



Szent István Egyetem

**A PIKKELYALAK VIZSGÁLATA HALAKON GEOMETRIAI
MORFOMETRIAI MÓDSZEREKKEL**

Staszny Ádám

Gödöllő

2016

A Doktori iskola

Megnevezése: Állattenyésztés-tudományi Doktori Iskola

tudományága: Állattenyésztés-tudomány

vezetője: Dr. Mézes Miklós

tanszékvezető, egyetemi tanár, az MTA levelező tagja

SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar,

Állattudományi alapok Intézet, Takarmányozástani Tanszék

Témavezető: Dr. Urbányi Béla

tanszékvezető, egyetemi tanár, az MTA doktora

SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar,

Akvakultúra és Környezetbiztonsági Intézet,

Halgazdálkodási Tanszék

Társtémavezető: Dr. Paulovits Gábor

tudományos főmunkatárs

MTA, Ökológiai Kutatóközpont, Balatoni Limnológiai Intézet

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

.....
A társtémavezető jóváhagyása

Tartalom

1.	BEVEZETÉS	6
1.1.	A morfometria jelentősége régen és napjainkban.....	6
1.2.	Célkitűzések.....	8
2.	IRODALMI ÁTTEKINTÉS	9
2.1.	A morfometria, mint tudomány fejlődéstörténeti áttekintése	9
2.1.1.	Az alak, mint a vizsgálatok tárgya	10
2.1.2.	A hagyományos morfometria – a kezdetek.....	10
2.1.3.	A geometriai morfometria kezdeti lépései	14
2.2.	A mérőpont-alapú geometriai morfometria elméleti háttere	18
2.2.1.	Mi az alak?	19
2.2.2.	A mérőpontok.....	20
2.2.3.	A centroid – mi a méret a geometriai morfometriában?	22
2.2.4.	Kezdeti transzformációk (áthelyezés, forgatás, méretezés)	24
2.2.5.	Méret-standardizálás	30
2.2.6.	Ábrázolás és különleges eljárások a mérőpont alapú geometriai morfometriában	32
2.3.	Példák a geometriai morfometria alkalmazási területeiről	34
2.3.1.	A geometriai morfometria alkalmazása halakon.....	35
2.4.	A pikkely anatómiája.....	37
2.4.1.	A pikkelyek funkciója	37
2.4.2.	A pikkelyek típusai.....	38
2.5.	A pikkelyek fejlődésbiológiája	40
3.	ANYAG ÉS MÓDSZER	41
3.1.	Mintavételi helyek	41
3.1.1.	Balaton.....	41
3.1.2.	Kis-Balaton Vízvédelmi Rendszer	42
3.1.3.	Hévízi-tó	42
3.1.4.	Nagyberek	43
3.1.5.	Duna	43
3.1.6.	Kemecsei halastórendszer	43
3.2.	Általános módszertani elemek.....	44
3.2.1.	Pikkely-mintavétel.....	44
3.2.2.	Pikkelyek preparálása és digitalizálása	44
3.2.3.	Mérőpontok felvétele	45
3.2.4.	Alapműveletek és statisztikai elemzés	46
3.3.	Halfajok elkülöníthetőségének vizsgálata	47
3.4.	Populációk elkülöníthetőségének vizsgálata pikkelyalak alapján	49

3.4.1.	Ezüstkárász	49
3.4.2.	Ponty.....	50
3.4.3.	Bodorka	50
3.4.4.	Sügér.....	50
3.5.	Genetikai különbségek hatása a pikkelyalakra	50
3.6.	A környezeti különbségek hatása a pikkelyalakra.....	51
3.7.	Az ivar hatása a pikkelyalakra	52
3.8.	A kor hatása a pikkelyalakra.....	53
4.	EREDMÉNYEK	54
4.1.	Halfajok elkülöníthetőségének vizsgálata	54
4.2.	Populációk elkülöníthetőségének lehetősége pikkelyalak alapján	58
4.2.1.	Ezüstkárász	58
4.2.2.	Ponty.....	61
4.2.3.	Bodorka	64
4.2.4.	Sügér.....	66
4.3.	Genetikai különbségek hatása a pikkelyalakra	67
4.4.	A környezeti különbségek hatása a pikkelyalakra.....	68
4.5.	Az ivar hatása a pikkelyalakra	71
4.5.1.	Zebradánió.....	71
4.5.2.	Ezüstkárász	74
4.6.	A kor hatása a pikkelyalakra.....	76
5.	KÖVETKEZTETÉSEK	79
5.1.	Halfajok elkülönítésének vizsgálata pikkelyalak alapján	79
5.2.	Halpopulációk elkülönítésének vizsgálata pikkelyalak alapján	80
5.3.	Genetikai különbségek hatása a pikkelyalakra	83
5.4.	A környezeti különbségek hatása a pikkelyalakra.....	84
5.5.	Az ivar hatása a pikkelyalakra	85
5.6.	A kor hatása a pikkelyalakra.....	86
5.7.	Általános következtetések	87
5.8.	Javaslatok.....	88
6.	ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK	89
7.	ÖSSZEFOGLALÁS.....	90
8.	SUMMARY	92
9.	IRODALOMJEGYZÉK (1. számú melléklet)	94
10.	MELLÉKLETEK	107
	M2. AZ 1. ÁBRA RÖVIDÍTÉSEINEK LISTÁJA	107
	M3. A VIZSGÁLAT SORÁN FELHASZNÁLT 13 HALFAJ CITOKRÓM- OXIDÁZ (COI) SZEKVENCIÁJA.....	109

M4. 13 HALFAJ PIKKELYALAKJÁNAK VIZSGÁLATA	114
M5. NÉGY HALFAJ PIKKELYALAKJÁNAK VIZSGÁLATA	116
M6. EZÜSTKÁRÁSZ POPULÁCIÓK PIKKELYALAKJÁNAK VIZSGÁLATA	117
M7. PONTY POPULÁCIÓK PIKKELYALAKJÁNAK VIZSGÁLATA	118
M8. BODORKA POPULÁCIÓK PIKKELYALAKJÁNAK VIZSGÁLATA....	119
M9. SÜGÉR POPULÁCIÓK PIKKELYALAKJÁNAK VIZSGÁLATA.....	120
M10. TÁPLÁLÉK-MENNYISÉG HATÁSÁNAK GEOMETRIAI MORFOMETRIAI VIZSGÁLATA ZEBRADÁNIÓ PIKKELYEN.....	121
M11. KOR HATÁSÁNAK VIZSGÁLATA A PIKKELYALAKRA EZÜSTKÁRÁSZ PIKKELYEN	124
11. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	126

1. BEVEZETÉS

1.1. A morfometria jelentősége régen és napjainkban

Az alak és annak leírása elválaszthatatlan része az emberi létnek. Mind a tárgyakat, mind pedig az élőlényeket alakjuk alapján osztályozzuk (általában kiegészítve a mérettel és a színnel). Ha csak arra gondolunk, hogyan írjuk le szavakkal pl. a széket, a nyulat, vagy milyen leírást kapunk a Kék Fényben a feltételezett bűnelkövetőről, mindegyik esetben az alakot leíró jellemzők felsorolása juthat először az eszünkbe. Ahhoz, hogy eligazodjunk a világban, szükségünk van a körülöttünk lévő dolgok osztályozására, melyet alapvetően a megtapasztalt világról kialakított képünkhöz való viszonyítással tudunk megtenni. Ez az osztályozási szükséglet természetesen megjelenik valamennyi tudományágban, így a biológiában is. Az élőlények csoportosítása is alapvetően a morfometria – azaz az alaktan – tudományával vált lehetségessé, sőt a kezdetekben, a fenetikus osztályozás során, kizárólagos alapja volt a biológiai rendszertannak. Bár ezt mára szinte teljesen felváltotta az elsősorban genetikai vizsgálatokra alapozott kladisztika (a filogenetikus rendszertan modern módszertana), a morfometria továbbra is rendkívül fontos a rendszertani vizsgálatok során, hiszen a terepi munkák során elengedhetetlen a fajok határozásához.

Mivel a fenotípus – ezen belül az alak is – a genetikai háttér, a környezeti hatások, illetve a kettő interakciójából (kovariancia) jön létre, az alaktani változásokból a környezeti hatásokra is következtethetünk. Számos biológiai folyamat okozhat eltérést az egyed vagy egyes testrészeinek alakjában, mint például a betegségek, az ontogenetika (egyedfejlődés), a helyi környezethez történő alkalmazkodás, vagy a hosszú távú evolúciós változások.

Míg régen a morfometria volt az élőlények osztályozásának szinte egyetlen módja, manapság, a genetikai markereken alapuló módszerek fejlődésével sem veszített jelentőségéből. Ez a tudományág is jelentős változáson és fejlődésen ment keresztül, így az alapvető kérdéseknél lényegesen kifinomultabb és részletesebb kérdésekre képes megadni a választ. Példaként említhető, hogy a skizofréniás megbetegedésben szenvedők arca elkülöníthető egészséges társaikétól a modern morfometriai módszerek segítségével (HENRIKSSON et al. 2006).

Halak esetén is számos tanulmány alkalmazza a morfometria legújabb irányának (mérőpont alapú geometriai morfometria) módszereit, legtöbb esetben – ahogy a

tradicionális morfometria esetén is – a hal testalakjának elemzésére. Ez azonban olyan mértékű stresszt okoz az egyed számára, amitől az a legtöbb esetben elpusztul. Ezért fordultak a kutatók, nagyjából 10 évvel ezelőtt, olyan struktúrák irányába, amelyek eléggé variábilisak a populáció-szintű elkülönítéshez és gyűjtésük nem okoz maradandó károsodást az egyed számára. Halak esetén ezeknek a kritériumoknak a pikkely felel meg a leginkább, mivel az eltávolítása nem okoz sokkal nagyobb stresszt az állat számára, mint maga a megfogás, ezenkívül ez a struktúra könnyen és gyorsan képes regenerálódni (BEREITER-HAHN és ZYLBERBERG 1993). Mivel a pikkelyt más populáció-dinamikai vizsgálatokra már régóta, széles körben használják (korbecslés, növekedés-vizsgálatok), így mintavételére sok esetben amúgy is sor kerül. Több tanulmány is foglalkozott a pikkelyalak vizsgálatával. Sikeresen különítettek el a tengeripér-félék (*Mugilidae*) családjába tartozó négy fajt, valamint ezek populációit (IBÁÑEZ et al. 2007). Körvonal-analízis segítségével el tudták különíteni az északi süllő (*Sander vitreus* MITCHILL 1818) ívási csoportjait a Winnipeg-tóban (WATKINSON és GILLIS 2005) és a nyúldomolykó egy francia alfajának (*Leuciscus leuciscus burdigalensis* VALENCIENNES 1844) állományait (POULET et al. 2005), valamint hagyományos (hossz- és szögméréseken alapuló) és mérőpont-alapú módszerekkel különítettek el populációkat a Hudson-folyóban élő csíkos sügerek (*Morone saxatilis* WALBAUM 1792) között pikkelyalakjuk alapján (RICHARDS és ESTEVES 1997a). Ezek a vizsgálatok szűk lokalitáson és kevés háttérváltozót vizsgálva készültek.

A tanulmányok többsége a populációk vagy állományok elkülöníthetőségére koncentrál, nem vizsgálva a fajokat abból a szempontból, hogy pikkelyalakjuk mutat-e összefüggést rendszertani helyzetükkel. Bár a legtöbb pikkely-morfometriával foglalkozó tanulmány erős genetikai meghatározottsággal magyarázza a populációk közötti pikkelyalak különbségeket, a környezeti változók vizsgálata nélkül ez csupán feltételezés. Ezért feltétlenül szükséges megvizsgálni, hogy a pikkelyalak valóban erős genetikai meghatározottság alatt áll-e. Valószínűsíthető, hogy – hasonlóan más fenotípusos bélyegekhöz – a genetikai háttér és a környezeti hatások interakciója alakítja ki. Mivel a korábbi vizsgálatok a sikeres elkülönítés szintjén nagyon ritkán mutatnak túl, munkám során fontosnak tartottam feltárni a pikkelyalak vizsgálatokban rejlő további lehetőségeket, valamint a variabilitás háttérében meghúzódó tényezőket.

