

dc_892_14

Fajon belüli adaptív változatosság: vizsgálatok a fenotípustól a genotípusig

Doktori értekezés tézisei

Magyar Tudományos Akadémia

Herczeg Gábor

Eötvös Loránd Tudományegyetem

Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék

Budapest

2014

Bevezetés

Az egyedek közötti adaptív fenotípusos változatosság ultimális és proximális okainak feltárása az evolúciós ökológia fő feladata. A legtöbb vizsgálat fajok vagy magasabb taxonómiai szintek közötti, a leszármazási viszonyokat is figyelembe vevő összehasonlításokon alapul, vagy a másik végletet képviselve, egy populáción belül veszi górcső alá a változatosságot, annak genetikai meghatározottságát, és a változatosságra ható szelekciós erőket. Bár mindkét megközelítés kiváló és szükséges, méltánytalanul háttérbe szorítják a fajon belüli, populációk közötti összehasonlításokat, melyek mindkét előbb tárgyalt megközelítés előnyeit magukban hordozzák. Ezen vizsgálatok egyszerre nyújtanak lehetőséget a különböző környezeti tényezőkhez való alkalmazkodás vizsgálatára, úgy, hogy a vizsgált populációk nagy valószínűséggel az adaptációkat kiváltó környezetükben találhatóak meg, valamint az egyedi szinten értelmezett genetikai háttér és a szelekciós erők figyelembevételére.

Gyakran megfigyelhető probléma, hogy a kutatók egyes fontos, vagy fontosnak ítélt tulajdonságokat a többi tulajdonság figyelembe vétele nélkül vizsgálják, holott a különböző tulajdonságok között genetikai korrelációk állhatnak fent, és a rátermettséget is egymás függvényében befolyásolhatják, tehát egyes kiragadott tulajdonságoknál megfigyelt mintázatok alapján könnyen vonhatunk le téves evolúciós következtetést. A fenotípusos tulajdonságoknak nem csak az aktuális kifejezettsége (pl. mennyire melanisztikus az adott egyed), hanem a változó környezet által indukált plaszticitása (pl. az adott egyed színezete mennyire változókéony) is komoly hatással bír a rátermettségre. Ennek dacára, keveset tudunk a fenotipikus plaszticitás populációs különbségeiről.

A dolgozatomban összefoglalt kutatásaim közös célja, hogy a fajon belüli populációs különbségeket a fenotipikus tulajdonságok lehető legszélesebb spektrumán vizsgálja. Modellfajul a kilenctüskés pikót (*Pungitius pungitus*) választottam. Ez a kistermetű csontoshal holarktikus elterjedéssel bír, és unikum az általa benépesített élőhelyek sokféleségét illetően. Megtalálható tengerek partvidékein, nagy tavakban, kisebb-nagyobb folyókban és patakokban, és képes tartósan fennmaradni izolált kis tavakban (felszín > 5 ha) egyedüli halfajként. Közeli rokona a háromtüskés pikónak

(*Gasterosteus aculeatus*) ami napjainkra egy evolúciós szupermodellé nőtte ki magát, és így a kilenctüskés pikóra közvetlenül vagy kisebb módosításokkal alkalmazható módszerek (a mesterséges szaporítástól a genomikáig) egész tárháza állt a rendelkezésemre. Munkahipotézisem a következő volt: az izolált kis tavakban egyetlen halfajként előforduló pikók esetében a predációs nyomás (ezek a kis tavak halevő madarokat is csak minimális mértékben vonzanak) és az interspecifikus kompetíció egyaránt minimális, és így az intraspecifikus kompetícióban elért siker a rátermettség kulcsa. Ezért egy kompetitív fenotípus ismételt független evolúcióját prediktáltam az izolált kis tavi populációkban. A feltételezett fenotípust (a gazdag halközösséggel bíró populációkhoz hasonlítva) többek között redukált ragadozó-ellenes védelmi struktúrák, a lehető legnagyobb testméret és fekunditás, fokozott kockázatvállalás és agresszió, valamint a ragadozó-indukálta plaszticitás redukciója jellemezte.

A munka három főbb lépcsőben zajlott: (i) a populációk közötti fenotípusos változatosság felmérése, (ii) a változatosságot mutató tulajdonságok plaszticitásának populációs összehasonlítása és (iii) a változatosságot mutató tulajdonságok genetikai hátterének feltárása. A főbb tudományos eredményeket és megvitatásukat is ebben a felosztásban ismertetem.

1. Populációs különbségek

1.1 Morfológia

A pikófélék morfológiai változatossága extrém méreteket ölthet. A vizsgálatok túlnyomó része a háromtüskés pikón zajlott és két fő irányt vett: az elmúlt évtizedekben részletesen feltárták a csontos védelmi struktúrák és a testalak változatosságát az ősi (tengeri pelagikus) és a leszármazott (édesvízi bentikus) populációk között. A tengeri pelagikus forma hosszú tüskéket és egy teljes sor nagy oldalpajzsot visel, mivel a nyílt vízben a passzív védelem a fő a ragadozók ellen. A tengeri pikók alakja hosszúkás, hosszú faroknyéllel, ami a lassú de hosszútávú úszáshoz optimális. Az édesvízi bentikus formára ezzel szemben a redukált, egyes esetekben teljesen elvesztett, csontos védelmi struktúrák és a mély, robosztus testalak

rövid faroknyéllel a jellemző. Az evolúciós változás könnyen interpretálható. A bentikus életmódnál a ragadozók ellen a búvóhelyhasználat a fő stratégia, amihez a gyors megindulás, rövid távú gyors úszás és fordulékonyosság a fontos. Ehhez a testalak változása és az oldalpajzsok számának csökkenése egyaránt hozzájárul. A csontos védelmi struktúrák redukciójához hozzájárulhatnak még az édesvíz alacsony ionkoncentrációi, amik megnövelik a csontképzés költségét. A kilenctüskés pikónál csak szórványos megfigyelések voltak a tüskék redukciójáról, átfogó morfológiai analízist mi adtunk elsőként.

Az eredményeink megfeleltek a várakozásainknak; az izolált kis tavi kilenctüskés pikók csontos védelmi struktúrái redukáltak voltak, a testalakjuk pedig a bentikus formát mutatta a tengeri és nagy tavi fajtársaikhoz képest. Az evolúciós változást több, egymástól független esetben is megfigyeltük. Figyelembe véve, hogy a háromtüskés pikó esetében már a változások mögött álló gének egy része is ismert, a két pikófaj (több mint 10 millió éve váltak szét) egy kiváló modell a konvergens és paralel evolúció vizsgálatához.

Ivari dimorfizmust is megfigyeltünk. A hím – nőstény szétválás kísértetiesen hasonlított a tenger – kis tó szétváláshoz. erre két, nem kizárólagos magyarázat is van: (i) a szaporodási időszakban a hímek bentikus, a nőstények pedig inkább pelagikus életformát mutatnak, és (ii) a különböző morfológiai tulajdonságok között erős genetikai korreláció van, és így eltérő szelekciós erők is eredményezhetnek hasonló fenotípusos változást.

