

MTA Doktori Pályázat

Doktori értekezés téziseinek gyűjteménye

**Indukált védekezés és az alapjául szolgáló
információforrások ebihalaknál**

Dr. Hettyey Attila

HUN-REN Agrártudományi Kutatóközpont, Növényvédelmi Intézet

Budapest

2025

1. A dolgozat új tudományos eredményeinek összefoglalása

A fenotípusos plaszticitás koncepciója az evolúciós ökológiában kulcsfontosságú, mivel az ökológiai mintázatok és folyamatok alakításában döntő szerepet játszik. Doktori értekezésemben olyan kutatásainkat foglaltam össze, amelyekben a fenotípusos plaszticitás egyik formájának, az indukálható védekezésnek két aspektusát vizsgáltuk. Egyrészt részletesen elemeztük, hogy a farkatlan kétéltűek lárvái milyen eredetű jeleket használnak a predációs veszély felmérésére, valamint hogy ezek a jelek milyen információt közvetíthetnek az ebihalak számára, amikor a különféle ragadozók jelenlétére adott fenotípusos válaszaikat kialakítják. Másrészt bizonyítékot kerestünk arra, hogy a kémiai védekezésben részt vevő mérgek összetétele és mennyisége a gerincesek esetében is megváltozhat különböző környezeti tényezők hatására, ahogyan azt növényeknél és alacsonyabb rendű állatoknál korábban már leírták.

A disszertációmban bemutatott kutatás eredményei és a belőlük levonható következtetések a következőképpen foglalhatók össze:

- (1) Vizsgáltuk, hogy a ragadozók veszélyessége hogyan befolyásolja ebihalak fenotípusos válaszáinak intenzitását, és ez mennyiben jelenik meg az indukált védekezés hasznosságában és költségeiben. Az ebihalak indukált viselkedési és morfológiai védekezésének intenzitása egyértelműen tükrözte a ragadozók veszélyességét. A legveszélyesebb ragadozó szimulált jelenlétében az ebihalak túlélése alacsonyabb volt és fejlődésük tovább tartott, mint a többi ragadozó szimulált jelenlétében. Az átalakulás környékén, vagy azt követően viszont már nem mutatkoztak az indukált védekezésnek további költségei. Szabadon mozgó ragadozók jelenlétében és közepes lárvastádiumban az indukált fenotípust mutató ebihalak túlélési aránya magasabb volt, mint a ragadozó-naív kétéltűlárváké, de a szélsőségesebb fenotípust mutató egyedek nem bizonyultak

védettebbnek, és a túlélési arány annak a ragadozónak a jelenlétében sem volt nagyobb, amelyekkel az adott ebihalakat együtt neveltük. Az indukált fenotípusnak a fejlett, nagyméretű ebihalak esetében már nem volt kimutatható előnye. Összefoglalva, azt találtuk, hogy **az ebihalak ragadozó-indukált védekezésének erőssége tükrözheti a ragadozók veszélyességét, de a felmerülő költségek és előnyök csak laza kapcsolatban állnak az indukált plasztikus válaszok erősségével.**

- (2) Különböző ragadozók, az akut predációs veszély, a prédaegyedek számára rendelkezésre álló kémiai jelek típusai, valamint ezek közötti kölcsönhatások indukált védekezésre kifejtett hatásait vizsgálva kimutattuk, hogy a ragadozóktól származó kairomonok jelenléte az emésztés során felszabaduló jelekkel együtt elegendő ahhoz, hogy erdei béka lárvákban erős ragadozóellenes válaszokat váltson ki. Az ebihalak a ragadozó-eredetű kairomonokat és a ragadozó-eredetű, emésztés során felszabaduló jeleket a válaszok típusának, a zsákmányból származó jeleket pedig a válaszok intenzitásának beállítására használták. A kis ebihalak intenzívebben reagáltak a szitakötő lárvákra, mint a gőtékre, függetlenül azok szimulált akut veszélyességétől, valószínűleg mert előbbi általában falánkabb ragadozója a farkatlan kétéltű lárváknak. A nagy ebihalak csak akkor reagáltak a kis szájméretük miatt kisebb veszélyt jelentő gőtékre, ha a kísérleti kezelés miatt úgy tűnt, hogy azok intenzíven fogyasztják az ebihalakat. A kis ebihalaknál általánosságban erősebb reakciókat figyeltünk meg, mint a nagyméretűeknél, ami valószínűleg a ragadozókkal szembeni sebezhetőség méretfüggésének tudható be. Összefoglalva, ezek az eredmények alátámasztják azt az elméletet, hogy **az ebihalak indukált védekezésük finomhangolásához többféle, a predációs veszélyre vonatkozó jelet integrálnak, miközben figyelembe veszik belső állapotukat, és az ebből eredő sebezhetőségüket a környezetükben jelenlévő ragadozókkal szemben.**

