

Válaszok Rózsa Lajos opponensi kérdéseire

Örömmel vettem tudomásul, hogy Rózsa Lajos Professzor Úr lesz az egyik opponens, mert mindig nagyra becsültem éleslátását, találékonyságát és eredetiségét. Köszönöm, hogy elolvasta akadémiai doktori disszertációmát és megint bírálta a munkámat. Megint, hiszen már a PhD-disszertációmnak is egyik bírálója volt, így tudományos életpályám elején, és mostani csúcspontján egyaránt segítette munkájával az előmeneteletem. Köszönöm szépen Professzor Úrnak az eredményeinket elismerő szavait is. Örömmel olvasom ki belőle, hogy a disszertáció tudományos értékét az akadémiai doktori cím elnyeréséhez megfelelőnek ítéli.

Válasz a felvetésre

Rózsa Professzor Úr bírálatában megtisztelő módon felveti, hogy a ragadozóellenes védekezés kialakulásában szerepet játszó kémiai jelek egységes és pontos terminológiájára tett javaslatunk több figyelmet érdemelt volna a széles tudományos közösség részéről, és sajnálatos, hogy az erre vonatkozó rész széttörölve, és részben a cikk végére, eldugott helyre került. Valóban jobb lett volna, ha a mi szándékunknak is megfelelően a vonatkozó szövegrész nem a köszönetnyilvánítás utánra, egy Appendixbe, hanem valódi szövegdobozként a Table 1-el együtt a szövegtörzsbe került volna. Ilyen formátumban küldtük el a folyóirathoz a kézirat végső verzióját, és a szerkesztő így is hagyta jóvá, vagyis, ahogy Professzor Úr is feltételezi, valóban a tördelők tördelték szét a kézirat ezen, egybetartozó részét. Sajnos a proof átnézésakor ezt már egyikőnk sem vette észre (vagy komolyan), így magunk is hozzájárultunk a hibás végső megjelenéshez. Hogy ez milyen mértékben akadályozta a javasolt nevezéktan széles körű elterjedését, nehéz megítélni. Én egyebek mellett az angolszász pongyolaságot vélem a fő oknak; a poroszos célratörő pontosság, ha kicsit is nyakatekert, nehezen üti át az angol nyelv eleganciát és könnyedséget előtérbe helyező páncélját. Emiatt, és mert időközben már más területen dolgozom, nem tervezem a jövőben ezt a javaslatot bővebben kidolgozni és publikálni.

Válaszok a kérdésekre

1.) „*Lower animals*” kifejezés használata

Professzor Úr érvei nyomán megfogadom a tanácsát, a „lower animals” kifejezést a jövőben kerülni fogom. Helyette az „invertebrates” megnevezés a legtöbb esetben megfelelő lesz.

2.) *Ragadozó-veszélyesség meghatározásának vitatható volta*

Rózsa Professzor Úr felvetette, hogy az 1. és 7. vizsgálatunkban (Hettyey és mtsai. 2011; Hettyey és mtsai. 2019) használt ragadozófajok veszélyességi sorrendjének meghatározása pusztán a kísérletes körülmények között megkérdőjelezhető, és hogy egy ilyen sorrend felállításakor jobban figyelembe kellene venni a ragadozók előfordulási gyakoriságát és abundanciáját. A felvetés logikus, hiszen az indukált védekezés intenzitása koevolúció során alakul ki, azt az adott ragadozófaj által kifejtett szelekció ereje határozza meg (legalábbis a préda ragadozófaj-felismerő képességének meglétét feltételezve). Egy ragadozófaj által kifejtett szelekció erejét pedig döntően befolyásolhatja a tömegessége. Azonban a ragadozók veszélyességét sok tényező alakítja. Ezek között vannak a fajra jellemző, legalább részben állandónak tekinthető tulajdonságok (pl.: táplálékigény, táplálékspecializáltság, ragadozási hatékonyság, egy adott ragadozó - préda viszonylatban a koevolúciós múlt), valamint időben és térben jellemzően változó tulajdonságok is (pl.: ragadozó éhségszintje, ragadozó és préda abszolút és relatív denzitása, ragadozó aktuális keresőképe, élőhely térbeli heterogenitása). Éppen ezért nehéz egyértelműen és általános érvénnyel meghatározni ragadozófajok között veszélyességi sorrendet, még egy-egy prédafajra vonatkoztatva is. Mégis, mindezek a

