

bokony.veronika_28_22

**Az ember általi környezet-átalakítás és az ivarváltás
evolúciós ökológiája kétéltűeknél**

MTA doktora pályázat
Doktori értekezés tézisei

Bókony Veronika

Agrártudományi Kutatóközpont
Növényvédelmi Intézet
Evolúciós Ökológiai Osztály

Budapest
2022

Háttér

Világunkat egyre jobban érintik az ember által előidézett környezeti változások. Becslések szerint a Föld szárazföldi élőhelyeinek 77%-át módosították az emberi tevékenységek, például a mezőgazdálkodás és az urbanizáció közvetlen hatásai, és a fennmaradó természetes élőhelyek is gyors ütemben tűnnek el (Watson *et al.*, 2018). A tájhasználat antropogén változásait abiotikus és biotikus változások sokasága kíséri, köztük az élőhelyek feldarabolódása, módosult biogeokémiai ciklusok, valamint az élőlényközösségek összetételének eltolódása a kisebb diverzitás és több betelepített faj irányába (Alberti *et al.*, 2017; Johnson & Munshi-South, 2017; Turcotte *et al.*, 2017). Mind a városi, mind a mezőgazdasági tájhasználat különféle szennyező anyagokkal (például peszticidekkel, nehézfémekkel és közúti jégmentesítővel) terheli a környezetet, melyeket a városi területeken zaj, éjszakai mesterséges fény, valamint az emberek és háziállatok jelenléte okozta zavarás kísérnek (Mann *et al.*, 2009; Seress & Liker, 2015). Ezek a tényezők a vadon élő állatok számára stresszhatást jelenthetnek: olyan váratlan és/vagy kontrollálhatatlan változásokat, amelyek veszélyeztetik homeosztázisukat vagy túlélésüket; ugyanakkor egyes fajok képesek az antropogén élőhelyek által kínált új erőforrásokat kiaknázni és ott boldogulni (Bonier, 2012). A tájhasználat átalakítása mellett az ember által előidézett környezeti változás további jelentős formája az éghajlati viszonyok jelenkori, gyors változása, mint az átlaghőmérséklet emelkedése és az extrém időjárási események, például hőhullámok és aszályok növekvő gyakorisága (Spinoni *et al.*, 2015; Tomczyk & Bednorz, 2019). A klímaváltozás hatásait súlyosbítja az élőhelyek átalakítása, különösen a városi hősziget-hatás: a beépített területek ugyanis lényegesen melegebbek, mint a környező vidéki területek, és a városi hőhullámok súlyosabbak (Li & Bou-Zeid, 2013; Rizvi *et al.*, 2019). Napjainkban az ökológia, az evolúciobiológia és a természetvédelem számára kiemelkedően fontos azoknak a fenotípusos és genetikai adaptációknak a megértése, amelyek

révén az élőlények megbirkóznak ezekkel az antropogén kihívásokkal.

Az ezredforduló környékén tudományos tanulmányok sokasága dokumentálta az ember által előidézett környezeti változásoknak a vadon élő szervezetek morfológiájára, fiziológiájára, viselkedésére és életmenetére gyakorolt széles körű hatásait (Seress & Liker, 2015; Alberti *et al.*, 2017; Johnson & Munshi-South, 2017; Turcotte *et al.*, 2017). E fenotípusos változások egy része maladaptív és hozzájárul a populációk fogyatkozásához, míg néhányuk adaptív és segíti az antropogén környezetben való fennmaradást (Alberti *et al.*, 2017). Az adaptív változások két, egymást nem kizáró folyamat révén jöhetnek létre: az egyik az egyedeken belüli fenotípusos plaszticitás, a másik a populáció összetételének megváltozása, ami a természetes szelekció általi genetikai differenciálódás (mikroevolúció) vagy más, generációkon átívelő hatások (például epigenetikai módosulások) következtében alakul ki (Liker, 2020). Ezen mechanizmusok szerepe a populációk fenotípusos elkülönülésében ún. „common garden” (vagy reciprok transzplantációs) kísérletekkel tesztelhető, melyekben a különböző populációkból származó egyedek ugyanabban a környezetben nevelkednek (De Villemereuil *et al.*, 2016). Az ilyen kísérletek, amelyeket egyre inkább kiegészít a genomika és a transzkriptomika, számos olyan esetet tártak fel, amelyek a fenti mechanizmusok közül egy vagy több által kialakított adaptív változásra utalnak az ember által módosított élőhelyek populációiban (Cothran *et al.*, 2013; Johnson & Munshi-South, 2017; Liker, 2020). A legtöbb esetben azonban még nem áll rendelkezésre elegendő információ az antropogén fenotípusos változásokért felelős mechanizmusok azonosításához, pedig ezek az ismeretek döntő fontosságúak lennének az emberi környezet-átalakítás evolúciós-ökológiai és természetvédelmi következményeinek előrejelzése és kezelése szempontjából.