- (3) Amikor azt vizsgáltuk, hogy a farkatlan kétéltűek lárvái a kémiai jeleken kívül milyen információforrásokat használnak a ragadozók felismerésére, a gyepi béka ebihalak aktivitásának legnagyobb mértékű csökkenését akkor figyeltük meg, amikor minden típusú jel a rendelkezésükre állt. Az ebihalak nem reagáltak az akusztikus és hidraulikus jelek kombinációjára, de egyértelműen csökkentették aktivitásukat, amikor csak vizuális jelek álltak a rendelkezésükre. Az aktivitás csökkenése mellett a ragadozók térbeli elkerülése nem volt kimutatható, de ez feltehetően a kísérleti tartályok kis méretének volt a következménye. Ezen eredményeink alátámasztják azt a feltételezést, hogy **a kémiai jelek mellett a vizuális jelek is kiválthatnak ragadozóellenes viselkedést az ebihalakban, legalábbis akkor, ha a ragadozó közel van, míg az akusztikus és hidraulikus jeleknek kevés jelentősége lehet a ragadozók felismerésében.**
- (4) Annak vizsgálatakor, hogy a különböző eredetű kémiai jelek mennyire fontosak a ragadozóellenes védekezés kiváltásában, először pontos és konzisztens nevezéktanra tettünk javaslatot, amely megjelöli mind a jelek megjelenésének időzítését/mechanizmusát (stressz, támadás, elkapás, emésztés hatására felszabaduló vagy folyamatosan kibocsátott jelek), mind a jelek eredetét (zsákmányból vagy ragadozóból származó jelek), hogy csökkentsük a következetlenül használt terminológiából eredő zavart. A gyepi béka ebihalakon végzett vizsgálatunk eredményei alátámasztották azokat a korábbi megfigyeléseket, melyek szerint a ragadozók áldozatául eső préda és a ragadozási eseményt érzékelő préda közötti filogenetikai rokonság meghatározza a ragadozóellenes válaszok intenzitását. Legfontosabb eredményünk azonban az volt, hogy vizsgálatunk szolgáltatta a legmeggyőzőbb és legrészletesebb empirikus bizonyítékot arra, hogy **a folyamatosan felszabaduló, ragadozókból származó jeleket és az emésztés során felszabaduló, zsákmányból származó jeleket a farkatlan**

kételtűek lárvái egyaránt felhasználják az indukált védekezésük finomhangolására.

- (5) Zsákmányállatok azon képességét vizsgálva, hogy felismerik-e az invazív ragadozókat, kimutattuk, hogy az erdei béka lárvái reagáltak egy őshonos és egy régóta honos invazív sügéralakú jelenlétére, de nem változtatták meg viselkedésüket sem egy nemrég érkezett, sem egy allopatrikus faj egyedeire. Érdekes módon a négy tesztelt harcsaalakú faj egyedeitől származó kémiai jelek nem váltottak ki viselkedési válaszokat az ebihalakban, még akkor sem, ha a ragadozókat korábban erdei béka ebihalakkal etettük. Az ebihalak szintén nem reagáltak két veszélytelen pontyalakú szimulált jelenlétére. Végül, a síkvidéki, halakkal teli árterekből származó ebihalaknak alacsonyabb volt az alap aktivitási szintje, és intenzívebben reagáltak a (sügéralakú) rablóhalakra, mint a halmentes, dombvidéki tavakból származó társaik. Arra a következtetésre jutottunk, hogy **az ebihalak rendkívül sebezhetőek lehetnek a nemrég érkezett, invazív rablóhalakkal szemben, mivel nem ismerik fel őket veszélyesnek, de – az intenzív szelekció következtében és kellő genetikai változatosság megléte esetén – az ilyen ragadozók felismerésének képessége kevesebb, mint 30 generáció alatt kialakulhat.**
- (6) Az állatok indukálható kémiai védekezésével kapcsolatos szakirodalom összegzésekor arra a következtetésre jutottunk, hogy amennyiben az indukálható kémiai védekezés meglétét sikerül kimutatni, tanulmányozása egyedülálló lehetőséget biztosít az életmenet-cserekapcsolatok vizsgálatára, különösen, ha az állatok méragszintézise hozzáférhetőnek bizonyul a közvetlen biokémiai manipuláció számára. Felvetettük, hogy a kémiai védekezés indukálhatóságának kutatása a mérgeket termelő állatok fajok közötti kölcsönhatásainak és életmenetének mélyebb megértéséhez vezetne, és hogy az ilyen vizsgálatok segítenének feltárni azokat az evolúciós folyamatokat, amelyek a plaszticitás megjelenéséhez és fenntartásához vezetnek

