

Az ember általi környezet-átalakítás és az ivarváltás evolúciós ökológiája kételtűeknél¹

BÓKONY VERONIKA

HUN-REN Agrártudományi Kutatóközpont, Növényvédelmi Intézet, Evolúciós Ökológiai Osztály, 1029 Budapest, Nagykovácsi út 26–30.

E-mail: bokony.veronika@atk.hun-ren.hu

Kivonat. Napjainkban az ökológia, az evolúcióbíológia és a természetvédelem számára kiemelkedően fontos azoknak a biológiai változásoknak a megértése, amelyek révén az élőlények megbirkóznak az ember általi környezet-átalakítás kihívásaival. Dolgozatomban ezt a kérdéskört vizsgálja a változó testhőmérsékletű gerinces állatok, azon belül is elsősorban a kételtűek szempontjából, melyeknek számos faja veszélyeztetett. A dolgozatban áttekintett kísérletek és terepi megfigyelések sora igazolta, hogy a kémiai környezetszennyezésnek kitett területeken élő barnavarangy-populációk az ember által átalakított környezetre számos élettani változással reagálnak, melyek hatékonyabb védekezést tesznek lehetővé a környezeti stresszhatásokkal szemben. Kiderült továbbá, hogy az erdei béka hazai populációiban, különösen a városi és mezőgazdasági területeken gyakori az ivarváltás, azaz a genetikailag nőstény egyedek egy része hím fenotípusú. Ennek oka részben a hőhullámokban keresendő, és a hőség által indukált ivarváltás a rátermettség csökkenésével jár együtt. Emellett az elméleti modellezéssel végzett vizsgálataink kimutatták, hogy az ivarváltás bekövetkezésének esélye, valamint populációdinamikai és evolúciós következményei függenek az ivari kromoszómák típusától és a párválasztási preferenciáktól. Ezek az eredmények rávilágítanak a kémiai környezetszennyezés, a klímaváltozás és a városi hősziget-effektus potenciális következményeinek sokrétűségére, amelyek különös mértékben fenyegetik a környezeti hatásokra érzékeny ivari fejlődésű állatfajok fennmaradását.

Kulcsszavak: adaptáció, antropogén környezeti változások, fenotípusos plaszticitás, ivarmeghatározás

Elfogadva: 2024.11.17.

Elektronikusan megjelent: 2024.11.22.

Bevezetés

Világunkat egyre jobban érintik az ember által előidézett környezeti változások. Becslések szerint a Föld szárazföldi élőhelyeinek 77%-át módosították az emberi tevékenységek, például a mezőgazdálkodás és az urbanizáció közvetlen hatásai, és a fennmaradó természetes élőhelyek is gyors ütemben tűnnek el (WATSON *et al.* 2018). A tájhasználat antropogén változásait abiotikus és biotikus változások sokasága kíséri, köztük az élőhelyek feldarabolódása, módosult biogeokémiai ciklusok, valamint az élőlényközösségek összetételének

¹ Akadémiai nagydoktori mű rövid ismertetése (védés éve: 2023). A teljes disszertáció elérhetősége: <https://real-d.mtak.hu/1502/>

eltolódása a kisebb diverzitás és több betelepített faj irányába (ALBERTI *et al.* 2017, JOHNSON & MUNSHI-SOUTH 2017, TURCOTTE *et al.* 2017). Mind a városi, mind a mezőgazdasági tájhasználat különféle szennyező anyagokkal (például peszticidekkel, nehézfémekkel és közúti jégmentesítőkkal) terheli a környezetet, melyeket a városi területeken zaj, éjszakai mesterséges fény, valamint az emberek és háziállatok jelenléte okozta zavarás kísérnek (MANN *et al.* 2009, SERESS & LIKER 2015). Ezek a tényezők a vadon élő állatok számára stresszhatást jelenthetnek: olyan váratlan és/vagy kontrollálhatatlan változásokat, amelyek veszélyeztetik homeosztázisukat vagy túlélésüket; ugyanakkor egyes fajok képesek az antropogén élőhelyek által kínált új erőforrásokat kiaknázni és ott boldogulni (BONIER 2012). A tájhasználat átalakítása mellett az ember által előidézett környezeti változás további jelentős formája az éghajlati viszonyok jelenkori, gyors változása, mint az átlaghőmérséklet emelkedése és az extrém időjárási események, például hőhullámok és aszályok növekvő gyakorisága (SPINONI *et al.* 2015, TOMCZYK & BEDNORZ 2019). A klímaváltozás hatásait súlyosbítja az élőhelyek átalakítása, különösen a városi hősziget-hatás: a beépített területek ugyanis lényegesen melegebbek, mint a környező vidéki területek, és a városi hőhullámok súlyosabbak (LI & BOU-ZEID 2013, RIZVI *et al.* 2019). Napjainkban az ökológia, az evolúciobiológia és a természetvédelem számára kiemelkedően fontos azoknak a fenotípusos és genetikai adaptációknak a megértése, amelyek révén az élőlények megbirkóznak ezekkel az antropogén kihívásokkal.

