

## Herczeg Gábor

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

MTA doktora címre benyújtott pályázat

**Samu Ferenc** 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 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.**

HG: A bíráló által felvetett probléma abszolút releváns. Mivel a természetben nem található meg a faktoriális elrendezés, azaz a ragadozó jelenlét/hiány és az interspecifikus kompetítor jelenlét/hiány minden kombinációja, a két hatás elkülönítése teljes bizonyossággal nem lehetséges.

A természetes populációkból csak három kombináció volt ismert: (i) ragadozó + kompetítor, (ii) kompetítor és (iii) egyik sem. Az ezen alapuló összehasonlításokból kiderült, hogy a ragadozó-ellenes morfológiai védelem redukciója független a kompetítortól, az óriás testméret evolúciójához viszont mind a ragadozó, mind a (nagyobb méretű) kompetítor hiánya szükséges. Véleményem szerint a legtöbb vizsgált általános tulajdonság (pl. növekedési ráta, ivarérés időzítése) kapcsolódik a testmérethez, és így a 'klasszikus' izolált kis tavi környezethez (ahol a vizsgált faj az egyetlen halfaj) való adaptációt jellemzi. Ebből a szempontból talán hiba volt a predáció túlzott hangsúlyozása, hiszen a predáció egyedül csupán a csontos védelmi struktúrák és a viselkedés evolúcióját képes magyarázni, a többi tulajdonságnál feltehetően a kompetítor halfajok hiánya is kulcsfontosságú.

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

HG: A természetben nem vizsgáltam a kompetíció erősségét. Ugyanakkor a laborkísérletek nem csak a megnövekedett viselkedési aktivitást (beleértve az agressziót

is) mutatták ki az izolált kis tavi populációkban, hanem a csoportban való fejlődés költségeit is (*ad libitum* táplálékellátottság és szaporodási kényszerek hiánya mellett), ami szerintem egyértelmű jele a fokozott intraspecifikus kompetíciónak. Megfigyeltem továbbá, mind a természetben, mind labor körülmények között, hogy a szaporodási időszakon kívül a tengeri és nagy tavi pikók rajokat alkotva 'békésen' együtt úsznak, a kis tavi pikók viszont egyesével mozognak a természetben, laborban pedig agresszív viselkedést mutatnak. Ez utóbbi akár két nőstény hal együtt tartása esetén is rövid időn belül az egyik pusztulásához vezethet.

Bíráló: 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.**

HG: Egyetértek, lehetett volna részletesebben tárgyalni a populációgenetikai hátteret. A kis tavi populációk izolációja magas volt geográfiai távolságtól függetlenül. Csak a tengeri populációk bevonásával volt kimutatható pozitív kapcsolat a genetikai és geográfiai távolságok között a mikroszatellitákon alapuló analízis szerint, az édesvízi populációk esetén nem (Shikano et al. 2010; Teacher et al. 2011; DeFaveri et al. 2012; Bruneaux et al. 2013).

Bíráló: 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 nagy méret az előnyös?**

HG: Az idézett mondatban a hangsúly a domináns kompetitor fajokon volt. Elméletileg az interspecifikus kompetícióban is előnyös lehet a legnagyobbnak lenni, de egy komplex közösségben, ahol egy adott fajnál (jelen esetben a kilenctüskés pikónál) nagyobb testű, dominánsabb kompetitorok már jelen vannak, a testméret evolúciós növekedése nem várható (Wilson 1975; Lomolino 1985; Simberloff et al. 2000).

Bíráló: A **Rensch-szabállyal kapcsolatban** nincsenek ismereteim annak általánosságáról. Minden esetre fajon belül logikusnak és adaptívnek tűnik a jelölt vizsgálata 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 ivarány, szaporodási rendszer, forrásbőség és forráseloszlás szerepet kell játszani. **Kíváncsi lennék a jelölt véleményére a szabály általánosságáról.**

