

## Bevezetés

A déli félteke kontinenseinek biogeográfiai kutatása az elmúlt évszázadban több vita középpontjába is került, amely a vikariáns fajképződés és a hosszútávú diszperzió jelentősége között folyt (Platnick & Nelson, 1978; Rosen, 1978; de Queiroz, 2005). Dél-Amerika, Afrika, Ausztrália, India, Madagaszkár és Antarktisz úgy 500 millió évvel ezelőtt alkották meg Gondvánát, a déli szuperkontinentst. Úgy 170 millió évvel ezelőtt kezdődött a szuperkontinens feldarabolódása (Blakey, 2008). Mivel a földrész kialakulása egybeesett a Phanerozoikum kezdetével, ezért annak széttöredezése a rajta élő szárazföldi bióta további evolúcióját határozta meg (lásd Sanmartín & Ronquist (2004) és irodalomlista). Mindenesetre a kihalások, a hosszútávú terjeszkedés és a kövületek gyakori hiánya gyakran teszi lehetetlenné a vikariáns fajképződések felfedezését (Upchurch, 2008), míg sok eset egyszerűen túl réccens ahhoz, hogy a szuperkontinens feldarabolódására lehessen következtetni belőle (Raxworthy et al., 2002; Renner, 2004; Cook & Crisp, 2005).

A századfordulón egy másik vita kavarta fel a biogeográfia állóvizét, Gondvána egy kisebb töredékének egyedi faunájának és flórájának a történelmi háttere. Új-Zéland sok tekintetben egyedülálló, az általam vizsgált óriás gnómpókok fele is itt (és csak itt fordul elő). Az Új-Zélandi bióta Gondvánai reliktumai régóta ismertek voltak, amikor Campbell and Landis (2003) megkérdőjelezte a szigetek folytonos szárazföldi jellegét. Elméletük azt sugallta, hogy az Oligocén alatt Új-Zélandot teljesen ellepte a az óceán (innen ered az elmélet angol neve is „the ‘drowned’ New Zealand hypothesis”). Ha az elmélet helytálló, akkor az azt jelenti, hogy a teljes új-zélandi fauna és flóra az elmúlt 22 millió év ausztráliai betelepüléseinek, illetve az azt követő fajképződésnek az eredménye (Waters & Craw, 2006).

Arra kerestem a választ ezen OTKA kutatás keretén belül, hogy a vikariancia és a terjeszkedés hogyan befolyásolta az óriás gnómpókok családjának (Araneae, Orsolobidae) állatföldrajzát, ami a Gondvána szuperkontinens egyik tipikus eleme, és aminek diverzitása a legkisebb szigeten, Új-Zélandon éri el a csúcst. A diverzitásmintázatok alapján, az óriásgnómpókok jelenlegi eloszlására a kontinensmozgás lehetséges, de nem elégséges válasszal szolgál, mert az Orsolobidae család vizsgálatához szükséges rokonsági kapcsolatok hiányoznak Forster & Platnick, 1985: 227).