1.2 Életmenet

A ragadozók jelenlétének/hiányának hatása az életmenetre többféle lehet. A méret-limitált ragadozók gyakran a préda gyors növekedése és óriás mérete irányába szelektálnak, hiszen ebben az esetben a zsákmányállat egy bizonyos méret elérése után biztonságba kerül. A zsákmányfaj potenciális mérettartományán belül nem limitált ragadozók esetében viszont az általános aktivitás csökkentése az előnyös, ami nem kedvez a gyors növekedésnek, sőt, a méret által nem limitált ragadozók gyakran aktívan keresik a nagyobb méretű zsákmányt. A növekedési stratégiáktól gyakran

nehezen választható el az ivarérés korának változatossága, ami szintén fontos rátermettséget befolyásoló életmenet komponens. Az esetek túlnyomó részében a lehető legkorábbi ivarérés az előnyös, mert már egy sikeres szaporodási esemény is csak a populáció egy (gyakran kis) részére jellemző ragadozók jelenlétében. Mindazonáltal a jelen szaporodási siker negatív kapcsolata a túléléssel vagy a jövőbeli szaporodási sikerrel speciális körülmények között okozhatja az ivarérés idejének kitolódását. Erre a jelenségre azonban nagyon kevés példa van. Feltételezésünk szerint az unikális izolált kis tavi kilenctüskés pikó populációk éppen egy ilyen speciális helyzetben vannak, ahol a rátermettség kulcsa az intraspecifikus kompetíció, a ragadozók okozta szelektív erők és az interspecifikus versenytársak okozta kényszerek pedig minimálisak.

A természetes populációkból és laborkísérletekből származó eredmények ismét csak megfeleltek a predikcióinknak. Az izolált kis tavakban élő kilenctüskés pikók testmérete és életkora a többi pikóénak több mint kétszerese volt, az óriás méret érdekében a növekedési időszak és az ivarérettség kora egyaránt kitolódott, és a kis tavi pikók minden energiát a növekedésükbe fektettek minimális energiaraktározás mellett. Az ivari méretdimorfizmus analízise a nőstények fontosságát erősítette meg a populációk közötti szétválasztó evolúcióban, ami feltehetően a fekunditásra ható szelektív erőkön keresztül valósult meg (a kis tavi óriás nőstények fekunditása 2-3-szor is nagyobb volt a tengeri fajtársaikénál). Mivel a populációs szétválások a vizsgált tulajdonságokban egyértelmű habitat-függést mutattak, és a mintázatokat laborgenerációkban is meg tudtuk figyelni, valószínűsíthető a természetes szelekció szerepe.

1.3 Agy és érzékszervek

Az agy evolúciójának vizsgálata hosszú múltra tekint vissza. A terület főként két megközelítést alkalmaz: egyrészt a fajok közötti törzsfajlásra korrigált összehasonlításokat, másrészt a fenotipikus plaszticitás (környezeti változatosságra adott egyedfejlődési válasz) kísérletes vizsgálatát. A két terület együttesen számtalan agyméretet és –struktúrát befolyásoló tényezőt tárt fel, de a különböző élőhelyekhez alkalmazkodott populációk összehasonlításán alapuló mikroevolúciós vizsgálatok

gyakorlatilag hiányoztak. Az mindenesetre széles körben elfogadott, hogy az idegszövet magas költsége miatt a relatíve nagyobb agy, vagy agyterület az agynak, vagy az adott területnek a fontosságát jelzi.

Az eltérő környezetekhez való alkalmazkodásban kiemelt szerepe lehet az érzékszervek evolúciójának. Az érzékszervek változatosságának vizsgálatában is a fajok közötti összehasonlítások a tipikusak. Bár találhatunk fajon belüli összehasonlításokat is, ezeknél nagyon ritka a kontrollált kísérletek alkalmazása, márpedig a közvetlenül a természetből gyűjtött minták esetén az evolúciós (genetikai háttérű) és plaztikus hatások nem szétválaszthatóak.

Az általunk vizsgált kilenctüskés pikó rendszer, ahol mind a biotikus (halközösség), mind az abiotikus (strukturális komplexitás) környezet drasztikusan eltér populációk között, kiváló modell az és az érzékszervek mikroevolúciós vizsgálataihoz. Tekintetbe véve e vizsgálatok pionír mivoltát és a vizsgált tulajdonságok bonyolultságát, konkrét predikciókat nem formáltunk. A genetikailag meghatározott populációs különbségek bizonyítása a területen már önmagában is áttörésnek tekinthető. Általánosságban a végletesen leegyszerűsödött biotikus és abiotikus környezetet reprezentáló izolált kis tavi populációknál az agy és az érzékszervek valamiféle redukcióját vártuk.

A laborkísérlet eredményei szerint habitat-függő populációs szétválást találtunk a *telencephalon* és a *bulbus olfactorius* esetében, (tenger > kis tó) illetve habitat-független populációs szétválást az agyméretnél és a *cerebellum*-nál. A habitat-függő mintázatok a természetes szelekció szerepét jelzik. Halaknál a *telencephalon* főleg a különböző tanulási folyamatok központja, a *bulbus olfactorius* pedig a szaglóközpont. Az izolált kis tavakban ahol a kilenctüskés pikó az egyetlen halfaj, és a strukturális komplexitás is minimális (néhány bedőlt faág, pár kő, minimális növényzet) feltehetőleg kevésbé befolyásolta a rátermettséget a tanulási képesség vagy a szaglás, mint a tenger parti régióiban ahol homokos, kőszórásos, nádasos mikroélőhelyek váltakoznak, rengeteg a szimpatikus halfaj, és a szaporodási időszakban migráció is megfigyelhető. Érdekes módon, a természetből gyűjtött minta és a kontrollált laborkísérletből származó minta között nem találtunk teljes egyezést. Ez is sejteti,

hogy mekkora elővigyázatosságot igényel a korrekt evolúciós interpretáció, és egyben rámutat a természetben megfigyelt eltérések genetikai háttere feltárásának fontosságára.

Meglehetősen erős ivari dimorfizmust is találtunk: a hímek relatíve nagyobb agyat, *telencephalon*-t, *cerebellum*-ot és *hypothalamus*-t fejlesztettek, mint a nőstények. Egy kurrens elképzelés szerint a szaporodási viselkedésbe többet fektető ivarnak jobb kognitív képességekre, és következésképpen fejlettebb központi idegrendszerre van szüksége. A kilenctüskés pikónál a hím territóriumot foglal és őriz, fészket épít, násztáncsal csalogatja a nőstényeket, tisztítja-forgatja az ikrát és végül gondozza az elúszó ivadékot. Ennek fényében nem meglepő, hogy a hímeknek az agya és több agyterülete is jobban fejlett, mint a nőstényeknek, akik számára a fő szaporodási befektetést az ikratermelés jelenti.

Az érzékszervek tekintetében kevésbé világosak az eredményeink. A komplex mechanoreceptoros oldalvonalszerv egyes elemeinél habitat-függő populációs szétválást (kevesebb neuromaszt a kis tavi populációkban) detektáltunk, ahol a kvantitatív genetikai változatosság meghaladta a neutrális genetikai változatosságot, bizonyítva a szétválasztó természetes szelekció szerepét. A színlátás vizsgálatokor szisztematikus eltérést találtunk a tengeri és édesvízi populációk fényelnyelési maximumában (a várakozásainkkal ellentétes irányban). Az opszin gén szekvenciáiban csak két szinonim mutációt találtunk, tehát a színlátásbeli eltéréseket csak az opszinhez kapcsolt kromofórok okozhatták. A kromofór-alapú hangolás lényege a két kromofór-típus arányának változtatása (ontogenetikus plaszticitás). A két kromofór-típus arányának változása a mi esetünkben egybeesett a fényelnyelési maximumok változásával, mintegy magyarázva azt. Ráadásul az egyik csoportnál eltért a két kromofór-típus aránya a csapok és pálcikák között, a másikon pedig nem, elsőként bizonyítva szelektív kromofór feldolgozást a különböző receptorokban. Összességében az érzékszerveknél talált mintázatok esetében pontos ok-okozati összefüggéseket még nem tudunk levonni, de a mintázatok habitat-függése adaptív hátteret sejtet, ami biztató a jövőbeli vizsgálatokra nézve.

