

Válaszok Barta Zoltán opponensi kérdéseire

Köszönöm Barta Zoltán Professzor Úrnak, hogy elvállalta akadémiai doktori disszertációm bírálatát. Büszke vagyok rá, hogy foglalkozott a dolgozatommal. Barta Professzor Úr nemzetközi hírét, sikerességét, elméleti és gyakorlati tudását, széles látókörét, őszinte érdeklődését csodálom, a kegyetlenség határát súroló tudományos igényességét és éleslátását pedig tiszteltem. Különösen örülök ezért, hogy disszertációm színvonalát megfelelőnek ítéli az akadémiai doktori cím elnyeréséhez

Válaszok a kérdésekre

1.) Miért létezhet egyáltalán ragadozó-indukált védekezés ebihalaknál?

Professzor Úr kérdése három hipotézisből indul ki: (1.) a plazticitás kifejeződésének nincs, vagy nagyon alacsony a költsége, (2.) a ragadozófauna összetételének időbeli variabilitása kicsi a vizsgált időszakos kisvizekben, (3.) gyors az alkalmazkodás a ragadozókhoz. Ezek bármelyikének teljesülése elég lehet ahhoz, hogy csökkenjen a plazticitáson alapuló fenotípusos variabilitásnak, majd idővel magának a plazticitásnak a mértéke, egyetértek. Plazticitás mégis van. Professzor Úr kérdése azt feszegeti, hogy hogy lehet ez. Kísérletet teszek a három hipotézis cáfolatára.

(1.) Minket is némileg meglepett, hogy nem találtuk meg mindenütt a plazticitás kifejeződésének jelentős költségét, és előre bocsájtom, hogy az ezzel kapcsolatos felvetésre a legnehezebb válaszolni. Ismert, hogy az indukált védekezés kifejeződésének költségét nehéz kimutatni, mert rendre alacsony, és nem feltétlenül jelentkezik minden környezetben, azonnal, és sok jellegben (Scheiner és Berrigan 1998; Agrawal és mtsai. 1999; Van Buskirk és Saxer 2001). Éppen ezért kerestük az esetleges költségeket viszonylag nagy számú ismétlést alkalmazva, laboratóriumi és kültéri mezokozmoszokban egyaránt végzett vizsgálatokban, lárvakorban és átalakulást követően, mindig több, a rátermettséggel összefüggésben álló válaszváltozót (fitness-correlate-et) vizsgálva. A disszertáció első cikkében (Hettyey és mtsai. 2011) leírtuk, hogy, legalábbis szitakötőlárvák nem-letális jelenlétében, alacsonyabb volt a túlélő ebihalak aránya és lassabb volt az ebihalak fejlődése, mint a kontroll kezelésben – mindkét megfigyelés egybevághat az indukált védekezés kifejeződésének rátermettséget csökkentő költségének meglétével. Bár a többi esetben nem sikerült egyértelműen rátermettség-csökkenést okozó költséget kimutatnunk, cikkek tömege bizonyítja, hogy az életmenet, vagy akár csak a viselkedés környezet-indukált megváltozása is költségekkel jár(hat), és a méregtermelésről is azt tartjuk, hogy egy költséges folyamat (Daly és mtsai. 1997a,b; Blennerhassett és mtsai. 2019). Némileg körkörös érvelés, de megfordítva is értelmezhető, hogy az az ismételt megfigyelésünk, hogy az ebihalak morfológiai, viselkedési és kémiai védekezésük intenzitása egyaránt tükrözte a ragadozók „veszélyességét” (Hettyey és mtsai. 2010, 2011, 2019), ha közvetetten is, de ugyancsak az indukált védekezés kifejezésének költségességét támasztja alá, hiszen költségek hiányában még a legkisebb veszélyt jelentő ragadozó jelenlétében is a legintenzívebb választ kellett volna adniuk az ebihalaknak. Végül, de nem utolsó sorban, fontos kiemelni, hogy az indukált válasz költségének meg-nem-találásával nem bizonyítottuk a költség hiányát. Márpedig a kifejeződés költségének léteznie kell a plazticitás hosszú távú fennmaradásához (Callahan és mtsai. 2008; Murren és mtsai. 2015).