Az ezredforduló környékén tudományos tanulmányok sokasága dokumentálta az ember által előidézett környezeti változásoknak a vadon élő szervezetek morfológiájára, fiziológiájára, viselkedésére és életmenetére gyakorolt széles körű hatásait (SERESS & LIKER 2015, ALBERTI *et al.* 2017, JOHNSON & MUNSHI-SOUTH 2017, TURCOTTE *et al.* 2017). E fenotípusos változások egy része maladaptív, és hozzájárul a populációk fogyatkozásához, míg néhány adaptív, és segíti az antropogén környezetben való fennmaradást (ALBERTI *et al.* 2017). Az adaptív változások két, egymást nem kizáró folyamat révén jöhetnek létre: az egyik az egyedeken belüli fenotípusos plaszticitás, a másik a populáció összetételének megváltozása, ami a természetes szelekció általi genetikai differenciálódás (mikroevolúció) vagy más, generációkon átívelő hatások (például epigenetikai módosulások) következtében alakul ki (LIKER 2020). Ezen mechanizmusok szerepe a populációk fenotípusos elkülönülésében ún. „common garden” (vagy reciprok transzplantációs) kísérletekkel tesztelhető, melyekben a különböző populációkból származó egyedek ugyanabban a környezetben nevelkednek (DE VILLEMEREUIL *et al.* 2016). Az ilyen kísérletek, amelyeket egyre inkább kiegészít a genomika és a transzkriptomika, számos olyan esetet tártak fel, amelyek a fenti mechanizmusok közül egy vagy több által kialakított adaptív változásra utalnak az ember által módosított élőhelyek populációiban (COTHRAN *et al.* 2013, JOHNSON & MUNSHI-SOUTH 2017, LIKER 2020). A legtöbb esetben azonban még nem áll rendelkezésre elegendő információ az antropogén fenotípusos változásokért felelős mechanizmusok azonosításához, pedig ezek az ismeretek döntő fontosságúak lennének az emberi környezet-átalakítás evolúciós-ökológiai és természetvédelmi következményeinek előrejelzése és kezelése szempontjából.

Az emberi tevékenységek által különösen veszélyeztetett állatcsoportok egyike a kétéltűek: fajaik kb. 40%-át a kihalás fenyegeti, és közel 50%-uk állománymérete csökken (LUEDTKE *et al.* 2023). Ennek feltételezett okai olyan antropogén hatásokhoz köthetők, mint az élőhelyek degradációja, a klímaváltozás és a fertőző betegségek (ORTON & TYLER 2015, CAMPBELL GRANT *et al.* 2016). Kétfázisú életük miatt a kétéltűek mind az édesvízi, mind a szárazföldi ökoszisztémáknak fontos elemei, és mindkét típusú élőhelyen ki vannak

téve a környezeti változásoknak. Korlátozott terjedési képességük kiszolgáltatottá teszi őket az élőhelyek elvesztésével és fragmentációjával szemben. Héj nélküli petéik, vízben fejlődő lárváik és áteresztő kültakarójuk miatt különösen érzékenyek a kémiai szennyeződésekre és a szárazságra. Mivel ektoterm állatok, nem rendelkeznek azokkal az anatómiai és élettani adaptációkkal, amelyek lehetővé tennék számukra az állandó testhőmérséklet fenntartását. Genetikai ivarmeghatározási rendszerünk (ivari kromoszómáik) mellett az egyedfejlődés korai szakaszában tapasztalt kémiai és hőmérsékleti hatások is befolyásolhatják a fenotípusos ivaruk kialakulását, tehát hajlamosak a környezet által indukált ivarváltásra (FLAMENT 2016). Mindezen jellemzőik ellenére, amelyek a kétéltűeket különösen sebezhetővé teszik az éghajlatváltozás, az élőhelyek átalakítása és a kémiai szennyezés által, a Földön élő több ezer kétéltűfaj alulreprezentált az olyan releváns kutatási területeken, mint az öko-toxikológia és az antropogén környezeti változások evolúciós ökológiája (HOFFMAN *et al.* 2003, HAMER & McDONNELL 2008, FALCÓN *et al.* 2020, SORDELLO *et al.* 2020). Kutatómunkám célja ennek a tudáshézagnak a pótlása volt: a kétéltűeknek az antropogén környezeti változásokkal összefüggő fenotípusos és genetikai változásainak vizsgálata, és az ezen különbségek mögött meghúzódó lehetséges mechanizmusok felderítése.

