak. Csak a XIV.—XV. századokban telepedtek északra, különböző népmozgalmakkal összefüggésben (AMANZOLOV 1959).

Ami a szárükopai magyarokat illeti, különösen fontos az etnonim kérdése. Vizsgálatunk idején mind a Kusztanáji Területen, mind Alma-Atában megerősítették, hogy nem madzsarokról, hanem magyarokról van szó. A Szárükopa-Khonraulö partmenti övezetének magyar telephelyein a helyiek szintén magyar(madiar)-nak nevezték magukat. Mint ismeretes a X. századi arab utazók: Ibn Ruszta és al-Maszudi madzsagárokról illetve badzsardokról írnak (GYÖRFFY—CZEGLÉDY 1958). Rendkívül fontos azonban a XII. századi al-Marwazi mervi orvos tudósítása a türkökről, melynek kapcsán a mai Kazahsztán és Közép-Ázsia területén élő valamint velük határos IX—XI. századi népcsoportokról ad rövid leírást. Taba, i al-haiiawan c. munkájában a 9. § 13. pontjában nem madzsarokról, hanem a magyarokról ír (HRAKOVSKIJ 1959). Az Arany Horda, majd a Fehér Horda szétesése után Nyugat-Kazahsztán területén megalakult az Üzbég fejedelemség, amelynek részét képezte a Turgávidék is (AHMEDOV 1965; VOSZTROV 1962). Nem lehet véletlen épp ezért az, hogy a Bahr al-aszraban Mahmud ibn Vali szerint Abu-l-Hair XV. századi üzbég fejedelem csapataiban nemcsak kipcások, hanem madzsarok is szolgáltak (AHMEDOV 1965). Figyelmet érdemel továbbá a Tavarih-i Guzida-ji Nuszrat Náme című türk nyelvű anonim kézirat adata amely, JUDIN szerint* valószínűen magától Muhammad Sejvani khántól, Abu-l-Hair unokájától származik s amelynek megfelelően a Burunduk fejedelem elleni küzdelemben a madzsar-omakbeliek is részt vettek (JUDIN 1965). Megemlíthető továbbá, hogy Hanükovnak a múlt század első felében a buharai fejedelemségről írott munkájában a madzsar törzsről is szó van, mint preüzbég finn-ugor (TOKARJEV 1958) csoportról. Végül igen fontos Kazancev közlése a múlt század közepéről, amelyben az orenburgi tartomány keleti részén élő argün „nemzetségek” között a magyarok és simbolátok is szerepelnek, akik egyébként ma a Szárükopa-Khonraulö mentén egymás szomszédságában élnek (ARISZTOV 1896).

A fentiekkel kapcsolatban mindenekelőtt megjegyzendő, hogy a történelmi körülmények figyelembevételével, amelyek évszázadokon keresztül a Káspi—Aral—Turgáj vidékére egyaránt jellemzőek voltak, a madzsar és magyar etnonimek valószínűen egy ugyanazon etnikai csoportra vonatkoztak. Tehát nincs kizárva annak lehetősége, hogy a felsorolt történelmi forrásokban

* Nevezett szerző személyes közlése 1965 májusában Alma-Atában, — TT.

a turgáji magyarok elődeiről van szó. Igaz, hogy az etnonim „magyar” változata csupán két esetben szerepel: al-Marwazínál és Kazancevnél. A két forrás közötti hét évszázadban csupán a XV. századi forrásanyagban szerepel az etnonim „madzsar” változata. Lehetséges azonban tehát, hogy ez az üzbég fejedelemség fennhatósága alatt élő turgáji magyarok pontatlan átírása.

Mivel a rendelkezésre álló embertani adatok értékelése évezredek asszimilációra enged következtetni s mivel al-Marwazi már 100 évvel a mongol hódítás előtt tudósít a magyar csoportról, véleményünk szerint kizártnak tartható, hogy a Kusztanáji területen élő magyar relictumot olyan általánosan ismert történeti eseménnyel hozzuk kapcsolatba, mint a „tatárjárás”.

Fentiekkel kapcsolatban egyébként megemlíthető az a vallástörténeti vonatkozású feltételezés, mely szerint a mai turgáji magyar relictum távoli elődeit, mint a honfoglalással összefüggő széttelepedés keleten, a Káspi-Jaik zónájában maradt csoportját, találja az Izlám terjeszkedése.

Összefoglalóan megállapítható, hogy a rendelkezésre álló embertani és auxiliáris leletek tanúsága szerint a turgáji magyar csoportban sikerült egy, az Eurázsiai határövezetben kb. másfélszer évvel ezelőtt élt nagyobb etnikai egység relictumát vizsgálni.

(Előadva 1966. április 12-én a Magyar Tudományos Akadémián, az Antropológiai Témabizottság kibővített ülésén)

