

## Opponensi vélemény

Dr. Hettyey Attila „Indukált védekezés és az alapjául szolgáló információforrások ebihalaknál”

című MTA doktori értekezéséről

### 1. Általános vélemény a disszertációról:

Hettyey Attila értekezésének központi témája a fenotípusos plaszticitás, ezen belül az indukált védekezés egyedfejlődés során történő megvalósulása és ennek következményei. A fenotípusos plaszticitás az evolúciós ökológia egyik klasszikus, ugyanakkor ma is aktívan kutatott területe. Az élőlények plasztikus válaszai alapvetően fontosak a gyors környezeti változásokhoz történő alkalmazkodásban, azonban hatással lehetnek a hosszútávú evolúciós folyamatokra is, ami izgalmas elméleti és empirikus kutatásokat generál a korábbi evolúciós modellek kibővítésének irányában (pl. genetikai asszimiláció). A ragadozók, kompetítorok és kórokozók által kiváltott, környezetfüggő fenotípusos válaszok megértése nemcsak alapkutatási szempontból fontos, hanem gyakorlati természetvédelmi és társadalmi jelentőséggel is bír, különösen az olyan környezeti változások fényében, amilyen például az inváziós fajok terjedése vagy egyes kórokozók által okozott globális biodiverzitás-csökkenés (utóbbihoz közvetlenül is kapcsolódik az értekezésben bemutatott egyik vizsgálat). Az értekezésben tárgyalt kutatások e kérdéskörhöz kapcsolódnak, és hozzájárulnak ahhoz, hogy jobban megértsük az élőlények komplex, többtényezős környezethez történő alkalmazkodásának részleteit.

Az értekezés egy másfél évtizedes időszakon át következetesen épített, nemzetközileg is jól látható tudományos program eredményeit foglalja össze. A dolgozat két nagy tematikus egységre bontható: az első rész a predátor-felismerés mechanizmusait és az ezekre adott indukált válaszokat tárgyalja, míg a második rész az indukált kémiai védekezésre fókuszál, különös tekintettel a bufadienolid-alapú toxintermelés plaszticitására. Az értekezésben szereplő tíz cikk közül kilenc kísérletes vizsgálat, egy pedig az indukált kémiai védekezésről adott átfogó review. A kísérletek általánosságban egy jól kidolgozott, sikeres kutatási előzményeken alapuló módszertant követtek, békálárva morfológiai, kémiai és viselkedési plaszticitását használva modellrendszerként. A vizsgálatok gondosan megtervezettek, esetenként eléggé komplex kísérleti kezeléseket alkalmaznak (pl. 1 cikk: Hettyei et al. *J Evol Biol* 2011) - ez egyszerre növeli a vizsgálatok hatókörét (egyidejűleg több hipotézis, ragadozó hatás stb. tesztelése) és az elemzések összetettségét, és utóbbiból fakadóan - esetenként - az eredmények átfogó értelmezése is némi kihívást jelent. A vizsgálatok eredményeit bemutató publikációk listája impresszív: a disszertáció gerincét alkotó tíz tanulmány mindegyike a szakterület rangos, nemzetközi folyóiratában jelent meg (*Ecology*, *Oikos*,

---

*Journal of Animal Ecology, Functional Ecology, Oecologia, BMC Ecology and Evolution*), ami egyértelműen jelzi a bemutatott munka tudományos színvonalát. A cikkek többségében (7 cikk) a pályázó az első szerző, a többiben pedig a szenior (utolsó) szerző, tehát a kutatásokban betöltött meghatározó szerepéhez nem férhet kétség.

A pályázó tézisleveleiben összefoglalt eredményei alapján új tudományos eredményként ismerem el a következőket:

1. Az ebihalak ragadozó-indukált védekezésének erőssége tükrözi a ragadozó veszélyességét, de a felmerülő költségek és előnyök nincsenek szoros kapcsolatban a válaszok erősségével.
2. Az ebihalak indukált védekezésükben a predátorra vonatkozóan többféle jelet integrálnak és figyelembe veszik belső állapotukat.
3. A kémiai jelek mellett a vizuális jelek is kiválthatnak ragadozóellenes viselkedést az ebihalakban, míg az akusztikus és hidraulikus jeleknek csak kisebb jelentősége lehet a ragadozófelismerésben.
4. A folyamatosan felszabaduló ragadozókból származó és az emésztés során felszabaduló zsákmányból származó jeleket az ebihalak egyaránt felhasználják az indukált védekezésben.
5. Az ebihalak sebezhetőek a nemrég érkezett invazív ragadozókkal szemben, mivel nem ismerik fel őket. A predátor felismerésének képesség azonban viszonylag gyorsan (< 30 generáció) kialakulhat.
6. Kutatásuk elsőként igazolta, hogy gerinces állatok is képesek lehetnek ragadozó-indukált válaszokra a kémiai védekezésben.
7. Az ebihalak egyszerre képesek méregtermelésüket az egyedsűrűséghez és a predációs veszélyhez igazítani, de nagy ebihal-egyedsűrűség mellett a ragadozók jelenléte nem indukálja a kémiai védekezés további fokozását.
8. A *Batrachochytrium* kórokozóval történt fertőzés lárva korban nem befolyásolta, míg hosszú távon csökkentette a békák méregtermelését, ami ronthatja a mikrobák, ragadozók és versenytársak elleni kémiai védekezés hatékonyságát.