Eredmények

Barna varangyokkal (*Bufo bufo*) végzett vizsgálatsorozatunkban munkatársaimmal kimutattuk, hogy a városi és mezőgazdasági élőhelyeken élő ebihalak egy standardizált akut stresszhatásra a kortikoszteron „stresszhormon” koncentrációjának erőteljesebb emelkedésével válaszolnak, és a negatív visszacsatolás gyorsabb kortikoszteronszint csökkenést tesz lehetővé számukra a stresszhatás elmúltával a természetes élőhelyeken élő társaikhoz képest (BÓKONY *et al.* 2021a). Ugyanezen antropogén élőhelyeken a felnőtt egyedek parotoid mirigyei nagyobbak, és a bennük található méregváladék több és/vagy hatékonyabb bufadienolid toxint tartalmaz (BÓKONY *et al.* 2019). Mivel ezen különbségek egyikét sem tapasztaltuk „common garden” kísérleti körülmények között nevelt állatoknál, a legvalószínűbb magyarázat az, hogy az egyedek fenotípusos plaszticitással reagálnak az antropogén környezet jelentette kihívásokra. Ennek a plaszticitásnak az egyik lehetséges mozgatórugója lehet a kémiai szennyezés, mivel két kísérlettel is igazoltuk, hogy egy glifozát alapú gyomirtószernak való krónikus kitettség fokozza az ebihalak bufadienolid-termelését (BÓKONY *et al.* 2017a).

A természetes, mezőgazdasági és városi élőhelyekről gyűjtött felnőtt varangyoknak fogásban, azonos körülmények között hasonló volt a fekunditása és fertilitása, valamint utódaik túlélése és ivarváltásra való hajlama két feminizáló szennyezőanyag (egy mesterséges ösztrogénnek és egy glifozát-alapú gyomirtónak) való krónikus kitettség esetén (BÓKONY *et al.* 2018). Ezzel összhangban a három élőhelytípuson belül 349 szabadon élő felnőttből csak egyetlen ivarváltott egyedet találtunk (NEMESHÁZI *et al.* 2022). Ugyanakkor az antropogén élőhelyekről származó nőstények peteszámától függetlenül vastag zseléburkot hoztak létre petéik körül, utódaik fejlődési üteme pedig lassabb volt, és kisebb testtömeget értek el mind lárvaként, mind az átalakulás után (BÓKONY *et al.* 2018). Mindez arra enged következtetni, hogy a nőstények a szennyezőanyagoktól védik embrióikat a zavartalan szaporodás biztosítása érdekében, de ez a védelem (és a szennyezéssel vagy egyéb antropogén környezeti stresszorokkal szembeni tolerancia potenciális mechanizmusai) költséges lehet az utódok fitneszét befolyásoló tulajdonságok szempontjából.

Erdei békákkal (*Rana dalmatina*) végzett vizsgálat sorozatunkban kimutattuk, hogy a barna varangyokéval átfedő élőhelyeken viszonylag gyakori az ivarváltás: a felnőtt hímeknek átlagosan 20%-a genetikailag nőstény, és ez leginkább a mezőgazdasági és városi területeken fordul elő (NEMESHÁZI *et al.* 2020). Ennek oka lehet, hogy a két faj különbözik az ivari fejlődés hőmérsékleti stresszorokra, például a városi hősziget-effektusra való érzékenységében, ugyanis kísérletesen igazoltuk, hogy az ebihalak egy hatnapos, 28 vagy 30 °C-os mesterséges hőhullámot követően ivarváltáson (maszkulinizáción) estek át erdei békáknál, míg barna varangyoknál nem volt ilyen hatás (UJSZEGI *et al.* 2022). Ugyanez a kísérlet azt mutatta, hogy egy világszerte elterjedt szennyezőanyag (mesterséges ösztrogénvegyület) ökológiailag releváns koncentrációja nem okoz ivarváltást erdei békákban (MIKÓ *et al.* 2021), ami arra utal, hogy a környezetben előforduló feminizáló szennyezések valószínűleg nem ellensúlyozzák a hőség általi maszkulinizációt ebben a fajban.

Azt is megvizsgáltuk, hogy a maszkulinizált erdei békák különböznek-e a fitnesshez kapcsolódó tulajdonságaikban az ivarváltáson át nem esett fajtársaiktól. A szabadon élő felnőtt hímek testtömegében nem találtunk ilyen különbséget (NEMESHÁZI *et al.* 2020). Ezzel szemben a laboratóriumban nevelt állatok között a hőhullám által kiváltott maszkulinizáció a lárvafejlődési idő meghosszabbodásával, a testtömeg csökkenésével és az átteleléshez szükséges zsírtartalékok hiányával járt együtt; ráadásul ezen hatások egy részét a fejlődési időzítéstől függően módosította a xenoösztrogén-kitettség (MIKÓ *et al.* 2021). Egy kis létszámú mintát vizsgálva a laboratóriumban spontán maszkulinizáción átesett egyedek szintén kedvezőtlenebb egészségi állapot jeleit mutatták: megnövekedett lépméretet és több májrendellenességet (NEMESHÁZI *et al.* 2020). Azonban a spontán maszkulinizált egyedek valamivel nagyobb létszámú mintája a fiatalkori életmenet és viselkedés kiterjedt összehasonlítása alapján nem támasztott alá egyértelmű fitnessbeli eltérést a nem ivarváltott fajtársakhoz képest (BÓKONY *et al.* 2021b). Ezen ellentétes eredmények alapján azt a hipotézist fogalmaztuk meg, hogy az ivarváltás és a fitness kapcsolata függhet attól, hogy milyen hatás vagy mechanizmus okozta az ivarváltást.

