



Fluktuáló aszimmetria és a tájhasználat kapcsolata fenékjáró küllő (*Gobio gobio*) populációkban

Relationship between fluctuating asymmetry and land use in populations of gudgeon (*Gobio gobio*)

Maroda Á.¹, Takács P.², Sály P.¹

¹Pécsi Tudományegyetem TTK, Hidrobiológiai tanszék, Pécs

²MTA Ökológiai Kutatóközpont, Balatoni Limnológiai Intézet, Tihany

Kulcsszavak: fejlődési instabilitás, környezeti stressz, morfometria, urbanizáció

Keywords: developmental instability, environmental stress, morphometry, urbanization

Kivonat

Magyarországi fenékjáró küllő populációkban (16 mintavételi hely) feltártuk és összehasonlítottuk a morfológiai aszimmetria jellemzőket, valamint megvizsgáltuk a populációk fluktuáló aszimmetriája és a lelőhely körüli vízgyűjtő tájhasználat közötti összefüggést. A vízgyűjtő tájhasználatát CORINE 2006 változókkal, és egy nemrég kifejlesztett urbanizációs indexszel kvantifikáltuk. A halak (242 példány) aszimmetriáját a szemátmérő, orr–szem távolság, bajusz hossz, mellúszó-hossz, mellúszó úszósugárszám, és az oldalvonal mentén levő pikkelyek száma morfológiai bélyegekből képzett aszimmetria indexekkel jellemeztük. Eredményeink szerint nemdirekcionális aszimmetria és antiszimmetria nem jellemző a vizsgált populációkra. Azonban a fluktuáló aszimmetria mértékében gyenge különbségek tapasztalhatók a populációk között. E különbségek elsősorban a szemátmérő és az orr–szem távolság aszimmetriájából erednek. A fluktuáló aszimmetria és táji változók között gyenge, trend jellegű kapcsolatokat találtunk. A fluktuáló aszimmetria mértéke az urbanizált területek vízgyűjtőn belüli arányával enyhén növekedni, míg a természetközeli területek vízgyűjtőn belüli arányával enyhén csökkenni látszott. A küllők fluktuáló aszimmetriájának kialakításában feltételezhetően más, általunk nem vizsgált tényezők (pl. vízkémiai tulajdonságok) is számottevő szerepet játszhatnak. A kutatás e tényezőkre történő kiterjesztése és a populáción belüli mintanagyságok növelése várhatóan mélyebb betekintést hozhat a fluktuáló aszimmetria és a környezeti hatások kapcsolatrendszerébe.

Abstract

Nature of morphological asymmetry, and relationship between fluctuating asymmetry and land use of catchment area were studied in sixteen gudgeon (*Gobio gobio*) populations in the Carpathian basin (Hungary). Land use of the catchment area was quantified by the area of CORINE 2006 patches within circle buffer zones of 250, 500, 750 m diameters, and was also quantified by a recently developed urbanization index. Asymmetry of fish (242 individuals in total) was characterized by asymmetry indices of the eye diameter, distance from posterior nare to eye, length of barbel, length of pectoral fin, number of fin rays of the pectoral fin, and scale number along the lateral line. Results showed no directional asymmetry and antisymmetry. However, weak differences were found between the populations in the measure of the fluctuating asymmetry. It seemed that asymmetry of eye diameter and distance from posterior nare to eye drive this fluctuating asymmetry. We found only weak trend-like relationships between land use and fluctuating asymmetry. Fluctuating asymmetry appeared to increase with urban areas of the catchment area, and decrease with the semi-natural areas of the catchment area. It is probable that other factors such as water chemistry also play a significant role in shaping fluctuating asymmetry of stream fishes. Therefore, including these factors into further investigations with increased sample sizes of populations would probable yield deeper insight into the relationship between environmental stress and fluctuating asymmetry of stream fishes.

Bevezetés

Emberi társadalmunk egyre kiterjedtebben és erősebben változtatja meg környezetét. A vízfolyások mint összekapcsolt hálózatjellegű (Campbell et al. 2007), dinamikus táji elemek (Benda et al. 2004, Fagan et al. 2009), különösen ki vannak téve a természetátalakító

tevékenység hatásának. A folyók, patakok szabályozottsága, különféle keresztműtárgyak létesítése, a mederkotrások, a part mederanyagának megváltoztatása (kőszórások, betonozások), a part menti fás társulások irtása a folyóvízi élőhelyek radikális átalakulását és a folyóvízi közösségek módosulását eredményezik (Allan & Flecker 1993; Allan 2004).

A vízfolyásokat közvetlenül érintő emberi hatások mellett, a vízgyűjtő terület tulajdonságai a parti tájék közvetítésén keresztül szintén számottevően befolyásolják a vízi életközösség életfeltételeit (Pusey & Arthington 2003). A vízgyűjtő felszínborításában a természetes növénytakarójú és a lefolyástalan területek aránya, az intenzív mezőgazdasági hasznosítású és ipari területek, a településekkel történő beépítettség, a települések infrastrukturális fejlettsége (csatornázottság, szennyvíztisztítás, talajburkolatok) egyaránt módosítják a vízfolyások vízjárásának szeszélyességét (Poff et al. 1997), a víz által szállított lebegtetett hordalék mennyiségét és a víz fizikai-kémiai jellemzőit (Donohue et al. 2006).

A kedvezőtlen hatások által érintett fajok természetvédelmi megőrzése szempontjából fontos a veszélyeztetettség szint felmérése és nyomon követése. Korszerű molekuláris biológiai módszerek lehetőséget nyújtanak többek között elszigetelt populációk filogenetikai kapcsolatainak feltárására (pl. Takács et al. 2015), beltenyésztettség szint becslésére (O'Brien 1994).

A molekuláris biológiai módszerek mellett az egyedek szimmetriatulajdonságainak vizsgálata is lehetőséget adhat a veszélyeztetettség felmérésére (Leary & Allendorf 1998, Leung et al. 2000; Graham et al. 2010). A szimmetriaviszonyokkal foglalkozó morfológiai vizsgálatok a bilaterálisan szimmetrikus élőlények testének jobb és bal oldalán leírt testméretek különbségeinek eloszlása alapján, a vizsgált populációkban három aszimmetria típust különböztetnek meg: a direkcionális aszimmetriát, az antiszimmetriát és a fluktuáló aszimmetriát (Van Valen 1962; Palmer & Strobeck 1986, 1994, Tomkins & Kotiaho 2001). A direkcionális aszimmetria (DA) esetében a vizsgált testméret egyik oldali várható értéke kisebb, mint a test ellen oldali várhatóértéke. Így a jobb mínusz bal testoldali értékek gyakorisági eloszlása nem nulla körül centralizálódó ferde eloszlást mutat. Az antiszimmetria (AS) esetében a jobb mínusz bal oldali értékek gyakorisági eloszlása nullára szimmetrikus, de az adatokból becsült paraméterekkel rendelkező, elméletileg várható normál eloszláshoz képest laposabb, extrém esetben kétcsúcsú. A fluktuáló aszimmetria (FA) a tökéletes bilaterális szimmetriától való kismértékű, random eltérések együttese, mely esetben a jobb mínusz bal testoldali értékek gyakorisági eloszlása szintén nullára szimmetrikus, az adatokból becsült paraméterekkel rendelkező, elméletileg várható normál eloszlást közelítő, avagy attól csúcsosabb.

A direkcionális aszimmetria és az antiszimmetria genetikailag kontrollált és így feltételezhetően adaptív jelentőséggel bír. A fluktuáló aszimmetria viszont a morfogenezis során fellépő környezeti hatások eredményeként kialakuló fejlődési instabilitás mértékeként értelmezhető, ami az ideális körülmények között zajló ontogenetikus fejlődés estén várt tökéletes kétoldali szimmetriától való eltérés populációs mértékét jelzi (Tomkins & Kotiaho 2001).

