

Debreceni Egyetem

Természettudományi és Technológiai Kar

Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék



VerteBrainData: Több mint 6000 gerinces faj átfogó agyméret- adatbázisa és annak használata

Készítette: Mándi Mihály Gábor

Témavezető: Dr. Vági Balázs

Konzulensek: Prof. Hans Hofmann

Prof. Székely Tamás

Debrecen

2023

TARTALOMJEGYZÉK

Bevezetés	3
Célkitűzés	3
Irodalmi áttekintés	4
Az agy vizsgálata	4
Anyag és módszertan	6
Adatgyűjtés	6
Adatfelvétel és számítások	7
Taxonómia és filogenetika	9
Statisztikai elemzés	9
Vizualizálás	10
Eredmények	11
Vertebraindata	11
Halak (<i>Pisces</i>)	15
Hüllők (<i>Reptilia</i>)	15
Madarak (<i>Aves</i>)	16
Emlősök (<i>Mammalia</i>)	16
Az adatbázis egy lehetséges alkalmazása: az agyméret és a gondozási komplexitás kapcsolata	17
Gerincesekben (<i>Vertebrata</i>)	17
Madarak (<i>Aves</i>)	19
Emlősök (<i>Mammalia</i>)	21
Diskusszió és Konklúzió	22
Irodalomjegyzék	22

BEVEZETÉS

Az agy mérete a gerinceseknél igen változatos tulajdonság, és a növekedés evolúciós tendenciáját gyakran összefüggésbe hozzák e csoport sikerével, amely a madarakban és az emlősökben csúcsosodott ki. Az agyméret eloszlása és változatossága az egyes gerinces osztályokra jellemző, és ez a változatosság többféle tulajdonsággal hozható összefüggésbe, az energetikai korlátoktól a kognitív képességekig. E kapcsolatok tanulmányozása fontos kutatási irányokat nyit meg az evolúcióbiológiában. Fontossága ellenére a szakirodalomban az agyméretre vonatkozó átfogó adatok szétszórta, és gyakran különböző mértékegységeket használnak. Itt a gerinces fajok egy példátlanul nagy mintáján gyűjtöttem agyméret-adatokat, amelyek lefedik az összes fontosabb kládot. Nyers adatokat közlünk minden lehetséges mértékegységben, valamint származtatott adatokat a különböző mérések közötti átváltások felhasználásával. Az adatállományomnak a „VerteBrainData” nevet adtam, amely az agyméret több változójára, például tömegére, térfogatára, hosszára, valamint az agyrészek méretére vonatkozó adatokat tartalmaz összesen 1440 hal, 238 kételtű, 239 hüllő, 2565 madár és 1962 emlős fajra vonatkozóan. Ez az adatkészlet, amelyet a jövőben rendszeresen frissíteni fogunk, például az agyrészek méretére vonatkozó adatokkal, megkönnyíti az agyméret evolúciójának és egyéb tényezőkkel összefüggéseinek összehasonlító vizsgálatát.

CÉLKITŰZÉS

Célom az volt, hogy gerincesek agyméretéhez információt szerezzünk lehetőleg a legnagyobb mennyiségben (lehetőleg több mértékegységgel), majd ezen adatokat áttekintve és átszámolva összeállítsak egy olyan adattáblát, amely konzisztensen tartalmaz adatokat minden csoportra és fajra, több mértékegységben. Elsődleges célja a táblának, hogy segítse a kutatókat az agy vizsgálatában, mint egyes fajokra vonatkozóan, mint komparatív módon több fajra vonatkozóan.

Az adattábla felhasználási lehetőségére felhozok egy példát „Van-e kapcsolata az agy méretének az utódok gondozásához a gerinces állatvilágban?” Ebben a projektben filogenetikai komparatív algoritmusokkal vizsgáltam az utódgondozás különböző formái és az agyméret kapcsolatát.

A vizsgálatok megalapozásához szükséges az eddigi kutatásokat összefoglalni. A következőkben az általam feldolgozott kutatásokból szerzett információinkat szeretném kontextusba helyezni.

AZ AGY VIZSGÁLATA

Az agy méretének és alakjának figyelemre méltó változatosságát a gerinceseknél már régóta tanulmányozták¹⁻⁵. Korábban allometrikus összefüggéseket figyeltek meg az agyméret és a testméret között⁶⁻¹⁷, később ezeket a mintázatokat fiziológiai skálázási törvényekkel¹⁸⁻²³ magyarázták. Számos hipotézist javasoltak a kládok közötti eltérő skálázási együttthatók, valamint az allometriától való eltérések magyarázatára, mint például az ökológiai tényezők (beleértve az érzékszervi specializációt, táplálkozást), élettörténeti jellemzők, szociális viselkedés vagy ezek kombinációjának szerepét^{20,23-25}. Ezenkívül heves viták folynak arról, hogy az agyak vagy az agyak funkcionálisan elkülönülő részei az alkalmazkodás vagy a fejlődési kényszer miatt változnak-e^{26,27}. E tanulmányok egyre gyakrabban használtak többváltozós statisztikai modelleket filogenetikai összehasonlító keretben, hogy azonosítsák az agyméret változásának legerősebb meghatározó tényezőit, miközben figyelembe vették az elemzésben szereplő fajok evolúciós történetét²³. Az elmúlt 50 év során tett erőfeszítések ellenére azonban az agyméret evolúciós variációjának okait és következményeit nem sikerült átfogóan megérteni^{28,29}. E változatosság okait gyakran vizsgálják. Az allometrikus összefüggések, mint például a különböző fajoknál bekövetkező változások, az agyak miniatürizálódása vagy az alapvető agy-test allometriák szinte minden kutatásban megjelennek. Más tanulmányok azt mutatják, hogy az agyban lévő neuronok száma, a lateralizált válaszok féltekei aszimmetriája, a féltekei aszimmetriák kapcsolatai is összefüggnek az agymérettel egyes emlősfajoknál³⁰. Egyes tanulmányok az egyes agyi régiók abszolút és relatív méretének evolúciójára összpontosítanak^{31,32}. Az egyes agyi régiókra összpontosító tanulmányok a kutatók szándékaitól függően az adatokra és azok mérésére² vagy a madaraknál az agytípusok tanulmányozására összpontosítanak³³.

Az evolúciós háttér^{13,21,34-37}, valamint az agy méretével és szerkezetével együttfejlődő más tulajdonságok valószínűleg az agyméret evolúciójának okaként vagy következményeként tekinthetők^{23,38-42}. Az agyméretet az anyagcserével⁴³ és a környezeti hőmérséklettel^{38,44} összefüggésben vizsgálták, összefüggéseket mutatva ki a későbbi életszakaszokban történő fejlődésével és az energiafelvétellel. A relatív agyméret jól ismert evolúciós tendenciája a növekedés. Az agyszövet anyagcseréjével kapcsolatos tanulmányok arra mutatnak, hogy az agyszövet növekedése és fenntartása miatt költséges energetikailag szövettípus, ezért olyan evolúciós előnyökkel kell rendelkeznie, amelyek felülmúlják jelentős költségeit⁴⁵⁻⁴⁸. Számos olyan tulajdonság van, amely hatékonyan befolyásolhatja az agy növekedését az élet első

szakaszában, a környezeti tényezőktől⁴⁹ a szülők által nyújtott gondoskodásig^{23,50}. A madarak és az emlősök encephalizációja (az agy gyors növekedése kisebb evolúciós időszak alatt, például madaraknál és emlősöknél) összefügg ezekkel a tulajdonságokkal és az anyagcsere lehetséges hatásaival az agy evolúciós fejlődésére⁶.

A legtöbb tanulmány viszonylag kis, egy adott rendszertani csoportot lefedő adathalmazra támaszkodik, amelyek gyakran eltérő eredményeket adnak a mintavételi torzítás, a kiugró értékek torzító hatása stb. miatt. A legtöbb korábbi tanulmány az agy allometriájára, valamint az agyméret és a testméret közötti összefüggésekre összpontosított egy vagy több gerinces csoportban⁵¹⁻⁵³. Az agyméretre vonatkozó kisebb adatsorok a nagyobb adatsorokhoz képest eltérő eredményeket mutathatnak⁵⁴, mivel a kiugró értékek nagyobb torzítást okoznak, és a változók nagyobb szórása miatt. Ezért a nagyobb adathalmazok használata megbízhatóbb eredményeket adhat, mint a kisebb adathalmazoké. Az általam használt adatkészletek többsége például főként a gerincesek gyakori fajaira és kis mennyiségben ritka fajokra összpontosított. A nehezen beszerezhető vagy nagyobb kihívást jelentő fajok gyakran hiányoznak a meglévő elemzésekből, pedig ezek a fajok diverzitást adhatnak a mintának, és csökkenthetik a mintavételi torzítást. Ezek az adatkészletek azonban ritkán tartalmazzak információt a nehezebben tanulmányozható fajokról, ami a kutatók elkötelezettségét igényli az új mérések elvégzéséhez. Nagyon kevés átfogó agyméret-adatbázis állítottak össze⁶, pedig ezek az adatok kulcsfontosságúak az agyméret változásának átfogó evolúciós elemzéséhez. A rendelkezésre álló publikációk többsége régebbi tanulmányok adatait használja, amelyeket több mint 30 évvel ezelőtt mértek, ezért az agyméret lehetséges változásai miatt új méréseket kell végezni, például a mérések elavultsága miatt. A taxon alapú adatbázisok^{13,23,53,55,56} egyre több faj ökológiájára, élettörténetére és viselkedésére vonatkozó információkat tartalmazzak, olyan információkat, amelyek felhasználhatók az agyméret változásainak megértéséhez, amint nagyméretű agyméret-adatbázisok is rendelkezésre állnak.

Dolgozatomban bemutatom a VerteBrainData adatbázist, amely 6444 gerinces faj (és néhány alfaj) agyméret-adatait tartalmazza, beleértve 1440 halat, 238 kétélűt, 239 hüllőt, 2565 madarat és 1962 emlősfajt és néhány alfajt összesen, 123 kihalt fajjal együtt, a csoportok többségéből, így a végső fajszám 6444 (az eddig közzétett második legnagyobb adatállomány 4587 fajt tartalmaz⁶). Az adatbázis 189 gerinces rendet és 795 családot tartalmaz. Adatbázisom emellett több adatot tartalmaz az agyméretekre vonatkozóan több mértékegységben, valamint a testméretekre vonatkozóan két mértékegységben megadott adatokat. Az agyméret mellett a VerteBrainData az egyes agyi régiókra vonatkozó adatokat és több érintett faj tudományos nevének szinonimáit is tartalmazza, hogy segítse a rendszertani azonosítást.

