

Dr. Péntzes Zsolt

# Evolúciós leszármazás (filogenetika), faj és fajképződés

Segédlet a BSc záróvizsgára való felkészüléshez

Jelen tananyag a Szegedi Tudományegyetemen készült az Európai Unió támogatásával.

Projekt azonosító: EFOP-3.4.3-16-2016-00014



# Evolúciós leszármazás (filogenetika), faj és fajképződés.

Segédlet a BSc záróvizsgára való felkészüléshez

Készítette: Péntes Zsolt  
SZTE, 2020

Evolúcióbiológia célja: evolúciós történet leírása és értelmezése

# Filogenetika

**Evolúciós leszármazás:** divergencia egy közös ősből

**Filogenetika:** fajok, taxonok leszármazásának története, az egymást követő evolúciós események az ősi leszármazási sorok divergenciája során

**Filogenetikai fa (törzsfá):** a leszármazás szemléltetése (Darwin) – részei:

- Levelek: az osztályozandó csoportok (pl. fajok)
- Csomópontok: az ősi leszármazási sor szétválása (pl. fajképződés)
- Gyökér: csomópont, az utolsó közös ősrögzítése – közös ősök sorrendje, kulcsoport
- Ágak jelentése:
  - nincs információ (**kladogram**)
  - **evolúciós távolság (additív fá, filogram)**
  - távolság és **divergencia idő (ultrametrikus fá egyben additív fá, kronogram)**, molekuláris óra

**Rokonság értelmezése a leszármazási sorrend alapján**

Az **evolúció sebessége** egy leszármazási sorban

- A változás mértéke (evolúciós távolság) / divergencia idő
- Ultrametrikus fán lineáris összefüggés, a divergencia idő becslése

# Filogenetika

**Monofiletikus csoport (klád):** közös és az összes leszármazott – filogenetikai fa a kládok egymásba ágyazott hierarchikus rendszere

A **valódi történet és beclése** indirekt módon – **filogenetikai rekonstrukció**

A kérdéses csoport leszármazási kapcsolatait **tulajdonságai alapján** becsülhetjük

- **Apomorf karakter állapotok** (származtatott, egyedi eredetű **homológia**): közös őstől örökölt
- Ezért az apomorfia monofiletikus csoportot azonosít, a történet ez alapján *elvileg* rekonstruálható (**kladisztika**)
- Gyakorlat: apomorfia azonosítása? – egyéb megközelítési módok, különböző módszerek
- Fossziliák jelentősége – de ritkán az elágazási sorrendre

Tulajdonságok, mint **filogenetikai markerek**

- Morfológia, molekuláris (DNS szekvenciák) – nagy időléptékben molekuláris
- Különböző előnyök és hátrányok – egyaránt fontosak

# Filogenetika

Az evolúció nem szükségszerűen **dichotóm** („fa”) jellegű és a rekonstrukció sem egyértelmű

- Retikuláció – hibridizáció, horizontális géntranszfer (ágak „összeolvadása”, hálózat)
- Leszármazási sorok rendeződése, ősi polimorfizmus (molekuláris karakterekre, génfák)
- Gyors evolúció – politómia, pl. a korábbi evolúciónak nincs nyoma
- **Homoplázia** gyakori – független eredet és konvergens evolúció (ezért hasonlóság), reverzió

Filogenetika logikája nem csak fajokra, taxonokra – pl. **géncsaládok** evolúciója (leszármazás: génduplikáció)

**Karakter evolúció** – példa a filogenetika alkalmazására

- Tulajdonságok módosulása az evolúció során
- Karakter állapotok leképezése a filogenetikai fára – pl. elterjedési terület változásai (biogeográfia), járványtan is alkalmazza

Tulajdonságok evolúciója

- Sebességében különbségek – **mozaik evolúció**
- Sebessége nem konstans – ritka kivétel: molekuláris óra (neutrális DNS szekvenciák)
- Vagy együttes változás – karakter korreláció, **összehangolt evolúció**

# Faj

Természetes változatosság **felbontása diszkrét egységekbe** – fokozatos divergencia, hogyan?

Számos **fajkonceptió** (= faj definíció)

- Nincs minden esetben alkalmazható – nem is várjuk: definíciók alapjául szolgáló jellemzők kialakulása folyamatos
- Leginkább támogatott:
  - biológiai fajkonceptió – reprodukzív izoláció
  - filogenetikai fajkonceptió

**Biológiai fajkonceptió:** tényleges vagy potenciális szaporodási egység (populációk)

- Reprodukzív izoláció kialakulása – hangsúly a mechanizmuson
- A leginkább elfogadott, széles körben alkalmazott
- Alkalmazhatósági doménje:
  - kis időléptékben értelmezhető (pl. *Homo erectus* biológiai faj?)
  - ivaros szaporodás (pl. *Escherichia coli* biológiai faj?)
  - allopatrikus populációk és szaporodás („potenciális szaporodási egység”) – azonosítás fenotípusos hasonlóság alapján, kritikák

**Fenotípusos hasonlóság** önmagában nem elegendő (pl. numerikus taxonómia kritikája) – hasonlóság nem biztos hogy a közös őstől származik...