1.2.Célkitűzések

1. Magyarországon élő halfajok pikkelyalakjának összehasonlítása, a fajok elkülöníthetőségének vizsgálata, valamint a pikkelyalakjuk alapján kialakuló csoportokba rendeződésük összehasonlítása a filogenetikai kapcsolataikkal. Elkülöníthetők-e a halfajok pikkelyalakjuk alapján és van-e kapcsolat az egyes fajok pikkelyalakjának hasonlósága és a rokonsági kapcsolataik között?
2. Négy édesvízi halfaj (ezüstkárász *Carassius gibelio* BLOCH 1782, ponty *Cyprinus carpio* L. 1758, bodorka *Rutilus rutilus* L. 1758, sügér *Perca fluviatilis* L. 1758) populációinak pikkelyalak alapján történő elkülöníthetőségének vizsgálata. Alkalmas-e a pikkelyalak a halfajok populációinak elkülönítésére?
3. Laborkísérletben megvizsgáltam, hogy a pikkelyalakot befolyásolják-e a fajon belüli genetikai különbségek. Szerepet játszik-e a genetikai háttér a populációk pikkelyalakban tapasztalható különbségei között?
4. Laborkísérlet a táplálékellátottság, mint környezeti hatás pikkelyalakra gyakorolt hatásának vizsgálatára zebradánió (*Danio rerio* HAMILTON 1822). A környezeti különbségek megmutatkoznak-e a pikkelyalakban?
5. Az ivari dimorfizmus megjelenésének vizsgálata a pikkelyalakon zebradánió és ezüstkárász esetén. Megfigyelhető-e az ivari dimorfizmus a pikkelyalakban? Befolyásolja-e a mintában szereplő egyedek ivararánya a kapott eredményt?
6. Az egyedfejlődés pikkelyalakra gyakorolt hatásának vizsgálata ezüstkárászon. Tetten érhető-e az egyedfejlődés a pikkelyalakban? Befolyásolhatja-e a mintákban szereplő egyedek koreloszlása az eredményt?

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A morfometria, mint tudomány fejlődéstörténeti áttekintése

A morfometria az alak (morphe) mérése (metron), számszerűsített leírása, elemzése és bemutatása, amit a statisztika részterületként tartanak számon (MITTEROECKER és GUNZ 2009). Olyan erősen összekapcsolódik a statisztika fejlődésével, hogy egyes alapvető, széles körben használt statisztikai módszerek, vagy elméletek bevezetése is morfometriai példákon keresztül történt. Ilyen például a korrelációs koefficiens (PEARSON 1895), amit Frances Galton vezetett be és alkalmazott elsőként embereken végzett morfometriai vizsgálatokban. Ezen kívül az ő nevéhez fűződik a később kétpontos alak koordinátáknak (ún. Bookstein-féle alak koordináták) nevezett alak-számszerűsítési módszer is (MITTEROECKER és GUNZ 2009).

Az élőlények anatómiai tulajdonságainak összehasonlítása évszázadokon keresztül központi szerepet játszott a biológiai vizsgálatokban. A rendszertani munkák és az élőlények közötti különbségek megértése történelmileg a morfometriai alak leírásán alapult (ADAMS et al. 2004). A 20. század első felében, a statisztika tárháza, olyan, napjainkig meghatározó módszerekkel gazdagodott, mint a varianciaanalízis (FISHER 1935) vagy a főkomponens-analízis (PCA) (HOTELLING 1933, PERSON 1901). Ezzel párhuzamosan a biológia is a leíró tudományból a mennyiségi tudomány irányába indult, amit a morfometria is követett (BOOKSTEIN 1998), és kialakult az ún. „többváltozós morfometria” (MITTEROECKER és GUNZ 2009).

Az olyan modern technikáknak köszönhetően, mint például a molekuláris markerek használata, a morfometria bizonyos területeken veszített központi szerepéből, azonban a módszertanában bekövetkezett forradalmi változásoknak köszönhetően (ROHLF és MARCUS 1993) egyre kifinomultabb kérdésekre képes választ adni a legkülönbözőbb tudományterületeken. A genetikai vizsgálatok széleskörű elterjedésével szerepe a rendszertanban jelentősen lecsökkent, azonban manapság sem képzelhető el egy faj leírása morfológiai jellemzés nélkül (CHAKRABARTY et al. 2010, DOADRIO et al. 2002, GUNTER et al. 2010). Ezen kívül olyan tudományterületek eszköztárában is eredményesen használják, mint az evolúcióbiológia (KERSCHBAUMER et al. 2014, KLINGENBERG et al. 2012), paleontológia (GERBER et al. 2007, GUNZ és HARVATI 2007), az invázióbiológia

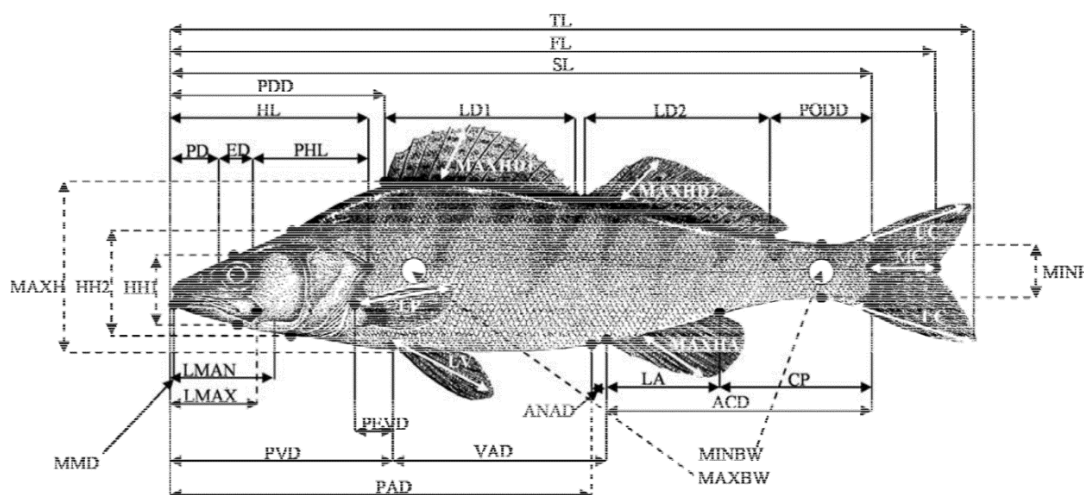
(NOVOMESKÁ et al. 2013, NOVOMESKÁ et al. 2010), vagy a humán orvostudomány (DRAGANSKI et al. 2010, LEOWA et al. 2006).

2.1.1. Az alak, mint a vizsgálatok tárgya

Bár az alak a mindennapokban használt fogalom, tudományos szintű meghatározása mégsem egyszerű. Miközben a morfometria századok óta jelen van a különböző tudományterületeken, a pontos matematikai definícióját – ami az alapját képezi minden elemzésnek – a '70-es évek végén fogalmazta meg KENDALL (1977). A jelenleg elfogadott definíció szerint az alak egy objektum minden olyan geometriai információja, ami nem tartalmazza a helyzet-, elfordulás- és méretbeli adatokat.

2.1.2. A hagyományos morfometria – a kezdetek

A kezdetekben a morfometria kizárólag az egyedeken mért egyes testparaméterek elemzését és összehasonlítását jelentette. Ezek a testparaméterek az esetek legnagyobb részében bizonyos hosszmeréseket jelentenek (**1. ábra**), amik kiegészülhetnek merisztikus bélyegekkel (olyan tulajdonságokkal, amik megszámlálhatóak, pl. csigolyaszám, úszósugárszámok), bizonyos szögmérésekkel vagy arányokkal (ADAMS et al. 2004). Ezeken a változókon végeznek különböző statisztikai elemzéseket, amit ma hagyományos morfometriának (MARCUS 1990) vagy többváltozós morfometriának neveznek (MITTEROECKER és GUNZ 2009).



1. ábra Hagományos morfometriai testparaméterek süllőn (*Sander lucioperca* L. 1758) (SPECZIÁR et al. 2009) (A rövidítések jelentései az M2. mellékletben találhatóak)

Magyarországon ennek a morfometriai irányzatnak Berinkey László volt az egyik korai úttörője, aki főként halakon alkalmazta a morfometria módszereit (BERINKEY 1966). Berinkey nem csupán használta a statisztikai módszereket, de felhasználási területüket és lehetőségüket is elemezte (BERINKEY 1968, 1969, 1971). Mai szemmel nézve hiányosságok merülnek fel Berinkey munkáival kapcsolatban: tanulmányainak legnagyobb részében igen alacsony elemszámmal és nagyon kevés paraméter felvételével dolgozott, 1974-es munkájában két külön alfajnak tekintett állományból összesen 15 és 22 egyedet hasonlított össze, mindössze 8 testparamétert vizsgálva (BERINKEY 1974). Ezen kívül a standardizálás – a későbbiekben be fogom mutatni, hogy ennek igen komoly hatása lehet az eredményekre – is csupán a teljes testhosszal való arányosításként jelent meg (BERINKEY 1973). Mindezek a hiányosságok azonban eltörpülnek a mellett, amit hoztátettek a 60-as évek végén, 70-es évek elején a tudományág fejlődéséhez.

Az 1980-as években valósultak meg azok a számítástechnikai fejlesztések, amelyek megteremtették a lehetőséget a morfometria jelentős fejlődéséhez (ROHLF és MARCUS 1993). Sajnos Magyarországon az ichthyológiai kutatásokban ez a tudományág jelentősen háttérbe szorult. Mindeddig csak kis számban jelentek meg olyan tanulmányok, amik a modern morfometria eszköztárát használták. A megjelent tanulmányok döntő többsége a hagyományos morfometria módszereivel dolgozik

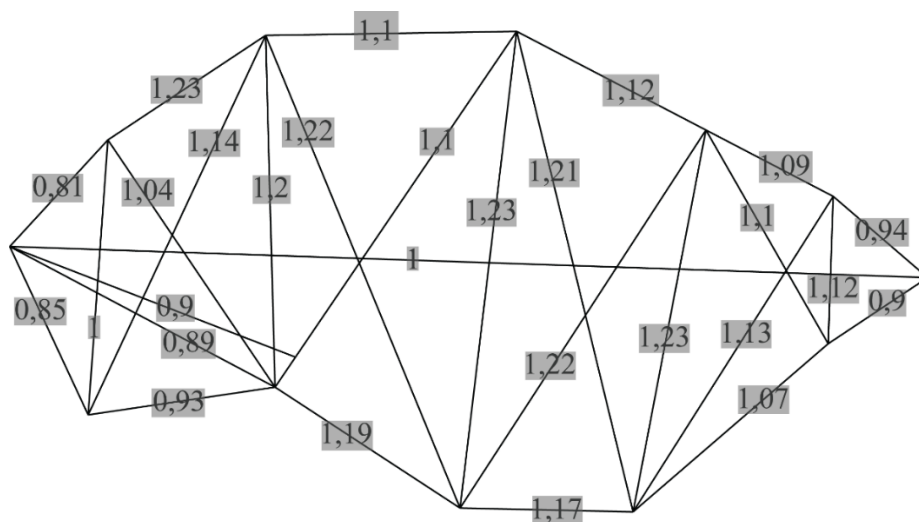
(BERECZKI és TAKÁCS 2007, BÍRÓ et al. 2008, SPECZIÁR et al. 2009), a fentebb már említett módszertani hibák, pontatlanságok ellenére is.

