

Doktori (PhD) értekezés tézisei

**Eltérő egyedfejlődési sebességű életmenet
stratégiák háttere és következményei**

Rádai Zoltán

Témavezetők:

Prof. Barta Zoltán

Prof. Samu Ferenc



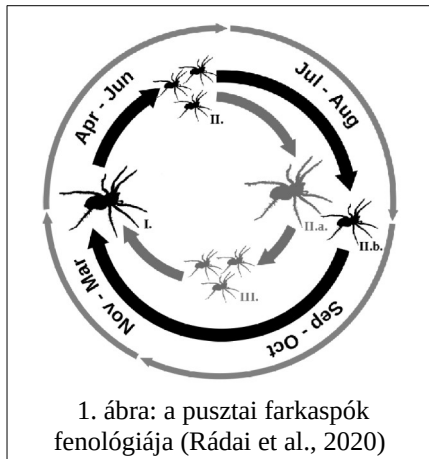
DEBRECENI EGYETEM
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2020

I. Bevezető és célkitűzések

Az életmenet elmélet célja, hogy megértse a kulcsfontosságú életmenet jellegekben megfigyelt változatosság mögöttes okait és következményeit. Ezen változatosság több szinten, fajok közt és fajokon belül is mevalósul, a természetes szelekció útján megjelenő adaptációk révén, mely folyamat egyik eredménye a fajok, vagy populációk közti egyedfejlődésbeli változatok fixálódása, ami önmagában csupán korlátozott teret hagy az egyedfejlődési jellemzők plasztikusságának. Ennek ellenére az egyedek szintjén az egyedfejlődési plaszticitás jelentős szerepet játszik a fajokon és populációkon belül, egyes esetekben jelentősen eltérő egyedfejlődési útvonalak létrejöttéhez hozzájárulva. Ennek egyik példaként hozhatók fel az ún. kohorsz szétválás egyes esetei, melyekben adott mechanizmusok az egyedfejlődési utak elágazásához vezetnek az adott korcsoporton belül. Noha a múltban számos tanulmány tett kísérletet ezen mechanizmusok azonosítására és azok populáció dinamikai hatásainak megértésére, mégis meglehetősen kevés ismerettel rendelkezünk a kohorsz szétváláshoz köthető fokozott egyedfejlődési sebesség egyedszintű következményeiről.

A kohorsz szétválás egy érdekes esete került megfigyelésre a pusztai farkaspók (*Pardosa agrestis*, Westring, 1861) esetében. Ezen pókfaj életmenetének különlegessége (mely alapján az Európában fellelhető, azonos nemzetségbe tartozó fajoktól eltér), hogy egy kétcsúcsú éves fenológia jellemzi, mely az adott év első utódnemzedékén belül megfigyelhető eltérő egyedfejlődési sebességekből adódó kohorsz szétválásból ered (Kiss & Samu, 2002, 2005). Az első ivarérett fenológiai csúcs az előző évből (szub-adult, vagy juvenilis formában) áttelelt pókokat foglalja magába, melyek az áttelelést követő tavasz és kora nyár



1. ábra: a pusztai farkaspók fenológiája (Rádai et al., 2020)

során vedlenek ivaréretté (1. ábra, I.). Ezek az ivarérett (adult) egyedek kora nyáron párzanak majd elpusztulnak, teret adva az első utódnemzedéknek (1. ábra, II.). A kispókok egy része életciklusát a következő évben fejezi be, azaz a kikelésük évében fejlődnek, juvenilis, vagy szub-adult stádiumban áttelelnek, majd a következő évben vedlenek ivaréretté, szaporodnak és elpusztulnak (1. ábra, II.b.). Más kispókok azonban egy jóval gyorsabb életmenetet követnek (1., II.a.) és még kikelésük évében késő nyáron vagy ősszel vedlenek ivaréretté, szaporodnak és pusztulnak el. Ezek a gyorsan fejlődő egyedek képezik az adott év második adult fenológiai csúcsát. Érdekes módon ezek a gyorsan fejlődő pókok gyakran egyazon petezsákból származnak, mint azok amelyek a lassabb életmenet követik, azaz a kora nyári adult nőstényeknek gyors és lassú fejlődésű utódai is vannak. Így tehát az egyedfejlődési aszinkronitásból fakad az adott év első utódnemzedékében a kohorsz szétválás, melyben az egyazon korú pókok jelentősen eltérő életmenet stádiumot érnek el késő nyárra. Ehhez természetesen a gyorsan fejlődő pókoknak jelentősen növelnie kell egyedfejlődési és növekedési ütemét, azaz jóval kevesebb idő alatt kell áthaladniuk az egyes élet stádiumokon, valamint gyorsabban kell felépíteniük szomatikus és szaporodó szöveteiket.

Különleges életmenete alapján ez a pókfaj érdekes modell rendszer lehet a kohorsz szétváláshoz kötődő fokozott egyedfejlődési sebesség további életmenet jellegekre gyakorolt hatásainak vizsgálatában. Doktori munkám során számos vizsgálat és kísérleti felállás alkalmazásával kutattam, milyen okai és következményei azonosíthatók a kohorsz szétválás ezen esetének, és milyen életmenet jelleg összefüggések figyelhetők meg az al-kohorszokon belül. Az életmenet jellemzők al-kohorszok közti és azokon belüli vizsgálata révén (mind laborban nevelt, mind pedig természetből gyűjtött egyedeken) nem csupán ezen egyedi pókfaj életmenetéről tudunk meg többet, hanem a kohorsz szétválás, valamint az azzal kapcsolt fokozott egyedfejlődési sebesség következményeiről is.

Mint a fentiekben leírásra került, a pusztai farkaspók természetes élőhelyein lassú és gyors egyedfejlődésű egyedek is jelen vannak, akár egyazon anyától származó utódok közt is. Azonban arról, hogy milyen tényezők játszanak szerepet ezen fejlődési formák megjelenéséhez (azaz magához a kohorsz szétváláshoz), nem sok ismeretünk van. Korábbi laboros kinevelések alapján olyan környezeti tényezők befolyásolhatják a fejlődő kispókok fejlődési stratégiáját. Más ízeltlábúak esetében vannak megfigyelések amelyek arra utalnak, hogy a környezeti hőmérséklet hatással lehet a kohorsz szétválás megjelenésére, mint például ezerlábúaknál (David et al., 1999), legyeknél (Todd, 1996), ill. molylepkéknél (Wipking, 1990). Továbbá Kiss (2003) múltbéli megfigyelései alapján a nappalhossz és a hőmérséklet hatással lehet a pusztai farkaspók egyedek fejlődésmenetére. Ezek alapján az egyes számú tanulmányunkban (**1. tanulmány**) azt a hipotézis állítottuk fel, hogy a gyors egyedfejlődésű egyedek megjelenése egy ún. életmenet döntés eredménye, válaszul adott környezeti hatásokra. Predikciónk az volt, hogy **a kora nyári időjárási tényezők összefüggésben állnak a késő nyári gyorsan fejlődő pókok előfordulásával.**

Ez idáig számos tanulmány foglalkozott az életmenet ütemének és más életmenet jellegek összefüggésével, sok esetben a fajok, és/vagy populációk közti szinten. Azonban csak az utóbbi évtizedben kezdték el a populációkon belüli (azaz egyedszintű) élet-ütem változatosság és az életmenet jellegek kapcsolatát közelebbről vizsgálni. Életmenetéből adódóan a pusztai farkaspók ideális alanya a jelentős populáción belüli élet-ütem változatosság hatásainak vizsgálatára. A fokozott egyedfejlődési sebesség energetikailag igen költséges, így azon egyedeknek, melyek azt igyekeznek fenntartani, biztosítaniuk kell a hozzá szükséges erőforrás (táplálék) bevitelt (Dammhahn et al., 2018; Niemelä et al., 2012). Következésképpen **azt várhatjuk, hogy a gyorsan fejlődő egyedek jóval aktívabb és kockázatvállalóbb viselkedést mutatnak a lassan fejlődőkhöz képest**, amely a gyors növekedés és fejlődés energetikai költségeinek fedezéséhez szükséges. Kettes számú tanulmányunkban (**2. tanulmány**) ezt vizsgáltuk a pókok felfedező, táplálékszerző és rejtőző viselkedésének megfigyelésével.

