

# A biológiai formák evolúciója

*Testünk alakja rejtélyes tulajdonság. Vonhatunk és taszíthatunk vele. Önmagában is üzenet rólunk másoknak. Valószínűleg senkinek sem okozna örömet, ha eltorzítanák. Ez az írás arról szól, hogyan keletkezhetett a sejtek, a szövetek, a szervek és a szervezetek formája. A formaképződés rövid és hosszú távon ható okait egyaránt áttekintjük. A lábak és a férgek formájának nagyobb figyelmet szentelünk a megszokottnál. A formák evolúcióját tárgyaló teóriák közül a megbízhatóság-elméleti megközelítéssel intenzívebb flörtöt folytatunk, mint másokkal. Az egyedfejlődésben és az evolúcióban a különböző bonyolultságú struktúrák mintázatait és formáját néhány változékony mechanizmus kombinációja irányítja. A formák gének, környezeti hatások, szerveződési korlátozások és szabályok, továbbá történelmi esetlegességek hatásai alatt állnak. A formák sokféleségét ezeknek a hatásoknak az összjátéka hozta létre az egyedfejlődési változások során.*

Az ősi formák többnyire amorf vagy gömbszerű egyszéjtűek. Belőlük fejlődtek ki az egyik dimenzióban történő megnyúlás révén a fonalas formák, mint sok baktérium, gomba és alga (1. ábra). Ezek a szervezetek maximalizálták a környezetükkel történő kontaktust és abszorpcióra specializálódtak. A két-dimenziós megnyúlás lemezes formákat eredményezett, ilyen sok nagyméretű alga, moha és szállítóedényes növény. Ezek a formák maximalizálják az energiáramok, főképp a fény befogását. Háromdimenziós megnyúlással emésztésre specializált egy- vagy többsejtű protisták és állatok jöttek létre. A legtöbb növény és állat formája vagy részei henger alakúak. A forma és funkció tehát szorosan összefonódik. Hogy közülük melyik tulajdonság határozza meg a másikat, még ma is vita tárgya.

## A formaképződés magyarázatának problémája: tudománytörténeti rekonstrukció

A biológiai formák keletkezésének, fenntartásának és egymásba történő átmeneteik magyarázata változott az idők során, aminek vázlatos áttekintése nélkül nem érhető igazán, hogy mi történik ma a biológia számos területén. Mivel a formaképződésnek nincs széleskörűen elfogadott magyarázata, a továbbiakban a magyarázat összetevőire koncentrálnak a formaképződés determinánsainak elemzésén át.

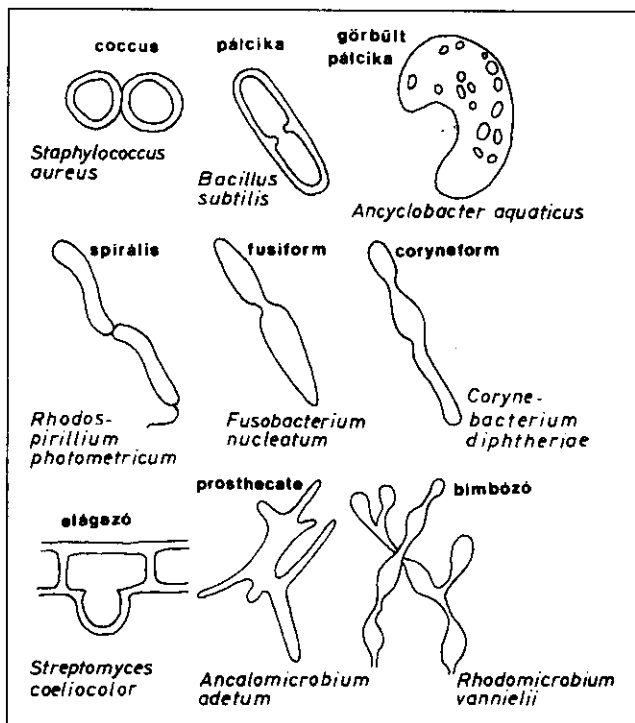
A 19. század elején az embriológusok egy része az élőlények változatosságát a formaképződés, vagyis a morfogenézis fizikai törvényei alapján próbálta megérteni. A morfológia legfontosabb eredményei, mint Karl Ernst von Baer (1792–1876) meglepően modernnek tűnő egyedfejlődési szabályai is a biológiai gondolkodásban egyre kitüntetettebb szerepet kaptak (1828, az embriológia megalapítása óta). Von Baer szabályainak az a lényege, hogy az *embriók fejlődése a viszonylag homogén kezdeti állapotokból a heterogenitás (az individualitás növekedése) felé tart*. A kevésbé általános jellegek kialakulása megelőzi a speciálisabbakat egy adott csoportban. Mindazonáltal a 19. század biológiája nagyrészt Darwin, Weismann és Pasteur befolyása alatt állt. Inkább uralta a fajok eredetének problémája, mint a formaké.

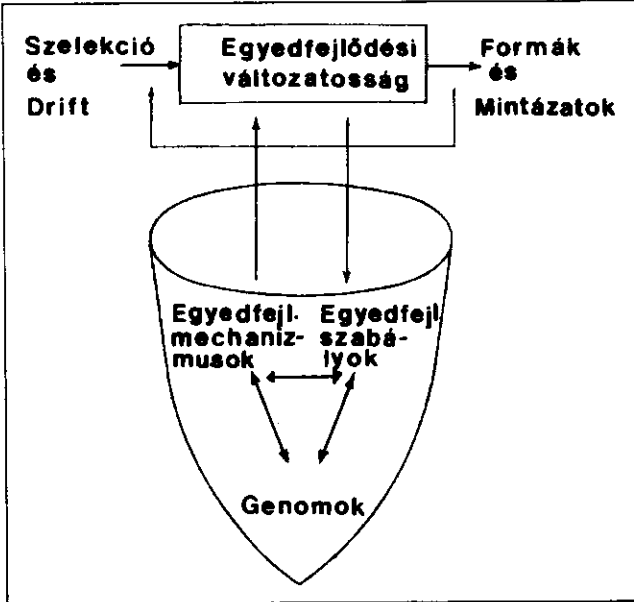
Darwin (1859) óta az evolúciót a szervezetek öröklődése, változatossága és eltérő szaporodási sikere alapján írják le. E három tulajdonság kapcsolatban áll egymással, bár maga a

kapcsolat szövevényessége folytán nem világos. Darwin elmélete a módosulással történő leszármazás gondolatára épült. Az *evolúciós elágazások* történeti esetlegességektől tarkított útjait főképp a *szelekció hajtja*, ami a biológiai rend és a forma fő forrása. Az evolúciós elmélet a jelen folyamatait a múltban fogant és már lejajlott események következményeinek tekinti. Darwin tanait kortársai és későbbi követői tovább fejlesztették és népszerűsítették.

Ilyen kortársa volt Darwinnak Ernst Haeckel (1834–1919) is, aki Anglián kívül talán népszerűbb volt Darwinnál is. Haeckel a *törzsfajlódást az egyedfejlődés előidézőjének tekintette, az egyedfejlődést pedig a törzsfajlódás gyors, rövidített megis-*

1/A ábra.





11. ábra. A formák és mintázatok eredetében szereplő komponensek kölcsönhatásainak vázlata. Az egyedfejlődési változatosság az egyedfejlődési pályák sokaságának gyűjtőneve, amelyek az egyes szervezetek létrejöttét valósítják meg. Az ábrán feltüntetett valamennyi elemhez megbízhatósági determinánsok sokasága társul, ami befolyásolja a formák születését pakolási vagy szabályozási mechanizmusokon keresztül. A formaképződés új módjai együtt változtak az öröklődés evolúciójával a fő evolúciós lépésekben

rálható, és a túlélés és a szaporodás következményei teljesülnek. A megbízhatóságnak nem a megbízhatatlanság az ellentéte, hanem a többnyire elkerülhetetlen hibás működés. Kevéssé megbízható egyedfejlődési pályák fejlődési rendelkezéseket produkálnak. A megbízhatóság tehát egy statisztikus természetű tulajdonság, másképp használata evolúciós érvelésre nem is volna alkalmas. Az egyedfejlődési megbízhatóságért számos tényező felelős. Ilyenek a helyettesítési, javítási és visszacsatolási folyamatok, egyedfejlődési mechanizmusok evolúciós konzerválása és a mechanizmusok csatolódása, általában az embriók zavarásokat tűrő és szabályozó kapacitása, a bőségekben lévő, redundáns vagy átfedő működési szerkezetek és funkciók, a raktárak, mint a petékben a szik, melynek a mennyiségétől függ pl. a gasztruláció 5 módja, vagy magvakban a keményítő, mely befolyásolja a csírázás lehetséges időtartamát. (Vegyük észre, hogy az evolúció populációgenetikai definíciója egyetlen megbízhatósági determinánssra, a gének helyettesítésére vagy szubsztitúciójára épül. Anélkül, hogy specifikálnák, hogy a helyettesítésnek van-e hatása.) A genetikai rendszerek megbízhatóságának alapja a hibajavítású repairrel, a genetikai információ digitális (igenem típusú, nem analóg) természetű, ami akadályozza a lokálisan fellépő hibák terjedését (John Maynard Smith személyes közlése), a redundáns gének és a nem univerzálisan előforduló epigenetikai öröklődési rendszerek, mint pl. a DNS-sel együtt replikálódó metilcsoportok mintázata. (Az epigenetikai öröklődés nem analóg az embriókban megfigyelhető kettős – sokszor többszörös – biztosítással.) A szelekció válogat a redundáns fejlődési pályák változataiból és általában a megbízhatósági determinánsok változatos kombinációjából a bőség határán belül. Így alakulhattak ki a nagy evolúciós lépések (lásd ennek illusztrálására a 10. ábrát), és alakulhattak ki a

