

» EVOLÚCIÓS ÉS KONZERVÁCIÓS SZEMPONTBÓL SZIGNIFIKÁNS EGYSÉGEK (ESU ÉS CU): ESETTANULMÁNYOK KÁRPÁT-MEDENCEI LEPKEFAJOKON

Pecsénye Katalin

PhD, Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék • [pecsenye.katalin\(kukac\)science.unideb.hu](mailto:pecsenye.katalin(kukac)science.unideb.hu)

Bátori Edit

PhD, Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék

Bereczki Judit

PhD, MTA „Lendület” Viselkedésokológiai Kutatócsoport, Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék

Varga Zoltán

DSc, Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék

Bevezetés

A természetvédelmi munka jelentős hányadát teszik ki a veszélyeztetett fajok védelmével kapcsolatos feladatok. Megtervezésükben egyre nagyobb szerepet játszik a kérdéses fajok genetikai variabilitásának ismerete, különös tekintettel annak szerkezetére, a genetikai differenciálódás mintázatára. A genetikai differenciálódás szintjét tekintve a természetvédelmi genetikai szakirodalom két kulcsfogalmat használ: evolúciósan szignifikáns egység (Evolutionary Significant Unit – ESU) és konzervációs egység (Conservation Unit – CU). Bár a fogalmak használata nem teljesen egyöntetű a különböző szakcikkekben, az ESU kritériumai többé-kevésbé jól definiáltak (Moritz, 1994; Crandall et al., 2000). Azokat a populációkat/populációcsoportokat tekinthetjük önálló evolúciós egységeknek, amelyek egyértelmű genetikai elkülönülést mutatnak a közel rokon populációcsoportoktól, esetleg részleges reprodukív izoláció is megjelenik közöttük. Az ESU a genetikai differenciálódás mellett ökológiai elkülönülést is mutat a többi populációtól, ami földrajzi izolációval is párosulhat. Továbbá az evolúciósan szignifikáns egységek kölcsönösen monofiletikusak. Ezeknek a kritériumoknak leginkább önálló taxonok, elsősorban fajok, alfajok, esetleg ökológiai vagy földrajzi rasszok felelnek meg. A CU azonban a gyakorlati természetvédelmi munkában jobban használható fogalom, amennyiben azokat a populációkat/populációcsoportokat jelöli, amelyek jelentős mértékben hozzájárulnak a kérdéses faj genetikai diverzitásához, így speciális figyelmet, élőhelykezelést érdemelnek. A konzervációs

egymástól: a Dunántúli-középhegység, Északi-középhegység, Körös-vidék és Beregi-sík + Erdély. Ez a két tengely a genetikai variancia 42,9%-át magyarázta.

A kis apollólepké-populációk genetikai struktúrája azonban a Bayes-féle klaszteranalízisben vált egyértelművé. A genetikai klaszterek legvalószínűbb száma kettő volt. A két klaszter egyedekben való megoszlása alapján három régió rajzolódott ki (2. ábra): az Északi- és a Dunántúli-középhegység egyedeiben az 1. klaszter volt szinte kizárólagosan jelen, a Körös-vidéket a 2. klaszter döntő túlsúlya jellemezte, míg a Beregi-sík és Erdély-régióban a két klaszter 70–30%-os megoszlást mutatott. Megvizsgáltuk azt a lehetőséget is, hogy a populációkat három genetikai klaszter alkotja, aminek a valószínűsége még szintén magas volt. A három klaszter feltételezése a differenciálódás mintázatát annyiban tette világosabbá, hogy (1) az Északi- és a Dunántúli-középhegység populációit különböző klaszterek jellemezték; (2) a Beregi-sík és Erdély-régióban az Északi-középhegységet jellemző 1. klaszter, és a Körös-vidéket alkotó 3. klaszter keveredését figyeltük meg. Eredményeink jó egyezést mutattak Paolo Gratton és munkatársai (2008) tanulmányával, akik a mtDNS-szekvenciaadatok alapján azt feltételezték, hogy Közép-Európa keleti részét a *P. mnemosyne* két fő irányból, az Alpok DK-i pereme, illetve a Keleti-Kárpátok felől népesítette be. Munkájukból kitűnik, hogy a Kárpát-medence benépesítésében egyértelműen az utóbbi irányból történő volt a meghatározó. Ez a genetikai ág is kettős tagolódást mutat. Keleti alága a Keleti-Kárpátok felől nyomult be Erdélybe és a Kárpát-medence keleti területeire, míg a nyugati alága a