(2.) Arra vonatkozóan, hogy mennyire variábilis időben a ragadozófauna összetétele az egyes kisvizekben, nekünk nincsenek elemezhető adataink, mivel nem végeztünk éveken át ismételt mintavételezést, de én amellett érvelnék, hogy az állóvizek közül az időszakos kisvizek ragadozófaunája időben a legvariábilisabb. A csúcsragadozók időszakos jelenlétéből, drasztikus vízszintingadozásokból és gyakori kiszáradásból, valamint mindezek esetlegességéből adódóan évről évre és akár hónapról hónapra nagy változatosság lehet abban, hogy melyik ragadozó milyen abundanciával van jelen, vagy jelen van-e egyáltalán a

kétéltűlárvák szempontjából fontos tavaszi-koranyári időszakban (pl.: Robert és Matta 1984; Kishida és Nishimura 2006). Megfigyeléseim szerint halak csak ritkán vannak jelen időszakos kisvizekben; szitakötőlárvák már gyakrabban, de nagyobb populációjuk nekik is csak akkor tud felépülni, ha a fejlődésükhöz szükséges 1-2-3 évig nem szárad ki az élőhely; a gőté minden évben kiszáradó kisvizekben is megjelennek koratavasszal, de hogy milyen denzitáson vannak jelen és meddig, az a csapadék mennyiségétől függ; a szegélyes csíkbogár rettentően falánk lárvái néha óriási denzitáson vannak jelen, máshol és máskor alig lehet velük találkozni – feltehetően az imágók jó röpképessége és nagy, tavak közötti mozgékonyasága következtében. Emellett az időszakos kisvizek a csapadékviz viszonyok függvényében évek között, sőt akár egy szezonon belül is nagymértékben megváltozó élőhelyeket jelentenek – száraz időszakban sokszor csak a középső, átlátszatlan sárosodó, növénymentes, táplálékszűkítő okozó medret, csapadékosabb időszakban ugyanazon a helyen kristálytiszt vizű, diverz vízinövényzettel rendelkező, ezzel együtt rengeteg búvóhelyet és táplálékot kínáló élőhelyet. Ennek megfelelően, még ha a ragadozófauna összetétele és össz-egyedszáma állandó is lenne, az egyes ragadozófajok okozta és az össz-predációs nyomás akkor is prediktálhatatlan módon különbözne évek között és változna akár egy éven belül is. Ehhez adódik még, hogy maguk a kétéltűlárvák is erősen ingadozó számban vannak jelen a kisvizekben (száraz tavaszokon csak néhány tucat pár rak petét ott, ahol nedvesebb években akár több száz pár szaporodik), ami a prédaállatok denzitásának változásai nyomán ugyancsak megnöveli a predációs nyomás, és így az optimális válasz intenzitásának évek, vagy akár éven belüli ingadozását (Peacor 2003; Van Buskirk és mtsai. 2011). Végül, bár a kétéltűek nagy arányban ugyanahhoz a vizes élőhelyhez térnek vissza szaporodni, ahol ők maguk is sikeresen átalakultak, mégis van egy jelentős hányad, ami élőhelyet vált (pl. Reading és mtsai. 1991; Holenweg és mtsai. 2002). Ezek utódai számára az új élőhelyhez való alkalmazkodáshoz különösen fontos lehet a plaszticitás megléte. Hogy az ilyen egyedek mennyiben járulnak hozzá a plaszticitás fenntartásához azáltal, hogy ha utódaik nagyfokú (adaptív) plaszticitás kifejezésére képesek, az új élőhelyeken is nagy arányban fognak tudni felnőni és szaporodni, és nagy plaszticitást kódoló génkészletüket el fogják tudni terjeszteni az új populációban, nem vizsgáltam.

