

AZ ÉLŐVILÁG KORSZERŰ RENDSZEREI

Borhidi Attila és Juhász Miklós

Az elősejtmagvasok birodalma (*Prokaryota*)

A baktériumok országa (*Bacteria*)

Az ősbaktériumok országa (*Archaea* vagy *Archaeobacteria*)

A sejtmagvasok birodalma (*Eukaryota*)

Az egysejtűek országa (*Protozoa*)

Az ősi sejtmagvasok alországa (*Archaeozoa*)

A valódi egysejtűek alországa (*Neozoa*)

A növények országa (*Plantae*)

A növényyszerűek alországa (*Chromista*)

A valódi növények alországa (*Euplantae*)

A gombák országa (*Fungi*)

Az állatok országa (*Animalia*)

A molekuláris növényrendszertani kutatások fontosabb eredményei

Irodalom

- Az élővilágot hagyományosan két világra, helyesebben birodalomra tagolták, növény- és állatvilágra, illetve a növények és az állatok birodalmára. A modern sejttani és molekuláris kutatások ezt a rendszert alapvetően átalakították, és a mai korszerű rendszerek 2 birodalomra, azon belül pedig Margulis rendszere 5, Cavalier-Smith rendszere pedig 8 országra bontja az élővilágot. Oktatási célokra leginkább megfelelőnek Cavalier-Smith (1998) újabb molekuláris eredményeket is figyelembe vevő 6 országos rendszerét tartjuk. Az új rendszerek nem a korábbi, látványos metabolikus kritériumok, az autotrófia-heterotrófia mentén osztották fel az élővilágot, hanem a sokkal kevésbé látványos, de genetikai szempontból fontosabbnak tűnő tulajdonság, a sejtmag, illetve sejtmaghártya megléte, illetve hiánya választotta szét az élővilágot az elősejtmagvasok (*Prokaryota*) és a sejtmagvasok (*Eukaryota*) birodalmára.

Az elősejtmagvasok birodalma (*Prokaryota*)

Az elősejtmagvasok birodalmán belül találjuk az élővilág első országát, amelyet sejtmagnélkülieknek is neveznek, helyesebb azonban az elősejtmagvasok elnevezés, mert sejtmag itt is van, csak nem veszi körül a maganyagot sejtmaghártya. Idetartozik a baktériumok országa (*Bacteria*), amely két alországra választható szét a sejtfal szerkezete alapján, valamint az ősbaktériumok albirodalma vagy osztálya (*Archaea* vagy *Archaeobacteria*).

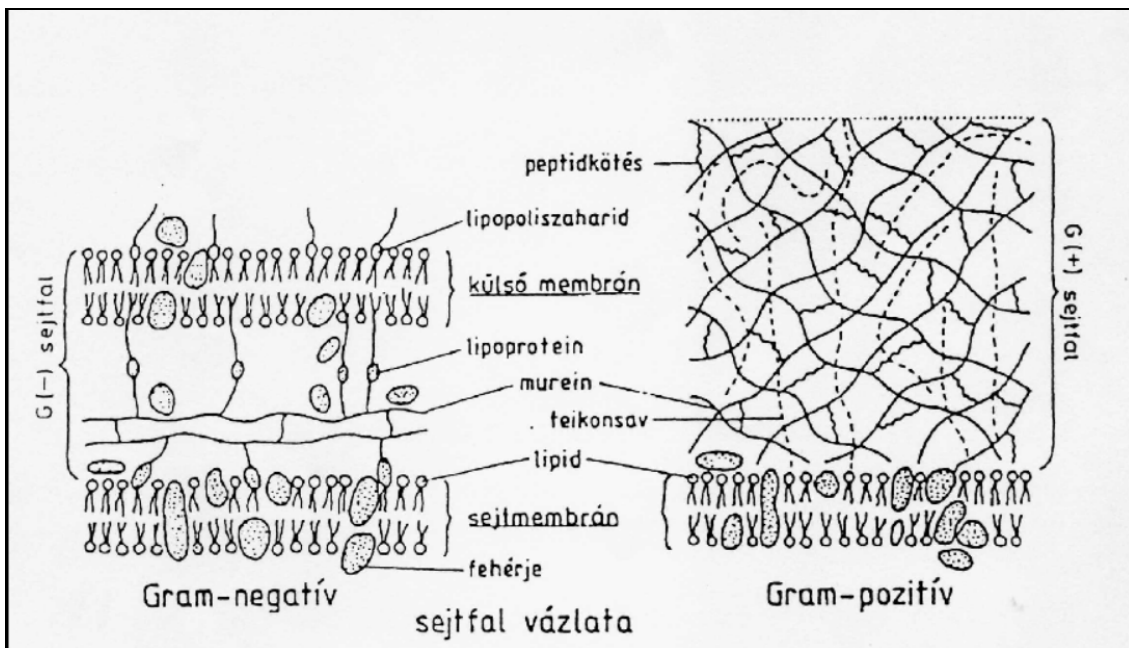
A baktériumok országa (*Bacteria*)

A kéthártyás sejtfalúak alorszáját (*Negibacteria*) – a korábbi Gram-negatív baktériumokat – az jellemzi, hogy a viszonylag vékony, peptidoglikánból álló sejtfalat kívülről és belülről is sejthártya borítja. Ezt a szerkezetet tartják ősibbnek. Idetartozó fontosabb törzsek a

spirochéták (*Spirochaeta*), a zöldbaktériumok (*Chlorobacteria*), a kékbaktériumok, azaz a „kékmoszatok” (*Cyanobacteria*) és a bíborbaktériumok (*Rhodobacteria*). A kékbaktériumok különös fontosságát az adja, hogy a többi fotoszintetizáló baktériummal szemben képesek oxigént termelni. A földtörténet során valószínűleg ők az első olyan szervezetek, amelyek jelentősen hozzájárultak a föld oxidatív légkörének kialakulásához.

Az egyhártás sejtfalúak alországa (*Posibacteria*) a Gram-pozitív festődésű sejtfalra jellemző szerkezettel rendelkezik, a belső sejthártyájukra egy vastag murein sejtfalréteg rakódik (*1. ábra*).

Idetartoznak a Gram-pozitív baktériumok, mint például az endospórás baktériumok (*Bacillus*, *Clostridium*, *Mycoplasma*) stb.