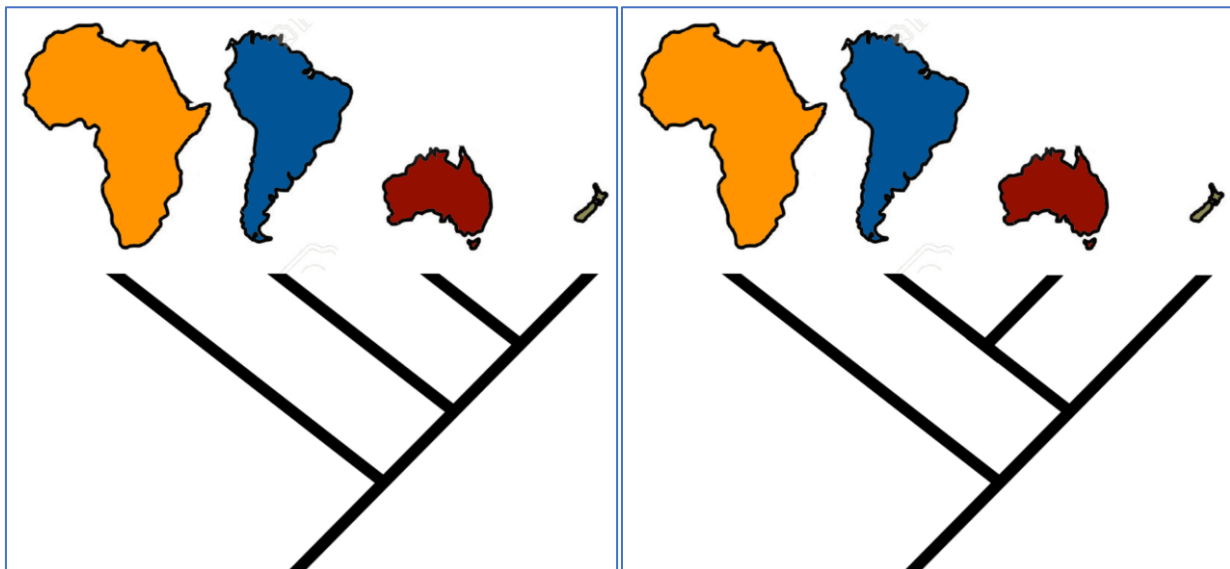
Jelen analízis tehát egyszerre a következő három fő célt tűzte ki maga elé

1.) Az Orsolobidae Család filogenetikai fájának rekonstrukciója, Milyen rokonsági kapcsolatrendszer figyelhető meg a családsorozaton belül, és a családon belül?

2) Mikor történtek az egyes diverzifikációs események és mikor történt az óriás gnómpókok új-zélandi hatalmas radiációja?

3) Melyik Gondvána feldarabolódási forgatókönyvet támasztja alá a rekonstruált törzsfa?

A filogenetika rekonstrukció hipotéziseinek grafikus megjelenítése.



Monofiletikus faunák esetében, ha a diszperzió játszott Új-Zéland betelepülésében szerepet, úgy a fajok az ausztráliai fajokkal mutatnak majd közelebbi rokonságot. Amennyiben a kontinensek sodródása jelentette a fő hatást, úgy (az antarktisi híd miatt) Dél-Amerika és Ausztrália faunáját alkotó pókok lesznek egymás közeli rokonjai.

## Anyag és Módszer

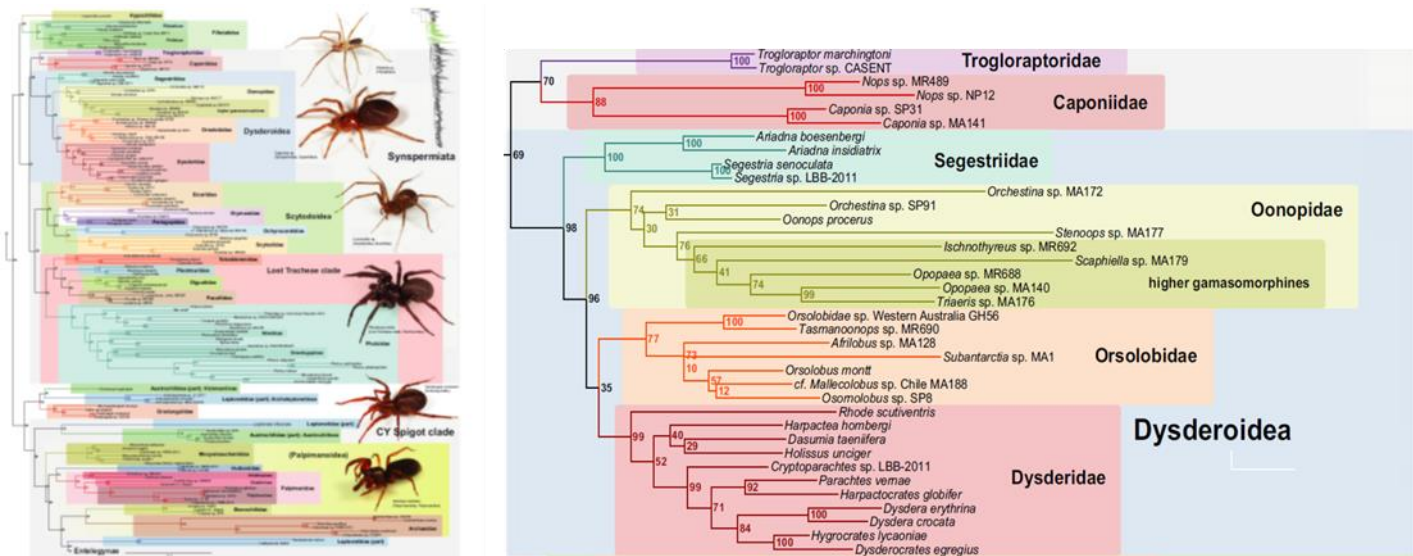
A kutatáshoz felhasznált példányokat Dr. Hannah Wood (Smithsonian Institute), Dr. Charles Griswold (California Academy of Sciences) és Dr. Charles Haddad (University of Free State) gyűjtötték. A kutatás alatt egyszer volt lehetőségem egy tanzániai gyűjtőúton résztvenni, de az intenzív gyűjtés sem hozott eredményt. A fajok az avarban és a talaj legfelső rétegében élnek, megfelelő kinyerésük nemcsak időszek, gyűjtési módszer de ugyanolyan mértékben a szerencsée is. A begyűjtött példányokat morfofajokba rendeztem és taxonómiai vizsgálatokhoz szükséges képeket készítettem róluk. A fajok határozása sok esetben okoz és okozott nehézséget a jellegek ábrázolásának hiánya miatt. A másik ennél sokkal súlyosabb probléma az új fajok nagy aránya volt. Az afrikai fajok (23 spp.) többszöröse volt az eddig ismert faunának (0%os átfedéssel), de a dél-amerikai és új-zélandi példányok is több új fajt tartalmaztak, mint eleddig ismertet. A példányokat minden esetben legalább génusz szintig meghatároztam.



