

Herczeg Gábor

„Fajon belüli adaptív változatosság: vizsgálatok a fenotípustól a genotípusig”

MTA doktora címre benyújtott pályázat

Rózsa Lajos bírálataira vonatkozó válaszok:

Köszönöm a bíráló alapos munkáját, a munkásságomat és a dolgozatot illető elismerő szavait és az izgalmas kérdéseket! A felmerült kérdésekre a válaszaim a következők:

Bíráló: A dolgozattól úgy tűnik, mintha a fenotípusok változatosságának kétféle lehetséges oka volna, vagy genetikai vagy környezeti okok. **Kérdezem, hogy az esetleges epigenetikai hatások (tegyük fel, hogy lehettek ilyenek) ezekben a vizsgálati elrendezésekben melyik kategóriát erősíthették.**

HG: Igen, ha a sokféle mechanizmus részleteiben nem kívánunk elveszni, akkor mondhatjuk, hogy a fenotípusos változatosságot a genetikai háttér, az ontogenezis alapján tapasztalt környezet (beleértve az anyai környezetet is) és ezek interakciója alakítja ki. A véletlen folyamatokat nem tekintve, a megfigyelt populációs szintű fenotípusos eltéréseket a környezet egyedfejlődés alatt (fenotípusos plaszticitás) és generációkon keresztül (evolúció) kiváltott hatásai hozzák létre. Érdeemes kiemelni, hogy az egyedfejlődés alatt tapasztalt anyai és környezeti hatások akár több későbbi generációban is befolyásolhatják a fenotípust.

Az epigenetikai hatások kérdése izgalmas és napjainkban egyre nagyobb tudományos figyelemben részesülő terület. Leegyszerűsítve az ontogenezis alatti, gyakran környezeti hatások által kiváltott, a gének működését igen, a DNS bázissorrendjét azonban nem befolyásoló, potenciálisan öröklődő genetikai változások tartoznak ide. Én nem szívesen sorolnám az epigenetikai hatásokat egyik fő mechanizmushoz sem, hanem tekinteném egy harmadik útnak. Ha mindenképpen kategorizálnom kellene, akkor a genom plaszticitásának tekinteném, ami magától értetődően hat a fenotípusra, akár több következő generációt is befolyásolva.

Bár egy ilyen választásnak egyre inkább csökken a jelentősége. A modern szemlélet a fenotípusos plaszticitást is egyre inkább az evolúció részeként, valamiféle első lépcsőként tekinti, illetve ismertek plaszticitáson keresztül kialakuló evolúciós változások is („a gének gyakran követők, és nem feltétlenül vezetők a fenotípusos evolúcióban”: West-Eberhard 2003; lásd még: Pfennig et al. 2010; Moczek et al. 2011).

Bíráló: A dolgozattól úgy tűnik, mintha a kilenc tüskés pikó élőhelyein a további halfajok jelenléte vagy hiánya azért volna alapvető jelentőségű, mert ezek a pikó ragadozói vagy kompetitorai lehetnek. Felmerül azonban egy alternatív lehetőség is, ez pedig az, hogy a gazdagabb halfaunának a halak patogénjeinek-parazitáinak gazdagabb (és ezért virulensebb) együttesét tartják el. Úgy vélem, hogy a jelölt legtöbb eredménye (talán a tüskék száma kivételével) a patogén nyomás különbségeivel, mint alternatív hipotézissel is legalább ennyire pontosan interpretálható volna. Feltételezhető pl., hogy (1) a nagy mortalitást okozó patogénnel terhelt élőhelyen a pikók kisebbre nőnek hogy hamarabb szaporodhassanak, (2)

a test oldalán lévő pajzsok védhetnek a vérszívó ektoparazita rákok (Argulus?) ellen, (3) a sügér szagára látszólag reagáló pikók talán inkább a sügér bélcsatornájából vagy testfelületéről ürülő patogének szagára reagálhattak stb. **Kérdésem, hogy a dolgozatban ismételten sugallt predációs hipotézis kielégítőbben magyarázza-e a kapott eredményeket, mint az általam itt felvetett patogén hipotézis?**