IRODALOM

1. ABDUSELISVILI, M. G.: Ob antropologiceszkom szosztave szovremennogo naszelenija Armenii. *Antropol. Szbornik*, **4**, Moszkva (1963).
2. AGAFONOV, N. T.: Iz isztorii ekonomiceszkogo razvityija Turgaja. in: *Sztranü i narodü Vosztoka*, **2**, Moszkva (1961).
3. AHMEDOV, B. A.: *Goszudarsztvo kocsevüh uzbekov*, Moszkva (1965).
4. AMANZSOLOV, Sz.: *Voproszü dialektologii i isztorii kazahszkogo jazüka*, Alma-Ata (1959).
5. ARISZTOV, N. A.: *Zametki ob etniceszkom szosztave turkszkih plemjon i narodnosztej i szvedenija ob ih csizlennoszti*, in: *Zsivaja Sztárina*, **3 4**, St. Peterburg, (1896).
6. DEBEC, G. F.: *Szelkupü*, *Trudü IE AN SZSZSZR*, **2**, (1947).
7. DEBEC, G. F.: *Antropologiceszkije isszledovanija v Kamcsatszkaj Oblasztyi*, *Trudü IE AN SZSZSZR*, **17**, (1951).
8. DEBEC, G. F.: *O polozsenii kazahov v antropologiceszkaj klasszifikacii narodov SZSZSZR*, in: *Ginzburg—Debec—Levin—Csebokszárov, Ocserki po antropologii Kazahsztána, Kratkije Szvoobszcs. IE AN*, **16**, (1952).
9. DEBEC, G. F.: *Antropologiceszkije tipü naszelenija SZSZSZR i nekotörüe problemü etnogeneza, Etnograficeszkije Szovescsanije*, Moszkva—Leningrád (1956).
10. DEBEC, G. F.: *Opüt graficeszkogo izobrazsenija genealogiceszkaj klasszifikacii cselovecseszkih rasz. Szov. Etnogr.*, **4**, (1958).
11. DEBEC, G. F.: *Antropologiceszkije isszledovanija v Afganisztáne*. Moszkva (1965).
12. GINZBURG, V. V.: *Antropologija szovremennogo i drevnego naszelenija Szrednej Azii. Anthropos*, **15**, Brno (1963a).
13. GINZBURG, V. V.: *Elementü antropologii dlja medikov* (1963b).
14. GINZBURG, V. V.: *Raszovüe tipü Szrednej Azii i ih formirovanije v processze etnogeneza jejo narodov. Trudü SzAGÜ*, **235**, Taskent (1964).

15. GYÖRFFY, GY., CZEGLÉDY, K., HARMATTA, J., ifj. HORVÁTH, J., KAKUKK, Zs. KНИЕZSA, I., MORAVCSIK, Gy., és PAIS, D.: A magyarok elődeiről és a honfoglalásról, Budapest (1958).
16. HRAKOVSKIJ, V.: Saraf al-Zámán Tahir Marwazi. Trudü SzeKTora Vosztokovedenija AN Kaz. SZSZR, **1**, Alma-Ata, (1959).
17. JUDIN, V. P.: Tavarih-i Guzida-ji Nuszrat Náme, kézirat, A-Ata (1965).
18. LEVIN, M. G.: Antropologiceszkij tyip jakutov, *Kratk. Szooobses. IE AN SZSZSZR*, **3**, (1947).
19. LEVIN, M. G.: Matyerialü po antropologii Kazahsztána, in: Ginzburg—Debec—Levin—Csebokszárov, Ocserki po antropologii Kazahsztána, *Kratkie Szooobses, IE AN*, **16** (1952).
20. LEVIN, M. G.: K voproszu o juzsnoszibirszkom antropologiceszkom tyipe. *Kratkie Szooobses. IE AN*, **21**, (1954).
21. MARTIN, R.: *Lehrbuch der Anthropologie. I*, Jena (1928).
22. ROGINSKIJ, JA. JA., LEVIN, M. G.: *Osznovü antropologii* (1955).
23. SZAUSKIN, JU. G., VORONOV, A. G., és Mások: *Atlasz Kusztanájsszkoi Oblasztyi*. Moszkva (1963).
24. TOKARJEV, Sz. A.: *Etnografija narodov SZSZSZR*. Moszkva (1958).
25. ТÓТН, Т.: *The Period of the Transformation in the Process of Metisation*, nyomdában (1965).
26. VOSZTROV, V. V.: — Rodoplemennoj szosztáv i rasszelenyje kazáhov na territorii Szemirecsenszkoi Oblasztyi. Trudü IIAE AN Kaz. SZSZR, **12**, Alma-Ata (1961).
27. VOSZTROV, V. V.: — Rodoplemennoj szosztáv i rasszelenyje kazáhov na territorii Turgájsszkoi Oblasztyi. Trudü IIAE AN Kaz. SZSZR, **16**, Alma-Ata (1962).

A NÖVÉNYEK FINOMSZERKEZETI-, SEJTTANI- ÉS SZÖVETTANI KUTATÁSÁNAK MAGYARORSZÁGI HELYZETE ÉS EREDMÉNYEI

SÁRKÁNY SÁNDOR

ELTE Alkalmazott Növénytani- és Szövetfejlődéstani Tanszék

Referátumom a hazánkban is fejlődésnek indult növényi finomszerkezet-kutatásokra, továbbá a fénymikroszkópos sejttani és szövettani vizsgálatok irányaira, az elért eredmények összefoglaló ismertetésére terjed ki.*

A beszámolóhoz rendelkezésemre bocsátott adatok egy része azoktól a tanszékektől ill. intézetektől származik, amelyek a Távlati Tudományos Kutatási Főfeladatok kidolgozásában közreműködnek, közelebbről az MTA Biológiai Osztályához tartozó 52. sz. főfeladaton belül a 06.02 sz. „Növények összehasonlító szövet- és fejlődéstana” című témacsoport témáin dolgoznak. Ezek a kutatóhelyek betűrendben a következők:

ELTE Alkalmazott Növénytani és Szövetfejlődéstani Tanszék, Budapest—Alsógöd

JATE Növénytani Tanszék, Szeged

KLTE Növénytani Tanszék, Debrecen

Kertészeti és Szőlészeti Főiskola, Növénytani Tanszék, Budapest.

Az említett négy tanszéken kívül több olyan kutatóhelyről, intézetről tudunk, amelyekben alap-, vagy alkalmazott kutatási jelleggel finomszerkezeti, sejttani- ill. szövettani vizsgálatok folynak, de a vonatkozó témák, vagy más főfeladatba tartoznak, vagy főfeladati szinten eddig nem kerültek betervezésre. — Ilyen kutatóhelyek közül az alábbiaktól sikerült közelebbi adatokat, vagy tájékoztatást beszerezni:

ELTE Növényrendszertani és Növényföldrajzi Tanszék, Budapest.