A voucher egyedek lábait használtuk fel DNS kivonásra. Sajnos sokszor teljes sorozatok jöttek vissza értékelhetetlen (DNS nélküli) eredménnyel, ezért a Nébih laborját is megkértem ellenőrzésre. A példányok egy részét Amerikában, a CAS laborjában dolgoztam fel. Az ottani

szekvenáló és az általam vásárolt Geneious szoftver között kompatibilitási problémák léptek fel. Az labormunka tapasztalt problémái miatt egy külsős céget kértem fel a nyers szekvenciák rendezésére és visszaellenőrzésére (BLAST és BOLD adatbázisokban), hogy az esetlegesen bakteriális vagy emberi felülfertőződésből eredő hamis pozitív mintákat kiszűrjem.

A szekvenciákat három külön analízishez használtuk fel. Az egyik az ú.n. „Spider Tree of Life” amibe a határozott anyagból több példánnyal került be. Ez egy nagyon sok szerzős jól kordinált munka volt. Az ebből publikált Cladistics cikk (Wheeler et al. 2016) három hónap alatt 5000 letöltésen van túl és három citációt eredményezett. Abban az analízisben az előzetes transzkriptom analízisek (Bond et al., 2014; Fernandez et al., 2014; Garrison et al., 2016) által megtalált rokonsági kapcsolatok kényszerítése alapján történt.