# Faj

**Filogenetikai fajkonceptió:** egyértelműen diagnosztizálható csoport, amelyre az őszármazott mintázat (leszármazási sor) értelmezhető – **monofiletikus** egység

- Divergencia következménye – hangsúly a folyamaton
- Alkalmazható ivaros és ivartalanul szaporodó fajokra egyaránt
- Fajképződés pl. genetikai különbségek fixálódása, amely révén másoktól elkülöníthető

## Faj **diagnosztika**

- Felismerés, azonosítás (marker) – a gyakorlat, definíciótól, leírástól függetlenül
- Morfológiai jellemzők, viselkedés
- Molekuláris jellemzők, pl. DNS szekvencia („vonalkód”)

## Eltérő koncepciók - **hangsúly különböző jellemzőkön**

- Ökológiai, fenetikai, reprodukív izoláció stb. – kialakulása folyamatosan
- Gyakran azonos osztályozás – pl. reprodukív izolációt követően morfológiai különbségek felhalmozódása
- De a besorolásban különbségek lehetnek az eltérő koncepciók alapján

Faj **ma**: monofiletikus egység (filogenetikai rendszer)

# Reproduktív izoláció

Biológiai faj – a szaporodást korlátozó reproduktív izoláció kialakulása, természete

**Izolációs (génáramlási) barrier** olyan jelleg, amely megakadályozza két faj egyedeinek egymás közötti szaporodását

**Izolációs barrier típusai** – különböző biológiai jellemzők eredményezhetik

- Prezigotikus: nincs zigóta, általában párzás sincs
- Posztzigotikus: van zigóta, esetleg hibrid utód, de (részleges) sterilitás, kisebb túlélés

**Prezigotikus izoláció** kialakulásának okai:

- Ökológiai izoláció – pl. szezonális vagy habitat szerinti elkülönülés (és divergens szelekció, az izoláció melléktermék), szimpatrikusan vagy allopatrikusan
- Viselkedésbeli (ivari) izoláció – pl. párválasztás (divergens ivari szelekció)
- Párasz, de nincs zigóta – pl. spermakizárási/kompetíciós mechanizmusok

**Posztzigotikus izoláció** kialakulásának okai – hibrid sterilitás, életképtelenség

- Lokuszok közötti kölcsönhatás: inkompatibilitás kialakulása allopatrikusan (Dobzhansky-Muller modell) vagy intenzív divergens szelekció (szimpatrikusan is)
- Hibrid sterilitás gyakran kromoszómális különbségek miatt (akár drift)



# Reproduktív izoláció

Hibrid fitnessze kisebb (posztzigotikus, „külső”) – **szelekció** a nagyobb mértékű prezigotikus izoláció kialakulására („reinforcement”)

Természetes szelekció szerepe – **környezet megváltozásával** a részleges izoláció megszűnhet

**Introgresszió:** nem teljes izoláció, hibrid visszakereszteződése egy szülő fajjal allél transzfert eredményezhet

Idővel **számos biológiai sajátosság** eredményezhet izolációt egyidejűleg két faj között

- Fajok közötti különbségek kialakulása folyamatosan
- Az először megjelenő barrier? – általában ismeretlen
- Betekintés jelenleg is zajló folyamatok alapján (pl. K-Afrika bölcsőszájú halai)

Genomika: különbségek akár néhány **génben** (változatos funkció, „speciációs gének”)

Kialakulásának **sebessége** (a fajképződés sebessége) változó

- Néha gyorsan megjelenik (néhány ezer év) – pl. részlegesen labor kísérletekben is (*Drosophila*)
- Akár azonnal teljesen genom duplikációval
- Sokszor évmilliók a teljes izoláció kialakulásáig

# Fajképződés (speciáció)

Biológiai koncepció alapján: a **reproduktív izoláció evolúciója**

## **Természetes szelekció szerepe**

- Közvetett: populációk divergenciájának mellékterméke (pl. genetikai korreláció) – gyakori
- Közvetlen szelekció az izolációra (prezigotikus izolációra, „**reinforcement**”)
- Genetikai sodródás kevésbé jellemző, ritkán lehet meghatározó szerepű
- Egyéb folyamatok jelentősége egyes esetekben – pl. hibridizáció (általában poliploid hibrid, növények)

## **Speciáció típusai: különböző szempontok alapján**

- Földrajzi kapcsolatok alapján (folytonos átmenet a típusok között):
  - allopatrikus: reproduktív izoláció kialakulása az ős populációinak fizikai izolációja alatt (vikariáns: nagy populációk; peripatrikus: sziget populáció)
  - parapatrikus és szimpatrikus: átfedő elterjedés, hibridzóna (biológiai izoláció kialakulása génáramlás jelenlétében)
- Osztályozás genetikai alapon – pl. citoplazmatikus inkompatibilitás

**Ivari szelekció** jelentősége (pl. párválasztás)

# Fajképződés (speciáció)

## **Allopatrikus speciáció**

- Általános, génáramlás hiánya fizikai barrier miatt – nem a távolság a lényeg
- Populáció(k) független evolúciója – génáramlást korlátozó biológiai barrier megjelenése fizikai izoláció alatt
- Kontaktus ismét, másodlagos hibridzóna előfordulhat („reinforcement” szerepe)
- Peripatrikus: alapító hatás szerepe (drift) – feltehetően ritka

## **Speciáció génáramlás jelenlétében**

- Nincs fizikai barrier (szimpatrikus) vagy csak részben (parapatrikus: elsődleges hibridzóna)
- **Szimpatrikus** – intenzív szelekció kell
  - pl. diszruptív szelekció ökológiai jellemzőkre (pl. táplálék specializáció), szaporodás eltérő időszakban – reprodukív izoláció kialakulása melléktermék
  - herbivor rovarok (pl. *Rhagoletis*)
- **Parapatrikus**: környezet stabilizálja a reinforcement feltételeit – pl. lépcsős klin, hibrid hátrány a hibridzónán kívül