ELTE Növényélettani Tanszék, Budapest.

BOTE Gyógynövény- és Drogismereti Intézet, Budapest.

Agrártudományi Egyetem Növénytani Tanszék, Gödöllő.

Agrártudományi Főiskola, Debrecen.

Agrártudományi Főiskola, Keszthely.

Erdőmérnöki és Faiparimérnöki Egyetem, Sopron.

Faipari Kutató Intézet, Budapest.

* (Beszámolóként elhangzott az MTA Botanikai Bizottsága ülésén, 1965. október 19-én.)

Természettudományi Múzeum Növénytára, Budapest.

MTA Mezőgazdasági Kutató Intézet, Martonvásár.

Szőlészeti Kutató Intézet, Budapest.

A felsorolt, összesen 15 kutatóhelyen, az utóbbi öt évben (1961—65) végzett munkálatok jellegét, eredményeit az említett hármas tagolásban foglalom össze:

A növényi finomszerkezeti kutatás hazánkban az utóbbi két évben figyelemre méltó fejlődésen ment át- és illetékes szakemberek véleménye szerint néhány részterületen mind metodikailag, mind az eredmények tekintetében elérte a nemzetközi színvonalat. E kutatások közül a sejtfal differenciálódás tanulmányozása, immár csaknem tízéves múltra tekint vissza, és a munkálatok tekintélyesebb része 1963-ig az ELTE Alkalmazott Növénytani és Fejlődéstani Tanszéke és a jelenlegi MTA Kémiai Szerkezeti Kutató Laboratóriuma kollektívájának (Fridvalszky L., Lovas B., Nagy T.-né), kollaborálásával és az utóbbi laboratórium elektronmikroszkópjának igénybevételével történt. — 1963. év fordulópontot jelentett, mert az ELTE Alkalmazott Növénytani Tanszéke egy KEM-1 elektronmikroszkópot kapott, s azt Alsógödön, az egyetem Biológiai Állomásán helyezte el, ahol egyidejűleg citológiai és elektronmikroszkópi laboratórium létesült, Sárkány S. felügyeletével és Fridvalszky L. vezetésével. Így tehát kb. 2 év óta a növényi finomszerkezeti kutatás a sok kezdeti nehézség (pl. lassú vegyszer-, segédanyag-, pótalkatrész-utánpótlás, a vízellátás és elektromos energia ingadozása stb.) ellenére egyre jobb hatásokkal halad előre és több irányban fejlődik. Ennek alátámasztására megemlítjük, hogy az utóbbi két évben, hazai tudományos fórumokon hat alkalommal, külföldi nemzetközi kongresszuson pedig három előadásban számoltunk be egyfelől a sejtfal differenciálódásra (*Chara*-félék; Fridvalszky L., Nagy T.-né), másfelől a kiválasztás-, tápanyag-raktározásra vonatkozó fénymikroszkópos és elektronmikroszkópos sejttani, ill. szövettani vizsgálatainkról. (Sárkány S., Fridvalszky L., Rákosi M.-né, Nagy T.-né, Gracza P., Verzár R.-né.)

Más jellegű kutatást képviselnek az MTA Kémiai Szerkezeti Kutató Laboratóriumának egyik biológiai részlegében (Lovas B.) végzett azon vizsgálatok, melyek elsősorban növényi mikroszervezetek citoplazmájának, organellumainak és sejtfalának finomszerkezeti vonásait, a funkcióval összefüggésben igyekeznek felderíteni (pl. az *Euglena*-félék szerveződésének tanulmányozása).

Ismét más irányt jeleznek azok a recens pollen-vizsgálatok, amelyek főképpen néhány kultúrnövényünkre vonatkozóan (kukorica, paradicsom, szőlő, tölgy-fajok) a gödöllői Agrártudományi Egyetem Központi Elektronmikroszkóp laboratóriumában folynak, elsősorban a nemesítés támogatására, továbbá a sugárhatás tanulmányozására, illetőleg a finomabb diagnosztikai bélyegek megismerésére.

Utalunk végül a Faipari Kutató Intézetben két éve, elektronmikroszkópos módszerrel megkezdett farost finomszerkezeti munkálatokra (Filló Z.)

A sejttani jellegű, kizárólag fénymikroszkópos kutatások területéről, főképpen az alsógödi citológiai laboratóriumban folyó azon alapozó tanulmányok tekinthetők jelentőseknek, melyek mikrokinematográf alkalmazásával az élő protoplazma sajátosságainak, mozgásjelenségeinek, fixatívokkal és plazmolitikumokkal szembeni viselkedésének (Closterium), továbbá kiválasztó tevékenységének (Melandryum mirigyszőr) közelebbi megismerésére irányulnak, (Fridvalszky L., Nemes Z., Nagy T.-né, Szabadi L.-né). E téren máris hivatkozhatunk olyan eredményekre, amelyek mind a hazai szakkörökben, mind külföldön pl. a Nemzetközi Tudományos Filmszövetség kongresszusain (Varsó, Athén, Bukarest), valamint belgiumi és olaszországi egyetemeken teljes elismerést váltottak ki.

A genetikai kutatásokkal összefüggő és több intézet munkaprogramjában szereplő citológiai, kariológiai és citotaxonómiai tanulmányok sok értékes eredményére ez alkalommal nem térhetünk ki; a növényi citokémiai ill. hisztokémiai módszerek sikeres alkalmazásáról is csupán annyit említünk, hogy az ilyen irányú munkálatok egyre nagyobb számban jelentkeznek s örvendetes fejlődést mutatnak (pl. Tyihák E., Sárkányiné-Kiss I.; Rákosiné-Szentpétery G.; Gracza P.; Maác—Vágás).