egységet alkotó populációknak is fontos ismervük tehát a többi populációtól való genetikai differenciálódás, valamint a legalább részleges ökológiai elkülönülés. A természetvédelmi genetikai vizsgálatoknak egyik fontos célkitűzése, hogy a genetikai differenciálódás mintázata alapján megállapítsák a védett és veszélyeztetett fajok populációcsoportjainak státuszát az ESU- és CU-kategóriák tekintetében. A különböző fajok nagyon eltérő differenciálódási mintázatot mutatnak, tehát változó az is, hogy genetikai struktúrájukat az evolúciósan szignifikáns vagy a konzervációs egységek megléte jellemzi. A fenti fogalmakat a továbbiakban négy esettanulmányon keresztül mutatjuk be.

Sötét hangyaboglárka (Maculinea nausithous)

A Kárpát-medence környéki sötét hangyaboglárka populációk tanulmányozása során a minták három földrajzi régió (Dunántúl, Erdély, Bukovina) tizenkét populációjából származtak, összesen 463 egyedben történt az enzim polimorfizmus (= az egyes enzimeket kódoló genetikai egységek sokféleségének) vizsgálata. Tizenhét enzim-lókuszon elemeztük a populációk allélfrekvencia-adatait, majd ezek segítségével Cavalli-Sforza- és UPGMA-dendrogramot szerkesztettünk. Eredményeink azt mutatták, hogy a keleti (erdélyi és bukovinai), valamint a nyugati (dunántúli) populációk között jelentős mértékű a differenciálódás (*1a ábra*). Ezt támasztotta alá a főkomponens-analízis eredménye is, ahol az első tengely mentén, ami a teljes genetikai variancia 66,8%-át magyarázta, egyértelműen elkülönült a két populációcsoportot jelképező pontfelhő (*1b ábra*). A Bayes-féle klaszteranalízis (Pritchard et al., 2000) eredménye azt mutatta, hogy két genetikai klaszter megléte a legvalószínűbb a vizsgált mintákban: az 1. klaszter a dunántúli populációkban volt jellemző, míg a 2. klaszter a keletiekben (Erdély és Bukovina). Az erdélyi és a bukovinai populációk genetikai különbsége akkor tárult fel, amikor azt tételeztük fel, hogy három genetikai klaszter van jelen a populációkban. Ebben az analízisben a három régiót egy-egy specifikus klaszter túlsúlya jellemezte. Érdekes módon, a dunántúli egyedekben az erdélyi genetikai állomány jelent meg szórványosan, míg a bukovinai alig. Ugyanakkor, mind az erdélyi, mind pedig a bukovinai régió egyedei kölcsönösen nagyobb mértékű keveredést mutattak. Eredményeink megfeleltek a faj elterjedési területe alapján kialakított hipotézisünknek. A sötét hangyaboglárka elterjedési területe ugyanis regionálisan megszakított, amennyiben a Kárpát-medence középső területein a faj nem fordul elő.

Déli-Kárpátok megkerülésével jutott a Kárpát-medence középső és nyugati területeire, majd ez az alág népesítette be Észak-Európa jelentős részét is. Az általunk talált két genetikai klaszter valószínűleg azonos a Gratton és munkatársai által leírt kelet-európai ág nyugati és keleti aláágaival. Ezt a feltételezést alátámasztja az is, hogy a középhegységi populációk (1. klaszter) esetében a Mantel-teszt nagyon szoros korrelációt ($R=0,524$; $P<0,001$) mutatott a genetikai és a földrajzi távolságok között, ami egyértelmű bizonyítéka annak, hogy ezeknek a populációknak a genetikai struktúráját a távolsággal arányos izoláció jellemzi. Bár eszerint a Kárpát-medencei *P. mnemosyne* populációk egy evolúciós egységet alkotnak, a Bayes-féle klaszteranalízis eredményei alapján elkülönülő három régiót mindenképpen önálló konzervációs egységnek kell tekintenünk.