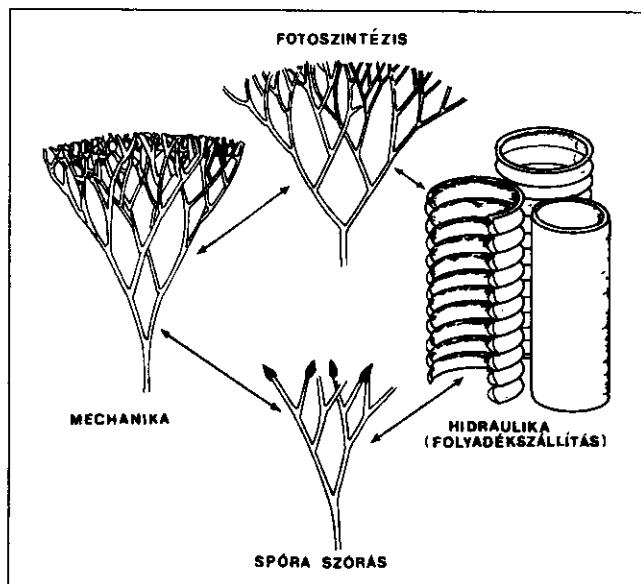
sejtszerkezet és az egyedfejlődési pályák variációja. Ilyen utat követtek gének, fehérjék, sejtek, sejtvonalak, szelvények és modulok duplikációjuk és azt követő módosulásuk, divergenciájuk során. A megbízhatósági determinánsokkal különböző fokig feltöltött szerkezetek komponenseik változatos pakolási megoldásaival és a rajtuk ható kényszerekkel, pl. a bőségekben lévő komponensek árával befolyásolják a formák keletkezését, fenntartását és változásait egyedfejlődésben és evolúcióban egyaránt. A megbízhatóság összetevői a formaképződés fontos alkotórészei. Összekötik és túlbiztosítják az alakba rendeződő dinamikus mintázatok elemeit, ami a formagenerálás lényege.

Valószínűnek tűnik, hogy az egyedfejlődés evolúciójával kapcsolatos legtöbb jelenség háttérben megbízhatósági determinánsok megváltozásai húzódnak meg. Ha így van, akkor az egyedfejlődés és a formaképződés különálló értelmezései összeegyeztethetők az evolúció megbízhatóságelméleti értelmezésével vagy redukálhatók arra. A szelekció egyik fő célpontja épp a fejlődési folyamatok megbízhatósága lehet. Hogy miképp mehetett végbe a formák evolúciója, más kérdés mint az imént feltett miért kérdés. Amint próbáltuk itt megmutatni, genetikai, fizikokémiai és szelekciós folyamatok összecsiszolódása az alapja a megfigyelhető formaváltozatoknak.

Ez az új nézet egy egyszerű logikai keretbe foglalható össze. *D. Tautz* szerint az egyedfejlődés egy fő aspektusa leírható információátvitelként a fejlődés kezdeti szakaszától a kifejlett állapotig (szerintünk az életciklus végéig). Eközben a terjedő információ zajoknak van kitéve. A zajok torzítják az információt, ami csökkenthető, ha a genetikai és más információ redundáns (pl. ugyanabból a génből több van). Ezt a nézetet egyikünk (MI) kiterjesztette az evolúciós folyamatok leírására. Eszerint, az egyedeken belüli és egyedek közötti információ (és más faktorok) átvitelét megbízhatósági determinánsok változatos kombinációi túlbiztosítják egyedfejlődésben és evolúcióban. A test (vagyis a szóma) és a terjedő genetikai információ sokcsatornás folyamata kölcsönhatnak az élőlényekben a környezetben lévő megbízhatósági determinánsokkal. E szemlélet új távlatokat nyithat a szervezetek eredetének, fenntartásának és változásuknak a feltárásában.

## IRODALOM

- Bell, A. 1990: Plant Form. Oxford University Press, Oxford  
 Davidson, E. H. 1993: Later embryogenesis: regulatory circuitry in morphogenetic fields. *Development* 118:665–690.  
 Harper, J. L., Rosen, B. R. & White, J. (eds) 1986: The growth and form of modular organisms. The Royal Society, London  
 Harold, F. M. 1990: To shape a cell. *Microbiol. Rev.* 54:381–431  
 Horder, T. J., Witkowski, J. A. & Wylie, C. C. (eds) 1985: A History of Embryology. Cambridge University Press, Cambridge  
 Hinchliffe, R. Horder, T. J. 1993: Testing the theoretical models of limb development. In Maini, P. K. (ed) *Biological Pattern Formation*. Plenum, New York  
 Huxley, J. 1932: Problems of Relative Growth. Methuen, London  
 McKinney, M. L. & McNamara, K. J. 1991: Heterochrony. Plenum Press, New York  
 Molnár I. 1995: The Reliability Theoretical Aspects of Evolution. Collegium Budapest, Institute for Advanced Study, Budapest (in prep.)  
 Molnár I. 1995: Developmental reliability and evolution. In: Beysens, D. et al. (eds) *Interactions between Genetic and Physical Processes* Springer, Berlin  
 Molnár I. 1995: The Transformations of Biological Forms in Evolution. Collegium Budapest, Institute for Advanced Study, Budapest (in prep.)  
 Newman, S. A. 1994: Generic physical mechanisms of tissue morphogenesis. *J. evol. Biol.* 7:467–488.  
 Thompson, D. W. 1917: On Growth and Form. Cambridge University Press, Cambridge



9. ábra. Egymással ellentétes igények (vagy trade-off) stilizált szárazföldi növény egyedfejlődésében (Niklas, 1992)

vetkezett be. Mára az egzotikus állatok jó része kihalt. Másoknak esélyük volt leszármazottaik létrehozására és fenntartására. Az ilyen, kissé anarchisztikus történelemfelfogás szerint véletlen folyamatok uralják az élővilág evolúciójának menetét.

### Témák és variációk: morfológiai folytonosság és diszkontinuitás

Gyakori megfigyelés, hogy bizonyos egyedfejlődési folyamatok és morfológiai eredményük nagyfokú stabilitást mutatnak. Ha egyszer kialakultak, nehéz eltérni tőlük. Ez az őslénytani leletekben hosszú távú morfológiai állandósággként jelentkezik. Úgy tűnik, hogy az evolúció egyik leghatékonyabb találmánya a látszólagos semmittevés, ha egyszer adott változatok már létrejöttek. Így születtek meg az élő kövületek. Ennél azonban valószínűleg itt többről, egy szerveződési trükkről van szó, aminek erős következményei lehetnek az evolúcióról alkotott képünkre.

A festészet és a zene természetében nem ritka, hogy standard, visszatérő, vagyis ismétlődő elemek kombinációi alakítanak ki vagy tesznek változatosabbá egy-egy témát. *Cézanne* kubizmusában ősi vagy elemi geometriai objektumokra egyszerűsítette színeivel képeit, amit *Picasso* és mások is követték tartós motívumokat használva. A zene történetében *Wern* is megfigyelte, hogy „az összefüggésekre, kapcsolatokra való törekvés magától is egy olyan formához vezet, amit a klasszikusok sűrűn alkalmaztak, és amely *Beethovennel* túlnyomóvá vált: ez a variációs forma. Van egy megadott téma. Ezt variálják... Példa: Beethoven kilencedik szimfónia, utolsó tétel: egyszólamú téma; ezután minden erre a gondolatra épül, ez az ősfórmula. Hallatlan dolgok történnek, mégis mindig ugyanarról van szó!” Biológiai összefüggésben ez a következőt jelenti. Egyrészt a létező szerkezetek csak kisebb-nagyobb módosításokkal, vagyis „barkácsolással” változtathatók. Ilyen esetek a következők. A szervezetek szilárd váza eredetileg a

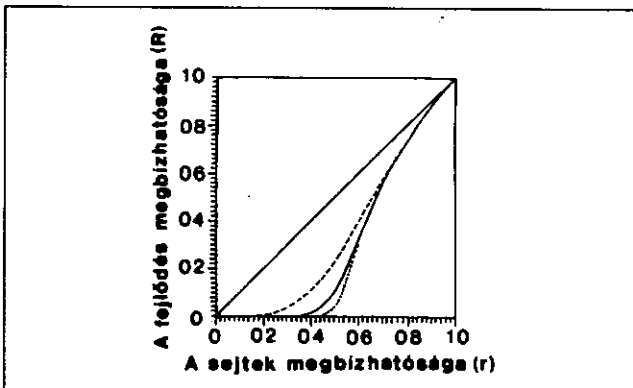
foszfátok felhalmozódásából és más funkcióra való felhasználásával keletkezett. A sejtek változatosságának eredete a membránok, a soksejtűek sokfélesége a sejtlemezeik vagy héjaik hierarchikus betüremkedésével keletkezhetek a fejlődő szervezetbe az evolúció során. Másrészt a szelekció csak kis mértékben képes módosítani a már kialakult variációt. Ezért hatásának értelmezéséhez hozzá kellene vennünk az egyedfejlődés alig ismert szerveződési elveit. Ha így van, akkor az evolúciós elméletnek az embriológia rendkívül lényeges összetevője. A szex és a vele összefüggő izolációs határok sokszor átléphetetlenek fajok közt genetikai elemek cseréje híján. Ez formák közti szakadékokhoz vezethet önmagában is, és nagymértékben felelős a természetben kialakult, elkülönült morfológiai mintázatokért. A természet a mintázatait gyakran a szexen keresztül tartja fenn.