(3.) Az a következtetésünk, hogy új ragadozók megjelenéséhez gyorsan, akár 20-30 generáció alatt alkalmazkodhatnak a kétéltűek (Hettyey és mtsai. 2016), nem genetikailag rögzült védekezés kialakulására vonatkozik, hanem arra, hogy képessé válhatnak az ebihalak az addig nem észlelt ragadozók veszélyforrásként való felismerésére, és ennek nyomán a plasztikus viselkedési válaszok kifejezésére. A ragadozó-felismerő képesség viszonylag gyors mikroevolúciós kialakulása nem mond ellent a védekezésben megfigyelhető plaszticitás meglétének, hiszen mindkét komponens együttes megléte az, ami (feltételezhetően) védelmet nyújt az ebihalaknak. A genetikailag fixálódott védekezés elképzelhető, hogy idővel kialakul, de ez nem feltétlenül történik meg, és minden bizonnyal hosszabb időt vesz igénybe.

- Agrawal AA, Laforsch C, Tollrian R (1999): Transgenerational induction of defences in animals and plants. *Nature*, 401: 60–63.
- Blennerhassett RA, Bell-Anderson K, Shine R, Brown GP (2019): The cost of chemical defence: the impact of toxin depletion on growth and behaviour of cane toads (*Rhinella marina*). *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences*, 286: 20190867.
- Callahan HS, Maughan H, Steiner UK (2008): Phenotypic plasticity, costs of phenotypes, and costs of plasticity. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1133: 44–66.
- Daly JW, Garraffo HM, Myers CW (1997a): The origin of frog skin alkaloids: an enigma. *Pharmaceutical News*, 4: 9–14.
- Daly JW, Padgett WL, Saunders RL, Cover JF Jr (1997b): Absence of tetrodotoxins in a captive-raised riparian frog, *Atelopus varius*. *Toxicon*, 35: 705–709.

- 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.
- 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.
- 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.
- Hettyey A, Üveges B, Mórnicz 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.
- Holenweg Peter AK, Reyer H- U, & Abt Tietje G (2002): Species and sex ratio differences in mixed populations of hybridogenetic water frogs: The influence of pond features. *Écoscience*, 9: 1–11.
- Kishida O, Nishimura K (2006): Flexible architecture of inducible morphological plasticity. *Journal of Animal Ecology*, 75: 705–712.
- Murren CJ, Auld JR, Callahan H, Ghalambor CK, Handelsman CA, Heskell MA, Kingsolver JG, Maclean HJ, Masel J, Maughan H, Pfennig DW, Relyea RA, Seiter S, Snell-Rood E, Steiner UK, Schlichting CD (2015): Constraints on the evolution of phenotypic plasticity: Limits and costs of phenotype and plasticity. *Heredity*, 115: 293–301.
- Peacor SD (2003): Phenotypic modifications to conspecific density arising from predation risk assessment. *Oikos*, 100: 409–415.
- Reading CL, Loman J, Madsen T (1991): Breeding pond fidelity in the common toad, *Bufo bufo*. *Journal of Zoology*, 225: 201–211.
- Robert LL, Matta JF (1984): Aquatic macroinvertebrates in an irregularly flooded salt marsh: Diversity and seasonal variation. *Environmental Entomology*, 13: 1097–1104.
- Scheiner SM, Berrigan D (1998): The genetics of phenotypic plasticity. VIII. The cost of plasticity in *Daphnia pulex*. *Evolution*, 52: 368–378.
- Van Buskirk J, Saxer G (2001): Delayed costs of an induced defense in tadpoles? Morphology, hopping, and development rate at metamorphosis. *Evolution*, 55: 821–829.
- Van Buskirk J, Ferrari M, Kueng D, Näpflin K, Ritter N (2011): Prey risk assessment depends on conspecific density. *Oikos*, 120: 1235–1239.