1.4 Viselkedés

A ragadozók nyilvánvalóan befolyásolják a zsákmányuk viselkedését. Magas és alacsony predációs nyomással jellemezhető populációk vizsgálatával ellentétes eredmények láttak napvilágot. A legtöbb esetben a magas predációs nyomás alatti populációk egyedei egy általános „bátorság” tengelyen alacsonyabb értékeket mutatnak, azaz csökkent aktivitás, agresszió és kockázatvállalás jellemzi őket. Ez a mintázat evidensnek látszik, ha sok a ragadozó, akkor a csökkent viselkedési aktivitás segíti a túlélést. Érdekes módon az ellenkezőjére is van példa, itt a ragadozókhöz alkalmazkodott populációk egyedei bátrabbak. A kutatók magyarázata szerint az ilyen populációkban nagyobb bátorságra van szükség az alap viselkedési funkciók fenntartásához.

A kis tavi kilenctüskés pikók esetében ahol a ragadozók hiánya óriás testméretet és az ennek eléréséhez szükséges növekedési stratégiát eredményezett, megnövekedett bátorságot feltételeztünk. Tengeri és kis tavi populációk laborgenerációinak vizsgálata ezt a feltételezést alátámasztotta. Az aktivitás, kockázatvállalás és agresszió vizsgálata alapján a kis tavi pikók egyöntetűen bátrabbak voltak, mint a tengeri fajtársaik. A populációs szétválás habitat-függése ismét a természetes szelekció szerepét támogatja a mintázat létrejöttében.

1.5 Fejlődési stabilitás

A bilaterális aszimmetriának három fő típusa van: direkcionális aszimmetria (az egyik oldal szisztematikusan nagyobb), antiszimmetria (valamelyik oldal nagyobb) és a fluktuáló aszimmetria (FA; véletlenszerű eltérések a tökéletes szimmetriától). Az első kettő általában szelekció eredménye, azaz előnyös, míg a FA a fejlődés zavarainak eredménye, azaz előnytelen. Az FA-t gyakran használták a fejlődés alatti stressz mérőszámának, ám napjainkra a használhatósága megkérdőjeleződött. Véleményem szerint az FA egy jó index, ha mind a becslésénél, mind az analízisének kikerüljük a buktatókat. Egy populáció átlagos FA szintjét azonban a stresszen kívül befolyásolhatja az aszimmetrikus egyedek ellen ható szelekció erejének változatossága is. Például a ragadozók okozta szelekció populációs különbségei direkt

módon befolyásolhatják a populációban megfigyelhető átlagos FA-t. Ezt a hipotézist még nem tesztelték.

Az általunk vizsgált kilencütűs pikó populációk tulajdonságai (ragadozó hal jelenlét/hiány), és a pikók nagyszámú könnyen számolható bilaterális karaktere remek lehetőséget nyújtottak az elmélet tesztelésére. A vizsgálatba vont tulajdonságok (oldalvonalszerv 11 eleme és az oldalpajzsok) kapcsolata a ragadozók elleni védekezés sikerével egyértelmű, ezért a ragadozók szelekciós ereje e képletek szimmetrikus fejlődése irányában feltételezhető. A kis tavi populációk becsült FA mértéke közel háromszorosa volt a tengeri populációkban találténál, a heterozigóciától és ivartól függetlenül. Ez a mintázat egyértelműen támogatja azt az elképzelést miszerint a ragadozók szelektálnak az FA ellen, és ahol csökken a ragadozók nyomása, ott megnő az FA.

1.6 Természetes szelekció szerepe

Az eddig tárgyalt eredményeknél többnyire csak közvetett bizonyítékunk (a populációs szétválás habitat-függése) volt a természetes szelekció szerepére. A közvetlen bizonyításhoz két dologra van szükség: először bizonyítani kell a fenotípusos tulajdonság változatossága mögötti genetikai komponenst, másodsor pedig kizárni a genetikai sodródást, mint a populációs szétválás mögött álló mechanizmust. Az első pont bizonyításához megfelelő a laborgenerációknál is meglévő különbség, hiszen a kontrollált környezet kizárja a fenotípusos plaszticitást. A második pont bizonyítására a kvantitatív genetikai divergencia (Q_{ST}) – neutrális genetikai divergencia (F_{ST}) összehasonlítás a megfelelő módszer. A predikciók egyértelműek: $Q_{ST} > F_{ST}$ esetén bizonyított a szétválasztó természetes szelekció, $Q_{ST} < F_{ST}$ esetén bizonyított a stabilizáló természetes szelekció, míg $Q_{ST} = F_{ST}$ esetén a genetikai sodródás egyedül is létrehozhatta a populációs szétválást.

A Q_{ST} - F_{ST} összehasonlításokat az eddigi módszertan szerint csak relatíve nagyszámú populáció bevonásával lehetett megfelelő statisztikai erővel elvégezni. Jelen vizsgálat fő célja egy kevés populációval is jól működő, környezeti változókat is figyelembe vevő statisztikai módszer kidolgozása volt. A dolgozat szempontjából

azonban a módszer tesztelésére felhasznált kilenctüskés pikó adatokból nyert eredmények a fontosak.

A rendkívül magas neutrális genetikai divergencia dacára is bizonyítani tudtuk a szétválasztó természetes szelekció szerepét a testméretben, testalakban, csontos védelmi struktúrákban és viselkedésben megfigyelt habitat-függő populációs szétválásban. Ezek az eredmények megerősítették a korábban levont evolúciós következtetéseinket.

2. Fenotípusos plaszticitás

A vizsgált rátermettséget befolyásoló tulajdonságok populációs különbségei mellett kíváncsiak voltunk az adott tulajdonságok releváns környezeti változók által indukált plaszticitására, és a plaszticitásban megfigyelhető populációs különbségeire is. Az itt tárgyalt vizsgálatok egyaránt fontosak a kilenctüskés pikók természetben megfigyelt fenotípusos változatosságának megértéséhez, és tágabb értelemben a fenotipikus plaszticitás modern evolúciós teóriába való illesztéséhez. A fenotipikus plaszticitást elvileg tekinthetjük egyszerűen egy kvantitatív fenotípusos tulajdonságnak, ami a többi tulajdonsághoz hasonlóan evolválódik és így része az evolúciós adaptációnak, vagy tekinthetjük az evolúciós adaptáció első lépcsőjének, hiszen a változó környezetben első körben csak az adaptív plaszticitásra képes egyedek élnek túl, és csak rajtuk operálhat a természetes szelekció. Az első esetben egy adott környezeti hatáshoz (pl. ragadozók) való alkalmazkodásnak megnövekedett plaszticitás az eredménye, a második esetben pedig épp ellenkezőleg. A két koncepciót sokan kizárólagosnak tekintik, de véleményem szerint megférnek egymás mellett és a relatív fontosságuk változhat a környezeti hatás változatossága és az érintett tulajdonságok szerint. Vizsgáltuk a ragadozó jelenlétének (csapó sügér, *Perca fluviatilis*, szaganyagok a vízben) hatását bőséges és alacsony táplálékellátottság mellett, illetve a csoportos élet hatását egy sor releváns habitat-függő szétválást mutató tulajdonságnál.