HG: Bíráló rátapintott a természetes populációk vizsgálatánál felmerülő alapvető problémára. Hiába hasonlítunk össze élőhely-típusonként akár 100-100 populációt és találunk genetikai háttérű, tökéletesen konzisztens eltérést a fenotípusban, ezzel csak az adott élőhelytípushoz való ismételt alkalmazkodást bizonyítottuk, a szelekció mögött álló konkrét környezeti faktorokat nem. Sőt, még irányított evolúciós (pl. különböző eredetű kilenctüskés pikókat hagyunk sok generáción keresztül ragadozó nélkül evolválódni természetközeli környezetben) vagy szelekciós (pl. különböző eredetű pikókat generációnként kiteszünk 50%-os ragadozó okozta mortalitásnak a szaporodás előtt laborban) kísérletekkel sem bizonyítjuk száz százalékos biztonsággal a természetben lezajlott folyamatokat, akkor sem ha a fenotípusok a prediktált irányba mozdulnak el. Bármikor feltételezhető, hogy (i) a természetben jelen volt egy figyelembe nem vett környezeti változó ami szintén szisztematikusan különbözött az élőhelytípusok között és a szelekcióért felelős volt, illetve (ii) a kísérletes vizsgálatok véletlenül hozták a prediktált eredményt, hiszen több, akár független szelekciós erő is tolhatja ugyanabba az irányba a fenotípust, különösen ha a látszólag független tulajdonságok közötti genetikai korrelációkat is figyelembe vesszük.

A kilenctüskés pikók esetében a kis tavi élőhelyhez való, genetikai háttérrel is bíró adaptációt sikerült bizonyítani, ami nagyon hasonló fenotípusok evolúcióját eredményezte több független esetben is. Magyarozatként az élőhelytípusok közötti legmarkánsabb eltérést (közösségszerkezet) fogadtam el. Véleményem szerint (melyet a szakirodalom is támogat) továbbra is valószínűbb a ragadozó – kompetitor magyarázat mint a bíráló alternatív hipotézise, amelyet azonban csak alapos és hosszútávú parazita felmérés után vethetnék el teljes biztonsággal. Ugyanakkor elmondhatom, hogy sok populációból tartottam vadbefogott egyedeket laborban hosszú távon, és a tengeri / nagy tavi populációk egyedeinél kisebb volt a mortalitás mint az izolált kis taviaknál. Látható parazitáltságot főleg a *Schistocephalus* (feltehetően *S. pungitii*) férgek okoztak, ezek viszont a kis tavi populációkat fertőzték nagyobb arányban.

Bíráló: Végül a jelölt többször említi, hogy a kilenctüskés pikó ősi alakja valószínűleg a tengeri forma lehetett, mely csak a pleisztocén jégtakaró visszahúzódása után jelenhetett meg az elszigetelt, kicsi édesvízi tavakban. Nekem az ellenkező scenárió valószínűbbnek tűnik. A pleisztocén során Eurázsia és Észak-Amerika északi részét összefüggő jégtakaró fedte, melynek déli szegélye mentén kicsiny gleccserpatakok és gleccsertavak dinamikusan változó mozaikja húzódtott. Ha a kilenctüskés pikó képes volt megélni ezek hálózatában, az megmagyarázhatja a kontinenseken keresztül ívelő, széleskörű édesvízi elterjedését. A jégtakaró olvadásával viszont a környező tengerek sótartalma kihígult, és ekkor a pikó elterjedhetett a tengerek kiédesült partmenti sávjában is. **Ebben az esetben viszont a kis tavakban ma élő nagytű forma állományai nem a parallel evolúció eredményei, mint azt a jelölt sugallja, hanem egy valaha széles körben elterjedt, ősi forma, mely ma már csak izolált reliktumokra szakadt maradványokban fordul elő. Kérdelem, milyen érvek alapján támogatja mégis inkább a pikó tengeri eredetének hipotézisét?**

HG: Két részletben válaszolnék. Először az ősi alakra térnék ki, másodsor pedig a bíráló izgalmas hipotézisére.