1. ábra. A két különböző felépítésű mureines sejtfal szerkezete

Az ősbaktériumok országa (*Archaea* vagy *Archaeobacteria*)

A föld legősibbnak tartott élőlényei egysejtű, anaerob prokarióták. Feltételezik, hogy ilyenek éltek, amikor a földi légkör még forró mérges gázokból állt, és nem volt oxigén. Sejthártyájukban a lipidek és a zsírsavak nem észter-, hanem éterkötéssel kapcsolódnak a glicerinnel. Ez teszi képessé őket arra, hogy szélsőséges élőhelyeken (pl. gejzírekben, nagyon sós tavakban stb.) is képesek élni és szaporodni. Evolúciójuk független volt mind a baktériumokétól, mind az eukariótákétól. Bár fejlődéstörténetileg megelőzték a baktériumokat, azoknál fejlettebbek, mivel génekkal és enzimekkel rendelkeznek, és ezzel közelebb állnak az eukariótákhoz.

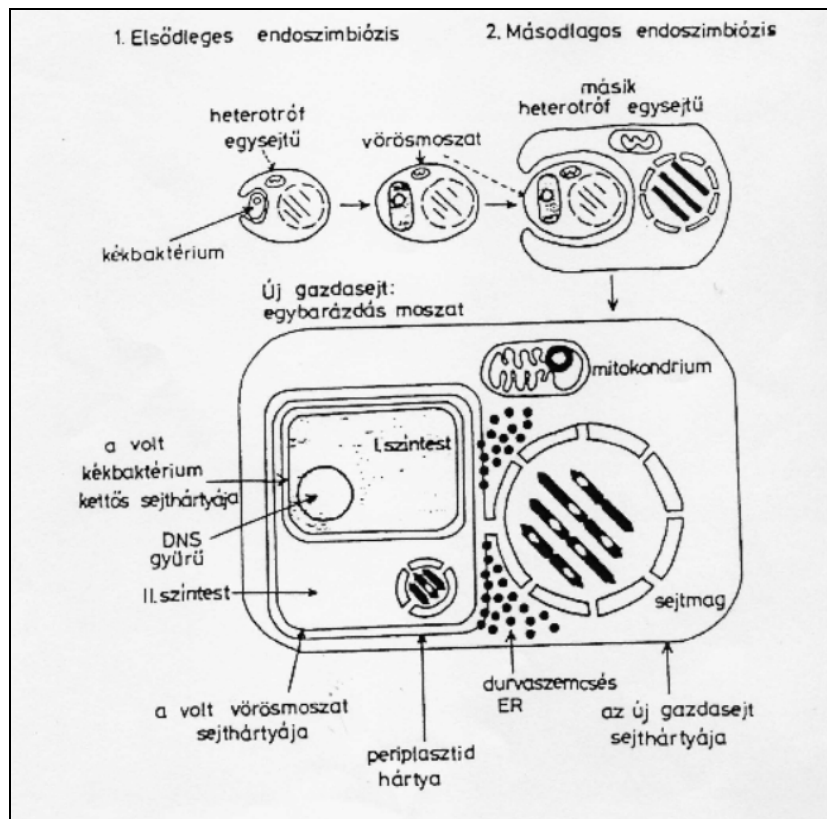
Három törzsüket különböztetik meg: 1. metanogén ősbaktériumok – energiaforrásuk abból származik, hogy H_2 és a CO_2 egyesítésével metánt állítanak elő; 2. extrém sótűrő (halofil) ősbaktériumok (Holt-tenger, Nagy-sóstó); 3. termoacidofil ősbaktériumok – forró-savas élőhelyek (vulkáni tavak, szolfatárak) szervezetei.

A sejtmagvasok birodalma (*Eukaryota*)

Az előzőnél sokkalta nagyobb és bonyolultabb a sejtmagvasok birodalma (*Eukaryota*), ahova további 4 ország tartozik: 3. egysejtűek; 4. növények; 5. gombák; 6. állatok.

A továbbiak megértéséhez fel kell hívnunk a figyelmet arra, hogy a fentiekben ismertetett két sejtfaltípus membránszerkezetében mutatkozó különbség filogenetikai, azaz törzsfajlódástani jelentőséggel bír. Minden eukarióta sejt sejthártyája egymembrános ugyanis, míg a sejtszervek közül a mitokondriumnak és a kloroplasztisznak két burokmembránja van. Ez azt jelenti, hogy az eukarióta sejt csak olyan egyhártyás sejtfalú baktériumból jöhetett létre, amely a mitokondriumot és a plasztiszokat kéthártyás sejtfalú baktérium(ok) bekebelezésével – fagocitózissal – szerezte meg (endoszimbionta elmélet).

Maga a folyamat feltehetően két szakaszból áll. Az elsőt autogén szakasznak nevezhetjük. Ennek lényege, hogy egyes Gram-pozitív baktériumok elveszítették az őket burkoló mureines falukat, és csupasz sejtekké váltak. Ezek egy részénél mutációval kialakulhatott a sejtmaghártyával körülvett DNS-állomány, a belső sejtváz, a citoszkeleton, amelynek révén állabakkal mozogva, fagotróf módon táplálkozhattak, mozoghattak és heterotróf táplálkozású, de anaerob eukarióta sejtekké fejlődtek. Ezt követően, az endoszimbionta szakaszban egy ilyen anaerob eukarióta sejtet (pl. egy bíborbaktériumot) bekebelezhettek, amellyel – nem tudván azt megemészteni – szimbiózisba léptek. Ez később mitokondriummá specializálódott, s így a sejt aerob eukariótává vált, amely továbbra is heterotróf módon táplálkozva egy kékbaktériumot (azaz „kékmoszatot”) falt fel, amely a szintestjévé vált, és ezzel kialakult egy mitokondriummal és plasztisszal rendelkező, fotoszintézisre képes eukarióta egysejtű élőlény, amelyet moszatnak nevezünk (2. ábra).



2. ábra. Egy garatostoros (egybarázdás moszat) keletkezése kétlépéses endoszimbiozis útján

Ez a folyamat sokszor és sokféleképpen mehetett végbe. Ezt bizonyítja az a tény, hogy az egyes moszatok plasztiszaiban jelentős szerkezeti különbségek találhatók. Egyes szintesteket két, másokat három, ismét másokat négy plasztiszmembrán burkol. Ennek legvalószínűbb magyarázata az, hogy a folyamat kétféle szimbiotikus úton mehetett végbe.