A VerteBrainData és későbbi frissítései célja, hogy jelentősen hozzájáruljon az evolúciós kutatáshoz az összehasonlító biológia, az evolúciós ökológia és az etológia területén világszerte. Az agymérettel kapcsolatos kutatások hosszú ideje folynak, mind a testmérettel való allometriára⁶⁻¹⁷, mind pedig az etológiai és fiziológiai tulajdonságokkal való kapcsolataira¹⁸⁻²³ összpontosítva. A korábbi tanulmányok azonban a legtöbb gerinces osztályban az átfogó eredményekhez szűkebb körű adatokat használtak. Bár az agyméret és más tulajdonságok összefüggéseit gyakran tanulmányozzák, néhány mechanizmus még mindig kevésbé ismert, például az, hogy a viselkedési tulajdonságok hogyan befolyásolják az agyméret

alakulását és fordítva. A pontosabb adatok jobb filogenetikai lefedettséggel elősegíthetik a jobb megértést azáltal, hogy a fajok szélesebb körét nyitják meg a tanulmányozásra, és valamilyen tulajdonságra reflektálnak. A legújabb munkák azt sugallják, hogy etológiai, szociális és fiziológiai tulajdonságok mozgatják a nagyobb agyméret evolúcióját^{23,50}. Emellett számos tanulmány foglalkozik az agyméret más érintett tulajdonságokra gyakorolt lehetséges hatásaival, például a szocialitással, a testmozgási képességgel és a problémamegoldó képességgel való lehetséges összefüggésekkel^{20,24,25}. Ezért adatbázisom hasznos lehet az agyméret evolúciójának összehasonlító vizsgálatához, az élettani és etológiai jellemzőkkel való összefüggésekhez, vagy a gerincesek egyes osztályai közötti különbségek értékeléséhez. Az ökológiai, élettörténeti és viselkedési adatok integrálásával az agyméret evolúciója mélyebben tanulmányozható. Ezen túlmenően adatbázisunk segítségével a gerincesek agya mélyebb értelemben tanulmányozható, a térfogatára, sűrűségére és régióira vonatkozó rendelkezésre álló adatokkal, új lehetséges kapcsolatokat találva közöttük. Arra számítunk, hogy ezek a vizsgálatok jelentősen segítenek majd megérteni az agy evolúcióját, valamint a madarak és emlősök encephalizációjának okait.

ANYAG ÉS MÓDSZERTAN

A következőkben fogom tárgyalni a kutatás során felhasznált adatok gyűjtését, használatát és a végleges eredmények eléréséhez használt szoftvereket.

ADATGYŰJTÉS

A gerincesek agyméretére vonatkozó adatokat korábbi tanulmányokra támaszkodva és a meglévő adatgyűjtemények integrálásával gyűjtöttem össze. Kezdetben jóval szűkebb filogenetikai kerettel indultam: 238 kétéltűfajról gyűjtöttem össze szinte az összes adatot a rendelkezésre álló forrásokból (75 publikáció, amelyek az adatkészlet hivatkozási táblázatában szerepelnek). Azon fajok esetében, amelyeknél egynél több érték származott több publikációból, átlagokat számítottam. Az adatbázist több, különböző egységekben mért agyméretváltozóval egészítettük ki, például agytömeg milligrammban és grammban, agytérfogat köbmilliméterben és milliliterben, agyhossz milliméterben, agytérfogat köbmilliméterben és milliliterben.

Ezután kiegészítettem a legtöbb más gerinces osztályra vonatkozó adatokat, mivel rövid idő alatt sikerült nagy mennyiségű adatot szereznem a kétéltűekről. Ezekben a csoportokban szintén korábbi publikációkat használtam fel fő adatforrásként. Fő forrásaim a Google Scholar (<https://scholar.google.com>) és a Web of Science (<https://www.webofscience.com>) voltak. A keresési kifejezésekben a taxonneveket (osztály, rend, család, faj) a következő kulcsszavak közül egy vagy több szóval kombináltam: agyméret,

agytömeg, agytérfogat, agyhossz, egyes agyi régiók mérete, testtömeg, relatív agyméret, relatív agytömeg vagy szervméret. Miután elolvastam az egyes cikkek címét és absztraktját, igyekeztem olyan adatokat találni bennük, amelyeket fel tudunk használni az adatbázisunkban. A legtöbb esetben igyekeztem megtalálni az összes olyan cikket, amelyben tényleges adatokat említene. Néhány esetben a ResearchGate (<https://www.researchgate.net>) segítségével kerestem meg egyes kutatók több cikkét, akiknek több cikkük is van a témában. A halfajok esetében fő forrásként a FishBase⁵⁶ (<https://fishbase.se/>) adatbázist használtuk.

Az egyes agyi régiókra vonatkozó információk szinte minden gerinces osztályban szerepeltek az adatkészletben, egyes esetekben több mértékegységben (lásd a **2. Táblázatban**). Ezek az agyi régiók a kisagy grammban és köbmilliméterben, a szaglógumók grammban és köbmilliméterben, a szaglóiideg köbmilliméterben, az agytörzs (medulla oblongata) grammban és köbmilliméterben, a telencephalis félteke grammban, a nidopallium köbmilliméterben, a mesopallium köbmilliméterben, a paleo-, skizo- és neokortex köbmilliméterben, az amygdala köbmilliméterben, a mezencephalon grammban és köbmilliméterben. Más agyrészek, mint a diencephalon és a telencephalon is megtalálhatóak az adatbázisban grammban és köbmilliméterben, és a részeik is meg vannak említve, ezek a részek a diencephalon esetében az epithalamus, a thalamus, a hypothalamus, a subthalamus, a pallidum, a nucleus subthalamicus, a capsula interna és a opticus tectum köbmilliméterben. A telencephalon esetében ezek a lobus piriformis, a septum, a striatum és a hippocampus köbmilliméterben. Minden faj esetében adatokat gyűjtöttem a testtömegre és néhány esetben még a lineáris testméretre vonatkozóan is (testtömeg grammban, testméret mm-ben a kisebb fajok esetében). A felhasznált cikkek végső száma több mint 150, amelyek valamilyen információt tartalmaznak az agyméretre vonatkozóan. Több forrás esetén az egyes értékek átlagát számoltam ki.

ADATFELVÉTEL ÉS SZÁMÍTÁSOK

Az adatokat minden forrásból manuálisan vontam ki. Azonban csak azokat a forrásokat használtam fel, amelyek felnőtt egyedekre vonatkozó adatokkal rendelkeztek. A hiányzó lényeges adatok esetében a hiányosságokat különböző módszerekkel pótoltuk, például más forrásokban való kereséssel és az eredeti adatokból történő számításokkal.

Az adatbázis összeállítása során több számítást végeztem, mivel a különböző forrásokban egy-egy mérésnek több értéke is volt. Itt mindig az egy fajra vonatkozó összes rendelkezésre álló adat számtani átlagát számoltam ki. Például vannak olyan kételtűfajok, amelyeknél 12-nél több forrásunk van; itt ezeknek az értékeknek az átlagát számoltam, de a duplikált értékek esetében (amikor az egyik forrás egy másik korábbi forrás adatait vette át) ezeket az értékeket egyszer vettem számításba. Az adatkészlet az agy tömegére és térfogatára vonatkozó tartományértékek sorait tartalmazza, ezek a sorok a számításokhoz használt eredeti adatok tartományát mutatják. Ezekkel a számításokkal a legtöbb fajunk esetében a legtöbb agyméretre átlagértéket kapunk.

A legtöbb esetben, ahol a testtömeg adatokat az agytömeg adatokkal együtt adták meg, az átlagos testtömeget is megbecsültem, és ezen átlagos adatok felhasználásával kiszámítottam a vizsgálatra vonatkozó relatív agytömeget. Néhány számítást az ábrákon szereplő szám adatok felhasználásával is elvégeztünk, mivel nem állt rendelkezésre számszerű adatszolgáltatás. Itt az ábrán megadott méretek alapján a WebPlot Digitizer segítségével egy hozzávetőleges agyméretet mértem.

Néhány adat (pl. néhány esetben az agy tömege/térfogata) szinte minden csoportban hiányzott. Az agytérfogatra vonatkozó hiányosságok pótlására a csoportonként kiszámított agysűrűségekből (agyttömeg/agytérfogat) becsültem meg a hozzávetőleges értékeket. Az agy sűrűségét felhasználva ki tudtam számítani az agytömeget vagy az agytérfogatot, ha ezek közül bármelyik rendelkezésre állt. Az agysűrűség megbízható mérés ahhoz, hogy a számításokból pontos eredményeket kapjunk⁵⁷. A sűrűségeket olyan fajok alapján számoltuk ki, amelyeknek mind az agytömegre, mind az agytérfogatra vonatkozó adatai rendelkezésre álltak. Ezeket a számításokat az agytömeg és az agytérfogat átlagértékeivel végeztük, amelyek több forrásból származtak. Ez azt jelenti, hogy az eredmények nem egy egyedre, hanem egy fajra vonatkozó átlagértékre vonatkoznak. Kládspecifikus sűrűségeket számoltam ki, az egyes csoportok agysűrűségeinek (agyttömeg/agytérfogat) átlagaiból, például a kételtűeknél két külön értéket számoltam, az Anura és a Caudata rendekre. A rendekre átlagértéket számoltam, az Anura rend esetében az átlagos agysűrűség $0,002234 \text{ g/mm}^3$ volt, míg a Caudata rend esetében az átlagos agysűrűség $0,001396 \text{ g/mm}^3$ volt. Ezen számok segítségével kiszámítható az agytérfogat és az agytömeg a hiányzó adatokkal rendelkező fajok esetében (lásd az [1. Táblázatban](#)). Csak azoknál a csoportoknál számoltam ki az agysűrűséget, ahol legalább 15 fajra vonatkozóan rendelkeztem tömeg- és térfogatadatokkal is (lásd a [3. Táblázatban](#)). A kételtűeken kívül az egyetlen klád, amely megfelelt ennek a követelménynek, néhány madárrend volt. Itt többszörös sűrűségértékeket számoltam, a rendek és sűrűségeik a következők: Accipitriformes $0,000975 \text{ g/mm}^3$, Charadriiformes $0,000987 \text{ g/mm}^3$, Columbiformes $0,001013 \text{ g/mm}^3$, Passeriformes $0,001038 \text{ g/mm}^3$, Pelecaniformes $0,000961 \text{ g/mm}^3$, Piciformes $0,00097888 \text{ g/mm}^3$, Psittaciformes $0,000937 \text{ g/mm}^3$, Procellariiformes $0,000964 \text{ g/mm}^3$ és Strigiformes $0,000959 \text{ g/mm}^3$. Itt több mint 1000 faj esetében számoltam térfogatot vagy tömeget. Néhány kisebb mintaszámú csoport esetében az agyméreteket a fent említett értékekből számítottam ki a teljes osztályra vonatkozó átlagértékkel, a sűrűség értéke $0,000979 \text{ g/mm}^3$ volt. Csak azoknál a fajoknál mutatjuk be a számított értékeket, ahol az eredeti forrásokban nem álltak rendelkezésre értékek.