Halakon különféle kontextusokban vizsgálták már a fluktuáló aszimmetria jelentőségét. Hechter és munkatársai (2000) tuskés pikók termékenysége és a mellúszók aszimmetriája közötti kapcsolatot tanulmányozták. Sheridan és Pomiankowski (1997) hím guppik színfoltjainak fluktuáló aszimmetriája és az állomány beltenyésztettsége között keresett kapcsolatot. Gosses (2002) két Észak-Amerikában őshonos kisméretű pontyfélén (*Camptostoma anomalum* és *Notropis chrysocephalus*) a pataki élőhely fragmentáltsága által okozott környezeti stressz és a FA kapcsolatát kutatta. Pecínková és munkatársai (2007) fenékjáró küllő (*Gobio gobio*) egyedek morfológiai abnormalitásai, az egyedeken levő ektoparaziták abundanciája és a FA közti viszonyokat vizsgálták. Hasonlóképpen, Almeida és munkatársai (2008) fogságban nevelt pontyféléken vizsgálták a FA és az ektoparazitáltság által okozott környezeti stressz kapcsolatát.

Az eddigi FA kutatások fókuszpontjában a beltenyésztettség, a genetikai diverzitás és a közvetlen környezeti stressz hatása szerepelt. Ismereteink szerint az élőhely vízgyűjtőjének

táji jellemzői és a halak fluktuáló aszimmetriája közötti viszony vizsgálata eddig elkerülte a kutatók figyelmét, holott kételtű lárvák esetén már végeztek hasonló vizsgálatot (Eterovick et al. 2015). Így nem tudjuk, hogy vajon a vízgyűjtő antropogén módosítottága esetén várható-e a patakban élő halállományban fokozott fluktuáló aszimmetria. Jelen tanulmányban 1) megvizsgáltuk, hogy a hazai fenékjáró küllő populációkban tapasztalható-e fluktuáló aszimmetria, 2) összehasonlítottuk annak mértékét a populációk között, és 3) megvizsgáltuk, hogy a populációkban becsült fluktuáló aszimmetria mértéke kapcsolatban áll-e az élőhely körüli vízgyűjtő antropogén befolyásoltságával.

A fenékjáró küllő (*Gobio gobio*) a hazai dombvidéki kisvízfolyásaink finom kavicsos, homokos aljzatú szakaszainak tipikus fenéklakó hala. A felnőtt egyedek testhossza 10–15 cm (Harka & Sallai 2004), ami alapján a faj mozgáskörzetének területe Minns (1995) modellje szerint kb. 100–184 m²-re becsülhető. Ezt a mozgáskörzetet 3–5 méter átlagos szélességű kisvízfolyások esetén kb. 20–60 méter hosszúságú patakszakasz biztosíthatja. A becsült mozgáskörzet és a random térbeli sodródást figyelembe véve feltételezzük, hogy a küllők teljes életciklusa legfeljebb néhány száz méternyi szakaszon belül zajlik, és így a halak lelőhelyét övező vízgyűjtő jellege releváns hatású lehet az egyedfejlődésre.

Módszerek

1. Vizsgált populációk

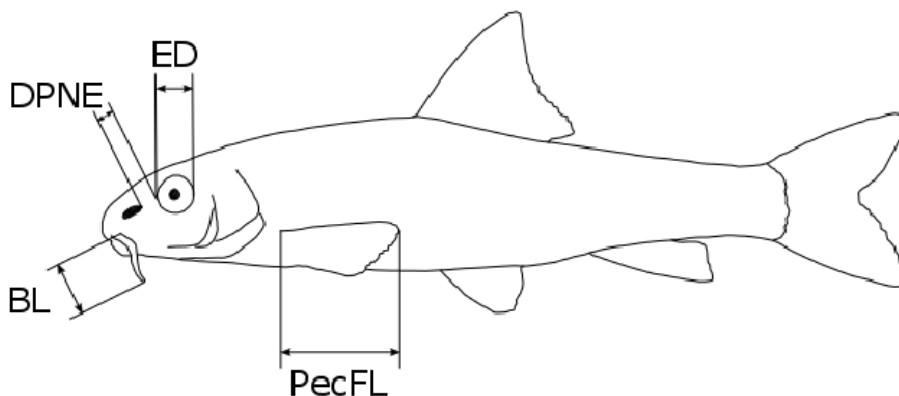
A halak begyűjtése akkumulátorral üzemelő, háton hordozható elektromos mintavételi eszközzel (Hans-Grassl IG 200/2B, PDC) 2009 és 2012 között történt 16 helyszínről (populációból) (*F1 függelék*). A kifogott halakat a morfológiai mérések megkezdéséig 3%-os formalinban tartósítottuk (Takács et al. 2014).

2. Morfometriai változók és mérések

A morfológiai adatok gyűjtését összesen 242 tartósított példány testének jobb és bal oldalán is két-két ismétlésben végeztük. A metrikus változók tolmérővel történő kézi, illetve digitális fényképek alapján történő szoftveres mérési módszerének mérési pontosságát összehasonlító előzetes vizsgálat (Maroda et al. 2016) szerint, a kézi tolmérős mérésnek kisebb a mérési hibája, mint a fényképek görbületes torzítása miatt megnövekedett pontatlansággal alkalmazható digitális méréseknek. Ezért a metrikus méréseket digitális tolmérővel, kézzel végeztük el. A vizsgált metrikus változók a következők voltak: orr–szem távolság (DPNE), szemátmérő (ED), bajuszhossz (BL) és a mellúszó hossza (PecFL) (*1. ábra*). A mért mennyiségeket milliméterben, két tizedes pontossággal mértük. A vizsgált merisztikus változók a mellúszó összes úszósugár-száma (PecFR), az oldalon levő pikkelyek száma (SNLL), az oldalon és a hátúszó között levő pikkelysorok száma (SNALL), és az oldalon és a hasúszó között levő pikkelysorok száma (SNBLL) voltak (Kottelat & Freyhof 2007).

A morfológiai adatok gyűjtését egyetlen személy (MA) végezte. Hogy a metrikus változók mérését, illetve a merisztikus változók leszámítását a test ellen oldalon lemért, illetve leszámolt értékei, valamint az ismételt mérések esetén a korábban mért, számolt értékek ne befolyásolják, az adatgyűjtés az első és a második mérési sorozat esetén is először a halak jobb oldaláról, majd bal oldaláról történt úgy, hogy a vizsgálati példányok véletlen sorrendben követték egymást.

Az adatgyűjtés kezdetén a metrikus változók mérési hibájának csökkentése végett, három véletlenszerűen kiválasztott populáció egyedein egy harmadik mérést is végeztünk. Így a metrikus változókról e három populáció egyedei esetén három ismételt mérést kaptunk. A három ismételt mérésből kiszámított szórással megbecsültük a változók mérési pontosságát minden metrikus változó esetén. Ezt követően a többi populáció egyedeit már csak kétszer mértük le, és összehasonlítottuk a két ismételt mérés különbségét az adott változó háromszori ismételt méréséből becsült szórással. Amennyiben a két mérés közti különbség nagyobbak adódott, mint a szórás, az adott példány adott változóját harmadjára is megmértük. Végül az adott példányról a két egymáshoz közelebb eső értéket rögzítettük.



1. ábra. A vizsgált metrikus morfológiai bélyegek. ED – szemátmérő, DPNE – orr-szem távolság, BL – bajusz hossz, PecFL – mellúszó hossza.

Fig. 1. Studied metric morphological characters. ED – eye diameter, DPNE – distance from posterior nare to eye, BL – barbel length, PecFL – length of pectoral fin.

A morfometriai adatgyűjtést asztali lámpás preparálónagyító, valamint sztereo fénymikroszkóp (Olympus Sz51) segítségével végeztük.

3. Tájhasználati változók

A mintavételi helyek körüli vízgyűjtő felszínborítását a CORINE felszínborítási adatbázis (Steenmans & Büttner 2006) adatait, valamint a Pannon Egyetem által kifejlesztett urbanizációs indexet (Czúni et al. 2012; Seress et al. 2014) felhasználva számszerűsítettük.

A CORINE felszínborítási adatokat a mintavételi helyek körül kijelölt 250, 500 és 750 méter sugarú körön belül válogattuk le, melyeket hét felszínborítási változóba (clc1–clc7) rendeltünk (*1. táblázat*). Böhmer és munkatársai (2004) nyomán a clc1 és clc2 változókból egy kombinált tájhasználati indexet (*land use index*, LUI) képeztünk, mely egyesíti magában a mezőgazdasági területek és a mesterséges felszínnek hatását (lásd még Bossard et al. 2000; Birk & Hering 2009): $LUI = 2 \times clc1_{mesterséges\ felszín} + 1 \times clc2_{mezőgazdasági\ területek}$.