A szürkés hangyaboglárka nedvesréti ökotípusa (Maculinea alcon)

A hangyaboglárkák sajátos életmenettel jellemezhető nappali lepkék. A nőtények speciális tápnövényekre rakják petéiket. A kikelő hernyók eleinte a tápnövény fejlődő magjaival táplálkoznak, majd az éretlen termésekből kipotyogva várják, hogy különböző *Myrmica*-fajok felfedezzék és adoptálják őket. Sikeres adoptálás esetén a hernyók a specifikus hangyagazdák fészkeibe kerülnek, és ott fejlődnek tovább, valamint ott is bábozódnak be. A vizsgálatokban használt szürkés hangyaboglárka minták hat földrajzi régió (Kiskunság, Mátra, Zempléni-hg., Szatmári-sík, Beregi-sík és Erdély) kilenc populációjából származtak. Az enzim polimorfizmust 386 egyedben, tizenhat lokuszon tanulmányoztuk. A Bayes-féle klaszteranalízisben a klaszterek legvalószínűbb száma háromnak adódott. A klaszterek megoszlása alapján három „genetikai régió” mutatkozott: Zempléni-hg. (3. klaszter: ~70%), Fülesd (Szatmári-sík; 2. klaszter: ~70%) és a viszonylag heterogén Kiskunság – Mátra – Beregi-sík – Erdély csoport (1. klaszter: ~50%). Ha megvizsgáljuk, hogy mi kapcsolhatja össze az egyes genetikai régiók populációit, akkor azt tapasztaljuk, hogy a fő hangyagazda a különböző „genetikai régiók” között eltér: a zempléni *M. alcon* populációk elsődlegesen a *My. vandeli*t parazitálják, a fülesdi populáció fő hangyagazdája a *My. slovac*a, míg a harmadik régióban a szürkés hangyaboglárka túlnyomórészt a *My. scabrinodis* fészkekben fejlődik. A *M. alcon* hernyók a hangyagazda fészkeiben kakukkfőka módjára élnek, vagyis hangyalárvaként viselkednek. Így a dolgozók etetik és gondozzák őket. Ehhez alapvetően az szükséges, hogy a hernyók mimikrije

A dunántúli populációk lényegében az elterjedési terület nyugati részének peremén, míg a bukovinai populációk a keleti területek peremén találhatók. Az erdélyi populációk feltehetően az área keleti felének leszakadó maradványai. Úgy tűnik tehát, hogy a sötét hangyaboglárka keleti és nyugati populációi alfaji szinten különülnek el egymástól (Rákosy et al., 2010), vagyis különböző evolúciós egységeknek tekinthetők.

Lápi tarkalepke (Euphydryas aurinia)