Határterületet érintve megemlítjük továbbá az izolált steril szövet- és sejt kultúrákon végzett növekedésélettani és morfogenetikai kísérleteket, azok strukturális vonatkozású eredményeit, valamint a mesterségesen (mesoinosit kezeléssel) kiváltott pigment-képződést (ELTE Növényélettani Tanszék; Maróti M.).

Áttérve a hazai szövettani-anatómiai kutatások irányainak, s helyzetének összefoglaló taglalására, mindenekelőtt azt hangsúlyozzuk, hogy az elmúlt tervidőszakban örvendetes fellendülés, fokozatos elmélyülési tendencia mutatkozott mind a korszerű módszerek alkalmazásában és a vizsgálatoknak egyre komplexebb szemléletében, mind pedig a betervezett témák, vagy témacsoportok célkitűzéseinek igényes megállapításában. Országos viszonylatban ugyan előfordulnak még szükségszerűen leíró-, vagy egyszerű összehasonlító munkálatok, de a súlypont egyre inkább áttolódik a dinamikus anatómia (pl. szövet-differenciálódás, szervszövetfejlődés, kísérleti szövettan, fejlődéstörténeti szövettan, s nem utolsósorban a szövatkémiai és szövettani finomszerkezetkutatás) területére. — Érdemes azt is megemlítenünk, hogy a szakterületen működő középkorú és idősebb kutatókon kívül mind több fiatal kolléga kapcsolódik be és lelkesen dolgozik a betervezett, vagy újabban felvett anatómiai témák kidolgozásában. — Perspektivikusan ide sorolhatjuk a növényanatómiából egyetemi doktori értekezésen dolgozókat (5—6 személy), valamint azokat a tudományegyetemi hallgatókat is, akik III. év után mint egyszakos biológus tanárjelöltek folytatják tanulmányaikat, s az elhagyott második tanári szak helyett a növényanatómiát választják, ilyen irányban speciális képzésben részesülnek, és diplomájuk megszerzése után növényanatómiai ill. növényi struktúrakutatás-

sal összefüggő munkakörben kívánnak elhelyezkedni; (az ELTE-n jelenleg hárman vannak).

Továbbiakban a növényiszövet-tani kutatásokat témakörönként csoportosítva foglaljuk össze.

1. A vegetatív és reprodukzív testszerveződéssel összefüggő szövetfejlődési vizsgálatok köréből először a *gyökérhisztogenezissel* foglalkozó nagyon eredményes és részben gyakorlatilag is jelentős kutatásokat említhetjük, hozzá fűzve azt, hogy e téren nemcsak hazánkban, hanem külföldön is a régebbi évtizedekben feltűnő lemaradás volt tapasztalható. Ezzel szemben ma már hazánkban is több helyen főfeladati tervezésben folyik a munka, s elérte a nemzetközi szintet. Utalunk a kertészetiileg jelentős lágy- és fásszárú növények (pl. *Ribes*, *Juglans*, *Prunus*, *Begonia*) hajtásából kiinduló gyökérből képződés szövet-tani elemzésére, eredményes kallusz-vizsgálatokra (Kertészeti és Szőlészeti Főiskola Növény-tani Tanszéke, Görgényi L.-né), továbbá a *Caryophyllaceae* család számos fajának gyökérszerveződésére irányuló tanulmányok eddigi eredményeire (Debreceni Tudományegyetem Növény-tani Tanszéke, Haraszty Á. és mtsai). Komplexebb jellegű, szövetkémiai módszereket is alkalmazó hisztogenetikai és finomszerkezeti vizsgálatok folynak az utóbbi években néhány *Valeriana*-faj hajtáseredetű, illetőleg fiatal primér gyökerére, hajtására és az illóolajtestek kialakulására vonatkozóan; az elért eredményeknek egy része megjelent, másrésze 1965-ben (Prágában) a FIP Nemzetközi Kongresszusán került bemutatásra. Hasonló jelleggel alapozó részeredmények születtek más növények pl. a *Papaver*, *Vinca*, *Taraxacum* és a *Ricinus* gyökérhisztogenezisésterén (ELTE Alkalmazott Növény-tani és Szövetfejlődéstani Tanszéken; Sárkány S., Rákosi M.-né, Fridvalszy L., Gracza P., Nagy T.-né, Verzár R.-né, Michels A.-né). A témakörből több rövid ismertetés jelent meg, részben külföldi kiadványokban.

2. A gyökérszövet-tani kérdések mellett fontosak, széles skálájúak és változatos célkitűzésűek a *vegetatív hajtásrendszer* egésze, vagy külön a lomblevél ill. hajtástengely szöveti differenciálódására, összehasonlító anatómiájára irányuló kutatások. Ezeknek tekintélyes hányada egyfelől az ökológiai viszonyok és a szöveti szerkezet közötti összefüggésekre derített fényt, másfelől jelentős segítséget nyújthat növényrendszertani és fejlődéstörténeti kérdések megoldásában. — Így értékes eredmények és külföldi hivatkozások jelentek meg pl. a különböző életfeltételek között élő *Festuca* fajok levélszklerenchimájának kialakulására és fejlődésére nézve, vagy a *Festuca* fajok levélepidermisz szerveződésére, illetőleg *Lotus* fajok és alakok levélepidermiszére és szárszövet-tanára vonatkozóan (ELTE Növényrendszertani és Növényföldrajzi Tanszék, Horánszky A., Borsos O.). Kiemelkedőek továbbá a *Koeleria* és *Sesleria* nemzetségek fejlődéstörténeti-taxonómiai feldolgozása során végzett összehasonlító, s újabban ökológiai jellegű levélepidermisz-tanulmányok, valamint a *Cytisus* nemzetséggel kapcsolatos taxonómiai munkálatok (Természettudományi

Múzeum, Növénytár; Újhelyi J., Szujkó L.-né). — Újszerű és mind elméletileg, mind gyakorlatilag felhasználható eredmények várhatók azokból a kísérletes-vizsgálatokból, amelyek egyelőre a babra és borsóra korlátozva azt kívánják felderíteni, hogy az eltérő színképi összetételű fény milyen hatással van többek között a szár és levél szöveti kialakulására (Agrártudományi Egyetem Növény-tani Tanszék; Horváth I., Simon T.-né).