Az egyik ilyen út a primer vagy elsődleges endoszimbiózis, amelynek keretében egy heterotróf egysejtű kékbaktériumot fal fel, amely a citoplazmájába beágyazódva elveszti sejtfalának mureinrétegét, és kétmembrános szintestté alakul. Ezt látjuk a vörösmoszatok és a zöldmoszatok esetében.

A másik út a szekunder vagy másodlagos endoszimbiózis, amelynek során a heterotróf eukarióta egysejtű nem prokarióta kékbaktériumot, hanem szintén eukarióta vörösmoszatot vagy zöldmoszatot kebelezt be, és az válik a szintestjévé. Következésképpen a másodlagos endoszimbiózissal keletkező eukariótáknál három-, illetve négy membrános szintesteket találunk.

A hárommembrános szintestek úgy keletkeztek, hogy a bekebeleztetett moszat a gazdasejt citoplazmájába került, a moszat sejtanyaga eltűnt és csak a baktérium két membránja és a moszat sejtthártyája maradt meg, létrehozva a plasztisz 3 rétegű burkát. Ilyen az ostoros moszatok (Euglenozoa) és a kétbarázdás moszatok (más néven páncélos ostorosok, Dinoflagellatae) szintestje. Az előbbi zöldmoszatot fagocitált, az utóbbi pedig vörösmoszatot.

A négy membrános szintest úgy jöhetett létre, hogy a fagocitált eukarióta moszat nem a gazdasejt citoplazmájába került, hanem a durvaszemcsés endoplazmatikus retikulumba (DER) ágyazódott be. A legkülső, negyedik membrán az új gazdasejttől származik, mintegy bekötözi vele a lenyelt moszatot az endoplazmatikus retikulumba.

Fontos megjegyeznünk, hogy a gombák és az állatok nem a növényi egysejtűekből fejlődtek ki a szintestek elvesztése folytán, hanem megfordítva, az első eukarióta egysejtűek heterotrófok voltak, lévén a fagotrófia állati bélyeg. A moszat sejtszerkezetét viszont alapvetően a heterotróf – ha úgy tetszik: „állati” jellegű – gazdasejt határozza meg, mivel annak citoplazmája és ostora lesz az új moszat citoplazmája és ostora. A szintest viszont döntő a rendszerezés szempontjából, mert keletkezési módja meghatározza a moszat rendszertani helyét.

A sejtmagvasok birodalmának (*Eukaryota*) rendszere a következő főbb egységekből áll:

Az egysejtűek országa (Protozoa)

Fagotróf egysejtűek tartoznak ide. Mitokondriumuk lehet diszkosz-, csöves vagy lemezes alakú, sőt hiányozhat is. Lehetnek sejtfallal rendelkezők, illetve sejtfallal rendelkezők, vagy életük folyamán mindkét alakban léteznek. Két alországba tagolódnak:

Az ősi sejtmagvasok alországa (Archaeozoa)

Sejtmagvas primitív egysejtűek egyéb sejtszervek (mitokondrium, peroxiszóma) nélkül. Négyostorosak, valószínűleg aerob kétostoros egysejtűekből keletkeztek. Négy törzsre oszlanak.

A valódi egysejtűek alországa (Neozoa)

A sejtmag mellett sejtszervekkel is rendelkeznek. Fontosabb törzsek: ostoros moszatok (*Euglenophyta*), nyálkagombák (*Mycetozoa*), kétbarázdás moszatok (*Dinophyta*), csillósok (*Viliophora*), spórák (*Sporozoa*), napállatkák (*Heliozoa*), sugárállatkák (*Radiozoa*), gyökérlábúak (*Rhizopoda*), likacsoshéjúak (*Foraminifera*), galléros ostorosok (*Choanozoa*).

Jelenlegi ismereteink szerint a gombák és az állatok a galléros ostorosokból, a koanoflagellátákból jöhettek létre. A növények őse még nem ismert. Annyi bizonyos, hogy a vörösmoszatok nem a „kékmoszatok” leszármazottai, a zöldmoszatok pedig nem az *Euglena*-félékből jöhettek létre.

A növények országa (Plantae)

Főként helyhez kötött fotoszintetizáló többsejtűek, de vannak egysejtű alakjaik is. Színtesteiket 2 vagy 4 burokmembrán határolja. A fagotrófia teljesen hiányzik. Két alorszáruk különböző fejlődési vonalon jött létre, ezért a határszagos rendszerben külön országoknak tekintik őket.

A növényyszerűek alországa (Chromista)

Többségükben egy- vagy többsejtű fotoszintetizáló szervezetek. Színtesteik, amelyek másodlagos endoszimbiózissal jöhettek létre, négy membránburkot viselnek. Asszimilációs termékük csak ritkán keményítő, általában leukozin. Ostoraik elől állók, felemás hosszúságúak: a hosszabbik csöves ostor a tér három irányában álló, merev pillákkal borított, a rövidebb sima. Mitokondriumuk csöves. Törzsek: 1. garatostorosok (*Kryptophyta*); 2. aranyszínű moszatok (sárga- sárgászöld-, barnamoszatok, kovamoszatok, *Heterokontophyta*); 3. mézmoszatok. Két, korábban a gombákhoz sorolt taxonjuk van: a hálózatos álnyálkagombák és moszatgombák (*Pseudofungi*), valamint a petespórák gombák (*Oomycetes*), ahova a szőlőragya, halpenész, peronoszpóra tartozik.