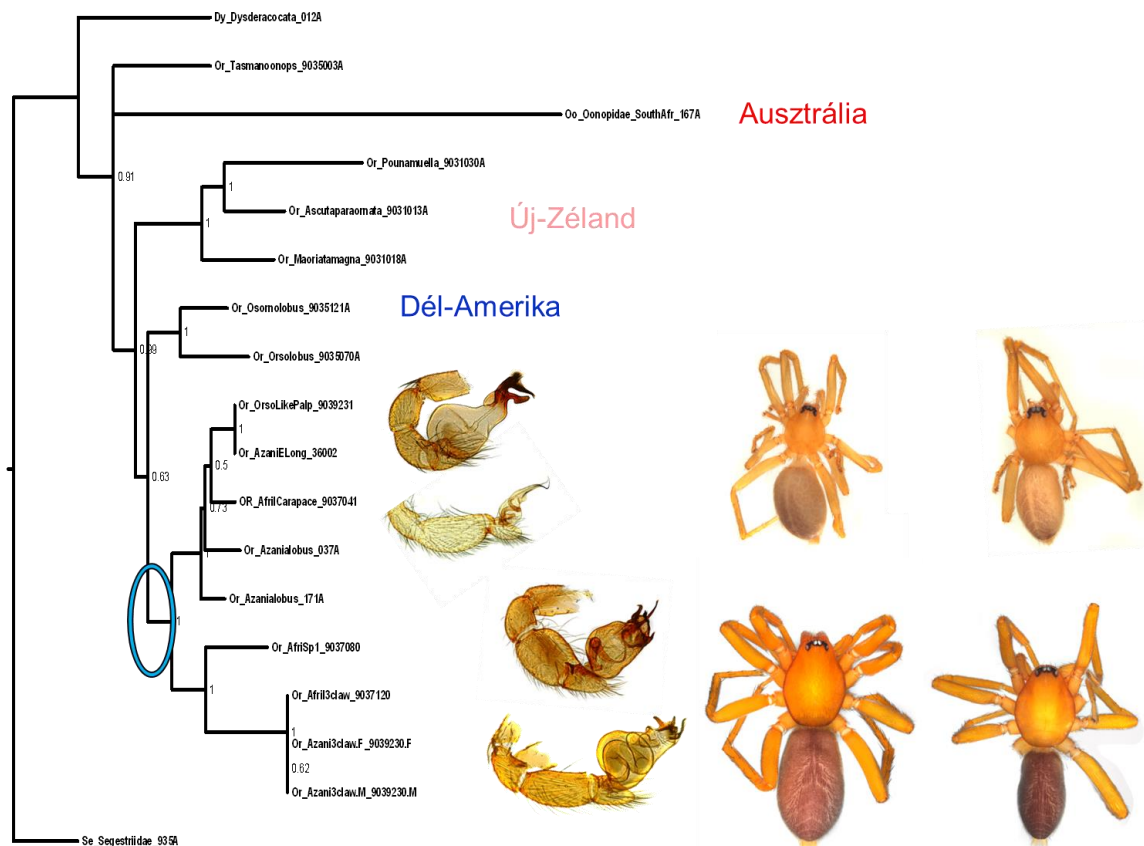


A szekvenciák GenBankba való feltöltése egyelőre még nem publikus. Akkor lesznek publikusak, ha a második, már elfogadott kézirat korrektúrája is elkészül. Addig, hogy az ebből eredő hibákat elkerüljük ezek az adatok még nem publikusak.

A másik analízis fő fókuszában az óriásgnómpók és az előbb ismertetett három kérdés állt. Az analízisek nagy részét a CCG clusterén futatta Natalia Chousu-Polydouri PhD hallgató. Az előzetes elemzésekhez MrBayest használtunk és főleg a különböző (gappy és non-gappy) szekvenciarendezések eredményeit összehasonlítva. Topológiailag semmiféle különbséget nem tapasztaltunk ezért mindenütt az egyszerűbb szubsztitúciós modelleket használtuk.

A modellkeresés és partícióválasztást a PartitionFinder (Lanfear et al., 2012; Lanfear et al., 2014) BIC kritériumával vizsgáltuk. A Jukes Cantor modellt is a lehetőségek közé tettük, amikor a BEAST analízisek xml filejait készítettük. A BEAST analízist a BEAST1.8 (Drummond & Rambaut, 2007; Drummond et al., 2012) verzióján futtattuk a California Academy of Sciences Center for Comparative Genomics (CCG) PhyloCluster-én. A különböző futtatásoknál 4 független MCMC láncot vettünk 100 millió generációval, minden tízezredikből mintát véve. Az eredmények értékelését Tracer v1.6.0 (Rambaut et al., 2013) és AWTY (Nylander et al., 2008) szoftverekkel végeztük.