A Kárpát-medence környéki lápi tarkalepke populációk mintái négy földrajzi régió (Szlovénia, Őrség, Közép-Dunántúl és Erdély) kilenc populációjából származtak. Összesen 281 egyedben tanulmányoztuk a variabilitás mértékét 18 enzimlókuszon. Az allélfrekvencia-adatokat különböző statisztikai analíziseknek vetettük alá. Az eredmények azonban csak részben voltak következetesen értelmezhetők. A Cavalli-Sforza és Edwards-húrtávolságok alapján szerkesztett UPGMA-dendrogram azt mutatta, hogy az erdélyi (keleti) populáció egyértelműen differenciálódott a többitől (nyugati populációk). Ezt támasztotta alá a főkomponens-analízis eredménye is, ahol az erdélyi populáció az első tengely mentén különült el a nyugatiaktól. Ez a tengely a teljes genetikai variancia 53,7%-át magyarázta. Ugyanakkor ezekben az analízisekben nem mutatkozott egyértelmű mintázat a nyugati populációk genetikai struktúrájában. A Bayes-féle klaszteranalízisben a klaszterek legvalószínűbb száma háromnak adódott. Amikor a klaszterek eloszlását az egyedekben megvizsgáltuk, akkor kiderült, hogy az erdélyi populációra a 3. klaszter a jellemző (97%), ezekben az egyedekben a másik két klaszter alig fordult elő. Ez az eredmény arra enged következtetni, hogy a nyugati populációk egyedei gyakorlatilag nem keveredtek az erdélyiekkel. A dunántúli és a szlovéniai populációkban viszont az 1. és 2. klaszter változó gyakorisággal jelent meg. Az Őrségi és a szlovéniai populációkra elsősorban az 1. (66,2%), míg a közép-dunántúliakra a 2. klaszter (78,4%) volt jellemző. A lápi tarkalepke európai elterjedése annyiban hasonlít a sötét hangyaboglárkáéhoz, hogy ennek a fajnak az elterjedésében is jelentős hiátus tapasztalható a Kárpát-medence belső részén. A szlovéniai, az Őrségi és a közép-dunántúli populációk az área nyugati részének peremén helyezkednek el, míg az erdélyi populáció a keleti área leszakadt szigetének tekinthető, bár összeköttetése még nem világos. Ehhez a kelet-balkáni populációk vizsgálata volna szükséges.

Az enzim polimorfizmus vizsgálatának eredményei megfeleltek a faj elterjedési területe

(hangyalárvák szagának, hangjának utánzása) nagyon pontos legyen, vagyis kritikus a lokális adaptáció. Feltételezhetjük tehát, hogy a különböző hangyagazdát hasznosító populációk adaptációja eltérő, azaz közöttük divergens szelekció hatott. Ennek eredménye úgy nyilvánul meg, hogy az ilyen hatásnak kitett lókuszon a differenciálódás szintje magasabb, mint azokon, amelyeken csak véletlen hatások (genetikai sodródás) érvényesülnek. Amikor a 16 vizsgált enzimlókuszon között olyanokat kerestünk, amelyek kiugró differenciálódást mutatnak, azt tapasztaltuk, hogy négy lókusz esetében (Acon, Est, Hk és Mdh) a véletlen hatások alapján várhatóanál szignifikánsan ($P < 0,05$) magasabb volt a differenciálódást jellemző érték (fixációs index: FST). Különösen figyelemre méltó, hogy a Bayes-féle analízisben kimutatott három klaszterben ezen a négy lókuszon találtunk klaszterspecifikus allélokat. Eredményeink alapján megállapítottuk, hogy a vizsgált M.alcon populációk egy evolúciós egységet alkottak, ugyanakkor a különböző hangyagazdát használó populációk, melyek között genetikai és ökológiai differenciálódást is tapasztaltunk, önálló konzervációs egységeknek tekinthetők.

Kitekintés

Az egyes fajok genetikai struktúráját számos tényező kölcsönhatása alakítja ki. A fajok életmenete, szaporodási struktúrája és demográfiai jellemzői mind meghatározzák a szelekciós folyamatok és a véletlen hatások genetikai következményeit. Az elterjedési terület földrajzi jellemzői, a populációk elterjedési akadályainak helye és hatékonysága pedig a génáramlás intenzitását befolyásolják. Ezek a folyamatok túlmenően a fajok történetisége, jégkorszaki refúgiumaik száma és helye, valamint a jelenlegi áréájuk kialakulásához vezető benépesedési utak mind hatással voltak és vannak a genetikai differenciálódás (ESU) és a benépesített élőhelyekhez való alkalmazkodás (CU) mintázatára. A fenti esettanulmányok is világosan mutatják, hogy a fajok genetikai struktúrája nagyon is különböző lehet. Ezért a gyakorlati természetvédelmi munkában különösen fontos, hogy a veszélyeztetett fajok védelmére kidolgozott programokat populációgenetikai vizsgálatok eredményei alapján is megalapozottá tegyék.