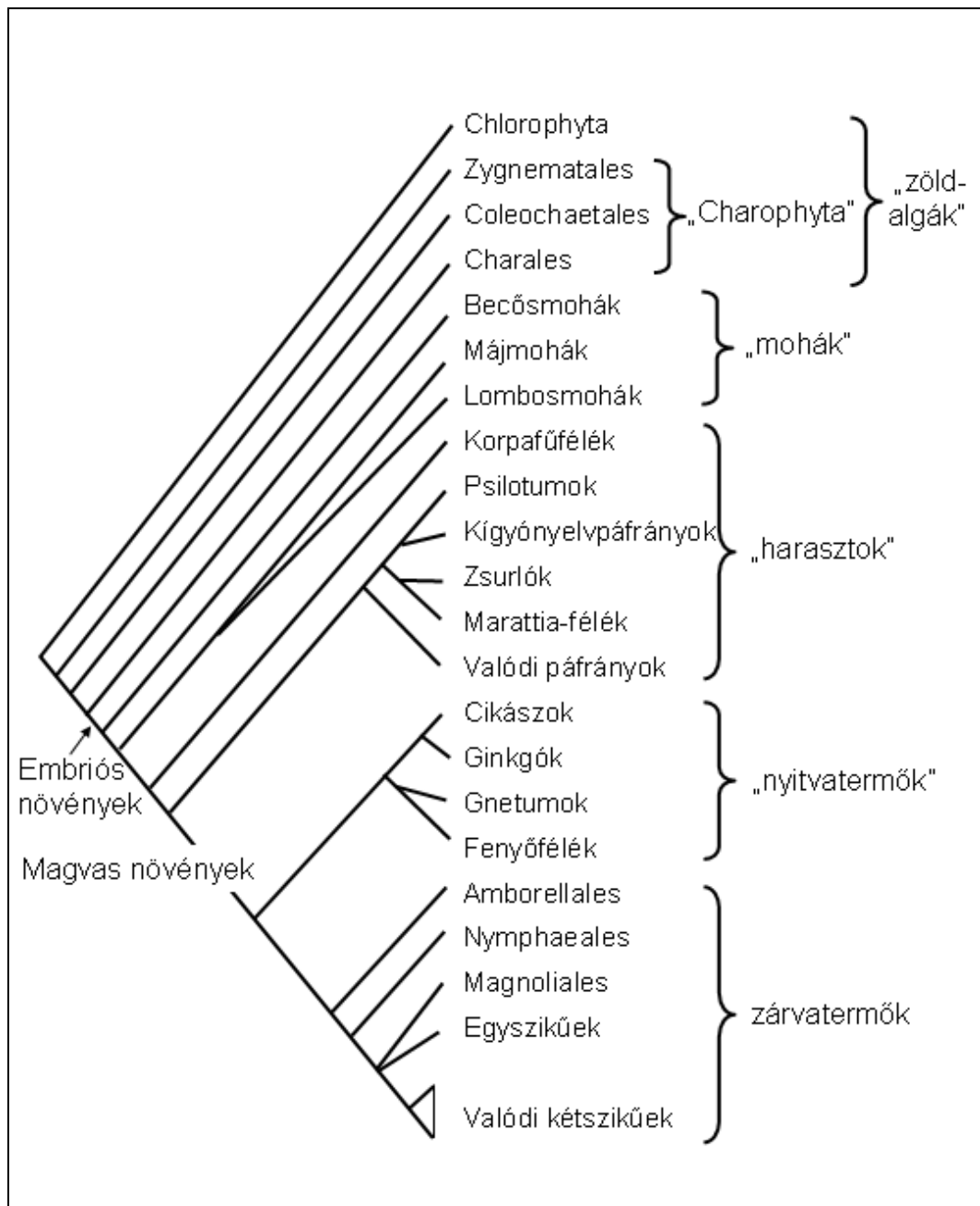
A valódi növények alországa (Euplantae)

Valamennyi taxon fotoszintetizál. A színtest elsődleges endoszimbiózissal jött létre, csak két membránburokkal rendelkeznek. Asszimilációs termékük keményítő. A mitokondrium lemezes. Három nagy, ún. törzscsoportra tagolódnak:

1. A vörös színtestűek törzscsoportja (*Biliphyta*). Színtestük magányos tilakoidokat tartalmaz, színanyagaik a klorofill-a mellett a fikobilinek (a vörös fikoeritrin és a kék fikocianin). Keményítőjük a színtesten kívül rakódik le. Ostoraik nincsenek. Törzsek: 1. vörösmoszatok (*Rhodophyta*); 2. kékeszöldmoszatok (*Glaucophyta*).
2. A zöld színtestűek törzscsoportja (*Viridiplantae*). Egy- és többsejtűek. Színtestük a kloroplasztisz, amely klorofill a+b színanyagokat tartalmaz. A keményítő a plasztiszban rakódik le. Ostoraik, ha vannak (többnyire kettő), elől állók és egyforma hosszúak, simák. Törzsei: 1. valódi zöldmoszatok (*Chlorophyta*); 2. csillárcamoszatok (*Charophyta*). A száras növények ez utóbbiakból fejlődtek ki.

3. A száras növények törzscsoportja (*Embryophyta*). Mindig többsejtű szervezetek, embrióval rendelkeznek. Szárukban víz- és tápanyagszállító elemek (tracheidák, majd tracheák, illetve rostasejtek, majd rostacsövek) találhatóak. Valamennyi szárazföldi növény ide tartozik. Három fő törzssre tagolódnak:
 - 3.1. A mohák fő törzse (*Bryophyta*), amelynek három törzse: 1. szarvas- vagy becősmohák (*Anthocerotophyta*); 2. májmohák (*Hepatophyta*); 3. lombosmohák (*Bryophyta*).
 - 3.2. A harasztok fő törzse (*Pteridophyta*), törzsei: 1. korpafüvek (*Lycopodiophyta*); 2. zsurlók és páfrányok (*Monilophyta*).
 - 3.3. A virágos növények fő törzse (*Anthophyta*). Törzsei:
 1. A nyitvatermők törzse (*Gymnospermophyta*), altörzsei, amelyeket külön törzsekként is tárgyalnak: a) előnyitvatermők (*Progymnospermophytina*); b) magvaspáfrányok (*Pteridospermophytina*); c) cikászok (*Cycadophytina*); d) ginkgók (*Ginkgophytina*); e) gnétumfélék (*Gnetophytina*); f) fenyők (*Pinophytina*).
 2. A zárvatermők törzse (*Magnoliophyta*). Rendszerének főbb alegységei:
 - A) Az őszárvatermők és egyszikűek altörzse (*Magnoliophytina*)
 - I. Az őszárvatermők osztálya (*Magnoliopsida*): 1. az őslágyszárúak alosztálya (*Nymphaeidae*); 2. a liliomfák alosztálya (*Magnoliidae*).
 - II. Az egyszikűek osztálya (*Liliopsida* vagy *Monocots*): 3. az egyszikű vízínövények alosztálya (*Alismatidae*); 4. a liliomfélék alosztálya (*Liliidae*); 5. a lisztesmagvúak alosztálya (*Commelinidae*).
 - B) A kétszikűek altörzse (*Rosophytina*)
 - III. A valódi kétszikűek osztálya (*Rosopsida*): 6. az öskétszikűek alosztálya (*Ranunculidae*); 7. a szegfűfélék alosztálya (*Caryophyllidae*); 8. a központi kétszikűek vagy szabadszirmúak alosztálya (*Rosidae*); 9. a forrtszirmúak alosztálya (*Asteridae*).