Tanulmányoztuk a környezet által kiváltott ivarváltás általánosabb aspektusait is: hogyan keletkezhetnek a fajok közötti különbségek az ivarváltási hajlamban az evolúciós múlt során, és miként befolyásolhatják a jövő történéseit, amelyeket a globális felmelegedés és az ember által előidézett környezeti változások egyéb formái árnyékolnak be. Felülvizsgáltunk egy fél évszázaddal ezelőtti hipotézist az empirikus bizonyítékok áttekintésével, miszerint a genetikai ivarmeghatározás típusa aszimmetrikus fogékonyságot eredményezhet az ivarváltásra: az XX/XY ivari kromoszómákkal rendelkező fajok hajlamosabbak a maszkulinizációra, míg a ZZ/ZW rendszerek hajlamosabbak a feminizációra (NEMESHÁZI & BÓKONY 2022). Ezt a gondolatmenetet elméleti modellezéssel folytattuk, melynek eredménye rávilágít, hogy a genetikai ivarmeghatározás típusa befolyásolhatja azt is, hogy a populációk felnőttkori ivararánya miképpen reagál az ivarváltás gyakoriságának növekedésére. A kétélűek szakirodalomból gyűjtött ivararányainak meta-analízise alátámasztotta ezt a predikciót, mivel a felnőtt ivararányok két ZZ/ZW rendszerű fajnál a hímek felé tolódtak el az elmúlt évtizedekben, míg négy XX/XY rendszerű fajnál nem változtak szisztematikusan (BÓKONY *et al.* 2017b). Ezt a modellünket továbbfejlesztve kimutattuk, hogy az éghajlat felmelegedése révén gyakoribbá váló maszkulinizáció populációs szintű következményeit befolyásolhatják a nőstények párválasztási preferenciái, amelyek az ivari kromoszómához kapcsolt fenotípusos tulajdonságokra irányulnak, és ezek a hatások az ivarmeghatározási (kromoszóma-) rendszer típusától függően is változnak (NEMESHÁZI *et al.* 2021).

Értékelés

Váratlan eredmény, hogy az antropogén területeken élő barna varangyokban alig találunk mikroevolúciós változásokra utaló jeleket, ugyanis ilyen változásokról egyre több tanulmány számol be különféle vadon élő fajok esetében (JOHNSON & MUNSHI-SOUTH 2017, LIKER 2020). Azok közül, amelyek azt vizsgálták, hogy az ember által átalakított környezet milyen mechanizmusokkal befolyásolja az állatok veszélyre vagy kémiai stresszre adott élettani és viselkedési válaszait, a többség mikroevolúciót vagy más transzgenerációs hatásokat támasztott alá (PARTECKE *et al.* 2006, ATWELL *et al.* 2012, WHITEHEAD *et al.* 2012, MIRANDA *et al.* 2013, BRANS *et al.* 2018). A varangyok esetében a mikroevolúció helyett a fenotípusos plaszticitásra való hagyatkozás magyarázata az lehet, hogy az antropogén környezet komplex és változó szelekciós nyomást fejtethet ki a különféle stresszorok, például a szennyezések vagy a ragadozók és emberek általi zavarás gyakoriságának és típusának térbeli és időbeli heterogenitása miatt, amely a fenotípusos plaszticitás kialakulására és fenntartására szelektál (BRADSHAW & HARDWICK 1989, MORAN 1992, SULTAN & SPENCER 2002). Az állatvilágban a fenotípusos plaszticitásnak általános szerepe van a klimatikus változásokra adott fenotípusos válaszokban is, bár e válaszok némelyike maladaptív vagy nem elégséges az alkalmazkodáshoz (URBAN *et al.* 2014, RADCHUK *et al.* 2019). A disszertációmban a mezőgazdasági és városi varangyoknál leírt élettani változások adaptívnak tűnnek, és hozzájárulhatnak szaporodóképességük fenntartásához, de további kutatásokra lesz szükség ezen fenotípusos változások adaptív értékének teszteléséhez. Összességében a vadon élő szervezetek populációinak sorsát az fogja meghatározni, hogy az antropogén környezeti változások által támasztott sokféle kihívásra milyen adaptív és maladaptív plasztikus és mikroevolúciós változásokkal (vagy éppen azok hiányával) reagálnak.