2. Morfológiai, viselkedési és méregtermelésben megfigyelt védekezés a fejlődési plaszticitás – fenotípusos rugalmasság kontinuumon

A fenotípusos plaszticitás tág és elmosódó határokkal rendelkező fogalom, ami éppen ezért gyakran ad okot vitákra. Piersma és Drent 2003-as cikke, ami megkülönböztette a fejlődési plaszticitást (developmental plasticity) és a fenotípusos rugalmasságot (phenotypic flexibility), javított ezen a helyzeten, és egyben megtermékenyítőleg hatott az elmélet fejlődésére. A fejlődési plaszticitás olyan esetekre vonatkozik, amikor a fenotípus irreverzibilisen megváltozik és környezet-specifikussá válik (például ebihalak farokvitorlája méretének, alakjának, színezetének és szöveti felépítésének változatossága szitakötőlárvák jelenlétének függvényében). A fenotípusos rugalmasság ezzel szemben reverzibilis, gyors változás, ami rövid időn belül vissza is alakulhat majd újra kifejeződhet (extrém példa a prédaállatok viselkedésváltozása, például lefagyása (freezing) ragadozó felbukkanásakor). A fejlődési plaszticitás és a fenotípusos rugalmasság elméletben több szempontból is jól megkülönböztethető (Stager és mtsai. 2025). Mégis, a határ a kettő között nem éles: vannak például fenotípusos változások, amik hosszú távúak, mégis idővel visszaalakulhatnak és végül eltűnhetnek (Burggren 2020), és vannak jellegek, amikben a kettő egyszerre is keveredik

(Beaman és mtsai. 2016). A fejlődési plaszticitás és a fenotípusos rugalmasság ilyen értelemben inkább egy kontinuum két szélső értékének tekinthető, mint két különálló jelenségnek.

Professzor Úr konkrét kérdésére, hogy az általunk vizsgált viselkedési, morfológiai és méregtermelésbeli válaszok hol helyezkednek el a fejlődési plaszticitás – fenotípusos rugalmasság kontinuumon, a válaszom mindezek után az, hogy nehéz megmondani. Egymáshoz képesti helyzetük vélhetően az, hogy a viselkedési válasz háttérében elsősorban fenotípusos rugalmasság áll, a morfológiai válaszok mögött inkább fejlődési plaszticitás, míg a méregtermelés valahol a kettő között helyezkedik el. Ugyanakkor, a viselkedési válasz intenzitását is befolyásolhatja a fejlődési plaszticitás az egyéniség kialakulása nyomán (Urszán és mtsai. 2015), a lárvakor korai szakaszában adott morfológiai válasz akár még átalakulás előtt eltűnhet (Relyea 2003; Kishida és Nishimura 2006; Orizaola és mtsai. 2012), a méregtermelésbeli változások mögött pedig mind gyorsan kialakuló és rövidtávú változásokat (génexpresszióban), mind lassabban kialakuló, hosszabb távon megmaradó morfológiai változásokat feltételezünk (méregmirigyek méretének és/vagy számának növekedése), vagyis véleményem szerint egyik védekezési forma sem ideális példája sem a fejlődési plaszticitásnak, sem a fenotípusos rugalmasságnak, hanem inkább a kontinuum-jelleget illusztrálják.

Beaman J, White C, Seebacher F (2016): Evolution of plasticity: Mechanistic link between development and reversible acclimation. *Trends in Ecology & Evolution*, 31: 237–249.

Burggren WW (2020): Phenotypic switching resulting from developmental plasticity: Fixed or reversible? *Frontiers in Physiology*, 10: 1634.

Kishida O, Nishimura K (2006): Flexible architecture of inducible morphological plasticity. *Journal of Animal Ecology*, 75: 705–712.

Orizaola G, Dahl E, Laurila A (2012): Reversibility of predator-induced plasticity and its effect at a life-history switch point. *Oikos*, 121: 44–52.

