Bírálat
Pecsenye Katalin „Védett lepkék populációinak genetikai diverzitása"
c. MTA doktori értekezéséről

Az értekezés a populációgenetika klasszikus eszköztára nyújtotta lehetőségek sokoldalú alkalmazási lehetőségeit mutatja be különböző esettanulmányokon keresztül. Hiánypótló, különösen természetvédelmi vonatkozásai miatt. Az eredmények nemzetközi szakfolyóiratokban közlésre kerültek, több publikáció 2017-ben jelent meg, így aktualitása nem vitatható. Másrészt ebből adódóan a módszereket, eredményeket és az ezeken alapuló következtetéseket a szakterület specialistái már elbírálták.

Az értekezés 10 tanulmányt tárgyal részletesen, terjedelme a mellékletekkel együtt 160 oldal. Szerkezete a szakma megszokott logikai felépítését követi. Tizenhárom oldal bevezetőre, célkitűzésekre, 16 oldalnyi anyag és módszer fejezetre, az eredményeket tárgyaló 74 oldalas fejezetre és 4 oldalnyi következtetésre tagolódik. Az egyes esettanulmányok további, irodalmi háttér, eredmény és diszkusszió egységekből állnak. Az ábrák, táblázatok világosak, érthetőek. A gépelési hibák száma minimális. Néhol ismétlődnek az anyag és módszer részek az esettanulmányok ismertetése során (főleg a fajokra vonatkozó blokkokban), ez azonban nem zavaró. Formai tekintetben a dolgozat fő hiányossága az, hogy a tudományos fajnevek nem dőlt betűvel szerepelnek.

Megjegyzéseim az alábbiak:

Az eredmények túlnyomó része a mintegy 50 éve sikerrel alkalmazott enzimpolimorfizmus elemzésekből született. Noha ma már lényegesen több információt nyújtó, kritikus sajátosságaiban jobban ismert markerek is léteznek, a módszert még ma is gyakran alkalmazzák. Egy fontos ki nem hangsúlyozott hátránya (igaz pl. a 41. oldalon említésre kerül), hogy korlátozottan alkalmazható történeten alapuló érvelésre. Ennek potenciális szükségessége az esettanulmányok diszkutálása során felmerült, szerintem elengedhetetlen, ha a földrajzi léptékű mintázatot értelmezni is akarjuk. A modern populációgenetika metodikájának (koaleszcencia) ma már ez alapvető része, populációk térbeli mintázata időbeli dinamika nélkül aligha érthető meg.

Kulcskérdés a lokuszok neutralitása. A szelekció potenciális hatása a dolgozatban is felmerül. Probléma szerintem, hogy például a populáció szerkezet elemzésekben (pl. fixációs indexek alkalmazása) neutrálisnak tekintik. Tizenöt-húsz lokuszra a neutralitás nem is igazán tesztelhető megbízhatóan, maximum a jelentősen eltérő lokuszokat lehet kiszűrni. Vagyis több esetben a kis intenzitású szelekció nem tesztelhető alternatív magyarázat marad a kapott enzimpolimorfizmus mintázatra (ahogy például a *Parnassius mnemosyne* esetén fel is merült, 42. oldal).

Az evolúciós változás tényezőire a genetikai változatosság alapján csak közvetve tudunk következtetni. Mivel számos különböző mechanizmus állhat egy adott mintázat hátterében, nehéz egyértelmű konklúziót levonni. A fentebb említett drift és szelekció hatásának elkülönítésére látunk példát a részletesen bemutatott esettanulmányok között is. Azonban a

feltételezett (recens) migráció és az ősi populációból történő recens divergencia csak hipotézis marad enzimpolimorfizmus vizsgálatok esetén. Ráadásul a fixációs indexen alapuló következtetések (pl. migráció) egyensúlyi populációkat tételeznek fel, ez megkérdőjelezhető a természetvédelmi szempontból is kiemelt, jelentős mértékű populációméret változáson átesett fajoknál.

Az áttekintő rész több olyan kijelentést is tartalmaz, ami az újabb módszerek nyújtotta tágabb lehetőségeknek köszönhetően vitatható, ezért véleményem szerint óvatosabban kellett volna fogalmazni. Ennek megfelelően az irodalmi hivatkozások is néhol kissé elavultak, 5-10 év ezen a gyorsan fejlődő szakterületen hatalmas idő. Például a genetikai változatosság ma már nem tekinthető az evolúció egyedüli „nyersanyagának", az öröklődés egyéb formáinak szerepét most kezdjük megismerni (5. oldal, lásd kiterjesztett evolúciós szintézis, Pigliucci & Müller 2010). Vagy a taxon leszármazás becslése mtDNS szekvenciák alapján sem tekinthető egyértelműnek (1996-os hivatkozás, 6. oldal). Ez később részben korrigálásra kerül, azonban nincsenek erre a célra egyértelműen használható standard magi szekvenciák, legalábbis a számos lokuszon alapuló rekonstrukciók sorra erre utalnak. Génfák sokasága alapján becsüljük a taxonok történetét, mintegy kiemelve azok közös elemeit.