2.1 Ragadozó hatása

A ragadozók jelenléte által indukált fenotipikus plaszticitás jól ismert jelenség az állatvilágban egy sor tulajdonságban a morfológiától a viselkedésig. Sőt, a plaszticitás

mértéke gyakran összefügg az elérhető táplálék (energia) mennyiségével. Ugyanakkor nagyon kevés összehasonlítás ismert az irodalomban ragadozókhöz alkalmazkodott vs. a ragadozók hiányához alkalmazkodott populációk között.

2.1.1 Morfológia

A ragadozó kezelésünknek nem volt hatása sem a csontos védelmi struktúrák fejlettségére, sem a testalakra egyik populációnál vagy ivarnál sem. Ez alapján elmondható, hogy a kilenctüskés pikó morfológiája evolúciósan flexibilis (populációs különbségek, ivari dimorfizmus) de ontogenetikusan fixált (plaszticitás hiánya).

2.1.2 Életmenet

A ragadozók szaganyagának hatása a növekedésre kombinált habitat- és ivar-függést mutatott: a kis tavi nőstényeken kívül az összes csoport növekedése lecsökkent a ragadozó kezelésben. A táplálék kezelés független habitat- és ivar-hatást is indukált. A kis tavi pikók jobban hasznosították az *ad libitum* táplálékot, mint a tengeri pikók és a nőstény pikók jobban hasznosították az *ad libitum* táplálékot, mint a hímek. A két kezelés között interakciót is találtunk, az *ad libitum* táplálék növekedésre kifejtett pozitív hatása csak a ragadozó hiányában jelentkezett.

A növekedést illető eredményeink alapján úgy tűnik, hogy a fenotipikus plaszticitás kvantitatív tulajdonságként evolválódhat, hiszen a ragadozó-adaptált tengeri pikók erősebben reagáltak a ragadozó kezelésre, a kompetíció-adaptált kis tavi pikók jobban reagáltak a táplálék kezelésre. Sőt, már korábban is feltételeztük a kis tavi nőstények kiemelt szerepét a testméret evolúcióban, és ez a feltételezés itt is megerősítést nyert. A kis tavi nőstények nem csökkentették a növekedésüket a ragadozó jelenlétének hatására, és az *ad libitum* táplálékot is ők hasznosították a legjobban. Tehát ebben az esetben nem csak a tulajdonság állapota, hanem a tulajdonság plaszticitásának mértéke is fontos része a lokális adaptációnak.

Vizsgáltuk még az energiaraktárak plaszticitását is. A táplálékellátottság természetesen befolyásolta a belső szerv-mentes testtömeget, a zsírtest és a máj tömegét is. A számunkra igazán érdekes ragadozó kezelés viszont csak a belső szerv-mentes testtömegre volt hatással, habitat-függő módon. A várakozásunkkal ellentétben a ragadozó szaganyagának jelenlétében

csak a kis tavi pikók csökkentették (az egyébként a tengeri pikókénál nagyobb) belső szervmentes testtömegüket. Elképzelhető, hogy a tengeri pikók energiaraktározási stratégiája a ragadozók függvényében kanalizálódott, mivel folyamatosan nagy ragadozó nyomás alatt evolválódtak, a kis tavi pikók viszont a ragadozók hiánya ellenére megőrizték a plaszticitásukat. A másik habitat-függő plasztikus válasz is a belső szervmentes testtömegnél volt megfigyelhető, a kis tavi pikóknál az extra táplálék pozitív hatása erősebb volt, mint a tengeri fajtársaiknál. Ez a mintázat már jól illeszkedik az általános képbe, a kis tavi pikók nem csak gyorsabban nőttek az extra tápláléknak köszönhetően, hanem relatíve nehezebb testük is lett.

2.1.3 Agy és érzékszervek

Az szaglóközpontra (*bulbus olfactorius*) a ragadozó kezelésünk hatása habitat-függő volt. Az izolált kis tavak pikói általánosan kisebb szaglóközpontot fejlesztettek, mint a tengeri pikók, de a ragadozók szaganyagaira egyedül ők reagáltak nagyobb *bulbus olfactorius* fejlesztésével. Ennek a mintázatnak a magyarázata nem egyértelmű. Feltételezhető, hogy a magas ragadozó nyomáshoz adaptálódott tengeri pikóknál az élettanilag lehetséges legnagyobb *bulbus olfactorius* fejlesztése kanalizálódott és fixálódott az állandó igény miatt. A kis tavi pikóknál megfigyelt plaszticitást egyelőre nem tudjuk magyarázni. A tengeri forma tekinthető ősinnek, a kis tavi pedig leszármazottnak, és egyelőre nem ismert olyan mechanizmus ahol egy adott képlet kifejezettségének csökkenésével párhuzamosan megjelenik a plaszticitás egy olyan környezeti tényezőre érzékeny módon, amely tényezővel az adott populáció nem találkozhat. A ragadozó kezelésben fejlődött pikók populációtól függetlenül kisebb *hypothalamus*-t fejlesztettek, mint a ragadozó szaganyagai nélkül fejlődő fajtársaik. A *hypothalamus* funkcióinak száma nagy, és ezért nehéz konkrét ok-okozati következtetést levonni. Feltételezésünk szerint a változás a csökkent táplálkozási aktivitással van összefüggésben.

A komplex oldalvonalszerv esetében összetett interakciókat találtunk a habitat, az ivar és a különböző kezelések között, az oldalvonalszerv egyes elemeinél eltérő módon. Mivel az oldalvonalszerv elemeinek konkrét funkciójáról nincs információ, részletes interpretációra sincs lehetőség. Ugyanakkor elsőként bizonyítottuk az

oldalvonalszerv neuromasztszámának plaszticitását és a plaszticitás habitat- és ivarfüggését. A ragadozó hatás önmagában is érdekes, hiszen vizuális ingerek és fizikai interakció nélkül manifesztálódott. A kopolyúfedő neuromasztszámának plaszticitásában a *bulbus olfactorius*-nál megfigyelt mintázathoz hasonlót találtunk; a ragadozó-adaptált tengeri pikóknak több neuromasztjuk volt, mint a kis tavi pikóknak, ám csak az utóbbiaknál volt (pozitív) ragadozó-hatás.

2.1.4 Viselkedés

A viselkedést tekinthetjük a legplasztikusabb fenotipikus tulajdonságnak, és ezért nem meglepő, hogy mindhárom vizsgált változónál (táplálkozási aktivitás, kockázatvállalás táplálkozási kontextusban, agresszió) megfigyelhettünk plaszticitást. Az aktivitás és kockázatvállalás egyaránt megnőtt táplálékhiányos környezetben, illetve a kockázatvállalás és az agresszió is csökkent a ragadozó jelenlétében. Számunkra persze a habitat \times kezelés és ivar \times kezelés interakciók voltak érdekesek. A táplálék kezelés hatása a kockázatvállalásra habitat-függést mutatott. A kis tavi pikók kockázatvállalása a tengeriekénél jelentősebben emelkedett meg táplálékhiányos környezetben. Mivel a kompetíció-adaptált kis tavi pikók célja a maximális növekedés, nem meglepő, hogy nagyobb kockázatot vállalnak a táplálékért, mint a ragadozó-adaptált fajtársaik. A táplálék kezelés hatása az aktivitásra mindkét nemnél azonos irányú volt, de a nőstényeknél a hatás gyengébb volt. Ezt az összefüggést nehezebb interpretálni, de nemenként eltérő költség-nyereség viszonyokat sejtet.