A hagyományos morfometria első lépése a változók felvétele, amit közvetlenül az egyedeken végeznek el (ROHLF 1990b). A változók felvétele több problémát is felvet. Egyrészt könnyen elképzelhető, hogy az 1. ábrán látható mennyiségű hossz-paraméter felvétele mekkora stresszt okoz az egyednek. Mivel ezt a vizsgálatot a halak nem élnék túl, ezért ezeket a vizsgálatokat túllátatott egyedeken végzik (SPECZIÁR et al. 2009), ami a védett és veszélyeztetett fajok esetén komoly etikai problémákat vet fel. Ezen kívül a jogszabályok, legfőképpen az 1998. évi XXVIII. törvény az állatok védelméről és kíméletéről, mind szigorúbb és szigorúbb feltételekhez kötik az állatok maradandó károsodásával járó kísérletek végzését, ezért az olyan módszereket, amik kimondottan az egyedek pusztulásával járnak, célszerű kiváltani kíméletesebb eljárásokkal. További probléma, hogy a módszer olyan változókat is figyelembe vesz, mint pl. a legnagyobb testmagasság (MAXH), a legkisebb testmagasság (MINH) vagy a legnagyobb testszélesség (MAXBW). Könnyen belátható, hogy a legnagyobb testmagasság két – azonos fajba vagy populációba tartozó – egyed között is különböző helyre eshet, így olyan testparaméterek kerülnek összevetésre, amelyek nem feleltethetők meg egymásnak, és amelyek így nem teljesítik a homológiát, mint alapvető elvárást a morfometriai vizsgálatokban.

A hagyományos morfometriai munkáknak azonban nagy erőssége, hogy általában merisztikus bélyegeket is figyelembe vesznek (SPECZIÁR et al. 2009), amik alapján az esetek nagy részében jól elkülöníthetők a halpopulációk (HUBBS 1922). Ráadásul a merisztikus bélyegek általában alkalmasak a rokon fajok elkülönítésére is. Ez pedig nagyban megkönnyíti a terepen dolgozó szakemberek munkáját. A terepi munkák során a merisztikus bélyegeknél a halak lárva korban történő faji besorolása esetén van a legnagyobb jelentősége, hiszen ebben a korban még nem alakul ki a fajra jellemző és könnyen felismerhető testalak (HARKA és SALLAI 2004).

Mivel a vizsgált egyedek csak a legritkább esetben azonos méretűek a mintákon belül, ezért a következő lépés, hogy a változókat egységnyi léptékre standardizálják. A halakra általában jellemző az allometrikus növekedés, azaz a különböző korú egyedek testarányai is különböznek egymástól (HUXLEY és TEISSIER 1936), ezért nem elegendő a kezdetekkor használt standard testhossz (az orrcsúcstól a faroknyél végéig mért távolság) arányában megadott testparaméterek használata. A legnagyobb probléma a standard testhossz arányában megadott testparaméterekkel, hogy a felvett

változók hosszméretek, amik természetesen hordoznak információt az alakról, de a jellegükből eredően tökéletesen nem függetlenek a mérettől (ZELDITCH et al. 2004). Sokszor használnak PCA-t az allometrikus növekedésből adódó különbségek kiküszöbölésére. A vizsgálat során az első főkomponenst nevezik a méretet hordozó tengelynek és a többit az alakénak (SOMERS 1986). Ennek az elvi háttere, hogy a filogenetikai szempontból távol eső csoportok egyedei között is viszonylag kis alakkülönbségeket találhatunk, így a legnagyobb varianciát a mintában a méret fogja jelenteni. A valóságban azonban valamennyi tengely hordoz információkat mind a méretről, mind pedig az alakról (ZELDITCH et al. 2004). Napjainkban leginkább elterjedt eljárás már figyelembe veszi az allometrikus együtthatót (ami megmutatja a relatív növekedési sebességet), illetve a vizsgált paraméterek mintán belüli átlagát is (LLEONART et al. 2000). A fő probléma ezzel azonban az, hogy a különböző standardizálási módszerek más és más eredményekhez vezetnek, ami kérdésessé teszi a különböző tanulmányok összevethetőségét (ADAMS et al. 2004). További problémát jelent, hogy nem lehet egyetlen allometrikus együtthatót találni valamennyi mérethez (2. ábra), így bár egy paraméterre – halak esetén általában a standard testhosszra – lehetséges a standardizálás, az allometrikus növekedésből eredő különbségeket nem lehet teljes mértékig kiküszöbölni.



2. ábra Az egyes mért testparaméterek allometrikus együtthatója egy pirája faj (*Serrasalmus gouldingi* FINK & MACHADO-ALLISON 1992) hagyományos morfometriai elemzése esetén (Ha az érték >1 , az adott méret gyorsabban, ha <1 akkor lassabban, ha pedig $=1$, akkor a standard testhosszal azonos ütemben növekszik) (ZELDITCH et al. 2004 nyomán)

Miután az adatok standardizálása és az allometrikus növekedésből eredő különbségek eltávolítása megtörtént, az egy- és többváltozós statisztikai módszerek bármelyikével elemezhetőek az adatok, amik alkalmasak a vizsgált mintákban fellelhető különbségek leírására. A matematikailag leírható különbségek a lineáris méréseken alapuló hagyományos morfometriai vizsgálatok esetén grafikailag nagyon nehezen vagy egyáltalán nem ábrázolhatóak, mivel az egyes változók közötti geometriai kapcsolatot nem őrzik meg ezek a változók, így bizonyos szempontból az alak információinak egy része elveszett (ADAMS et al. 2004).

Mindez természetesen nem jelenti azt, hogy a hagyományos morfometriának ne lenne létjogosultsága. Egyrészt továbbra is széles körben használják ezt a módszert, másrészt, ha belelapozunk egy határozókönyvbe, ott a fajok összehasonlítását – és különbségeit – jó eséllyel az egyes testarányokban fellelhető, hosszúságokkal kifejezett, illetve merisztikus bélyegeken tapasztalható különbségek felsorolását fogjuk találni (HARKA és SALLAI 2004), ami a vizuális határozás és a terepi munka során elengedhetetlen.

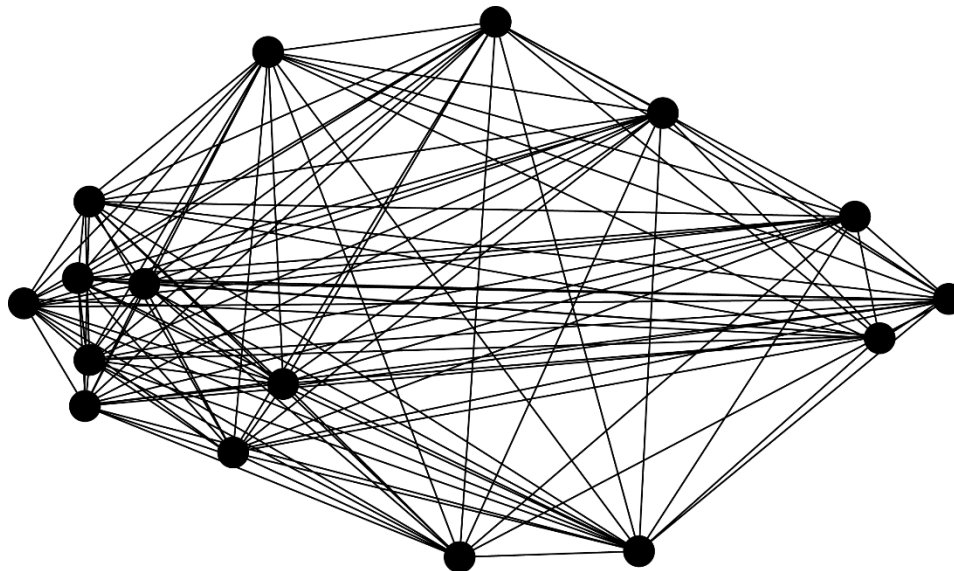
2.1.3. A geometriai morfometria kezdeti lépései

Miközben a fent említett kritikai észrevételeket már viszonylag hamar megtették (STRAUSS és BOOKSTEIN 1982), a módszerek fejlesztése természetesen nem történhetett meg egyik napról a másikra. A fejlődés megindulásához nélkülözhetetlen volt a nagy teljesítményű számítógépek és digitalizációs technikák széles körű elterjedése.

Első lépésként a homológiával kapcsolatos problémák megoldására helyezték a hangsúlyt és kifejlesztették az ún. Box Truss System módszerét. A módszer továbbra is hosszúságokra alapul, azonban már mérőpontok közötti méréseket végez, így a felvett méretek a különböző egyedeken már megfeleltethetőek egymásnak (biológiailag homológok). Ennek a módszernek az egyik fő nehézsége – amellett, hogy továbbra is fennállnak a hosszúságokból adódó problémák –, hogy nehéz meghatározni azokat a távolságokat, amik biológiailag releváns információt hordoznak, és amelyeket érdemes bevonni az elemzésbe (STRAUSS és BOOKSTEIN 1982). Ez könnyen megérthető a **3. ábra** alapján, hiszen az alábbi egyszerű képlet alkalmazásával kiderül, hogy pl. 16 mérőpont alapján a felvehető hosszak száma 120.

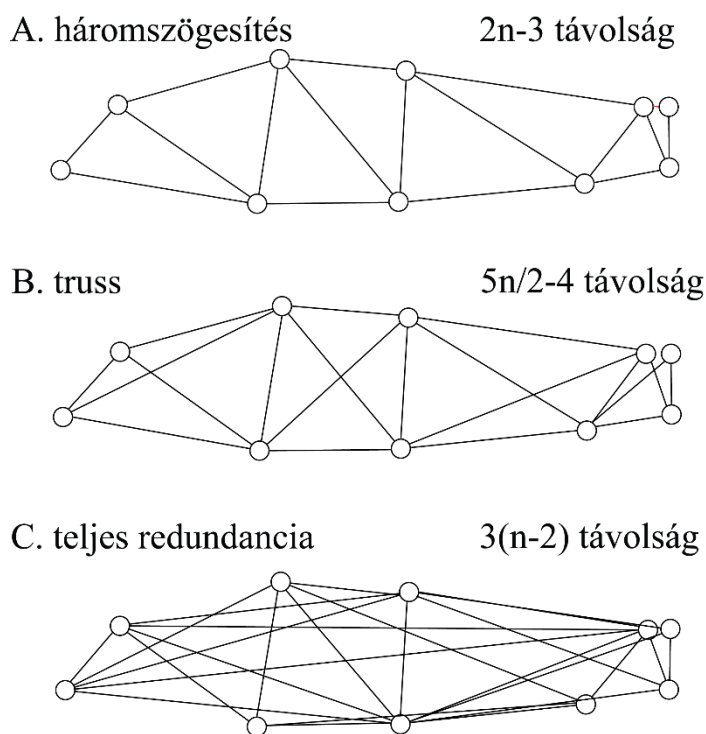
$$x = \frac{n * n - n}{2}$$

ahol x a felvehető hosszméretek száma, n pedig a mérőpontok száma.



3. ábra 16 mérőpont között felvehető 120 hosszmeret (ZELDITCH et al. 2004 nyomán)

Természetesen a változók csökkentésének több lehetősége is adódik. A legegyszerűbb mód a háromszögesítés (**4. ábra A**), mely során a hosszmeréseket úgy választják ki, hogy a mérőpontok között háromszögek jöjjenek létre, amik keresztezik egymást. Ebben az esetben azonban rengeteg alak információ elvész, valamint a viszonylag kis mérési hiba a teljes elemzésre is kiterjed (STRAUSS és BOOKSTEIN 1982). Ezek kiküszöbölésére dolgozták ki a „teljes redundancia” mintázatot (**4. ábra C**), ahol több redundáns (párhuzamos, egymást helyettesítő) mérést is végeznek az egyes mérőpontokból, így átlagolva a kialakuló random mérési hibákat (ROHLF és ARCHIE 1978). A harmadik megoldás a tulajdonképpeni Box Truss System, egy köztes megoldás az előbbi kettő között. Ebben az esetben 4 mérőpontból álló blokkokat jelölnek ki a mérőpontokból úgy, hogy 2 mérőpont mindig közös a szomszédos blokkal, és a blokkon belüli összes – azaz mind a hat – távolságot felveszik ((**4. ábra B**) STRAUSS és BOOKSTEIN 1982). Ez a módszer egyrészt javít a mérési hibából eredő anomáliákon, másrészt csökkenti a nehezen értelmezhető redundanciát.