A környezeti változásokra adott lehetséges válaszok közül az ivarváltás jelentőségét csak nemrég kezdte felismerni a szupraindividuális biológia. Az eddigi ismeretek arra utalnak, hogy a környezet által indukált ivarváltásnak szerteágazó relevanciája lehet az ektoterm gerincesek vadon élő populációiban (BAROILLER & D'COTTA 2016, HOLLELEY *et al.* 2016, WHITELEY *et al.* 2021), sőt gerincteleneknél is (OETKEN *et al.* 2004, FORD 2012). A korábbi kutatások többsége azonban az endokrin diszruptorok és az akvakultúra-technikák proximális aspektusaira összpontosított, miközben az ivarváltás evolúciós-ökológiai vonatkozásai csak mostanában kezdtek szélesebb körű figyelmet kapni, és a világon csak néhány kutatócsoport foglalkozik vele, többnyire hulló modellfajokat és elméleti modellezést használva (GROSSEN *et al.* 2011, HOLLELEY *et al.* 2016, LAMBERT *et al.* 2019, SCHWANZ *et al.* 2020). Felismerve ezt a hiányt, kétéltű modellrendszerek felállítását tűztem ki célul az ivarváltás evolúciós-ökológiai és természetvédelmi-biológiai vizsgálatára. Az erdei békákra és barna varangyokra kifejlesztett molekuláris ivarmarkereinkkel (NEMESHÁZI *et al.* 2020, NEMESHÁZI *et al.* 2022) hozzájárultunk ahhoz a felismeréshez, hogy az ivarváltásnak a kétéltűeknél is nagy ökológiai jelentősége lehet. Az erdei békák ivarváltásával kapcsolatos kísérleteink az első olyan tanulmányok között vannak, amelyek azt vizsgálták, hogy a hőhullámoknak és a kémiai szennyezésnek való ökológiailag releváns kitétség hogyan befolyásolja az ivart és ezáltal potenciálisan az egyedek fitnessét. Hasonlóképpen, elméleti munkánk az elsők között világított rá, hogy annak megértése, miért és hogyan változik a különböző fajok vagy populációk hajlandósága a különböző környezeti stresszorok által okozott ivarváltásra, segíthet előrejelezni az antropogén környezeti válto-

zások vadvilágra gyakorolt hatásait, köztük a demográfia, a populációs életképesség, az ivar-meghatározási rendszerek és a párválasztási preferenciák változásait. Ahogy minden kutatásban az új felfedezések új kérdéseket és hipotéziseket vetnek fel, a disszertációmban bemutatott eredmények is további vizsgálatok előtt nyitják meg az utat. Felvértézve mindazokkal az ismeretekkel, amelyeket a laboratóriumi kísérletek szolgáltatnak a környezeti stresszorok ivari hatásairól, valamint az elméleti modellek predikálnak arra vonatkozóan, hogy az ivarváltás hogyan befolyásolhatja a populációk dinamikáját és evolúcióját, megérett az idő empirikusan feltárni a vadon élő populációkban bekövetkező ivarváltások okait és következményeit az „antropocén” korszakban.

Köszönetnyilvánítás. A dolgozatban bemutatott tanulmányok számos kutatóval és hallgatóval való együttműködés eredményei, akiknek hálás vagyok a nélkülözhetetlen közreműködésért, különösen az ATK NÖVI Evolúciós Ökológiai Osztály egykori és jelenlegi munkatársainak. Kutatómunkámat a Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Hivatal (115402, 135016) és a Magyar Tudományos Akadémia Bolyai János Kutatói Ösztöndíja támogatja.

Irodalomjegyzék

- ALBERTI M., MARZLUFF J. & HUNT V.M. 2017. Urban driven phenotypic changes: Empirical observations and theoretical implications for eco-evolutionary feedback. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372: 20160029. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0029>
- ATWELL J.W., CARDOSO G.C., WHITTAKER D.J., CAMPBELL-NELSON S., ROBERTSON K.W. & KETTERSON E.D. 2012. Boldness behavior and stress physiology in a novel urban environment suggest rapid correlated evolutionary adaptation. *Behavioral Ecology*, 23: 960–969. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars059>
- BAROILLER J.-F. & D'COTTA H. 2016. The reversible sex of gonochoristic fish: insights and consequences. *Sexual Development*, 10: 242–266. <https://doi.org/10.1159/000452362>
- BÓKONY V., MIKÓ Z., MÓRICZ Á.M., KRÜZSELYI D. & HETTYEY A. 2017a. Chronic exposure to a glyphosate-based herbicide makes toad larvae more toxic. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284: 20170493. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0493>
- BÓKONY V., KÖVÉR S., NEMESHÁZI E., LIKER A. & SZÉKELY T. 2017b. Climate-driven shifts in adult sex ratios via sex reversals: the type of sex determination matters. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372: 20160325. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0325>
- BÓKONY V., UJHEGYI N., HAMOW K., BOSCH J., THUMSOVÁ B., VÖRÖS J., ASPBURY A.S. & GABOR C.R. 2021a. Stressed tadpoles mount more efficient glucocorticoid negative feedback in anthropogenic habitats due to phenotypic plasticity. *Science of The Total Environment*, 753: 141896. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2020.141896>

