

BÍRÁLAT

Herczeg Gábor: „Fajon belüli adaptív változatosság: vizsgálatok a fenotípustól a genotípusig”
c. doktori művéről

„Szakmabeli laikusként” kaptam meg bírálatra Herczeg Gábor doktori disszertációját. Miközben azt mérlegeltem, hogy vajon egyáltalán elvállalhatom-e egy saját kutatási témáimtól oly messze eső dolgozat bírálatát, végül is a kíváncsiságom győzött. Valamint az a tény, hogy kis kockázatot vállalok, hiszen a dolgozat 28 -- a tudományág legnevesebb folyóirataiban közölt és természetesen peer review folyamaton átesett -- cikk szintézise.

A dolgozat szerkezete is a fentieknek megfelelően két fő részből áll: 100 oldalnyi magyar nyelvű értekezés (22 oldalnyi irodalomjegyzékkel kiegészítve), valamint „Függelék” megnevezéssel az említett 28 cikk, valamint 3 kézirat teljes terjedelmű másolata nem egybefüggően számozva, de bőven 100 oldal feletti terjedelemben.

Az adott scenárió, a mintegy 200 kumulatív impakt faktort képviselő teljesítmény, ismét felveti bennem, hogy a nagydoktori mű megírása, a bírálat, a védés vajon mennyire formális gyakorlat. Anélkül, hogy kétségbe vonnám szerepét a nagydoktori eljárásban, inkább abban az irányban gondolkodom, hogy egy ilyen szintű szellemi erőfeszítésnek, egy megszületett magyar nyelvű szintézisnek minél jobban, a doktori eljáráson túl is, minél szélesebb körben kellene hasznosulnia. Ennek egyik legnyilvánvalóbb módja (lenne) az elektronikus publikálás.

Immáron a dolgozatra térve, a fenti gondolatok azért is vetődtek fel bennem, mert Herczeg Gábor sok-sok impaktjával megtehetné volna, hogy csak formálisan teljesítse a mű megírásának penzumát, tükörfordításos részleteket egymásmellé copy-pasztázva. Ehelyett egy nagyon is használhatóan és didaktikusan felépített összefoglalását kapjuk munkájának, amely egyúttal kitűnő bevezetés az adaptációval és fenotípusos plaszticitással (FP) kapcsolatos kurrens kutatásokba. A mű dicséretesen homogén; jelölt egyetlen modellfajjal, a kilenctüskés pikóval (KP), kapcsolatos kutatásait összegzi. Három egymásra épülő szinten, a fenotípus, a FP és a genetikai háttér szintjén kutatja a KP fajon belüli fenotípusos változatosságának mechanizmusait, biotikusan és abiotikusan is kontrasztosan eltérő kistavi és tengeri környezetben.

A mintegy 5 oldalas Bevezetés, amely egyben irodalmi áttekintés, lényegre törő és kompakt. Azért lehet ilyen rövid, mert az egyes kísérletek eredményeinek ismertetése során az Eredmények fejezetben is mindig kapunk egy konkrét bevezetést, ahol az ahhoz a részhez releváns fogalmak, párhuzamos kutatások kerülnek ismertetésre. A szerző ugyanezen logika szerint jár el az Anyag és módszer és az Összefoglalás és kitekintés fejezetek esetén is, miszerint ezek csak tömör, az egész munkára vonatkozó megállapításokat, leírásokat tartalmaznak, de a konkrét részletesebb kifejtést az Eredményeknél, az egyes kísérletek kifejtésénél kapjuk. Számomra ez a „hibrid” megoldás jóval olvashatóbbá és emészthetőbbé tette a dolgozatot, mintha azt a merev struktúrát követte volna, hogy pl. minden anyag és módszer leírásnak az Anyag és módszer fejezetben van a helye.

A következőkben a dolgozaton végigmenve egyes konkrét kérdéseimet, megjegyzéseimet fogalmazom meg.

A Bevezetés után következnek a Célkitűzések. Itt érdekes volt megfigyelni némi különbséget a tézisfüzetben és a disszertációban található megfogalmazások közt. A tézisekben a dolgozat fő kérdéseként a predációs nyomásbeli markáns különbségek hatása a fenotípusra volt megfogalmazva, míg a disszertációban jóval általánosabban a „közösségszerkezetbeli eltérések ... és az ebből adódó predációs nyomásbeli különbség” volt fő vizsgálati faktorként megnevezve. Ez a variáció minden esetre rámutat arra a potenciális problémára, hogy a tengeri élőhely egyszerre különbözött az izolált tavaktól az interspecifikus kompetícióban szerepet játszó és a ragadozó halfajok meglétében (confounding effects) és ha jól értelmezem a későbbieket (természetesen nem a kísérletekben) ez a két faktor szinte mindig együtt fordult elő. Kérdésem, hogy a későbbiekben a ragadozó jelenlétnek tulajdonított hatásokat hogyan lehetett elválasztani az esetleges interspecifikus kompetíciós hatásoktól.