Kiszámítottam az egyes agyrészek méretét is az adathalmazban szereplő madarak esetében, a forrásunkban megadott arányos értékek alapján³³. Itt az arányokat és a saját adatainkat használtam fel az egyes rendelkezésre álló agyrészek térfogatának kiszámításához. Mivel az arányokat az agyrészek méretének a teljes aggyal való osztásából számoltuk ki, ki tudtuk számítani a mintáink potenciális méretét. Ezeket a számításokat 54 faj esetében végeztem el (lásd az [1. Táblázatban](#)).

TAXONÓMIA ÉS FILOGENETIKA

Az adatbázisomban az eredeti cikkekben és adatbázisokban megadott tudományos neveket használtam. A részletesebb taxonómia érdekében megkerestem az egyes fajok taxonómiai besorolását (osztály, rend, család). Néhány esetben a cikkek magasabb rendszertani besorolást is tartalmaztak, de a legtöbb esetben manuálisan kerestem meg ezt az információt. Ezek esetében az NCBI taxonómiát (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/taxonomy>) használtam a faj azonosítására, vagy a faj ténylegesen használt tudományos nevét kerestem (ezekben az esetekben a szinonim nevet (neveket) külön oszlopban, a "Synonyms" (szinonimák) elnevezésben tüntettem fel). A kételtűek esetében az AmphibiaWeb⁵⁵ (<http://amphibiaweb.org>) által biztosított osztályozást is felhasználtam a fajok szinonimáinak megtalálására. Azokat a fajokat, amelyeknél már rendelkeztem az eredeti cikkek taxonómiájával, szintén kétszer ellenőriztem, hogy frissített osztályozást kapjunk.

A filogenetikai kontrollal végzett elemzésekhez a TimeTree⁵⁸ átfogó gerinces filogenetikai fáját használtam, amely az adatbázisomban szereplő fajok többségét tartalmazta.

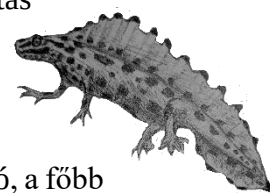
STATISZTIKAI ELEMZÉS

Adataimat többféle statisztikai módszerrel elemeztem (lásd az 1-2. Ábrát). Az adatokat lineáris regressziós modellek segítségével elemeztem, többnyire a testtömeget az agytömeggel szemben, mindkét értéket logaritmus-transzformálva. A legtöbb osztályban és rendben több elemzést is végeztem a relatív agytömegre vonatkozóan (lásd az 2. Ábrát). A statisztikai elemzéseket alapvető lineáris regressziós modellekkel, ANOVA-modellekkel és PGLS-modellekkel (Phylogenetic Generalized Least Squares) végeztem. Az egyes csoportokra vonatkozóan néhány alapvető korrelációs elemzést és vizualizációt végeztem. Tanulmányom nagy része az egyes csoportokban az agymérettel való filogenetikai kapcsolatokra irányult; itt filogenetikusan ellenőrzött korrelációs modelleket használtunk (lásd a 4. Táblázatban), valamint olyan ábrákat is készítettünk, amelyek filogenetikai fákat tartalmaznak, az ágakon ábrázolt relatív agymérettel (agytömeg/testtömeg többnyire). A hangsúlyt az agytömegre helyeztük, mivel ez az érték tartalmazza a legtöbb adatot az adathalmazban, de ahol lehetséges volt, a térfogattal és a hosszal való korrelációkat is elemeztük.

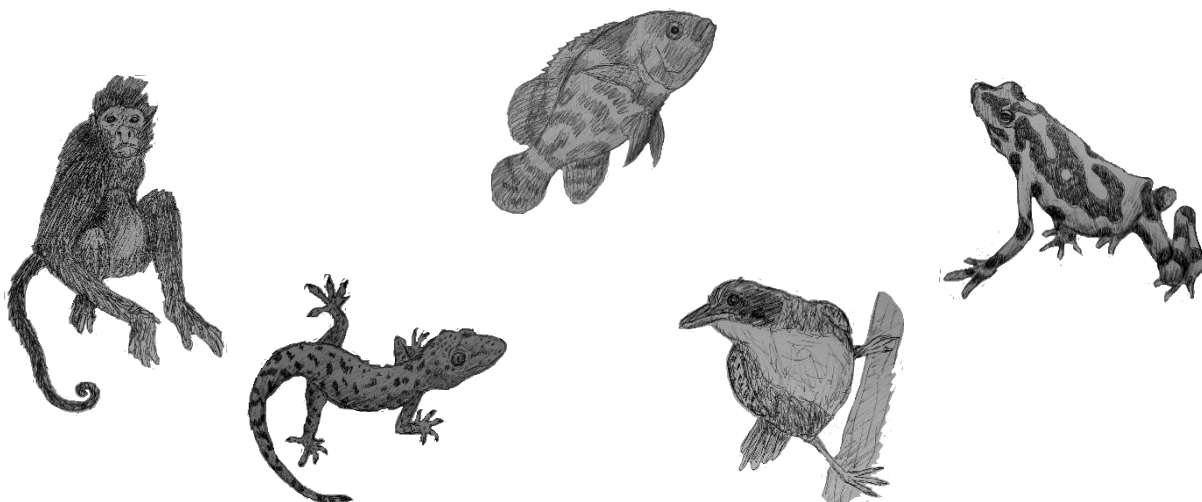
VIZUALIZÁLÁS

A grafikai ábrázolásához az R Studio-ban (4.2.1-es verzió) rendelkezésre álló csomagokat használtam. A felhasznált dobozábrák (boxplot) és hegedűábrák (violinplot) az R ggplot2⁶⁰ csomagjával lettek lefuttatva. A filogenetikai fák készítéséhez több csomag is fel volt használva.

Az eredményeknél bemutatott grafikonok készítésében még az R csomagokon kívül szerkesztő program is volt használva. Az ingyenes szoftver GIMP 2.10.32-es verziója, amely segítségével az illusztrált családfákat össze tudtam rakni. Utólagos szerkesztéssel még a fajok családokénti besorolását is el tudtam készíteni a könnyebb beazonosítás érdekében.



A másik GIMP-ben történt szerkesztés a képek nagy részén látható, a főbb rendszertani csoportokat egy-egy példafajjal illusztráló grafikák voltak, amelyeket a szabadidőmben rajzoltam meg, hogy ne kelljen mások képeit használnom. Ezeket a rajzokat lefotóztam és a szoftver szerkesztőjében körbe tudtam vágni, valamint javíthattam rajtuk. A képek segítségével könnyebben átláthatóak a grafikonok, és beazonosíthatók a körökben szereplő csoportok és elhelyezkedésük.



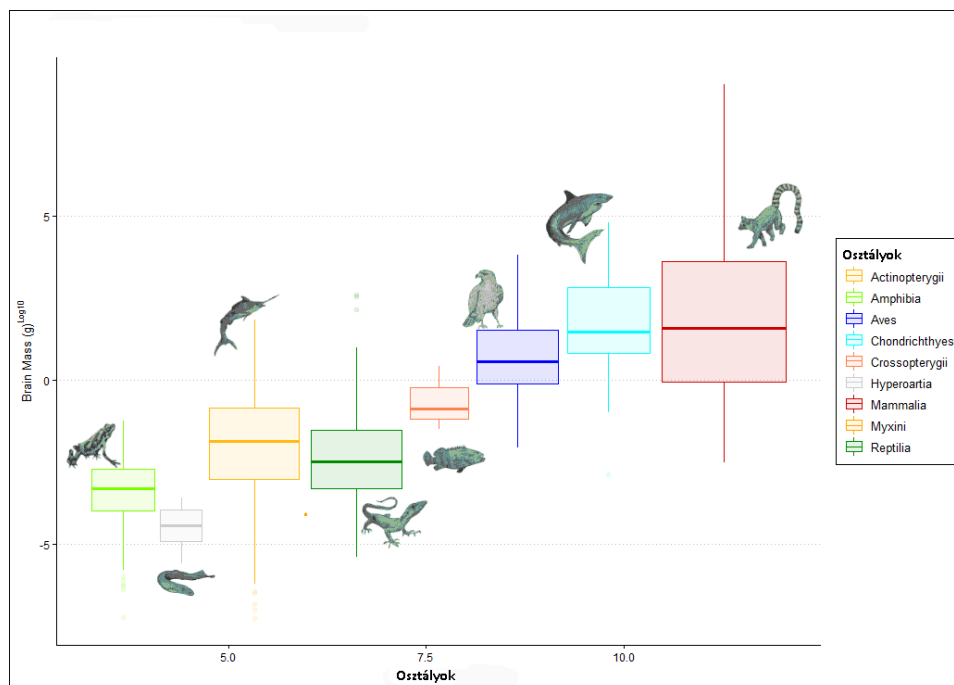
EREDMÉNYEK

A kutatás alatt nagyon sok és változatos eredményt kaptunk. Azonban az eredmények nagy száma miatt csak a jelentős és ehhez a témához releváns eredményeket szeretném bemutatni. A következő pontokban ezeket az eredményeket csoportonként lebontva láthatjuk.