- BÓKONY V., UJHEGYI N., MIKÓ Z., ERŐS R., HETTYEY A., VILI N., GÁL Z., HOFFMANN O.I. & NEMESHÁZI E. 2021b. Sex reversal and performance in fitness-related traits during early life in agile frogs. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 745752. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.745752>
- BÓKONY V., ÜVEGES B., UJHEGYI N., VEREBÉLYI V., NEMESHÁZI E., CSÍKVÁRI O. & HETTYEY A. 2018. Endocrine disruptors in breeding ponds and reproductive health of toads in agricultural, urban and natural landscapes. *Science of The Total Environment*, 634: 1335–1345. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.363>
- BÓKONY V., ÜVEGES B., VEREBÉLYI V., UJHEGYI N. & MÓRICZ Á.M. 2019. Toads phenotypically adjust their chemical defences to anthropogenic habitat change. *Scientific Reports*, 9: 3163. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39587-3>
- BONIER F. 2012. Hormones in the city: Endocrine ecology of urban birds. *Hormones and Behavior*, 61: 763–772. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.03.016>
- BRADSHAW A.D. & HARDWICK K. 1989. Evolution and stress—genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37: 137–155. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb02099.x>
- BRANS K.I., STOKS R. & DE MEESTER L. 2018. Urbanization drives genetic differentiation in physiology and structures the evolution of pace-of-life syndromes in the water flea *Daphnia magna*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285: 20180169. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0169>
- CAMPBELL GRANT E.H., MILLER D.A.W., SCHMIDT B.R., ADAMS M.J., AMBURGEY S.M., CHAMBERT T., CRUICKSHANK S.S. *et al.* 2016. Quantitative evidence for the effects of multiple drivers on continental-scale amphibian declines. *Scientific Reports*, 6: 25625. <https://doi.org/10.1038/srep25625>
- COTHRAN R.D., BROWN J.M. & RELYEA R.A. 2013. Proximity to agriculture is correlated with pesticide tolerance: Evidence for the evolution of amphibian resistance to modern pesticides. *Evolutionary Applications*, 6: 832–841. <https://doi.org/10.1111/eva.12069>
- FALCÓN J., TORRIGLIA A., ATTIA D., VIÉNOT F., GRONFIER C., BEHAR-COHEN F., MARTINSONS C. & HICKS D. 2020. Exposure to artificial light at night and the consequences for flora, fauna, and ecosystems. *Frontiers in Neuroscience*, 14: 602796. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.602796>
- FLAMENT S. 2016. Sex reversal in amphibians. *Sexual Development*, 10: 267–278. <https://doi.org/10.1159/000448797>
- FORD A.T. 2012. Intersexuality in Crustacea: An environmental issue? *Aquatic Toxicology*, 108: 125–129. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2011.08.016>
- GROSSEN C., NEUENSCHWANDER S. & PERRIN N. 2011. Temperature-dependent turnovers in sex-determination mechanisms: A quantitative model. *Evolution*, 65: 64–78. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01098.x>
- HAMER A.J. & McDONNELL M.J. 2008. Amphibian ecology and conservation in the urbanising world: A review. *Biological Conservation*, 141: 2432–2449. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.07.020>
- HOFFMAN D., RATTNER B., BURTON G.J. & CAIRNS J.J. (eds.) 2003. *Handbook of Ecotoxicology*. CRC Press, Boca Raton, Florida, 1290 pp.
- HOLLELEY C.E., SARRE S.D., O'MEALLY D. & GEORGES A. 2016. Sex reversal in reptiles: Reproductive oddity or powerful driver of evolutionary change? *Sexual Development*, 10: 279–287. <https://doi.org/10.1159/000450972>
- JOHNSON M.T.J. & MUNSHI-SOUTH J. 2017. Evolution of life in urban environments. *Science*, 358: eaam8327. <https://doi.org/10.1126/science.aam8327>