Piersma T, Drent J (2003): Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 228–233.

Relyea RA (2003): Predators come and predators go: The reversibility of predator-induced traits. *Ecology*, 84: 1840–1848.

Stager M, Velotta JP, Cheviron ZA, Senner NR (2025): Assessing the evidence for treating developmental plasticity and phenotypic flexibility as different phenomena. *Functional Ecology*, 39: 2949–2961.

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.

3. Fenotípusos plaszticitás evolúcióját leíró elméleti modellek

DeWitt és Scheiner 2004-es könyvében a fenotípusos plaszticitás evolúciójának elméleti modelljeivel foglalkozó felyezet (Berrigan és Scheiner 2004) mindjárt az elején felsorol 56, a fenotípusos plaszticitás evolúcióját leíró elméleti modellt, hozzátevé, hogy ez a lista optimalitás modellből csak egy önkényesen kiválasztott mintát tartalmaz. Vannak optimalitás-modellek, kvantitatív genetikai modellek, gametikus (populációgenetikai) modellek, és újabban szimulációs, biológiai hálózatokon alapuló modellek. Ilyen mennyiséggel és változatossággal nehéz lépést tartani, számomra különösen, mivel a mélyebb megértéshez szükséges matematikai képzettséggel és modellezési gyakorlattal én általában nem rendelkezem. Az elméleti cikkeknek jórészt csupán a szöveges részei (kiindulási feltételezések, levont következtetések) és az eredményeket bemutató ábrák azok, amelyekkel meg tudok birkózni. Az ilyen, felszínes megértésen alapuló modellpredikció-használatnak pedig nem látom sok értelmét, mert könnyen „cherry picking”-é silányulhat, vagy hibás felhasználáshoz, félreértelmezéshez vezethet, ezért kevésbé követem az elméleti irodalmat. Hasonlóképpen nem követem rendszeresen például az ugyancsak releváns, élettannal, vagy populációgenetikával

foglalkozó irodalmat sem, pedig ezen területek eredményeinek ismerete is kutatási területem mélyebb megértését szolgálná, izgalmas multidiszciplináris kutatások alapját képezhetné. Ezen területek irodalmával is csak egy-egy specifikus kérdés/probléma kapcsán találkozom. Más területek kutatóival való együttműködésre nyitott vagyok, de nem vagyok polihisztor, és azt a nézetet osztom, hogy nem is kell feltétlenül mindenkinek erre törekedni, még ha a Nobel díjas kutatók jellemzően hajlanak is erre (Root-Bernstein és Root-Bernstein 2020). (Megjegyzés: Feleségem azt tanácsolta, hogy csak ígérjem meg, hogy majd az akadémiai székfoglalómra alaposan áttekintem az elméleti irodalmat is. Ezt az ígéretet könnyedén teszem.)

De elfogadom, hogy a biológiai folyamatok elméleti hátterének megértéséhez szükséges legalább a releváns modellek következtetéseinek ismerete, ezek predikcióinak biológiai adatokon történő tesztelése előremozdíthatja a tudományterület fejlődését, hisz ennek segítségével jó becslést kaphatunk arra vonatkozóan, hogy mennyire értjük az adott mintázat mögött megbúvó jelentősebb folyamatokat.