Az urbanizációs index értékét a mintavételi helyek geokoordinátája körüli, négyzet alakú, 1 km² területű ortofotó alapján egy félautomata algoritmus segítségével határoztuk meg (Czúni et al. 2012). Az eljárás kezdetén az algoritmus számára az ortofotókon tipikus emberi létesítményeket, valamint tipikus természetes felszínt jelölő tanító pontokat jelöltünk ki. Ezt figyelembe véve az algoritmus elvégezte a képek teljes vizsgálatát. Az eljárás eredményként minden mintavételi helyre kaptunk egy értéket, ami a terület fotó alapján becsült urbanizáltsági fokának egy természetes–urbanizált gradiens mentén történő elhelyezkedésre utaló pontbecslésnek tekinthető.

4. Adatelemzés

4.1. Felderítő adatelemzések

A külőpopulációk aszimmetriájának átfogó vizsgálatát a morfológiai változók jobb és bal testoldali értékeiből képzett különbségek (R–L) empirikus gyakorisági eloszlásainak hisztogramokkal és dobozdiagramokkal történő vizuális értékelésével, és leíró statisztikai jellemzésével végeztük (*F2 függelék*).

1. táblázat. CORINE 2006 felszínborítási adatbázisból leválogatott változók és leírásuk

Table 1. CORINE land use variables. Three-digit code of the patches used to compile a variable can be found in column Description. Area (m²) of each land use variable was determined in buffer zones around the sampling sites. Circles with 250 m, 500 m, and 750 m were used as buffer zones of the sampling sites. E.g. 111–142 denotes CORINE patches compiled to quantify artificial area within the three buffer zones.

Land use variable	Description
clc1_mesterséges felületek (artificial surfaces)	111–142 kódú foltok összevont, egységes területe (m ²) a hely 250m/500m/750m sugarú kör alakú pufferzónáján belül.
clc2_mezőgazdasági területek (agricultural areas)	211–244 kódú foltok összevont, egységes területe (m ²) a hely 250m/500m/750m sugarú kör alakú pufferzónáján belül.
clc3_erdők (forests)	311–313 kódú foltok összevont, egységes területe (m ²) a hely 250m/500m/750m sugarú kör alakú pufferzónáján belül.
clc4_cserjés, lágyszárú vegetáció (shrubby and herbaceous vegetation)	321–324 kódú foltok összevont, egységes területe (m ²) a hely 250m/500m/750m sugarú kör alakú pufferzónáján belül.
clc5_kevés növényzettel fedett területek (areas with little or no vegetation)	331–335 kódú foltok összevont, egységes területe (m ²) a hely 250m/500m/750m sugarú kör alakú pufferzónáján belül.
clc6_vizes élőhelyek (wetlands)	411–423 kódú foltok összevont, egységes területe (m ²) a hely 250m/500m/750m sugarú kör alakú pufferzónáján belül.
clc7_víztestek (water bodies)	511–523 kódú foltok összevont, egységes területe (m ²) a hely 250m/500m/750m sugarú kör alakú pufferzónáján belül.

A fluktuáló aszimmetria vizsgálatához előzetesen szükséges a morfológiai változókban esetlegesen fennálló direkcionális aszimmetria (DA) jelenlétének feltárása, illetve a nemdirekcionális aszimmetria és a véletlen mérési hiba mértékének összehasonlítása. A direkcionális aszimmetria rendszerint genetikailag meghatározott jelenség, így az ilyen aszimmetriával rendelkező bélyegek nem alkalmasak a környezeti hatásokból eredő fejlődési instabilitás vizsgálatára. Továbbá, ha a morfológiai változók jobb és bal testoldali értékei közötti különbségek várható értékének abszolút nagysága kisebb, mint a véletlen mérési hibából fakadó eltérés mértéke, akkor az adott adatok szintén alkalmatlanok a fluktuáló aszimmetria vizsgálatára (Palmer & Strobeck 2003).

Ezért a morfológiai változókban esetlegesen fennálló direkcionális aszimmetriát mintavételi helyenként és változónként (összesen 16 × 6 eset) egymintás t-próbákkal teszteltük (Palmer & Strobeck 2003). A tesztek nullhipotézise szerint az (R–L) különbségek eloszlásának várható értéke nulla.

A mérési hiba (random hatás) és a nemdirekcionális aszimmetria (szisztematikus hatás) mértékének összehasonlítását a metrikus változók ismételt mérési adatainak felhasználásával kevert lineáris modellel (mixed ANOVA) vizsgáltuk. A modellben szisztematikus hatásként a testoldal, random hatásként pedig az egyedek szerepeltek (Palmer & Strobeck 2003, Raz et al. 2011, Hata et al. 2013). A testoldalak közti különbségekben rejlő mérési hiba és a tényleges testoldalbeli eltérés hatásnagyságának megítélése, a modell által becsült random és szisztematikus hatásból fakadó variancia összehasonlítása alapján történik.

Amennyiben a morfológiai változók (R–L) különbségeinek eloszlásában a DA jelenléte kizárható, és a nemdirekcionális aszimmetria mértéke nagyobb, mint a mérési hiba, szükséges megvizsgálni a nemdirekcionális aszimmetria jellegét. Ha az (R–L) különbségek

eloszlása lényegesen laposabb, mint az eloszlásból becsült paraméterekkel rendelkező normál eloszlás, akkor a tapasztalt nemdirekcionális aszimmetria vélhetően antiszimmetria jellegű. A direkcionális aszimmetriához hasonlóan az antiszimmetria is alapvetően genetikailag determinált (Tomkins & Kotiaho 2001), így az ilyen eloszlású változók szintén nem használhatók a környezeti stressz vizsgálatára.

Az esetleges antiszimmetria feltáráshoz a változók (R–L) eloszlásainak csúcosságát mintavételi helyenként és változónként (összesen 16×6 eset) egyoldalú Anscombe–Glynn próbával (Trawinski et al. 2012) teszteltük. A tesztek nullhipotézise szerint az (R–L) különbségek eloszlásának csúcossági paramétere (*kurtosis*) három, míg az egyoldalú alternatív hipotézis szerint a csúcosság értéke kisebb, mint három.

A t-próbákat és az Anscombe–Glynn próbákat csak a négy metrikus változó (BL, DPNE, ED, PecFL), és két merisztikus (PecFR, SNLL) változó esetén végeztük el, mivel a többi változó alacsony varianciája a tesztek alkalmazását nem tette lehetővé.

4.2. Aszimmetria indexek

Az egyedek közti testméretbeli különbségek kiküszöbölése érdekében a metrikus változók esetében a Palmer & Strobeck (2003) által javasolt FA2-es indexet alkalmaztuk a fluktuáló aszimmetria számszerűsítésére:

$$FA2 = \frac{|R - L|}{(R + L)/2}$$

ahol FA2 egy adott egyednek egy szóban forgó metrikus változóra vonatkozó aszimmetria értéke; *R* és *L* a szóban forgó metrikus változónak az egyed jobb és bal oldalán lement értéke.

A merisztikus változók esetében a fluktuáló aszimmetria számszerűsítését az FA1-es indexszel végeztük (Palmer & Strobeck 2003):

$$FA1 = |R - L|$$

ahol FA1 egy adott egyednek egy szóban forgó merisztikus változóra vonatkozó aszimmetria értéke; *R* és *L* a szóban forgó merisztikus változónak az egyed jobb és bal oldalán számolt értéke.

A fejlődési instabilitásból eredő általános fluktuáló aszimmetria az egy morfológiai változóra kiszámított indexek alkalmazásával szemben, a több morfológiai változó adatait felhasználó, ún. kompozit indexekkel hatékonyabban detektálható (Leung et al. 2000). Így az egyedi változókra kiszámított indexek mellett, a halak fluktuáló aszimmetriáját a Palmer és Strobeck (2003) által FA14-el jelölt kompozit indexszel is elvégeztük. Ez az index megegyezik Leung és munkatársai (2000) által alkalmazott CFA2 indexszel (Leary & Allendorf 1989; Garrido & Pérez-Mellado 2014):

$$CFA2 = \sum_{i=1}^k \frac{|R - L|}{\text{mean}(|R - L|)}$$

ahol CFA2 az egy adott egyedre kiszámított kompozit aszimmetria index értéke; *R* és *L* az egyednek a *i* morfológiai változóra lement, illetve leszámolt jobb és bal oldali értéke; $\text{mean}(|R-L|)$ az adott *i* morfológiai változó $|R-L|$ különbségeiből számolt átlag; *k* pedig az index számításához felhasznált egyedi morfológiai változók száma. A kompozit indexet az ED, DPNE, BL, PecFL, PecFR és SNLL morfológiai változókból képeztük. A CFA2 index alkalmazásának előnye, hogy kiküszöböli a morfológiai változók közötti méretkülönbségeket (Palmer & Strobeck 2003).