- LAMBERT M.R., TRAN T., KILIAN A., EZAZ T. & SKELLY D.K. 2019. Molecular evidence for sex reversal in wild populations of green frogs (*Rana clamitans*). *PeerJ*, 7: e6449. <https://doi.org/10.7717/peerj.6449>
- LI D. & BOU-ZEID E. 2013. Synergistic interactions between urban heat islands and heat waves: The impact in cities is larger than the sum of its parts. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 52: 2051–2064. <https://doi.org/10.1175/JAMC-D-13-02.1>
- LIKER A. 2020. Biologia Futura: adaptive changes in urban populations. *Biologia Futura*, 71: 1–8. <https://doi.org/10.1007/s42977-020-00005-9>
- LUEDTKE J.A., CHANSON J., NEAM K., HOBIN L., MACIEL A.O., CATENAZZI A., BORZÉE A. *et al.* 2023. Ongoing declines for the world's amphibians in the face of emerging threats. *Nature*, 622: 308–314. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06578-4>
- MANN R.M., HYNÉ R.V., CHOUNG C.B. & WILSON S.P. 2009. Amphibians and agricultural chemicals: Review of the risks in a complex environment. *Environmental Pollution*, 157: 2903–2927. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.05.015>
- MIKÓ Z., NEMESHÁZI E., UJHEGYI N., VEREBÉLYI V., UJSZEGI J., KÁSLER A., BERTALAN R. *et al.* 2021. Sex reversal and ontogeny under climate change and chemical pollution: are there interactions between the effects of elevated temperature and a xenoestrogen on early development in agile frogs? *Environmental Pollution*, 285: 117464. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117464>
- MIRANDA A.C., SCHIELZETH H., SONNTAG T. & PARTECKE J. 2013. Urbanization and its effects on personality traits: A result of microevolution or phenotypic plasticity? *Global Change Biology*, 19: 2634–2644. <https://doi.org/10.1111/gcb.12258>
- MORAN N.A. 1992. The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *American Naturalist*, 139: 971–989. <https://doi.org/10.1086/285369>
- NEMESHÁZI E. & BÓKONY V. 2022. Asymmetrical sex reversal: Does the type of heterogamety predict propensity for sex reversal? *BioEssays*, 44: 2200039. <https://doi.org/10.1002/bies.202200039>
- NEMESHÁZI E., GÁL Z., UJHEGYI N., VEREBÉLYI V., MIKÓ Z., ÜVEGES B., KATALIN K. *et al.* 2020. Novel genetic sex markers reveal high frequency of sex reversal in wild populations of the agile frog (*Rana dalmatina*) associated with anthropogenic land use. *Molecular Ecology*, 29: 3607–3621. <https://doi.org/10.1111/mec.15596>
- NEMESHÁZI E., KÖVÉR S. & BÓKONY V. 2021. Evolutionary and demographic consequences of temperature-induced masculinization under climate warming: the effects of mate choice. *BMC Ecology and Evolution*, 21: 16. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01747-3>
- NEMESHÁZI E., SRAMKÓ G., LACZKÓ L., BALOGH E., SZATMÁRI L., VILI N., UJHEGYI N., ÜVEGES B. & BÓKONY V. 2022. Novel genetic sex markers reveal unexpected lack of, and similar susceptibility to, sex reversal in free-living common toads in both natural and anthropogenic habitats. *Molecular Ecology*, 31: 2032–2043. <https://doi.org/10.1111/mec.16388>
- OETKEN M., BACHMANN J., SCHULTE-OEHLMANN U. & OEHLMANN J. 2004. Evidence for endocrine disruption in invertebrates. *International Review of Cytology*, 236: 1–44. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(04\)36001-8](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(04)36001-8)
- ORTON F. & TYLER C.R. 2015. Do hormone-modulating chemicals impact on reproduction and development of wild amphibians? *Biological Reviews*, 90: 1100–1117. <https://doi.org/10.1111/brv.12147>
- PARTECKE J., SCHWABL I. & GWINNER E. 2006. Stress and the city: Urbanization and its effects on the stress physiology in European Blackbirds. *Ecology*, 87: 1945–1952. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1945:SATCUA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1945:SATCUA]2.0.CO;2)