A fenotipikus plaszticitásnak nem csak kifejezési, hanem fenntartási költségei is vannak, ezért olyan környezetben ahol nincs rá szükség, a képesség megszűnése várható. Ugyanakkor a viselkedési plaszticitás költségei alacsonyak, ezért van példa a ragadozó-indukálta plaszticitás megmaradására a predációs nyomás csökkenésekor. A mi esetünkben a csapó sügér (talán a legelterjedtebb fennoskandináv ragadozó hal) szaganyagaira való reakció képessége hosszú távon is megmaradt a kis tavi pikóknál. Ennek az alacsony költségek mellett még oka lehet a ragadozó elleni válasz más fontos funkciója, kritikus idegrendszeri folyamatokhoz kapcsolódása, vagy genetikai komplex genetikai korrelációkban való részvétele.

2.2 Fajtársak hatása

A csoportos élet hatásait rengeteget vizsgálták a viselkedésökológusok és feltárták egy sor előnyét (ragadozó-elkerülés, táplálékkeresés, szaporodó partnerek keresése, bizonyos típusú paraziták elkerülése) és hátrányát is (egyed ragadozókat vonz a csoport, megnőhet a kompetíció, egyes parazitáknak kedvez). Felmerül egy speciális költség is, ami pusztán a fajtársakkal való interakciók okozta stressz számlájára írható. Mi ezt a hatást vizsgáltuk, és hasonlítottuk össze ragadozó halakkal együtt illetve ragadozó halak nélkül élő kilencüskés populációk között.

2.2.1 Növekedés

A csoportos életnek negatív hatása volt a kis tavi pikók növekedésére *ad libitum* táplálékkínálat, valamint a ragadozó, paraziták és a szaporodás költségeinek hiánya mellett, míg a tengeri pikóknál nem találtunk negatív hatást. Az egyik kis tavi populáció egyedeinél a növekedési deficit elérte a 14 %-ot húsz hetes életkorban. A növekedés ütemét, de akár a testméretet is sokan a rátermettséget becsülő változóként kezelik. Bár ez megkérdőjelezhető gyakorlat, a kilencüskés pikóknál ismert a fekunditás méretfüggése nőstényeknél és a territoriális hímek esetében is feltételezhető egy hasonló összefüggés a szaporodási sikerrel. A 20. hét végére a pikók megközelítették az ivarérett méretet, tehát a növekedési deficit rátermettség-csökkentő hatása biztosra vehető. Ezzel bizonyítottuk a szociabilitás közvetlen költségét, ami pusztán a fajtársak közötti interakciókból ered. Továbbá a költség jelenléte habitat-függő volt, azaz feltételezhető, hogy a különbségek mögött a csoportos élet költség-nyereség viszonyainak eltéréseiből eredő természetes szelekció áll. A költség-nyereség viszonyok eltérései logikusak, hiszen a ragadozó halakkal együtt élő tengeri pikók számára a rajképzés a túlélés szempontjából alapvető fontosságú, míg a forrásokért versengő kis tavi pikóknál a csoportos életnek csak a költségei jelentkeznek.

2.2.2 Agy

A kezeléseinknek habitat-függő és habitat-független hatásai egyaránt voltak. Az izolált kis tavi pikók relatív agymérete csökkent a csoportos nevelés hatására, míg a tengeri pikóknál egy fordított trend volt megfigyelhető. Eredményinkkel elsőként bizonyítottuk a szociális környezet szerepét az agy fejlődésében halaknál, illetve elsőként bizonyítottunk populációs változatosságot az agy plaszticitásában. A

mintázat habitat-függése a természetes szelekció szerepére utal. Fontos kiemelni, hogy jelen mintázatokat a testméretre korrigálva kaptuk, azaz a kis tavi pikóknál az előző fejezetben tárgyalt általános növekedés-deficiten túl jelentkezett az agyméret-deficit a csoportos kezelésben. A relatív agyméret csökkenése energiahányos állapotra utal, ami a tisztán szociális stressz (táplálék *ad libitum*, ragadozó és parazita kizárva, szaporodási költségek minimálisak) nagyságát sejteti az agresszív, nagy növekedési erélyű kis tavi pikóknál.

Populációs eredettől függetlenül, a *tectum opticum* (látóközpont) növekedését és a *bulbus olfactorius* (szaglóközpont) csökkenését figyeltük meg a csoportban nevelt halaknál. Ez az eredmény nem meglepő, hiszen az egyedül nevelt halak szinte kizárólag a szaglásuk útján gyűjthettek információt a környezetükről, a csoportos kezelésben fejlődő pikóknál viszont a látás is fontos volt. A két érzékelőközpont méretének negatív összefüggése az adott érzékszervek fordított fontosságán kívül utalhat még evolúciós vagy fejlődéstani *trade-off*-ra is.

3. Kvantitatív genetika

Habár a habitat-függő populációs szétválást tekinthetjük a természetes szelekció jeleként, az ilyen érvelés semmiképpen nem bizonyító erejű. A korrekt evolúciós interpretációhoz a genetikai háttér vizsgálata elengedhetetlen. A kis tavi és tengeri kilenctüskés pikó populációk közötti fenotípusos szétválásban fontos tulajdonságok genetikai hátterének feltárására két megközelítést alkalmaztunk. Először populációs hibridek és a tiszta populációk laboratóriumi generációinak analízisének keresztül felmértük a különböző kvantitatív genetikai paraméterek (additív genetikai hatás, domináns genetikai hatás, anyai hatás) relatív fontosságát a populációk közötti eltérések létrejöttében. Másodszor a populációs hibridek továbbszaporításával létrehoztunk egy mesterséges populációt maximális genetikai változatossággal, ahol a fenotípusos tulajdonságok kapcsoltságát a genom régióival közvetlenül tesztelhetjük (*QTL mapping*).

3.2 A populációs szétválás háttere

3.2.1 Életmenet

Az első (mesterséges) hibernáció utáni testméretet illetően az eredményeink egyértelműek voltak: a kis tavi és tengeri populációk a várakozásoknak megfelelő irányban eltértek, a kétféle hibrid vonal (az anya/apa populációja alapján kétféle hibrid vonal van) pedig a két tiszta populáció között helyezkedett el. Ez erős additív genetikai háttérre utal. Ugyanakkor a két hibrid vonal különbözött. A tengeri anyáktól származó hibridek mérete pontosan a két tiszta populáció között félúton volt, ami az additív scenáriónak megfelel, ám a kis tavi anyáktól származó hibridek nagyobbak voltak. Ez egy gyenge, aszimmetrikus anyai hatást valószínűsít, ami valószínűleg összefügg a petemérettel (kis tavi nőstények > tengeri nőstények). Lényegében mind a genetikai, mind az anyai hatások ugyanabba az irányba mutattak, elősegítvén a kis tavi pikók óriás testméretének fejlődését.