A gyors egyedfejlődés számos költséggel társulhat (Brommer, 2004; Ficetola & De Bernardi, 2006; Rantala & Roff, 2005), mely költségek gyakran a jellegek közti negatív csereviszonyban (trade-off) manifesztálódnak. Noha ilyen negatív jellegek közti korrelációt várhatunk egyes költséges jellegek közt, az egyedi „minőség” (kondíció) és adaptív plaszticitás elrejteti ezen összefüggéseket (Engqvist, 2007). Bár vannak tanulmányok, melyek a fokozott egyedfejlődési sebesség hátterét és lehetséges költségeit vizsgálják, összetett tanulmányok ezen jelenség vizsgálata az alternatív fejlődési útvonalak (és a kohorsz szétválás) perspektívájából még mindig jószerével hiányoznak. Hármashatvan számú tanulmányunkban **(3. tanulmány) célunk az volt, hogy számszerűsítsünk olyan kulcsfontosságú életmenet jellemzőket, melyek kapcsolatban állnak az egyedek kondíciójával, szomatikus karbantartásával, valamint, a nőstény egyedek esetében, fekunditásával, és ezeket összehasonlítsuk az al-kohorszok közt, hogy azonosíthassuk a gyors egyedfejlődés egyes fiziológiai jellegzetességeit.**

Nem csupán az egyedfejlődés üteme, de maga az egyedfejlődési stádiumok közti átmenet is összefüggésben állhat az egyedi kondícióval és szomatikus karbantartással. Mint ilyen, az immunrendszer egyes részeinek hatékonysága változhat az egyedfejlődés során (Wilson-Rich et al., 2008). Érdekes módon azonban az immunokompetencia egyedfejlődés alatti dinamikája ízeltlábúakban még mindig kevésbé ismert. Bár az életmenet stádium-függő változások a potenciális patogének prevalenciájában (mely hozzájárulhat a stádium-függő immunitás evolúciójához) relatíve jól kutatottak (Giglio & Giulianini, 2013; Shi & Sun, 2010), azon életmenet jellemzők, melyek hozzájárulnak a poszt-embriális fejlődés során végbemenő immunokompetenciabeli változások erősségéhez és irányához ritkán kerültek vizsgálatra. Négyes számú tanulmányunkban **(4. tanulmány) azt vizsgáltuk, miként függ össze a növekedési ráta és maga az ivaréretté válás a pókok humorális immunitásának hatékonyságával.**

Az immunrendszer aktiválása (fiziológiai értelemben véve) költséges, amely költségek más jellegek kifejeződését, vagy működését zavarhatják. A hímek és nőstények jelentősen eltérnek abban, miként lehetnek képesek maximalizálni szaporodási sikerüket, mely eltérések abban is megnyilvánulhatnak, miként képesek kezelni a fent említett költségeket (Vincent & Gwynne, 2014). Ötös számú tanulmányunkban (5. tanulmány) az volt a célunk, hogy számszerűsítsünk egy aktív immunválaszt mind nőstény, mind hím pókokban, az ún. melanotikus betokozódásos immunválasz tesztelésével. Azt vártuk, hogy a vizsgált pókfajban a nőstények petékbe való energia befektetése, a szaporodási időszak rövidege, valamint a jelen- és jövőbeli szaporodás közti trade-off hiánya feltehetőleg mind közrejátszik egy általánosan alacsonyabb nőstény immunokompetenciában. Továbbá azt is teszteltük, miként függ össze a mért immunválasz erőssége a kondícióval (előtest méretként mérve) és egyedfejlődési idővel.

II. Anyagok és módszerek

- 1. tanulmány** A pusztai farkaspók élőhelyeinek hosszútávú gyűjtési adatbázisával, valamint a kora és késő nyári időjárás adatokkal (hőmérsékleti és csapadék paraméterek) nem-parametrikus habitat modellezést alkalmaztunk. A gyűjtési adatok természetéből fakadóan a gyors fejlődésű pókok előfordulásáról csak populáció-szintű elemzésre volt lehetőségünk.
- 2. tanulmány** A viselkedésökológiai szakirodalom releváns publikációi alapján használt módszerekkel számszerűsítettük a pókok felfedezőkészségét, rejtőzési viselkedését, valamint mesterséges és élő prédával szembeni támadáskészségét. A viselkedési adatokat kevert lineáris modellek (LMM), valamint Cox arányos kockázati regressziós modellek (CM) használatával elmeztük.
- 3. tanulmány** Két tesztsorozatot végeztünk. Az elsőben természetes élőhelyükről begyűjtött, valamint laborban kinevelt pókokon, mely utóbbiak esetében két kinevelési kezelést

alkalmaztunk a lassú és gyors fejlődési sebességű pókok kineveléséhez. Mind a természetből gyűjtött, mind pedig a laborban kinevelt pókoknál megmértük azok előtest szélességét és sötétségét (azaz előtest melanizáltságát), továbbá a pókok testének zsírtartalmát, mely mérésekkel az egyedek kondícióját céloztuk számszerűsíteni. Ugyancsak mértük két antimikrobiális peptid (cekropin B, β -defenzin) szintjét az ún. enzim-kapcsolt immunoszorbens módszerrel (ELISA). Továbbá mértük a pókok utótest homogenizátumának Gram-pozitív baktérium növekedés gátló hatékonyságát két mikrobiológiai módszerrel. A természetben gyűjtött párzott nőstények esetében feljegyeztük azok fekunditását az első kokonból kikelő kispókok számaként. A második tesztsorozatban laboratóriumban neveltünk ki pókokat (a fent említett kinevelési kezelést alkalmazva) és feljegyeztük azok túlélési arányát. A két tesztsorozatból származó adatokat LMM-ek és CM-ek alkalmazásával elemeztük.

4. tanulmány A pókok növekedési rátáját azok előtest méret köbének fejlődési idővel történő osztásával számszerűsítettük. Immunokompetenciájukat a Gram-pozitív baktérium növekedés gátló hatékonyság és sejt fal bontó képesség módszerekkel mértük. Természetből gyűjtött párzott nőstényeknél szintén használtuk ezen módszereket, és feljegyeztük fekunditásukat. A laborban kinevelt pókoktól származó adatokat Bayes-i többválaszváltozós kevert lineáris modellel elemeztük, míg egyszerű lineáris modelleket használtunk a természetből gyűjtött pókoktól származó adatok elemzésére.

5. tanulmány Természetes élőhelyükről gyűjtött nőstényektől származó kispókokat neveltünk ki laboratóriumban, melyeknél ivaréretté vedlésüket követően a melanotikus betokozódás módszert alkalmaztuk. Betokozódás során egy, a szómába jutott idegen testet (pl. parazita) melanin termelő hemociták borítják be, hogy azt izolálják és

semlegesítsék. A melanin lerakódás mértékének mérésével az immunválasz erőssége számszerűsíthető. Az elemzések során LMM-eket használtunk, melyekben teszteltük a betokozódás hatékonyságának összefüggését az egyedfejlődés idejével, valamint a pókok testméretével, kontrollálva a pókok nemére is.