Az emberi tevékenységek által különösen veszélyeztetett állatcsoportok egyike a kétéltűek: fajaik 41%-át a kihalás

fenyegeti, és közel 50%-uk állománymérete csökken (IUCN, 2021). Ennek feltételezett okai olyan antropogén hatásokhoz köthetők, mint az élőhelyek degradációja, a klímaváltozás és a fertőző betegségek (Orton & Tyler, 2015; Campbell Grant *et al.*, 2016). Kétfázisú életük miatt a kétéltűek mind az édesvízi, mind a szárazföldi ökoszisztémáknak fontos elemei, és mindkét típusú élőhelyen ki vannak téve a környezeti változásoknak. Korlátozott terjedési képességük kiszolgáltatottá teszi őket az élőhelyek elvesztésével és fragmentációjával szemben. Héj nélküli petéik, vízben fejlődő lárváik és áteresztő kültakarójuk miatt különösen érzékenyek a kémiai szennyezésekre és a szárazságra. Mivel ektoterm állatok, nem rendelkeznek azokkal az anatómiai és élettani adaptációkkal, amelyek lehetővé tennék számukra az állandó testhőmérséklet fenntartását. Genetikai ivarmeghatározási rendszerünk (ivari kromoszómáik) mellett az egyedfejlődés korai szakaszában tapasztalt kémiai és hőmérsékleti hatások is befolyásolhatják a fenotípusos ivaruk kialakulását, tehát hajlamosak a környezet által indukált ivarváltásra (Flament, 2016). Mindezen jellemzőik ellenére, amelyek a kétéltűeket különösen sebezhetővé teszik az éghajlatváltozás, az élőhelyek átalakítása és a kémiai szennyezés által, a Földön élő több ezer kétéltűfaj alul-reprezentált az olyan releváns kutatási területeken, mint az ökotoxikológia és az antropogén környezeti változások evolúciós ökológiája (Hoffman *et al.*, 2003; Hamer & McDonnell, 2008; Falcón *et al.*, 2020; Sordello *et al.*, 2020). A disszertációmban bemutatott kutatómunka ennek a tudáshézagnak a pótlására született: a kétéltűeknek az antropogén környezeti változásokkal összefüggő fenotípusos és genetikai változásainak vizsgálatára, és az ezen különbségek mögött meghúzódó lehetséges mechanizmusok felderítésére.

A disszertáció fő eredményei

A disszertáció tizenkét tudományos közlemény alapján, tíz fejezetben két empirikus vizsgálat-sorozatot és három elméleti munkát mutat be. E kutatások az alábbi főbb eredményekkel járultak hozzá az ember által előidézett környezeti változások evolúciós-ökológiai hatásaival kapcsolatos tudományos ismeretek gyarapodásához:

Barna varangyokkal (*Bufo bufo*) végzett vizsgálat-sorozatunkban munkatársaimmal kimutattuk, hogy a városi és mezőgazdasági élőhelyeken élő ebihalak egy standardizált akut stresszhatásra a kortikoszteron „stresszhormon” koncentrációjának erőteljesebb emelkedésével válaszolnak, és a negatív visszacsatolás gyorsabb kortikoszteronszint csökkenést tesz lehetővé számukra a stresszhatás elmúltával a természetes élőhelyeken élő társaikhoz képest. Ugyanezen antropogén élőhelyeken a felnőtt egyedek parotoid mirigyei nagyobbak, és a bennük található mérgeváladék több és/vagy hatékonyabb bufadienolid toxint tartalmaz. Mivel ezen különbségek egyikét sem tapasztaltuk „common garden” kísérleti körülmények között nevelt állatoknál, a legvalószínűbb magyarázat az, hogy az egyedek fenotípusos plaszticitással reagálnak az antropogén környezet jelentette kihívásokra. Ennek a plaszticitásnak az egyik lehetséges mozgatórugója lehet a kémiai szennyezés, mivel két kísérlettel is igazoltuk, hogy egy glifozát alapú gyomirtószernek való krónikus kitétség fokozza az ebihalak bufadienolid termelését.