4.3. Fő adatelemzések

4.3.1. A helyek közötti aszimmetria-különbségek vizsgálata

A fluktuáló aszimmetria populációk közötti különbségeit egyváltozós és többváltozós megközelítésben is vizsgáltuk. Az egyváltozós megközelítésben egytényezős ANOVA modellt alkalmazva teszteltük a CFA2 kompozit indexszel számszerűsített aszimmetria mintavételi helyekre becsült várható értékei közti különbségeket. A mintavételi helyek közti páronkénti különbségeket Tukey post-hoc teszttel vizsgáltuk. Mivel az összehasonlítandó helypárok száma vizsgálatunkban magas ($16 \times 15 \times 0.5 = 120$), a többszörös összehasonlításokban általánosan alkalmazott p-érték korrekciós eljárások (pl. Bonnferroni, Holm, *false discovery rate*) az ilyen esetekben meglehetősen konzervatívak, azaz nem érzékenyek a tényleges különbségekre. Ezért a post-hoc összehasonlítások során csak a $p \leq 0.01$ szignifikancia értékű különbségeket tekintettük szignifikánsan különbözőnek.

A többváltozós megközelítés során a mintavételi helyek szignifikáns elkülönülését a hat morfológiai változóra (ED, DPNE, BL, PecFL, PecFR, SNLL) kiszámított FA index és a kompozit index (CFA2) által együttesen definiált hétdimenziós térben többváltozós varianciaanalízissel (MANOVA) teszteltük. Ezt követően lineáris diszkriminancia elemzést (LDA) alkalmazva vizsgáltuk meg az egyes aszimmetria indexek szerepét a mintavételi helyek elkülönülésében (Podani 1997).

4.3.2. A tájhasználat és az FA összefüggésének vizsgálata

A fluktuáló aszimmetria tájhasználattal való kapcsolatát szintén egyváltozós és többváltozós megközelítésben vizsgáltuk. Az előbbi esetén az aszimmetria indexek mintavételi helyeken belüli átlagai és a táji változók mintavételi helyekre meghatározott értéke között Pearson-féle korrelációanalízist végeztünk.

A többváltozós esetben a mintavételi helyek LDA elemzésben meghatározott első és második diszkriminancia tengelyre eső koordinátáinak átlaga, valamint a táji változók mintavételi helyekre meghatározott értéke között alkalmaztunk Pearson-féle korrelációanalízist.

A CORINE adatok leválogatását a QGIS (QGIS Development Team 2016) szoftverrel végeztük; a statisztikai adatelemzések R környezetben történtek (R CORE TEAM 2015). A kevert lineáris modellhez az *lme4* (Bates et al. 2015), az Anscombe–Glynn tesztekhez a *moments* (Komsta & Novomestky 2015), míg a többváltozós elemzésekhez a *vegan* (Oksanen et al. 2016) csomagot használtuk.

Eredmények

1. Felderítő adatelemzések

A lemért küllők közül a BL, illetve PecFR változókra adódott kiugró értékek miatt, a Diszel mintavételi helyhez tartozó két egyedat a további adatelemzésből kizártunk. Alacsony variancia miatt az elemzésből kizártuk az oldalvonal és a hátúszó közötti pikkelysorok száma (SNALL), és az oldalvonal és a hasúszó közötti pikkelysorok száma (SNBLL) morfológiai változókat. Így a továbbiakban csak a szemátmérő (ED), az orr-szem távolság (DPNE), a bajusz hossz (BL), a mellúszó hossza (PecFL), a mellúszó összes úszósugárszáma (PecFR), valamint az oldalvonal mentén levő pikkelyszám (SNLL) változókat vizsgáltuk. A táji változók közül szintén alacsony variancia miatt kizártuk a clc3, clc4, clc5, clc6 és clc7 változókat (*F3 függelék*).

A morfológiai változók (R–L) különbségeinek eloszlásvizsgálata alapján a vizsgált változókra nem jellemző a direkcionális aszimmetria jelenléte, habár néhány esetben a t-próbák eredménye $\alpha = 0.05$ szignifikancia szint mellett ennek ellentmondott (*F4 függelék*). Tekintettel a t-próba mintaelemszám érzékenységére (a mintanagyságaink minden esetben < 30), az SNLL és PecFR változók diszkrét eloszlására, illetve arra, hogy a mintavételi helyeken többségében a tesztek a nullhipotézist támogatták, ezek az esetek feltehetően a kis

mintaelemszámból adódó műtermékek, amit a változók eloszlásának vizuális értékelése is alátámasztott.

A testoldalak közti különbségből adódó variancia mind a négy metrikus morfológiai változó esetén nagyobb volt, mint a mérési hibából adódó variancia (2. táblázat).

2. táblázat. A lineáris kevert modell (mixed ANOVA) varianciákat tartalmazó eredménytáblázata: egyedek közötti variancia ($s^2.ind$), egyedeken belüli variancia ($s^2.ind:side$, a nemdirekcionális aszimmetriából származó variancia), reziduális variancia ($s^2.me$, a mérési hibából – ME – eredő variancia), a testoldal-hatás becslése (sideEff) és annak szórása (std.err). ED – szemátmérő, DPNE – orr-szem távolság, BL – bajuszhossz, PecFL – mellúszó hossza

Table 2. Results of the mixed ANOVA. $s^2.ind$ – variance between individuals, $s^2.ind:side$ – variance within individuals (estimation of non-directional variance), $s^2.me$ – residual variance (estimation of measurement error), sideEff – estimation of the body side-effect and its standard error (std.err.). ED – eye diameter, DPNE – distance from posterior nare to eye, BL – barbel length, PecFL – length of pectoral fin.

	$s^2.ind$	$s^2.ind:side$	$s^2.me$	sideEff	std.err.
ED	0.397	0.022	0.006	-0.047	0.014
DPNE	0.245	0.010	0.005	0.028	0.010
BL	1.732	0.117	0.018	0.138	0.032
PecFL	11.350	0.107	0.015	-0.032	0.032

A nemdirekcionális aszimmetriára becsült variancia és a mérési hibára becsült variancia aránya a szemátmérőnél 3.852-nek, az orr-szem távolságnál 2.289-nek, a bajuszhossznál 6.663-nak és a mellúszóhossznál pedig 7.101-nek adódott.

A morfológiai változók (R–L) különbségeinek eloszlása két kivétellel megegyezett vagy nagyobb volt, mint az adatokból becsült normál eloszlás csúcossága ($F2$ függelék). Tehát a vizsgált változókra nem jellemző az antiszimmetria.