Az ivarérés időzítésében megfigyelt különbségek más genetikai mechanizmusokon keresztül manifesztálódtak. Itt a tengeri pikók hamarabb váltak szaporodóképpé, mint a kis tavi pikók, és a hibridek a tengeri fenotípust mutatták. Ez egyértelműen domináns genetikai háttérre mutat, ahol a tengeri pikók rendelkeznek a domináns, korai ivarérést kódoló allél(ek)kel. Ez sejteti a kis tavi környezetben a korai ivarérés ellen ható szelekció erejét, hiszen egy recesszív tulajdonság fixációjára volt szükség a kis tavi populációkban kialakult késleltetett ivaréréshez.

3.2.2 Viselkedés

A viselkedés (táplálkozási aktivitás) kvantitatív genetikai hátterét kilenc fejlődési szakaszban becsültük. Eredményeink egy komplex, életkor-függő mintázatot mutattak. A korai szakaszban a kis tavi pikók és a hibridek nem különböztek egymástól és magasabb aktivitást mutattak a tengeri pikóknál. Ez tiszta domináns genetikai háttérre utal, ahol a magas aktivitás domináns, melynek allélját vagy alléljait a kis tavi populáció hordozza. A késői szakaszban viszont változott a kép, mivel itt már a kis tavi populáció mutatott magasabb aktivitást a többinél. A tisztán tengeri és a tengeri anyáktól származó hibrid vonal nem különbözött, ellenben a kis tavi anyáktól

származó hibridek valamivel magasabb (de a tiszta kis tavi vonalnál alacsonyabb) aktivitást mutattak. Ez egy domináns genetikai háttérre épülő aszimmetrikus anyai hatást sejtet. Itt a tengeri pikók által hordozott, alacsony aktivitást kódoló allél(ek) dominánsak, a kis tavi nőstények által közvetített anyai hatás pedig a magas aktivitást támogatja. Gyakorlatilag minden feltárt mintázat a kis tavi pikók magas táplálkozási aktivitását (amire szükség van a maximális növekedéshez) szolgálja. A szelekciós erők nagyságát mutatja, hogy leszármazottnak tekinthető kis tavi pikóknál a kora szakaszban egy domináns genetikai jelleg evolválódott, míg a késő szakaszban egy recesszív jelleg fixálódott, amit még az anyai hatások is erősítenek.

3.3 Szelekció alatt álló genomrégiók

Az evolúcióbiológia egyik fő célkitűzése, hogy a fenotípusos változatosságért felelős genomrégiókat, géneket azonosítsa, és így genetikai szinten tudja vizsgálni az evolúciót. A cél eléréséhez számos módszer ismert, az elmúlt évtizedben egyre inkább előtérbe kerültek az *a priori* elvárásoktól mentes, teljes genomot vizsgáló módszerek. Ezeknek két fő típusa van. Az első megközelítésben (*genome scan*, „genom szkennelés”) a fenotípust nem is vizsgálják, hanem teljes egészében a genomra összpontosítanak, próbálván azonosítani a neutrális genetikai mintázatoktól való eltéréseket, melyek a szétválasztó vagy stabilizáló szelekció nyomainak tekinthetőek. Itt általában a felhasználható informatív markerek száma és ebből eredően a genom lefedettsége a gyenge pont. Mi kifejlesztettünk egy nagy lefedettséget biztosító módszert, ám az izolált kis tavakban megfigyelt alacsony genetikai variabilitás miatt kis tó – tenger összehasonlítást nem tudtunk kivitelezni. A tenger – édesvíz alapú összehasonlításban kimutattunk egy sor a vese és az immunrendszer szempontjából fontos, szétválasztó szelekció alatt álló régiót, illetve a hemosztázisért, metabolizmusért és szignalizációért felelős, stabilizáció szelekció alatt álló régiót. A kis tavi adaptációk mögött álló genomrégiók azonosítására a második megközelítést (*QTL mapping*; ismert pedigre mentén keres kapcsolatot fenotípusos és genetikai változók között) tudtuk felhasználni, ezeket az eredményeket tárgyalom a következőkben.

3.3.1 Morfológia

A pikófélék morfológiája alaposan kutatott terület, azon belül is a legtöbb figyelmet a csontos védelmi struktúrák kapták. Ezen képletek ismételt redukciója független populációkban mind a három-, mind a kilenctüskés pikónál ismert. Ennek megfelelően, a mi vizsgálatunk a méret-limitált ragadozók elleni védekezés frontvonalát jelentő hasi tüske és a mell-öv redukciójának genetikai hátterét célozta. A háromtüskés pikó esetében a redukcióért a *pituitary homeobox transcription factor 1* (*Pitx1*, magyar neve számomra ismeretlen) gén felelős, több genetikai klád esetében egyaránt. A kilenctüskés pikó esetében ellentmondásos eredmények láttak napvilágot. Először egy, a két faj keresztezésén alapuló vizsgálat a *Pitx1* szerepét sejtette, ám ezt később egy célzott *QTL mapping* módszert használó vizsgálat elvetette (a két vizsgálatot ugyanaz a csoport végezte észak-amerikai populációk vizsgálatával). Felmerült tehát a lehetőség, hogy a két közel rokon faj esetében ugyanaz a funkcionális változás eltérő genetikai háttérrel valósult meg.

Mi a Fennoskandináv kilenctüskés pikó klád bevonásával kívántuk a párhuzamos evolúció (csontos védelmi struktúrák redukciója) fajok közötti és fajon belüli mintázatát vizsgálni. Kis tavi és tengeri populációk második generációs hibridjeit (N = 283) vizsgáltuk 226 mikroszatellita marker bevonásával. Mindkét oldalon, mind a hasi tüske, mind a mell öv redukciója esetén egyértelmű volt a *Pitx1* gén szerepe (a változatosság 58-69%-át magyarázta). Elmondhatjuk tehát, hogy akár több mint 10 millió éve különvált fajok esetében is megfigyelhető azonos genetikai mechanizmus azonos fenotipikus változások mögött (háromtüskés pikók vs. Fennoskandináv kilenctüskés pikók). Ugyanakkor egy faj kevesebb mint 1,6 millió éve szétvált kládjai között is elképzelhető eltérő genetikai mechanizmus azonos fenotipikus változások mögött (észak-amerikai vs. Fennoskandináv kilenctüskés pikók).

3.3.2 Életmenet

A dolgozatomban tárgyalt kilenctüskés pikó adaptációknak központi eleme a testméretben és a növekedési stratégiában megfigyelt eltérés az izolált kis tavi és a

többi pikópopulációk között. Az első generációs populációs hibridek fenotípusos elemzése bizonyította a testméretben megfigyelt változatosság additív genetikai hátterét. A *QTL mapping* alkalmazásával a változatosságért felelős genomikai régiók azonosítását céloztuk meg. A testméret genetikai hátterére tipikusan a „sok gén kis hatással” mintázat jellemző, de a kilenctüskés pikóknál megfigyel markáns eltérés a növekedési időben és az ivarérettség időzítésében felvetette egy „ki- és bekapcsoló” gén lehetőségét is.

Eredményeink a „sok gén kis hatással” modellt támogatták. Elkülönülni látszott a korai és a késői növekedésért felelős genetikai háttér: a korai stádiumot több genomrégió befolyásolta, mint a későbbit, és a két stádiumot befolyásoló genomrégiók között alacsony volt az átfedés. Két biztató genomrégiót emelnék ki, melyek a későbbi finomabb skálán végzett vizsgálatokhoz alkalmasak. A korai növekedést a 8. a későbbi növekedést pedig a 13. kromoszómán található régiók befolyásolták, mindkét esetben több vizsgált változóra hatva. A két szakaszt jellemző markerek esetében tiszta képet kaptunk; a kis tavi allélokra homozigóta pikók nagyobbak voltak, mint a heterozigóta, vagy a tengeri allélokra homozigóta pikók.