HG: Az öko-geográfiai szabályok és köztük a Rensch-szabály általánosíthatóságát, akár a várt mintázatot, akár a mintázat mögötti mechanizmust nézzük, fenntartásokkal kell kezelnünk a nagyszámú kivétel és az esetileg eltérő, vagy éppen ismeretlen mechanizmusok miatt. Ugyanakkor éppen az aránylag kevésbé ismert Rensch-szabály magyarázatára jelent meg egy tesztelhető hipotézis (Fairbairn 1997): a hímekre ható ivari szelekció intenzitása alakítja az adott csoporton belül a fajok/populációk méretváltoztatosságát, a nőstények pedig korrelációs szelekcióval (lemaradva) követik a hímeket. Ez a hipotézis magyarázni képes az ivari méretdimorfizmus csökkenését (hipo-allometria) ott ahol a nőstények, illetve a növekedését (hiper-allometria) ott ahol a hímek nagyobbak. Elég sok támogató tanulmány látott napvilágot a hiper-allometrikus mintázatok kapcsán, de annál kevesebb a hipo-allometrikus oldalon. Az inverz-Rensch

szabály hasonlóan magyarázható, csak ott a nőstényekre ható fekunditási szelekció a kulcs. Ez főleg ektotermeknél megfigyelhető. Fontos megjegyezni, hogy számos egyéb hipotézis is létezik a szabállyal kapcsolatban, de számomra a korrelációs szelekció hipotézis tűnik a legjobban használhatónak. Véleményem szerint az eredeti szabály önmagában mára már kevés jelentőséggel bír, de a hozzá kapcsolódó feltételrendszer remekül használható a testméret evolúciójának vizsgálatában.

Bíráló: 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.

HG: A bírálónak igaza van, a környezet kiszámíthatósága fontos tényező az optimális energiafelhasználási stratégia szempontjából. A gondolatmenetből azért hiányzott, mert nem rendelkezem idevágó adatokkal (pl. évek közötti változatosság táplálékkínálatban). Mindenesetre az élőhelyek ismeretében nagyobb táplálékellátottság-fluktuáció várható az izolált kis tavakban, mint a nagy nyílt folyórendszerekben vagy tengerekben. A megfigyeléseim alapján megdöbbentő különbségek vannak a kis tavi populációk tavaszi denzitásában. Egyes években óriási mennyiségben telelnek át a halak, ami tavasszal nagyon magas egyedszámban és a halak szemmel látható leromlottságában (csontvázszerű megjelenés) jelentkezik. Hasonló jelenségnek semmilyen nyomát nem tapasztaltam tengeri vagy nagy tavi populációkban. Ez alapján pont a kis tavaknál várhatnánk fokozott tartalékolást a környezeti sztochaszticitást kivédendő. Az energiaraktározásban megfigyelt ezzel ellentétes mintázat tovább erősíti a következtetésem a növekedésbe való energiabefektetés prioritását illetően.

Bíráló: 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?**

HG: Végig relatív (testméretre korrigált) agy és agyterület méretekről van szó egy részvizsgálatot leszámítva, ha ez valahol nem egyértelmű, akkor ott a megfogalmazásom volt hibás. Az agyterületek relatív méretében tapasztalt eltérések függetlenek voltak a testméretbeli mintázatoktól, mivel először az agyméret – testméret allometriára korrigáltunk a logaritmikus transzformációval, majd a testméretet bevittük az összes modellünkbe kováltozóként, hogy a lineáris összefüggésekre is korrigálni tudjunk. Megvizsgáltam azt is, hogy az agyméret – testméret allometria eltér-e populációk vagy habitatok között, de nem találtam erre utaló mintázatot.

Bírálónak igaza van, a térfogatbecslésnél összehasonlíthatatlanul kifinomultabb módszerek is léteznek a neurobiológiában. Ugyanakkor a legtöbb ilyen módszert logisztikailag nehéz lenne ökológiai mintaszámokon alkalmazni. A feltett kérdés jogos, például a Herculano-Houzel csoport kurrens eredményei laboratóriumi egereken bemutatták, hogy az agy vagy valamely agyterület mérete gyengén prediktálja a benne lévő neuronok számát (kb. a variancia 1-20%-át írják le a korrelációk az agyterülettől

függően), mivel a neuronok és egyéb sejtek száma nőhet úgy, hogy a méretük pedig csökken (Herculano-Houzel et al. 2015). Persze azért természetes populációkban és különösen populációk között a relatív agyterület méret az agyterület relatív fontosságát jól prediktálja, mivel az idegszövet az egyik legköltségesebb szövettípus a szervezetben, mind a fejlesztését, mind a fenntartását tekintve (Aiello & Wheeler 1995; Kotrschal et al. 2013).