A természetes, mezőgazdasági és városi élőhelyekről gyűjtött felnőtt varangyoknak fogságban, azonos körülmények között hasonló volt a fekunditása és fertilitása, valamint utódaik túlélése és ivarváltásra való hajlama két feminizáló szennyező anyagnak (egy mesterséges ösztrogénnek és egy glifozát alapú gyomirtónak) való krónikus kitétség esetén. Ezzel összhangban a három élőhelytípuson belül 349 szabadon élő felnőttből csak egyetlen ivarváltott egyedet találtunk. Ugyanakkor az antropogén élőhelyekről származó nőstények peteszámtól

függetlenül vastag zseléburkot hoztak létre petéik körül, utódaik fejlődési üteme pedig lassabb volt, és kisebb testtömeget értek el mind lárvaként, mind az átalakulás után. Mindez arra enged következtetni, hogy a nőstények a szennyező anyagoktól védik embrióikat a zavartalan szaporodás biztosítása érdekében, de ez a védelem (és a szennyezéssel vagy egyéb antropogén környezeti stresszorokkal szembeni tolerancia potenciális mechanizmusai) költséges lehet az utódok fitnessét befolyásoló tulajdonságok szempontjából.

Erdei békákkal (*Rana dalmatina*) végzett vizsgálat-sorozatunkban kimutattuk, hogy a barna varangyokéval átfedő élőhelyeken viszonylag gyakori az ivarváltás: a felnőtt hímeknek átlagosan 20%-a genetikailag nőstény, és ez leginkább a mezőgazdasági és városi területeken fordul elő. Ennek oka lehet, hogy a két faj különbözhet az ivari fejlődés hőmérsékleti stresszorokra, például a városi hősziget-effektusra való érzékenységében, ugyanis kísérletesen igazoltuk, hogy az ebihalak egy hatnapos, 28 vagy 30 °C-os mesterséges hőhullámot követően ivarváltáson (maszkulinizáción) estek át erdei békáknál, míg barna varangyoknál nem volt ilyen hatás. Ugyanez a kísérlet azt mutatta, hogy egy világszerte elterjedt szennyező anyag (mesterséges ösztrogénvegyület) ökológiailag releváns koncentrációja nem okoz ivarváltást erdei békákban, ami arra utal, hogy a környezetben előforduló feminizáló szennyezések valószínűleg nem ellensúlyozzák a hőség általi maszkulinizációt ebben a fajban.

Azt is megvizsgáltuk, hogy a maszkulinizált erdei békák különböznek-e a fitnesshez kapcsolódó tulajdonságaikban az ivarváltáson át nem esett fajtársaiktól. A szabadon élő felnőtt hímek testtömegében nem találtunk ilyen különbséget. Ezzel szemben a laboratóriumban nevelt állatok között a hőhullám által kiváltott maszkulinizáció a lárvafejlődési idő meghosszabbodásával, a testtömeg csökkenésével és az átteleléshez szükséges zsírtartalékok hiányával járt együtt; ráadásul ezen hatások egy részét a fejlődési időzítéstől függően módosította a

xenoösztrogén kitettség. Egy kis létszámú mintát vizsgálva a laboratóriumban spontán maszkulinizáción átesett egyedek szintén kedvezőtlenebb egészségi állapot jeleit mutatták: megnövekedett lépméretet és több májrendellenességet. Azonban a spontán maszkulinizált egyedek valamivel nagyobb létszámú mintája a fiatalkori életmenet és viselkedés kiterjedt összehasonlítása alapján nem támasztott alá egyértelmű fitneszbeli eltérést a nem ivarváltott fajtársakhoz képest. Ezen ellentétes eredmények alapján azt a hipotézist fogalmaztuk meg, hogy az ivarváltás és a fitnesz kapcsolata függhet attól, hogy milyen hatás vagy mechanizmus okozta az ivarváltást.

Tanulmányoztuk a környezet által kiváltott ivarváltás általánosabb aspektusait is: hogyan keletkezhetnek a fajok közötti különbségek az ivarváltási hajlamban az evolúciós múlt során, és miként befolyásolhatják a jövő történéseit, amelyeket a globális felmelegedés és az ember által előidézett környezeti változások egyéb formái árnyékolnak be. Felülvizsgáltunk egy fél évszázaddal ezelőtti hipotézist az empirikus bizonyítékok áttekintésével, miszerint a genetikai ivarmeghatározás típusa aszimmetrikus fogékonyságot eredményezhet az ivarváltásra: az XX/XY ivari kromoszómákkal rendelkező fajok hajlamosabbak a maszkulinizációra, míg a ZZ/ZW rendszerek hajlamosabbak a feminizációra. Ezt a gondolatmenetet elméleti modellezéssel folytattuk, melynek eredménye rávilágít, hogy a genetikai ivarmeghatározás típusa befolyásolhatja azt is, hogy a populációk felnőttkori ivararánya miképpen reagál az ivarváltás gyakoriságának növekedésére. A kételtűek empirikus ivararány adatainak „metaanalízise” alátámasztotta ezt a predikciót, mivel a felnőtt ivararányok két ZZ/ZW rendszerű fajnál a hímek felé tolódtak el az elmúlt évtizedekben, míg négy XX/XY rendszerű fajnál nem változtak szisztematikusan. Ezt a modellünket továbbfejlesztve kimutattuk, hogy az éghajlat felmelegedése révén gyakoribbá váló maszkulinizáció populációs szintű következményeit befolyásolhatják a nőstények párválasztási preferenciái, amelyek az ivari kromoszómához kapcsolt

fenotípusos tulajdonságokra irányulnak, és ezek a hatások az ivarmeghatározási (kromoszóma) rendszer típusától függően is változnak.