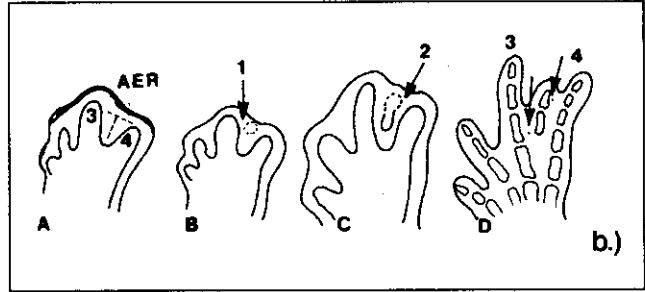
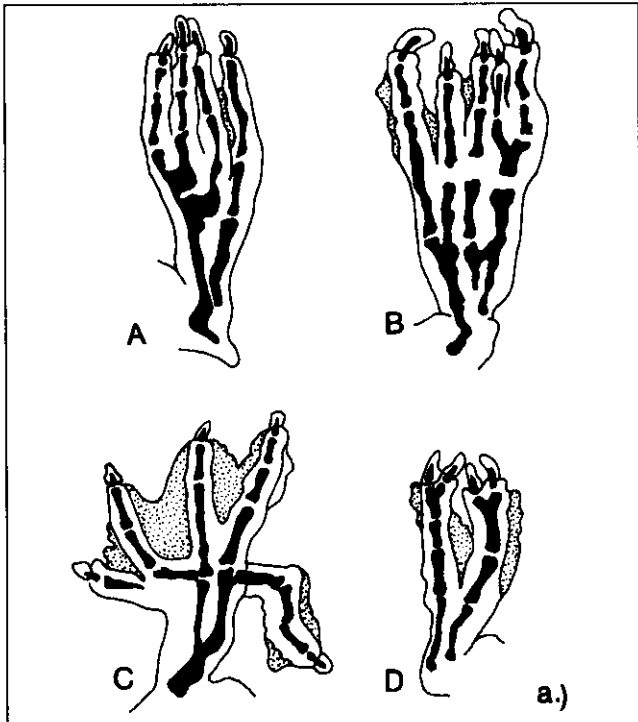
### Egyedfejlődés és evolúció

Tekintsük át most egy új nézőpontból azt a problémaköteget, amelyet idáig tárgyaltunk. Hogyan jellemezhető újszerűen az egyedfejlődés és az evolúció kapcsolata? Az általunk elképzelt formaevolúciós leírás kétszintű (11. ábra). Egyedekben és populációkban zajló folyamatok fonódnak össze.

Hogy megértsük az egyedfejlődés és az evolúció kapcsolatának jellegét, túl azon, amit már elmondunk itt korábban, először tegyünk fel egy egyszerű kérdést. Miért mennek egybe egyáltalán az egyedfejlődési folyamatok? A rövid válasz: a megvalósuló fejlődési folyamatok megbízhatóak. A rendszerek megbízhatósága műveleteik végrehajtási valószínűsége adott kiindulási állapotokból meghatározott végállapotokba történő átmenetek során, adott környezetben, adott idő alatt. Az egyedfejlődési megbízhatóság egy „korrekt” egyedfejlődési pálya generálási valószínűsége adott környezetben, adott idő alatt. „Korrekt” az az egyedfejlődési pálya, amelynek mentén a szervezet vagy részeinek formája és mintázata gene-

10. ábra. Egysejtű – soksejtű evolúciós átmenet számítógépes szimulációja megbízhatóságelméleti megközelítés alapján. Az ábra sejtvonalakkal generált egyedfejlődés megbízhatóságát szimulálja hollyongási modell alapján. Figyeljük meg, hogy az átmenet során a rendszer megbízhatósága növekszik a komponensek megbízhatóságához képest. A sejtek megbízhatósága azok túlélési és szaporodási valószínűsége. Ugyanez az elv érvényesül valószínűleg a többi fő evolúciós átmenet során is, mint a gén-genom átmenetben, állati kolóniák vagy telepes, moduláris szervezetek megjelenésekor, vagy a nyelv eredetében, az átmenetben részt vevő mechanizmusoktól függetlenül (Vörös János & MI közleményéből)





8. ábra. (a) Patou sejtdisszociáció-reaggregációs kísérlete: A, B, C, D. Az ektodermából egy zacskót készített, amelybe mezoderális sejteket helyezett. A zacskó tartalmát többször egymás után összerázta és mesterséges végtagokat kapott. Ezek a végtagok azonban három alapvető tulajdonságot mutattak, amelyet a természetes végtagok is mutatnak: helyi vagy fokális kondenzációt, elágazást, és szelvényességet vagy szegmentációt. A természetes végtagok ezen események ismétlése, iterálása és az események időbeli újrakombinálódásával jöhetnek létre

(b) Szám fölötti vagy extra lábujjak keletkezése az embrionális láb, a lábimbó külső, ektodermális részének bemetszésével. Vegyük észre, hogy egy kísérletben sem volt pontos formaképző anyag, vagyis morfogén gradiens, amint azt Wolpert pozicionális információs teóriája megkövetelné (Hinchliffe & Horder, 1993)

származottaikban. Léteznek egy speciális géncsoport, amelyet homeotikus géneknek neveznek. A homeózis a test egyik részének áthelyezése a test másik részébe. Ilyen pl. a láb csáp helyére történő áttétele rovarokban. A homeotikus gének egy kb. 180 bázispárból álló evolúciósan konzervatív DNS-szakaszt tartalmaznak. A gerincesekben levő homeotikus gének (HOX elnevezésű csoportjának) egy része különböző génkifejeződési kombinációkat képes alkotni a test hossz tengelye mentén. Vagyis a géneknek van egy részben átfedő génterméke a test hossz tengelye mentén. Egy feltevés szerint ezeknek a génkifejeződési kombinációknak öt kitüntetett változata lenne felelős azért, hogy épp öt ujjunk van. E gének mutációi változó számú ujj képződéséhez vezethetnek. Mindez a gének és a morfológia közti nagy távolság megszüpítése, de nem lehet annak magyarázata. A magyarázat 1:1 megfeleltetést tételez fel gének és morfológiák közt. Figyelmen kívül marad az embriológiai mechanizmusok láncolata, amely a környezettel kölcsönhatásban alakítja ki a lábak végső formáját. A szép női lábak és általában a komplex formák eredete tehát még titok.

Ami a formák nagy evolúciós léptékben történő változását illeti, a protozoák baktériumokat bekebelező endoszimbiózis mellett feltehetőleg a membrán és a DNS közti jelátviteli vagy szignáltranszdukciós utak bőségének kiépülése vezethetett a baktériumok és az eukarióták közti evolúciós átmenet-hez, ami felhalmozta a sejt vázát (citoszkeletont), ami jelhordozó is egyben. Ezt követően épült ki a sejt anyagfelvételi és -transzportáló mechanizmusainak a tárháza (a citózisok). Megfigyelhető, hogy számos nagy evolúciós lépésnél a formaképződés új módjai jönnek létre. Ilyenek a prokarióta – eukarióta átmenetben a sokarcú sejt váz megjelenése, a soksejtűek kialakulásakor az embrionális indukció és a tartós, kollektív viselkedést eredményező fizikai erők fellépése sejtcsoportokban, mint a sejteket összetartó adhézió, valamint az állati

társadalmak megjelenése. Ez utóbbi esetben genetikailag rokon egyedekben (klónokban) sokszor központi szabályozás alatt kasztok alakulnak ki a testalak (allometriás) megváltozásával, mint pl. hangyáknál a királynő által termelt ún. juvenilis hormon hatására. Így a különböző feladatokra specializált kasztok arányainak megváltozásával lassú genetikai hatások nélkül bontakozik ki gyors alkalmazkodás a változó környezetekhez. A formaképződés új módjai együtt változtak az öröklődés evolúciójával.

