

Bírálat

Herczeg Gábor: Fajon belüli adaptív változatosság: vizsgálatok a fenotípustól a genotípusig **című MTA doktori értekezéséről**

Bevezetés

Herczeg Gábor doktori értekezésének témája egy nagy elterjedésű halfaj, a kilenctüskés pikó (*Pungitius pungitius*) morfológiai, életmenetbeli és viselkedési tulajdonságainak populációk közötti összehasonlítása, és a különbségek okainak feltárása. Habár az ilyen típusú vizsgálatok nem ritkák az ökológiában és evolúciobiológiában, az értekezésben bemutatott kutatás több szempontból is figyelemreméltó. Egyik legfőbb erőssége az, hogy az eltérő ökológiai körülmények között élő populációknak sokféle, az élőhelyhez történő adaptáció szempontjából fontos tulajdonságát veti össze. Másrészt többféle módszerrel teszteli a talált különbségek lehetséges okait: az egyszerű terepi mérések mellett laboratóriumi kísérleteket és modern genetikai elemzéseket használnak a mechanizmusok szétválasztására és igazolására. Végezetül a vizsgálat térbeli léptéke is említésre méltó: a faj fennoskandináviai elterjedésének szinte egész területére kiterjed, és összesen 20 populáció adatain alapul. A végeredmény egy nagyszabású vizsgálat sorozat, ami az átlagosnál jóval teljesebb képet ad egy élőlény különböző életfeltételekhez történő adaptációjáról.

Az értekezés általános értékelése

Az értekezés 28 cikk és 3 kézirat anyagát tartalmazza, ezek közül 9-ben a jelölt az első szerző, a többiben társszerző. Valamennyi cikk rangos nemzetközi ökológiai és evolúciobiológiai folyóiratban jelent meg, pl. *Journal of Evolutionary Biology*, *Molecular Ecology*, *Proceedings of the Royal Society B*, *Biology Letters*, *Evolution*, hogy csak néhányat említsek közülük. A kutatások színvonalát a cikkek megjelenési helye mellett az is jelzi, hogy nemzetközi szinten is kiváló evolúciobiológusok, genetikusok és ökológusok a társszerzői Herczeg Gábornak. Ez nem meglepő, hiszen a kutatásokat a Helsinki Egyetemen Juha Merila professzor vezette kiváló evolúciogenetikai csoport tagjaként végezte.

Már a publikációk pusztán száma is mutatja az értekezésben bemutatott anyag mennyiségét. Habár a jelölt minden vizsgálatnak csak a lényegét sűrítette az értekezés magyar nyelvű szövegébe, ez az

összefoglaló közel 100 oldalt tesz ki. A mellékletként csatolt eredeti cikkek további 180 oldalt igényelnek. Az értekezés 3 fő témát tárgyal. Az elsőben a természetes pikópopulációk összehasonlításának eredményei szerepelnek. A második a különbségek kialakulásában szerepet játszó fenotípusos plaszticitással foglalkozik, elsősorban egy common garden kísérlet sorozat eredményeire alapozva. A harmadik rész a jellegek kvantitatív genetikai elemzésének eredményeit mutatja be, melyek között a legmodernebb genomikai módszerekkel végzett kutatások is szerepelnek (genome scan, QTL mapping). Habár e kutatások eredményei szerteágazóak (a populációk filogenetikai kapcsolatától a ragadozókra adott viselkedési válaszokig sokféle téma felbukkan), az értekezés sikeresen foglalja keretbe az anyagot. Az egyes témák lényeges módszerei, legfontosabb eredményei és ezek értékelése érthetően és a cikkek ábráival megfelelően alátámasztva kerülnek bemutatásra, a részleteket pedig a függelék eredeti cikkiben lehet megtalálni.

Általánosságban elmondható, hogy a bemutatott vizsgálatok egy jól megtervezett, koherens kutatási programot valósítottak meg. Ez mellett az egyes vizsgálatok külön-külön is jelentős és aktuális evolúciobiológiai / ökológiai kérdésekre irányulnak. A vizsgálatok módszere és kivitelezése magas színvonalú, külön kiemelendő a laboratóriumi common garden kísérlet sorozat sokrétű alkalmazása, valamint a genetikai elemzések élvonalbeli módszerekkel történő megvalósítása. Ahogy a publikációk száma és színvonala alapján várható, a kutatás számos, nemzetközi mércével mérve is jelentős eredményt produkált a fenotipikus plaszticitás és populációk közötti adaptív különbségek vizsgálata terén, amelyek egyértelműen demonstrálják a jelöltnek a témákban végzett figyelemreméltó munkásságát és kiterjedt szakmai ismereteit.