III. Eredmények

1. tanulmány Predikciónkkal összhangban azt találtuk, hogy a legnagyobb késő nyári gyorsan fejlődő pók előfordulás a kora nyári időjárási tényezők egy szűk intervallumával esett egybe. Feltételezhetően ezen intervallum egy optimális érték tartományt képvisel, mely a gyors egyedfejlődési életmenet melletti „döntést” támogatja a kora nyári kispókok közt. Megemlíthető azonban, hogy ezen tanulmány esetében tisztázatlan marad, hogy az időjárási tényezők vajon közvetlen (pl. metabolikus rátára hatva), vagy közvetett (pl. táplálékállat elérhetőségre vonatkozó) hatást gyakorolnak-e ezen életmenet döntésre. Továbbá, míg eredményeink alátámasztani látják ezen a „korai életmenet döntés” hipotézisét, a tesztelt időjárási tényezők hatása a kispókok túlélésére szintén jelentős szerepet játszhat ezen rendszerben.

2. tanulmány Eredményeink azt mutatták, hogy a gyorsan fejlődő pókok konzisztens módon aktívabbak voltak a felfedezőkészség teszteken, azaz nagyobb távolságokat tettek meg és több időt töltöttek mozgással mint lassan fejlődő társaik. Emellett a gyors fejlődésű egyedek több esetben és hamarabb támadták meg a felkínált prédát. Továbbá, a lassan fejlődő pókok több időt töltöttek rejtve, mint a gyorsan fejlődők, bár ezen különbség csak az első teszt ismétlésben volt jelen.

3. tanulmány A természetes élőhelyről gyűjtött gyors fejlődésű pókok kisebb méretűek voltak, kevesebb zsírtartalékkal és kevésbé melanizált előtesttel rendelkeztek. Érdekes módon ezen különbségek nem voltak megfigyelhetők a laborban nevelt pókok közt. Ugyancsak nem találtunk általános

tendenciát az immunitás és fejlődési sebesség közt mely ezek költség-alapú negatív összefüggésére utalt volna, leszámítva a sejtfal bontó képességet, mely esetében a természetből gyűjtött gyors fejlődésű párzott nőstények mutatták átlagosan a legalacsonyabb értékeket. Azonban a gyorsan fejlődő nőstényeket jelentősen kisebb fekunditás jellemezte.

4. tanulmány Az eredmények alapján a szub-adult pókok erősebb bakteriális sejtfal bontó képességgel rendelkeztek az adult egyedekhez képest, ám a két fejlődési stádium nem tért el bakteriális növekedés gátló képességében. A növekedési ráta nem állt szignifikáns összefüggésben egyik mért immunitás paraméterrel sem, és nem találtunk jelentős összefüggést a két paraméter (bakteriális növekedés gátlás és sejtfal bontó képesség) között. Továbbá, a párzott nőstények alacsonyabb értékeket mutattak a mért immunitás paraméterek esetében a szűz nőstényekhez képest, bár a sejtfal bontási képesség esetében ez az összefüggés csak a késő nyári (gyors fejlődésű) nőstények esetében volt statisztikailag szignifikáns. A párzott nőstények közt a nagyobb fekunditással rendelkező nőstények jellemzően gyengébb immunitás értékeket mutattak.

5. tanulmány A hímek átlagosan erősebb betokozódási immunválaszt mutattak, mint a nőstények. A betokozódás mértéke pozitív összefüggésben állt a testmérettel a hímek esetében, ám a nőstényeknél nem, mely ezen immunválasz jelentősebb kondíciókapcsoltságára utal a hímek esetében. Az egyedfejlődési idő nem korrelált a testmérettel, azonban pozitív összefüggést mutatott a betokozódás mértékével mind a nőstények, mind pedig a hímek esetében.

IV. Következtetések

Megfigyeléseink alapján a kora környezeti hatások melyeket az egyedfejlődésük elején lévő kispókok tapasztalnak jelentős mértékben befolyásolják a pókok fejlődési stratégiáját. Természetes élőhelyükön a késő nyári ivarérett (azaz gyorsan fejlődő) egyedek azon években voltak jelen legnagyobb gyakorisággal, melyekben a kora nyári időjárási tényezők egy viszonylag szűk, köztes tartományban oszlottak meg. Bár ezen megfigyelés egybe esik azzal amit egy „korai életmenet döntés” esetén várnánk, jelen esetben nem zárhatjuk ki annak lehetőségét, hogy más mechanizmusok is szerepet játszottak a gyorsan fejlődő egyedek késő nyári abundanciájának alakításában (**1. tanulmány**). Például a gyors és lassú fejlődésű pókok eltérő túlélési mintázatai a különböző környezeti viszonyok mellett szintén hozzájárulhatott a megfigyelt mintázathoz, mivel kedvezőtlen körülmények közt (pl. alacsony préda elérhetőség az előnytelen időjárási viszonyok miatt) a gyorsan fejlődő egyedek számára jóval nagyobb kihívást jelenthet a fokozott egyedfejlődési sebesség fenntartása annak magas energetikai költségeiből fakadóan. Ezzel szemben mikor a körülmények kedvezőbbek (pl. a préda elérhetőség magas) a jóval „falánkabb” zsákmányejtő viselkedésű gyorsan fejlődő pókok képessé válhatnak a fokozott fejlődési ütem költségeinek megfizetésére azáltal, hogy növelik a táplálékbevitelüket (**2. tanulmány**). Jelenleg sajnos nincsenek empirikus megfigyeléseink arra utalóan, hogy a kedvezőtlen körülmények közt kinevelt pókok esetében van-e jelentős eltérés a lassú és gyors egyedek túlélési arányában.

Noha csupán közvetett módon, de a **3. tanulmány** egyes eredményei támogatni látszanak azon felvetést, hogy a gyors egyedfejlődés túlélési és fiziológiai költségeit jelentős mértékben enyhítheti a növekedett erőforrás (pl. táplálék) hozzáférés. Eképp az *ad libitum* táplálék elérhetőség tehette lehetővé a laboratóriumban kinevelt pókok számára, hogy még a magas fejlődési és növekedési költségek mellett is hasonló kondíciót legyenek képesek elérni, mint lassan fejlődő társaik.

Meglepő módon a fenntartott humorális immunitás mért paramétereit, eredményeink alapján, nem álltak szoros összefüggésben az egyedfejlődési és növekedési sebességgel a laborban kinevelt pókok közt (3. és 4. **tanulmány**). Ugyancsak érdekes megfigyelés volt, hogy a természetes élőhelyről gyűjtött pókok esetében a gyorsan fejlődő egyedeknél jellemzően nem találtunk alacsonyabb értékeket a mért immunparaméterekben: csupán a hímek esetében láttunk alacsonyabb β -defenzin szintet a gyors fejlődési egyedek közt, valamint alacsonyabb sejtfal bontó képességet csupán a pározott nőstények közt, holott a baktérium növekedés gátló és sejtfal bontó képesség a szűz nőstények és hímek közt is erősebb volt a gyorsan fejlődő pókok esetében.