Az eredmények nem születhettek volna meg Mester Valéria laboratóriumi munkáiban nyújtott segítségével nélkül. A minták begyűjtésében több

alapján várt differenciálódási mintázatnak, megmutatták az erdélyi és a nyugati populációk elkülönülését. Ám annak eldöntéséhez, hogy a differenciálódás mértéke alapján a keleti és a nyugati populációk önálló evolúciós egységeknek (alfajoknak) tekinthetők-e, több minta volna szükséges elsősorban a faj áréájának keleti-délkeleti részéből, például a Balkán-félszigetről. Érdekes viszont, hogy a genetikai klaszterek alapján az őrségi és szlovéniai, valamint a közép-dunántúli populációk között jelentős differenciálódást tapasztaltunk. További vizsgálatokra, esetleg további markerekkel történő analízisekre lenne szükség annak kimutatására, hogy a két földrajzilag meglehetősen közeli régió populációi tekinthetők-e különböző konzervációs egységeknek.

Kis apollólepke (Parnassius mnemosyne)

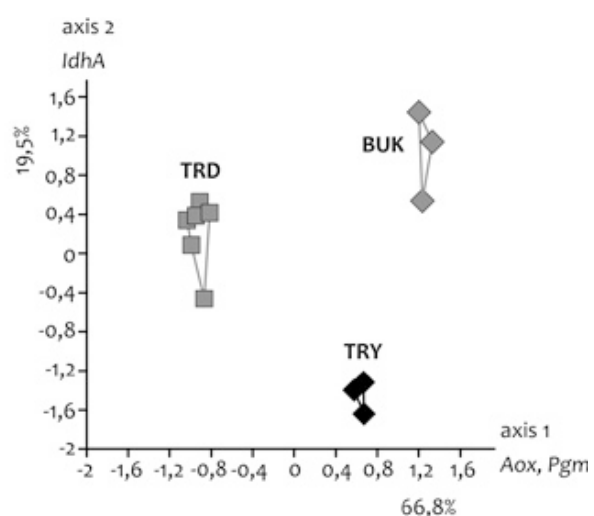
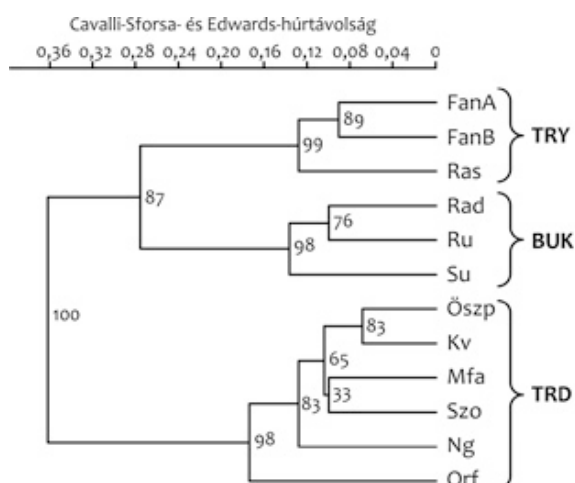
A kis apollólepke mintákat a Kárpát-medence öt régiójának (Dunántúli-középhegység, Északi-középhegység, Körös-vidék, Beregi-sík és Erdélyi-szigethegység) tizenkilenc populációjából gyűjtöttük. Az 501 egyedben tizennégy enzímlokuszon határoztuk meg az allélok eloszlását. Az allélfrekvencia-adatok alapján Cavalli-Sforza- és Edwards-húrtávolságokat számítottunk, majd a távolságmátrix segítségével UPGMA-dendrogramot szerkesztettünk. Meglepő módon, a dendrogram csak a Körös-vidék két populációjának elkülönülést mutatta. Ugyanakkor a főkomponens-analízisben az első két tengely mentén négy régió differenciálódott

kolléga is részt vett: Ilonczai Zoltán, Kozma Péter, Peregovits László, dr. Szabó Sándor és dr. V. Sipos Julianna. A kutatást a MacMan EU FP6 projekt, az NKFP-3 B/ 023/2004, az OTKA T030528, és K84071 pályázatok támogatták.