természetes populációkban. Legfontosabb következtetésünk az volt, hogy **a kémiai védekezés nagy valószínűséggel sokkal gyakrabban lehet plasztikus, semmint genetikailag fixált az állatvilág számos taxonjában, mint azt korábban gondoltuk.**

- (7) Amikor ragadozók megjelenésének hatására a barna varangy ebihalak kémiai védekezésében bekövetkező indukálható változásokat vizsgáltuk, eredményeink egyértelműen bizonyították, hogy az ebihalak a predációs veszélyt jelző kémiai jelek jelenlétében több bufadienolid méregkomponenst és nagyobb mennyiségű mérget tartalmaztak, mint a ragadozók nélkül nevelt társaik. Az indukált válasz intenzitása tükrözte a ragadozó veszélyességét: a halakkal végzett kezelésben volt a legmagasabb, a gótékkal végzett kezelésben a legalacsonyabb, a szitakötőlárvákkal végzett kezelésben pedig közepes. Ez a vizsgálat szolgáltatta az **első egyértelmű bizonyítékot arra, hogy gerinces állatok is képesek lehetnek ragadozó-indukált válaszokra a kémiai védekezésben.**
- (8) Annak lehetőségét vizsgálva, hogy versenytársak is előidézhetnek változásokat a barna varangy ebihalak kémiai védekezésében, kimutattuk, hogy az ebihalak nagyobb mennyiségű bufadienolid mérget tartalmaztak nagyobb egyedsűrűségnél. A más fajhoz tartozó versenytársak egyedsűrűsége meglepő módon nem mutatkozott fontosabbnak a fajtársak egyedsűrűségénél. Az erdei béka ebihalak mortalitása, növekedési és fejlődési sebessége sem változott a barna varangy ebihalak egyedsűrűségének függvényében. Ezek az allelopátiával kapcsolatos negatív eredmények arra utalhatnak, hogy a méregszintézisben megfigyelt változások nem az ebihalak relatív versenyképességének növelését szolgálják, hanem inkább a nagy egyedsűrűségből eredő veszélyek, úgymint a kannibalizmus és a betegségek átvitelének megnövekedett kockázatának csökkentését. Ez a vizsgálat szolgáltatta az **első bizonyítékot arra, hogy a szabadon mozgó állatok is képesek lehetnek**

méregtermelésüket a versenytársak jelenlétéhez és egyedsűrűségéhez igazítani.