Széles körűek és jelentősek továbbá azok a kutatások is, melyek elsősorban rendszertani-anatómiai és részben fejlődéstörténeti célkitűzéssel egyfelől a *Gymnospermae*, s ezen belül részletesen a *Coniferae*-k és *Cycasok* törzseinek és levélepidermisz-szerkezetének elemzésére, a *Monochlamydeae* fontosabb családjainak levélszövettani diagnosztikájára, másfelől a *Tmesopsida* és *Pteropsida* összehasonlító levélszövettanára terjed ki. E területeken az elmúlt évek munkálatainak eredményeképpen számos új adat és megállapítás született, amelyeknek egyrészét már publikálták; a harmadiknak említett témából pedig opponálás alatt álló kandidátusi értekezés készült (Szegedi Tudományegyetem Növénytani Tanszék; Greguss P., Maróti I., Pataky Sz., Kedves M.).

A hazai szövettani kutatásoknak, mint tudjuk hagyományos területe, Hollendonner Ferenc halála után is, tehát immár három évtizede folyamatosan, a fatest szöveti szerkezetének elemzése, különböző nézőpontból. Figyelmet érdemlők pl. az erdei fák évgyűrű alakulására vonatkozó vizsgálatok (Sopron, Gencsi L.). Emellett a leíró és összehasonlító irányok újabbakkal bővültek, s így az elmúlt években és jelenleg is a hazai kutatómunka egyaránt kiterjed a rendszertan-, az ősnövénytan-, a fejlődéstörténet-, az ökológia — és a kvantitatív xylogotómia, továbbá az anthraktómia (faszén-anatómia) területére.

A rendszertani és ősnövénytani vonatkozásban, belga kutató együttműködésével befejeződött a „Magyarország és Európa geológiai múltjában szerepet játszott fák” xylogotómiai bélyegeinek kutatása a szegedi egyetem növénytani tanszékén (Greguss P.). — A kvantitatív xylogotómia köréből folyamatosan halad előre a rost- és tracheaképződés 3 dimenziós tanulmányozása a különböző ökológiájú *Quercus*- és *Fraxinus* törzsek évgyűrűsorozatában. — Érdemes továbbá utalni a *Prunus* fajok és kajszi-kultúrfajták fatestének oltás-szövettani elemzésére, melyeknek első eredményeképpen megállapították az oltványok inkompatibilitásának számokkal kifejezett xylogotómiai mutatóit, s ezeknek az egyedfejlődéssel összefüggő változásait. Ezek az eredmények és a várható továbbiak is a káros gutaütés kérdésének megoldásához szolgálnak xylogotómiai oldalról figyelemre méltó új adatokat. (ELTE Alkalmazott Növénytani és Szövetfejlődéstan Tanszék; Stieber J., Vitárus S., Babos K., Kováts D., Toporezer E.).

Nagyon termékeny vizsgálatok és komplex feldolgozások történtek szép eredménnyel az anthraktómia területén is. Így a híressé vált vértesszőllősi ősemberi-előemberi telep faszenei: lombosfa maradványainak bizonyultak. — A tatai mésztufatelep würmkori gazdag faszénanyagából klímakövetkeztetést

lehetett tenni; ez monografikus munkában megjelent. — Nagyobb feldolgozás történt az érdi új mousterien-ásatásokból, a tokodi lelőhelyről (még nem jelent meg). — Hattagú mezolitikus rétegsor faszeneit is sikerült anthrakotómiailag kiértékelni a Bükk-hegységi Rejtek barlangból; ennek az a jelentősége, hogy a későglaciális vegetáció- és klímaváltozást folyamatosan lehetett nyomon követni, s ez több botanikai újdonságot is hozott. — Mezolitikus faszének vizsgálatára került sor az avasi új feltárásból, a Kyffhäuser-i (NDK) és az Erlangen-i (NSZK) lelőhelyről, ezenkívül az arkai feltárásokból. Az avasi és arkai eredmények, és a rejtekiek megjelentek. — Postglaciális faszén vizsgálatok történtek sümegi (megjelent) és erlangeni (NSZK) anyagon. Ezenkívül több pleisztocén és prehisztórikus ill. hisztórikus maradvány (pl. vaskohókból) feldolgozása is befejeződött; a kapott eredmények részben megjelentek. — Az MTA által az 51. sz. főfeladattal kapcsolatban rendelkezésre bocsátott mikrobusz felhasználásával korábbi feltárásokban újabb gyűjtéseket eszközöltek (pl. Dömös), részben új lelőhelyeket fedeztek fel (pl. Alsószentiván). E helyekről részleges anthrakotómiai vizsgálatok történtek. A gyűjtő-munkát rendszerint komplex brigád végezte, másirányú hazai és külföldi szakemberekkel együtt. (ELTE Alkalmazott Növénytani és Szövetfejlődéstani Tanszék; Stieber J.).