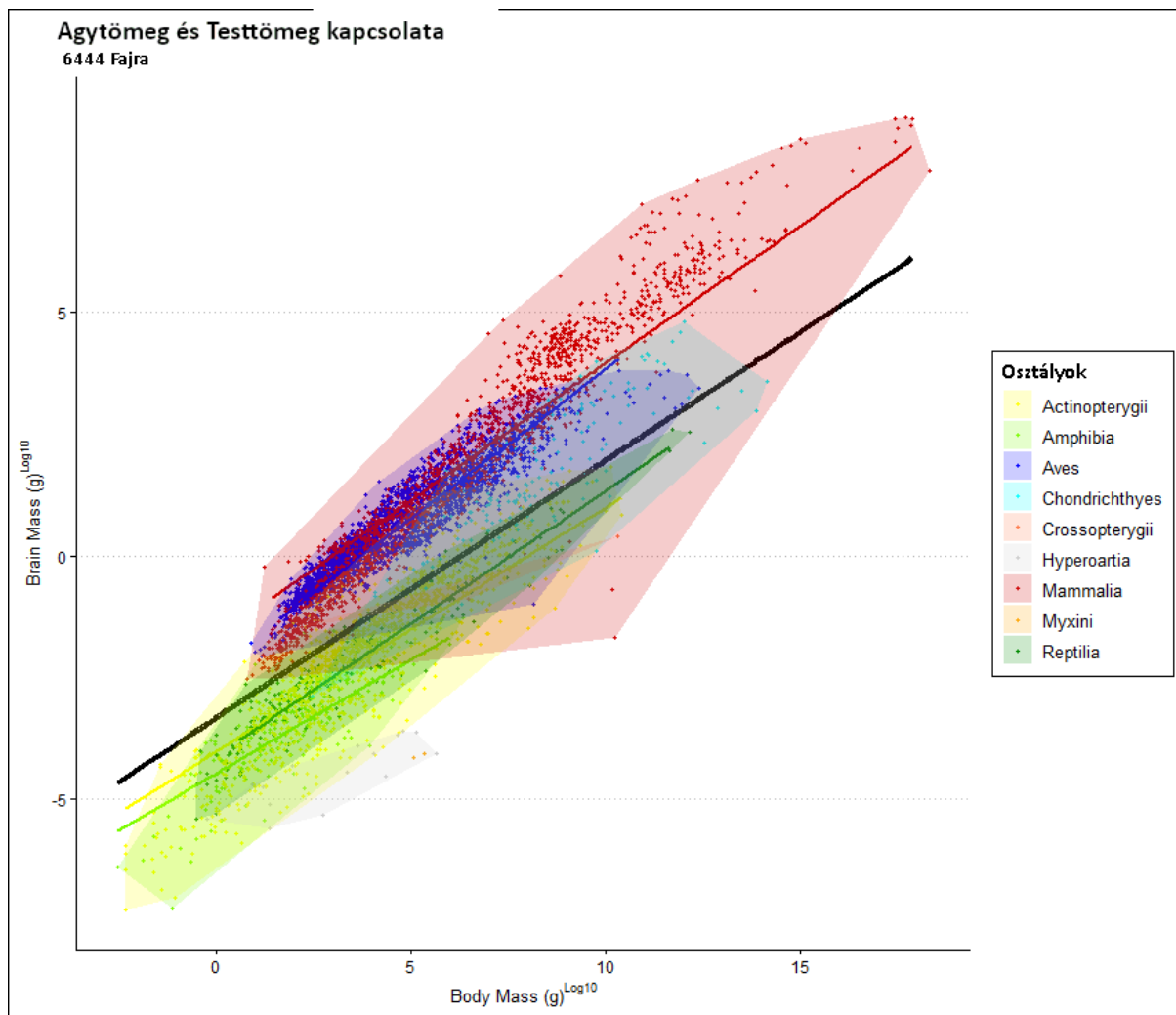
VERTEBRAINDATA

Osztályok	Fajok száma	Agytömeg	Agytérfogat	Agyhossz	Agyrégiók	Koponya térfogat	Sűrűség számítások
Cyclostomi	17	17	-	-	-	-	-
Crossopterygii	3	3	-	-	-	-	-
Chondrichthyes	148	148	-	-	-	-	-
Actinopterygii	1272	1272	-	-	-	-	-
Amphibians	238	225	225	20	20	12	172
Reptiles	239	202	20	1	5	41	-
Aves	2565	2460	2057	-	54	-	1331
Mammals	1962	1955	77	-	67	-	-

1. Tábla A VerteBrainData-adatbázisban szereplő fajok száma az egyes rendszertani osztályokban. A többi oszlopban az agy tömegére, térfogatára, hosszára, egyes agyi régiókra és az agytérfogatra vonatkozó információkkal rendelkező fajok száma szerepel. A sűrűségekben számított értékek száma is szerepel. A sűrűségszámítást többnyire arra használtuk, hogy olyan fajok esetében kapjunk agytömeg adatokat, amelyeknek volt térfogadatuk, de tömegadatuk nem (és fordítva).



1. Ábra. 6444 faj agytömege a gerincesek osztályaiban. Az eredeti ábra az R 4.1.2 statisztikai programozási környezetben készült (<https://cran.r-project.org>) a "ggplot2"⁶⁰ csomag használatával.



2. Ábra. Az agytömeg és a testtömeg közötti kapcsolat a gerincesek osztályaiban. A vonalak az adatsor filogenetikailag korrelált prediktált értékei, a logisztikus MPLE módszerrel, amely a logisztikus regresszió büntetett valószínűségét maximalizálja. A színes vonalak az egyes osztályok korrelációját mutatják, a fekete vonal az összes gerinces fajra vonatkozik. Az eredeti ábra az R 4.1.2 statisztikai programozási környezetben készült (<https://cran.r-project.org>) a "ggplot2"⁶⁰ és a "phylolm"⁶¹ csomag használatával.

Az agytömeg és testtömeg nagy mértékben összefügg egymással, csoportonként láthatjuk, hogy minden csoport pontjainak eloszlására szépen illeszthető egyenes. A csoportok egyeneseinek meredeksége különbözik, de átlagosan elmondható, hogy egy központi egyenesre felhelyezhető a gerinces adatok egésze. Az agy- és testméret közötti korrelációs együtthatók az alábbiak: Spearman= 0.8596695.

Osztályok	Pisces	Amphibians	Reptiles	Aves	Mammals
Fajok száma	1440	238	239	2565	1962
Agyrégiók	-	20	5	54	67
Olfactory bulbs (g)	-	10	5	-	-
Telencephalic hemispheres (g)	-	10	5	-	-
Diencephalon (g)	-	10	5	-	-
Mesencephalic tectum (g)	-	10	5	-	-
Cerebellum (g)	-	10	5	-	-
Brain stem (g)	-	10	5	-	-
Nidopallium (mm3)	-	-	-	54	-
Mesopallium (mm3)	-	-	-	54	-
Medulla oblongata (mm3)	-	-	-	53	10
Mesencephalon (mm3)	-	-	-	-	17
Diencephalon (mm3)	-	-	-	54	13
Epithalamus (mm3)	-	-	-	-	30
Thalamus (mm3)	-	-	-	-	8
Hypothalamus (mm3)	-	-	-	-	15
Subthalamus (mm3)	-	-	-	-	19
Telencephalon (mm3)	-	10	-	-	1
Olfactory bulbs (mm3)	-	10	-	-	40
Olfactory nerve (mm3)	-	10	-	-	54
Lobus piriformis (mm3)	-	-	-	-	8
Septum (mm3)	-	-	-	-	42
Striatum (mm3)	-	-	-	-	22
Schizocortex (mm3)	-	-	-	-	25
Hippocampus (mm3)	-	-	-	-	16
Neocortex (mm3)	-	-	-	-	11
Cerebellum (mm3)	-	10	-	11	55
Paleocortex (mm3)	-	-	-	-	8
Amygdala (mm3)	-	-	-	-	13
Pallidum (mm3)	-	-	-	-	18
Nucleus subthalamicus (mm3)	-	-	-	-	30
Capsula interna (mm3)	-	-	-	-	17
Optic tectum (mm3)	-	10	-	54	19

2. Tábla. Az egyes csoportok specifikus agyi régiói az egyes agyi régiók kategóriáiban információval rendelkező fajok számával.

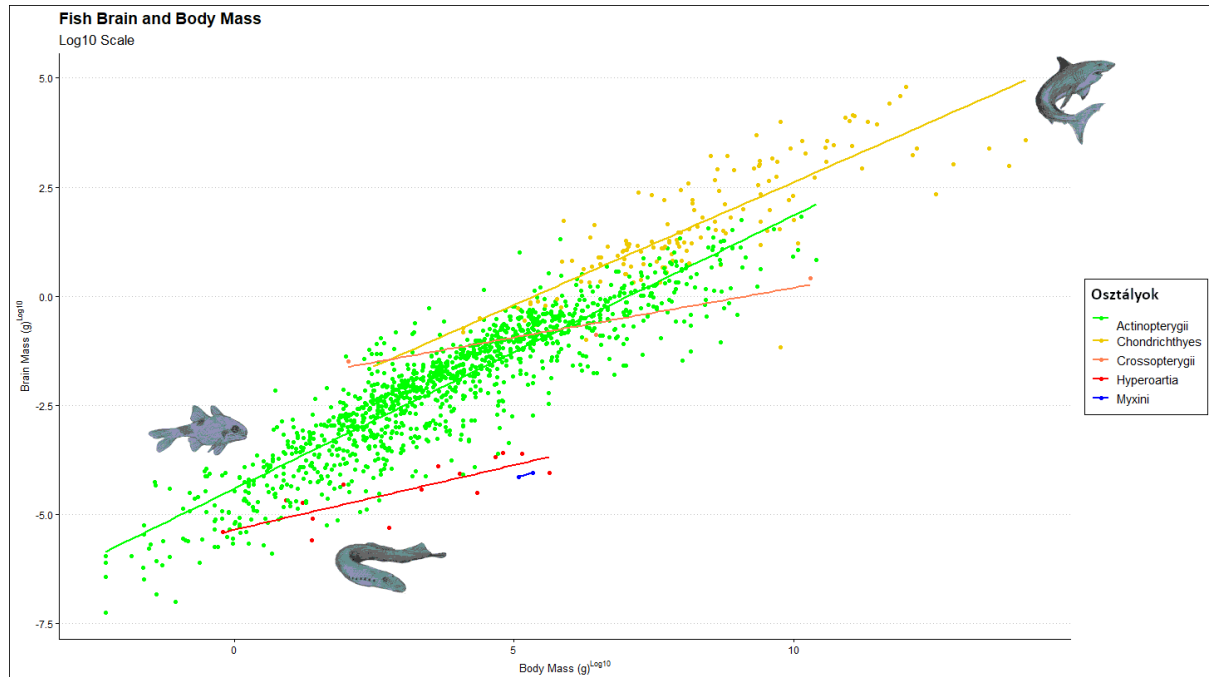
Osztályok	Rendek	Sűrűség (g/mm ³)	Eloszlás a sűrűségekben
Amphibians	Anura	0.002233648	0.000812-0.012507
	Caudata	0.001396387	0.000923-0.0019733
Aves	Accipitriformes	0.000975	0.000189-0.002556
	Charadriiformes	0.000987	0.000543-0.001964
	Columbiformes	0.001013	0.000815-0.001162
	Passeriformes	0.001038	0.000763-0.001693
	Pelecaniformes	0.000961	0.000449-0.001244
	Piciformes	0.00097888	0.000853-0.0011635
	Psittaciformes	0.000937	0.000738-0.001085
	Procellariiformes	0.000964	0.00057-0.001089
	Strigiformes	0.000959	0.000797-0.001037

3. Tábla. A rendek sűrűsége a VerteBrainData-adatkészletben. Az oszlopok az egyes rendek sűrűségét és a számított sűrűségek értéktartományát mutatják. A fajok számai a táblázatban láthatók. [1. Táblázatban](#) szerepelnek.