Az összefoglalásban felmerült egy kritika (110. oldal) a magi marker mintázatokon alapuló, fajon belüli genetikai szerkezet kialakulására vonatkozó következtetések hiányosságaira. Véleményem szerint ez nem korrekt enzimpolimorfizmus és mtDNS adatokra hivatkozva. A divergencia idősíkja eltérhet e két marker típusban, azonban az előbbiben ez maximum kvalitatívan kezelhető, így kvantitatívan nagyon korlátozottan vizsgálhatóak együtt. Magi szakaszok evolúciós rátájában jelentősek a különbségek és számos, a populációk szekvencia szintű változatosságát elemző tanulmány célja a változatosság formálódásának értelmezése (pl. Silva-Brandao et al 2015 Evol. App.).

A megfogalmazás néhol pontatlan. Például alkalmazkodás genetikai változatosság nélkül is lehetséges (például a fenotípusos plaszticitás később említésre is kerül). Vagy a környezeti változás sokszor nem nehezen jósolható (5. oldal), hanem megjósolhatatlan. Nem csak a mennyiségi jellegek kialakításában vesz részt sok gén, inkább változatosságuk alakításában számos gén változatossága állhat (5. oldal). A hirtelen palacknyak nem eredményez szükségszerűen allélvesztést (14. oldal), illetve a genetikai differenciálódás sem elsősorban a driftnek köszönhető (16. oldal, ez maximum a neutrális lokuszokra lehet igaz). A fixációs index nem a varianciákat jellemzi, hanem a szerkezetet és függ a varianciáktól (16. oldal).

Néhol pontatlan, zavaró a statisztikai terminológia használata. Például az área dinamikát becsüljük (indirekt módon markerek statisztikai elemzésével), nem kimutatjuk (6. oldal). A gaméta fázist is csak becsüljük (31. oldal). Célszerű lett volna a Lepidoptera fajok genetikai változatosságára vonatkozó saját eredményeknél az átlagok mellett a standard hibát és a lokusz számot is megadni (8. oldal). A polimorfizmus mértékének becslése nem torzítatlan, ezért ez utóbbi különösen fontos információ.

Kérdések:

1. Ismert-e, hogy miért nagyobb az átlagosnál a Lepidoptera fajok enzimpolimorfizmusának mértéke?

2. Történtek-e számos (több száz) lokuszra kiterjedő nagy léptékű filogenetikai elemzések már lepkére, és ha igen, mennyiben tekinthető megbízhatónak a klasszikus mtDNS alapú filogenetikai fa?

3. Az allélgyakoriságokon alapuló PCA-k esetén csak az első két tengelyről esik szó, ezek azonban több esetben is a teljes variancia viszonylag kis részét magyarázzák. Ennek ellenére felmerül a kérdés, hogy tapasztalataik alapján mennyire jellemző egy-egy lokusz dominanciája az eredményekben. Lehet-e tudni arról valamit, hogy mennyire robusztusak az eredmények (a lokuszokat neutrálisnak és függetlennek tekintve)? Például mennyiben módosulnának az eredmények akkor, ha a *Parnassius mnemosyne* vizsgálatokból a foszfo-glüko-mutáz (Pgm) lokuszt kihagyjuk?

Új eredmények:

Az életmenet jellemzők, intrinsic tényezők és a genetikai változatosság kapcsolata jól ismert tény, túl a rokonok közötti szaporodásként definiált beltenyésztésen. Ezt így általánosságban kijelentve nem tekinteném újszerű gondolatnak. Továbbá a hasonló ökológiai igényű, de távoli rokonságban álló fajok (mint például az *Euphydryas maturna* és *Parnassius mnemosyne*) közötti genetikai mintázat különbségnek nagyon sok oka lehet, véleményem szerint csak egy stabil filogenetikán alapuló komparatív vizsgálat alapján valószínűsíthető az adott faktorok szerepe, beleértve az eltérő életmenetet is.

Az értekezés legfontosabb eredményei véleményem szerint az egyes fajokra, taxonokra (*Aricia artaxerxes*, *Euphydryas maturna*, *Maculinea* fajok, *Parnassius mnemosyne*) levont következtetések és a természetvédelmi vonatkozású, populációk genetikai változatosságára szolgáltatott információk.

Összességében az értekezés kiváló, feltétlenül értékes munkának tartom, felsorolt kritikai észrevételeim a dolgozat minőségét nem befolyásolják. Noha a felvetett kérdések vizsgálatára ma már alkalmasabb molekuláris és elméleti módszerek is vannak, a levont következtetések alapvetően helytállóak. Ha nem is adnak (és adhatnak) egyértelmű választ minden felvetett kérdésre a klasszikus módszerek, alapinformációkat szolgáltatnak a genetikai változatosságról, populációk szerkezetéről. Az esettanulmányok diszkussziói új, gondolatébresztő, célzottabb hipotézisek sorát fogalmazzák meg, ennek látványos példája az *Euphydryas maturna* Kárpát-medencei populációinak vizsgálata (107. oldal). Mindez évekre elegendő munkát adhat a következő generációknak, Kati számtalan tanítványának.

A nyilvános vita kitűzését javaslom.

Szeged, 2018. 10. 31.

Dr. Pénzes Zsolt, Ph.D.