- (9) Azt tesztelve, hogy indukálható kémiai védekezésükben hogyan reagálnak a barna varangy ebihalak ragadozók és versenytársak egyidejű jelenlétére, eredményeink megismételték a korábbi fő megállapításokat, miszerint a predációs veszély és a nagy egyedsűrűség egyaránt képes az ebihalak méregtermelésének növekedését előidézni. Nagy egyedsűrűség esetén azonban a predációs veszély hatása nem volt szignifikáns, míg a ragadozóellenes válasz nem különbözött szignifikánsan az alacsony és a nagy egyedsűrűségeen tartott ebihalak között. Úgy tűnik tehát, hogy **az ebihalak egyszerre képesek méregtermelésüket a predációs veszélyhez és az egyedsűrűséghez igazítani, de nagy ebihal-egyedsűrűség mellett a ragadozók jelenléte nem indukálja a kémiai védekezés további fokozását.**
- (10) Annak vizsgálatakor, hogy a bőrben termelődő mérgek szintézise fokozódik vagy lecsökken-e obligát kórokozók hatására, genetikai elemzéseink azt mutatták, hogy a *Batrachochytrium dendrobatidis* kórokozó gomba prevalenciája és a fertőzés intenzitása nagyon alacsony volt az erdei béka lárvális és juvenilis egyedeiben egyaránt, míg a barna varangy ebihalakban és juvenilis egyedeiben nagy prevalenciával és magas fertőzési intenzitással volt jelen, különösen az átalakulás után. A kitrid gombával történt kísérletes fertőzés egyik faj ebihalaiban sem indukálta a méregtermelés megváltozását. Ugyanakkor, ha ebihalként fertőztük őket a gombával, akkor mindkét faj átalakult egyedei kisebb mennyiségű mérget tartalmaztak, mint a kontroll egyedek. Így **nem találtunk bizonyítékot a kémiai védezőképesség kórokozó által kiváltott fokozására, ehelyett a kórokozóval történt fertőzés hosszú távú negatív hatásait észleltük, amelyek csökkenthetik a mikrobák, ragadozók és versenytársak elleni kémiai védekezés hatékonyságát.**

2. Az értekezés alapját képező tudományos közlemények

- Hettyey A, Zsarnóczai S, Vincze K, Hoi H, Laurila A (2010): Interactions between the information content of different chemical cues affect induced defences in tadpoles. *Oikos*, 119: 1814–1822. (JIF₂₀₁₀ = 3.39, D1)
- Hettyey A, Vincze K, Zsarnóczai S, Hoi H, Laurila A (2011): Costs and benefits of defences induced by predators differing in dangerousness. *Journal of Evolutionary Biology*, 24: 1007–1019. (JIF₂₀₁₁ = 3.28, D1)
- Hettyey A, Rölli F, Thürlimann N, Zürcher A-C, Van Buskirk J (2012): Visual cues contribute to predator detection in anuran larvae. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106: 820–827. (JIF₂₀₁₂ = 2.41, Q1)
- Hettyey A, Tóth Z, Van Buskirk J (2014): Inducible chemical defences in animals. *Oikos*, 123: 1025–1028. (JIF₂₀₁₄ = 3.44, D1)
- Hettyey A, Tóth Z, Thonhauser KE, Frommen JG, Penn DJ, Van Buskirk J (2015): The relative importance of prey-borne and predator-borne chemical cues for inducible antipredator responses in tadpoles. *Oecologia*, 179: 699–710. (JIF₂₀₁₅ = 2.9, D1)
- Hettyey A, Thonhauser KE, Bókony V, Penn DJ, Hoi H, Griggio M (2016): Naive tadpoles do not recognize recent invasive predatory fishes as dangerous. *Ecology*, 97: 2975–2985. (JIF₂₀₁₆ = 4.81, D1)
- Bókony V, Üveges B, Móricz ÁM, Hettyey A (2018): Competition induces increased toxin production in toad larvae without allelopathic effects on heterospecific tadpoles. *Functional Ecology*, 32: 667–675. (JIF₂₀₁₈ = 5.04, D1)
- Hettyey A, Üveges B, Móricz ÁM, Drahos L, Capon RJ, Van Buskirk J, Tóth Z, Bókony V (2019): Predator-induced changes in the chemical defence of a vertebrate. *Journal of Animal Ecology*, 88: 1925–1935. (JIF₂₀₁₉ = 4.55, D1)

- Ujszegi J, Ludányi K, Móricz ÁM, Krüzselyi D, Drahos L, Drexler T, Németh MZ, Vörös J, Garner TWJ, Hettyey A (2021): Exposure to *Batrachochytrium dendrobatidis* affects chemical defences in two anuran amphibians, *Rana dalmatina* and *Bufo bufo*. *BMC Ecology and Evolution*, 21: 135. (JIF₂₀₂₁ = 3.44, Q1)
- Üveges B, Basson AC, Móricz ÁM, Bókony V, Hettyey A (2021): Chemical defence effective against multiple enemies: Does the response to conspecifics alleviate the response to predators? *Functional Ecology*, 35: 2294–2304. (JIF₂₀₂₁ = 5.84, D1)