### Kényszerek, szabályok és történeti esetlegességek

A formaváltozások egyedfejlődési és evolúciós útjait kényszerek, szabályosságok és véletlenszerű történeti lehetőségek terelik. A kényszerek korlátozzák a változatosságot. Ennek lehetnek genetikai okai, mint a genetikai változatosság hiánya vagy a gének nem véletlenszerű kapcsoltsága. Lehetnek embriológiai okai, mint a lehetséges sejtkölcsönhatások tartománya, így pl. háromfejű embriók nincsenek. A szervezetek kémiai összetétele adott határok közt változhat. A napraforgóban nem lehet 100% olaj. A változatok képződése alárendelt a fizikai és kémiai törvényeknek. Az ún. trade-off típusú, vagyis ellentétes igényeket kielégítő korlátozott anyag-, energiaszétosztó folyamatokat világosan tükrözik a 9. ábrán a szárazföldi növényi formaképződés összetevői. A fejlődési szabályok, pl. a már említett von Baer-szabályok vagy más, például a növények levélállásának szabályosságai szintén terelik a formaképződés útjait.

Az evolúciós történelem adott geológiai, planetológiai, biológiai stb. feltételek közt zajlik. Ilyen volt az állatok eredetének esete. A kambriumban, kb. 600 millió évvel ezelőtt, az állatok testalaptervének változatosságában nagy robbanás kö-

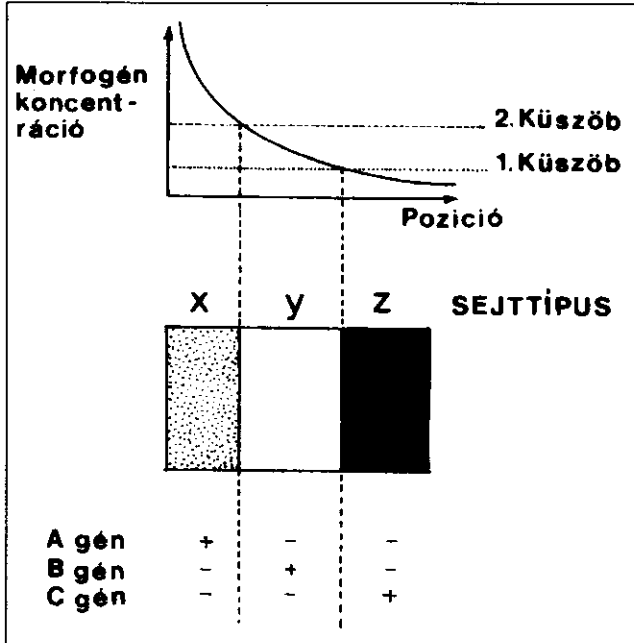
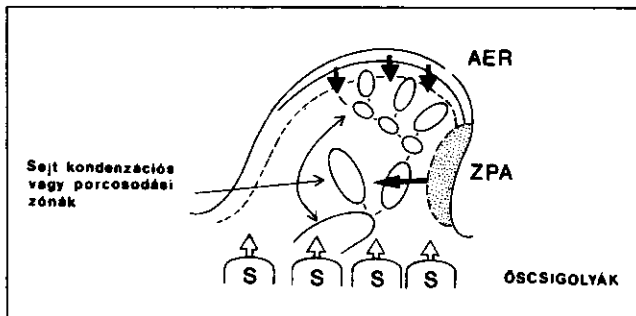
a környezet méretével növekszik. Ebből Bell arra következtetett, hogy „az ökológiai fontosabb, mint a genetika” a szervezetek változatosságának kialakításában. Kérdeznénk, hogy mely tulajdonságokra igaz ez az állítás. Bell úgy véli még, hogy a környezet folyamatosan romlik. A szervezetek környezetre adott válaszaiban nincs szabályosság. Ha mindaz igaz, amit Bell állít, akkor valójában az embriológiai folyamatok autonómiája megalapozatlan vízió, és a fejlődés védtelenül kiszolgáltatott a környezet sokféle szeszélyének, amit bizonyítékok légiója cáfol. A formaváltozatok valójában genetikai és környezeti hatások, és az embriológiai folyamatok változatos kombinációiból bontakoznak ki.

### Morfogenetikai és morfológiai transzformációk

A formák evolúciója az egyedfejlődési pályák öröklődő megváltozásán keresztül megy végbe. A gerinces láb az egyik legalaposabban vizsgált szerv, amellyel illusztrálni fogjuk az előbbi állítást. Amikor megnézzük egy szép női lábat, bizonyára eszünkbe sem ötlük, hogy lehetne az akár pata is, hordozhatna 6-8 ujjat is, amennyit a legősibb gerincesek viseltek, vagy lehetne gázlómadarakra jellemző hosszú, pálcaszerű alakja is. Honnan és hogyan ered a lábak formájának meglepő változatossága? Anatómiai gyűjteményekből nagyszámú fejlődési rendellenesség ismert, mint a hatujjúság (polidaktília), amivel Chagall is rendelkezett, vagy a dongaláb, ami ritkább. Evolúciós szempontból sem a szép női láb, sem a dongaláb, sem a lábatlanság nem kitüntetett állapot. Beleágyazódnak a lábak változatosságának természetes, időben változó tartományába. (Bár meglehet, hogy dongalábakkal vagy más rendellenességekkel nem lehet háborút nyerni, vagyis szelekciós hátrányuk van.)

A 6. ábra feltünteti a fejlődő gerinces végtag (pl. láb és kéz) anatómiájának körvonalát. Ezen a kereten belül próbáljuk meg értelmezni a láb fejlődését és evolúciós változását. A láb a testfal meghatározott ponton történő kitéremkedéséből fejlődik ki a lábimbóból. A láb alapszerkezetét két szövettípus, a mezenchima és az ezt borító ektoderma alkotja. A láb alapvetően e két szövettípus folytonos (indukciós) kölcsönhatásaiból fejlődik ki, amit az ábrán nyílak jelölnek. Három esemény képezi a lábfejlődés alapját. Kezdetben a mezenchima

6. ábra. A gerinces láb anatómiájának vázlata (Hinchliffe, 1989). A láb a lábimbóból, két szövettől, az ektodermális eredetű apikális ektodermális taréjból (AER) és a mezodermából fejlődő mezenchimális szövetek közti kölcsönös indukciós kölcsönhatásból fejlődik ki. A polarizáló aktivitás zónája (ZPA) a végtagok aszimmetriáját idézi elő. A nyílakkal jelzett bekarikázott területek a csontosodást megelőző porcképződést jelentik



7. ábra. A gerinces végtag és variációjának eredete Wolpert pozicionális információs teóriája alapján. Egy morfogén (pl. gradiensszerű) koncentráció eloszlása aktiválja helyzetüknek megfelelően a helyi koncentrációra válaszoló sejtek génjeit. X, Y és Z különböző differenciált sejteknek felelnek meg. A morfogén koncentráció alakjától, a genetikai állománytól és a sejtek történetétől függően eltérő mintázatok keletkezhetnek egyedfejlődésben és evolúcióban (Green & Smith, 1991; Sumnerbell, 1983)

meghatározott pontjain a porcsejtek összetömörülnek, kondenzálódnak. Ezek a sejtömörülések azután elágazhatnak és több részre szétválhatnak, szegmentálódnak. Az egyik lábfejlődési teória szerint ennek a három eseménynek az időbeli variálása az összes lábtípust létrehozhatja. Egy másik lábfejlődési teória magyarázó magja az ún. indukciós kölcsönhatások kaszkádjának és a sejtmozgások specifikus kombinációinak változatos összjátéka. A kaszkád kifejezés vízesést jelent. Képzeljük el a Niagarát, miközben a vízfal lezúdul a magasságból a mélységbe. A vízesést a víz potenciális energiakülönbsége tartja fenn. Indukciós szöveti kölcsönhatások esetén a lábfejlődési folyamatot az indukáló és az indukált hatást elszennvedő állapotok különbsége mozgatja. E különbségek fakadhatnak mechanikai (adhéziós és feszítési) erőkből, kémiai anyagok térbeli eloszlásának különbségeiből, ami egy elköpzelés szerint a lábimbó hátsó zugában fekvő ún. Polarizáló Aktivitás Zónájából (ZPA) származna, vagy mechanikai és kémiai faktorok kölcsönhatásaiból. Az a feltételezett formaképző anyag (morfogén), amely a fő felelőse lenne a lábképződésnek, az A-vitaminhoz hasonló szerkezetű *retinsav* (7. ábra). A 8. ábrán bemutatjuk azokat a kísérleteket, amelyek mellőzik a kémiai anyagok (gradiens alakú) eloszlásával magyarázó lábfejlődést és annak változatait.