2. Fő adatelemzések

2.1. Helyek közötti aszimmetria különbségének vizsgálata

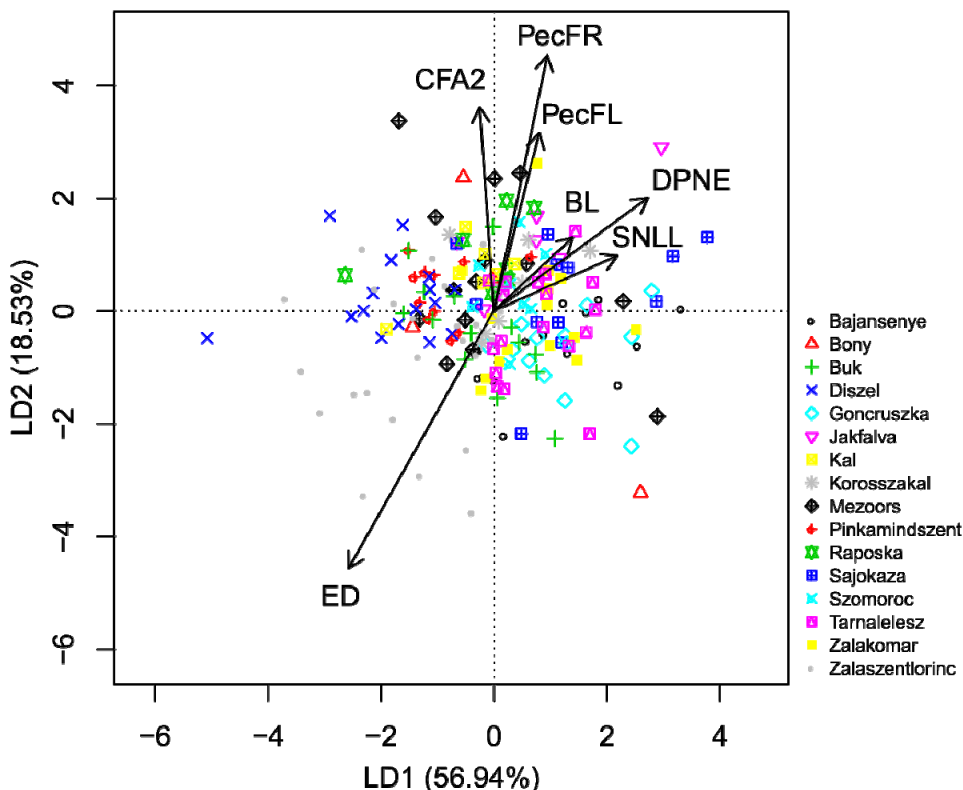
A kompozit index (CFA2) várható értéke kis mértékben, de $\alpha = 0.05$ szinten szignifikánsan különbözött a mintavételi helyek között (ANOVA, $F = 1.737$, $df = 15$ és 224 , $p = 0.045$, $R^2 = 10.4\%$). A mintavételi helyek páronkénti összehasonlítása hat helypár esetén fedett fel $\alpha = 0.01$ szinten szignifikáns különbséget (3. táblázat). E helypárok alapján a CFA2 indexszel mért aszimmetria helyek közti különbségének átlagos értékét és szórását 2.845 ± 0.345 -nek becsültük.

3. táblázat: Tukey-féle posthoc tesztek eredményei a hat szignifikáns helypárra ($\alpha = 0.01$). (Estimate – a helyek átlagos aszimmetria értéke közötti különbség várható értéke, SD – standard deviáció).

Table 3. Results of the Tukey post-hoc tests for the pairs of sampling sites with significantly different fluctuating asymmetry ($\alpha = 0.01$). (Estimate – expected value of the difference between the average asymmetry values of the sampling sites, SD – standard deviation of the difference.)

Pair of sampling sites	Estimate	SD	t-value	p-value
Jákfalva–Bajánsenye	3.37	1.09	3.10	0.002
Raposka–Bajánsenye	2.75	0.92	2.98	0.003
Sajókaza–Bajánsenye	2.65	0.99	2.66	0.008
Jákfalva–Bük	3.18	1.09	2.92	0.003
Raposka–Bük	2.56	0.92	2.78	0.005
Raposka–Göncruszka	2.56	0.97	2.63	0.009

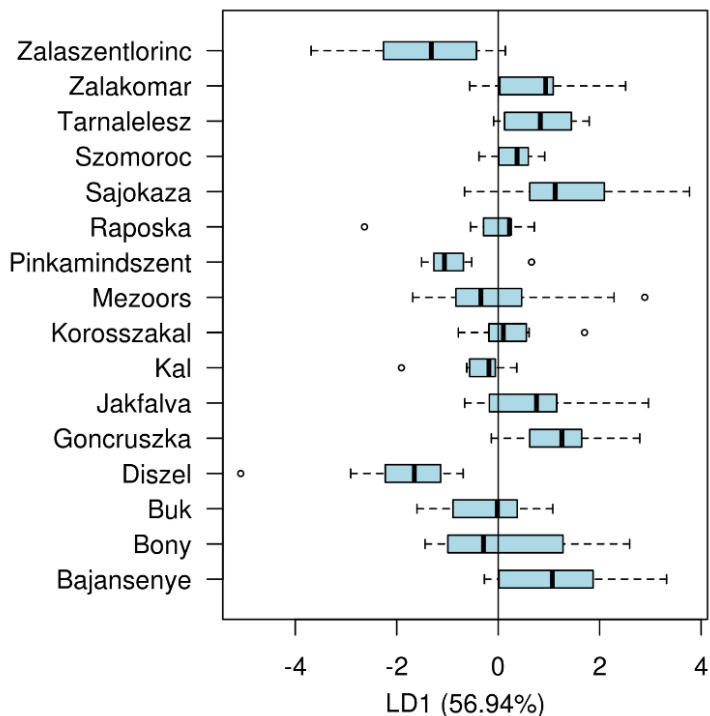
A többváltozós varianciaelemzés eredménye szintén a helyek közti gyenge elkülönülésre utalt (MANOVA, Wilks-féle lambda = 0.226, df = 15, $p < 0.001$). A diszkriminancia elemzésből származtatott első két diszkriminancia tengely együttesen a teljes variancia 75.47%-át magyarázta (2. ábra).



2. ábra. A mintavételi helyek aszimmetria index alapján készített lineáris diszkriminancia analízise (LDA). A szimbólumok az egyedeket jelölik; a szimbólumok típusa az azonos mintavételi helyről származó egyedeket kódolja. A nyilak a morfológiai változókból számított aszimmetria változókat reprezentálják. ED – szemátmérő; DPNE – orr-szem távolság; BL – bajusz hossz; PecFL – mellúszó-hossz; PecFR – mellúszó úszósugarainak száma; SNLL – pikkelyek száma az oldalvonal mentén; CFA2 – kompozit index.

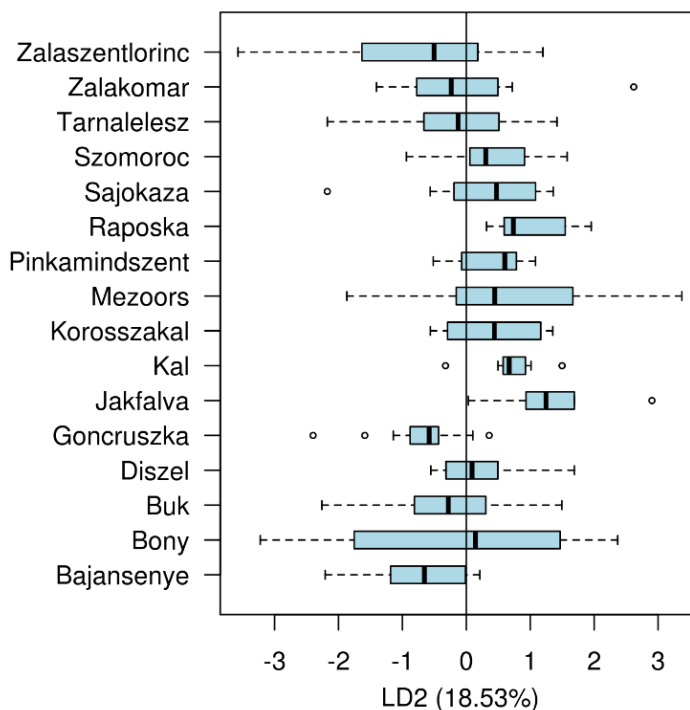
Fig. 2. Linear discriminant analysis of the sampling sites according to the asymmetry indices of the morphometric characters. Symbols stand for the individuals; symbol types classify individuals belonging to a certain sampling site. Arrows represent the asymmetry variables of the morphometric characters. ED – eye diameter; DPNE – distance from posterior nare to eye; BL – barbel length; PecFL – length of pectoral fin; PecFR – number of fin rays in the pectoral fin; SNLL – scale number along the lateral line; CFA2 – composite asymmetry index (see Leung et al. 2000).

A helyek közti elkülönülés az első diszkriminancia tengely (LD1) mentén negatív irányban a szemátmérő szerint, pozitív irányban az orr-szem távolság alapján, míg a második diszkriminancia tengely (LD2) mentén negatív irányban szintén a szemátmérő, pozitív irányban a mellúszó hossza és úszósugárszáma, valamint a kompozit index szerint magyarázható az elkülönülés (4. táblázat). Az LD1 mentén nagy negatív értékekhez Diszel és Zalaszentlőrinc asszociálódott, míg a nagy pozitív értékekhez Bajansenye, Göncruszka, és Sajókaza társult (3. ábra). Az LD2 mentén nagy negatív értékekhez Bajansenye és Zalaszentlőrinc, nagy pozitív értékekhez Jákfalva és Raposka asszociálódott (4. ábra), ami részben összhangban volt CFA2 értékek alapján a post-hoc tesztelt helypárok közti különbségekkel.