Kérdések és megjegyzések

Az értekezésben bemutatott kutatásokkal kapcsolatban két általánosabb észrevételem van. Az első az összehasonlított populációk ökológiai viszonyaira vonatkozik. A kis tavi és tengeri populációk közötti fő különbségnek azt tekintik, hogy a kis tavakból hiányoznak a ragadozók és jórészt az egyéb kompetitor halfajok is, míg ezek fontos komponensei a tengeri pikó populációk környezetének. E különbség folyományaként a kis tavi pikóknál az intraspecifikus kompetíciót tekintik a legfontosabb szelekciós tényezőnek. A feltételezések természetesen a vizsgált populációk élőhelyének alapos ismeretén alapulnak, és e különbségek valószínűleg tényleg fontosak. Azonban nem érzem kellően alátámasztottnak azt, hogy csaknem kizárólag ezeknek a tényezőknek (ragadozó hiány, erős kompetíció) a hatásaként értelmezik a kis tavi populációk összes sajátosságát. Egy ilyen nagy ívű, sok problémára kiterjedő kutatásban érdemes lett volna tesztelni legalább a vizsgálható

alapfeltételezéseket, például hogy a kis tavi populációkban valóban kimutatható-e az intenzív intraspecifikus kompetíció, vagy hogy a nagy testméretnek mennyire jelentős a fitnessz előnye a két ivar esetében (nőstényeknél a peteszám mérésével történt erre kísérlet, de ez csak egy közvetett becslése a tényleges sikernek). Kérdésem, hogy vannak-e esetleg újabb, közvetlen bizonyítékok a feltételezett hatások működésére a vizsgált faj esetében?

Ennek a problémának a másik oldala az, hogy kevés nyoma van az értekezésben annak, hogy az eredmények értelmezése során alternatív magyarázatokat is megfontoltak volna. Egyedül a védekező morfológiai képletek kapcsán említik az ionkoncentráció lehetséges hatását, azonban más potenciálisan fontos élőhelyi különbségek nem kerülnek szóba. Ilyenek lehetnek például a táplálkozási és a hőmérsékleti viszonyok, amelyek jelentősen eltérhetnek a tengeri és kis tavi élőhelyek között és ezáltal hatással lehetnek az olyan jellegek változatosságára, mint a testméret, növekedési ráta vagy egyes viselkedési tulajdonságok. Mi a jelölt véleménye arról, hogy például ez a két tényező hozzájárulhatott-e a tengeri és a kis tavi populációk közötti különbségek kialakulásához?

A másik megjegyzésem a kis tavi tulajdonságok kialakulásának értelmezésére vonatkozik. Az értekezésben több helyen és kontextusban is utalás van arra, hogy a kis tavi populációk egymástól függetlenül jöttek létre, ezért a kis tavi fenotípus egymástól függetlenül alakult ki ezekben a populációkban (pl. 23. oldal utolsó, 55. oldal második és harmadik, 61. oldal utolsó, 87. oldal utolsó, 91. oldal harmadik, 96. oldal utolsó, 97. oldal első, és 98. oldal második bekezdése). Ezt azután érvként használják a kimutatott különbségek és a mögöttük meghúzódó mechanizmusok robusztusságának demonstrálására (hiszen a kis tavi populációkban zajló evolúció "több ismétlésben" is ugyanazt eredményezte). Azonban nem nyilvánvaló számomra, hogy ezt a feltételezést mire alapozzák. Elképzelhető például, hogy a kis tavi fenotípus már korán, az élőhelytípus meghódításának kezdetén kialakult, majd sikeressége révén elterjedt a hasonló élőhelyeken. A 4.1.1 fejezetben bemutatott erős populációk közötti genetikai differenciálódás nem feltétlenül mond ennek ellent, hiszen az később (a kis tavi fenotípus kialakulását követő kolonizációk után) is kialakulhatott. A 3. ábrán mutatott térkép alapján több vizsgált kis tavi populáció is viszonylag közel helyezkedik el egymáshoz, ami szintén felveti a közös forráspopulációból (vagy egymásból) történő kolonizáció lehetőségét. Kérdésem, hogy milyen eredményekre alapozzák a kis tavi populációk és fenotípus többszörös független kialakulását?

Néhány további kisebb észrevétel és kérdés a vizsgálatokkal kapcsolatban:

- 3.5.2. fejezet, módszerek (15. oldal): Mi a jelentősége annak, hogy a halak tömegét vízben mérték?