A lábfejlődés genetikai alapjaiban és öröklődő megváltozásaiban számos gént azonosítottak. A leggyakoribbak azok a lábmutációk, amelyek többujjúságot, polidaktíliát okoznak. Ez a megfigyelés összhangban áll az őslénytani leletekkel. A jelenség háttere atavizmus, ősi tulajdonságok megjelenése le-

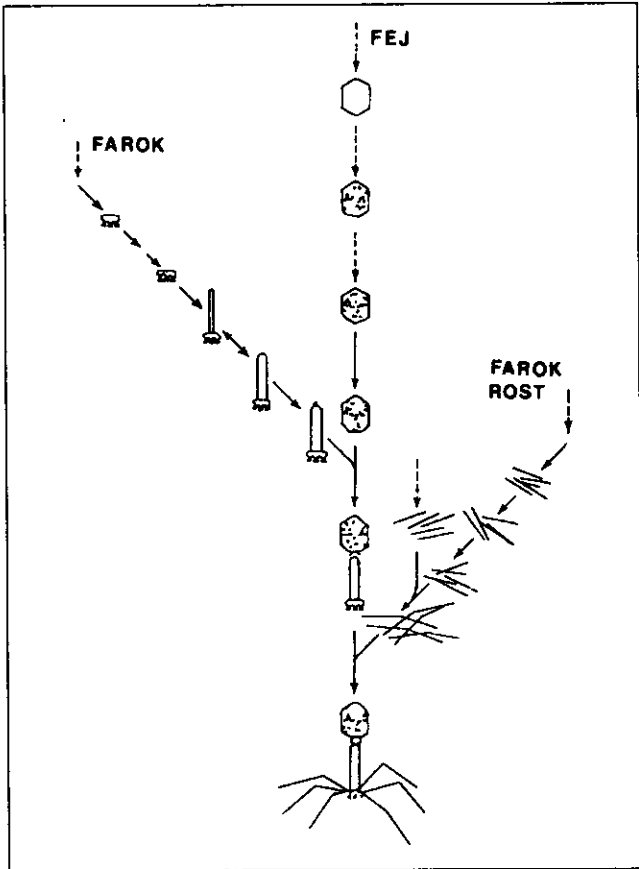
lók. Ismert az is, hogy ugyanahhoz a genetikai rendszerhez különböző morfológiai tulajdonságok is tartozhatnak. Ilyen az azonos genetikai állományú, különböző környezetekben felnevelt, átültetési kísérletekből megismert növények esete. Ezeket különböző tengerszint feletti magasságokban nevelték fel eltérő formákká. Ellenkező esetre is van példa. Bizonyos genetikailag különböző szalamandrának közel azonos a formájuk.

Molekuláris tanulmányok tanulsága szerint a gének nem készítenek közvetlenül fenotípusos struktúrát vagy funkciót. Molekulákat kódolnak, melyek más gének működését szabályozzák, vagy a sejtek jellemző tulajdonságait befolyásolják fehérjék szintéziséén át. Ilyen tulajdonságok a sejtosztódás ideje, iránya, sebessége, a sejthalál, a sejt differenciáció időzítése, a sejt váz jellemzői, mint pl. a sejtmozgékonyosság vagy a sejtalak változási képessége, a sejt felszíni tulajdonságok, mint a sejtadhézió, a sejt-sejt felismerés és kapcsolódás és a sejt közötti állomány termelése. A gének nem önállóan működnek, hanem fejlődési szabályozási hurkokba ágyazódnak.

Néhány példa megvilágíthatja, hogy mit lehet tudni a gének formaképződési szerepéről. Vírusok fejből, farokból és törzsből történő 3 dimenziós, molekulák közti kölcsönhatásokon alapuló, a vírus gazdasejtje által szintetizált géntermékek önfelepülése kapcsán *Sidney Brenner* megjegyezte: elképzelhetetlen, hogy a gének bármiféle geometriai alakzatot kódoljanak (5. ábra). Ilyen és hasonló példák alapján sokan kétségbe vonták a genetikai programok létezését. *Gerald Edelman* ún. morforegulátor hipotézisét állatok formaképződése leírására dolgozta ki. Eszerint a sejt felszín adhéziós molekulái megszabják a sejtek térbeli kapcsolódási rendjét. Amikor a sejtadhéziós molekulák génjeinek kifejeződését gátolták, rendelkezések jelentek meg, pl. tollak térbeli rendjében. Edelman hipotézise sem képes összekötni a géntől a morfológiához vezető utat. Egyrészt nem világos a sejtadhéziós molekulák szintéziséért felelős gének szabályozása, másrészt a hipotézis merev, túl specifikus sejt kölcsönhatásokat követel meg. Az embriók fejlődésének nagy a hibátűrése, amivel a túlspecializált sejt kölcsönhatások nem egyeztethetők össze. Maga Edelman is felismerni véli az általa alkotott ún. embrionális „degeneráltság” fogalmában, hogy az elemi egyedfejlődési lépések kevésbé megbízhatóak, mint az összegződésük nyomán kialakult szervezet morfológiája. Egysejtű szervezetek, mint az *Ace tabularia* vagy a csillósok sejtadhézió nélkül is pazar formagazdagságot mutatnak. A sejt kölcsönhatások és a sejtek belső dinamikus térbeli állapota és ezek összjátéka egyaránt gazdag formakészlethez vezet. Általánosságban szólva, a génhatások lehetséges módja soksejtűekben a citoplazmából induló szignál → transzkripció faktor → gén → géntermék → szignál sorosan és párhuzamosan terjedő hatásainak a hálózata.

Egy viszonylag új kutatási irány a génhatások és a generikus élőben és élettelen anyagban egyaránt jelenlevő fizikokémiai effektusok összefonódásának elemzése. Ezt mint illesztési hipotézist írtuk le. Később *Stuart Newman* kollégáival evolúciós kutatási programmá fejlesztette a következő kiindulási pontot. A biológiai formák nem génmutációk szelekciója alapján jönnek létre. Maguknak a fizikai-kémiai effektusoknak a megváltozásait a genetikai mechanizmusok megerősítik, rögzítik. Olyan ez, mintha valaki nadrágszíjat és hőzentrárgert is viselne, mintegy túlbiztosításként. Ez a hagyományos neodarwini evolúcióképp megfordítása.

Úgy véljük, hogy bár végső soron a génekben tárolt információ felelős a speciális morfológiai konstrukciókért, a géneknek semmilyen stratégiája nincs, hacsak géntermékek kódolását stratégiának nem tekintjük. Egyetértünk viszont *R. C.*



5. ábra. A T4 vírus formájának kialakulása a vírus géntermékeinek molekuláris kölcsönhatásokon alapuló önfelepülésével (Wood, 1992)

*Lewontinnal* és másokkal abban, hogy a DNS a legtehetetlenebb, leglustább molekula, amitől nem várható el a fejlődés rendjének kormányozása, szabályozása. A sejtek közti jelzőrendszerek, a többszintű szabályozás és a géntermékek ismeretlen, komplikált összjátéka a kulcsa a morfológia alapjának. Ennek megértése ma egy koldus álma.

### Környezeti hatások és morfológiai változatosság

Képzelnünk el egy valóságos képet két fáról, melyek egymáshoz közel nőttek ki a földből. A két fának a koronája a fényért folyó versengés miatt úgy módosult, mintha egyetlen koronájuk lenne. Az erdei fák lombkoronájának alakja a szomszédos fákétól függ. Bizonyos többsejtű algák egysejtűvé válnak meghatározott pH vagy ionerősség mellett. A formakészlet az ökológiai kölcsönhatások meglepő módon képesek befolyásolni. Szigeteken megfigyelték, hogy ragadozók és a tápanyaghiány hiányában miniatűr, kisméretű elefántok vagy szarvasok is élhettek. Hasonló, meglepő formaváltozatoktól hemzseg a bioszféra.