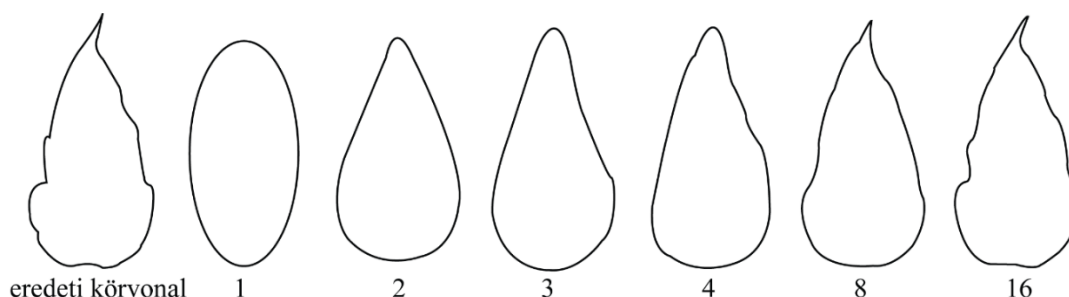
4. ábra Változószám csökkentési módszerek Box Truss esetén (STRAUSS és BOOKSTEIN 1982 nyomán)

Az első valódi geometriai morfometriai módszerek, amiket alkalmaztak, a körvonal alapján történő elemzések voltak (ADAMS et al. 2004). Kezdetben a körvonalakat általában x,y koordinátákként írták le a körvonal mentén egy mérőponthoz vagy a centroidhoz (súlypont) viszonyítva (ROHLF 1990a). Azonban míg a vizsgált objektumok körvonalai homológoknak tekinthetőek, addig a rajtuk matematikai eljárásokkal felvett pontok már korántsem. Természetesen a pontokat ebben az esetben is illeszteni kell egymásra (az illesztés szükségességéről és módszereiről a későbbiekben még lesz szó) matematikai függvényvel. Az illesztés általában a Fourier-analízis valamilyen formája, az így kialakult görbéket a függvény koefficienseivel hasonlítják össze (ADAMS et al. 2004). A leggyakrabban használt, és legalkalmasabb módszer a körvonal-analízisre (ROHLF és ARCHIE 1984) az elliptikus Fourier-analízis (KUHL és GIARDINA 1982), ami a körvonalakat matematikai úton harmonikusokat használva szinusz alapú függvényekre bontja (KRIEGER 2010).

Harmonikus jelnek nevezik azokat a jeleket, amelyek felírhatóak

$$f(t) = A \sin(\omega t + \varphi_t)$$

alakban, ahol A a jel amplitúdója, ωt a jel körfrekvenciája, φ_t pedig a jel fázisa. Ebben az esetben a harmonikusok tulajdonképpen az alak, mint görbe leírására szolgáló függvényben tagokként szerepelnek az eredeti körvonal minél részletesebb leírása érdekében. A harmonikusok száma határozza meg a körvonal leképezésének részletességét (5. ábra).



5. ábra Fourier-harmonikusok száma a körvonal rekonstrukciójához (KRIEGER 2010 nyomán)

Így például 3 harmonikus felhasználása esetén egy körvonal egyes pontjai az alábbi függvénnyel írhatóak fel (KRIEGER 2010):

$$\begin{aligned} x(t) &= a_0 + \boxed{a_1 \cos[t] + b_1 \sin[t]} + a_2 \cos[2t] + b_2 \sin[2t] + \boxed{a_3 \cos[3t] + b_3 \sin[3t]} \\ y(t) &= c_0 + \boxed{c_1 \cos[t] + d_1 \sin[t]} + c_2 \cos[2t] + d_2 \sin[2t] + \boxed{c_3 \cos[3t] + d_3 \sin[3t]} \end{aligned}$$

0. harmonikus
1. harmonikus
2. harmonikus
3. harmonikus

Ezek a pontok a többváltozós térben (pl. Fourier-koefficiens tér) visszaalakíthatóak a fizikai térbe, így ábrázolhatóak a körvonalak. Az elliptikus Fourier-analízis azonban az egyszerűbb körvonalakra volt csupán alkalmazható, így más módszereket is kifejlesztettek (pl. a körvonal érintőinek szögében fellelhető különbségeket; ROHLF 1990a). Mivel a bevezetett módszerek mindegyike működik, a probléma a módszer kiválasztásával van, mivel a különböző módszerek más és más eredményt adnak, és nincs megalapozott elmélet annak eldöntésére, hogy milyen

esetekben melyiket kell választani (ROHLF 1986). További probléma, hogy a görbén nem minden esetben lehet egyértelmű mérőpontot azonosítani, a centroid helyzetére pedig kifejezetten érzékenyek ezek a módszerek (ROHLF és ARCHIE 1984). Abban az esetben, ha a középpontból a sugár több ponton is metszi a körvonalat, a görbe leírása nem lehetséges (ROHLF 1990a). Ahogy a fenti kritikai észrevételekből is látszik, ezen módszerek bevezetése komoly vitát váltott ki a morfometrikusok között, BOOKSTEIN et al. (1982) például egészen egyszerűen biológiai szempontból értelmetlennek nevezte a körvonal-analíziseket. Megállapításának alátámasztására több okot is felvonultat:

1. A módszer csak az alakváltozásra érzékeny, az izometrikus növekedésre (amikor az arányok megmaradnak, csak a méret változik) nem.
2. Egy kis helyen bekövetkező változás szétterjedve jelenik meg a teljes körvonalon az elemzés során.
3. Az apróbb változásokat elnyomhatják a második pontban említett szétterülések.
4. A vizsgálat nem homológ pontokat hasonlít össze.
5. Túl sok változó vizsgálatára van szükség: tíz harmonikussal számolva ezek száma 42. Ez azért probléma, mert ezzel párhuzamosan az egyes statisztikai elemzésekhez szükséges elemszámok is megemelkednek.

READ és LESTREL (1986) gyakorlati példákkal próbálták bizonyítani a körvonal-analízisek használhatóságát, annak ellenére, hogy a fenti kifogásokat nem tudták megcáfolni. A viták ellenére a körvonal-analízis módszereit napjainkban is használják (LOY et al. 2000, MÁRQUEZ et al. 2010, POULET et al. 2005).

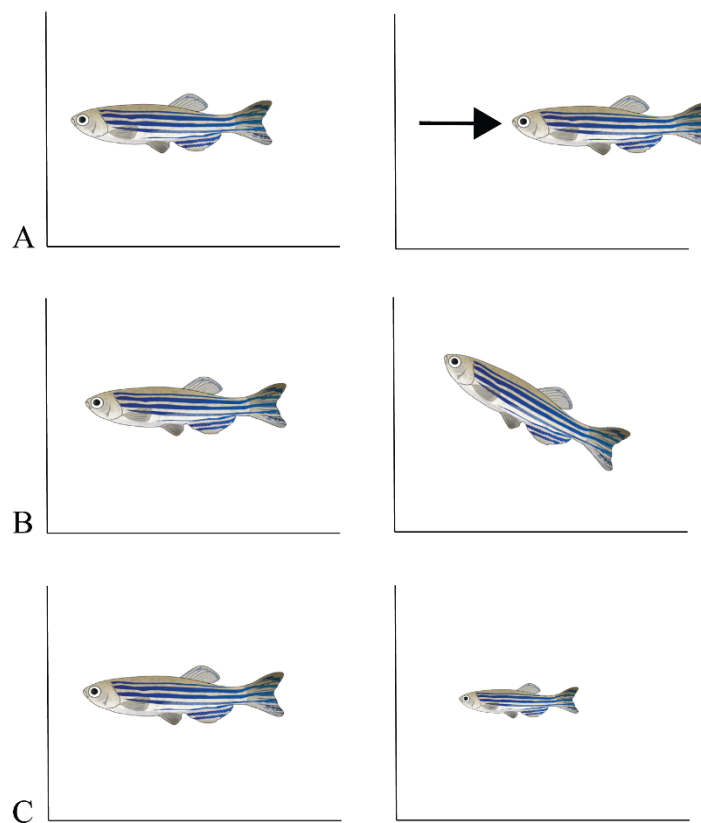
2.2.A mérőpont-alapú geometriai morfometria elméleti háttere

A ma legmodernebbnek tartott alak-elemzési módszer a mérőpont-alapú geometriai morfometria. Mivel hosszabb terjedelmű, magyar nyelvű tanulmány vagy könyv eddig még nem született a geometriai morfometriáról, ezért fontosnak tartom az elméleti háttér kicsit részletesebb kifejtését. Ezt azonban nem az elméleti matematikából, ill. statisztikából következő logika mentén írom le, sokkal inkább a gyakorlati lépések mentén nyújtok némi elméleti háttérrel is.

2.2.1. Mi az alak?

Az alak definiálásának fontosságáról már volt szó, mivel azonban ez az alapja minden morfometriai vizsgálódásnak, ezért most részletesebben foglalkozom vele.

Könnyen megérthető, hogy egy objektum áthelyezése egyik helyről a másikra **(6. ábra A)** nem fogja befolyásolni az alakját, ahogyan az sem, ha ugyanezt az objektumot elforgatjuk **(6. ábra B)** vagy felnagyítjuk **(6. ábra C)**.



6. ábra Azok a műveletek, amik nem befolyásolják az alakot (A - áthelyezés; B - elforgatás; C - nagyítás) (ZELDITCH et al. 2004 nyomán)

Furcsának tűnhet egy olyan definíció, ami nem azt mondja ki, hogy mi határozza meg az alakot, hanem egy felsorolást nyújt azokról a tulajdonságokról, amik nem befolyásolják. Ez matematikailag mégis fontos, hiszen ez alapján tudhatjuk, ha a felsorolt műveletek bármelyikét is végezzük az objektummal, az nem fogja befolyásolni az alakját (ZELDITCH et al. 2004).

2.2.2. *A mérőpontok*

A mérőpontokkal kapcsolatban először két definíciót kell tisztázni. Az egyik ilyen maga a mérőpont, aminek két megközelítését is ismerjük. Az egyik pusztán matematikailag közelíti meg a kérdést (ZELDITCH et al. 2004), míg a másik a biológiai vonatkozását próbálja megragadni (BOOKSTEIN 1997).

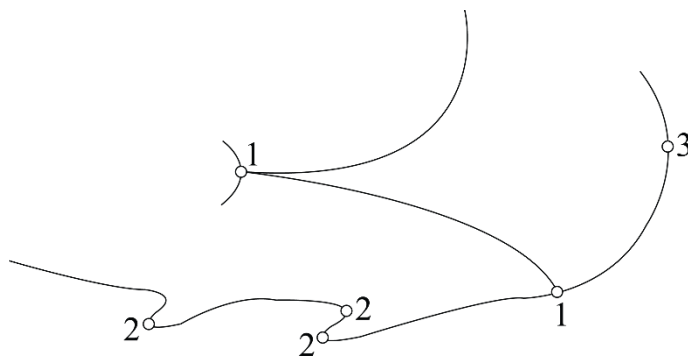
Ha mégis egyetlen definíciót szeretnénk adni, akkor az így hangozhatna:

A mérőpont egy olyan pont, amely minden objektumon megtalálható, ezáltal összekapcsolja őket a populáción belül és populációk között, rendelkezik valamilyen névvel, így könnyen meghatározható (pl. állcsúcs, ornyereg), és van kartézi koordinátája, azaz elhelyezhető egymással merőleges koordináta-tengelyekkel rendelkező koordináta-rendszerben.