Kategória	log(Agytömeg) and log(Testtömeg)			
	λ	$\beta \pm \text{s.e.}$	t-value	p-value
Actinopterygii	0.929	0.511±0.0089	56.849	<0.001
Amphibians	0.314	0.501±0.0288	17.404	<0.001
Reptiles	0.322	0.5279±0.0257	20.539	<0.001
Aves	0.865	0.6285±0.0105	59.872	<0.001
Mammals	0.866	0.6274±0.0104	60.192	<0.001

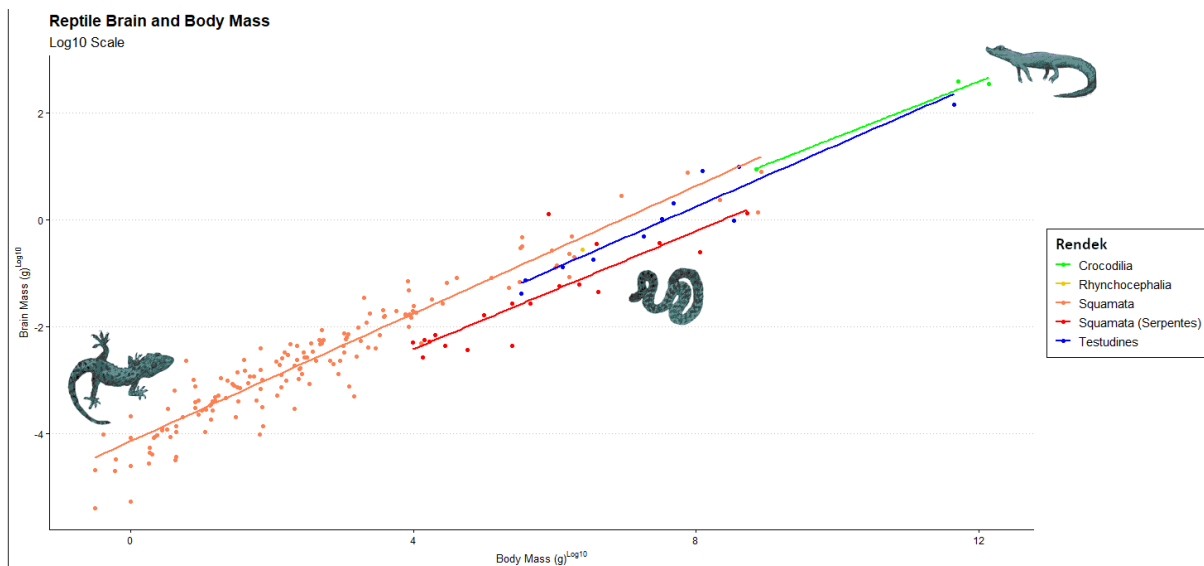
4. Tábla. Filogenetikailag ellenőrzött korreláció és annak jelentősége az egyes gerincesek csoportjain belül. A statisztikai elemzés PGLS-modell segítségével készült. Az eredeti eredményeket az R 4.1.2 statisztikai programozási környezetben (<https://cran.r-project.org>) készítettük a "caper"⁶² csomag segítségével.

HALAK (PISCES)



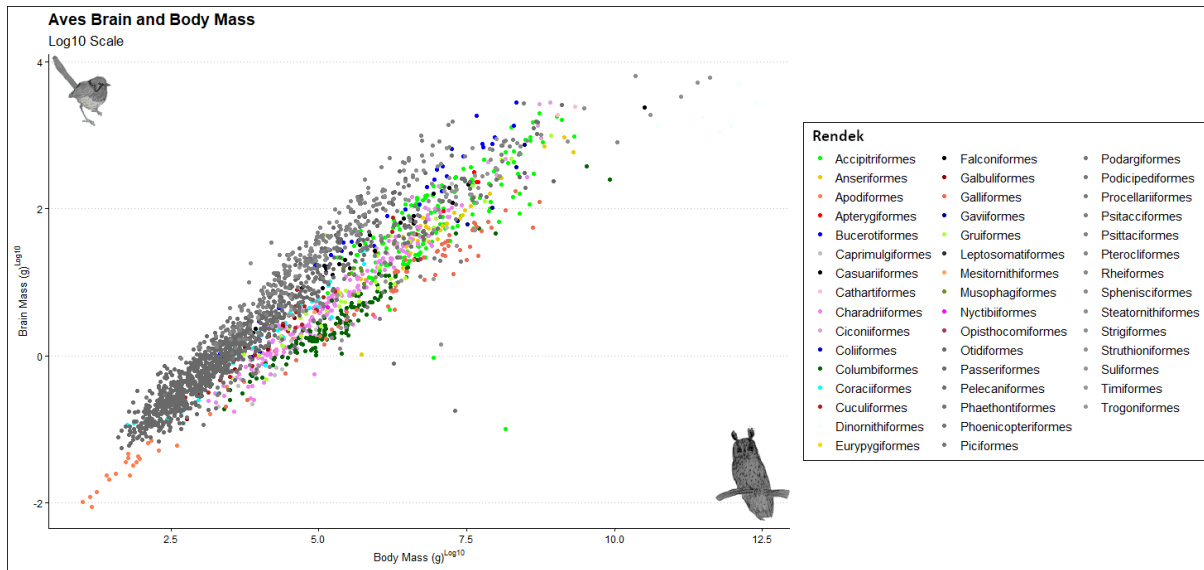
3. Ábra. Az agytömeg és a testtömeg közötti összefüggés a halak (*Pisces*) csoportban (beleértve az összes osztályt), az egyes csoportok pontjaira illesztett vonalakkal. Spearman=0,9214648.

HÜLLŐK (REPTILIA)



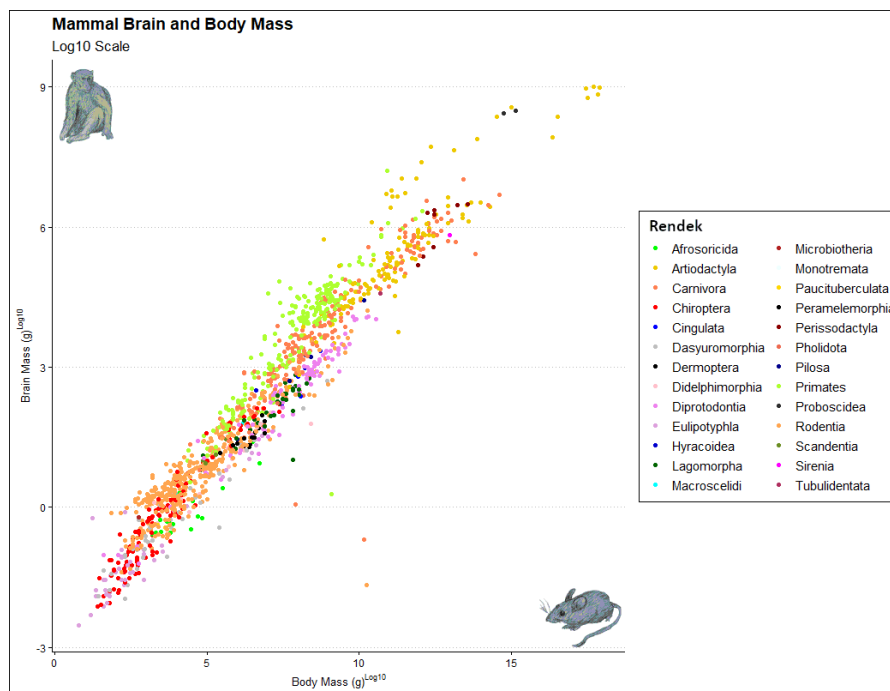
4. Ábra. Az agytömeg és a testtömeg közötti korreláció a hüllőfajok (*Reptilia*) esetében (beleértve az összes rendet), az egyes csoportok pontjaira illesztett vonalakkal. Spearman=0,950854.

MADARAK (AVES)



5. Ábra. Az agytömeg és a testtömeg közötti összefüggés a madárfajok (Aves) esetében (beleértve az összes rendet). Spearman=0,9361002.

EMLŐSÖK (MAMMALIA)



6. Ábra. Az agytömeg és a testtömeg közötti korreláció az emlősök (Mammalia) fajaiban az összes rend között. Spearman=0,9742235.