## **2. Kérdések:**

Az értekezés és a benne szereplő cikkek általánosságban jól bemutatják a vizsgálatok részleteit és megfelelően értelmezik az eredményeket, kevés nyitott kérdést hagyva (ami a fenti folyóiratokban történt bírálatok után nem meglepő). Az értekezéssel kapcsolatban csak egy általánosabb illetve néhány kisebb részletre vonatkozó kérdésem van:

1. Az értekezés jól bemutatja, hogy az ebihalak többféle, a kontextusra (pl. predáció, kompetíció, kórokozó), jelzés típusra (pl. ragadozó vagy préda által kibocsátott) és a kockázat erősségére vonatkozó információt képesek integrálni a fenotípusos plaszticitáson keresztül megvalósuló morfológia, kémiai és viselkedési válaszaik során. A jelölt véleménye szerint mennyire általános az ilyen komplex módon finomhangolt plaszticitás más gerinces taxonok körében, például predációs kontextusban?

---

2. Az értekezés első cikke (*J. Evol. Biol.* 2011) rendkívül komplex kísérleti elrendezésben vizsgálja a különböző veszélyességű ragadozók által kiváltott indukált védekezés költségét és hasznát. Az eredmények értelmezésénél felmerül, hogy ha egy adott predátor (pl. gőte) a nagyobb lárvákat már nem képes hatékonyan fogyasztani, akkor adaptív plaszticitás esetén abban a predátor-kezelésben várnánk a leggyorsabb növekedést vagy a legnagyobb végső testméretet. Az eredmények azonban ezt nem támasztják alá: a testhossz nem különbözött a kezelések között, a testtömeg esetében pedig csak a szitakötő lárváé volt szignifikánsan nagyobb tömegű, mint a kontroll (átalakuláskor). Érdekes módon egy másik vizsgálatban (*Oikos* 2010) azonban találtak egy tendenciát arra, hogy a gőte jelenlétében értékelhető méretet értek el a lárvák. Kérdésem, hogy mivel lehet magyarázni a prediktált plaszticitás hiányát az első vizsgálatban, valamint a két vizsgálat eredménye közötti különbséget?

3. Több vizsgálatban (pl. *Oikos* 2010) alkalmazott kezelési mód volt, hogy a ragadozókat az egyik kezelési csoportban lemosták mielőtt visszahelyezték őket a békalárvák akváriumába. Ennek célja az egyik predációs jel típus (a zsákmányból annak elfogása és elfogyasztása során vízbe jutó anyagok és maradványok) eltávolítása volt. Kérdésem, hogy a lemosás nem változtathatta-e meg olyan módon a ragadozó által termelt vagy a préda megemésztéséből származó más típusú jelek minőségét vagy mennyiségét, hogy az esetleg torzíthatta a nem mosott predátorokkal való összehasonlítást? Például a lemosással járó stressz okozhatott-e változást - ha csak ideiglenesen is - a predátor emésztésében, befolyásolva az emésztés eredményeként produkált jel megjelenését vagy erősségét?

4. Ugyanebben a cikkben (*Oikos* 2010) a statisztikai modellek némelyikében random faktor kontrollált az egy tartályban nevelt lárvák adatainak statisztikai függőségére, míg más modellekben (pl. testalak többváltozós elemzése) tartály átlagokat használtak. Mi indokolta, hogy nem mindenütt kevert modellt használtak? Egy további adatelemzési kérdés, hogy ennél a vizsgálatnál az eredmények utolsó bekezdésében miért döntöttek a két időszak külön történő elemzése mellett? Ha jól értem akkor a cikkben szereplő korábbi modellek is figyelembe vették a mintavételi időszakokat egy főhatás révén. Melyik elemzés eredményét tartja elfogadhatóbbnak?

5. A *Journal of Animal Ecology*-ban megjelent tanulmány (Hettyey et al. 2019) az értekezés egyik fontos empirikus eredménye, mivel elsőként szolgáltat erős kísérleti bizonyítékot predátorok által indukált kémiai védekezésre egy gerinces fajban. A vizsgálatban módszertani korlátok miatt csak közelítő pontossággal tudták mérni a bufadienolid mennyiségét (TBQ). Erről nem szerepel több részlet a cikkben, ezért érdekel, hogy ez pontosan mit jelentett: lehet-e tudni a módszer hibájának a mértékét, vagy esetleg van-e adat a mérés ismételhetőségéről? Mivel ez volt a válaszváltozó, amivel a kiváltott kémiai védekezést mérték, ezért fontos lenne tudni, hogy mennyire robusztusak az eredmények a mérési hibával szemben.

### 3. Összegzés

Összességében az értekezés egy koherens, magas színvonalú tudományos életművet mutat be. A pályázó meghatározó szerepe a bemutatott kutatásokban egyértelmű, az eredmények

---

pedig számos ponton új, nemzetközileg is releváns felismerésekkel gazdagították a fenotípusos plaszticitás, a predátor-préda kölcsönhatások és az indukált kémiai védekezés kutatását. A doktori mű hiteles adatokat tartalmaz, a tézisek túlnyomó többségét új tudományos eredménynek fogadom el. A fentiek alapján javaslom az értekezés nyilvános vitára bocsátását és Hettyey Attila doktori értekezésének elfogadását.

Veszprém, 2026. január 14.



Liker András

Pannon Egyetem, egyetemi tanár

HUN-REN-PE Evolúciós Ökológiai Kutatócsoport, kutatócsoport vezető