Mindemellett a gyorsan fejlődő nőstények fekunditása sokkal alacsonyabb volt, mint a lassan fejlődőké, mely a szaporodási befektetés viszonylagosan magasabb költségeire utalhat a gyors fejlődésű nőstények esetében. Ezt támasztja alá az is, hogy a testmérettel korrigált fekunditás szintén alacsonyabb volt a gyors fejlődésű nőstényeknél, tehát a megfigyelt eltérés nem csupán a két fejlődési típus méretkülönbségéből adódik. Ennek egyik magyarázata lehet, hogy a magasabb ivarérett stádium előtti befektetés a szomatikus karbantartás elemeibe alacsonyabb ivarérett befektetést tesz lehetővé a szaporodó szervrendszerbe. Megjegyzendő azonban, hogy szintén alacsonyabb utódszámot kapnánk azon esetben is, mikor az egyes petékbe fektetett energia a gyorsan fejlődő nőstényeknél nagyobb volna, mint a lassan fejlődőknél: amennyiben a nőstények inkább a peték minőségébe fektetnek, mint azok mennyiségébe, az alacsonyabb utódszám magasabb egyedenkénti utód minőséggel párosulna. Ennek tisztázására jövőbeni kutatásokban az egyes peték (vagy frissen kikelt utódok) vizsgálatára lesz szükség.

Egyes eredményeink alapján a vizsgált pókfajban a peték termelése (és maga a szaporodás) negatív összefüggésben állhat a humorális immunitás mért elemeivel (4. **tanulmány**). Ez feltehetően a vizsgált jellegek költségei mellett egyéb életmenet jellemzőkhöz is kötődik: eredményeink a fejlődési stratégia, immunokompetencia, ill. szaporodás

közi hármas kölcsönhatásra utalnak. Míg a fejlődési típus úgy tűnik, összefüggésben áll egyes immun paraméterekkel, valamint befolyásolja azok kapcsolatát a szaporodási befektetéssel, maga a növekedési sebesség nem függött össze ezekkel. Ez arra utalhat, hogy maga a növekedési ráta nem áll energetikai konfliktusban a további, mért életmenet jellemzőkkel, ám az is lehetséges, hogy a laboratóriumi kinevelés során biztosított *ad libitum* táplálék elérhetőség enyhítette a köztük lévő összefüggést. Érdekes módon a melanotikus betokozódás esetében a vizsgált immunválasz és a fejlődési idő pozitív összefüggését találtuk, azaz a gyorsan fejlődő egyedek gyengébb immunválasszal rendelkeztek, mint a lassan fejlődők (**5. tanulmány**). Megjegyzendő, hogy a hímek átlagosan erősebb immunválasszal voltak jellemezhetőek, és előtest méretük pozitív összefüggésben állt az immunválaszuk erősségével, míg ez utóbbi korreláció nem volt jelen a nőstények esetében.

Összességében eredményeink rávilágítanak a fiziológiai költségek és életmenet jellegek közti negatív csereviszony rugalmasságára a tekintetben, hogy adaptív plaszticitásos esetekben nem törvényszerű a manifesztációjuk. Ebben jelentős szerepet játszik az erőforrás (pl. táplálék) elérhetőség és az egyedfejlődési stratégia-függő megszerzési és allokációs mintázatok, melyek nem csupán a fontos életmenet jellegeket, de azok egymás közti kapcsolatát is befolyásolják. Annak megértése, miként lehetnek képesek az élőlények a fokozott egyedfejlődési sebesség feltételezett költségeit mérsékelni, segíthet egy pontosabb kép felvázolásában a kohorsz szétváláshoz kötődő egyedszintű fejlődési sebességbeli változatosságának következményeiről.

V. A disszertációhoz felhasznált publikációk listája

1. **tanulmány – Rádai, Z.**, Kiss, B., & Samu, F. (2017). Effect of weather conditions on cohort splitting in a wolf spider species. *The Journal of Arachnology*, 45(3), 444-448. <https://doi.org/10.1636/JoA-S-17-008.1>
2. **tanulmány – Rádai, Z.**, Kiss, B., & Barta, Z. (2017). Pace of life and behaviour: rapid development is linked with increased activity and voracity in the wolf spider *Pardosa agrestis*. *Animal Behaviour*, 126, 145-151. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.02.004>
3. **tanulmány – Rádai, Z.**, Kiss, J., Babczyńska, A., Kardos, G., Báthori, F., Samu, F., Barta, Z. (2020). Consequences of rapid development owing to cohort splitting: just how costly is to hurry? *Journal of Experimental Biology*, 223(6). <https://doi.org/10.1242/jeb.219659>
4. **tanulmány – Rádai, Z.**, Kiss, P., Nagy, D., & Barta, Z. (2019). Antibacterial immune functions of subadults and adults in a semelparous spider. *PeerJ*, 7, e7475. <https://doi.org/10.7717/peerj.7475>
5. **tanulmány – Rádai, Z.**, Németh, Z., & Barta, Z. (2018). Sex-dependent immune response in a semelparous spider. *The Science of Nature*, 105(39), 7. <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1568-7>



Nyilvántartási szám: DEENK/185/2020.PL
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Rádai Zoltán
Neptun kód: H40ML6
Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
MTMT azonosító: 10057434

A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (5)

- Rádai, Z.**, Kiss, J., Babczyńska, A., Kardos, G., Báthori, F., Samu, F., Barta, Z.: Consequences of rapid development owing to cohort splitting: just how costly is it to hurry?
J. Exp. Biol. 223 (6), 1-15, 2020. ISSN: 0022-0949.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1242/jeb.219659>
IF: 3.017 (2018)
- Rádai, Z.**, Kiss, P., Nagy, D., Barta, Z.: Antibacterial immune functions of subadults and adults in a semelparous spider.
PeerJ. 7, 1-23, 2019. EISSN: 2167-8359.
DOI: <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.7475>
IF: 2.353 (2018)
- Rádai, Z.**, Németh, Z., Barta, Z.: Sex-dependent immune response in a semelparous spider.
Naturwissenschaften. 105 (7-8), 39, 2018. ISSN: 0028-1042.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00114-018-1568-7>
IF: 1.839
- Rádai, Z.**, Kiss, B., Samu, F.: Effect of weather conditions on cohort splitting in a wolf spider species.
J. Arachnol. 45 (3), 444-447, 2017. ISSN: 0161-8202.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1636/JoA-S-17-008.1>
IF: 1.236
- Rádai, Z.**, Kiss, B., Barta, Z.: Pace of life and behaviour: rapid development is linked with increased activity and voracity in the wolf spider *Pardosa agrestis*.
Anim. Behav. 126, 145-151, 2017. ISSN: 0003-3472.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.02.004>
IF: 3.067





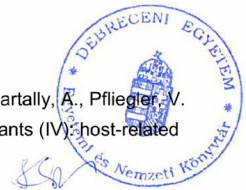
További közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (1)

6. **Rádai, Z.**, Popovici, O., Vas, Z., Fusu, L.: First record of the parasitoid *Idris fl avicornis*(Hymenoptera: Scelionidae) from eggs of the wolf spider *Pardosa agrestis*(Araneae: Lycosidae).
Folia Ent Hung. 79 (1), 101-106, 2018. ISSN: 0373-9465.
DOI: <http://dx.doi.org/10.17112/FoliaEntHung.2018.79.101>

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (7)