3. ábra. Az egyedek aszimmetria jellemzők szerinti eloszlása az LDA elemzés első diszkriminancia tengelye mentén, mintavételi helyek (populációk) szerinti csoportosításban. Negatív irányba a szemátmérőnek (ED), pozitív irányba az orr-szem távolságnak (DPNE) az aszimmetriája növekszik. A dobozdiagramokban levő vastag vonal a mediánt jelöli. Az üres karikák az eloszlás kiugró értékeit reprezentálják. A bajuszok a kiugró értékek nélküli adatok minimumát és maximumát jelzik.

Fig. 3. Distribution of gudgeon individuals according to their asymmetry along the first discriminant axis. Asymmetry of eye diameter (ED) increases to the negative pole, and asymmetry of distance from nare to eye increases to positive pole. The thick vertical line in the boxes represents the median value of the distribution. Circles denote the outliers. Whiskers show the minimum and maximum values of the distribution when the outliers are excluded.



4. ábra. Az egyedek aszimmetria jellemzők szerinti eloszlása az LDA elemzés második diszkriminancia tengelye mentén, mintavételi helyek (populációk) szerinti csoportosításban. Negatív irányba a szemátmérőnek (ED), pozitív irányba a mellúszó hosszának (PecFL), a mellúszó úszósugár számának aszimmetriája, illetve a kompozit indexsel mért aszimmetria növekszik. A dobozdiagramokban levő vastag vonal a mediánt jelöli. Az üres karikák az eloszlás kiugró értékeit reprezentálják. A bajuszok a kiugró értékek nélküli adatok minimumát és maximumát jelzik.

Fig. 4. Distribution of gudgeon individuals according to their asymmetry along the second discriminant axis. Asymmetry of eye diameter (ED) increases to the negative pole, and asymmetry of distance from nare to eye increases to positive pole. The thick vertical line in the boxes represents the median value of the distribution. Circles denote the outliers. Whiskers show the minimum and maximum values of the distribution when the outliers are excluded.

4. táblázat: A morfometriai bélyegekhez tartozó struktúr koefficiensek értékei az első és második diszkriminancia tengelyek tekintetében. (ED – szemátmérő, DPNE – orr-szem távolság, BL – bajuszhossz, PecFL – mellúszó hossza, PecFR – mellúszó úszósugár száma, SNLL – pikkelyek száma az oldalvonal mentén, CFA2 – kompozit index értéke, LD1 – a lineáris diszkriminancia analízis első tengelye, LD2 – a lineáris diszkriminancia analízis második tengelye)

Table 4. Structure coefficients of the morphometric asymmetry variables on linear discriminant axes LD1 and LD2. ED – eye diameter, DPNE – distance from posterior nare to eye, BL – barbel length, PecFL – length of pectoral fin, PecFR – fin ray number of pectoral fin, SNLL – scale number along lateral line, CFA2 – composite asymmetry index (see Leung et al. 2000)

	ED	DPNE	BL	PecFL	PecFR	SNLL	CFA2
LD1	-0.33	0.35	0.18	0.10	0.12	0.28	-0.03
LD2	-0.59	0.26	0.17	0.41	0.58	0.13	0.46

2.2. A tájhasználat és az aszimmetria közötti összefüggés vizsgálata

A kompozit index (CFA2) és a táji változók között $\alpha = 0.05$ szignifikancia szint mellett jelentős lineáris kapcsolat nem volt. Azonban a CFA2 a 250, 500, és 750 méteres pufferzóna esetén egyaránt konzisztens mintázatot mutatott a clc1 (mesterséges felszínek) és clc2 (mezőgazdasági felszínek) változókkal: előbbivel gyenge, de nem szignifikáns pozitív, utóbbival gyenge, de nem szignifikáns negatív kapcsolat mutatkozott (5. táblázat).

5. táblázat. A táji változók és az aszimmetria indexek átlagértéke közötti Pearson-féle korrelációvizsgálat korrelációs koefficiensei (r) és p -értékei (p -value) (egyváltozós megközelítés). (ED – szemátmérő, DPNE – orrszem távolság, BL – bajuszhossz, PecFL – mellúszó hossza, UI – urbanizációs index, clc1–2 – a CORINE felszínborítási változók 250, 500 és 750 méteres sugarú körhöz, LUI – Land use index 250, 500 és 750 méteres sugarú körhöz)

Table 5. Correlation between the land use variables and fluctuating asymmetry index of the studied metric variables; (ED – eye diameter; DPNE – distance from posterior nare to eye; BL – barbel length; PecFL – length of pectoral fin, UI – urbanization index (see Czúni et al. 2012), LUI – land use index, clc1–2 – values of CORINE land cover variables; r – Pearson correlation coefficient, p -value – significant value)

	ED		DPNE		BL		PecFL	
	r	p -value	r	p -value	r	p -value	r	p -value
UI	0.29	0.28	-0.53	0.04	-0.22	0.41	-0.01	0.96
clc1.250m	1.19	0.48	-0.21	0.44	-0.03	0.93	0.17	0.53
clc2.250m	-0.25	0.36	0.41	0.12	-0.25	0.34	-0.05	0.85
LUI.250m	0.06	0.83	0.06	0.83	-0.25	0.35	0.19	0.48
clc1.500m	0.19	0.49	-0.25	0.35	0.05	0.86	0.15	0.59
clc2.500m	-0.24	0.38	0.43	0.09	-0.41	0.12	0.03	0.92
LUI.500m	0.05	0.87	0.02	0.95	-0.24	0.37	0.19	0.47
clc1.750m	0.22	0.42	-0.19	0.49	0.01	0.98	0.18	0.50
clc2.750m	-0.31	0.25	0.40	0.13	-0.39	0.14	0.14	0.60
LUI.750m	-0.02	0.93	0.10	0.72	-0.25	0.35	0.25	0.36

Az LDA elemzésből származtatott diszkriminancia tengelyek közül az egyedül az LD1 és az urbanizációs index (UI) között volt gyenge, trend jellegű, marginálisan szignifikáns ($p = 0.09$) kapcsolat (2. ábra, 3. ábra, 6. táblázat).

6. táblázat. A táji változók és a LDA származtatott változók (LD1 és LD2) közötti Pearson-féle korrelációvizsgálat korrelációs koefficiensei (r) és p -értékei (p -value) (többváltozós megközelítés). (UI – urbanizációs index, clc1–2 – a CORINE felszínborítási változók 250, 500 és 750 méteres sugarú körhöz, LUI – Land use index 250, 500 és 750 méteres sugarú körhöz)

Table 6. Correlation between the land use variables and LD1–2 variables. UI – urbanization index (see Czúni et al. 2012, clc1–2 – values of CORINE land cover variables, LUI – land use index; r – Pearson correlation coefficient, p -value – significant value)

	LD1		LD2	
	r	p -value	r	p -value
UI	-0.44	0.09	-0.09	0.73
clc1.250m	-0.17	0.54	0.04	0.90
clc2.250m	0.19	0.47	0.01	0.98
LUI.250m	-0.06	0.81	0.06	0.84
clc1.500m	-0.19	0.48	0.07	0.80
clc2.500m	0.18	0.51	-0.01	0.97
LUI.500m	-0.10	0.72	0.08	0.77
clc1.750m	-0.04	0.88	-0.03	0.93
clc2.750m	0.08	0.76	0.12	0.69
LUI.750m	0.02	0.94	0.06	0.82

Értékelés

Kutatásunkban fenékjáró küllő populációkban feltártuk és összehasonlítottuk a morfológiai aszimmetria jellemzőket, továbbá megvizsgáltuk a populációk fluktuáló aszimmetriája és a lelőhely körüli vízgyűjtő tájhasználat közötti összefüggést. Ismereteink szerint korábban a tájhasználat és a pataki halak fluktuáló aszimmetriája közötti összefüggés feltárására irányuló vizsgálatot még nem végeztek. Patakökológiai szempontból vizsgálatunkban újszerű módszertani megközelítésnek mondható az eredetileg madarak viselkedésokológiai kutatásához kifejlesztett urbanizációs index (Bókony et al. 2012) alkalmazása. Tapasztalatunk szerint az urbanizációs index – a gyakran erre célra használt CORINE adatbázissal szemben, avagy azzal kiegészítve – hatékony eszköz lehet a gázolható kisvízfolyások tájökológiai kutatásában, azonban az e téren való alkalmazhatóságát a program jövőben flexibilisebb felhasználási lehetőségei (a vizsgálati terület alakjának és területének felhasználó általi megválasztása) nagymértékben segíthetnék.