- 4.1.2. fejezet, morfológiai különbségek (24. oldal): Egyes mintázatok szöveges leírása olyan különbségeket sugall, amik az ábrákról nem egyértelműek, például: a védekező képletek (tüsképajzs főkomponens) tekintetében a szöveg szerint "A nagy tavak pikói a tengeri fenotípushoz álltak közel." Ezzel szemben a 7B ábra alapján úgy tűnik, hogy mind a tengeri, mind a kis tavi populációktól különböznek, habár a kis tavi populációk nagy változatossága miatt ezek némelyikétől jobban különböznek mint a tengeriektől, viszont más kis taviakhoz meg jobban hasonlítanak.

- 4.1.3.1 fejezet, testméret, növekedés, ivarérés időzítése (28. oldal): A természetes populációk testméretére vonatkozó eredmények alapján arra következtetnek, hogy az eredmények támogatják az un. Sziget-szabályt, mivel a kis tavakban a pikók nagyobbra nőttek, különösen ha nem volt mellettük kompetítor halfaj (háromtűskés pikó). Ahogy fentebb már írtam, ezek a vizek számos más tulajdonságukban is különbözhetnek, pl. lehet, hogy a két faj (kilenctűskés + háromtűskés pikók) együtt csak a nagyobb, vagy mélyebb, vagy hidegebb stb. "izolált kis tavakban" fordulnak elő. Nem lett volna lehetséges, hogy valamilyen többváltozós statisztikai elemzéssel közvetlenül is teszteljék, hogy a ragadozó / kompetítor prezencia mellett más környezeti változóknak van-e hatása a testméretre?

- 11 ábra, (29. oldal), életkor-függő testméret-változatosság: Nem világos hogyan szerepel az ábrán az életkor, pl. az 1,2,3, stb. számok jelzik ezt az x tengelyen hónapban, vagy évben?

- 32. oldal, predátorok méret limitáltsága a kilenctűskés versus háromtűskés pikónál: Egy vizsgálat szerint a háromtűskés fajnál a ragadozók jelenléte nagy testméretet eredményez, ellentétben a kilenctűskéseknél talált eredményekkel. A jelölt által javasolt magyarázat a különbségre a két pikófaj ragadozóinak eltérő méret-limitáltsága. Tudna adni a jelölt konkrétabb információt a két pikófaj ragadozóinak tulajdonságairól, ami alátámasztja ezt az elképzelést?

- 33. oldal: A szerzők szerint a késleltetett ivarézés "... csak extrém körülmények között valósulhat meg, a ragadozóktól független mortalitásnak alacsonynak kell lennie, a ragadozóktól függő mortalitásnak viszont szinte a nullához kell tartania". - Habár a modell keretein belül (és a vizsgált faj esetében) ez így lehet, más lehetőség is elképzelhető: pl. a késleltetett ivarézés kifizetődő, ha (1) a párszerzés predációs költsége nagy (pl. feltűnő udvarlás miatt), viszont (2) a fiatal egyedek párszerzési esélye valami miatt alacsony (pl. a nőstények preferenciája miatt). Lehet-e ennek az elképzelésnek relevanciája a pikók esetében?

- 4.2.1.4 viselkedés (71-72. oldalak): A jelölt és munkatársai szerint "... mivel a kis tavakban az élettartam majdnem kétszerese a többi habitat-típusban megfigyeltnek ... Ezért érthető, hogy a minél nagyobb testméret elérésére törekvő kis tavi pikók nagyobb kockázatot vállaltak táplálékhiány esetén ...". Nem világos, hogy a jó túlélési esély miatt eredményez kockázatvállalás növekedést. Az összefüggést úgy is lehet nézni, hogy mivel a nagy méret mindegyik élőhelyen fontos a fekunditáshoz, ezért ott éri meg az egyednek többet kockáztatni érte a korai életszakaszban, ahol kisebb az esélye a hosszú életnek (és fejlődésnek). Egy alternatív (nem a jövőbeni fekunditással összefüggő) magyarázat a kis tavi pikók nagyobb kockázatvállalására pl. az lehet, hogy a nagyobb testméret aktuális fiziológiai fenntartási költsége miatt kell gyakrabban táplálkozniuk. Mit gondol erről a jelölt?

Összefoglaló vélemény az értekezésről

Összességében az értekezés egy nagy volumenű, magas színvonalon megvalósított kutatást mutat be. A jelölt munkássága jelentős új tudományos eredményeket produkált a fenotípusos plaszticitás és a populációk közötti adaptív különbségek vizsgálata terén, ami messzemenően teljesíti a doktori fokozat megszerzésével szemben támasztott elvárásokat. Ezek alapján Herczeg Gábor doktori értékelését nyilvános védésre alkalmasnak tartom és sikeres szóbeli védés esetén számára az MTA doktora cím odaítélését javaslom.

Veszprém, 2015. szeptember 15.



Liker András

MTA doktora