7. Kiss, J., **Rádai, Z.**, Rosa, M. E., Kosztolányi, A., Barta, Z.: Seasonal changes in immune response and reproductive investment in a biparental beetle.
J. Insect Physiol. 121 (1), 1-9, 2020. ISSN: 0022-1910.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jinsphys.2019.104000>
IF: 2.862 (2018)
8. Imre, A., Rác, H. V., Antunovics, Z., **Rádai, Z.**, Kovács, R. L., Lopandic, K., Pócsi, I., Pfliegler, V. P.: A new, rapid multiplex PCR method identifies frequent probiotic origin among clinical *Saccharomyces* isolates.
Microbiol. Res. 227, 1-7, 2019. ISSN: 0944-5013.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.micres.2019.126298>
IF: 3.701 (2018)
9. Szentiványi, T., Haelewaters, D., **Rádai, Z.**, Mizsei, E., Pfliegler, V. P., Báthori, F., Tartally, A., Christe, P., Glazot, O.: Climatic effects on the distribution of ant- and bat fly-associated fungal ectoparasites (Ascomycota, Laboulbeniales).
Fungal Ecol. 39, 371-379, 2019. ISSN: 1754-5048.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.funeco.2019.03.003>
IF: 3.99 (2018)
10. Kiss, B., **Rádai, Z.**, Toft, S., Samu, F.: Sperm competition tactics shape paternity: adaptive role of extremely long copulations in a wolf spider.
Anim. Behav. 156 (1), 121-128, 2019. ISSN: 0003-3472.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.08.013>
IF: 2.675 (2018)
11. Haelewaters, D., Boer, P., Báthori, F., **Rádai, Z.**, Reboleira, A. S. P. S., Tartally, A., Pfliegler, V. P., De Kesel, A., Nedvéd, O.: Studies of Laboulbeniales on *Myrmica* ants (IV): host-related diversity and thallus distribution patterns of *Rickia wasmannii*.
Parasite. 26, 1-17, 2019. ISSN: 1252-607X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1051/parasite/2019028>
IF: 1.958 (2018)





12. Báthori, F., Pfliegler, V. P., **Rádai, Z.**, Tartally, A.: Host age determines parasite load of Laboulbeniales fungi infecting ants: Implications for host-parasite relationship and fungal life history.
Mycoscience. 59 (2), 166-171, 2018. ISSN: 1340-3540.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.myc.2017.09.004>
IF: 1.38
13. Báthori, F., **Rádai, Z.**, Tartally, A.: The effect of *Rickia wasmannii* (Ascomycota, Laboulbeniales) on the aggression and boldness of *Myrmica scabrinodis* (Hymenoptera, Formicidae).
J. Hymenopt. Res. 58, 41-52, 2017. ISSN: 1070-9428.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3897/jhr.58.13253>
IF: 0.902

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 28,98

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora (az érkekezés alapjául szolgáló közleményekre): 11,512

A DEENK a Jelölt által az IDEa Tudóstérbe feltöltött adatok bibliográfiai és tudományometriai ellenőrzését a tudományos adatbázisok és a Journal Citation Reports Impact Factor lista alapján elvégezte.

Debrecen, 2020.06.11.



**SHORT THESIS FOR THE DEGREE OF
DOCTOR OF PHILOSOPHY (PHD)**

**Life history strategies of different
developmental rates: causes and consequences**

by Zoltán Rádai

Supervisors:

Prof. Zoltán Barta

Prof. Ferenc Samu



UNIVERSITY OF DEBRECEN
Doctoral School of Juhász-Nagy Pál

Debrecen, 2020

I. Introduction and study aims

Life history theory aims to understand causes and consequences of variation in key life history traits. Such variation may be present on multiple levels, from species to individual, emerging from evolution by natural selection promoting life histories of optimal solutions to complex fitness-problems. As a result, developmental differences between species, or even populations, are often considerably canalised, with only moderate space for variation in developmental characteristics. However, developmental plasticity may introduce an additional level of variation to developmental characteristics, sometimes resulting in distinct developmental pathways, even within populations. One such case is cohort splitting, where different mechanisms might lead to the bifurcation of life histories within an age-group. Although a number of studies attempted to identify these mechanisms and their implications on population dynamics, still rather little is known about the individual level consequences of rapid post-embryonic development due to cohort splitting.

An intriguing example for cohort splitting was observed in the wolf spider *Pardosa agrestis* (Westring, 1861). The peculiarity of this species is that, unlike its congeners in Europe, it shows a bimodal yearly phenology which results from cohort splitting due to different developmental times within the first progeny generation (Kiss & Samu, 2002, 2005). The first adult peak of each year comprises those specimens that overwintered (in juvenile or subadult stages, but never as adults), and matured during spring and early summer (Fig. 1, I.). These adults reproduce, then perish during early summer, and their offspring

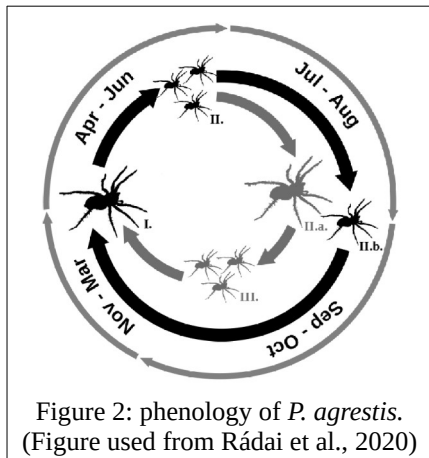


Figure 2: phenology of *P. agrestis*.
(Figure used from Rádai et al., 2020)

start to develop throughout the year (Fig. 1, II.). Some of these spiderlings follow a developmental trajectory through which they only mature and reproduce in the next year, after overwintering (Fig. 1, II.b.). However, some of the spiderlings follow a much more rapid developmental pathway (Fig. 1, II.a.), and will mature, reproduce, and perish by late summer or autumn. These rapidly developing spiders represent the second adult peak of the given year. Intriguingly, these rapidly developing spiders generally occur within broods along with slowly developing ones, i.e. females that matured at early summer have slowly and rapidly developing offspring as well among their spiderlings. So, developmental asynchrony among the first offspring generation leads to cohort splitting, during which spiders of the same age will diverge in their developmental stage by late summer. For this, rapidly developing spiders have to substantially increase both their developmental and growth rate, i.e. must achieve life stage transitions, and build up somatic and reproductive tissues, in a considerably shorter time.

Owing to its unique life history, this spider species offers an intriguing model system to investigate the effects of enhanced developmental rate in a cohort splitting scenario on key life history characteristics. We implemented various tests and experimental designs to assess what causes and consequences might cohort splitting have, and what life history trait-associations are present within sub-cohorts. By studying life history characteristics of spiders (both laboratory reared and field collected) within and between sub-cohorts we not only acquired knowledge on this unique species, but also gained important insights on cohort splitting and the consequences of an enhanced pace of life.

As described above, in their natural habitats both slow and rapid developing specimens of *Pardosa agrestis* can occur, even originating from the same brood, due to cohort splitting among the early summer generation of spiderlings. However, it is largely unknown what factors play role in evoking this type of cohort splitting. Early laboratory rearing studies suggested that environmental factors, such as day length

and temperature, can affect developmental rate in artificial conditions, but there is little information about what might contribute to the appearance of rapidly developing specimens in their natural habitats. Notably, in other arthropods temperature regimes were found to be associated with the dynamics of cohort splitting in other arthropods as well, such as in millipedes (David et al., 1999), dipterans (Todd, 1996), and moths (Wipking, 1990). Based on the observations of Kiss (2003) that light cycle and ambient temperature can affect developmental rate and maturation in laboratory reared *P. agrestis* spiders, in **Study 1** we hypothesised that the occurrence of rapidly developing phenotypes might result from a life history decision during early ontogeny, in response to external stimuli. Accordingly, **we predicted that early summer weather conditions might be associated with late summer abundance of rapidly developing spiders.**

Until recently, a large number of studies assessed how the rate of living is associated with life history traits on interspecies and inter-population scales. However, few studies have focused on the within-population variation in the pace of life, and its relationship with other key life history traits. In the natural populations of *Pardosa agrestis* the two developmental forms (i.e. slowly and rapidly developing specimens) are quite different in their developmental rates, rendering this species ideal to test the influence of considerable variation in developmental rate on behavioural traits. Rapid post-embryonic development is energetically costly, and individuals that opt for an enhanced developmental rate must meet the associated resource demand (Dammhahn et al., 2018; Niemelä et al., 2012). Consequently, **rapidly developing individuals would be expected to be more active and risk prone**, in order to be able to cover the energetic expenses of rapid growth. In **Study 2** we predicted that spiders of rapid developmental life history should be more active explorers in a novel environment, more voracious towards potential prey, and bolder in a shelter-use scenario.