A szárazföldi növények törzsfáját a 3. és 4. ábra tartalmazza Podani (2003) szerint.



4. ábra. A zöld növények leegyszerűsített törzsfája

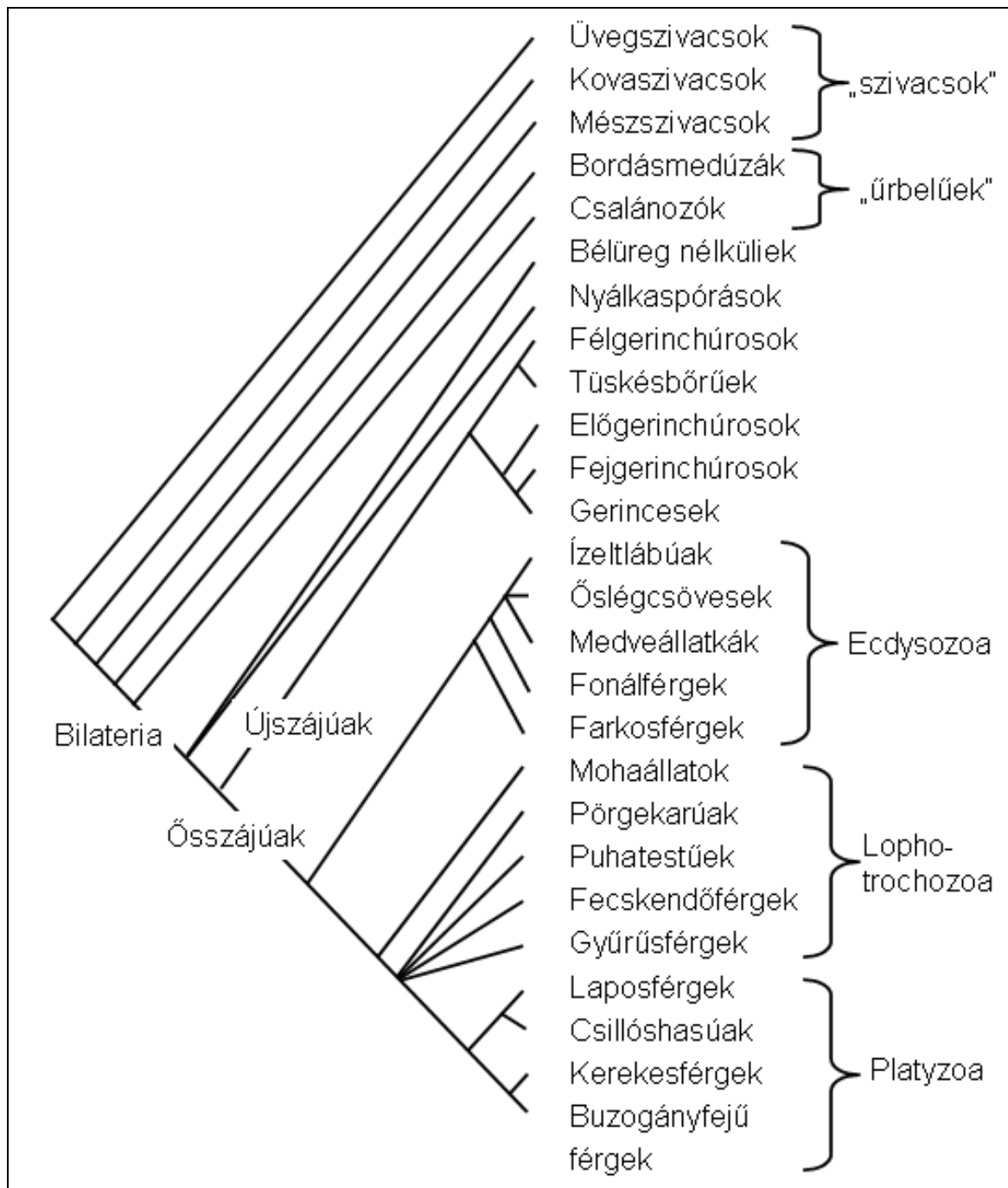
A gombák országa (Fungi)

Heterotróf (ozmotróf, kilotróf) módon táplálkozó eukarióta szervezetek, amelyek sejtfalanyaga általában kitin. Táplálékaikat enzimeik segítségével elhalt vagy élő szervezetek anyagának lebontásával szerzik meg. Egy- és többsejtűek, élesztőszerű vagy fonalas (hifás) telepeik (micéliumaik) vannak. A többsejtűeknél válaszfalak (szeptumok) találhatóak. Fagotróf alakjaik nincsenek. Ostoruk, ha van, egy darab, a sejt hátsó részén fordul elő. Ivarosan és ivartalanul, spórákkal is szaporodnak. Önálló fejlődésű csoport, nem a növényekből fejlődtek ki, sőt lehet, hogy azoknál idősebbek.

Törzsek: 1. rajzospórás (ostoros) gombák (*Chytridiomycota*); 2. járomspórás gombák (*Zygomycota*); 3. sarjadzó gombák (*Endomycota*); 4. tömlős gombák (*Ascomycota*); 5. bazídiumos gombák (*Basidiomycota*). További két formatörzset sorolnak ide: ivartalan gombák (*Deuteromycota*) és zuzmók (*Lichenophyta*).