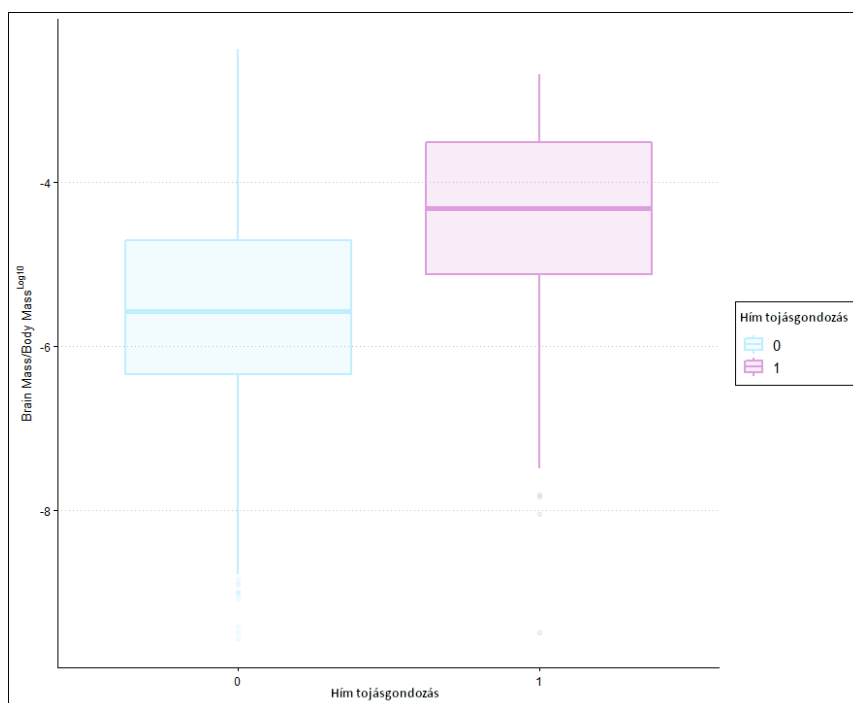
AZ ADATBÁZIS EGY LEHETSÉGES ALKALMAZÁSA: AZ AGYMÉRET ÉS A GONDOZÁSI KOMPLEXITÁS KAPCSOLATA

Alább olyan eredményeket tüntetek fel, amelyek az adattábla felhasználására adhatnak példát. Itt utódgondozási komplexitással van komparatív módon összevetve az adattábla agytömeg adatsora. Az eredmények osztályonként vannak rendezve.

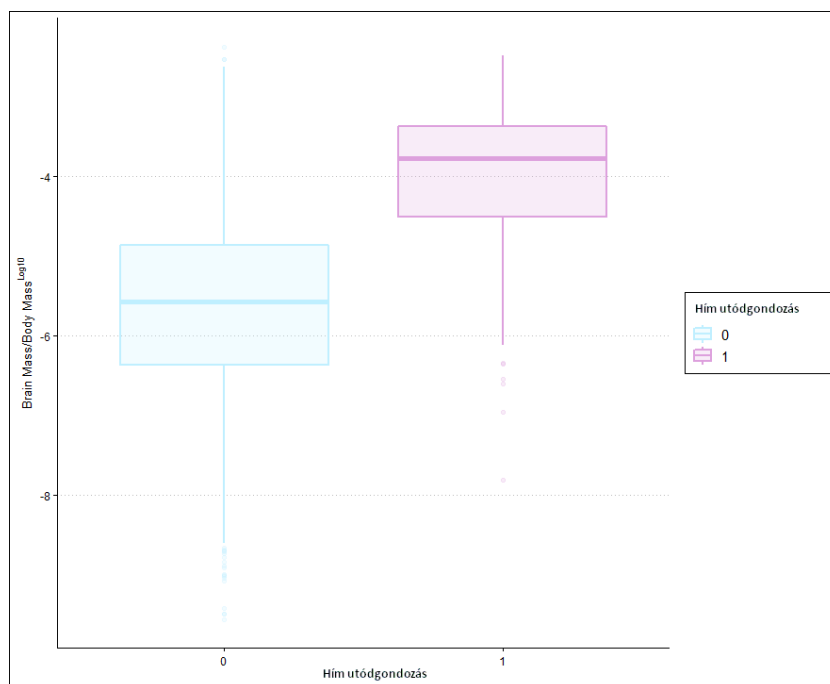
Az eredmények között feltüntetek olyan ábrákat, amelyek Biológia alapképzésen megvédett szakdolgozatom részét képezték, amelynek címe „Gerincesek (*Vertebrata*) agyméretének és utódgondozásának kapcsolata”. Ezen ábrák az alábbiak: (6. Ábra és 7. Ábra), amelyek filogenetikai fák segítségével demonstrálják a relatív agyméret és utódgondozás összetettségének eloszlását madarak (*Aves*) és emlősök (*Mammalia*) példáján.

A dolgozatban feltüntetett ábrák az eredményeink egy részét képezik. Ezen ábrák eredményei és részletei az előadás részét fogják képezni. Gondolva itt például eredményekre a Kételtűek (*Amphibia*) csoportjára, valamint minden csoport plusz eredményeire, amelyek sem ebben dolgozatban, sem az ezt megelőző különálló szakdolgozatban megjelentek.

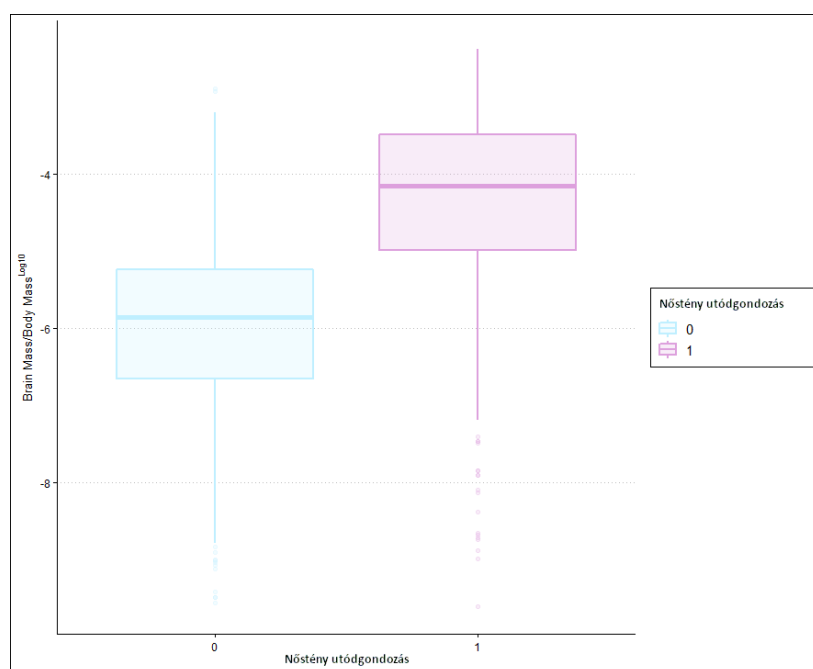
GERINCESEKBEN (VERTEBRATA)



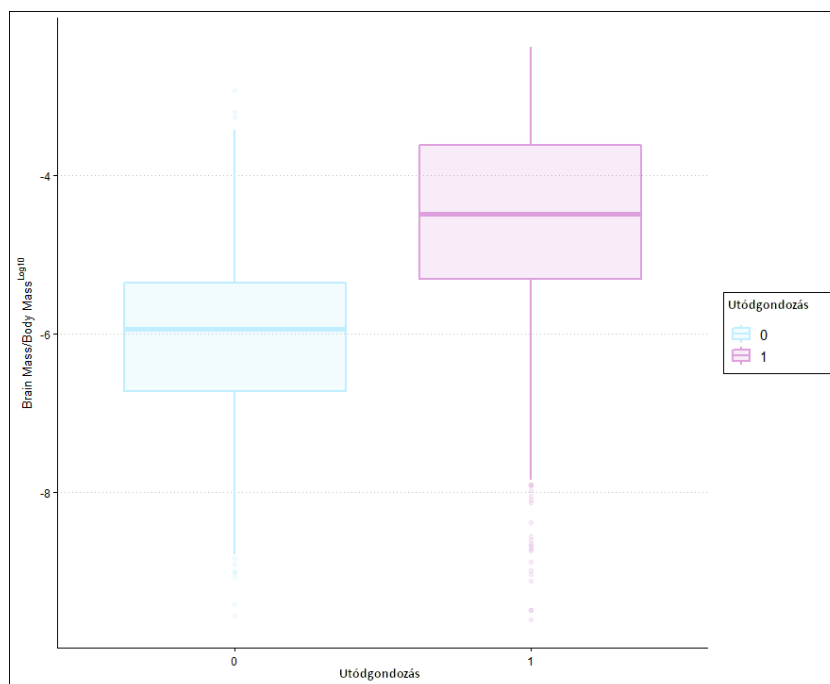
7. Ábra. A relatív agytömeg és a hím tojás gondozás meglétének és hiányának kapcsolata gerincesekben (*Vertebrata*).



8. Ábra. A relatív agytömeg és a hím utódgondozás meglétének és hiányának kapcsolata gerincesekben (*Vertebrata*).



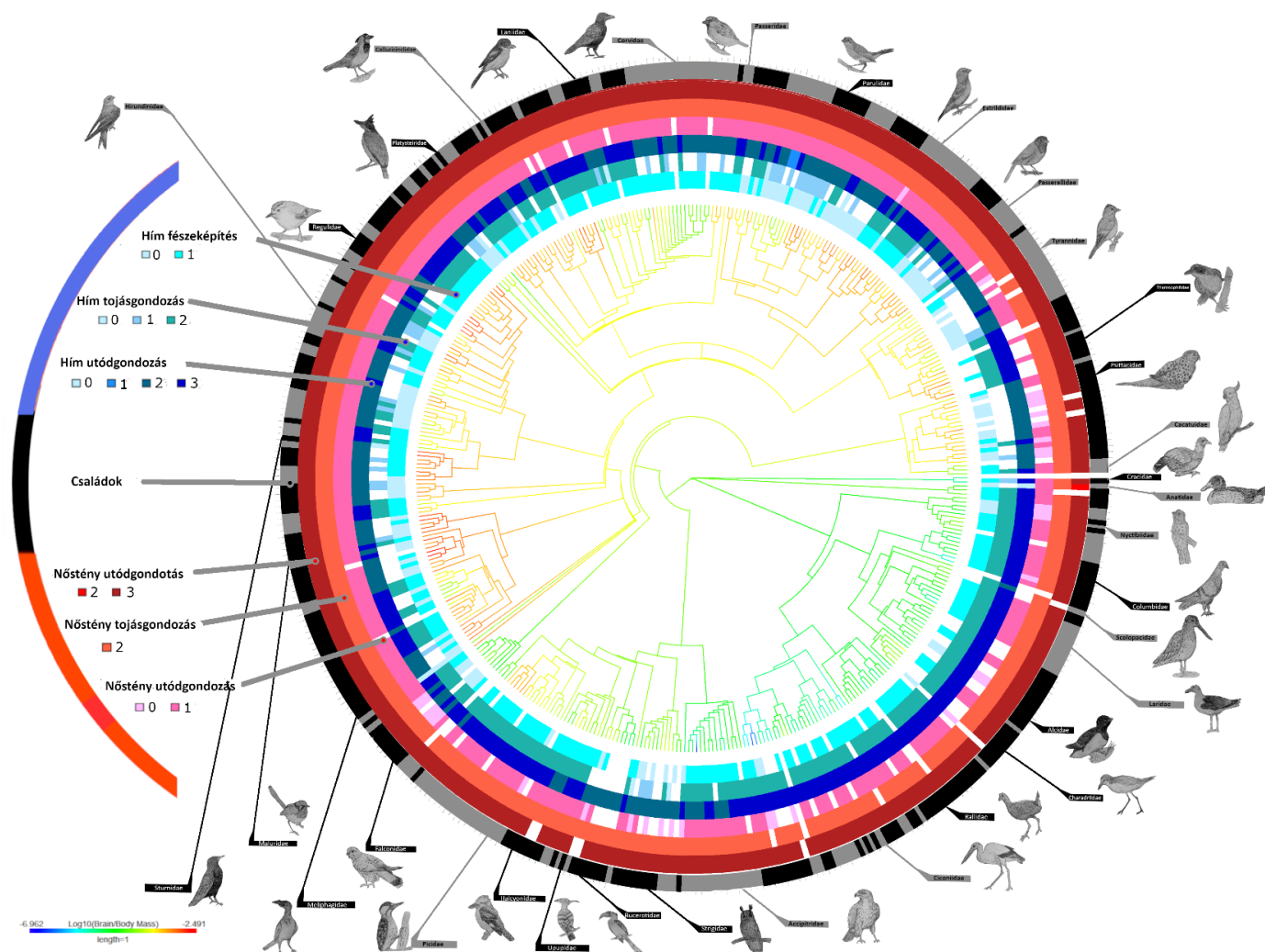
9. Ábra. A relatív agytömeg és a nőstény utódgondozás meglétének és hiányának kapcsolata gerincesekben (*Vertebrata*).