Rapid development was shown to have multifaceted costs (Brommer, 2004; Ficetola & De Bernardi, 2006; Rantala & Roff, 2005), which costs often manifest as trade-offs with other life history traits. While negative associations between costly traits might be expected, individual quality or adaptive plasticity might mask such relationships (Engqvist, 2007). Although there are some studies on the background of, or potential costs linked to an enhanced developmental rate, complex studies on the individual-level consequences of following alternative developmental pathways from cohort splitting are still lacking. Consequently, our understanding of the potential costs and benefits for the specimens in a given cohort splitting scenario is rather limited. In **Study 3 our goal was to assess important life history components related to condition, somatic maintenance, and fecundity in females, and compare them between sub-cohorts to identify what physiological characteristics might be linked with rapid development.**

Not only variation in developmental rate may affect important traits, but ontogenetic changes in condition and somatic maintenance as well. As such, elements of immunity may vary in efficacy throughout ontogeny (Wilson-Rich et al., 2008). Interestingly, however, ontogenetic dynamics of immune functions are still poorly understood. Although life stage-dependent changes in the types and prevalence of pathogens (that might contribute to the evolution of stage-differences in immunity) are frequently studied (Giglio & Giulianini, 2013; Shi & Sun, 2010), the role of life history characteristics in shaping the extent and direction of temporal changes in immuno-competence over the course of post-embryonic development are rarely assessed. In **Study 4 we investigated how growth rate during ontogeny, and maturation per se are associated with elements of humoral immunity in *Pardosa agrestis*.** We also tested how the described immune measures are associated with the occurrence of mating, and with fecundity in females as well.

Activation of the immune system is known to have multifaceted costs, which might interfere with a number of other life history traits. Due to differences in how they are able to maximise their fitness, sexes might

differ in their ability to mitigate, or cope with such costs (Vincent & Gwynne, 2014). Different costs of reproduction may be manifested differently in the sexes, leading to sex-specific trade-offs with other traits. **In Study 5 we aimed to assess the efficiency of an immune response associated with deployment costs** (i.e. physiological costs that are realised during immune activation) **in both sexes**, by using the so-called melanotic encapsulation test, a widely used method for measuring immunocompetence in arthropods. We predicted that in *Pardosa agrestis*, the interplay of high costs of egg maturation in females, limited time available for mating (i.e. seasonal breeding) and the absence of a trade-off between current and future reproduction (i.e. semelparity) should contribute to relatively lower competence to mount a costly encapsulation response. We also wanted to see how condition (assessed as prosoma size) and developmental time are related to the efficiency of encapsulation in the two sexes.

II. Materials and methods

Study 1. We used long-term collection data from natural populations, weather data from the collection sites and dates, and non-parametric habitat modelling. Owing to the features of the collection data, only population-level information of the abundance of rapidly developing spiders was available.

Study 2. Based on the methodology established in the corresponding literature, we assessed exploration activity, and shelter-leaving propensity of spiders. Also, we presented artificial and living prey animals to assess foraging voracity of the specimens. The behavioural data was analyzed using mixed-effects linear regression (LMM) and Cox proportional hazards regression (CM) models.

Study 3. We carried out two test sessions. In the first one we collected spiders from natural habitats, and also reared spiderlings until maturity in the laboratory under two light cycle regimes that promoted divergence of developmental rates in the study population (i. e. the occurrence of slowly and rapidly

developing phenotypes). On both natural-collected and laboratory-reared spiders we measured prosoma size and darkness (i. e. extent of cuticle melanization), and proportion of fat in the whole body, as proxies to individual condition. Furthermore, we measured levels of two antimicrobial peptides (namely: cecropin B and β -defensin) using enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA), and also measured Gram-positive bacterial growth inhibition capacity with two microbiological methods. In addition, we quantified fecundity of female spiders collected from their natural habitat as the number of offspring from their first cocoons. In the second test session we reared spiderlings in laboratory (under the same treatment regime as during the first session) and recorded their survival rates. We analyzed our data using LMMs, generalized LMMs, and mixed-effects CMs.

Study 4. We quantified growth rate of laboratory reared spiders as the cube of prosoma size divided by developmental time, and used the Gram-positive bacterial growth inhibition and cell wall lytic activity assays, in which biological samples from the spiders produce so called inhibition and clearing zones (the areas of which are proportional to the antimicrobial peptide and enzyme contents). We also used immunocompetence and fecundity data from natural-collected female spiders. We analyzed our data from laboratory reared spiders using Bayesian multiresponse mixed-effects model, and used simple linear regression models when testing the association between immunocompetence with mating, and with fecundity in females.

Study 5. Spiders were reared in laboratory until maturation, and individuals were tested with the melanotic encapsulation method shortly after maturation. During encapsulation, a foreign object (parasite) is identified and encapsulated by melanized haemocytes to isolate it from the rest of the soma,

and ultimately to eliminate it. The extent of melanin deposition is used as a proxy to the strength of this immune response, which can be quantified as the darkness of an inserted monophylament (that mimics a parasite). We analyzed encapsulation efficiency using LMMs, testing the association of encapsulation both with developmental time and adult size, while also controlling for sex of the spiders.

III. Results

Study 1. Conforming to our prediction we found that a narrow range of early summer weather conditions exists which corresponds to the highest abundance of late summer second generation adults (i.e. rapidly developing spiders). We proposed that these conditions may represent an optimal range, promoting a life history decision on the part of spiderlings hatching in early summer to take on rapid development. Notably, it still remains unclear if the weather has a direct (e.g. increased metabolic rate due to higher temperatures), or indirect (e.g. increased prey abundance) effect on late summer adult abundance, or both. We concluded that, while the results from this paper are concordant with an ‘early choice’ hypothesis, effects of weather on survival rates might also have contributed to the observed abundance patterns.

Study 2. We found that spiders of rapid development were consistently more active throughout exploration tests, i.e. covered larger distances and spent more time moving than slowly developing ones. Also, rapidly developing spiders were more likely to attack both artificial and living prey, and they showed shorter latencies before attacking living prey in comparison to slowly developing specimens. Furthermore, slowly developing spiders showed longer latencies prior to emerging from a shelter, although this was only apparent in the first test repetition.

Study 3. Spiders of rapid development collected from natural habitat were smaller, had fewer fat reserves, and had less melanised prosoma cuticles than slowly developing ones. Interestingly, however, most of these differences were not apparent among laboratory reared spiders. Also, no clear trend was apparent in terms of immunity costs of rapid development, except in cell wall lytic activity, which immune measure was the lowest in rapidly developing mated females. Notably, rapidly developing females were characterised by much lower fecundity in comparison to slowly developing ones.

Study 4. Results showed that subadult spiders had a stronger cell wall lytic capacity than adults, but ontogenetic stages did not differ in their bacterial growth inhibition power. Growth rate did not correlate with either of the assessed immune measures, and there was no substantial co-variation between bacterial growth inhibition and cell wall lytic capacities. Furthermore, mated females showed depressed capacity of bacterial growth inhibition and cell wall lysis in comparison to virgin ones, although the latter was only significant among late summer (i.e. rapidly developing) females. Also, among mated females, those with higher fecundity tended to have lower immune measures.