Ezek közül a kapcsolódás matematikailag fontos, hiszen ha a mérőpontok nem kapcsolódnak, akkor az alakok nem összehasonlíthatóak. A szavakkal történő leírhatóság a biológiai homológia szempontjából szükséges, hiszen biológiailag lényeges, hogy a mérőpontnak ne csupán saját helye legyen, hanem az objektumon „ugyanazon” a helyen legyen. Ez a két kritérium érezhetően nagyon hasonló dolgot próbál megfogni, mégis más megközelítéssel. A koordináták megléte pedig elengedhetetlen, hiszen ezek a koordináták számszerűsítik a mérőpontot.

BOOKSTEIN (1997) 3 típusát sorolja fel a mérőpontoknak, használhatósági sorrendben:

1. típus: Három struktúra találkozásánál alakulnak ki, így rendkívül könnyű őket meghatározni (**7. ábra 1**). Ezek a mérőpontok a legalkalmasabbak a morfometriai elemzésekhez.
2. típus: Általában görbületek csúcspontjában találhatóak, így viszonylag könnyen meghatározhatóak (**7. ábra 2**).
3. típus: Ezeket a mérőpontokat extrémális pontoknak nevezi, amelyek például átmérők végpontjai, középpontok, valamilyen mérőpontok közti metszéspontok. Mivel ezek a legnehezebben meghatározhatóak, így a legnagyobb mérési hibával terheltek (**7. ábra 3**).



7. ábra A mérőpontok három fő típusa (1 - struktúra találkozási pont; 2 - görbület végpontjai; 3 - extrémális pont) (BOOKSTEIN 1997 nyomán)

A vizsgálatok során törekedni kell rá, hogy a felvett mérőpontok minél nagyobb arányban tartozzanak az első típusba, azonban az „alacsonyabb rendű” mérőpontok használata a legtöbb esetben szintén elkerülhetetlen.

A *mérőpontkészlet* (*landmark configuration*) a mérőpontok azon csoportja, amiket egy objektumon/egyeden veszünk fel. Ennek azért van jelentősége, mert az alakok összehasonlításakor soha nem önálló mérőpontokat hasonlítunk össze, hanem mérőpont készleteket. Ennél a pontnál lényegesen elválnak egymástól a biológiai és a statisztikai értelmezés. Amennyiben 10 mérőpontunk kétdimenziós vizsgálatát végezzük, akkor statisztikai szempontból rendelkezünk 20 olyan változóval, amiket elvben egyenként is kezelhetnénk és elemezhetnénk, azonban egy mérőpont egyetlen koordinátája önmagában semmilyen biológiai információt nem hordoz, ezért együtt kell elemeznünk a teljes adatsort többváltozós statisztikai módszerek segítségével.

Az, hogy a mérőpontkészleteket tekintjük önálló egységnek, merőben más megközelítése az alaknak, mint a hagyományos morfometria esetén, ahol az egyes változókat (testparamétereket) általában egyenként elemzik és értékelik. A geometriai morfometriában az egyedi mérések nem változók. Sokkal inkább tekinthetőek alakváltozóknak azok a távolságok, illetve vektorok, amik leírják a mérőpont készletekben mutatkozó különbségeket a minták között, vagy a kovarianciát a mérőpont készletek és valamilyen egyéb változó között (pl. méret) (ZELDITCH et al. 2004).

Amennyiben rendelkezünk egy mérőpont készlettel, akkor ennek adatait felírhatjuk *készletmátrixként* (*configuration matrix*) (DRYDEN és MARDIA 1998), ami K mérőpont és M dimenzió esetén egy $K \times M$ elrendezésű mátrix:

$$Z = \begin{bmatrix} X1 & Y1 \\ X2 & Y2 \\ \vdots & \vdots \\ XK & YK \end{bmatrix}$$

Azt a dimenziót, amiben ezek a készletmátrixok elhelyezkednek, *készlettérnek* (*configuration space*) nevezzük.

A készlettér az összes lehetséges $K \times M$ mátrix halmaza, ami leírja az összes lehetséges mérőpontkészletet a megadott K mérőponttal M dimenzióban. Ez azt jelenti, hogy ha felvesszünk 12 mérőpontot egy hal egyeden két dimenzióban, valamint felvesszünk 12 mérőpontot egy szarvasmarha koponyán két dimenzióban, akkor a két mérőpontkészlet azonos készlettérben helyezkedik el.

Természetes, hogy a biológiailag hasonló struktúrák (kapcsolódó mérőpontokkal) egy aránylag kis szeletét fogják elfoglalni a készlet térnek, mivel a kapcsolódó mérőpontjaik elhelyezkedése nagyon hasonló lesz. A készlet térnek K mérőponttal és M koordináta értékkel (minden dimenzióban egy koordináta érték) mérőpontként $K \times M$ dimenziója van, így bármilyen alak meghatározásához ebben a térben $K \times M$ vektor komponens vagy mátrix elemet kell meghatároznunk (ZELDITCH et al. 2004).

2.2.3. A centroid – mi a méret a geometriai morfolometriában?

A készletmátrix helye

A készletmátrix helyzetének meghatározásához a mátrix centroidjának kiszámolására van szükség. Ez a centroid egy M dimenziós vektor, ami a koordináták átlagolásával számolható ki.

Kétdimenziós térben a következő képlettel számolható ki:

$$X_C = \frac{1}{K} \sum_{j=1}^K X_j$$

$$Y_C = \frac{1}{K} \sum_{j=1}^K Y_j$$

A készletmátrixot centrálhatjuk, ha minden egyes koordináta értékéből kivonjuk a centroid megfelelő koordinátájának értékét. Így a centroid minden koordinátája 0 lesz, ami megkönnyíti a matematikai számolásokat. Két olyan készletmátrix, amelyek csupán a centroidjaik elhelyezkedésében különböznek egymástól, nem térnek el alakjukat tekintve, csupán elhelyezkedésükben (**8. ábra**).

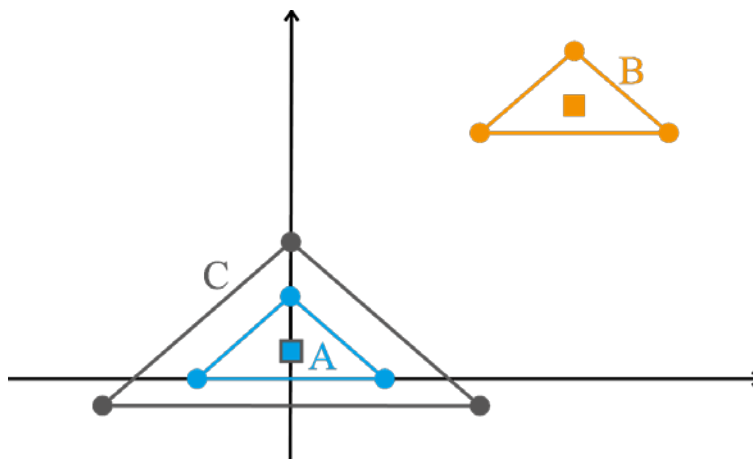
A készletmátrix mérete

Ahhoz, hogy méretezésről beszélhessünk, meg kell határozni a méret fogalmát. Sajnos azonban egyedi és precíz meghatározása a méretnek nem létezik (RICHTSMEIER et al. 2002). A leginkább általános – és ennek megfelelően nem túl precíz – megfogalmazása a következő: egy organizmuson végzett mérések vektorának nagysága (CORRUCCINI 1987). Ebből a definícióból is érezhető, hogy a legkülönbözőbb tulajdonságok jellemezhetik a méretet, amik természetesen nem ekvivalensek egymással. Azt azonban nem lehet mondani, hogy az egyik méret-jellemző a megfelelő, míg a többi nem célszerű alkalmazni. Ennek ellenére mégis van egy, a mérőpont alapú geometriai morfometriában preferált és általánosságban használt méret-tulajdonság, ami nem más, mint a centroid méret. A centroid méret az egyes mérőpontok centroidtól mért távolságának négyzetösszegének négyzetgyöke (BOOKSTEIN 1986):

$$CS(Z) = \sqrt{\sum_{i=1}^K \sum_{j=1}^M (Z_{ij} - C_j)^2}$$

ahol összegezzük a Z mátrix i sorát és j oszlopát; a Z_{ij} a Z mátrix i-edik sorának és j-edik oszlopának értéke, C_j pedig a j-edik eleme a centroidnak. (Két dimenzió esetén C_1 jelenti a centroid X koordinátáját, C_2 pedig az Y koordinátáját.)

Könnyen belátható, hogy egy objektum áthelyezésével nem változik a centroid mérete, hiszen a mérőpontok és a centroid valamennyi koordinátájához ugyanazt a számot kell hozzáadni. Két mérőpontkészlet, amelyek csupán centroid méretükben különböznek, megegyező alakúak, csak a méretük más (**8. ábra**).



8. ábra A mérőpontkészletek között előforduló olyan különbségek, amelyek nem befolyásolják az alakot (A és C háromszög között kizárólag a centroid méretben van különbség, A és B háromszög között kizárólag a centroidok elhelyezkedésében van különbség)

Annak, hogy a centroid méretet alkalmazzák a leggyakrabban a geometriai morfometriában, mint méret változót, az az oka, hogy ez az egyetlen mérettulajdonság, ami matematikailag független az alaktól (ZELDITCH et al. 2004). Ez természetesen nem jelenti azt, hogy nincs kapcsolat a centroid méret és az alak között, azonban ez az összefüggés az allometrikus növekedésből ered, amit ebben az esetben viszonylag könnyű felderíteni és az összefüggés ismeretében a standardizálás is hatékonyabban kivitelezhető.

2.2.4. Kezdeti transzformációk (áthelyezés, forgatás, méretezés)

Ahogy korábban szó volt róla, a készlettér egy sokdimenziós tér, amelyben minden mérőpont készlet (K mérőpont M dimenzióban) egy pontot képvisel. Ennek megfelelően két egyszerű korlátozással létrehozhatunk egy újabb „teret”, amit *előalaklaktérnek* (*pre-shape space*) nevezhetünk. Mivel a készlettérben vannak olyan készletmátrixok, amelyek csupán centroidjuk elhelyezkedésében különböznek, és vannak, amelyek csak centroid méretükben térnek el egymástól, a két korlátozás a következő:

1. mindegyik legyen centrálva,
2. és mindegyiknek a centroid mérete legyen egységnyi (1).

Ezek a kritériumok, amelyeket olyan transzformációkkal érünk el, amik nem befolyásolják az alakot, hozzák létre az előalakteret.

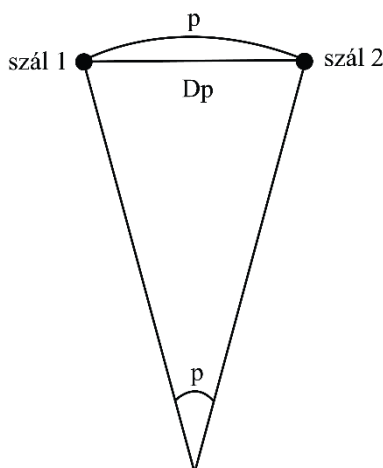
Az előalaktérben a pontok (amik az egyes mérőpontkészleteket, azaz egyedeket jelentik) egy olyan körvonalon helyezkednek el, amelynek középpontja (0,0) és a sugara 1, így egyetlen dimenzió megadásával leírható az adott pont, mégpedig az iránnyal (DRYDEN és MARDIA 1998).