3.3.3 Viselkedés

Noha a viselkedés evolúciója központi kérdése a modern viselkedésökológiának, meglepően keveset tudunk a viselkedés genetikai hátteréről, különösen morfológiai, élettani vagy életmenet tulajdonságokkal összehasonlítva. Talán a fő ok a viselkedésnek mint kvantitatív genetikai tulajdonságnak az extrém plaszticitása és alacsony ismételhetsége. Ezeknek a problémák a jelentősége csökkenni látszik a kurrens, nagy statisztikai erővel bíró genomikai megközelítések elterjedtével. A viselkedés tipikusan sok gén által kódolt tulajdonság, ráadásul ezek a gének gyakran az egész genomban szétszórva találhatóak. A megfelelő mintaszámon alapuló *QTL mapping* ezért egy optimális módszer a viselkedés természetben megfigyelhető változatossága genetikai hátterének megértéséhez.

A különböző viselkedési változóinkkal és a belőlük kreált komplex változókkal is aránylag nagyszámú, de gyenge (a változatosság 3-7%-át magyarázó) kapcsolatot

tudtunk kimutatni. A 3. és a 8. kromoszómán található genomrégiókat lesz a leginkább érdemes tovább vizsgálni az általános „bátorság” és exploráció tekintetében. Mivel a neutrális mikorszatellita markerek mellett használtunk speciálisan kandidáns génekhez (vagy génekbe) tervezett markereket is, a 7. kromoszómán található és a kockázatvállalással kapcsolódó genomrégió esetén a Dopamin Receptor D1 és a Szerotonin Receptor 3B gének is fontosak lehetnek (mindkét esetben ismert a viselkedésre kifejtett hatás más fajoknál). Érdekes, hogy a növekedést és a viselkedést befolyásoló genomrégiók között több átfedést is találtunk. Például a 8. kromoszómán található genomrégió egyaránt befolyásolta az explorációt és a korai növekedést. A kapcsolatot jelző marker a *pituitary adenylate cyclase-activating polypeptide* (*ADCYAP1/ACAPRb*, magyar neve számomra ismeretlen) génhez volt tervezve. Ez a gén bizonyítottan befolyásolja mind a növekedést, mind a poszttraumatikus stressz kialakulását, tehát elképzelhető, hogy pleiotrópikus hatást fejt ki a viselkedésre és növekedésre.

Összefoglalás és kitekintés

A dolgozatomban bemutatott vizsgálatok eredményeit összefoglalva elmondható, hogy az izolált kis tavak nyújtotta speciális környezethez (szimpatrikus ragadozó és versengő halfajok teljes hiánya) való alkalmazkodás eredményeképpen több független esetben is igen hasonló kilencüskés pikó fenotípus evolválódott. Ennek a fenotípusnak a főbb ismérvei a redukálódott csontos védelmi struktúrák, az óriás testméret, a hosszú növekedési időszak, az ivaréret idejének kitolódása, valamint az agresszív és kockázatvállaló viselkedés. Ez a fenotípus a ragadozó nyomás és az interspecifikus kompetíció támasztotta kényszerek hiányában központi szerephez jutó intraspecifikus kompetícióban elérhető maximális sikert célozza. A kis tavi pikók elkülönülnek továbbá az egyes agyterületeik méretében és az érzékszerveik felépítésében is a tengeri fajtársaiktól. A populációs szétválás valószínűsíthető genetikai háttere és a habitat-függése a természetes szelekció szerepére utal, amit a formális Q_{ST} - F_{ST} összehasonlítás is megerősített.

A generációk közötti genetikai változásokon alapuló evolúciós adaptáción kívül az egyedfejlődés alatti kialakuló fenotipikus plaszticitás is a környezethez való

alkalmazkodás fontos mechanizmusa. A kétféle adaptációs mód egymáshoz való viszonya vitatott, valószínűleg környezet- és tulajdonságfüggő. Kíváncsiak voltunk, hogy a különböző környezetekhez való evolúciós alkalmazkodásnak része lehet-e a fenotipikus plaszticitásra való képesség változása? Erre utaló mintázatok például a testméretnél és a kockázatvállaló viselkedésnél is tetten érhetőek voltak, ahol a ragadozó jelenlétére a tengeri, a táplálékmenyiség változására pedig a kis tavi pikók mutattak erősebb választ. A csontos védelmi struktúrák kivételével szinte minden vizsgált tulajdonság mutatott plaszticitást, ami a mechanizmus adaptációban betöltött fontosságára utal. A kezelések gyakori interakciói a habitattípussal és az ivarral pedig a plaszticitás bonyolultságát és evolúciós változatosságát mutatják.

A dolgozatomban bemutatott különböző kilenctüskés pikó fenotípusok minden jel szerint adaptív evolúció eredményeképpen alakultak ki. A genetikai háttér feltárása érdekében több megközelítést is alkalmaztunk. A populációs hibridek fenotípusos analízise sokszínű genetikai mechanizmusokat tárt fel. A testméret szétválásának additív genetikai háttere volt. Az ivarérés késleltetésének domináns-recesszív genetikai háttere volt, ahol a kis tavi pikók hordozták a recesszív allélt. A viselkedési eltérések domináns-recesszív genetikai hátteret mutattak, ám a domináns illetve recesszív alléleket az életkortól függően találtuk a kis tavi illetve tengeri populációkban. A konkrét genetikai mechanizmustól függetlenül elmondható, hogy igen erős szelekciós erők eredménye lehet a kis tavi fenotípus evolúciója, hiszen például egy recesszív allél fixációjához igen erős hatások kellenek. Az evolúcióbiológia egyik ultimális célja az adaptív evolúcióban kulcsszerepet játszó gének azonosítása. Első lépésként a géneket rejtő genomrégiók azonosítását tűztük ki célul. A genom szkennelés a kis tavi populációk alacsony genetikai variabilitása miatt nem járt sikerrel, a *QTL mapping* megközelítés viszont számos érdekes eredményt adott. A hasi tüske és a mell-öv redukciójában azonosítottuk a *Pitx1* gént, amely egyszerű mendeli öröklésmenettel befolyásolta a csontos védelmi struktúrák kifejelettségét. Ez tökéletesen megfelelt a háromtüskés pikóknál már leírt mechanizmusnak, de eltért az észak-amerikai kilenctüskés pikóknál tapasztalttól, bepillantást engedve a fajok közötti és fajokon belüli evolúciós mechanizmusok változatosságába. A testméret és növekedés, valamint a viselkedés tekintetében

egyaránt a „sok gén kis hatással” modellt támogatták az eredményeink, számos bízható genomrégiót találtunk ahol a következő lépésként már konkrét gének is azonosíthatóak lesznek.