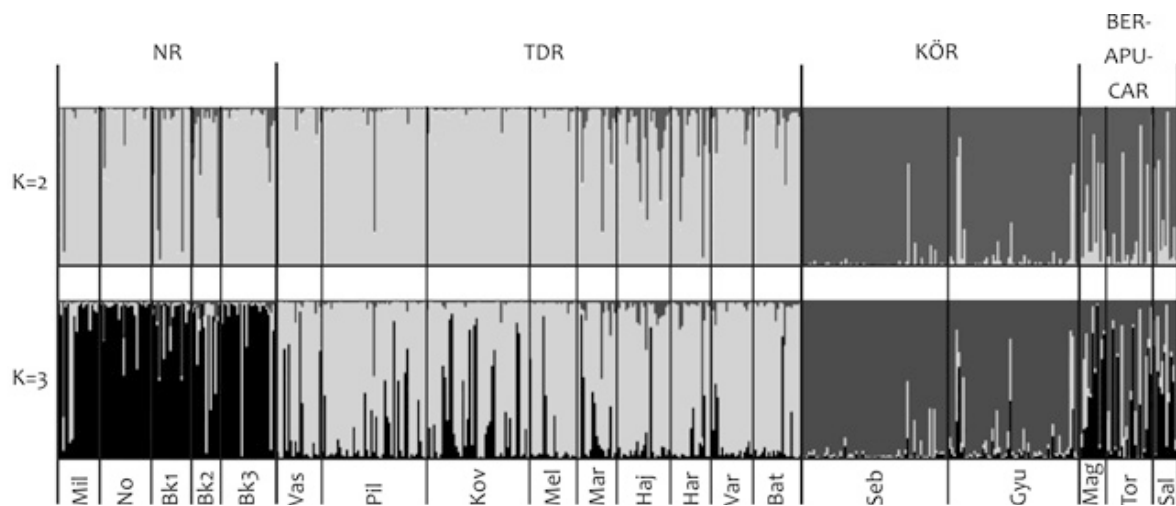
Kulcsszavak: *evolúciósan szignifikáns egység, konzervációs egység, zanótboglárka, lápi tarkalepke, lápi hangyaboglárka, kis apollólepke*

IRODALOM

- Crandall, Keith A. – Bininda-Emonds, O. R. P – Mace, G. M. – Wayne, R. K. (2000): Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*. 15, 290–295. doi:10.1016/S0169-5347(00)01876-0 • [WEBCÍM](#)
- Gratton, Paolo – Konopinski, M. K. – Sbordoni, V. (2008): Pleistocene Evolutionary History of the Clouded Apollo (*Parnassius mnemosyne*): Genetic Signatures of Climate Cycles and a 'Time-dependent' Mitochondrial Substitution Rate. *Molecular Ecology*. 17, 4248–4262. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2008.03901.x
- Moritz, Craig (1994): Defining Evolutionarily-significant-Units for Conservation. *Trends in Ecology & Evolution*. 9, 373–375. • [WEBCÍM](#)
- Pritchard, Jonathan K. – Stephens, M. – Donnelly, P. (2000): Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics*. 155, 945–959. • [WEBCÍM](#)
- Rákossy László – Tartally, A. – Goia, M. – Mihali, C. – Varga, Z. (2010): The Dusky Large Blue – *Maculinea nausithous* (Bergsträsser, [1779]) in the Transylvanian Basin: New Data on Taxonomy and Ecology. *Nota Lepidopterologica*. 33, 31–37. • [WEBCÍM](#)



1. ábra • A *Maculinea nausithous* populációk genetikai struktúrája • A: UPGMA-dendrogram. B: A főkomponens-analízis eredménye. TRD: Dunántúl; TRY: Erdély; BUK: Bukovina. <



2. ábra • A Bayes-féle klaszteranalízis eredménye: a klaszterek megoszlása az egyedekben.
 K: klaszterek száma; NR: Északi-khg.; TDR: Dunántúli-khg.; KÖR: Körös-vidék; BER-APU-CAR:
 Beregi-sík, Erdélyi-sziget, Keleti-Kárpátok <