10. Ábra. A relatív agytömeg és az utódgondozás meglétének és hiányának kapcsolata gerincesekben (*Vertebrata*).

MADARAK (*AVES*)

Madaraknál a statisztikai vizsgálatok során csak két helyen találtam PGLS-ben szignifikanciát. ($p=0.0047$ és $p=0.0034$, $\lambda=0.9$)

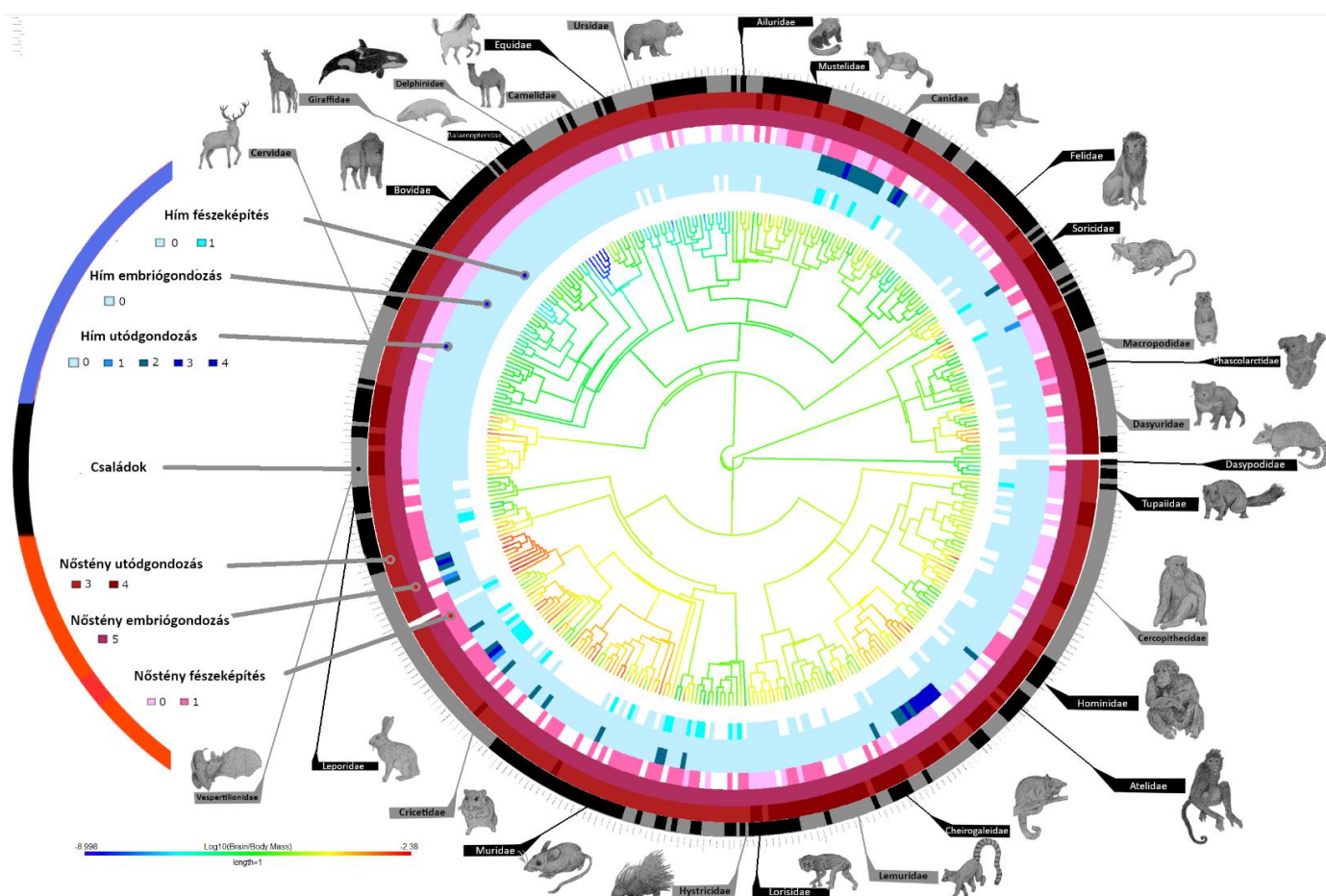


11. Ábra. Madarak (Aves) relatív agytömegének és az utógondozásának eloszlása (Fanplot)

A filogenetikai kontroll nélküli tesztekkel kimutattam néhány statisztikailag szignifikáns kapcsolatot. Valamint a csoportban a vizsgálatok alatt észleltük a magas átlag relatív agyméretet, különösen a Verébalakúak (*Passeriformes*) rendjében.

EMLŐSÖK (MAMMALIA)

Az osztályról tudjuk, hogy az utódok gondozásának valamilyen formája minden emlőscsoportban megjelenik valamilyen szinten. Mivel ez a csoport tekinthető evolúciósan a legsikeresebbnek, az agy méretének növekedése és a kognitív képességek, valamint szociális viselkedés magasabb szintjének vélhető kapcsolata van.



12. Ábra. Emlősök (*Mammalia*) relatív agytömeg és az utógondozás eloszlása (Fanplot)

Kevés helyen találtam PGLS-ben szignifikanciát az összevetések alatt. A jelentősebb eredményt a tényleges agytömeg és a nőstények általi fészek építésnél találtam. Itt a p -érték=0.01425. Az eredmény érdekessége, hogy a halaknál lévő példához hasonlóan negatív a kapcsolat a két faktor között.

DISZKUSSZIÓ ÉS KONKLÚZIÓ

Összefoglalóan, az adatbázis készítése sikeres volt és eredményes, mivel a lehető legnagyobb táblát tudtuk összeállítani, amely az eddig publikált⁶ táblát fajszerűsít és mértékegységek szintjén is megelőzte. A rendelkezésre álló idő alatt a lehető legnagyobb adatbázist hoztuk létre, valamint ezen adatokat példák mintáján vizsgálhattuk gerincesek utódgondozását bevonva.

Az adattábla használatára példa összevetésekből az eredmények alapján azt mondhatjuk, hogy mint a relatív agyméret, mint az abszolút agyméret összefüggésbe hozható az utódgondozás összetettségével. Azonban az eredmények csoportonként nagy mértékben különböznek. Például a halaknál kimutatott negatív összefüggés az agyméret és ikragondozás között, amely azt mutatja, hogy a kisebb méretű fajok úgy, alkalmazkodtak az ikra predációhoz, hogy védelmezik ikráikat. Hasonló összefüggést mutat az emlősök agyméretének és fészkepítésének kapcsolata, amely azt mutatja, hogy a kisebb fajok fészkepítésben részt vesznek utódaik védelme érdekében.

Egyéb eredményeink azt a gondolatmenetet támasztják alá, hogy az agy mérete befolyásoló tényezőként hathat kognitív képességek fejlődésére, így például az agy növekedésében, fontos tényezőnek tekinthető a gondozás egyre komplexebbé válása. Eredményeink előlegesek és nem mondhatók véglegesnek, mivel még több statisztikai elemzést kell végrehajtanunk a tisztább kép meglétéért. Valamint a táblázat és magyarázó tényezők kódolásának finomítása is megtörténhet, az eredmények felülvizsgálásának érdekében.

Összefoglalva, a táblázatról azt mondhatjuk el, hogy könnyen és eredményesen használható a jövőben komparatív vizsgálatokban. Gondolva itt esetleges kognitív képességekkel összevetésre, fiziológia tulajdonságok vizsgálatára, agy régiók vizsgálatára, eloszlások megértésére a gerinceseken belül. Valamint, összevethető még több tényezővel egyszerre, például metabolikus rátával, kognitív elemekkel és fiziológia tulajdonságokkal, vizsgálva ezek együttes hatását az agy evolúciójára.

IRODALOMJEGYZÉK

1. Portmann, Adolf. 'Zoologie und das neue Bild vom Menschen: biologische Fragmente zu einer Lehre vom Menschen.' Rowohlt's deutsche Enzyklopädie 20 (1958).
2. Stephan, Heinz, Heiko Frahm, and Georg Baron. 'New and revised data on volumes of brain structures in insectivores and primates.' *Folia primatologica* 35.1 (1981): 1-29.
3. Stephan, H., G. Baron, and H. D. Frahm. 'Comparative size of brains and brain structures.' *Comparative primate biology* 4 (1988): 1-38.