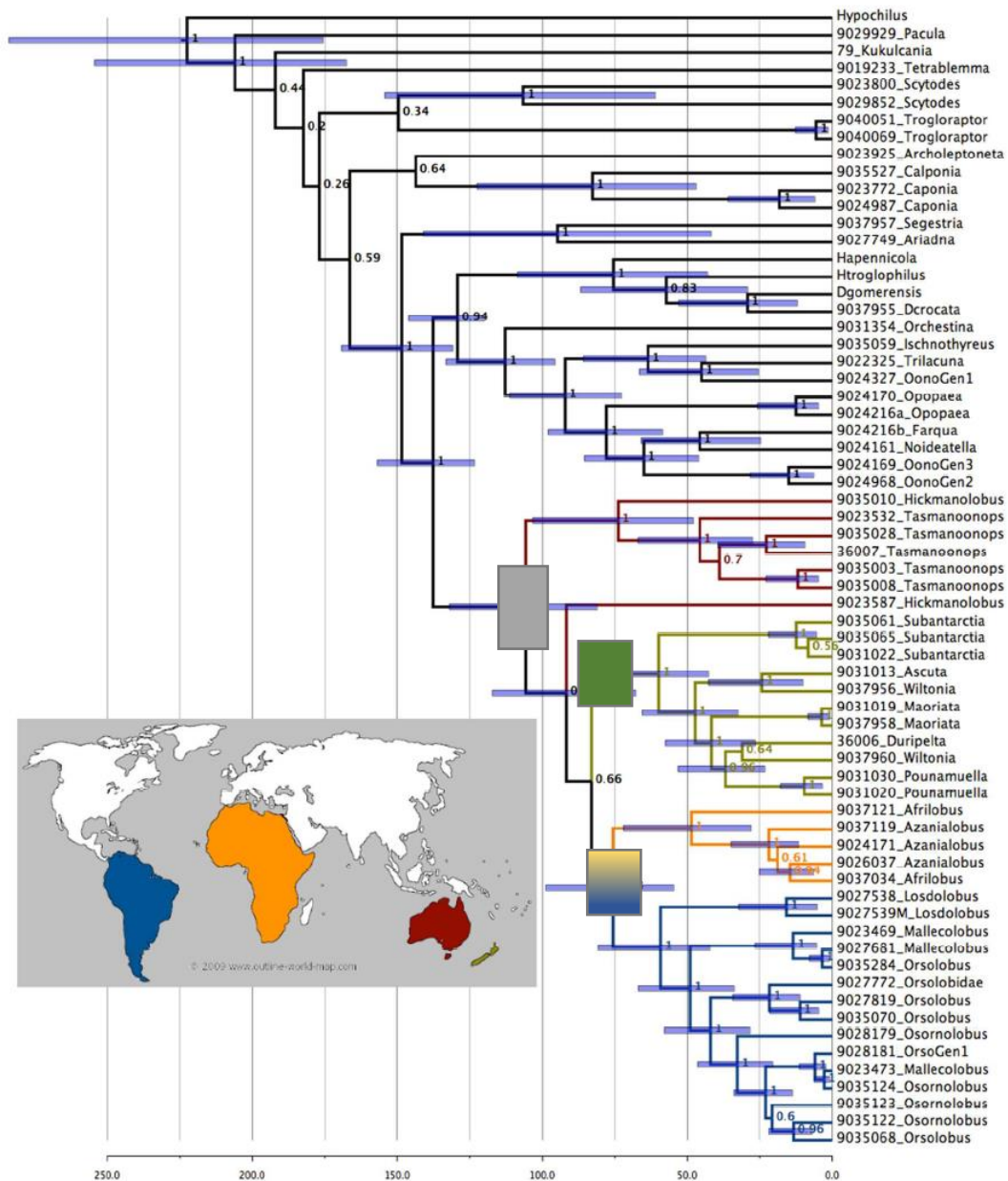
Az eddig ismert afrikai fauna többszörösét fedeztem fel a kutatások során, ezért ésszerűen azokat az adatokat is lefuttattam a mátrix egy kisebb alegységén. Mivel ez egy jóval kisebb egység volt, ezért a modellválasztást MrModeltest segítségével végeztem. A MrBayes futtatást szintén a CCG Phyloclusterén végeztem, 100 millió generációra. A kéttucatnyi új faj markánsan két génuszba az eddig ismert *Afrilobus* és *Azania* nemekre oszlott szét. A Számos redundáns (különböző



ivarokból és juvenilisekből származó szekvencia fajpárosításokat tett lehetővé. A második és harmadik analízis topológiája az átfedő taxonok esetében megegyezett.