Study 5. We found that on average, males were able to mount a stronger encapsulation response against the inserted monofilaments than females. Level of encapsulation was positively associated with body size in males, but not in females, suggesting that this immune parameter might be much more tightly linked with individual condition in males. Developmental time did not show correlation with adult body size in either of the sexes, but it was positively associated with encapsulation both in males and females.

IV. Conclusions

Based on our findings early ambient conditions experienced by spiderlings substantially and consistently affect their propensity to take on rapid development. Indeed, high abundance of late summer adults (i. e. rapidly developing specimens) in natural habitats appears to be coinciding with a narrow range of early weather conditions. While this observation is concordant with an „early choice” hypothesis, we cannot rule out the possibility that other mechanisms may have also played significant role in shaping late summer rapidly developing spider abundance (**Study 1**). For example, differential survival patterns could have contributed to the observed pattern, as in adverse early conditions (e.g. when prey availability is low due to unfavourable weather conditions) rapidly developing spiderlings might be characterized by higher mortality as a result of not being able to meet the high energetic demand of rapid development and growth. However, when prey availability is high, rapidly developing spiders that are more voracious than slowly developing ones can mitigate such survival cost by the increased food acquisition (**Study 2**). Unfortunately, no empirical observations are available yet that could support this hypothesis, as in our studies we didn't carry out rearing studies under limited food availability. Hopefully in future studies we might be able to fill this knowledge gap in this study system.

Although only indirectly, results from **Study 3** appears to support that survival and physiological costs of rapid development might be mitigated to a considerable extent by increased resource acquisition. Indeed, *ad libitum* food availability seems to help spiders to overcome such costs even at a quite high developmental and growth rate in the laboratory, hence dissipating the difference between developmental types in the assessed measures of condition, such as prosoma size, fat content, or cuticle melanisation.

Surprisingly, assessed measures of maintained humoral immunity was not found to be correlated with developmental and growth rates among laboratory reared spiders (**Study 3 & 4**). Even more curious was the

finding that among spiders collected from their natural habitat we did not find a general trend of weaker immune parameters among rapidly developing spiders; we only found lower rapidly developing β -defensin levels in males, and lower cell wall lytic activity in mated females, whereas we observed higher bacterial growth inhibition and cell wall lytic activity in rapid spiders non-mated spiders.

We did, nevertheless, find much lower fecundity among rapidly developing females hinting at possibly higher costs of reproductive investment in rapidly developing females. Fecundity per body size unit was also significantly higher in slowly developing females in comparison to rapidly developing ones, indicating that this developmental phenotype difference in fecundity was not exclusively due to differences in body size. This might be due to decreased investment into reproductive tissues, owing to higher relative pre-adult investment into somatic maintenance. Notably, though, some aspects of this fecundity difference remain unknown: for example future studies will have to assess whether there are differences in individual egg quality between slowly and rapidly developing females that might account for the observed discrepancy.

We also found evidence for that in *P. agrestis* the costs of gamete production and reproduction can interfere with some elements of humoral immunity (**Study 4**). These costs appear to be dependent on other life history characteristics too, as for example, our results hint at a three way interaction between developmental type, immunocompetence, and reproduction. Surprisingly, while developmental type appears to affect the tested immune markers and their relationship with reproduction, growth rate per se was independent of them, implying that these elements of humoral immunity are not in an energetic conflict with post-embryonic development itself. Of course, *ad libitum* food availability during laboratory rearing might have mitigated the association between them, masking the resource allocation conflict-based negative phenotypic correlation of these costly traits. Interestingly, in another immune measure, the melanotic encapsulation,

we found positive association between developmental time and the strength of this immune response (**Study 5**). Notably, males, on average, showed higher encapsulation values than females, and their prosoma size was positively associated with encapsulation, whereas no such correlation was found among females.

Overall, our results highlight that physiological costs and trade-offs between life history traits might not be present in adaptive plasticity scenarios. The role of resource availability and developmental phenotype-specific acquisition and allocation of resources was emphasised, in influencing not only life history traits themselves, but phenotypic correlations between them as well. A better understanding of how organisms may mitigate hypothesised costs of rapid development would help us draw a more detailed picture in the future on the individual level consequences of developmental rate variation in cohort splitting scenarios, and how the pace of life shapes life history traits and associations between them.

V. List of publications used in the dissertation

Study 1 – Rádai, Z., Kiss, B., & Samu, F. (2017). Effect of weather conditions on cohort splitting in a wolf spider species. *The Journal of Arachnology*, 45(3), 444-448. <https://doi.org/10.1636/JoA-S-17-008.1>

Study 2 – Rádai, Z., Kiss, B., & Barta, Z. (2017). Pace of life and behaviour: rapid development is linked with increased activity and voracity in the wolf spider *Pardosa agrestis*. *Animal Behaviour*, 126, 145-151. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.02.004>

Study 3 – Rádai, Z., Kiss, J., Babczyńska, A., Kardos, G., Báthori, F., Samu, F., Barta, Z. (2020). Consequences of rapid development owing to cohort splitting: just how costly is to hurry? *Journal of Experimental Biology*, 223(6). <https://doi.org/10.1242/jeb.219659>

Study 4 – Rádai, Z., Kiss, P., Nagy, D., & Barta, Z. (2019). Antibacterial immune functions of subadults and adults in a semelparous spider. *PeerJ*, 7, e7475. <https://doi.org/10.7717/peerj.7475>

Study 5 – Rádai, Z., Németh, Z., & Barta, Z. (2018). Sex-dependent immune response in a semelparous spider. *The Science of Nature*, 105(39), 7. <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1568-7>



Registry number: DEENK/185/2020.PL
Subject: PhD Publikációs Lista

Candidate: Zoltán Rádai
Neptun ID: H40ML6
Doctoral School: Pál Juhász-Nagy Doctoral School of Biology and Environmental Sciences
MTMT ID: 10057434

List of publications related to the dissertation

Foreign language scientific articles in international journals (5)

- Rádai, Z.**, Kiss, J., Babczyńska, A., Kardos, G., Báthori, F., Samu, F., Barta, Z.: Consequences of rapid development owing to cohort splitting: just how costly is it to hurry?
J. Exp. Biol. 223 (6), 1-15, 2020. ISSN: 0022-0949.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1242/jeb.219659>
IF: 3.017 (2018)
- Rádai, Z.**, Kiss, P., Nagy, D., Barta, Z.: Antibacterial immune functions of subadults and adults in a semelparous spider.
PeerJ. 7, 1-23, 2019. EISSN: 2167-8359.
DOI: <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.7475>
IF: 2.353 (2018)
- Rádai, Z.**, Németh, Z., Barta, Z.: Sex-dependent immune response in a semelparous spider.
Naturwissenschaften. 105 (7-8), 39, 2018. ISSN: 0028-1042.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00114-018-1568-7>
IF: 1.839
- Rádai, Z.**, Kiss, B., Samu, F.: Effect of weather conditions on cohort splitting in a wolf spider species.
J. Arachnol. 45 (3), 444-447, 2017. ISSN: 0161-8202.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1636/JoA-S-17-008.1>
IF: 1.236
- Rádai, Z.**, Kiss, B., Barta, Z.: Pace of life and behaviour: rapid development is linked with increased activity and voracity in the wolf spider *Pardosa agrestis*.
Anim. Behav. 126, 145-151, 2017. ISSN: 0003-3472.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.02.004>
IF: 3.067





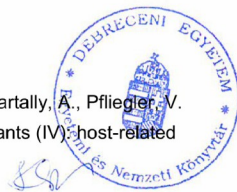
List of other publications

Foreign language scientific articles in Hungarian journals (1)