Az állatok országa (*Animalia*)

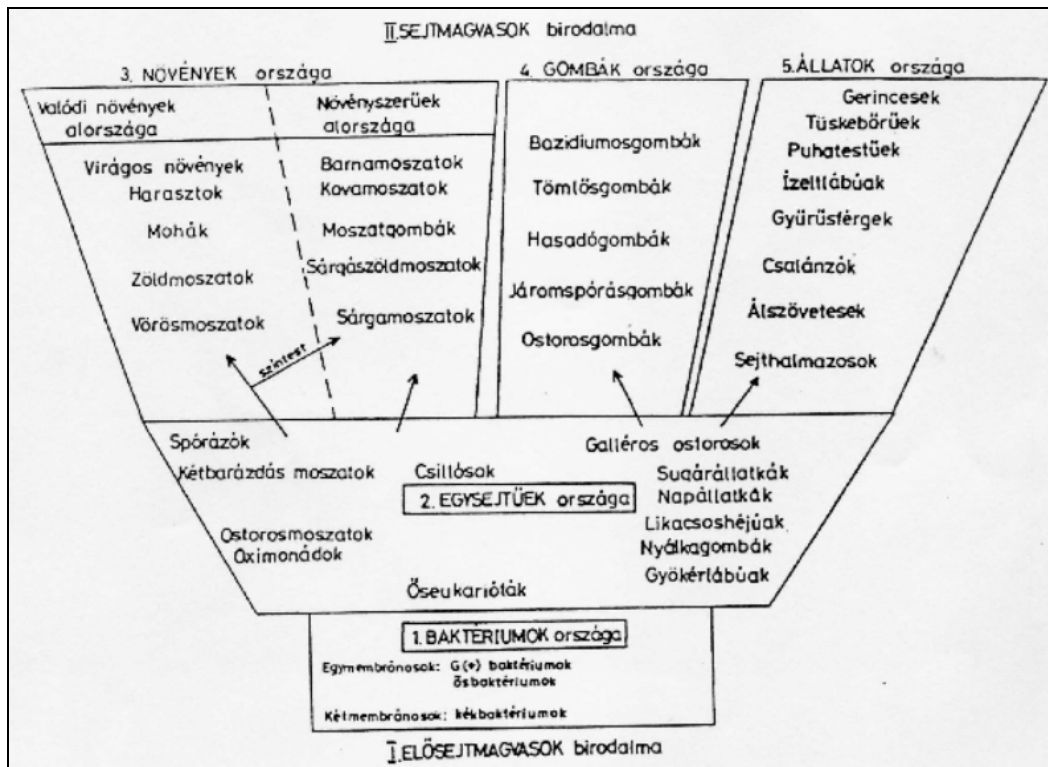
Cavalier-Smith (1998) rendszere négy alországba tagolja és azon belül 23 törzset különít el (5. ábra):



5. ábra. Az állatok főbb csoportjainak filogenetikai kapcsolatai

1. A sugaras szimmetriájúak alországa (*Radiata*), törzsei: 1. szivacsok (*Porifera*); 2. csalánozók (*Cnidaria*); 3. bordás medúzák (*Ctenophora*).
2. A myxosporidiumok alországa (*Myxozoa*)
3. A sejthalmazosok alországa (*Mesozoa*)
4. A kétoldali részarányosak (*Bilateria*) alországa; fontosabb törzseik: laposférgek, gyűrűsférgek, puhatestűek, ízeltlábúak, halak, kétéltűek, madarak, emlősök.

A fent vázolt ötországos rendszer vázlatos felépítését a 6. ábrán mutatjuk be.



6. ábra. A Cavalier-Smith-féle rendszeren alapuló ötországos élővilágrendszer vázlatos felépítése (Juhász 2002)

A molekuláris növényrendszertani kutatások fontosabb eredményei

A filogenetikai rendszerek kezdettől fogva arra törekedtek, hogy megkülönböztessék a leszármazás szempontjából stabilabb, ún. szerkezeti vagy konstitucionális tulajdonságokat, és az életmóddal szorosabban összefüggő, ennél fogva változékonnyabb, ún. adaptációs bélyegeket. A molekuláris kutatások egyik legfontosabb eredménye, hogy a korábban stabilnak tartott, konstitucionális tulajdonságok egy részéről – nemcsak a vegetatív szervekről, hanem a generatív szervek egy részéről is – kimutatta, hogy kialakulásuk számos esetben konvergencia, párhuzamos evolúció vagy visszafordulás eredménye, vagyis azt, hogy az ún. homoplázia jelensége jóval elterjedtebb, mint azt korábban gondolták. Nyilvánvalóan ebben rejlik a zárwatermők sikerének „titka”: képesek voltak gyors, genetikailag is rögzített válaszokat adni a megváltozott körülményekre. Ez az oka a zárwatermők erőteljes evolúciós

plaszticitásának, valamint annak, hogy független vonalakon hasonló sajátságok jelenjenek meg. Ez a körülmény részben megmagyarázza azt is, hogy miért nem a leglátványosabb morfológiai tulajdonságok hordozzák a legfontosabb filogenetikai információkat. Sőt ezek igen gyakran nehezen azonosítható, rejtett bélyegek (pl. a szállítószövet, a rostacsőplasztiszok, a maghéj és a pollen finomstruktúrája, a placentáció, az embrió szerkezete, a leveleket borító viasz kémiai összetétele, a mirigy-, pikkely- és csillagszőrök felépítése stb.). A molekuláris alapon készült osztályozások pontosan ezek miatt a rejtett – vagy olykor még fel sem derített – tulajdonságok miatt interpretálható nehezen a makromorfológiai bélyegekkel. Ezért ma jelentős erőket kell fordítani a kevésbé feltűnő tulajdonságok kutatására, hogy a korábbi osztályozásokkal való egybevetés jelenleg mutatkozó nehézségeit leküzdjük.

Fontosabb változások a rendszerben:

A jelentősen megnőtt fosszilis maradványok inkább növelték az ismert rendszertani csoportok alakgazdagságát, mintsem a várt átmeneti alakok megjelenésével kitöltötték volna a hiányzó láncszemeket. A külön törzsnek tekintett, örvös elágazású zsurlók közös származási csoportot alkotnak a főtengelyes elágazású páfrányokkal. A morfológiai hasonlóság alapján a zárwatermők őseinek tekintett Gnetumról kiderült, hogy genetikailag a fenyőkhöz állnak közel, és nem lehetnek a zárwatermők ősei. A kétszikűek 9 rendje őszárwatermőként külön osztályként a zárwatermők származástani alapcsoportját képezi, és az egyszikűekkel együtt megelőzi a valódi kétszikűeket.