## Eredmények




A kapott, és kalibrált fát alant lehet látni. Sajnos jelenleg nem ismert egyetlen Orsolobidae fosszília sem (Dunlop et al., 2016).



Az ebből eredő problémákat úgy próbáltuk orvosolni, hogy génspecifikus szubsztitúciós rátákat használtunk az irodalomból, valamint a külső csoportokba tartozó fossziliákkal kalibráltunk.

A kalibrált fákhhoz a 28S szubsztitúciós rátáját használtuk Bidegaray-Batista and Arnedo (2011) munkásságából, ahol fossziliák és biogeográfiai kalibrációkat használtak a szubsztitúciós ráták meghatározásához a fojtópókok esetében. Az adott tanulmány a ma ismert legintenzívebb tesztelésnek alávetett becslésnek számít, és mivel a Dysderidae közelrokon család ezért úgy véltük, hogy megfelelő ha ezeket az adatokat használjuk mi is. Sajnos az ő CO1 becslésüket nem használhattuk, a harmadik kodon pozíció kizárása miatt.

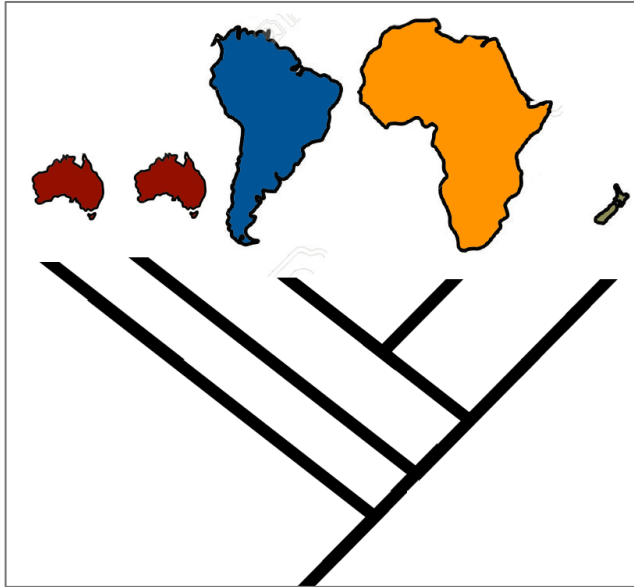
A különböző diverzifikációs események ideje a különböző kalibrációs módszerek alapján. A mediánt 95% os valószínűségi arány mellett adtuk meg és millió évben értendő. A négyzetek az előző oldalon található fán szereplő csomópontokat jelölik

Csomópont	fossils (crown)	fossils (stem)	28S rate
Orsolobidae 	130 (92-167)	106 (81-132)	178 (97-314)
Africa - South America 	93 (65-125)	76 (55-99)	129 (68-227)
New Zealand 	73 (51-103)	60 (42-82)	101 (53-185)

Az eredményekből látható, hogy a legóvatosabb becslések szerint is minimum 80 millió éves csoportról van szó, amely akár 300 millió évnél is idősebb lehet. A Blakey (2008) által valószínűsített Gondvána feldarabolással egyező időt kaptunk Nyugat és Kelet Gondvána ~ 150 millió évéhez, akárcsak a 120 Millió évvel ezelőtt Dél-Amerika és Afrikai szeparációval is összhangban vannak az eredmények.

A különböző faunacsoportok monofiletikusak, akárcsak az Orsolobidae család, valamint a Dysderoidea öregcsalád is. Ezek az eredmények várhatóak voltak, robosztus megerősítésük azonban a további következtetések feltétele.

A családsorozat többi családja a morfológiai (Burger & Michalik 2010) tanulmányoknak megfelelő: A fojtópókok és az apópókok (Dysderidae-Oonopidae) alkotják a legbelső csoportot, amihez az Orsolobidae majd a Segestriidae kapcsolódik. Az analízisünk érdekessége a 2012ben felfedezett Trogloraptoridae család vizsgálata is. Az első analízis a Caponiidae családdal együtt a Dysderoidea testvércsoportjának határozta, míg a második analízis a Scytodiidae-vel sorolta be (igaz rendkívül gyenge alátámasztással).