4. Jolicoeur, Pierre, et al. 'Brain structure and correlation patterns in Insectivora, Chiroptera, and Primates.' *Systematic Biology* 33.1 (1984): 14-29.
5. Huber, Robert, et al. 'Microhabitat use, trophic patterns, and the evolution of brain structure in African cichlids.' *Brain, Behavior and Evolution* 50.3 (1997): 167-182.
6. Tsuboi, Masahito, et al. 'Breakdown of brain-body allometry and the encephalization of birds and mammals.' *Nature Ecology & Evolution* 2.9 (2018): 1492-1500.
7. Hanken, James. 'Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia, Plethodontidae): II. The fate of the brain and sense organs and their role in skull morphogenesis and evolution.' *Journal of Morphology* 177.3 (1983): 255-268.
8. Roth, Gerhard, Jens Blanke, and David B. Wake. 'Cell size predicts morphological complexity in the brains of frogs and salamanders.' *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91.11 (1994): 4796-4800.
9. Taylor, Graeme M., Erica Nol, and Denis Boire. 'Brain regions and encephalization in anurans: adaptation or stability?.' *Brain, Behavior and Evolution* 45.2 (1995): 96-109.
10. Estabel, Jeanne, and Jean-Marie Exbrayat. 'Brain development of *Typhlonectes compressicaudus*.' *Journal of herpetology* (1998): 1-10.
11. Mai, C. L., et al. 'Brain size evolution in the frog *Fejervarya limnocharis* supports neither the cognitive buffer nor the expensive brain hypothesis.' *Journal of Zoology* 302.1 (2017): 63-72.
12. Manzano, Adriana S., et al. 'Variation in brain anatomy in frogs and its possible bearing on their locomotor ecology.' *Journal of Anatomy* 231.1 (2017): 38-58.
13. Heldstab, Sandra A., et al. 'The economics of brain size evolution in vertebrates.' *Current Biology* 32.12 (2022): R697-R708.
14. Vukov, Tanja D., et al. 'Braincase—body size relations in European newts (*Triturus* spp., Salamandridae, Caudata): does size matter?.' *Annales Zoologici Fennici*. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board, 2007.
15. Huang, Yan, et al. 'Body mass variation is negatively associated with brain size: Evidence for the fat-brain trade-off in anurans.' *Evolution* 74.7 (2020): 1551-1557.
16. Gans, Carl. 'Allometric changes in the skull and brain of *Caiman crocodilus*.' *Journal of Herpetology* 14.3 (1980): 297-301.
17. Allemand, Rémi, et al. 'Comparative morphology of snake (*Squamata*) endocasts: evidence of phylogenetic and ecological signals.' *Journal of Anatomy* 231.6 (2017): 849-868.
18. González-Suárez, Manuela, et al. 'The role of brain size on mammalian population densities.' *Journal of Animal Ecology* 90.3 (2021): 653-661.
19. Deaner, Robert O., et al. 'Overall brain size, and not encephalization quotient, best predicts cognitive ability across non-human primates.' *Brain, behavior and evolution* 70.2 (2007): 115-124.
20. Benson-Amram, Sarah, et al. 'Brain size predicts problem-solving ability in mammalian carnivores.' *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113.9 (2016): 2532-2537.
21. Garamszegi, László Zsolt, and Marcel Eens. 'The evolution of hippocampus volume and brain size in relation to food hoarding in birds.' *Ecology letters* 7.12 (2004): 1216-1224.
22. Garamszegi, Laszlo Zsolt, et al. 'Sperm competition and sexually size dimorphic brains in birds.' *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272.1559 (2005): 159-166.
23. Griesser, Michael, et al. 'Parental provisioning drives brain size in birds.' *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120.2 (2023): e2121467120.
24. Pérez-Barbería, F. Javier, Susanne Shultz, and Robin IM Dunbar. 'Evidence for coevolution of sociality and relative brain size in three orders of mammals.' *Evolution* 61.12 (2007): 2811-2821.
25. Raichlen, David A., and Adam D. Gordon. 'Relationship between exercise capacity and brain size in mammals.' *PloS one* 6.6 (2011): e20601.

26. Finlay, Barbara L., and Richard B. Darlington. 'Linked regularities in the development and evolution of mammalian brains.' *Science* 268.5217 (1995): 1578-1584.
27. Barton, Robert A., and Paul H. Harvey. 'Mosaic evolution of brain structure in mammals.' *Nature* 405.6790 (2000): 1055-1058.
28. Pollen, Alexander A., and Hans A. Hofmann. 'Beyond neuroanatomy: novel approaches to studying brain evolution.' *Brain, Behavior and Evolution* 72.2 (2008): 145-158.
29. Healy SD (2021) *Adaptation and the Brain*. Oxford University Press, Oxford, pp. 176.
30. Ocklenburg, Sebastian, et al. 'Hemispheric asymmetries and brain size in mammals.' *Communications Biology* 6.1 (2023): 521.
31. Lazcano, Ivan, et al. 'MRI-and histologically derived neuroanatomical atlas of the *Ambystoma mexicanum* (axolotl).' *Scientific Reports* 11.1 (2021): 9850.
32. Doré, Jean-Christophe, Tiiu Ojasoo, and Michel Thireau. 'Using the Volumetric Indices of Telencephalic Structures to Distinguish Salamandridae and Plethodontidae: Comparison of Three Statistical Methods.' *Journal of theoretical biology* 214.3 (2002): 427-439.
33. Iwaniuk, Andrew N., and Peter L. Hurd. 'The evolution of cerebrotypes in birds.' *Brain Behavior and Evolution* 65.4 (2005): 215-230.
34. Hoops, Daniel, et al. 'Evidence for concerted and mosaic brain evolution in dragon lizards.' *Brain Behavior and Evolution* 90.3 (2017): 211-223.
35. Isler, Karin, and Carel P. van Schaik. 'Allomaternal care, life history and brain size evolution in mammals.' *Journal of human evolution* 63.1 (2012): 52-63.
36. Liao, Wen-Bo, et al. 'Evolution of anuran brains: disentangling ecological and phylogenetic sources of variation.' *Journal of Evolutionary Biology* 28.11 (2015): 1986-1996.
37. Sayol, Ferran, et al. 'Environmental variation and the evolution of large brains in birds.' *Nature Communications* 7.1 (2016): 13971.
38. Gillooly, James F., and Michael W. McCoy. 'Brain size varies with temperature in vertebrates.' *PeerJ* 2 (2014): e301.
39. Li, Shaobin, et al. 'Nest complexity correlates with larger brain size but smaller body mass across bird species.' *Integrative Zoology* (2023).
40. Minias, Piotr, and Patrycja Podlaszczuk. 'Longevity is associated with relative brain size in birds.' *Ecology and evolution* 7.10 (2017): 3558-3566.
41. Sacher, George A., and Everett F. Staffeldt. 'Relation of gestation time to brain weight for placental mammals: implications for the theory of vertebrate growth.' *The American Naturalist* 108.963 (1974): 593-615.
42. Smaers, Jeroen B., et al. 'The evolution of mammalian brain size.' *Science Advances* 7.18 (2021): eabe2101.
43. Mink, Jonathan W., Robert J. Blumenschine, and David B. Adams. 'Ratio of central nervous system to body metabolism in vertebrates: its constancy and functional basis.' *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 241.3 (1981): R203-R212.
44. Yu, Yuguo, et al. 'Effect of temperature and glia in brain size enlargement and origin of allometric body-brain size scaling in vertebrates.' *BMC evolutionary biology* 14.1 (2014): 1-14.
45. Baxter, Claude F., and C. Leo Ortiz. 'Amino acids and the maintenance of osmotic equilibrium in brain tissue.' *Life Sciences* 5.24 (1966): 2321-2329.
46. Yang, Sheng Nan, et al. 'No evidence for the expensive-tissue hypothesis in *Fejervarya limnocharis*.' *Animal Biology* 68.3 (2018): 265-276.
47. Liao, Wen Bo, et al. 'Large brains, small guts: the expensive tissue hypothesis supported within anurans.' *The American Naturalist* 188.6 (2016): 693-700.
48. Jin, Long, et al. 'Evidence for the expensive-tissue hypothesis in the Omei Wood Frog (*Rana omeimontis*).' *The Herpetological Journal* 25.2 (2015): 127-130.

49. Peters, Hanna, Frédéric Laberge, and Andreas Heyland. 'Latent effect of larval rearing environment on post-metamorphic brain growth in an anuran amphibian.' *Zoology* 152 (2022): 126011.
50. van Schaik, Carel P., et al. 'Extended parental provisioning and variation in vertebrate brain sizes.' *PLoS Biology* 21.2 (2023): e3002016.
51. Carril, Julieta, et al. 'Comparative brain morphology of Neotropical parrots (Aves, Psittaciformes) inferred from virtual 3D endocasts.' *Journal of Anatomy* 229.2 (2016): 239-251.
52. Hurlburt, Grant Richard. *Relative brain size in recent and fossil amniotes: determination and interpretation*. Toronto: University of Toronto, 1996.
53. Torres, Christopher R., Mark A. Norell, and Julia A. Clarke. 'Bird neurocranial and body mass evolution across the end-Cretaceous mass extinction: The avian brain shape left other dinosaurs behind.' *Science Advances* 7.31 (2021): eabg7099.
54. Ioannidis, John PA. 'Why most published research findings are false.' *PLoS medicine* 2.8 (2005): e124.
55. AmphibiaWeb. University of California, Berkeley, CA, USA Accessed 14 April 2022. <https://amphibiaweb.org> (2022).
56. Froese, Rainer. 'FishBase. world wide web electronic publication.' <http://www.fishbase.org> (2005).
57. Koch, Christof. 'Does brain size matter?.' *Scientific American Mind* 27.1 (2016): 22-25.
58. Kumar S, Suleski M, Craig JM, Kasprowicz AE, Sanderford M, Li M, Stecher G, Hedges SB (2022) TimeTree 5: An Expanded Resource for Species Divergence Times. *Mol Biol Evol* doi.org/10.1093/molbev/msac174.
59. R Core Team (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
60. Wickham, Hadley, Winston Chang, and Maintainer Hadley Wickham. 'Package "ggplot2".' Create elegant data visualisations using the grammar of graphics. Version 2.1 (2016): 1-189.
61. Ho, Lam Si Tung, et al. 'Package "phylolm".' See <http://cran.r-project.org/web/packages/phylolm/index.html> (accessed February 2018) (2016).
62. Orme, David, et al. 'The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R.' R package version 5.2 (2013): 1-36.