A jelölt az izolált tavak esetében az intraspecifikus kompetíciós hatások domianciáját tételezte fel. Felmerül, hogy vajon volt-e kimutatott intraspecifikus kompetíció, történtek-e mérések, megfigyelések ennek kvantifikálására, vagy meglétét csupán logikai alapon feltételezték.

A populációgenetikai vizsgálat kapcsán a 3. ábra térképét, illetve a 6. ábrán a genetikai hasonlóságok diagrammját jó lett volna formálisan is összevetni. Bennem kérdésként merült fel, hogy a tavi populációk közt a vízgyűjtőkön belüli hasonlóságon túl volt-e kongruencia a genetikai és a geográfiai távolságok közt.

A 30. oldalon azt a hipotézist olvashatjuk, miszerint domináns kompetitor fajok hiányában „intraspecifikus verseny [kerül előtérbe], ahol mind a különböző forrásokért való harcban, mind pedig a fekunditást illetően a sikert a nagy méret hozhatja el”. Kérdésem, hogy az interspecifikus kompetíció során miért nem szintén a nagyméret az előnyös?

A Rensch-szabállyal kapcsolatban nincsenek ismereteim annak általánosságáról. Minden esetre fajon belül logikusnak és adaptívnek tűnik a jelölt vizsgálataiban során talált inverz Rensch-szabály, hiszen feltételezhető, hogy a nőstényeknél a méretnövekedés inkább hozzájárul a fekunditás növekedéséhez, mint a hímeknél. Mindenképp gyanítom, hogy a szabály érvényesülésében az ivararány, szaporodási rendszer, forrásbőség és forráseloszlás szerepet kell játszanak. Kíváncsi lennék a jelölt véleményére a szabály általánosságáról.

Az energia raktározás vs. anti-predátor viselkedés és fekunditás kapcsolat kifejtésénél (36-37. old.) hiányolom a környezet változékonyságának bevonását a gondolatmenetbe, mivel feltételezhető, hogy a raktározás adaptivitása függ a környezeti fluktuációk nagyságától, kiszámíthatóságától.

Az „Agyméret és az agyterületek mérete” alfejezetben a hipotézis megfogalmazásakor relatív agy- ill. agyterület-méret szerepel, de később valamelyest zavarólag a relatív jelző konzekvensen elmarad. Bár ez a kérdés később diszkusszióra kerül, mégis felmerül a kérdés, hogy nem-e egyszerűen a testméretbeli mintázatok mutatkoztak meg a relatív agyméretben tapasztalt különbségekben. Még tovább menve, gyanítható hogy a viselkedési funkciókhoz leginkább a neuron számnak és a szinapszis számnak lenne köze. Lehet-e tudni (akár saját vizsgálatból, akár más halaknál), hogy ez korrelál-e a relatív vagy abszolút agytömeggel?

A viselkedési szindrómák vizsgálatánál mi az oka, hogy ellentétben a többi vizsgálattal itt jóval alacsonyabb a mintaszám, mindössze 2 lokalitás/élőhely?

Az 52. oldalon jól értem, hogy a fluktuáló aszimmetriában jelentkező különbség statisztikailag a heterozigociára kontrollálva a habitat szignifikanciájában jelentkezett?

A „common garden” fogalma nem ismeretlen számomra, ugyanis laktunk társasházban ☺ A dolgozatbeli másik common garden-nel foglalkozó részeket és több idevágó cikket

áttanulmányozva, számomra az egyik tanulság volt, hogy FP kísérletes kutatói egy eléggé szűk csoportot alkothatnak, akik félszavakból is megértik egymást. Ez sajnos némileg a dolgozatban is megmutatkozott: a speciális témában nem jártas szakembernek nehéz a dolgozatbeli módszer-leírás, de még az eredeti cikk „Anyag és módszere” alapján is, pontosan rekonstruálnia egy faktoriális common garden kísérlet lépéseit. (Például elsőre nem volt világos, hogy az F1 generációt csak populáción belüli keresztezéssel hozták létre, és populációk közt nem volt keresztezés. Azt is visszafelé kellett rekonstruálnom, hogy a ragadozó ill. a ragadozó mentesen előnevelt egyedek nem egy plusz szintjét jelentették a kezelésnek. De sorolhatnám, hogy egy kívülállónak mennyi minden nem triviális.)

A 25. ábrával kapcsolatos megjegyzés: Valimaki et al. 2012. Fig. 3 a) magyarázó rajzai pont fordítva mutatják a pikó testalak főkomponens értékeit: a magas érték a nyúlánkabb, az alacsony érték a robosztus. Lehet, hogy ott van felcserélve a rajz?

A 26b -27a és 27a-27c ábrákat összevetve érdekes (és logikusnak tűnő), hogy a sok ragadozó nagyon hasonló hatást produkál, mint a kevés táplálék.

Szimpatikus volt számomra a 64. oldalon a plaszticitás evolúciójára vonatkozó fejtegetés, miszerint azon az élőhelyen várható nagyobb plaszticitás, ahol az azt kiváltó tényező nagyobb variabilitást mutat, illetve a populációs eltérések habitat-függése a természetes szelekció szerepére utal.