- RADCHUK V., REED T., TEPLITSKY C., VAN DE POL M., CHARMANTIER A., HASSALL C., ADAMÍK P. *et al.* 2019. Adaptive responses of animals to climate change are most likely insufficient. *Nature Communications*, 10: 3109. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10924-4>
- RIZVI S.H., ALAM K. & IQBAL M.J. 2019. Spatio-temporal variations in urban heat island and its interaction with heat wave. *Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics*, 185: 50–57. <https://doi.org/10.1016/j.jastp.2019.02.001>
- SCHWANZ L.E., GEORGES A., HOLLELEY C.E. & SARRE S.D. 2020. Climate change, sex reversal and lability of sex-determining systems. *Journal of Evolutionary Biology*, 33: 270–281. <https://doi.org/10.1111/jeb.13587>
- SERESS G. & LIKER A. 2015. Habitat urbanization and its effects on birds. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 61: 373–408. <https://doi.org/10.17109/AZH.61.4.373.2015>
- SORDELLO R., RATEL O., DE LACHAPELLE F.F., LEGER C., DAMBRY A. & VANPEENE S. 2020. Evidence of the impact of noise pollution on biodiversity: A systematic map. *Environmental Evidence*, 9: 20. <https://doi.org/10.1186/s13750-020-00202-y>
- SPINONI J., LAKATOS M., SZENTIMREY T., BIHARI Z., SZALAI S., VOGT J. & ANTOFIE T. 2015. Heat and cold waves trends in the Carpathian Region from 1961 to 2010. *International Journal of Climatology*, 35: 4197–4209. <https://doi.org/10.1002/joc.4279>
- SULTAN S.E. & SPENCER H.G. 2002. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *American Naturalist*, 160: 271–283. <https://doi.org/10.2307/3079143>
- TOMCZYK A.M. & BEDNORZ E. 2019. Heat waves in Central Europe and tropospheric anomalies of temperature and geopotential heights. *International Journal of Climatology*, 39: 4189–4205. <https://doi.org/10.1002/joc.6067>
- TURCOTTE M.M., ARAKI H., KARP D.S., POVEDA K. & WHITEHEAD S.R. 2017. The eco-evolutionary impacts of domestication and agricultural practices on wild species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372: 20160033. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0033>
- UJSZEGI J., BERTALAN R., UJHEGYI N., VEREBÉLYI V., NEMESHÁZI E., MIKÓ Z., KÁSLER A. *et al.* 2022. “Heat waves” experienced during larval life have species-specific consequences on life-history traits and sexual development in anuran amphibians. *Science of the Total Environment*, 835: 155297. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155297>
- URBAN M.C., RICHARDSON J.L. & FREIDENFELDS N.A. 2014. Plasticity and genetic adaptation mediate amphibian and reptile responses to climate change. *Evolutionary Applications*, 7: 88–103. <https://doi.org/10.1111/eva.12114>
- DE VILLEMEREUIL P., GAGGIOTTI O.E., MOUTERDE M. & TILL-BOTTRAUD I. 2016. Common garden experiments in the genomic era: New perspectives and opportunities. *Heredity*, 116: 249–254. <https://doi.org/10.1038/hdy.2015.93>
- WATSON J.E.M., ALLAN J.R., VENTER O., LEE J., JONES K.R., ROBINSON J.G. & POSSINGHAM H.P. 2018. Protect the last of the wild. *Nature*, 563: 27–30.
- WHITEHEAD A., PILCHER W., CHAMPLIN D. & NACCI D. 2012. Common mechanism underlies repeated evolution of extreme pollution tolerance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279: 427–433. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0847>
- WHITELEY S.L., CASTELLI M.A., DISSANAYAKE D.S.B., HOLLELEY C.E. & GEORGES A. 2021. Temperature-induced sex reversal in reptiles: prevalence, discovery, and evolutionary implications. *Sexual Development*, 15: 148–156. <https://doi.org/10.1159/000515687>

Evolutionary ecology of anthropogenic environmental change and sex reversal in amphibians²

VERONIKA BÓKONY

HUN-REN Centre for Agricultural Research, Plant Protection Institute, Department of Evolutionary Ecology,
Nagykovácsi út 26–30, 1029 Budapest, Hungary
E-mail: bokony.veronika@atk.hun-ren.hu

ÁLLATTANI KÖZLEMÉNYEK (2024) 109(1–2): 113–122.

Abstract. Understanding the biological changes through which organisms cope with the challenges of human-induced environmental changes is a crucial mission of current ecology, evolutionary biology and nature conservation. This paper reviews this issue focusing on ectothermic vertebrates, especially amphibians, many of which are endangered. A series of experiments and field observations proved that common toad populations living in areas exposed to chemical pollution exhibit several physiological changes that enable more effective protection against environmental stress. Field studies also revealed a relatively high frequency of sex reversal, i.e. male phenotype in some of the genotypically female individuals, in wild populations of agile frogs, especially in urban and agricultural areas. The most likely reason for this is the higher frequency of heat waves in such areas. Furthermore, experimental results suggest that heat-induced sex reversal is accompanied by decreased fitness. Theoretical models have shown that the probability of sex reversal, as well as its consequences for population dynamics and microevolution, depend on the type of sex-chromosome system and on mate-choice preferences. These results highlight the diverse implications of chemical pollution, climate change and the urban heat island effect, which especially threaten the survival of animal species whose sexual development is sensitive to environmental effects.

Keywords: adaptation, Anthropocene, phenotypic plasticity, sex determination

Accepted: 17.11.2024

Published online: 22.11.2024

² Short outline of DSc dissertation (defended in 2023). The complete work can be accessed: <https://real-d.mtak.hu/1502/>