A kapott törzsfa egyszerűsített a monofiletikus faunákat végfaként ábrázoló mutatja, hogy a kiinduló két forgatókönyv mindegyikét el kell vetni.

Az Orsolobidae család feltehetőleg Ausztráliában alakult ki, egy jól elkülönülő keleti csoporttal. A geográfiai közelség ellenére a szétterjedés Új-Zéland esetében nem játszott szerepet, és a teljes Oligocén elárasztást feltételező megfulladt Új-Zéland állatföldrajzi hipotézis el kell vetni. Az óriás gnómpók

semmilyen repítőkészülékkel nem rendelkeznek, és a teljes elárasztást semmilyenképpen nem élhették volna túl. A magasabb hegyek csúcsaiba, mint refúgiumokba visszahúzódó génuszszintű diverzifikáció azonban pont arra a 20-30 millió évvel ezelőtti vízborításra és elárasztásra esik.

### Eredmények publikációja

A kutatás alatt hatalmas mennyiségű morfológiai és genetikai adatot generáltam, aminek a feldolgozása még évekig meghatározza a kutatási portfóliómat.

A kutatást két közölt publikációval és egy elfogadott kézirattal zártam, melyek összesített impakt faktora 9.885. A *Journal of Biogeography* kézirat átdolgozást igényel, ez még folyamatban van

Ezek:

**Szűts, T.,** Zalai, B., Villepoux, O., Buchholz, S., Eichardt, J., Zhukovets, E., Oger P & Szinetár Cs (2017) On the identity of the Palearctic species of the spider genus *Trebacosa* (Araneae: Lycosidae). *Zootaxa*. **4216 (4):** 384-394 IF: 0.906



Ward C. Wheeler, Jonathan A. Coddington, Louise M. Crowley, Dimitar Dimitrov, Pablo Goloboff, Charles E. Griswold, Gustavo Hormiga, Lorenzo Prendini, Martín J. Ramírez, Petra Sierwald, Lina Almeida-Silva, Fernando Álvarez-Padilla, Miquel Arnedo, Ligia R. Benavides Silva, Suresh Benjamin, Jason E. Bond, Cristian J. Grismado, Emile Hasan, Marshal Hedin, Matías Izquierdo, Facundo M. Labarque, Joel Ledford, Lara Lopardo, Wayne Maddison, Jeremy Miller, Luis N. Piacentini, Norman Platnick, Daniele Polotow, Diana Silva-Dávila, Nikolaj Scharff, **Tamas Szűts**, Darrell Ubick, Cor Vink, Hannah M. Wood, and Junxia Zhang. (**in press**) The spider tree of life: Phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. *Cladistics*. DOI: 10.1111/cla.12182 Impakt Faktor 4.952

Natalia Chousou-Polydouri, Tamás Szűts, Anthea Carmichael, Alma Saucedo, Rosemary Gillespie and Charles Griswold Giant Goblins above the waves at the southern end of the world: the biogeography of the spider family Orsolobidae (Araneae, Dysderoidea). *Journal of Biogeography*  
**Accepted: Reference Number: JBI-16-0478** Impakt faktor: 3.997