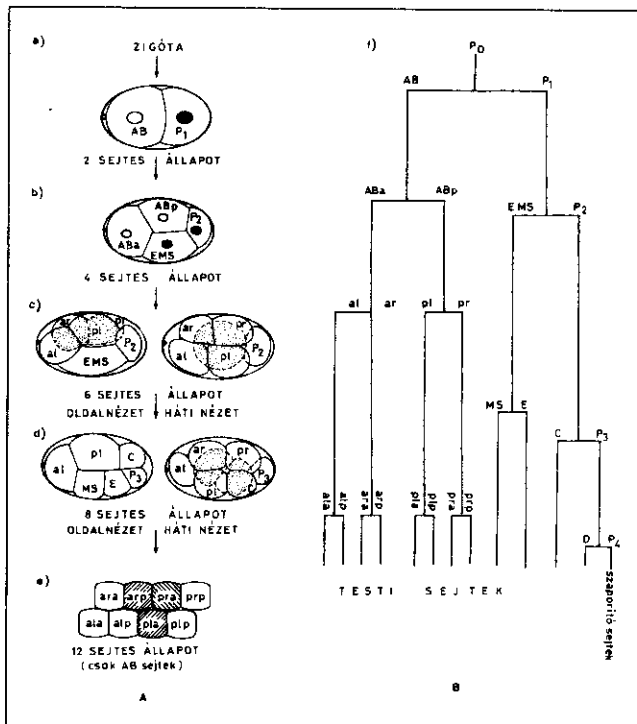
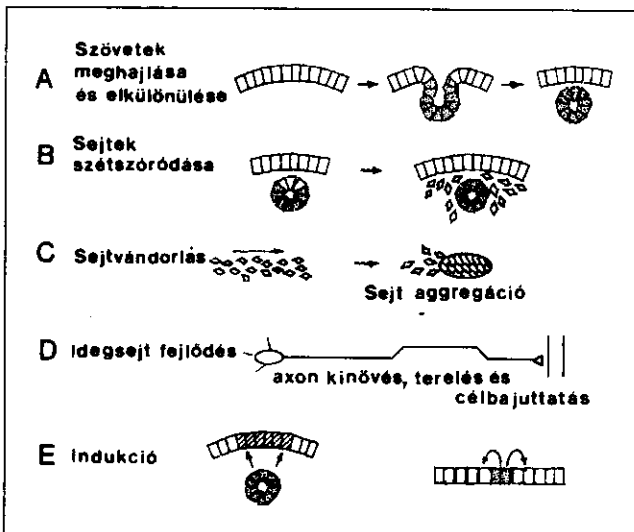
Ahhoz, hogy értékelni tudjuk a környezetnek a formákra kifejtett hatását, először tisztáznunk kell a környezet tulajdonságait. *Graham Bell* több lényeges környezeti tulajdonságot figyelt meg. Először, a környezeti paraméterek változékonyságában, mint a genetikaiak. A környezeti paraméterek variációja

térbeli átrendeződése és a sejtkölcsönhatások. Ilyen sejtkölcsönhatás az embrionális indukció, ami két, indukáló és kompetensen válaszoló indukált sejtcsoport kölcsönhatása nyomán kialakuló állapotváltozás. Itt kell megemlítenünk részletezés nélkül *Alan M. Turing* 1952-ben közölt munkáját, amely a formaképződést diffúzióknak és formaképző anyagoknak (morfogéneknek) a kombinációjából származtatja (egy hullámelmélet keretében). A Turing-féle és más formaképződési modellek a sejtek vagy embriók kezdeti homogenitásából a heterogenitásba való átmenetét írják le, túlegyszerűsítve.

Bevezethető egy ún. nem autogén fejlődési típus is. A szervezetek egy jelentős része szoros fizikai kölcsönhatásban él egymással változatos ökológiai körülmények között. Ilyenek a szimbiózis, a parazitizmus stb., ahol a testalak olyan szélsőségesen módosulhat, hogy pl. parazitákban a testi sejtek száma csökken, és uralkodóvá válhat a test szaporító része. Az ok kézenfekvő: nincs szüksége a parazitának az élelemszerzéshez szükséges szokásos kellékekre. A gazda mindent tálcán hoz. A koevolúció tehát hosszú távon egy fő formaregulátor.

A fejlődési mechanizmusok az evolúció során változtak. A túlélés és a szaporodás szempontjából sikeres mechanizmusok rögzültek, evolúciósan konzerválódtak. Radikális evolúciós lépések befolyásolták a szervezetek alakját is. Ilyen lépés volt a prokarióta-eukarióta átmenetnél a sejtváza kialakulása. Az 1. ábrán láthatunk, hogy a külső vázzal rendelkező baktériumok sejtfaluk merev, korlátozott módosíthatóságával csak kis formavariációt tudtak létrehozni. Amikor azonban az eukariótává válás során megjelent a pókhálószerű sejtváza (citoszkeleton), a formagazdagság hamarosan pazarrá vált. Ugyanígy a telepeket alkotó ún. moduláris szervezetek, mint a legtöbb gomba, növény vagy gerinctelen állat, modulok határozatlan számú ismétlésével és elágazó fejlődési pályájával újabb változatosági tartományt generál. Ezek közismert képviselői az indákkal összekapcsolt erdei szamóca vagy a nádszálakból összecsatolt nádas. A diffúzió, adhézió, ionerősség vagy más for-

3. ábra. Néhány alapvető formaképződési mechanizmus (Hynes & Lander, 1992). Gyakori jelenség a szövetek és sejtlemezek meghajlása és szétválása (A–B), valamint a sejtek vándorlása (C) és az idegsejtek nyúlványainak célba juttatása (D). Az embrionális indukció két, ható és kompetensen reagáló sejtcsoport közti kölcsönhatás, ami a szövetek közt eltéréseket okoz (E)



4. ábra. Sejtvonalon alapuló formaképződés a *Caenorhabditis elegans* korai egyedfejlődésében. A szervezetben minden sejtnak van neve, amit betűk jelölnek. (B) A sejtvonal (vagyis egy szervezet sejtjeinek egymásból történő leszármazásának útja) korai szakasza. (A) A sejtvonal térbeli szerveződése a barázdálódás 12 sejt stádiumáig. Az embrió korai téridőbeli fejlődését számítógépen rekonstruáltuk a sejtmagok mint markerek térbeli helyzete alapján (Holba Ágnes, Lukács Béla és MI, 1991). Megállapítottuk, hogy a sejtszótódási orsóok párhuzamos tendenciát mutatnak, ami sejtkölcsönhatásokkal és a kismértékű sejt vándorlással együtt egy egyszerűsített magyarázata a féregalak keletkezésének. A sejtvonalak evolúciósan változékonyak, de a *C. elegans*-ban invariánsak (Wood & Edgar, 1994)

maképződésben szereplő fizikokémiai mechanizmusok a környezettől függenek és változtak az evolúció során. A fejlődési mechanizmusok az öröklődéssel és a változatképződéssel fonnódnak össze szorosabban. A változatokat elterjesztő eltérő szaporodási stratégiákban vagy az ökológiai kölcsönhatásokban szerepük közvetett és csak ritkán ismerhető fel. Például keresekférgek A-vitaminos kezelése indukálhatja bennük a garat és a testméret növekedését. Ezért a nagyobb garatú állatok nagyobb prédát fogyaszthatnak. Az embrionális indukció megváltozása így a tápláléklánc átrendeződéséhez vezethet. A már említett heterokrónia bizonyos formái, például az ún. neoténia pedig korábbi vagy későbbi ivarérettség előidézésén át közvetlenül befolyásolják a generációs időt. A szaporodási siker viszont az ökológiai kölcsönhatásokban dől el.

### Öröklődés és morfogenézis: a gének stratégiájának mítosza?

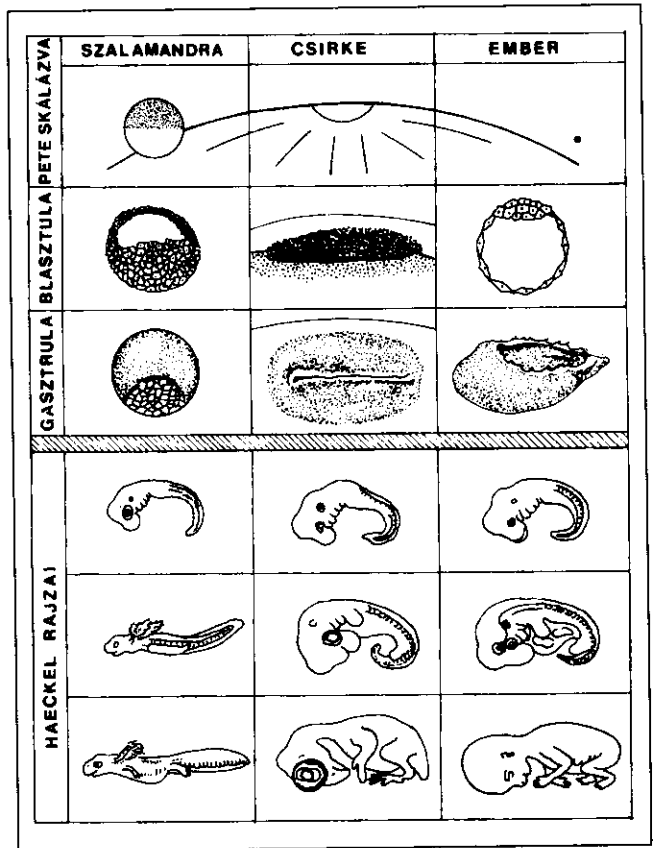
Az egyik legerősebb érv mellett, hogy a gének és a formák közt szoros kapcsolat van, az egypetéjű ikrek esete. Az egypetéjű ikrek genetikailag azonosak és formailag nagyon hason-

Ez a dilemma mindenesetre megosztott sok mai posztmodern evolúcióbíológust. Némelyek, pl. a „funkcionalisták” a környezet-szervezet kölcsönhatásokból fakadó, szelekcióval folyó alkalmazkodásban vélik megtalálni az evolúció lényegét. Mások, a „strukturalisták” a szervezetek szerveződésének az idő múlásától független fizikokémiai elveit vagy szabályosságait kutatják, melyek terelik az evolúció elágazó útjait.