3. A következőkben a magvas növények *reproduktív szerveinek* fejlődés-zövevettanával és differenciálódásával foglalkozó kutatások célkitűzéseit és helyzetét vázoljuk röviden. E téren az elmúlt években egyrészt a termelékenységgel összefüggő nektárium-szövevettani, másrészt termés- és magszerveződési kérdések kerültek előtérbe. — A *Labiatae* család florális nektáriumainak morfológiai és szövevettani feldolgozása keretében 16 fajra vonatkozó vizsgálatok azt igazolták, hogy a nektáriumok zömmel phloem-ellátásúak. (J. A. Tudományegyetem Növénytani Tanszék; Gulyás S.). — Az említett másik témakörből a termő-, ill. termés-szerveződés tanulmányozása, fejlődésszövevettani elemzése arra a megállapításra vezetett, hogy a magházfal a vizsgált *Cornus*-fajokban részben tengelyeredetű [alsóállás], míg a *Valeriana*-fajokban, az irodalmi adatokkal ellentétben tipikusan levéleredetű (felső állás), tehát az utóbbi esetben a virágtájak korai kongenitális összenövéséről van szó. — Hasonló eredmények adódtak az *Umbelliferae*-család néhány tagjának termő alakulására nézve is, pl. *Heracleum*. Egyébként e vizsgálatok során sikerült közelebb jutni az illóolaj (balzsam) kiválasztás strukturális és funkcionális vonatkozásaihoz, valamint részleteiben megfigyelni a primér és szekundér illóolajjáratok képződési fázisait és a kétféle rendszer differenciálódási eltéréseit. — Ami a magszerveződés, vagyis az embrió-endospermium-maghéj kialakulás hisztogenetikai vonatkozásait illeti, e komplex témakörből azokra az eredményekre utalunk, amelyek a *Papaver somniferum*, *Datura stramonium* és *Matricaria chamomilla* magjainak fejlődéstörténetileg is értékelhető szövetfejlődési eltéréseire mutatnak rá. — A témacsoportból több közlemény jelent meg,

két egyetemi disszertáció készült és hazai—külföldi vonatkozásban több szakelőadás hangzott el. (Alkalmazott Növényteni és Szövetfejlődéstani Tanszék; Sárkány S., Gracza P., Dános B.-né, Rákosi M.-né, Szabadi L.-né).

4. Az eddig vázolt szövettani témák és témacsoportok néhány részlet-témától eltekintve súlypontosan alapkutató jellegűek. Ezek mellett nagy számmal folytak olyan vizsgálatok is, amelyek egyrészt a „Magyarország Kultúrflórája” című akadémiai kiadványban, másrészt a VI. Magyar Gyógyszerkönyvben szereplő növények szövettani leírásával kapcsolatosan kiegészítést, ellenőrzést céloztak, vagy pedig teljesen új eredményeket hoztak. Így pl. a *Hyoscyamus niger* alakkörébe tartozó ún. egy és kétéves típusok vegetatív szerveire vonatkozó vizsgálatok jellegzetes szöveti különbségekre mutattak rá (ELTE Alkalmazott Növényteni és Szövetfejlődéstani Tanszék; Dános B.). — Egyébként a „Magyarország Kultúrflórája”-keretében az alábbi kultúrnövényekről készült és jelent meg komplett szövettani feldolgozás: Turbolya $\frac{4}{3}$, Burgonya $\frac{5}{15}$, Orvosi csucsor $\frac{5}{17}$, Vetési csibehúr $\frac{7}{3}$, Répa és rokonai $\frac{7}{5}$, Kerti laboda $\frac{7}{7}$, Füge $\frac{7}{12}$, Kender $\frac{7}{14}$, Jóféle sáfrány $\frac{8}{3}$, Búza $\frac{8}{13}$, Francia perje $\frac{8}{17}$.

A továbbiakban röviden szólni szeretnék az alkalmazott jellegű és részben kísérletekkel is összefüggő anatómiai vizsgálatokról; ilyenek pl. a *Prunus* alanyok gyökerének összehasonlító elemzése (Kertészeti és Szőlészeti Főiskola Növényteni Tanszék, Görgényi L.-né), továbbá a *Rubus*-fajok és *Fragaria* lomblevelének, a *Rosa*-fajok levélkéinek összehasonlító anatómiája, a *Viola odorata* rizomájának és gyökerének szövettani leírása (BOTE Gyógynövény- és Drogismereti Intézet, Budapest; Kolos E.-né, Marczal G., Somogyi J.-né).

Az elmúlt öt év folyamán fontos vizsgálatok történtek szőlő alanyfajták egyéves vesszői, kvantitatív-anatómiai sajátosságainak megállapítására, (40. főfeladat 02.04.02.). Tíz alanyfajta négy egymásutáni évben termelt vesszőire 20 kvantitatív anatómiai érték adódott; elemzés tárgya volt továbbá az is, hogy ezek az értékek mennyiben függenek a fajtától, a mintavétel szintjétől, a tőke állapotától, valamint a termőhely ökológiai adottságaitól. Az eredmények egyrésze megjelent 3 közleményben (Szőlészeti Kutató Intézet; Hegedüs Á.).

Befejezésül foglalkozunk még röviden a hazai alkalmazott rostvizsgálatokkal is. E tekintetben három kutatóhelyen folyó munkálatokról számolhatunk be. — Tanulmányozták pl. az agrotechnikai tényezők hatását a nád rostjainak hosszúságára, elemezték az eltérő ökológiai viszonyok között nevelt búzafajták rostalakulását és szárszilárdságát, nem különben, mint említettük, a borsó és bab szárának, lomblevelének szöveti kialakulását eltérő színképi összetételű fény hatására (Agrártudományi Egyetem, Gödöllő, Horváth I., Simon T.-né). — Gyakorlati szempontból szintén jelentősek azok az immár negyedik éve folyó kender vizsgálatok, amelyek különböző műtrágyakezelések mellett a kender rosthuzamának kedvező befolyásolására irányulnak. Az eddigi ered-

ményeket 3 publikációban (1962, 63, 64) közölték (KLTE Növénytani Tanszék, Haraszty Á.; Keszthelyi Agrártudományi Főiskola Növénytani Tanszék, Szabolcs A.-né). Ez évben a talaj- és levéltrágyázással kapcsolatos kísérleteket a szegedi Mg. Kísérleti Intézettel együttműködve végzik. — Egészen más természetűek azok a rostvizsgálatok, amelyek a farostlemez-gyártással függnek össze és az elmúlt három évben elsősorban a fehér fűz és a korai nyár, továbbá ökológiai nézőpontból a cser rost-elemzésére terjedtek ki; az utóbbi fafaj esetében, új módszer alkalmazásával az anatómiai és fizikomechanikai tulajdonságok közötti összefüggéseket igyekeztek megismerni, (Faipari Kutató Intézet Budapest; Filló Z.).