Eredményeink szerint a vizsgált változókra vonatkozóan a küllőpopulációkban a nemdirekcionális aszimmetria, azon belül a fluktuáló aszimmetria lelhető fel. A populációkra jellemző fluktuáló aszimmetria mértéke populációnként változhat. A tapasztalt elkülönülésben elsősorban az orr–szem távolság és a szemátmérő aszimmetriájának volt szerepe, a mellúszó hossza és az úszósugar számának aszimmetriája kisebb mértékben járult ehhez hozzá. Az eredményekben tapasztalt gyenge elkülönülés oka feltehetően a viszonylag alacsony mintaelemszámából adódhatott.

Meglátásunk szerint a tájhasználati jellemzők és a fluktuáló aszimmetria kapcsolatának megbízhatóbb jellemzése ugyancsak nagyobb mintaelemszámot igényelt volna. Az általunk használt viszonylag kis mintanagyság mellett is találtunk azonban kapcsolatot a FA és a lelőhely körüli vízgyűjtő urbanizáltsági foka között. Azonban a jelenleg feltárt összefüggés némileg ellentmondásos: az urbanizáltabb, kevésbé természetközeli élőhelyeken a szemátmérő FA-jának mértéke nagyobb, az orr–szem távolság FA-ja kisebb, mint a kevésbé urbanizált, természetközeli élőhelyeken, ahol a szemátmérő FA-jának mértéke alacsony, ugyanakkor magas az orr–szem távolság FA-ja. Feltételezésünk szerint a tapasztalt ellentmondás oka lehet, hogy a populációk FA-ját a táji változókon kívüli más, általunk nem vizsgált változók (pl. vízkémiai jellemzők) is befolyásolhatják.

A patakok vízgyűjtőjének emberi módosítottága környezeti stresszhatásokon keresztül befolyásolhatja a patakokban élő küllőpopulációk életképességét, amely a populációk fluktuáló aszimmetriájának növekedését eredményezheti. Ez az összefüggés azonban a hazai viszonyok esetén meglehetősen gyenge mértékűnek mutatkozott. További stresszre utaló környezeti változók bevonásával, és megnövelt mintanagysággal a vizsgálat folytatása mélyebb betekintést hozhat a környezeti stressz és a fluktuáló aszimmetria viszonyának megértésében.

Köszönetnyilvánítás

Az MTA ÖK BLI munkatársainak a vizsgált halak és a méréseikhez szükséges feltételek, eszközök rendelkezésre bocsátásáért, Dr. Seress Gábornak és Lipovits Ágnesnek az urbanizációs index értékek meghatározásában és a szoftver futtatásában nyújtott segítségükért mondunk köszönetet.

Irodalom

- Allan, J.D. (2004): Landscapes and riverscapes: The influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 257–284.
- Allan, J.D., Flecker, A.S. (1993): Biodiversity conservation in running waters: Identifying the major factors that threaten destruction of riverine species and ecosystems. *BioScience* 43/1: 32–43.
- Almeida, D., Almodóvar, A., Nicola, G.G., Elvira, B. (2008): Fluctuating asymmetry, abnormalities and parasitism as indicators of environmental stress in cultured stocks of goldfish and carp. *Aquaculture* 279: 120–125.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015): Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67/1: 1–48.
- Benda, L., Poff, N.L., Miller, D., Dunne, T., Reeves, G., Pess, G., Pollock, M. (2004): The network dynamics hypothesis: How channel networks structure riverine habitats. *BioScience* 54/5: 413–427.

- Birk, S., Hering, D. (2009): A new procedure for comparing class boundaries of biological assessment methods: A case study from the Danube Basin. *Ecological Indicators* 9/3: 528–539.
- Bókonyi, V., Seress, G., Nagy, Sz., Lendvai, Á.Z., Liker, A. (2012): Multiple indices of body condition reveal no negative effect of urbanization in adult house sparrows. *Landscape and Urban Planning* 104/1: 75–84.
- Böhmer, J., Rawer-Jost, C., Zenker, A., Meier, C., Feld, C.K., Biss, R., Hering, D. (2004): Assessing streams in Germany with benthic invertebrates: Development of a multimetric invertebrate based assessment system. *Limnologica – Ecology and Management of Inland Waters* 34/4: 416–432.
- Campbell Grant, E.H., Lowe, W.H. Fagan, W.F. (2007): Living in the branches: Population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters* 10/2: 165–175.
- Czúni, L., Lipovits, Á., Seress, G. (2012): Estimation of urbanization using visual features of satellite images. *Multidisciplinary Research on Geographical Information in Europe and Beyond, Proceedings of the AGILE 2012 International Conference on Geographic Information Science* pp. 233–238. https://agile-online.org/conference_paper/cds/agile_2012/proceedings/papers/paper_czuni_estimation_of_urbanization_using_visual_features_of_satellite_images_2012.pdf [Letöltve: 2017.04.21.]
- Donohue, I., McGarrigle, M.L., Mills, P. (2006): Linking catchment characteristics and water chemistry with the ecological status of Irish rivers. *Water research* 40: 91–98.
- Eterovick, P.C., Bar, L.F.F., Souza, J.B., Castro, J.F.M., Leite, F.S.F., Alford, R.A. (2015): Testing the relationship between human occupancy in the landscape and tadpole developmental stress. *PlosONE* 10(3): e0120172.
- Fagan, W.F., Campbell Grant, E.H., Lynch, H.J., Unmack, P.J. (2009) Riverine landscapes: ecology for an alternative geometry. p. 85–100. In: Cantrell, S., Cosner, C., Ruan, S.: *Spatial Ecology*. Chapman and Hall/CRC
- Garrido, M., Pérez-Mellado, V. (2014): Assessing factors involved in determining fluctuating asymmetry in four insular populations of the Balearic lizard *Podarcis lilfordi*. *Salamandra* 50/3: 147–154.
- Gosses, M.W. (2002): The effects of habitat fragmentation on fish developmental stability. MSC thesis, Eastern Illinois University, Charleston, Illinois, USA <http://thekeep.eiu.edu/theses/1511> [Letöltve: 2017.04.21.]
- Graham, J.H., Raz, S., Hel-Or, H., Nevo, E. (2010): Fluctuating asymmetry: Methods, theory, and applications. *Symmetry* 2/2: 466–540.
- Harka Á., Sallai Z. (2004): *Magyarország halfaunája. Képes határozó és elterjedési tájékoztató*. Nimfea Természetvédelmi Egyesület, Szarvas, pp. 269.
- Hata, H., Yasugi, M., Takeuchi, Y., Takahashi, S., Hori, M. (2013): Measuring and evaluating morphological asymmetry in fish: distinct lateral dimorphism in the jaws of scale-eating cichlids. *Ecology and Evolution* 3/14: 4641–4647.
- Hetcher, R.P., Moodie, P.F., Moodie, G.E.E. (2000): Pectoral fin asymmetry, dimorphism and fecundity in the brook stickleback. *Culaea inconstans*. *Behaviour* 137/7: 999–1009.
- Komsta, L., Novomestky, F. (2015): Moments, cumulants, skewness, kurtosis and related tests. R package version 0.14. <https://CRAN.R-project.org/package=moments>
- Kottelat, M., Freyhof, J. (2007): Handbook of European freshwater fishes. *Maurice Kottelat (privately published)*. pp. 646.
- Leary, R.F., Allendorf, F.W. (1989): Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: Implications for conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 4/7: 214–217.
- Leung, B., Forbes, M.R., Houle, D. (2000): Fluctuating Asymmetry as a bioindicator of stress: Comparing efficacy of analyses involving multiple traits. *The American Naturalist* 155/1: 101–115.
- Minns, C.K. (1995): Allometry of home range size in lake and river fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52/7: 1499–1508.
- Maroda Á., Takács P., Sály P. (2016): Kisméretű halak manuális és szoftveres morfometriai mérési pontossága. *Hidrológiai Közöny* 96: 56–58.
- Palmer, R., Strobeck, C. (1986): Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 391–421.
- Palmer, R. (1994): Fluctuating asymmetry analyses: A primer. p. 335–364. In: Markow, T.A. (ed.): *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications*.
- Palmer, R. & Strobeck, C. (2003): Fluctuating asymmetry analyses revisited. p. 279–319 In: Polak, M.: *Developmental Instability (DI): Causes and Consequences*.
- Pecínková, M., Vollestad, L.A., Koubková, B., Huml, J., Jurajda, P., Gelnar, M. (2007): The relationship between developmental instability of gudgeon *Gobio gobio* and abundance or morphology of its ectoparasite *Paradiplozoon homoion* (Monogenea). *Journal of Fish Biology* 71/5: 1358–1370.
- Pusey, B.J., Arthington, A.H. (2003): Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: a review. *Marine and Freshwater Research* 54/1: 1–16.
- O'Brien, S.J. (1994): A role for molecular genetics in biological conservation. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91/3: 5748–5755.
- Oksanen, J., F., Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs E., Wagner, H. (2016). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-1. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