Az előalaktér létrejöttével egy dimenzió-csökkentést is végrehajtunk, azáltal, hogy kizárunk a háromból két olyan tulajdonságot, ami Kendall definíciója alapján nem befolyásolja az alakot. Ez az oka annak, hogy nem beszélhetünk egyelőre *alaktérről (shape space)*, mivel a kizárólag elfordulásukban különböző mérőpont készletek különböző helyre kerülnek az előalaktérben.

A centroid méret egységesítésével csökkentjük a dimenziószámot eggyel, valamint a centrálással is veszítünk M dimenziót. Így egy kétdimenziós vizsgálat esetén 2K-3 dimenzióval csökken a dimenziószám. Azért, hogy vizuálisan is elképzelhető legyen, a továbbiakban háromszögek esetén vizsgálom a tereket. Ebben az esetben az előalaktér egy gömb. Az egyes mérőpont készletek ennek az egységnyi sugarú gömbnek a felületén helyezkednek el.

Ezen a gömbfelületen kialakulnak az ún. szálak (fibers), melyek mentén azok a mérőpont készletek helyezkednek el, amik csupán az elfordulásukban térnek el egymástól.

Ebből következik, hogy a szálak mentén található mérőpontkészletek alakja megegyezik, és az egyes mérőpontkészletek alakban mérhető távolsága megegyezik a szálak távolságával. A gömb felületén mért távolság adja a Prokrusztész-távolságot, míg a legkisebb távolság a két pont között egy húr, ami a részleges Prokrusztész-távolság (**9. ábra**).



9. ábra Egy szelet az előalaktérből, ami megmutatja a Prokrusztész-távolságot (p) és a részleges Prokrusztész-távolságot (D_p) a két szál között (ZELDITCH et al. 2004 nyomán)

A két pont által bezárt szög megegyezik a gömb felületén mért távolsággal, mivel a gömb sugara egységnyi méretű, értéke pedig 0-tól π -ig terjed. Ha az értéke π , akkor a két mérőpont készlet a gömb ellentétes oldalán helyezkedik el (ZELDITCH et al. 2004).

Ahhoz, hogy az előalaktérből valódi alakteret hozzunk létre, a mérőpont készletek orientációját is egységesíteni kell. Ennek módja az, hogy az előalaktérben található pontok egyikét referenciaként használva a többit addig forgatjuk, míg a saját szálán belül a legközelebb kerül a referencia-objektum szálához, azaz minimalizáljuk a Prokrusztész-távolságot. Ez további dimenziócsökkenést eredményez, aminek mértéke az alábbiak szerint számolható:

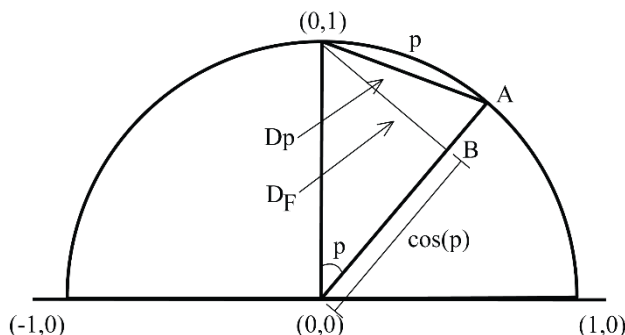
$$\frac{M(M-1)}{2}$$

ahol M a mérőpont-koordináták száma. Ez alapján a kétdimenziós vizsgálatok során ez további egy dimenzió csökkenésével jár, ami az alábbiak szerint módosítja a dimenziók számát:

$$2K - 4$$

ahol K a mérőpontok száma. A négy dimenzió-redukció az alábbiak szerint alakul: méret (-1), áthelyezés (-2), forgatás (-1). Háromszögek esetén az alaktér továbbra is egy gömb kétdimenziós felülete.

Bár az alak tér a tényleges alakon túl már nem tartalmaz semmilyen, az elemzés szempontjából felesleges információt, ennek ellenére nem felel meg matematikailag annak az igénynek, hogy a legkisebb távolságot megtaláljuk az alakok között. Ahhoz, hogy a legkisebb távolságot megtaláljuk, engednünk kell, hogy a vizsgált objektum centroid mérete változhasson a referencia objektumhoz képest, mégpedig a $(0,0)$ helyzetben lévő középponttól $\cos(p)$ távolságra (**10. ábra**).



10. ábra A háromszögekből kialakuló alaktér félgömbjének egy szelete, egységnyi centroid méret mellett, ami a referencia alak $(0,1)$ és A objektum közötti kapcsolatot mutatja. p – Prokrusztész-távolság, D_p – a két pont között felvett húr a részleges Prokrusztész-távolság, D_F – a legkisebb lehetséges távolság, ami a B objektumot hozza létre, a teljes Prokrusztész-távolság (ZELDITCH et al. 2004)

Azáltal, hogy minden objektum centroidja a referencia objektumhoz képest csökken, egy újabb tér alakul ki, aminek sugara $\frac{1}{2}$ egység, az ún. *Kendall-féle alaktér* (*Kendall's shape space*), ami háromszögek esetén szintén egy gömb (KENDALL 1981).

Lineáris statisztikai eljárások esetén előfordulhat, hogy a kimutatható különbség nem a valós alak-eltérésből adódik, hanem abból, hogy nem lineáris a tér. Ezt a problémát egy ún. *tangenstér* (*tangent space*) bevezetésével oldották meg, ami egy sík, melynek érintési pontja a referencia objektumnál van a Kendall-féle alaktéren. Az Euklidészi távolságok a tangenstérben erősen hasonlítanak a távolságokra a Kendall-féle alaktérben, így az objektumok rávetítése a tangenstérre lehetővé teszi az alak elemzését hagyományos többváltozós módszerekkel. Erre pedig azért van lehetőség, mert a variáció a biológiai alakban viszonylag kicsi, még akkor is, ha taxonómiai

státuszukat tekintve nagyon eltérő objektumokat hasonlítunk össze (MARCUS et al. 2000, ROHLF 1999).

Ezzel nagyjából el is jutottunk azon transzformációk elméletének a végéhez, amik előfeltételei az alakok összehasonlításának.

A módszer alkalmazása a gyakorlatban

Több lehetőség is van a három transzformáció (áthelyezés, forgatás, méretezés) elvégzésére, amit összefoglalóan szuperpozícionálási eljárásoknak nevezhetünk. A legegyszerűbb mód az, hogy kijelölünk két mérőpontot, mint bázisvonalat, ami a (0,0) és (0,1) koordinátába kerül, és ehhez igazodik a többi mérőpont, ezáltal természetesen meg történik a szuperpozícionálás (ROHLF 1990b). Az így kialakuló koordinátákat Bookstein-féle alak-koordinátáknak nevezzük. Ezzel a módszerrel két probléma is van:

1. Az egyik, hogy nagyon érzékeny a bázisvonal kijelölésére, azaz nem mindegy, hogy melyik két mérőpontot jelöljük ki, mert egészen eltérő eredményekhez juthatunk (WEBSTER és SHEETS 2010). Ennek pedig az az egyszerű oka, hogy nincsenek invariáns mérőpontok, azaz amennyiben fixálunk két mérőpontot, úgy az ezek által hordozott különbségek szétterülnek a többi mérőpontra, így az objektumok közti alak-eltérés egy részét maga a szuperpozícionálás okozza. Ez a „variancia szétterülés” azért igazán aggasztó, mert nem feltétlenül oszlik meg egységesen, hiszen a mértéke nagyban függ a „szabad” mérőpontok és az alapvonal távolságától (DRYDEN és MARDIA 1998).
2. A másik komoly probléma, hogy ez a módszer nem minimalizálja a távolságot a mérőpont készletek között. Ezáltal a mért távolságok nem kizárólag az alak-különbségekből adódnak, ahogy azt KENDALL (1977) definiálta. Ez a probléma leginkább akkor lép fel, ha az alapvonal két mérőpontja közel esik egymáshoz és nagyobb varianciát hordoznak, mint a többi mérőpont, de teljesen nem lehet kizárni egyéb esetekben sem (WEBSTER és SHEETS 2010).

Csupán említést szeretnék tenni egy másik módszerről, ami a csúszó alapvonal módszere. Ez annyiban tér el az előzőtől, hogy ebben az esetben megengedett az

alapvonal koordinátáinak egy tengely mentén történő elmozdulása, ezáltal részben kiküszöböli az első módszer hibáit (WEBSTER és SHEETS 2010).

A leggyakrabban használt módszerek azonban a Prokrusztész szuperpozícionálási eljárások. Ezek közül is csupán az általánosított legkisebb négyzetek Prokrusztész illesztésére (Generalized Least-squares Procrustes Superimposition – GLS) térek ki. Ez egy többszörös ismételten alapuló módszer, aminek alapvetően három lépése van:

1. Az objektumok centroidjainak egymásra helyezése (áthelyezés), ami általában az origóban történik.
2. A mérőpont konfigurációk centroid méretének egységnyire állítása (méretezés), ez általában 1.
3. Amennyiben összesen két objektumot illesztünk, az egyik objektumot addig forgatjuk a centroidja körül, amíg a homológ mérőpontok között mért euklidészi távolság minimális nem lesz. Amennyiben kettőnél több objektumot kell illeszteni, úgy a módszert ki kell terjeszteni (GOWER 1975, ROHLF és SLICE 1990), és az utolsó lépés ismételéből áll, a következők szerint:
 - a. Egy tetszőleges objektumot kijelölünk, mint referenciát, és ehhez beforgatjuk az összes többi objektumot.
 - b. Az így kapott mérőpontokat átlagoljuk és kapunk egy átlagos alakot.
 - c. Az összes objektumot újra beforgatjuk ehhez az átlagos alakhoz.
 - d. A „b” és „c” pontot addig ismételjük, amíg a homológ mérőpontok között mért euklidészi távolság már nem csökken tovább, azaz konvergál (MITTEROECKER és GUNZ 2009).

Ahogy az elméleti háttér kifejtése során már írtam, amennyiben a centroid méret egységnyi, úgy a Prokrusztész távolság nem lesz minimális, ezért ezt az eljárást még kiterjeszthetjük azzal, hogy minden objektum centroid méretét csökkentjük az átlagos alak és az adott objektum között mért Prokrusztész távolság koszinuszára. Sok esetben azonban ezt a lépést már nem alkalmazzák és csupán részleges Prokrusztész-illesztést végeznek (MITTEROECKER és GUNZ 2009).

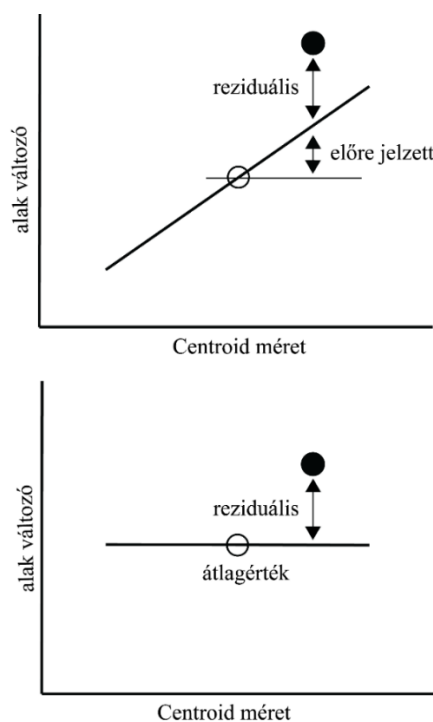
2.2.5. Méret-standardizálás

A legtöbb vizsgálat esetén szükség lehet rá, hogy az objektumok eredeti méretéből adódó alak-különbségeket kiküszöböljük a mintákból. Természetesen a mérőpontok szintjén megtalálható méretkülönbségek az előző fejezetben taglalt szuperpozicionálási módszerekkel már kiküszöbölésre kerültek, azonban a korból, illetve méretből adódó (allometrikus növekedés) alak-különbségek még nem. Ha az emberre gondolunk, könnyen beláthatjuk, hogy egy csecsemő testarányai egészen mások, mint a kamaszoké, ami megint csak más, mint a felnőtteké. A legkönnyebben talán így érthető meg, hogy mi is az az allometrikus növekedés, ami a legtöbb gerinces fajra jellemző, így a halakra is. Vannak szerzők, akik szerint az allometrikus növekedésből származó variabilitást nem érdemes kiküszöbölni a vizsgálatok során, sőt a fenti transzformációk közül a méretezést olyan eljárásnak tekintik, ami rontja a besorolási megbízhatóságot (IBÁÑEZ és O'HIGGINS 2011, IBÁÑEZ et al. 2012b). Ez azonban nem lehet a megfelelő út a minél jobb elkülönítések eléréséhez. Mindkét eljárás (méretezés, méret-standardizálás) kihagyása azért problémás, mert biológiai minták vizsgálatakor nem lehetséges kiküszöbölni azt a problémát, hogy a mintákban szereplő elemek méret-eloszlása nem egyezik meg a csoportok között. Mivel a mérőpont-alapú geometriai morfometria egy igen érzékeny módszer, ezért a méreteloszlásban statisztikailag nem igazolható eltérés is okozhat szignifikáns különbséget az alakok között, amivel a következtetéseket teljesen félrevezetheti.