Hogyan összegezhető röviden az embriók evolúciós szemléletének fő problémája? Mi húzódik meg az embriológia e Darwin előtti evolúcióbíológiaihoz hasonló vajúdása mögött, amit főképp Richard Goldschmidt, Gavin de Beer és Conrad Hall Waddington közvetített át az 1970-es 80-as évekre? Az embriók fejlődésének nincs a genetikához mérhető fejlettségű elmélete, ami a Mendel-szabályoknak evolúciós faktorokkal (szelekcióval, mutációval, migrációval, sodródással stb.) történő kombinálása révén elvben lehetővé teszi evolúciós változások modellezését. Mi várható az egyedfejlődési szabályosságok egy jól rendezett rendszerétől az embriológián és az evolúciós elméleten belül? A szerveződés elveinek egzakt fizikai-kémiai leírása és a véletlenszerű történeti esetlegességek ötvözése. Az egyedfejlődési mechanizmusok és evolúciós kapcsolataik alábbi áttekintése fényt vethet ezekre a törekvésekre a formák és mintázatok változatossága eredetének elemzésén keresztül.

### Az egyedfejlődési pályák szerveződése

A formaképződés vagy morfogenezis a sejtek, a szövetek, a szervek vagy a szervezetek formájának és alakjának kialakulása. A mintázatképződés rendezett molekuláris vagy sejtis inhomogenitás (egyenetlenség) keletkezése. A mintázatképződés alapja soksejtűekben a sejt differenciáció. A differenciáció során a sejtek megszerzik biokémiai összetételüket, szövet-specifikus alakjukat és funkciójukat. A differenciáció az elterjedt felfogás szerint a gének eltérő aktivitásának és inaktivitásának következménye. A forma lényegében alakot felvevő mintázatdinamika. A fejlődés e három folyamat: a differenciáció, a mintázatképződés teremtette inhomogén komponensek és a morfogenezis összekapcsolódásából soksejtűekben alakul ki. A fejlődés állapotváltozásait egyedfejlődési mechanizmusok hajtják. A fejlődés során végbemenő állapotváltozások egyedfejlődési pályákba vagy programokba rendeződnek (2. ábra). Ilyen pálya pl. a testméret vagy a sejtszám változása az egyedi élet során. A fejlődés egésze ilyen állapotváltozók együttes, dinamikus viselkedéséből áll össze. E pályák szelektív mutatják a szervezet pillanatnyi átmeneti vagy állandósult formáját és mintázatát. A 2. ábra egyedfejlődési pályákat mutat be. Az anyagcsere pályáit a szubsztrátok és a termékek közti kémiai potenciálkülönbségek hajtják. Az egyedfejlődési pályák hajtóerői a később tárgyalandó egyedfejlődési mechanizmusok, és nem a gének vagy misztikus genetikai programok. (A gének valószínű egyedfejlődési szerepét később körvonalazzuk.) A pályák leírhatók molekuláris koncentrációváltozások, sejtek, szövetek, szervek vagy szervezetek alakváltozásainak jellemző tulajdonságai alapján. Az egyedfejlődési pályákon létrejött formák sokaságából kiemelhetők a tipikusak. Jórészt ezek alapján történik a rendszerezés. A fejlődési pályák és a megváltozásuk során létrejött új formák eredetének és fenntartásának megértése a biológia egyik legnagyobb problémája. Ezt egyetlen elmélet sem képes ma megmagyarázni, beleértve a neodarwini evolúciós elméletet is, hiszen az egyedfejlődésnek ma nincs elmélete. A fajok eredetét



2. ábra. Néhány gerinces faj egyedfejlődési pályájának összehasonlítása. A szalamandra, a csirke és az ember már fejlődésük kezdetén eltér egymástól. Később azonban, az ún. filotipikus stádiumban nagyon hasonlókká válnak, amelyben a különböző csoportokban ugyanazok a (homeotikus) szabályozó gének működnek. Ezek a filotípusok, amelyekkel az állatokat megpróbálták általánosan jellemezni (Elinson, 1987)

sem lehet a formák eredetének megértése nélkül tisztázni, bár olykor új faj képződése nem jelent formaváltozást.

### Egyedfejlődési mechanizmusok és az evolúció

Az egyedfejlődési mechanizmusok két nagy csoportba sorolhatók. A generikus vagy tipikus mechanizmusok mindenütt, az élettelen világban és élőben is előfordulnak. Ilyenek a difúzió, a fázisseparatoráció, a felületi feszültség, az adhézió, a gravitáció stb. Miután itt fizikai és kémiai folyamatokról van szó, ezek a környezettel együtt változnak és újra meg újra visszatérnek. A nem generikus mechanizmusok két típusba tartoznak. Az autogén mechanizmusok legfontosabbjai a sejt helyzetétől függő formaváltozásokat, sejtátrendeződéseket vagy ún. sejtvonalas állapotváltozásokat okoznak. Az utóbbiak a sejtek egymásból történő leszármazási rendjének kialakításával egyidejűleg a testalakot és a mintázatot is megszabják. Ilyen mechanizmus figyelhető meg sok gerinctelen állat fejlődésében, például a sokat vizsgált, kb. 1000 sejtből álló *Caenorhabditis elegans* fonálféregben. E fejlődési mechanizmusok bizonyos részleteit a 3. és a 4. ábrák illusztrálják. A formaképződés legfontosabb mechanizmusai a sejtek alakváltozása, vándorlása, növekedése, osztódása, halála, sejtcsoportok



*méltésének* (rekapitulációjának) tartotta. Ez a híres, ún. biogenetikai alaptörvényének lényege. Haeckel és egykori követői szerint az embriók fejlődésében miniaturizált evolúció zajlik. Ezért követőivel az embriók tanulmányozásából az evolúciót próbálta rekonstruálni, sikertelenül. Haeckel szemléletének legnagyobb problémája a formaképződés rövid és hosszú távon ható hajtóerőinek összekeverése volt. Az ellenszenvesnek tekintett rekapituláció (az ősi tulajdonságok megisméltése leszármazottaikban) tény. Az egyedfejlődés az evolúció során sokszor úgy változik meg, hogy az egyedfejlődési pálya már létező részéhez egy új szakasz illeszkedik (terminális addíció). Az újonnan keletkezett fajoknak az őseik bizonyos egyedfejlődési szakaszain is át kell jutniuk, mintegy részben megisméltelve azt. Ilyen eset az állatok fejlődésében a megtermékenyített pete–barázdálódás–gasztruláció átmenet. A rekapitulációnak legalább két oka is van. 1. A megismélt szerkezetnek valóságos funkciója van. Például a gerinchúr hiányzik az előgerinchúros aszcídiák kifejtett alakjaiban, de az úszó lárvákban mint váz működik. Az ebihalak farka úszó funkciót tölt be kifejtett korig. 2. A megismélt struktúrának valamilyen nélkülözhetetlen közvetett hatása van, pl. szöveti kölcsönhatások formájában (ezeket lásd később). Haeckel tudatában volt annak, hogy már a korai egyedfejlődési szakaszok, pl. a lárvák is változóekonyak, ezért a rekapituláció nem lehet univerzális jelenség. Az evolúciós elmélet jelenkori történetében (metamorfózisában) az egyedfejlődés és az evolúció kapcsolatának vizsgálata újra Haeckel korára jellemző virágzását éli.

Az embriók mai evolúciós szemlélete lehetőség arra, hogy visszatérjünk ahhoz a Darwin előtti korszakhoz, amikor von Baer 1828-ban az embriológiát megalapozta az egyedfejlődési szabályok feltárásával, amikor még nem is hitték az evolúció létezésében, *Lamarckot* és néhány kortársát kivéve. Von Baer fejlődési szabályait Darwin is felhasználta evolúciós bizonyítékként, bár von Baer legcsekélyebb jóváhagyását sem élvezve, aki nem hitt az evolúció létezésében. Von Baer Haeckelt is tanai félreértésével vádolta, helytállóan, de ez termékeny félreértésnek bizonyult. Haeckelt ugyanis rávezette az egyik legelterjedtebbnek tekintett evolúciós mechanizmus felismerésére: a *heterokroniára*. A heterokronia az egyedfejlődési események időzítésének és sebességének evolúciós megváltozása. E változás révén az embriókban új kölcsönhatások jönnek létre az embrió különböző részei közt, amelyek során átalakul a sejtdifferenciáció térbeli szerveződése, vagyis mintázata. A mintázatok molekuláris és/vagy sejtes inhomogenitások, melyek differenciáció során jönnek létre.

A távoli, a leszármazásból fakadó történeti okokkal értelmezett embrionális fejlődés képével mások, mint *His* és *Wilhelm Roux* gyökeresen szakítottak. Roux úgy vélte, hogy az egyedfejlődést kísérletileg ellenőrizhető hatású, a jelenben működő mechanikai és kémiai faktorok alapján kell magyarázni. Ezt fogalmazta meg Roux nevezetes 1883-as programjában, ami a *fejlődésmechanikai irányzat* nyitánya volt.