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

HG: A viselkedést csak labor-generációkban mértem, és az első laborkísérletben négy populáció szerepelt (Balti-tenger, Fehér-tenger illetve egy-egy svéd és finn izolált kis tó).

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

HG: Igen.

Bíráló: 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.).

HG: A Bevezetés második oldalán adtam meg egy rövid leírást, majd utána már további magyarázat nélkül használok a fogalmat. Így utólag olvasva számomra is egyértelmű, hogy jobban ki kellett volna bontanom az idevágó módszertani részt.

**Bíráló: 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?**

HG: Igen, a cikkben lett felcserélve a két hal-alak.

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

HG: Igen, a ragadozó jelenléte hasonlóan csökkentette a növekedést mint a táplálékhiány, noha a pikók csak a ragadozó szaganyagaival találkoztak. Ezt valószínűleg a viselkedési aktivitás (beleértve a táplálkozást) drasztikus csökkenése okozta, bár nem zárható ki a stressz anyagcserére kifejtett hatása sem.

Bíráló: **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.

HG: Köszönöm! Szerintem is érdekes mintázat, ami azt sejteti, hogy maga a plaszticitás is evolválódhat kvantitatív tulajdonságként. A fenotípusos plaszticitás szerepe a lokális (genetikai) adaptációban vagy azzal szemben egy kiemelt területe a kurrens evolúcióbiológiának, de az itt taglalt szemlélet aránylag kis figyelmet kap.

Bíráló: **A szerző jó absztrakciós készségére 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 × ivar × ragadozó kezelés × 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 oldalvonal szerv nagyfokú változékonyságára mindenképpen felhívják a figyelmet.**”

HG: Az ilyen komplex interakciók pontos értelmezése lehetetlen, különösen ha a detektált változások és a vizsgált tulajdonságok pontos biológiai funkciója ismeretlen. Persze ezt már a vizsgálat tervezésekor is tudtam. A fő kérdés és a fő eredmény az oldalvonal szerv fenotípusos plaszticitása volt, különös tekintettel arra, hogy a ragadozó szaganyaga is indukált választ.

Bíráló: 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 idegrendszerrel, érzékszerveket igényel, míg egy testi tulajdonságban megmutatkozó plaszticitás adott esetben mindössze az egyedfejlődés során egy gén ki- vagy bekapcsolódását igényli.

HG: Érdekes kérdés. A plaszticitás által megváltoztatott tulajdonságtól függetlenül szükség van a ragadozó jelenlétét felfogó érzék- és idegrendszerre. Persze a környezeti változásra adott azonnali adaptív plasztikus viselkedési válasz képessége esetén már szükség lehet az extra agyi kapacitásra, de itt hosszú távú kezelésekre adott válaszokat vizsgáltam.

Ettől függetlenül, általánosságban egyet kell értenem. A viselkedési plaszticitás gyakran hangoztatott alacsony költsége egyáltalán nem tűnik egyértelműnek.

2015. október 20.



Herczeg Gábor

## Irodalom

- Aiello LC, Wheeler P 1995. The expensive tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Curr Anthropol* 36:199-221
- 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
- Fairbairn DJ 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annu Rev Ecol Syst* 28:659-687
- Kotrschal A, Rogell B, Bundsen A, Svensson B, Zajitschek S, Brannstrom I, Immler S, Maklakov AA, Kolm N 2013. Artificial selection on relative brain size in the guppy reveals costs and benefits of evolving a larger brain. *Curr Biol* 23: 168-171
- Lomolino MV 1985. Body size of mammals on islands: the island rule re-examined. *Am Nat* 125:310-316
- 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.
- Simberloff D, Dayan T, Jones C, Ogura G 2000. Character displacement and release in the small Indian mongoose, *Herpestes javanicus*. *Ecology* 81:2086-2099
- 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.
- Wilson DS 1975. The adequacy of body size as a niche difference. *Am Nat* 109:767-784