Értékelés és kitekintés

Váratlan eredmény, hogy az antropogén területeken élő barna varangyokban alig találtunk mikroevolúciós változásokra utaló jeleket, ugyanis ilyen változásokról egyre több tanulmány számol be különféle vadon élő fajok esetében (Johnson & Munshi-South, 2017; Liker, 2020). Azok közül, amelyek azt vizsgálták, hogy az ember által átalakított környezet milyen mechanizmusokkal befolyásolja az állatok veszélyre vagy kémiai stresszre adott élettani és viselkedési válaszait, a többség mikroevolúciót vagy más transzgenerációs hatásokat javasolt (Partecke *et al.*, 2006; Atwell *et al.*, 2012; Whitehead *et al.*, 2012; Miranda *et al.*, 2013; Brans *et al.*, 2018). A varangyok esetében a mikroevolúció helyett a fenotípusos plaszticitásra való hagyatkozás magyarázata az lehet, hogy az antropogén környezet komplex és változó szelekciós nyomást fejthet ki a különféle stresszorok, például a szennyezések vagy a ragadozók és emberek általi zavarás gyakoriságának és típusának térbeli és időbeli heterogenitása miatt, amely a fenotípusos plaszticitás kialakulására és fenntartására szelektál (Bradshaw & Hardwick, 1989; Moran, 1992; Sultan & Spencer, 2002). Az állatvilágban a fenotípusos plaszticitásnak általános szerepe van a klimatikus változásokra adott fenotípusos válaszokban is, bár e válaszok némelyike maladaptív vagy nem elégséges az alkalmazkodáshoz (Urban *et al.*, 2014; Radchuk *et al.*, 2019). A disszertációmban a mezőgazdasági és városi varangyoknál leírt élettani változások adaptívnek tűnnek, és hozzájárulhatnak szaporodóképességük fenntartásához, de további kutatásokra lesz szükség ezen fenotípusos változások adaptív értékének teszteléséhez. Összességében a vadon élő szervezetek populációinak sorsát az fogja meghatározni, hogy az antropogén környezeti változások által támasztott sokféle

kihívásra milyen adaptív és maladaptív plasztikus és mikroevolúciós változásokkal (vagy éppen azok hiányával) reagálnak.

A környezeti változásokra adott lehetséges válaszok közül az ivarváltás jelentőségét csak nemrég kezdte felismerni a szupraindividuális biológia. Az eddigi ismeretek arra utalnak, hogy a környezet által indukált ivarváltásnak szerteágazó relevanciája lehet az ektoterm gerincesek vadon élő populációiban (Baroiller & D’Cotta, 2016; Holleley *et al.*, 2016; Whiteley *et al.*, 2021), sőt gerincteleneknél is (Oetken *et al.*, 2004; Ford, 2012). A korábbi kutatások többsége azonban az endokrin diszruptorok és az akvakultúra-technikák proximális részleteire összpontosított, miközben az ivarváltás evolúciós-ökológiai vonatkozásai csak mostanában kezdtek szélesebb körű figyelmet kapni, és a világon csak néhány kutatócsoport foglalkozik vele, többnyire hüllő modellfajokat és elméleti modellezést használva (Grossen *et al.*, 2011; Holleley *et al.*, 2016; Lambert *et al.*, 2019; Schwanz *et al.*, 2020). Felismerve ezt a hiányt, kételtű modellrendszerek felállítását tűztem ki célul az ivarváltás evolúciós-ökológiai és természetvédelmi-biológiai vizsgálatára. Az erdei békákra és barna varangyokra kifejlesztett molekuláris ivarmarkereinkkel hozzájárultunk ahhoz a felismeréshez, hogy az ivarváltásnak a kételtűeknél is nagy ökológiai jelentősége lehet. Az erdei békák ivarváltásával kapcsolatos kísérleteink az első olyan tanulmányok között vannak, amelyek azt vizsgálták, hogy a hőhullámoknak és a kémiai szennyezésnek való ökológiailag releváns kitettség hogyan befolyásolja az ivart és ezáltal potenciálisan az egyedek fitnessét. Hasonlóképpen, elméleti munkánk az elsők között világított rá, hogy annak megértése, miért és hogyan változik a különböző fajok vagy populációk hajlandósága a különböző környezeti stresszorok által okozott ivarváltásra, segíthet előrejelezni az antropogén környezeti változások vadvilágra gyakorolt hatásait, köztük a demográfia, a populációs életképesség, az ivarmeghatározási rendszerek és