A homoplázia legklasszikusabb esete, a vízraktározó szövetek kifejlődése, vagyis a pozsgásság kialakulása. A növényvilág korábbi képviselői számára csak igen korlátozott mértékben sikerült a száraz övezetek meghódítása. A vízhiányhoz való alkalmazkodás a zárwatermők egyik nagy, átütő sikere, amelynek legfontosabb eszköze a vízraktározó szövetek kifejlesztése és a környezet vízállapotától való minél függetlenebb, önálló vízgazdálkodás kialakítása. A pozsgás szövetek kialakulhattak a szárban (*Cactaceae*, *Aizoaceae*, *Euphorbiaceae*, *Apocynaceae*, *Vitaceae*, *Orchidaceae* stb.) vagy a levélben (*Portulacaceae*, *Aizoaceae*, *Amaranthaceae*, *Crassulaceae*, *Agavaceae*, *Bromeliaceae*, *Ruscaceae* stb.) a legkülönbözőbb – filogenetikailag igen távol álló – családokban egymástól függetlenül, a különböző kontinensek száraz övezeteiben gyakran megdöbbentő megjelenésbeli hasonlóságot produkálva. Mindezt még kiegészítik a különféle szövettani és fiziológiai módosulások, amilyen többek közt a CAM-anyagcsere, amely nemcsak sok zárwatermőcsaládban fordul elő, hanem még a *Welwitschiánál* és a *Polypodium*-típusú páfrányoknál, sőt számos *Isoetes*-fajnál is megfigyelhető, tehát kétségtelenül több különböző evolúciós úton jött létre.

A korábban egységes fejlődésű csoportnak tekintett kancsós rovarfogó növények, három különböző helyen tagozódnak be a rendszerbe.

Ezzel szemben a parazita életforma gyakran közeli rokon családokban jelenik meg, nagy összefüggéseit tekintve az élősködés mégiscsak nem filogenetikailag egységesen kialakult jelenség. Mindkét formája, a hemiparazitizmus (víz és tápanyagok elvonása a gazdaszervezettől + fotoszintézis) és a holoparazitizmus is (asszimilátumok elvonása, fotoszintézis-képtelenség), legalább tíz alkalommal jelent meg különböző utakon a növényvilág evolúciójában. Ennek egyik leglátványosabb esete a *Cuscuta europaea* (*Convolvulaceae*) és a *Cassytha filiformis* (*Lauraceae*), amelyek vegetatív teste teljesen hasonló, de virágaik alapvetően különböznek. Más esetekben az élősködés valóban közös

evolúciós vonalat képvisel, amint azt például a *Santalales* rend családjain látjuk, ahol alapi helyzetben még nem parazita életformájú növényeket (*Olacaceae*) találunk, s feltehetőleg a hemiparazitizmusra való áttérés csak egyszer jelent meg körükben (*Loranthaceae*, *Viscaceae*). Ugyanennek az evolúciós folyamatnak a *Lamiales* rendben való „leutánzását” csak a molekuláris vizsgálatok derítették ki, amikor nyilvánvalóvá lett, hogy a *Scrophulariaceae* család hemiparazitái (*Rhinanthus*, *Euphrasia*, *Pedicularis* stb.) az *Orobanchaceae* család holoparazitizmusához vezető evolúciós lépcsőfokok, amelyeken keresztül, a holoparazitizmus több vonalon is megjelent, a kiinduló félparazita ősök párhuzamos átalakulásai révén. Sok holoparazitacsoport (pl. *Balanophoraceae*, *Cynomoriaceae*, *Cytinaceae*, *Rafflesiaceae*) besorolása azért volt nehéz, mert erős módosulásaik miatt szinte nem maradt olyan tulajdonságuk, amely alapján összevethetők lettek volna a „normális” zárvatermőkkel. Itt a kloroplasztiszgenom redukciója miatt az *rbcL* gén szekvenciája sem segíthetett. Végül a magban kódolt riboszomális gének szekvenálásával sikerült meghatározni ezeknek a családoknak a rendszertani helyét. Ezek szerint a *Balanophoraceae* és a *Cynomoriaceae* külön *Balanophorales* rendként a *Santalales* testvércsoportját képezi, és a félparazita *Loranthaceae* és *Viscaceae* holoparazita leszármazottai. Vagyis helyük és besorolásuk a korábbi rendszerekhez képest nem változott. Ezzel szemben a *Rafflesiaceae* és a *Cytinaceae* több más kis családdal együtt a *Rafflesiales* rendet alkotja, amely teljesen új helyen jelenik meg a rendszerben: nevezetesen a *Rosales* és *Cucurbitales* rend között, közel a barkás fák kládjaihoz.

Az anyagcserével kapcsolatos alkalmazkodások szintén a funkcionális tulajdonságokat érintik. Az anyagcseretermékek között megkülönböztetünk primer és szekunder metabolitokat, valamint szemantidokat. Az elsődleges anyagcseretermékek általában vitális anyagok (pl. szénhidrátok, illetve zsírok), amelyek igen elterjedt vegyületek, és ezért taxonómiaileg többnyire nem jellemzők. Lényegesen nagyobb taxonómiai információt képviselnek a másodlagos anyagcseretermékek, vagy szekunder metabolitok, amelyekről sokkal többet várhatunk az evolúciós utak feltárásában. A kiinduló feltételezés az, hogy az evolúció során egyre bonyolultabb szerkezetű molekulák szintézise következett be a szekunder metabolitok előállítása terén. Ezt a feltételezést nagy vonalakban alátámasztják a bonyolultabb szerkezetű anyagcseretermékeknek a fejlettebb zárvatermő csoportokban való előfordulásai. Joggal feltételezték, hogy bizonyos metabolitok előállítása olyan bonyolult úton megy végbe, hogy ennek többszöri, egymástól független kialakulása nem valószínű – vagyis egy speciális anyagcseretermék jelenléte általában a közös leszármazás mellett szól. Erre számos példát ismerünk, amilyen a szekologanin indolalkaloidok előfordulása a *Rubiales* rendben; a speciális tropánalkaloidok előfordulása a *Solanaceae* és a *Convolvulaceae* családban; a poliacetilének előfordulása a *Dipsacales* és az *Asterales* rend egyes családjaiban; a furanokumarinok és a triterpénzaponinok jelenléte az *Apiaceae* és a *Pittosporaceae* családban. Az iridoidok jelenléte megerősíti a *Cornales* és *Ericales* rendnek az *Asteridae* alosztályba tartozását, ahogyan azt a kemotaxonómiai rendszerek is hangsúlyozták, és ahogyan azt a génszekvenciák alapján nyert eredmények is igazolták. A kémiai anyagok hasonlósága és különbözősége már korábban is több morfológiai alapon feltételezett filogenetikai kapcsolatot felülírt. Így kerültek el egymás mellől a korábban rokonnak tekintett mákfélék (*Papaveraceae*) és keresztesvirágúak (*Brassicaceae*), a nyárfélék (*Betulales*) és a fűzfélék (*Salicales*) stb. Azt is látnunk kell ugyanakkor, hogy egyszerűbb szerkezetű másodlagos metabolitok homopláziások lehetnek, azaz evolúciós értékük kisebb, s ezért döntő bizonyítékként nem mindig használhatók. Ilyen például a mustárolajok jelenléte, amely a *Capparales* rend tulajdonsága, de a szintetizálás képessége egy szűk mellékvágányon a kutyatejvirágúak alrendjében (*Drypetes*, *Putranjivaceae*) is kialakult.