## Idézett szakirodalom

- Bidegaray-Batista, L. & Arnedo, M.A. (2011) Gone with the plate: the opening of the Western Mediterranean basin drove the diversification of ground-dweller spiders. *BMC Evolutionary Biology*, **11(1)**, 317.
- Blakey, R. C (2008) Gondwana paleogeography from assembly to breakup—A 500 m.y. odyssey. *Geological Society of America Special Papers*, **441**, 1–28.
- Bond, J.E., Hendrixson, B.E., Hamilton, C.A., Hedin, M., 2012. A reconsideration of the classification of the spider infraorder Mygalomorphae (Arachnida: Araneae) based on three nuclear genes and morphology. *PLoS ONE* 7, e38753.
- Burger, M., & Michalik, P. (2010). The male genital system of goblin spiders: evidence for the monophyly of Oonopidae (Arachnida: Araneae). *American Museum Novitates*, 1-13.
- Campbell, H. & Landis, C. (2003) New Zealand awash. *New Zealand Geographic*, 6–7.
- Cook, L. G & Crisp, M.D. (2005) Not so ancient: the extant crown group of *Nothofagus* represents a post-Gondwanan radiation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272.1580**, 2535–2544.
- Drummond, A. J., Suchard, M. A., Xie, D., & Rambaut, A. (2012) Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, **29(8)**, 1969–73.
- Drummond, A.J. & A Rambaut, A. (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC evolutionary biology*, **7(1)**, 214.
- Dunlop, J. A., Penney, D. & Jekel, D. (2016) A summary list of fossil spiders and their relatives. In *World Spider Catalog*. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, version 16.5, accessed on April 19, 2016
- Fernández, R., Hormiga, G., & Giribet, G. (2014). Phylogenomic analysis of spiders reveals nonmonophyly of orb weavers. *Current Biology*, *24(15)*, 1772-1777.
- Forster, R. R. & Platnick, N.I. (1985) A review of the austral spider family Orsolobidae (Arachnida, Araneae), with notes on the superfamily Dysderoidea. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **181**, 1–230.

- Garrison, N. L., Rodriguez, J., Agnarsson, I., Coddington, J. A., Griswold, C. E., Hamilton, C. A., ... & Bond, J. E. (2016). Spider phylogenomics: untangling the Spider Tree of Life. *PeerJ*, *4*, e1719.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y. W., & Guindon, S. (2012) Partitionfinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, *29*(6), 1695–701.
- Lanfear, R., Calcott, B., Kainer, D., Mayer, C., & Stamatakis, A. (2014) Selecting optimal partitioning schemes for phylogenomic datasets. *BMC evolutionary biology*, *14*(1), 1.
- Nylander, J. A., Wilgenbusch, J. C., Warren, D. L., & Swofford, D. L. (2008) AWTY (are we there yet?): a system for graphical exploration of MCMC convergence in Bayesian phylogenetics. *Bioinformatics*, *24*(4), 581-583.
- Platnick, N. I., & Nelson, G. (1978) A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Biology*, *27*(1), 1-16.
- Queiroz, A. de (2005) The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in ecology & evolution*, *20*(2), 68–73.
- Raxworthy, C. J., Forstner, M. R. J. & Nussbaum, R. A. (2002) Chameleon radiation by oceanic dispersal. *Nature*, **415.6873**, 784–787.
- Renner, S. S. (2004) Multiple Miocene Melastomataceae dispersal between Madagascar, Africa and India. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *359*(1450), 1485-1494.
- Rosen, D. E. (1978) Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Biology*, *27*(2), 159-188.
- Sanmartin, I. & Ronquist, F. (2004) Southern Hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Systematic Biology*, *53*(2), 216-243.
- Upchurch, P. (2008) Gondwanan break-up: legacies of a lost world? *Trends in ecology & evolution*, *23*(4), 229–36.
- Ward C. Wheeler, Jonathan A. Coddington, Louise M. Crowley, Dimitar Dimitrov, Pablo Goloboff, Charles E. Griswold, Gustavo Hormiga, Lorenzo Prendini, Martín J. Ramírez, Petra

Sierwald, Lina Almeida-Silva, Fernando Álvarez-Padilla, Miquel Arnedo, Ligia R. Benavides Silva, Suresh Benjamin, Jason E. Bond, Cristian J. Grismado, Emile Hasan, Marshal Hedin, Matías Izquierdo, Facundo M. Labarque, Joel Ledford, Lara Lopardo, Wayne Maddison, Jeremy Miller, Luis N. Piacentini, Norman Platnick, Daniele Polotow, Diana Silva-Dávila, Nikolaj Scharff, **Tamas Szűts**, Darrell Ubick, Cor Vink, Hannah M. Wood, and Junxia Zhang. (**in press**) The spider tree of life: Phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. *Cladistics*. DOI: 10.1111/cla.12182

Waters, J. & Craw, D. (2006) Goodbye Gondwana? New Zealand biogeography, geology, and the problem of circularity. *Systematic Biology*, **55**(2), 351– 356.