a párválasztási preferenciák változásait. Ahogy minden kutatásban az új felfedezések új kérdéseket és hipotéziseket vetnek fel, a disszertációmban bemutatott eredmények is további vizsgálatok előtt nyitják meg az utat. Felvértézve mindazokkal az ismeretekkel, amelyeket a laboratóriumi kísérletek szolgáltatnak a környezeti stresszorok ivari hatásairól, valamint az elméleti modellek predikálnak arra vonatkozóan, hogy az ivarváltás hogyan befolyásolhatja a populációk dinamikáját és evolúcióját, megérett az idő empirikusan feltárni a vadon élő populációkban bekövetkező ivarváltások okait és következményeit az „antropocén” korszakban.

Irodalomjegyzék

- Alberti, M., Marzluff, J. & Hunt, V.M. 2017. Urban driven phenotypic changes: Empirical observations and theoretical implications for eco-evolutionary feedback. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **372**: 20160029.
- Atwell, J.W., Cardoso, G.C., Whittaker, D.J., Campbell-Nelson, S., Robertson, K.W. & Ketterson, E.D. 2012. Boldness behavior and stress physiology in a novel urban environment suggest rapid correlated evolutionary adaptation. *Behav. Ecol.* **23**: 960–969.
- Baroiller, J.-F. & D’Cotta, H. 2016. The reversible sex of gonochoristic fish: insights and consequences. *Sex. Dev.* **10**: 242–266.
- Bonier, F. 2012. Hormones in the city: Endocrine ecology of urban birds. *Horm. Behav.* **61**: 763–772.
- Bradshaw, A.D. & Hardwick, K. 1989. Evolution and stress—genotypic and phenotypic components. *Biol. J. Linn. Soc.* **37**: 137–155.
- Brans, K.I., Stoks, R. & De Meester, L. 2018. Urbanization drives genetic differentiation in physiology and structures the evolution of pace-of-life syndromes in the water flea *Daphnia magna*. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **285**: 20180169.
- Campbell Grant, E.H., Miller, D.A.W., Schmidt, B.R., Adams, M.J., Amburgey, S.M., Chambert, T., *et al.* 2016. Quantitative evidence for the effects of multiple drivers on continental-scale amphibian declines. *Sci. Rep.* **6**: 25625.
- Cothran, R.D., Brown, J.M. & Relyea, R.A. 2013. Proximity to agriculture is correlated with pesticide tolerance: Evidence for the evolution of amphibian resistance to modern pesticides. *Evol. Appl.* **6**: 832–841.
- De Villemereuil, P., Gaggiotti, O.E., Mouterde, M. & Till-Bottraud, I. 2016. Common garden experiments in the genomic era: New perspectives and opportunities. *Heredity* **116**: 249–254.

- Falcón, J., Torriglia, A., Attia, D., Viénot, F., Gronfier, C., Behar-Cohen, F., *et al.* 2020. Exposure to artificial light at night and the consequences for flora, fauna, and ecosystems. *Front. Neurosci.* **14**: 602796.
- Flament, S. 2016. Sex reversal in amphibians. *Sex. Dev.* **10**: 267–278.
- Ford, A.T. 2012. Intersexuality in Crustacea: An environmental issue? *Aquat. Toxicol.* **108**: 125–129.
- Grossen, C., Neuenschwander, S. & Perrin, N. 2011. Temperature-dependent turnovers in sex-determination mechanisms: A quantitative model. *Evolution* **65**: 64–78.
- Hamer, A.J. & McDonnell, M.J. 2008. Amphibian ecology and conservation in the urbanising world: A review. *Biol. Conserv.* **141**: 2432–2449.
- Hoffman, D., Rattner, B., Burton, G.J. & Cairns, J.J. 2003. *Handbook of Exotoxicology*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Holleley, C.E., Sarre, S.D., O’Meally, D. & Georges, A. 2016. Sex reversal in reptiles: Reproductive oddity or powerful driver of evolutionary change? *Sex. Dev.* **10**: 279–287.
- IUCN. 2021. International Union for Conservation of Nature. <https://www.iucnredlist.org/resources/summary-statistics>.
- Johnson, M.T.J. & Munshi-South, J. 2017. Evolution of life in urban environments. *Science* **358**: eaam8327.
- Lambert, M.R., Tran, T., Kilian, A., Ezaz, T. & Skelly, D.K. 2019. Molecular evidence for sex reversal in wild populations of green frogs (*Rana clamitans*). *PeerJ* **7**: e6449.
- Li, D. & Bou-Zeid, E. 2013. Synergistic interactions between urban heat islands and heat waves: The impact in cities is larger than the sum of its parts. *J. Appl. Meteorol. Climatol.* **52**: 2051–2064.
- Liker, A. 2020. Biologia Futura: adaptive changes in urban populations. *Biol. Futur.* **71**: 1–8.
- Mann, R.M., Hyne, R. V., Choung, C.B. & Wilson, S.P. 2009.