A szélmegporzásra specializálódott barkás fák alosztálya megszűnt önálló rendszertani egység lenni, és három különböző helyen (öskétszikűek alosztálya, rózsavirágúak rendje, bükkfafélék rendje) illeszkedik a valódi kétszikűek osztályába. Ez egyszersmind azt jelenti, hogy a szélmegporzásra való másodlagos visszatérés több alkalommal, egymástól függetlenül zajlott le a virágos növények törzsfjlődése folyamán.

Családszinten tekintve a változásokat, a molekuláris vizsgálatok több esetben családok összevonásával jártak, mint a disznóparéjfélék (*Amaranthaceae*) és a libatopfélék (*Chenopodiaceae*), illetőleg a meténgfélék (*Apocynaceae*) és a selyemkórófélék (*Asclepiadaceae*) esetén. Más esetekben virágmorfológiai alapon egységesnek tekintett családok számos egységre bomlottak. Leglátványosabb példái ennek a régi liliomfélék 16 családra vagy a kankalinfélék 5 családra való „szétrobbanása”. A verbénafélék családja elvesztette nemzetségeinek túlnyomó részét, ezek az ajakosokhoz kerültek át, miközben az útifűfélék családja háromszorosára „hízott”. Hasonló átrendeződés történt a tátogatók és a vajvirágfélék családja között is. Találónan nevezte Podani János „földindulásnak” a molekuláris taxonómia betörését a hagyományos rendszertanba (2005).

Az említetteken kívül igen sok olyan virág- és terméssajátságot sorolhatunk fel, amelyek a korábbi rendszerekben döntően jöttek számításba: ilyen volt a virágrészek elrendeződése (spirális, hemiciklikus és ciklikus), a virágrészek (csészelevelek, szíromlevelek, porzók, termőlevelek) száma, összenövéseinek állapota, a magház helyzete, a virágkörök száma, szimmetriája, relatív pozíciója a virágban – és még folytathatnánk a sort. Ezek nagy részéről ma már biztonsággal megmondható, hogy melyek képviselik az ősi és melyek a leszármaztatott állapotot: a szabadszirmúság megelőzte a forrt pártát, a sugaras szimmetria a kétoldalian részarányos virágot, a korikarp termő a szünkarp termőtáját, a felső állású magház az alsó állásút, a sima rovarbeporzás a pollenajánlás különböző módozatait, a „sok” a „keveset”, és így tovább. Ezek – ha jobban visszagondolunk – a fejlődéstörténeti rendszerek megszületése óta, azaz közel 150 éve megfogalmazódtak általános tézisekként, vagyis ezeket az összefüggéseket a molekuláris vizsgálatok nem felfedezték, „csak” megerősítették. Kétségtelen azonban, hogy ezek a változások is – hasonlóan a vegetatív sajátságokhoz – egymástól függetlenül, több vonalon is végbemehettek. A reproduktív szervek módosulásait, mint azt a szélbeporzásnál láttuk, éppúgy befolyásolhatják a környezet változásai, mint a levelekét vagy a szárét, bár a növények evolúciós reagálása olykor kevésbé nyilvánvaló, s nehezebben interpretálható. Vagyis a homopláziának elméletileg nincs gátja a reproduktív szervek esetében sem. Ha pedig ez így van, akkor újra kell gondolnunk a reproduktív szervek szerepét az öröklésben és a fejlődéstörténetben. A homopláziának ugyanis megvannak a komoly gátjai, csak nem ott, ahol eddig gondoltuk, hanem mélyebben. Ezért mindazokat az ismereteket, amelyeket akár több száz év alatt halmoztunk fel a növények külső alaktanáról és belső anatómiájáról, sejt- és szövettanáról, ma célzott kérdésfeltevéssel, korszerű eszközökkel és új módszerekkel újra kell vizsgálnunk, hogy megtudjuk: mit látnak az örökítő molekulák, ami eddig elkerülte a figyelmünket.

Irodalom

- Borhidi, A. (2007): An attempt to transform molecular cladistic trees of angiosperms into a comprehensive system. *Acta Botanica Hungarica* 49: 305–310.
- Borhidi A. (2008): *A zárwatermők rendszertana molekuláris filogenetikai megközelítésben.* PTE Kiadó, Pécs.

- Cavalier-Smith, T. (1998): A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews* 73: 203–266.
- Juhász M. (2002): Egy új, ötországos rendszer alkalmazási lehetősége a középiskolai rendszertan oktatásában. *A Biológia Tanítása* 10/3, 11–19.
- Maynard Smith, E.–Szathmáry E. (1997): *Az evolúció nagy lépései*. Scientia Kiadó, Budapest.
- Podani, J. (2003): *A szárazföldi növények evolúciója és rendszertana*. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest.
- Podani, J. (2005): *Földindulás a szárazföldi növények osztályozásában*. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest.
- Woese, C. R. (1987): Bacterial evolution. *Microbiological Reviews* 51: 221–271.