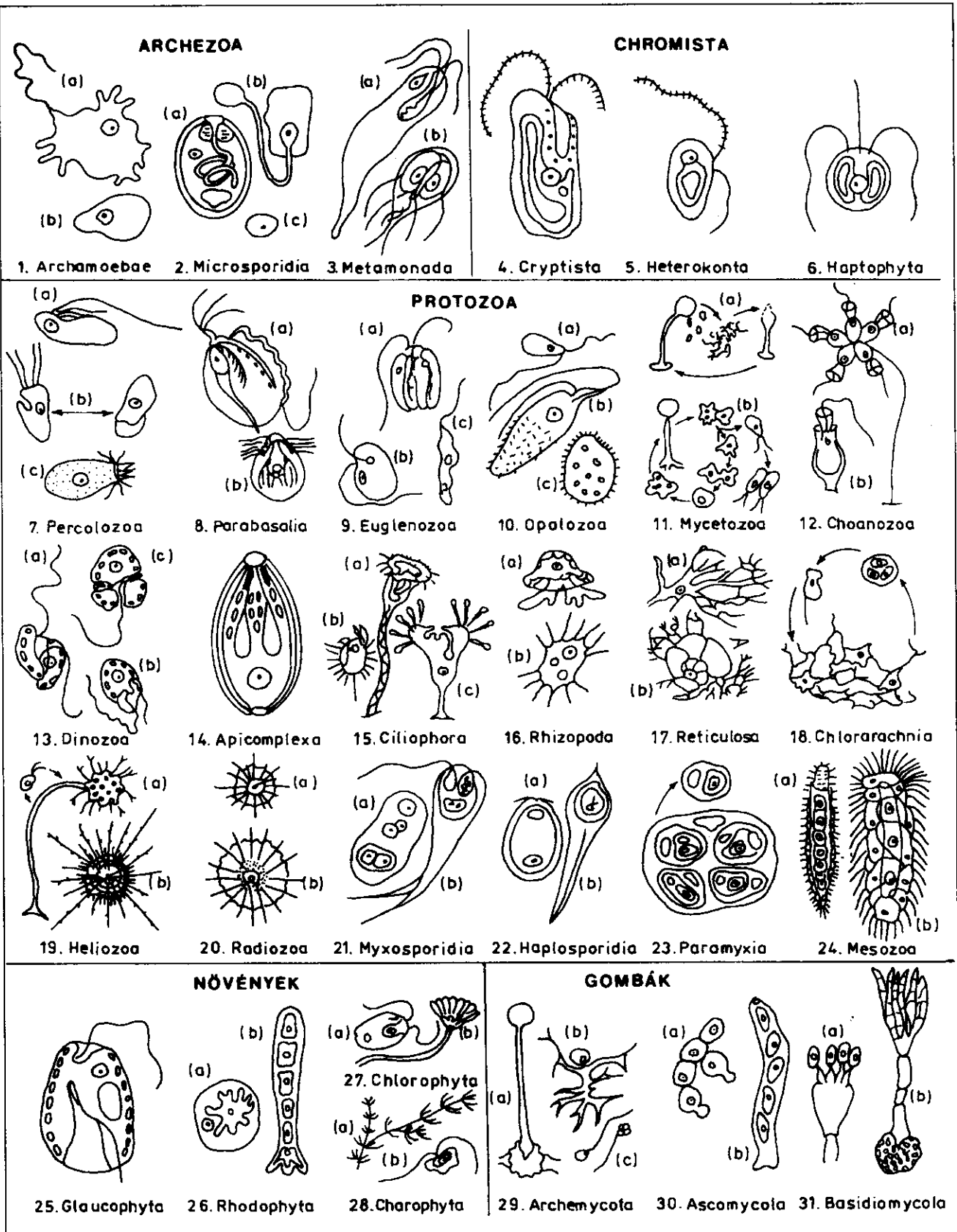
Még ugyanebben az évben, 1883-ban, *August Weismann* (1834–1914) fejlődő hidrákon szerzett tapasztalatai alapján kifejlesztette híres tételét. Eszerint egy *szervezet sejtosztódásainak láncolata Y alakú*: a potenciálisan halhatatlan ivarsejtképződési út (a csírapálya) és a halandó testi sejtek sejtosztódási láncolata (a száma) egy bizonyos ponton szétválnak. Újra megkerült hát az el sem vesztett történelem. Az evolúciós változások a csírapályán át terjednek el, aminek a számával nincs kapcsolata. Ezért általában a szerzett tulajdonságok nem öröklődnek. Később a molekuláris genetika helyettesítette vagy redukálta a csírasejt-testi sejtátmeneteket transzkripció-

ra. Ezáltal a csíra és a DNS az egyedfejlődés központi irányító alrendszerre lett, ami a genetikai program tünékeny fogalmában testesült meg. Weismann tétele megalapozott, de csak a soksejtű élőlények kisebb részére érvényes. (Az élet evolúciójának öthatoda egysejtű állapotban zajlott, ahol Weismann elgondolásainak nincs értelme.)

A *Mendel-szabályok* újrafelfedezésével tovább bővült biológiai történeti örökségünk. Mendel hatása nyomán kialakult a szervezeteknek egy részre bontott, atomizált képe. Eközben a szervezet egésze, így formája is csak annyiban volt érdekes, amennyire a forma az összetevőire történő felbontásával elemezhetővé tehető. A kibontakozó és iparrá váló populációbiológiai vizsgálatok pedig, különösen eleinte, semmit sem tudtak kezdeni a statisztikus elemzéseknek ellenálló formaképződéssel.

Még Roux és Weismann tevékenységét követően 1917-ben született meg inkább elméleti, mint kísérleti kutatási programként Angliában *D'Arcy Wentworth Thompson* munkája: „A növekedésről és a formáról” (*On Growth and Form*). A biológia történetében kevés könyvnek volt olyan sikere és hatása, mint Thompsonénak. Nem közölt új tényeket, „csak” új szemléletet adott. Ez számos, némileg paradox tényezőnek tulajdonítható. Thompson a Classical Association (Filológiai Társaság) vezetőjeként neves klasszika-filológus stilszta, képzett matematikus, ill. fizikus, valamint eminens biológus volt. A morfológiáról alkotott felfogásának vejeje abban állt, hogy *a jelenben keletkező formákat a jelenben ható fizikai erők alapján kell megmagyarázni*. Ebben vele ma is sokan egyetértenek. Nem szentelt kellő megfontolást azonban annak a ténynek, hogy az aktuálisan ható fizikai faktorok által előidézett formaváltozások már a múltban fogant genetikai információ hatása alatt is állnak. Ezért elvettette az erők hatásának történeti körülményeit és jellegét. Darwinnal és a történetiséggel kapcsolatos antipátiájához ma is sokan szívesen nyúlnak vissza. Gazdag örökségéből kiemelhetők a következők: Számára „a forma az erők diagramja”. A formaváltozásokat a fizikai erők egyensúlyra törekvő összjátéka szabja meg. A formákat koordinátáik változtatásával más formákba transzformálta. Sajnos, kifejtett formákat kifejtett formákká alakított át. Így módszerével „megkerülte” az embriók által befutott evolúciósan változó egyedfejlődési utakat, melyek szaporító sejtekből vagy egyesülésükből indulnak ki. A sejtek formáját sejtmembránjuk felületi feszültsége alapján értelmezte. Genetika-mentessége, történetiség-ellenessége túlságosan feltűnő, miután a gének az élőlények múltjának evolúciós sikereit (is) tükrözik. Hosszú könyvének jó része terjedelmes érvelés az anizotrop növekedés (allometria) formageneráló szerepe mellett. Eszerint a szervek, a szövetek és a szervezetek alakja (a tér különböző irányjaiban) eltérő sebességű növekedésük révén alakul ki. E jelenség az allometria, amelynek részletes kifejtése *J. Huxley* munkáiban teljesedett ki 1932-ben.

Thompson a formageneráló mechanikai erőket az evolúciós változásoktól eltérően időtlennek tekintette, melyek nem függenek az idő múlásától. Az evolúció sokak szerint viszont a véletlenszerű történeti esetlegességek sorozatának és az élőlényekben megbúvó szerveződési szabályszerűségeknek a kombinációja. A formaképző fizikai faktorok hatásmechanizmusának vélt időtlensége és az időben változó formaképződési szabályosságok kapcsolata ma legalább olyan aktuális problémák, mint Thompson korában. Ennek a maradandó aktualitásnak a megsejtése tette volna Thompson hatását oly naggyá? Vagy pusztán a leszármazásban testet öltő történetiség háttérbe szorítása az élőlények fizikai konstrukciójával szemben lett hirtelen szembetűnő, amiben a darwinizmus oly szegényes?



1/B. ábra. Az élőlények legnagyobb csoportjai (=a kingdomok) formagazdagságának egy reprezentatív része. (A) A baktériumok alapvető formái. Figyeljük meg a szegényes alakvilágot, aminek az oka a külső vázként működő, szabályozott merevségű sejtfal csekély alakvariációs képessége. (B) Az eukarioták tipikus formavilága, állatok nélkül (Koch, 1990; Cavalier-Smith,