- Amphibians and agricultural chemicals: Review of the risks in a complex environment. *Environ. Pollut.* **157**: 2903–2927.
- Miranda, A.C., Schielzeth, H., Sonntag, T. & Partecke, J. 2013. Urbanization and its effects on personality traits: A result of microevolution or phenotypic plasticity? *Glob. Chang. Biol.* **19**: 2634–2644.
- Moran, N.A. 1992. The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *Am. Nat.* **139**: 971–989.
- Oetken, M., Bachmann, J., Schulte-Oehlmann, U. & Oehlmann, J. 2004. Evidence for endocrine disruption in invertebrates. *Int. Rev. Cytol.* **236**: 1–44.
- Orton, F. & Tyler, C.R. 2015. Do hormone-modulating chemicals impact on reproduction and development of wild amphibians? *Biol. Rev.* **90**: 1100–1117.
- Partecke, J., Schwabl, I. & Gwinner, E. 2006. Stress and the city: Urbanization and its effects on the stress physiology in European Blackbirds. *Ecology* **87**: 1945–1952.
- Radchuk, V., Reed, T., Teplitsky, C., van de Pol, M., Charmantier, A., Hassall, C., *et al.* 2019. Adaptive responses of animals to climate change are most likely insufficient. *Nat. Commun.* **10**: 3109.
- Rizvi, S.H., Alam, K. & Iqbal, M.J. 2019. Spatio-temporal variations in urban heat island and its interaction with heat wave. *J. Atmos. Solar-Terrestrial Phys.* **185**: 50–57.
- Schwanz, L.E., Georges, A., Holleley, C.E. & Sarre, S.D. 2020. Climate change, sex reversal and lability of sex-determining systems. *J. Evol. Biol.* **33**: 270–281.
- Seress, G. & Liker, A. 2015. Habitat urbanization and its effects on birds. *Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae* **61**: 373–408.
- Sordello, R., Ratel, O., de Lachapelle, F.F., Leger, C., Dambry, A. & Vanpeene, S. 2020. Evidence of the impact of noise pollution on biodiversity: A systematic map. *Environ. Evid.* **9**: 20.

- Spinoni, J., Lakatos, M., Szentimrey, T., Bihari, Z., Szalai, S., Vogt, J., *et al.* 2015. Heat and cold waves trends in the Carpathian Region from 1961 to 2010. *Int. J. Climatol.* **35**: 4197–4209.
- Sultan, S.E. & Spencer, H.G. 2002. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *Am. Nat.* **160**: 271–283.
- Tomczyk, A.M. & Bednorz, E. 2019. Heat waves in Central Europe and tropospheric anomalies of temperature and geopotential heights. *Int. J. Climatol.* **39**: 4189–4205.
- Turcotte, M.M., Araki, H., Karp, D.S., Poveda, K. & Whitehead, S.R. 2017. The eco-evolutionary impacts of domestication and agricultural practices on wild species. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **372**: 20160033.
- Urban, M.C., Richardson, J.L. & Freidenfelds, N.A. 2014. Plasticity and genetic adaptation mediate amphibian and reptile responses to climate change. *Evol. Appl.* **7**: 88–103.
- Watson, J.E.M., Allan, J.R., Venter, O., Lee, J., Jones, K.R., Robinson, J.G., *et al.* 2018. Protect the last of the wild. *Nature* **563**: 27–30.
- Whitehead, A., Pilcher, W., Champlin, D. & Nacci, D. 2012. Common mechanism underlies repeated evolution of extreme pollution tolerance. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **279**: 427–433.
- Whiteley, S.L., Castelli, M.A., Dissanayake, D.S.B., Holleley, C.E. & Georges, A. 2021. Temperature-induced sex reversal in reptiles: prevalence, discovery, and evolutionary implications. *Sex. Dev.* **15**: 148–156.

Az értekezés témaköréből készült saját publikációk:

Az értekezés alapjául szolgáló közlemények:

Bókony V., Kövér Sz., Nemesházi E., Liker A., Székely T. 2017. Climate-driven shifts in adult sex ratios via sex reversals: the type of sex determination matters. ***Philosophical Transactions of the Royal Society B*** 372: 20160325.

Bókony V., Mikó Zs., Móricz Á.M., Krüzselyi D., Hettyey A. 2017. Chronic exposure to a glyphosate-based herbicide makes toad larvae more toxic. ***Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences*** 284: 20170493.