Több módszert is kidolgoztak az allometrikus növekedés által okozott variancia eltávolítására a mintákból (ROHLF 1990b). A legkönnyebben megérthető módszerek közül kettőt mutatok be, melyek közül az első alkalmazhatósága vitatható.

Morfometriai elemzések során gyakran alkalmazzák a főkomponens analízist (PCA), mint méret-korrekciós eljárást, annak a feltevésnek a használatával, miszerint a PCA elvégzése után az első főkomponenst tekinthetjük a méret-változónak, míg a többi főkomponens hordozza az alak-változókat (JOLICOEUR 1963, SOMERS 1986). Ez az eljárás durva közelítéssel valóban alkalmazható, amennyiben a méret-különbségek nagyok, viszont az alak-variabilitás kicsi, de könnyen belátható, hogy tökéletesen nem lehet így elkülöníteni a méret- és alak-variabilitást. A valóságban igaz ugyan, hogy a méret-variabilitás legnagyobb része az első főkomponens mentén fog elhelyezkedni, azonban minden tengely vegyesen fog hordozni méret- és alak-variabilitást (ZELDITCH et al. 2004).

A másik módszer egy többszörös lineáris regresszió alapul. Itt nagyon fontos, hogy milyen méret-változót határozunk meg. Ahogy korábban már volt róla szó, nem lehet egyik méret-változóra sem kimondani, hogy az az egyetlen megfelelő, azonban érdemes szem előtt tartani, hogy egy eljárással csupán egy méret-változótól lehet függetlenné tenni az alakot (MOSIMANN 1970). Arról is írtam már, hogy egyetlen méret-változó létezik, ami matematikailag független az alaktól, mégpedig a centroid méret (ZELDITCH et al. 2004). Ennek megfelelően a centroid méret a legáltalánosabban használt méret változó a geometriai morfometriában. Így a módszer alkalmazása úgy történik, hogy függő változóként használjuk a Prokrusztész-koordinátákat, míg független változóként az adott egyed eredeti centroid méretének logaritmusát (a lineáris kapcsolat érdekében). Amennyiben a regresszió szignifikáns összefüggést mutat ki a méret (centroid méret) és az alak (Prokrusztész-koordináták) között, úgy a vizsgált objektum esetén allometrikus növekedésről beszélhetünk és a további elemzéseket a regresszió reziduálisával végezzük (DRAKE és KLINGENBERG 2008). A regresszió reziduálisa az a variancia-hányad, amit a centroid méret nem magyaráz, azaz nem illeszkedik a lineáris regressziós egyenesre (11. ábra).

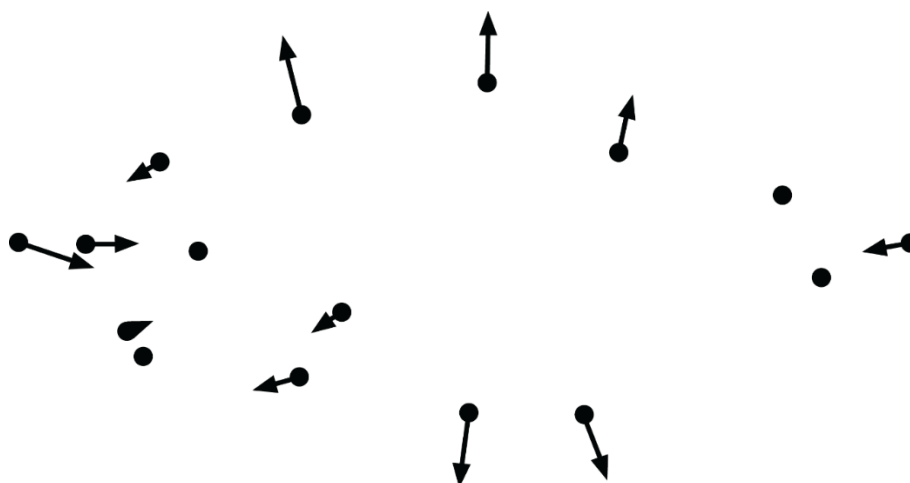


11. ábra A regresszió reziduálisának bemutatása (internet1)

2.2.6. *Ábrázolás és különleges eljárások a mérőpont alapú geometriai morfometriában*

Különösen nagy előnye a geometriai morfometriának, hogy az elemzések alatt végig megőrizzük a vizsgált objektum alakjának geometriáját. Ezáltal a különböző alakok ábrázolhatóak maradnak az elemzés végén, a különbségek láthatóvá tehetők.

A geometriai morfometriában az ábrázolás kiindulópontja a legtöbb esetben a teljes minta átlagos alakja, ami az egyes Prokrusztész-koordináták geometriai átlagaként alakul ki. Ezután a legegyszerűbb ábrázolási megközelítés, hogy ehhez a referencia alakhoz viszonyítva egyes egyedek vagy csoportok átlagos alakjaként kialakuló mérőpontok irányába vektorokat húzunk, így láthatóvá válnak az egyes mérőpontok elmozdulásai az átlagos alaktól, illetve megfigyelhető az egymáshoz viszonyított elmozdulásuk is (12. ábra).



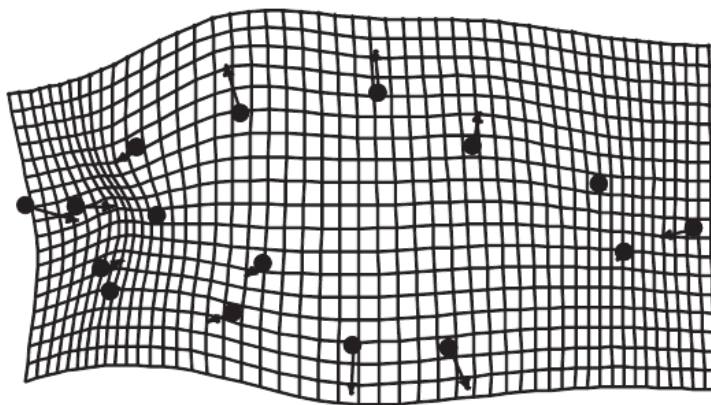
12. ábra A Prokrusztész-analízis hatása a *Serrasalmus gouldingi* FINK & MACHADO-ALLISON 1992 mérőpont-elhelyezkedésében (ZELDITCH et al. 2004)

Ez egy hasznos és látványos megjelenítése az alak-különbségeknek, azonban rendkívül nehéz a teljes mérőpont készlet elemzése, mivel nehéz meglátni, hogy egyes mérőpontok egymáshoz viszonyítva mozdulnak-e el vagy egységes a változás.

Egy már nagyon régen alkalmazott módszer a transzformációs rács használata, amit már Albrecht Dürer 1952-es könyvében a „Vier Bücher von menschlicher Proportion”-ban is alkalmazott, illetve THOMPSON (1942) is részletesen taglalta. Természetesen ezekben a könyvekben még kézzel készült rajzokat találhatunk,

mindenféle formális algoritmusra való hivatkozás nélkül. Ahhoz, hogy ezt az elképzelést pontos számítási alapokra lehessen helyezni, szintén szükség volt a gyors személyi számítógépek elterjedésére és a megfelelő matematikai módszerek kidolgozására (MITTEROECKER és GUNZ 2009).

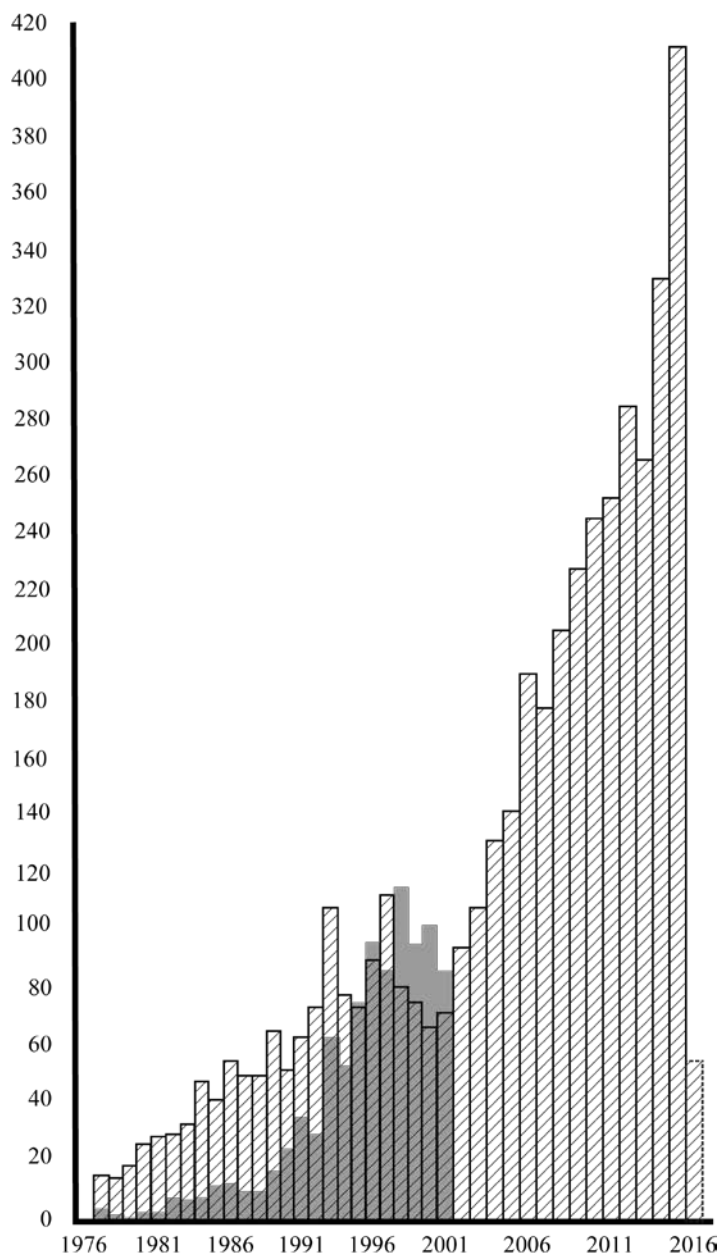
Ennek egy rendkívül elegáns megoldását választotta BOOKSTEIN (1989; 1997) a thin-plate spline (TPS) formájában (**13. ábra**), aminek lényege, hogy az alak síkját egy vékony fémlemezként értelmezve, az egyik mérőpont készletet interpolálva a másikba láthatóvá válnak a lemez hajlítási irányai, így egységesen áttekinthetőek az alakban bekövetkező változások. Ennél az elemzésnél az alak-változást egy ún. hajlítási energiával is szokták jellemezni, aminek alakkülönbség metrikaként való használhatósága azonban vitatott (ROHLF 1990b). A probléma ezzel egyrészt az, hogy az egymáshoz közel eső mérőpontok kis eltérései is jóval nagyobb hajlítási energiát eredményeznek, mint a távolabbiak nagyobb különbség esetén. Másrészt az 1. alakból a 2. alakba történő átalakulás más hajlítási energiát eredményez, mint ha a 2. alakból alakítjuk át az elsőbe, így az objektumok sorrendjére is érzékeny a módszer.