6. **Rádai, Z.**, Popovici, O., Vas, Z., Fusu, L.: First record of the parasitoid *Idris fl avicornis*(Hymenoptera: Scelionidae) from eggs of the wolf spider *Pardosa agrestis*(Araneae: Lycosidae).
Folia Ent Hung. 79 (1), 101-106, 2018. ISSN: 0373-9465.
DOI: <http://dx.doi.org/10.17112/FoliaEntHung.2018.79.101>

Foreign language scientific articles in international journals (7)

7. Kiss, J., **Rádai, Z.**, Rosa, M. E., Kosztolányi, A., Barta, Z.: Seasonal changes in immune response and reproductive investment in a biparental beetle.
J. Insect Physiol. 121 (1), 1-9, 2020. ISSN: 0022-1910.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jinsphys.2019.104000>
IF: 2.862 (2018)
8. Imre, A., Rác, H. V., Antunovics, Z., **Rádai, Z.**, Kovács, R. L., Lopandic, K., Pócsi, I., Pfliegler, V. P.: A new, rapid multiplex PCR method identifies frequent probiotic origin among clinical *Saccharomyces* isolates.
Microbiol. Res. 227, 1-7, 2019. ISSN: 0944-5013.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.micres.2019.126298>
IF: 3.701 (2018)
9. Szentiványi, T., Haelewaters, D., **Rádai, Z.**, Mizsei, E., Pfliegler, V. P., Báthori, F., Tartally, A., Christe, P., Glazot, O.: Climatic effects on the distribution of ant- and bat fly-associated fungal ectoparasites (Ascomycota, Laboulbeniales).
Fungal Ecol. 39, 371-379, 2019. ISSN: 1754-5048.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.funeco.2019.03.003>
IF: 3.99 (2018)
10. Kiss, B., **Rádai, Z.**, Toft, S., Samu, F.: Sperm competition tactics shape paternity: adaptive role of extremely long copulations in a wolf spider.
Anim. Behav. 156 (1), 121-128, 2019. ISSN: 0003-3472.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.08.013>
IF: 2.675 (2018)
11. Haelewaters, D., Boer, P., Báthori, F., **Rádai, Z.**, Reboleira, A. S. P. S., Tartally, A., Pfliegler, V. P., De Kesel, A., Nedvéd, O.: Studies of Laboulbeniales on *Myrmica* ants (IV): host-related diversity and thallus distribution patterns of *Rickia wasmannii*.
Parasite. 26, 1-17, 2019. ISSN: 1252-607X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1051/parasite/2019028>
IF: 1.958 (2018)





12. Báthori, F., Pfliegler, V. P., **Rádai, Z.**, Tartally, A.: Host age determines parasite load of Laboulbeniales fungi infecting ants: Implications for host-parasite relationship and fungal life history.
Mycoscience. 59 (2), 166-171, 2018. ISSN: 1340-3540.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.myc.2017.09.004>
IF: 1.38
13. Báthori, F., **Rádai, Z.**, Tartally, A.: The effect of *Rickia wasmannii* (Ascomycota, Laboulbeniales) on the aggression and boldness of *Myrmica scabrinodis* (Hymenoptera, Formicidae).
J. Hymenopt. Res. 58, 41-52, 2017. ISSN: 1070-9428.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3897/jhr.58.13253>
IF: 0.902

Total IF of journals (all publications): 28,98

Total IF of journals (publications related to the dissertation): 11,512

The Candidate's publication data submitted to the iDEa Tudóstér have been validated by DEENK on the basis of the Journal Citation Report (Impact Factor) database.

11 June, 2020



Irodalomjegyzék / References

- Brommer, J. E. (2004). Immunocompetence and its costs during development: An experimental study in blue tit nestlings. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(Suppl_3), S110–S113. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0103>
- Dammhahn, M., Dingemanse, N. J., Niemelä, P. T., & Réale, D. (2018). Pace-of-life syndromes: A framework for the adaptive integration of behaviour, physiology and life history. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(3), 62. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2473-y>
- David, J.-F., Celerier, M.-L., & Geoffroy, J. (1999). Periods of dormancy and cohort-splitting in the millipede *Polydesmus angustus* (Diplopoda: Polydesmidae). *European Journal of Entomology*, 96(2), 111–116.
- Engqvist, L. (2007). Environment-dependent genetic correlations between development time and body mass in a scorpionfly. *Zoology*, 110(5), 344–353. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2007.07.004>
- Ficetola, G. F., & De Bernardi, F. (2006). Trade-off between larval development rate and Post-metamorphic Traits in the Frog *Rana latastei*. *Evolutionary Ecology*, 20(2), 143–158. <https://doi.org/10.1007/s10682-005-5508-6>
- Giglio, A., & Giulianini, P. G. (2013). Phenoloxidase activity among developmental stages and pupal cell types of the ground beetle *Carabus* (*Chaetocarabus*) *lefebvrei* (Coleoptera, Carabidae). *Journal of Insect Physiology*, 59(4), 466–474. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2013.01.011>
- Kiss, B. (2003). *Autecology of the wolf spider *Pardosa agrestis* (Westring, 1861)* [Doctoral dissertation, University of Veszprém]. http://konyvtar.uni-pannon.hu/doktori/2003/Kiss_Balazs_dissertation.pdf
- Kiss, B., & Samu, F. (2002). Comparison of autumn and winter development of two wolf spider species (*pardosa*, *lycosidae*, *araneae*) having different life history patterns. *The Journal of Arachnology*, 30(2), 409–415. [https://doi.org/10.1636/0161-8202\(2002\)030\[0409:COAWD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1636/0161-8202(2002)030[0409:COAWD]2.0.CO;2)
- Kiss, B., & Samu, F. (2005). Life History Adaptation to Changeable Agricultural Habitats: Developmental Plasticity Leads to Cohort

- Splitting in an Agrobiont Wolf Spider. *Environmental Entomology*, 34(3), 619–626. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.3.619>
- Niemelä, P. T., Vainikka, A., Hedrick, A. V., & Kortet, R. (2012). Integrating behaviour with life history: Boldness of the field cricket, *Gryllus integer*, during ontogeny. *Functional Ecology*, 26(2), 450–456.
- Rantala, M. J., & Roff, D. A. (2005). An analysis of trade-offs in immune function, body size and development time in the Mediterranean Field Cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Functional Ecology*, 19(2), 323–330. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00979.x>
- Shi, Z.-H., & Sun, J.-H. (2010). Immunocompetence of the red turpentine beetle, *Dendroctonus valens* LeConte (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae): Variation between developmental stages and sexes in populations in China. *Journal of Insect Physiology*, 56(11), 1696–1701. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2010.06.013>
- Todd, C. (1996). Temperature threshold for growth and temperature-dependent weight gain of field-collected *Tipula montana* (Diptera: Tipulidae). *European Journal of Entomology*, 93(2), 185–194.
- Vincent, C. M., & Gwynne, D. T. (2014). Sex-biased immunity is driven by relative differences in reproductive investment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1790), 20140333–20140333. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0333>
- Wilson-Rich, N., Dres, S. T., & Starks, P. T. (2008). The ontogeny of immunity: Development of innate immune strength in the honey bee (*Apis mellifera*). *Journal of Insect Physiology*, 54(10–11), 1392–1399. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2008.07.016>
- Wipking, W. (1990). Facultative and Obligatory Diapause Responses in Three Species of Burnet Moth: A Characterization of Life-Cycle Phenologies by Field Observations and Laboratory Experiments. In F. Gilbert (Ed.), *Insect Life Cycles* (pp. 229–241). Springer London.