Úgy tűnik, hogy a megfogalmazásom félreérthető volt. A tengeri formát inkább mint kis testű, gyors fejlődésű, ragadozó ellenes védelmi struktúrákkal ellátott, kockázatkerülő fenotípust kell érteni, és nem mint a tengerekben élő egyedek/populációk összességét. A tengerek partvidékén megfigyelhető forma a legtöbb dologban megegyezik a nagy tavi/folyami formával. A kilenctüskés pikónál (a háromtüskés pikóval szemben) nem egyértelmű az ősi típus a tengeri-édesvízi viszonylatban. Nagy valószínűséggel (a többi *Pungitius*-t is figyelembe véve) az ősök édesvíziek lehetnek, akik tolerálták a brakkvizet is. A dolgozatban (logisztikai okokból) partvidéki / brakkvízi populációkat (a Balti-tenger sótartalma nagyon alacsony) használtam az izolált kis tavak kontrasztjaként, de használhattam volna nagy tavi vagy folyami populációkat is.

A bíráló által megfogalmazott alternatív hipotézis kétségtelenül izgalmas és akár reális is lehetne. Ugyanakkor a genetikai vizsgálatok ellentmondanak neki. Az izolált kis tavi populációk nem monofiletikusak, hanem keverednek a többi populációval és korukat tekintve semmiképpen nem régebbiek (Shikano et al. 2010; Teacher et al. 2011; DeFaveri et al. 2012; Bruneaux et al. 2013). Intuitíven is nehéz elképzelni a folyamatot, tekintve, hogy az általam vizsgált izolált kis tavak magasan a jégkorszaki jéghatár felett találhatóak (hozzávetőlegesen a sarkkör szélességén). Ha a speciális fenotípust képviselő pikók a jégtakaró visszahúzódása nyomán jutottak volna el a mostani kis tavakba, akkor ragadozókat is tartalmazó élőhelyeken is át kellett volna jutniuk, amire a nagy méretű, védtelen, ámde kockázatvállaló és magas energiaigényű fenotípusnak nem lett volna sok esélye. Végezetül konkrét példaként ott vannak az általam vizsgált orosz kis tavak, ahol a Fehér-tengertől való izoláció időtartama mindössze száz években mérhető, ám a kis tavi fenotípus kialakulása már megfigyelhető.

2015. október 20.



Herczeg Gábor

Irodalom

- 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 restriction site-associated DNA tag approach. *Mol Ecol* 22:565–582.
- DeFaveri J, Shikano T, Ab Ghani NI, Merilä J 2012. Contrasting population structure in two sympatric fishes in the Baltic Sea basin. *Mar Biol* 159:1659-1672
- Moczek AP, Sultan S, Foster S, Ledón-Rettig C, Dworkin I, Nijhout HF, Abouheif E, Pfennig DW 2011. The role of developmental plasticity in evolutionary innovation. *Proc R Soc B* 278:2705-2713
- Pfennig DW, Wund MA, Snell-Rood EC, Cruickshank T, Schlichting CD, Moczek AP 2010. Phenotypic plasticity's impact on diversification and speciation. *Trends Ecol Evol* 25:459-467
- 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. *Mol Ecol* 19:1147–1161.
- Teacher AGF, Shikano T, Karjalainen ME, Merilä J 2011. Phylogeography and genetic structuring of European nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*)—mitochondrial DNA evidence. *PLoS ONE* 6(5): e19476.
- West-Eberhard MJ 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press