3. További publikációk az értekezés témájában

- Bókony V, Móricz ÁM, Tóth Zs, Gál Z, Kurali A, Mikó Zs, Pásztor K, Szederkényi M, Tóth Z, Ujszegi J, Üveges B, Krüzselyi D, Hoi H, Hettyey A (2016): Variation in chemical defense among natural populations of common toad, *Bufo bufo*, tadpoles: the role of environmental factors. *Journal of Chemical Ecology*, 42: 329–338.
- Bókony V, Mikó Zs, Móricz ÁM, 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.
- Frommen JG, Thünken T, Santostefano S, Balzarini V, Hettyey A (2022): Effects of chronic and acute predation risk on sexual ornamentation and mating preferences. *Behavioral Ecology*, 33: 7–16.
- Gyuris E, Szép E, Kontschán J, Hettyey A, Tóth Z (2017): Behavioural responses of two-spotted spider mites induced by predators and conspecifics. *Behavioural Processes*, 144: 100–106.
- Kásler A, Ujszegi J, Holly D, Üveges B, Móricz ÁM, Herczeg D, Hettyey A (2022): Metamorphic common toads keep chytrid

- infection under control, but at a cost. *Journal of Zoology*, 317: 159–169.
- Kurali A, Pásztor K, Hettyey A, Tóth Z (2016): Toxin depletion has no effect on antipredator responses in common toad (*Bufo bufo*) tadpoles. *Biological Journal of the Linnean Society*, 119: 1000–1010.
- Kurali A, Pásztor K, Hettyey A, Tóth Z (2018): Resource-dependent temporal changes in anti-predator behavior of common toad (*Bufo bufo*) tadpoles. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72: 91.
- Mikó Zs, Ujszegi J, Gál Z, Imrei Z, Hettyey A (2015): Choice of experimental venue matters in ecotoxicology studies: a comparison of an indoor and an outdoor experiment. *Aquatic Toxicology*, 167: 20–30.
- Mikó Zs, Ujszegi J, Gál Z, Hettyey A (2017): Effects of a glyphosate-based herbicide and predation threat on the behaviour of agile frog tadpoles. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 140: 96–102.
- Tóth Z, Hettyey A (2018): Egg-laying environment modulates offspring responses to predation risk in an amphibian. *Journal of Evolutionary Biology*, 31: 710–721.
- Tóth Z, Kurali A, Móricz ÁM, Hettyey A (2019): Changes in toxin quantities following experimental manipulation of toxin reserves in *Bufo bufo* tadpoles. *Journal of Chemical Ecology*, 45: 253–263.
- Ujszegi J, Móricz ÁM, Krüzselyi D, Hettyey A (2017): Skin toxin production of toads changes during early ontogeny but is not adjusted to the microbiota of the aquatic environment. *Evolutionary Ecology*, 31: 925–936.
- Ujszegi J, Vajna B, Móricz ÁM, Krüzselyi D, Korponai K, Krett G, Hettyey A (2020): Relationships between chemical defenses of common toad (*Bufo bufo*) tadpoles and bacterial community

structure of their natural aquatic habitat. *Journal of Chemical Ecology*, 46: 534–543.

Urszán TJ, Garamszegi LZ, Nagy G, Hettyey A, Török J, Herczeg G (2015): No personality without experience? A test on *Rana dalmatina* tadpoles. *Ecology and Evolution*, 5: 5847–5856.

Urszán TJ, Garamszegi LZ, Nagy G, Hettyey A, Török J, Herczeg G (2018): Experience during development triggers between-individual variation in behavioural plasticity. *Journal of Animal Ecology*, 87: 1264–1273.

Üveges B, Fera G, Móricz ÁM, Krüzselyi D, Bókony V, Hettyey A (2017): Age- and environment-dependent changes in chemical defences of larval and post-metamorphic toads. *BMC Evolutionary Biology*, 17:137.

Üveges B, Szederkényi M, Mahr K, Móricz ÁM, Krüzselyi D, Bókony V, Hoi H, Hettyey A (2019): Chemical defence of toad tadpoles under risk by four predator species. *Ecology and Evolution*, 9: 6287–6299.

Üveges B, Kalina Cs, Szabó K, Móricz ÁM, Holly D, Gabor CR, Hettyey A, Bókony V (2023): Does the glucocorticoid stress response make toads more toxic? An experimental study on the regulation of bufadienolide toxin synthesis. *Integrative Organismal Biology*, 5: obad021.