Professzor Úr azon konkrét kérdését, hogy milyen modellről tudok, ami a belső állapot és a környezeti változatosság mértékének szerepét írja le a plaszticitás evolúciójában, feltételezem, hogy azért kaptam, mert a környezet prediktabilitásával, mint a plaszticitás evolúcióját meghatározó tényezővel kapcsolatos tényezőről félreérthetően írtam a disszertációban. Arra a fél mondatra gondolok, hogy „This adaptability (mármint a fenotípusos plaszticitás) likely provides a survival advantage in dynamic and unpredictable natural environments...”. Ezt arra értettem, hogy a környezetnek (vagy térben, vagy időben) variábilisnak kell lennie és véletlenszerűen kell változnia, mert ellenkező esetben (pl. életszakaszhoz kapcsolódó, minden generációban ugyanúgy történő változások) fixálódik a (különböző életszakaszokra jellemző, egymástól eltérő) védekezés. Ezzel szemben már a klasszikus optimalitás modellek is hangsúlyozták, hogy a plaszticitás kialakulását gátolhatja a környezet prediktálhatatlansága (Cohen 1968; Kaplan és Cooper 1984; Moran 1992). A látszólagos ellentét azzal oldható fel, hogy utóbbi esetben a prediktálhatóság nem a környezet inherens tulajdonsága, hanem a vizsgált egyed szempontjából értendő: képes-e az egyed időben elég pontosan megjósolni (= prediktálni), hogy amikor ki tudja alakítani a választ, milyen lesz a környezet. Talán szerencsésebb lett volna a disszertáció kérdéses mondatában a prediktálhatatlan kifejezés helyett (annak „fogaltsága” miatt) sztochasztikusan változó környezetről írni. Ettől függetlenül, például Botero és mtsai. (2015) egyed-alapú szimulációs modelljük segítségével azt a következtetést vonták le, hogy (az élőlény szempontjából prediktálható környezetben) fenotípusos rugalmasságot (= „reverzibilis plaszticitást”) várhatunk, ha a környezeti változatosság időskálája rövid, fejlődési plaszticitást (= „irreverzibilis plaszticitást”), ha a környezeti változatosság időskálája közepes, és fixált védekezést (ami evolúciós léptékű időben azért persze változhat, ezért „adaptive tracking”-nek nevezik), ha a környezeti változatosság időskálája hosszú. Fischer és kollégái (2014) elméleti modelljükkel kimutatták, hogy időben variábilis környezetben a plaszticitás kifejeződésének valószínűség változhat az egyedfejlődés során: a fiatal egyedek számára előnyös lehet a fejlődési plaszticitással kapcsolatos döntések elhalasztása amíg elég információt nem gyűjtöttek a (jövőben várható) környezetről, míg az élet vége felé ugyancsak csökken a válaszok megtérülési valószínűsége, ezért már nem éri meg a plasztikus válasz kialakítása.

Professzor Úr másik konkrét kérdése arra vonatkozott, hogy milyen elméleti modellről tudok, ami a költség/nyereség egyenleg plaszticitás-evolúcióra kifejtett hatásával foglalkozik. Van, aki úgy közelíti meg ezt a kérdést, hogy akkor várhatjuk fenotípusos plaszticitás meglétét, ha a fenotípus költsége (= „cost of phenotype”; a mindig kifejeződő védekezés költsége) nagyobb, mint a plaszticitás költsége (= „cost of plasticity”; a plasztikus válaszadás képességének fenntartásából adódó költség; Callahan és mtsai. 2008; Murren és mtsai. 2015). Professzor Úr konkrét kérdését pontosabban megközelítve például Lively (1986) szerint akkor várjuk a plaszticitás meglétét, ha a plaszticitás költsége (vagy a költség-nyereség egyenleg)

közepes. Ha akár kicsi, akár nagy a plaszticitás költsége akkor Lively modellje alapján azt várjuk, hogy fixálódik a védekezés.