A dolgozatomban bemutatott kutatások eredményeképpen a kilentüskés pikó egy evolúciós modellfajjá nőtte ki magát. Önmagában is jelentős érdeklődésre tarthat számot, hiszen a „pikó-specifikus” tulajdonságokon (tüskeméret, oldalpajzsok száma) kívül az általános tulajdonságai (testméret, viselkedés, agystruktúra) tekintetében is remek evolúciós modell. Ugyanakkor talán ennél is nagyobb jelentőségű, hogy a testvérfajával, az evolúciós szupermodellként emlegetett háromtüskés pikóval együtt a paralel, konvergens, és a funkcionális ekvivalencia elvén működő evolúciós mechanizmusok vizsgálatára ad unikális lehetőséget. Az ilyen modellrendszerek feltárása napjainkban kiemelt fontosságú, hiszen a funkcionális genomikai módszertár robbanásszerű fejlődésének köszönhetően az evolúció közvetlenül a genom szintjén vált vizsgálhatóvá. Jelenleg is folytatódnak a *QTL mapping* vizsgálatok az agystruktúra genetikai hátterének feltárására, illetve elkezdődött az eddig talált kandidáns genomikai régiók analízise a konkrét gének azonosítása érdekében. Ahol lehet, a vizsgálat a háromtüskés pikók genomjának a bevonásával zajlik.

Az értekezés alapjául szolgáló saját közlemények listája

Folyóiratcikkek

1. AB GHANI NI, HERCZEG G, MERILÄ J (2012) Body size divergence in nine-spined sticklebacks: disentangling additive genetic and maternal effects. **Biological Journal of the Linnean Society** 107:521-528
2. AB GHANI NI, HERCZEG G, MERILÄ J (2013) Evidence for genetic differentiation in timing of maturation among nine-spined stickleback populations. **Journal of Evolutionary Biology** 26:775-782
3. AIKIO S, HERCZEG G, KUPARINEN A, MERILÄ J (2013) Optimal growth strategies under divergent predation pressure. **Journal of Fish Biology** 82:318-331
4. BRUNEAUX M, JOHNSTON SE, HERCZEG G, MERILÄ J, PRIMMER CR, VASEMÄGI A (2013) Molecular evolutionary and population genomic analysis of the nine-spined stickleback using a modified RAD tag approach. **Molecular Ecology** 22:565-582
5. GONDA A, HERCZEG G, MERILÄ J (2009) Adaptive brain size divergence in nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*)? **Journal of Evolutionary Biology** 22:1721-1726
6. GONDA A, HERCZEG G, MERILÄ J (2009) Habitat-dependent and -independent plastic responses to social environment in the nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) brain. **Proceedings of the Royal Society B** 276:2085-2092
7. GONDA A, HERCZEG G, MERILÄ J (2011) Population variation in brain size of nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*) – local adaptation or environmentally induced variation? **BMC Evolutionary Biology** 11:75
8. GONDA A, VÄLIMÄKI K, HERCZEG G, MERILÄ J (2012) Brain development and predation: plastic responses depend on evolutionary history. **Biology Letters** 8:249-252
9. HERCZEG G, VÄLIMÄKI K (2011) Intraspecific variation in behaviour: effects of evolutionary history, ontogenetic experience and sex. **Journal of Evolutionary Biology** 24:2434-2444
10. HERCZEG G, GONDA A, MERILÄ J (2009) Evolution of gigantism in nine-spined stickleback. **Evolution** 63:3190-3200
11. HERCZEG G, GONDA A, MERILÄ J (2009) Predation mediated population divergence in complex behaviour of nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*). **Journal of Evolutionary Biology** 22:544-552
12. HERCZEG G, GONDA A, MERILÄ J (2009) The social cost of shoaling covaries with predation risk in nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) populations. **Animal Behaviour** 77:575-580
13. HERCZEG G, GONDA A, MERILÄ J (2010) Rensch's rule inverted – female-driven gigantism in nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*). **Journal of Animal Ecology** 79:581-588.
14. HERCZEG G, TURTIAINEN M, MERILÄ J (2010) Morphological divergence of North-European nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*): signatures of parallel evolution. **Biological Journal of the Linnean Society** 101:403-416
15. HERCZEG G, AB GHANI NI, MERILÄ J (2013) Evolution of stickleback feeding behaviour: genetics of population divergence at different ontogenetic stages. **Journal of Evolutionary Biology** 26:955-962

16. HERCZEG G, GONDA A, KUPARINEN A, MERILÄ J (2012) Contrasting growth strategies of pond versus marine populations of nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*): a combined effect of predation and competition? **Evolutionary Ecology** 26:109-122
17. HERCZEG G, VÄLIMÄKI K, GONDA A, MERILÄ J (2014) Evidence for sex-specific selection in brain: a case study of the nine-spined stickleback. **Journal of Evolutionary Biology** 27:1604-1612
18. KARHUNEN M, OVASKAINEN O, HERCZEG G, MERILÄ J (2014) Bringing habitat information into statistical tests of local adaptation in quantitative traits: a case study in nine-spined sticklebacks. **Evolution** 68:559-568
19. LAINE V, PRIMMER C, HERCZEG G, MERILÄ J, SHIKANO T (2012) Isolation and characterization of 13 new nine-spined stickleback, *Pungitius pungitius*, microsatellites located nearby candidate genes for behavioural variation. **Annales Zoologici Fennici** 49:123-128
20. LAINE VN, SHIKANO T, HERCZEG G, VILKKI J, MERILÄ J (2013) Quantitative trait loci for growth and body size in the nine-spine stickleback *Pungitius pungitius* L. **Molecular Ecology** 22: 5861-5876
21. LAINE VN, HERCZEG G, SHIKANO T, VILKKI J, MERILÄ J (2014) QTL analysis of behavior in nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*). **Behavior Genetics** 44:77-88
22. SAARINEN P, PAHLBERG J, HERCZEG G, VILJANEN M, KARJALAINEN M, MERILÄ J, DONNER K (2012) Spectral tuning by selective chromophore uptake in rods and cones of eight populations of nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*). **Journal of Experimental Biology** 215:2760-2773
23. SHIKANO T, SHIMADA Y, HERCZEG G, MERILÄ J (2010) History vs. habitat type: explaining the genetic structure of European nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) populations. **Molecular Ecology** 19:1147-1161
24. SHIKANO T, LAINE VN, HERCZEG G, VILKKI J, MERILÄ J (2013) Genetic architecture of parallel pelvic reduction in ninespine sticklebacks. **Genes, Genomes, Genetics** 3:1833-1842
25. TROKOVIC N, HERCZEG G, MCCAIRNS RJS, AB GHANI NI, MERILÄ J (2011) Intraspecific divergence in the lateral line system in the nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*). **Journal of Evolutionary Biology** 24:1546-1558
26. TROKOVIC N, HERCZEG G, AB GHANI NI, SHIKANO T, MERILÄ J (2012) High levels of fluctuating asymmetry in isolated stickleback populations. **BMC Evolutionary Biology** 12:115
27. VÄLIMÄKI K, HERCZEG G (2012) Ontogenetic and evolutionary effects of predation and competition on nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) body size. **Journal of Animal Ecology** 81:859-867
28. VÄLIMÄKI K, HERCZEG G, MERILÄ J (2012) Morphological antipredator defences in the nine-spined stickleback: constitutive, induced or both? **Biological Journal of the Linnean Society** 107:854-866

Publikálatlan kéziratok

1. TURTIAINEN M, HERCZEG G, MERILÄ J: Sexual dimorphism in nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) body shape and armour.
2. VÄLIMÄKI K, HERCZEG G, MERILÄ J: The effects of food supply and perceived predation risk on the energy reserves of nine-spined sticklebacks from ecologically divergent populations.
3. VÄLIMÄKI K, HERCZEG G, TROKOVIC N, MERILÄ J: Local adaptation and phenotypic plasticity in the lateral line organs – an experiment.