Bókony V., Üveges B., Ujhegyi N., Verebélyi V., Nemesházi E., Csíkvári O., Hettyey A. 2018. Endocrine disruptors in breeding ponds and reproductive health of toads in agricultural, urban and natural landscapes. ***Science of the Total Environment*** 634: 1335-1345.

Bókony V., Üveges B., Verebélyi V., Ujhegyi N., Móricz Á.M. 2019. Toads phenotypically adjust their chemical defences to anthropogenic habitat change. ***Scientific Reports*** 9: 3163.

Bókony V., Ujhegyi N., Hamow K.Á., Bosch J., Thumsová B., Vörös J., Aspbury A., Gabor C.R. 2021. Stressed tadpoles mount more efficient glucocorticoid negative feedback in anthropogenic habitats due to phenotypic plasticity. ***Science of the Total Environment*** 753: 141896.

Bókony V., Ujhegyi N., Mikó Z., Erös R., Hettyey A., Vili N., Gál Z., Hoffmann O.I., Nemesházi E. 2021. Sex reversal and performance in fitness-related traits during early life in agile frogs. ***Frontiers in Ecology and Evolution*** 9:745752.

Mikó Z. Nemesházi E., Ujhegyi N., Verebélyi V., Ujszegi J., Kásler A., Bertalan R., Vili N., Gál Z., Hoffmann O.I., Hettyey A., Bókony V. 2021. Sex reversal and ontogeny

under climate change and chemical pollution: are there interactions between the effects of elevated temperature and a xenoestrogen on early development in agile frogs? *Environmental Pollution* 285: 117464.

Nemesházi E., Gál Z., Ujhegyi N., Verebélyi V., Mikó Z., Üveges B., Lefler K.K., Jeffries D.L., Hoffmann O.I., Bókony V. 2020. Novel genetic sex markers reveal high frequency of sex reversal in wild populations of the agile frog (*Rana dalmatina*) associated with anthropogenic land use. *Molecular Ecology* 29: 3607-3621.

Nemesházi E., Kövér S., Bókony V. 2021. Evolutionary and demographic consequences of temperature-induced masculinization under climate warming: the effects of mate choice. *BMC Ecology and Evolution* 21: 16.

Nemesházi E., Sramkó G., Laczkó L., Balogh E., Szatmári L., Vili N., Ujhegyi N., Üveges B., Bókony V. 2022. Novel genetic sex markers reveal unexpected lack of, and similar susceptibility to, sex reversal in free-living common toads in both natural and anthropogenic habitats. *Molecular Ecology* 31: 2032-2043.

Nemesházi E., Bókony V. 2022. Asymmetrical sex reversal: does the type of heterogamety predict propensity for sex reversal? *BioEssays* 44: 2200039.

Ujszegi J., Bertalan R., Ujhegyi N., Verebélyi V., Nemesházi E., Mikó Z., Kásler A., Herczeg D., Szederkényi M., Vili N., Gál Z., Hoffmann O.I., Bókony V.*, Hettyey A.* 2022. “Heat waves” experienced during larval life have species-specific consequences on life-history traits and sexual development in anuran amphibians. *Science of the Total Environment* 835: 155297. (*megosztott témavezető szerzők)

Az értekezés témájához kapcsolódó további publikációk:

Antropogén hatások ektoterm gerinceseknél:

Bókony V., Verebélyi V., Ujhegy N., Mikó Z., Nemesházi E., Szederkényi M., Orf S., Vitányi E., Móricz Á.M. 2020. Effects of two little-studied environmental pollutants on early development in anurans. ***Environmental Pollution*** 260: 114078.

Kolonin, A.M., Bókony, V., Bonner, T.H., Zúñiga-Vega, J.J., Aspbury, A.S., Guzman, A., Molina, R., Calvillo, P. & Gabor, C.R. 2022. Coping with urban habitats via glucocorticoid flexibility: physiology, behavior, and life history of tolerant stream fishes. ***Integrative and Comparative Biology*** 62: 90-103.

Ujhegy N., Bókony V. 2020. Skin coloration as a possible non-invasive marker for skewed sex ratios and gonadal abnormalities in immature common toads (*Bufo bufo*). ***Ecological Indicators*** 113: 106175.

Üveges B., Mahr K., Szederkényi M., Bókony V., Hoi H., Hettyey A. 2016. Experimental evidence for beneficial effects of projected climate change on hibernating amphibians. ***Scientific Reports*** 6: 26754.

Ivarmeghatározás ektoterm gerinceseknél:

Bókony V., Milne G., Pipoly I., Székely T., Liker A. 2019. Sex ratios and bimaturism differ between temperature-dependent and genetic sex-determination systems in reptiles. ***BMC Evolutionary Biology*** 19:57.

Katona G., Vági B., Végvári Z., Liker A., Freckleton R.P., Bókony V., Székely T. 2021. Are evolutionary transitions in sexual size dimorphism related to sex determination in reptiles? ***Journal of Evolutionary Biology*** 34: 594-603.