Fentiekben nagy vonásokban átfogó képet igyekeztem nyújtani, botanikai nézőpontból a hazai finomszerkezeti-, sejttani- és szövettani kutatások jelenlegi irányairól, helyzetéről, munkahelyeiről és művelőiről; az alkalmoszerű utalásokból pedig az is megállapítható, hogy az elmúlt öt évben, az ismertett kutatási területekről szép számmal jelentek meg figyelmet érdemlő eredményközlések, egyrészt szakegyesületi és nemzetközi kongresszusi előadások keretében, másrészt itthon és külföldön megjelent publikációk, különböző szintű disszertációk, előadáskivonatok, tudományos mozgófilmek formájában. — Mindezek arra mutatnak, hogy az említett kutatási területeken az utóbbi években, a felmerült nehézségek ellenére is folyamatos és kedvező irányú fejlődés történt, amely a következő öt évben az egyes témakörök, témák összehangolásával, súlypontosításával, megfelelő munkakollektívák kialakításával, valamint a műszerezettség fejlesztésével minden bizonnyal hatványozottan fokozható lesz.

KÖNYVISMERTETÉS

KREMP, GERHARD O. W.

Morphologic Encyclopedia of Palynology.

The University of Arizona Press kiadványa: Tucson, 1965. p. 1—185. 38 táblával, A/4 alakban.

A munka összeállítója G. O. W. Kremp az arizonai egyetem (Tucson) geokronológiai tanszékének professzora, ismert palynológus. A kötet megszerkesztésében számos kiváló palynológus—munkatársként—működött közre.

A 75 éves Robert Potonié tiszteletére felajánlott kötethez az előszót Professzor Erdtman, G., a világhírű svéd palynológus írta. Rámutat a munka megjelenésének szükségességére, fontosságára, amely abból adódott, hogy a használatos morfológiai fogalmak nagy tömege, az egyeztetés hiánya miatt, értelmi zavarokra vezetett. A szerző ezeknek a fogalmaknak együttes közrehozásával, azok számára is tájékoztatást ad, akiknek másképp nehézségeik vannak azok helyes értelmezésében.

A bevezetőben közli a szerző, hogy a mű körülbelül 1280 fogalmat tartalmaz, hozzávetőlegesen 1650 eredeti diagnózist, 560 kiegészítő diagnózist és 822 ábrát 70 munkából. Az idegen nyelvű definíciókat angolra fordítva közlik.

Kifejti, hogy 1928 óta—az alkalmazott morfológiai terminológiai kifejezéseknek — csak 40%—át használták a botanikusok. A palynológusok azóta cca 700 speciális szót alkottak és másokat speciális palynológiai jelentéssel használnak. A palynológusok földrajzi elkülönülésén és nyelvi különbözőségén kívül a terminológia eltérések oka, a palynológiai munkák nagy száma is. A pollencikkéből ugyanis a világprodukción — becslések alapján — 4 vagy 5 dolgozat hetenként. Kremp adatai szerint 1958-ban, — hetente — legkevesebb 11 új fosszilis spórát írtak le, amelyek különböző országokban, legalább 200 különböző újságban — jelentek meg. Sok új faj ezek közül olyan morfológiai bélyegekkkel jelentkezett, hogy leírásukra új terminológiai fogalmakat kellett bevezetni.

A zavarok eltüntetésére szükség van minden terminológiai fogalom standard definíciójára, mert esetenként különböző szerzők még a legalapvetőbbeket is különbözőképpen értik, pl. pórus, apertúra, granuláltság. A szerzőnek nem célja az ún. „nem korrekt definíciók” eltüntetése, s annak a közlése, hogy az auctor mit tart „korrekt definíciónak”. Hanem éppen ellenkezőleg, ha pl. ugyanazon kifejezést különböző szerzők különböző értelemben használják, akkor kronológiai sorrendben, valamennyit közli. Célja ezzel az, hogy részint a történelmi fejlődésükben érzékelhetőek legyenek, részint, hogy fiatal kutatók is egy helyen megtalálhassák a fogalmakat.

Ezután (1—182. oldalakon) a mű alfabetikus sorrendben — az előzőekben lefektetett elvek szerint — közli az összegyűjtött terminológiai fogalmakat. Jelöli minden egyesnél, hogy görög, vagy latin eredetű szóról van-e szó, eredeti-e, vagy fordítás stb. Közli azt is, kinek a művéből való a fogalom, legtöbbször pontos lapszámmal is jelölve az idézett helyet.

A felhasznált irodalom jegyzéke 183—185. oldalak között található.

A morfológiai fogalmak értelmezését gazdag illusztrációs anyag egészíti ki (38. tábla). A szövegben jelölt számok segítségével az ábrák között könnyű a tájékozódás. Az ábrák, rajzok nagy része G. Erdtman munkáiból való. Magában foglalja ezenkívül R. Potonié (1934), Faegri-Iversen (1950), Kosanke (1950), Potonié-Kremp (1955, 1956), néhány Thomson — Pflug (1953), Couper (1958), Couper-Grebe (1961), Krutzsch (1959), R. Potonié (1956), Wicher, Loose (1934), Pokrovskaja (1950), Zaklinskaja (1957), Wodehouse (1935), Norem (1958), Steeves—Barghoorn (1959) stb. műveinek morfológiai magyarázó rajzait.