jellemzők összesen kiadhatnak olyan mértékű különbségeket, hogy felállítható lehet egy egyértelmű veszélyességi sorrend a ragadozók között. Az 1. kísérletben például egy pióca, egy vízikorpió, egy nagyszitakötő lárvája és a pettyes göte szerepelt, mint ragadozó. Esetükben az előbbi két ragadozó csak a fiatal ebihalakat volt képes (hasonló hatékonysággal) predálni, utóbbi két ragadozó mindvégig fogyasztott ebihalakat (ugyancsak egymáshoz hasonló mértékben) és kezdetben is nagyobb mértékben, így ebben az esetben, legalábbis véleményünk szerint, egyértelmű a ragadozófaj-párok közötti, veszélyességbeli különbség. Megfigyeléseim szerint az 1. kísérletben használt ragadozók mindegyike előfordul a kísérletben használt ebihalak gyűjtési helyén és a környező kisvizekben. A 7. kísérletben merőben más volt a kísérleti beállítás, hiszen ott egyéb megfontolásból olyan kételtű-populációkból származó ebihalak indukált védekezését is vizsgáltuk, amelyek a legveszélyesebb ragadozónak tartott halaktól mentes kisvizekből származtak. Minket is meglepő módon a származási hely halmentes, vagy halakkal teli volta nem határozta meg az ebihalak reakciójának intenzitását, amit mi úgy értelmeztünk, hogy még az adott ragadozó faj lokális jelenléte vagy hiánya sem írja feltétlenül felül a halak (legalábbis a metapopulációs hálózat egyes pontjain kifejtett) elsöprő szelekciós erejét.

A ragadozók tömegességi viszonyairól nincs pontos információnk, és ez egy általánosan jellemző probléma. Fel lehetne mérni az élőhely ragadozófaunájának mennyiségi viszonyait, ahogyan azt tettük is egy másik vizsgálatunkban (Bókony és mtsai. 2016), de ez egy igen munkaigényes feladat, amit ráadásul több éven keresztül végezve lenne igazán értelme elvégezni. További nehézség, hogy az egyes ragadozófajokhoz köthető predációs veszély és a ragadozó abundanciája között nem lineáris a kapcsolat (pl.: Ramos és Van Buskirk 2011), a különböző fajhoz tartozó ragadozók egymás hatékonyságát is befolyásolják (pl.: Davenport és Chalcraft 2013), és a környezeti változók állapota (pl. térbeli komplexitás, hőmérséklet, prédadenzitás) is különbözőképpen hathat az egyes ragadozókhoz köthető predációs veszélyre, így nehéz lenne az egyes ragadozófajok tömegességéből egyértelmű következtetéseket levonni. Végül, de nem utolsó sorban, mindenképpen meg kellene határozni a ragadozófaj egyedeinek veszélyességét is valami olyasmi megközelítéssel, ahogyan azt mi tettük, hiszen egy tömeges, de az adott kételtűfaj egyedeivel csak kivételes esetekben táplálkozó ragadozófaj által kifejtett szelekció jóval gyengébb is lehet egy kis abundanciájú, de a prédafaj egyedeivel nagy mennyiségben táplálkozó ragadozófaj okozta szelekciónál.

- 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.
- Davenport JM, Cahlcraft DR (2013): Nonconsumptive effects in a multiple predator system reduce the foraging efficiency of a keystone predator. *Ecology and Evolution*, 3: 3063–3072.
- 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, 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.
- Ramos O, Van Buskirk J (2012): Non-interactive multiple predator effects on tadpole survival. *Oecologia*, 169: 535–539.

3.) Kannibalizmus szerepe és esetleges indukálhatósága

A kannibalizmus kételtű lárvák körében valóban több fajt esetében (pl.: ásóbékáknál, levelibékáknál, varangyoknál, tehát széles taxonómiai spektrumon) ismert jelenség; indukálhatja a táplálékhiány, a vízszintcsökkenés és a denzitás megnövekedése, így valóban elképzelhető, hogy nagy predációs veszély esetén is megjelenhet. Ugyanakkor a szakirodalom szerint egészséges ebihalak között akkor fordul csak elő, ha nagy testméretbeli különbségek vannak köztük (pl.: Petranka és Thomas 1995). Mivel az általunk vizsgált erdei béka ún. „explosive breeder”, vagyis robbanásszerű, rövid időtartamra koncentrált a szaporodása, valószínűleg nem alakulnak ki akkora testméretbeli különbségek, amik a kannibalizmust lehetővé tennék. Ennek megfelelően, bár arra vonatkozó anekdotikus adatok vannak, hogy elpusztult fajtársaikat elfogyasztják, nem írtak le az erdei béka ebihalak esetében kannibalizmust olyan értelemben, hogy egyedei megtámadták volna egészséges fajtársaikat.

Petranka JW, Thomas DAG (1995): Explosive breeding reduces egg and tadpole cannibalism in the wood frog, *Rana sylvatica*. *Animal Behaviour*, 50: 731–739.