- Berrigan D, Scheiner SM (2004): Modeling the evolution of phenotypic plasticity. In: Phenotypic plasticity: Functional and conceptual approaches (DeWitt TJ, Scheiner SM, eds.), pp. 82-97. Oxford University Press, UK.
- Botero CA, Weissing FJ, Wright J, Rubenstein DR (2015): Evolutionary tipping points in the capacity to adapt to environmental change. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 112: 184–189.
- Callahan HS, Maughan H, Steiner UK (2008): Phenotypic plasticity, costs of phenotypes, and costs of plasticity. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1133: 44–66.
- Cohen D. (1968): A general model of optimal reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Ecology*, 56: 209–228.
- Fischer B, van Doorn GS, Dieckmann U, Taborsky B (2014): The evolution of age-dependent plasticity. *American Naturalist*, 183: 108–125.
- Kaplan RH, Cooper WS (1984): The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: an application of the „adaptive coin-flipping” principle. *American Naturalist*, 123: 393–410.
- Lively CM (1986): Canalization versus developmental conversion in a spatially variable environment. *American Naturalist*, 128: 561–572.
- Moran NA (1992): The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *American Naturalist*, 139: 971–989.
- Murren CJ, Auld JR, Callahan H, Ghalambor CK, Handelsman CA, Heskell MA, Kingsolver JG, Maclean HJ, Masel J, Maughan H, Pfennig DW, Relyea RA, Seiter S, Snell-Rood E, Steiner UK, Schlichting CD (2015): Constraints on the evolution of phenotypic plasticity: Limits and costs of phenotype and plasticity. *Heredity*, 115: 293–301.
- Root-Bernstein R, Root-Bernstein M (2020): A statistical study of intra-domain and trans-domain polymathy among Nobel laureates. *Creativity Research Journal*, 32: 93–112.

Reakciók az „Apróságok”-ra

1. Igen, ez egy zavaró elírás, elnézést. Helyesen úgy hangzik, hogy „Phenotypic plasticity is the ability of a given genotype to produce alternative phenotypes”.
2. Ebben a bekezdésben azt tartottam fontosnak általánosságban megírni, hogy a ragadozó-felismeréssel és az indukált védekezéssel foglalkozó vizsgálatokban leggyakrabban alkalmazott, így a mi vizsgálatainkban is visszatérően használt, két módszertani megközelítésnek mi az előnye és mi a hátránya, és hogy miért különösen jó mindkét módszert egyszerre alkalmazni. Igaza lehet Professzor Úrnak, szerencsésebb lett volna ezt nem ide, az 1.2-es cím alá („Predator recognition and the underlying sources of information”) tenni, de jobb helyet nem találtam ennek az információnak, ahhoz pedig túl rövidnek gondoltam a vonatkozó bekezdést, hogy egy külön alcím alá rendezve szerepeltessem.
3. Nem biztos, hogy értem, mire céloz Professzor Úr annak kapcsán, hogy „In some species already tadpoles produce these toxins”. Az ebihalak bőre még nem rendelkezik összetett méregmirigyekkel, amilyen például az átalakult varangyok fültömirigye, és a méreg nagy részének termeléséért felel. Például egy cukornád varangyokon (*Rhinella marina*, régebben *Bufo marinus*) végzett részletes vizsgálatban azt találták (Hayes és mtsai. 2009), hogy bár az ivarérett és juvenilis állatok erősen mérgezőek, az ebihalak nem képesek méregtermelésre. A lárvák csak az anyaállat által a petékbe elraktározott mérgeket tartalmazzák. Önálló

méregtermelésük csak az átalakulás után indul be. Ezen információ birtokában vizsgálataink kezdetén nem tudtuk, hogy a cukornád varangy-rokon barna varangy ebihalak vajon képesek-e a méregtermelésre, ezért fogalmaztam így a szövegben.

Hayes RA, Crossland MR, Hagman M, Capon RJ, Shine R (2009): Ontogenetic variation in the chemical defences of cane toads (*Bufo marinus*): toxin profiles and effects on predators. *Journal of Chemical Ecology*, 35: 391–399.

4. Igen, ezek a fajnevek, tévesen, az első említésükkor szerepelnek rövidítve, és a második említéskor írtam ki őket. Ennek oka, hogy a cikkek sorrendjén a disszertáció írása alatt változtattam, így cserélt helyet a két első cikk, de a fajnevek írásmódját már elfelejtettem ennek megfelelően átírni. Ezért is elnézést kérek.

Budapest, 2026. 08. 23.



Hettyey Attila