A munka figyelemreméltó törekvés, s nagy segítséget nyújt abban, hogy a valóban fennálló palynológiai terminológiai nomenklatúrai zúr-zavarban a kutató tájékozódni tudjon, eldöntse, hogy melyik szót használja. Az igazi rend azonban akkor állna elő, ha nemzetközileg szabályozni lehetne azok használatát, tekintettel arra, hogy azonos fogalomra több kifejezés is alkalmazható. Fokozza a nehézségeket az, hogy az új fajok száma nem csökkent, hanem a vizsgálati módszerek és a mikroszkóp tökéletesedésével tovább nő, s így még további új fogalmak bevezetése várható.

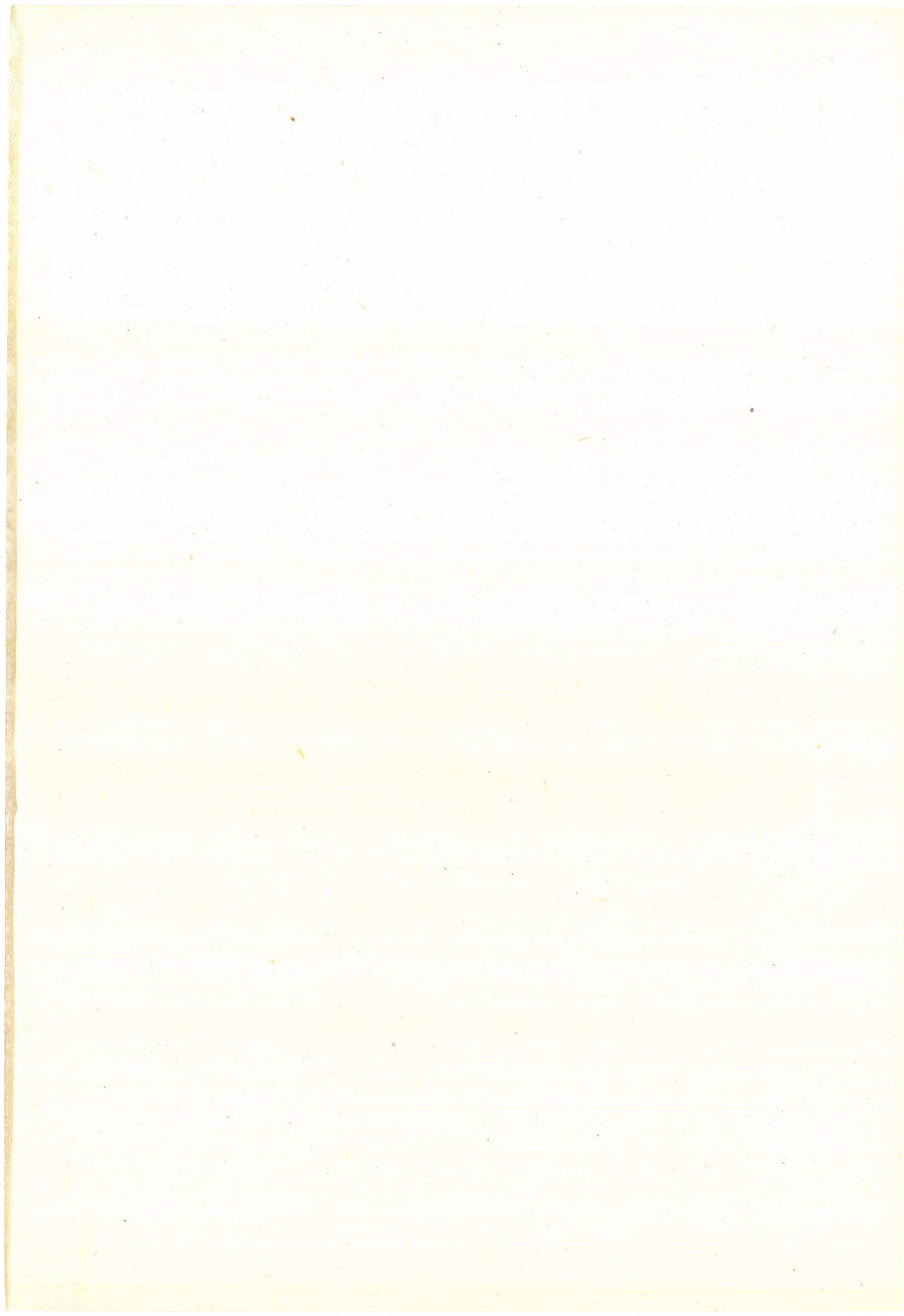
NAGY LÁSZLÓNÉ

A kiadásért felel az Akadémiai Kiadó igazgatója

Műszaki szerkesztő: Farkas Sándor

A kézirat nyomdába érkezett: 1966. VI. 9. — Terjedelem: 12,25 (A/5) ív, 31 ábra

66.62485 Akadémiai Nyomda, Budapest — Felclős vezető: Bernát György



TARTALOM

STRAUB F. BRUNÓ: Az MTA Biológiai Tudományok Osztálya Vezetőségének beszámolója 171

ÖNÁLLÓ TANULMÁNYOK

S. A. NEIFAKH: Fehérjék molekula-komplexei a molekuláris biológia szemszögéből	203
GYÖRFFY BARNA: A genetika 100 éve	219
THOMA ANDOR: Az Előember fogmaradványai a vértesszöllősi őstelepről	263
TÓTH TIBOR: Az ősmagyarok mai relictumáról	283
SÁRKÁNY SÁNDOR: A növények finomszerkezeti-, sejttani- és szövettani kutatásának magyarországi helyzete és eredményei	301

KÖNYVISMERTETÉS

KREMP, GERHARD O. W.: Morphologic Encyclopedia of Palynology (Nagy Lászlóné) 309

Megjelent 1966. IX. 30.