- Podani J. (1997): *Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe*. Scientia Kiadó, Budapest, pp. 412.
- Poff, N.L., Allan, D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E., Stromberg, J.C. (1997): The natural flow regime. A paradigm for river conservation and restoration. *BioScience* 47/11: 769–784.
- QGIS Development Team (2016): *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://www.qgis.org/>
- R CORE TEAM (2015): *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Raz, S., Graham, J.H., Hel-Or, H., Pavlíček, T., Nevo, E. (2011): Developmental instability of vascular plants in contrasting microclimates at 'Evolution Canyon'. *Biological Journal of the Linnean Society* 102/4: 786–797.
- Seres G., Lipovits Á., Czúni L. (2014): Quantifying the urban gradient: A practical method for broad measurements. *Landscape and Urban Planning* 131: 42–50.
- Sheridan, L., Pomiakowski, A. (1997) Fluctuating asymmetry, spot asymmetry and inbreeding depression in the sexual coloration of male guppy fish. *Heredity* 79/5: 515–523.
- Steenmans, C., Büttner, G. (2006): Mapping land cover of Europe for 2006 under GMES. p. 202–207 In: Braun, M. (ed.): *Proceedings of the 2nd Workshop of the EARSeL SIG on Land Use and Land Cover*. The European Association of Remote Sensing Laboratories and the Center for Remote Sensing of Land Surfaces at the Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.
- Takács, P., Bihari, P., Erős, T., Specziár, A., Bíró, P., Csoma, E. (2014): Genetic heterogeneity reveals on-going speciation and cryptic taxonomic diversity of stream-dwelling gudgeons (Teleostei, Cyprinidae) in the Middle Danubian hydrosystem (Hungary). *PLOS ONE* 9/5: e97278.
- Takács, P., Erő T., Specziár A., Sály P., Vitál Z., Ferencz Á., Szabolcsi Z., Molnár T., Csoma E., Bíró P. (2015): A lápi póc (*Umbra krameri*) magyarországi állományainak populációgenetikai vizsgálata. *Pisces Hungarici* 9: 5–17.
- Trawinski, B., Smetek, M., Telec, Z., Lasota, T. (2012): Nonparametric statistical analysis for multiple comparison of machine learning regression algorithms. *International Journal of Applied Mathematics and Computer Science* 22/4: 867–881.
- Tomkins, J.L., Kotiaho, J.S. (2002): Fluctuating Asymmetry. *Encyclopedia of Life Sciences*. DOI: 10.1038/npg.els.0003741
- Van Valen L. (1962): A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16/2: 125–142.

Authors:

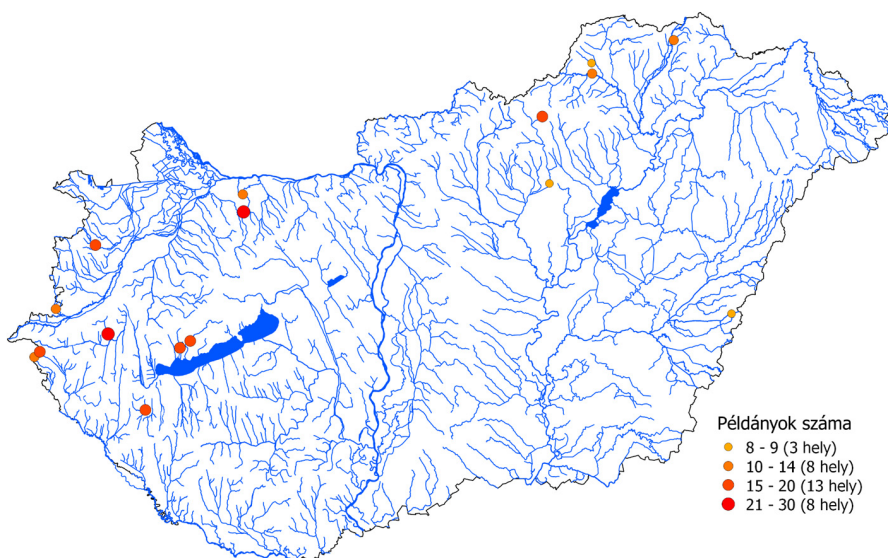
Ágnes MARODA, Péter TAKÁCS, Péter SÁLY (psaly@gamma.ttk.pte.hu)

Függelékek

F1

A mintavételi helyek (vizsgált populációk, $n = 16$) elhelyezkedése Magyarország területén. A szimbólumok mérete és színintenzitása a lokális mintanagysággal, azaz a vizsgált külőegyedek számával arányos.

Location of sampling sites (i.e. studied populations, $n = 16$) within Hungary. Size and color intensity of the symbols are proportional to the number of fish individuals caught per sample site (see legend).



A mintavételi helyhez legközelebb eső település neve, a mintázott vízfolyás, a mintavételi pont geokoordinátái és a fogott egyedek száma (n).

Name of settlements positioning next to the sample sites, name of the sampled streams, geocoordinates of the sample sites (in HD72 reference system), and number of the caught individuals (n).

Site name	Stream name	EOV_Y	EOV_X	n
Bajánsenye	Kerka	445114	66370	16
Böny	Chuhai-bakony-ér	562326	257537	11
Bük	Répcse patak	477215	228161	16
Diszel	Egervíz	531961	172629	20
Göncruszka	Gönci-patak	811112	346863	13
Jákfalva	Szuha-patak	763669	333549	9
Kál	Tarna	739326	263837	9
Körösszakál	Sebes-Körös	844512	188441	8
Mezőörs	Cuhai-bakony-ér	562757	247378	26
Pinkamindszent	Pinka	454383	191167	12

Site name	Stream name	EOV_Y	EOV_X	n
Raposka	Tapoka-patak	526022	168633	16
Sajókaza	Sajó	764021	327478	12
Szomoróc	Kerca	441957	163320	10
Tarnalelesz	Leleszi-patak	735256	302609	20
Zalakomár	Kiskomáromi-csatorna	506079	132677	20
Zalaszentlőrinc	Sárvíz	484528	176683	24

F2

Az egyes morfometriai változók szempontjából a jobb és bal oldal közötti különbségek eloszlásának leíró statisztikái. Elektronikus formában elérhető a *Pisces Hungarici* honlapján:

http://haltanitarsasag.hu/ph11/Maroda_et.al_Pisces.Hungarici_2017_F2.pdf

F3

A táji változók (CORINE felszínborítási változók, urbanizációs index, tájhasználati index) értékei a mintavételi helyeken. Elektronikus formában elérhető a *Pisces Hungarici* honlapján:

http://haltanitarsasag.hu/ph11/Maroda_et.al_Pisces.Hungarici_2017_F3.pdf

F4

A morfológiai változók jobb és bal oldali értékeiből képzett különbségek (R–L) eloszlásának a ferdeségét tesztelő t-próbák eredményei. Elektronikus formában elérhető a *Pisces Hungarici* honlapján:

http://haltanitarsasag.hu/ph11/Maroda_et.al_Pisces.Hungarici_2017_F4.pdf