A szerző jó absztrakciós képességére utal, hogy elegánsan át tud vágni bármily bonyolult gordiuszi csomót. A 69. oldalon olvashatjuk: „A törzs anterior részén lévő felszíni neuromasztok esetében egy komplex habitat \times ivar \times ragadozó kezelés \times táplálék kezelés interakciót találtunk. Nemenként vizsgálva a mintázatot a következő kép bontakozott ki: (i) a tengeri pikóknak több neuromasztjuk volt mint a kis tavi fajtársaiknak, (ii) a tengeri nőstények neuromaszt száma alacsony táplálékellátottság mellett pozitívan, magas táplálékellátottság mellett pedig negatívan függött össze a ragadozók jelenlétével, (iii) a kis tavi hímek neuromaszt száma nőtt a ragadozók szaganyagának hatására és (iv) a kis tavi hímeknek magasabb volt a neuromaszt számuk magas, mint alacsony táplálékellátottság mellett.” Az értelmezés a következő bekezdés végén: „A változatos interakciókat interpretálni nem könnyű, de az oldalvonalszerv nagyfokú változékonyságára mindenképpen felhívják a figyelmet.”

A 72. oldalon olvasottak kapcsán: Miért egyértelmű, hogy a viselkedési plaszticitás költsége alacsonyabb, mint egy egyedfejlődés során kialakuló testi tulajdonságé? Fordított helyzetet is el tudok képzelni: a magasabb fokú viselkedési plaszticitás komplexebb idegrendszert, érzékszerveket igényel, míg egy testi tulajdonságban megmutatkozó plaszticitás adott esetben mindössze az egyedfejlődés során egy gén ki- vagy bekapcsolódását igényli.

A dolgozat alapján a következőket tartom a jelölt legfontosabb, önállóan elért tudományos eredményeinek:

1. Megállapította, hogy modell halfajánál, a kilenctüskés pikónál, ragadozó és kompetitor halfajoktól mentes élőhelyeken (izolált kis tavakban), több független esetben is ugyanaz a fenotípus alakult ki, amely jellegzetesen különbözött az eredeti tengeri élőhelyen megfigyelt fenotípustól.
2. A fenotipikus variáció vizsgálatából kiderült, hogy izolált kis tavi populációkat redukált ragadozó-ellenes struktúrák, óriás testméret, az ennek elérését segítő növekedési stratégia, késleltetett ivarérés, „bátor” viselkedési típus, minimális energiaraktárak, gyengébben fejlett központi idegrendszer, redukált oldalvonalszerv, megnövekedett fejlődési instabilitás és többszörösére nőtt fekunditás jellemezték.
3. Megállapította, hogy a feltárt változatosságnak a laboratóriumi generációk vizsgálata alapján genetikai háttere volt, valamint az örökölhető változatosság ebből a szempontból vizsgált része a természetes szelekció eredményeképpen jött létre.
4. A habitat-függő mintázatok, és a common garden adatokra illesztett modell alapján a vizsgált rendszerben a fő szelekciós erő a ragadozó-függő mortalitás volt.
5. A legtöbb vizsgált tulajdonságnál a populációs szétválásban kulcsfontosságúnak ítélt környezeti hatások manipulálása fenotípusos plaszticitást indukált. Ez több esetben is az adott környezeti hatáshoz (pl. ragadozó jelenléte) adaptálódott populációban volt erősebb, a fenotípusos plaszticitás kvantitatív tulajdonságként való evolúciójára utalva.

6. Laboratóriumi hibrid populációk vizsgálata alapján a fenotípusos szétválás mögött komplex öröklésmenet áll, van ahol az additív, van ahol a domináns genetikai öröklésmenet a meghatározó. Az expresszió lehet fejlődési állapottól függő és befolyásolhatja anyai hatás is.

7. Rokon pikófajok egyes fenotípusos tulajdonságainál megállapította a tulajdonságért felelős gént, ezzel bizonyítva, hogy egy adott adaptációhoz vezető genetikai mechanizmusok nem feltétlenül a taxonómiai távolságtól függenek.

8. Megállapította, hogy a modellfajnál a növekedés és a viselkedés populációs szétválása mögött sok, kisebb hatású gén állt és valószínűsítette, hogy a vizsgált változókra pleiotrópikus hatást kifejtő gén vagy gének is jelen van(nak).

Benyomásaimat összegezve, Herczeg Gábor egy koherens, de mégis komplex és szerteágazó vizgálatssorozatról nyújtott be doktori értekezést, amely 28, a szakma legnevesebb lapjaiban megjelent, tudományos cikken alapszik. Ebből az anyagból jelölt egy jól összeállított, önálló értékkel bíró szintézist hozott létre. A munkáról a doktori szabályzat értelmében nyugodtan állítható, hogy a tudományozakat jelentős, eredeti tudományos eredményekkel gazdagította. Ennek alapján a tudományos vita kitűzését javaslom, eredményes vita esetén pedig javaslom a mű elfogadását, illetve a fokozat odaítélését.

Budapest, 2015. szeptember 21.

Samu Ferenc

MTA doktora