Pipoly I., Bókony V., Kirkpatrick M., Donald P.F., Székely T., Liker A. 2015. The genetic sex-determination system predicts adult sex ratios in tetrapods. *Nature* 527: 91-94.

Antropogén hatások madaraknál:

Ágh N., Pipoly I., Szabó K., Vincze E., Bókony V., Seress G., Liker A. 2020. Does offspring sex ratio differ between urban and forest populations of great tits (*Parus major*)? *Biologia Futura* 71: 99-108.

Bókony V., Kulcsár A., Liker A. 2010. Does urbanization select for weak competitors in house sparrows? *Oikos* 119: 437-444.

Bókony V., Kulcsár A., Tóth Z., Liker A. 2012. Personality traits and behavioral syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*). *PLoS ONE* 7: e36639.

Bókony V., Seress G., Nagy S., Lendvai Á.Z., Liker A. 2012. Multiple indices of body condition reveal no negative effect of urbanization in adult house sparrows. *Landscape and Urban Planning* 104: 75-84.

Bókony V., Barta Z., Végvári Z. 2019. Changing migratory behaviors and climatic responsiveness in birds. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 89.

Liker A., Papp Zs., Bókony V., Lendvai Á.Z. 2008. Lean birds in the city: body size and condition of house sparrows along the urbanization gradient. *Journal of Animal Ecology* 77: 789-795.

Papp S., Vincze E., Preiszner B., Liker A., Bókony V. 2015. A comparison of problem-solving success between urban and rural house sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69: 471-480.

- Pipoly I., Szabó K., Bókony V., Preiszner B., Seress G., Schroeder J., Liker A. 2019. Higher frequency of extra-pair offspring in urban than forest broods of great tits (*Parus major*). ***Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 229.**
- Pipoly I., Preiszner B., Sándor K., Sinkovics C., Seress G., Vincze E., Bókony V., Liker A. 2022. Extreme hot weather has stronger impacts on avian reproduction in forests than in cities. ***Frontiers in Ecology and Evolution* 10: 825410.410.**
- Preiszner B., Papp S., Pipoly I., Seress G., Vincze E., Liker A., Bókony V. 2017. Problem-solving performance and reproductive success of great tits in urban and forest habitats. ***Animal Cognition* 20: 53-63.**
- Seress G., Bókony V., Heszberger J., Liker A. 2011. Response to predation risk in urban and rural house sparrows. ***Ethology* 117: 896-907.**
- Seress G., Bókony V., Pipoly I., Szép T., Nagy K., Liker A. 2012. Urbanization, nestling growth and reproductive success in a moderately declining house sparrow population. ***Journal of Avian Biology* 43: 403-414.**
- Seress G., Lipovits Á., Bókony V., Czúni L. 2014. Quantifying the urban gradient: a practical method for broad measurements. ***Landscape and Urban Planning* 131: 42-50.**
- Seress G., Hammer T., Bókony V., Vincze E., Preiszner B., Pipoly I., Sinkovics C., Evans K.L., Liker A. 2018. Impact of urbanization on abundance and phenology of caterpillars and consequences for breeding in an insectivorous bird. ***Ecological Applications* 28: 1143-1156.**
- Tablado Z., Bötsch Y., Bókony V., Angelier F., Lendvai Á.Z., Jenni-Eiermann S., Jenni L. 2021. Factors modulating the behavioral and physiological stress responses: do they modify the relationship between flight initiation distance and corticosterone reactivity? ***Hormones and Behavior* 132: 104979.**

- Végvári Zs., Bókony V., Barta Z., Kovács G. 2010. Life history predicts advancement of avian spring migration in response to climate change. *Global Change Biology* 16: 1-11.
- Vincze E., Papp S., Preiszner B., Seress G., Liker A., Bókony V. 2015. Does urbanization facilitate individual recognition of humans by house sparrows? *Animal Cognition* 18: 291-298.
- Vincze E., Papp S., Preiszner B., Seress G., Bókony V., Liker A. 2016. Habituation to human disturbance is faster in urban than rural house sparrows. *Behavioral Ecology* 27: 1304-1313.
- Vincze E., Pipoly I., Seress G., Preiszner B., Papp S., Németh B., Liker A., Bókony V. 2019. Great tits take greater risk toward humans and sparrowhawks in urban habitats than in forests. *Ethology* 125: 686-701.
- Vincze E., Bókony V., Garamszegi L.Z., Seress G., Pipoly I., Sinkovics C., Sándor K., Liker A. 2021. Consistency and plasticity of risk-taking behaviour toward humans at the nest in urban and forest great tits *Parus major*. *Animal Behaviour* 179: 161-172.