4.) Veszélyesség és válasz-intenzitás közötti kapcsolat általánosíthatóságának túlértékelése

Igaza van Professzor Úrnak abban, hogy bár a ragadozók „veszélyessége” és az ebihalak védekezésének intenzitása között az 1. és a 7. vizsgálatunkban (Hettyey és mtsai. 2011; Hettyey és mtsai. 2019) összefüggés mutatkozott, lévén hogy csak 4 ill. 3 ragadozófaj szerepelt a vizsgálatainkban, a veszélyesség és a válasz-intenzitás között mutatkozó kapcsolat csak mint korábbi vizsgálatok eredményeivel egybevágó (pl.: Teplitsky és mtsai. 2004), és további vizsgálatokat igénylő hipotézisként értékelendő. A kísérletekben résztvevő fajok (gerinctelenek és gerincesek) a veszélyesség mellett sok más tulajdonságban is különböznek, és a kis mintaszámok miatt véletlenszerűen is könnyen kialakulhatott a megfigyelt összefüggés. Elég információ elérhető már az irodalomban ahhoz, hogy filogenetikus kontrollt alkalmazó komparatív vizsgálattal elemezhető legyen a ragadozók veszélyessége és a prédaállatok válaszában intenzitása közötti összefüggés, és ezt érdemes is lenne elvégezni, mivel az egyetlen összefoglaló mű (review), amit a témában találtam (Scherer és Smee 2016), kvalitatív, és nem is a ragadozók veszélyességére koncentrált.

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, 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.

Scherer AE, Smee DL (2016): A review of predator diet effects on prey defensive responses. *Chemoecology*, 26: 83–100.

Teplitsky C, Plenet S, Joly P (2004): Hierarchical responses of tadpoles to multiple predators. *Ecology*, 85: 2888–2894.

5.) Miért nem alakult ki a varangy ebihalaknál aposzematizmus?

Vannak olyan vizsgálatok, amik felvetették egyes kételtűfajok lárváinak feltűnő színezete és méregtartalma közötti evolúciós kapcsolat meglétét, de az aposzematizmus meglétét ebihalak esetében még nem bizonyították (Toledo és Haddad 2009; Thibaudeau és Altig 2012). Az aposzematikus színezet alatt általában látványos, élénk színezetet értünk, de egy friss vizsgálat szerint (Abreu és São-Pedro 2024) a varangy ebihalak homogén sötét színezete értelmezhető aposzematikus védekezésként, különösen hogy a varangy ebihalak gyakran aggregálódnak,

vagy legalábbis lokálisan nagy denzitáson fordulnak elő, ami segítheti az aposzematizmus evolúciós kialakulását. Abreu és São-Pedro (2024) elmélete csábító, vizsgálatukban azt mutatták ki, hogy a világos háttérrel erős kontrasztban álló fekete ebihalmodellekre kevesebb támadás érkezett vizuálisan kereső madaraktól, mint a szürkékre, vagy a barnákra. Bár ez a kísérlet nem bizonyítja az aposzematizmus meglétét, összhangban van vele.

Érdekes lenne megvizsgálni, hogy az „aranyhalak”, vagyis az olyan, ritkán, de kísérleteinkben rendszeresen előforduló barna varangy ebihalak, amelyek az általánosan jellemző homogén sötét színezet helyett világos, aranyszínű rejtőszínezetben pompáznak, milyen mortalitást szenvednek különféle ragadozók jelenlétében, milyen a méregtartalmuk, és a ragadozók elkerülik-e legalább a második, harmadik találkozáskor az ilyen (és a fekete) ebihalakat alternatív táplálék jelenlétében, vagyis kialakul-e tanult elkerülés, és ezt segíti-e a sötét színezet.

A varangyok mérgei ugyanakkor nem minden ragadozófaj ellen védenek, egyrészt mert élettani hatásaik, úgy tűnik, függnék a ragadozók taxonómiai hovatartozásától (Gunzburger és Travis 2005), másrészt mert bizonyos ragadozók táplálékfelvételi módja minimalizálja a felvett méreg mennyiségét (Manteifel és Reshetnikov 2002). Gondoljunk csak a hanyattúszó poloskára, a szegélyes csíkbogár lárváira, vagy a víz alatt vadászó pókokra, amelyek emésztőnedveket juttatnak az állatok belsejébe, majd kiszívják a megemésztett szöveteket, így elkerülve a méreg nagy részét tartalmazó bőr elfogyasztását. Ha ezek a kisvizekben mindenütt jelenlévő, vizuálisan kereső ragadozók érzéketlenek a méregre, nehezen evolválódhat a figyelemfelkeltő színezet. A barna varangy ebihalak esetében talán ezért alakult ki egy ilyen átmeneti, a többi faj ebihalainak rejtőszínezetétől különböző, de mégsem látványos színezet.

Abreu JLP, São-Pedro VA (2024): Experimental evidence of aposematic signal in black tadpoles. *Behavioural Processes*, 223: 105124.

Gunzburger MS, Travis J (2005): Critical literature review of the evidence for unpalatability of amphibian eggs and larvae. *Journal of Herpetology*, 39: 547–571.

Manteifel YB, Reshetnikov AN (2002): Avoidance of noxious tadpole prey by fish and invertebrate predators: Adaptivity of a chemical defence may depend on predator feeding habits. *Archiv für Hydrobiologie*, 153: 657–668.

Thibaudeau G, Altig R (2012): Coloration of Anuran Tadpoles (Amphibia): Development, Dynamics, Function, and Hypotheses. *International Scholarly Research Notices*, 2012: 725203.

Toledo LF, Haddad CFB (2009): Colors and some morphological traits as defensive mechanisms in anurans. *International Journal of Zoology*, 2009: 910892.

Budapest, 2026. 08. 23.



Hettyey Attila