13. ábra *Serrasalmus gouldingi* FINK & MACHADO-ALLISON 1992 ontogenetikus változása thin-plate spline módszerrel ábrázolva (ZELDITCH et al. 2004)

2.3. Példák a geometriai morfometria alkalmazási területeiről

A geometriai morfometria egy nagyon széles körben alkalmazott és egyre nagyobb teret hódító, viszonylag fiatal módszertan. ADAMS et al. (2004) egy összefoglaló munkájában vizsgálta meg az 1970-es évektől a 2000-es évek elejéig a geometriai morfometria néhány meghatározó szerzőjére érkező citációkat, amit kiegészítettem egy napjainkig terjedő kereséssel (**14. ábra**). Szemmel látható a jelentős növekedés.



14. ábra A geometriai morfometria jelentőségének növekedése az elmúlt évtizedekben, Szürke: citációk száma 1976-tól 2001-ig (ADAMS et al. 2004),

Csíkos: A „geometric morphometrics” kulcsszóra kapott találatok száma a

<http://sciencedirect.com> oldalon

A geometriai morfometria módszereit igen széles körben alkalmazták az elmúlt években a régészettől (BIGNON et al. 2005, CARDILLO 2010), a botanikán át (VISCOSI et al. 2009, ANTONUCCI et al. 2012), a gerinctelenek (KANDEMIR et al. 2011, MAY-ITZÁ et al. 2012, BERTIN et al. 2012) és a gerincesek vizsgálatán (D'ANATRO és LESSA 2006, PANCHETTI et al. 2008, NAGORSEN és CARDINI 2009, BOOKSTEIN et al. 1999) keresztül, egészen az igazságügyi orvostanig (FRANKLIN et al. 2008).

2.3.1. A geometriai morfometria alkalmazása halakon

Ahogy a **14. ábrából** és a fenti példákból is látható, egy dinamikusan fejlődő és egyre nagyobb jelentőséggel bíró módszerről van szó, amit azonban hazánkban eddig halak esetén nem alkalmaztak.

Box truss módszertan alapján sikerrel tudták elkülöníteni az aranykeszeg (*Sparus auratus* L. 1758) és a farkassügér (*Dicentrarchus labrax* L. 1758) vad és farmon nevelt egyedeit egymástól. Ezáltal felmérhetővé válik a farmról való kiszökések aránya és ökológiai kockázata (ARECHAVALA-LOPEZ et al. 2012).

A különleges etológiai sajátosságairól ismert, ezért nagyon sok tanulmányban modellként alkalmazott tüskés pikón (*Gasterosteus aculeatus* L. 1758) végeztek morfometriai vizsgálatot, egy a speciáció kezdeti szakaszában fellépő reproduktív izoláció felderítésére. A tüskés pikó esetében megfigyelhetők tavi és patakban élő populációk. Ezen „vonalak” keresztezéses tesztelésével megállapították, hogy a tavi állomány nagyobb testmagassága erőteljesebb genetikai meghatározottság alatt áll, mint a folyóvízi állomány áramvonalasabb testalakja. Tanulmányuk azt sugallja, hogy az adaptációban szerepet játszó tulajdonságok különböző módon vehetnek részt a reprodukciós izolációban, attól függően, hogy milyen módon öröklődnek (BERNER et al. 2011).

A citromsügerek (*Amphilophus spp.*) földrajzilag elkülönülő (allopatrikus) és azonos víztérben élő (szimpatrikus) populációi remek modellként szolgálnak a speciáció és a fenotípusos diverzifikációs mintázatok mechanizmusainak vizsgálatára. Az összes eddig leírt faj testalakját és mitokondriális genetikai diverzitását megvizsgálták Nicaragua két nagy tavában és hat krátertóban. Kimutatták, hogy a testalak különbségek főként a testmagasságot, a fej, az orr és a száj alakját, valamint a faroknyél hosszát érintik. Minden tó jellemezhető volt a benne élő citromsügerek

alakjával, valamint, ha több faj élt egy tóban, akkor az egyes fajok is jól elkülöníthetőek voltak testalak alapján. Ezen kívül a fajszámmal párhuzamosan a genetikai diverzitás is nőtt. Legalább két kráter-tóban független, párhuzamos evolúciós folyamatokat tudtak kimutatni (ELMER et al. 2010).

A patakok felduzzasztásának következményeit már több szempontból vizsgálták, HAAS et al. (2010) a duzzasztás hatását a folyóvízi fajok testalakjának megváltozása szempontjából elemezte. Kimutatták, hogy az állóvízi *Cyprinella venusta* GIRARD 1856 egyedek testmagassága megnő, kisebb lett a fejük és a hátúszó hossza, valamint a szem ventrálisabb elhelyezkedésűvé vált. A testalak erős korrelációt mutatott a víztározó méretével. Az általuk végzett kanonikus varianciaanalízis 2. tengelye erős pozitív korrelációt mutatott a víztározó vízmennyiségével és a vízfelület méretével. A 2. tengely pedig a hátúszó alapjának hosszával, a hátúszó elhelyezkedésével és a testmagassággal volt kapcsolatban. Megállapították, hogy a folyóvizek felduzzasztása komoly hatással lehet a vizek biodiverzitására, valamint, hogy hosszú távon evolúciós hatással lehet a halakra.

Az eddig bemutatott vizsgálatok mind a halak testének alakját vizsgálták, ami azonban, a már korábban is említett problémát veti fel (1. fejezet). A teljes test vizsgálatok során az egyedek elpusztulnak, mivel túlzottan nagy stresszt okoz számukra, ezért fordultak a kutatók a pikkely felé, ami megfelel annak a követelménynek, hogy eléggé variábilis a populációk elkülönítéséhez (GARDUÑO-PAZ et al. 2010), és nem okoz maradandó károsodást sem, hiszen a regeneráció a pikkely eltávolítása után percekkel megkezdődik, és a regenerálódó pikkely jelentős része 4 nappal a beavatkozás után már kialakul (BEREITER-HAHN és ZYLBERBERG 1993).

Több vizsgálat is foglalkozott a fajok és populációk elkülöníthetőségével – főként tengeri fajokon –, általában a komplex Fourier analízist felhasználva (POULET et al. 2005, RICHARDS és ESTEVES 1997a, 1997b, WATKINSON és GILLIS 2005). Kezdetekben olyan megalapozó tanulmányok születtek, amikben az elkülöníthetőséget vizsgálták egyre közelebbi rokon fajok között, illetve fajon belül, populációk szintjén (IBÁÑEZ et al. 2007). Majd miután tisztázódott, hogy a populációs különbségek is kimutathatók a pikkely alakjában, a különbségek hátterében álló tényezők felmérése felé fordultak. Megvizsgálták, hogy a pikkely alakja mennyiben változik annak függvényében, hogy a hal melyik testtájáról származik, illetve, hogy milyen összefüggést mutat az úszás-képességgel (IBÁÑEZ et al. 2009).

Felmérték az allometria hatását a pikkelyalakra, illetve, hogy mennyiben javítja a klasszifikációt, amennyiben a formát (az alak és a méret információk együttesen) és nem az alakot hasonlítják össze (IBÁÑEZ és O’HIGGINS 2011). Ez utóbbi logikai úton is megérthető, hiszen természetesvízi állományok mintáiban nem megvalósítható, hogy az egyes csoportok azonos méretstruktúrával rendelkezzenek, így természetes, hogy a csoportok közötti méretkülönbségek segítik az elkülöníthetőséget. Kimutatták, hogy a tavi szajbling (*Salvelinus alpinus* L. 1758) ökotípusok pikkelyalakjában van különbség még abban az esetben is, ha egyazon tóban is élnek (GARDUÑO-PAZ et al. 2010). Bodorkán (*Rutilus rutilus*) azt is kimutatták, hogy a kompenzációs növekedés (táplálékszegény időszak után helyreálló táplálékmennyiség esetén az egyed korára jellemző növekedési ütemnél gyorsabb növekedés) is befolyásolja a pikkely alakját (IBÁÑEZ et al. 2012b).

2.4. A pikkely anatómiája

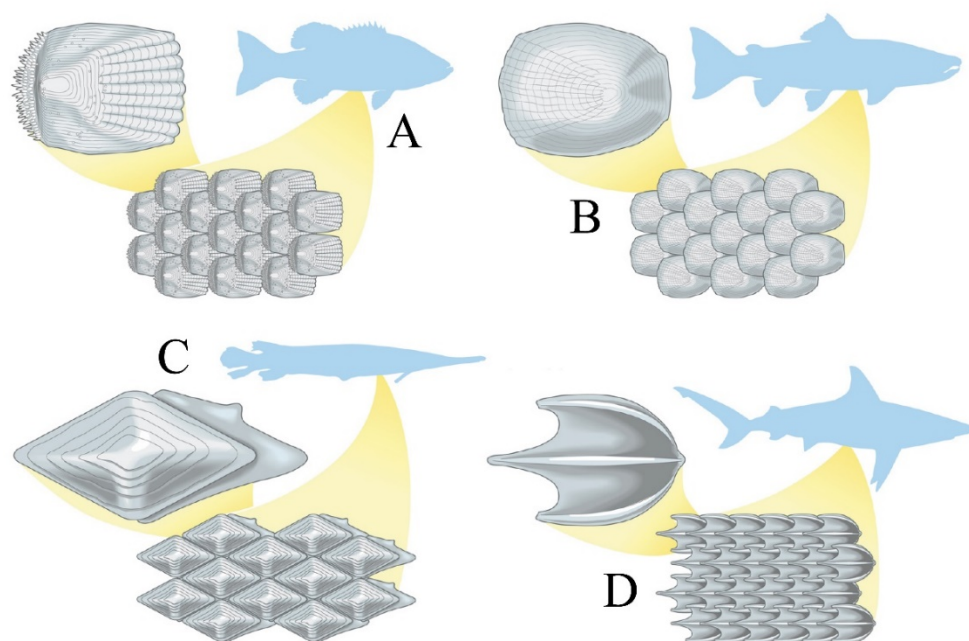
A pikkely meghatározása nem teljesen egyértelmű, mivel pikkelynek nevezzük a pikkelyes hüllők testén (Squamata) és a madarak lábán található felhám eredetű függelégeket, valamint a halak irharéteg (corium) eredetű függelégeit is. Bár a pikkely mindkét típusa szabályos mintázat szerint helyezkedik el a testfelületen, az alakja, felépítése és evolúciós eredete különböző (SIRE és AKIMENKO 2004). A továbbiakban a pikkely kifejezést kizárólag a halakra vonatkozóan használom.

2.4.1. A pikkelyek funkciója

A pikkelytakarónak számos funkciója van. A bentikus életmódú, valamint a filogenetikusan ősi csoportoknál leghangsúlyosabb szerepe a mechanikus védelem, míg a nektonikus, illetve a fejlettebb halak esetén nagyobb hangsúlyt kap hidrodinamikai szerepe (BÍRÓ 1993). Emellett fontos szerepet játszik a kopás elleni védelemben, az ion-veszteség elkerülésében, a hidratációban és a kiszáradás elleni-, valamint a kórokozók elleni védelemben (SHIKHA és SUSHMA 2011).

2.4.2. A pikkelyek típusai

Ahogy a halak esetében a pikkelyezettség is a teljesen pikkelytelentől (pl. harcsafélék, Siluridae) egészen odáig terjed, hogy az élőlény külső vázszerű képződményét (exoskeleton) alkothatja (kajmánhal-alakúak, Lepisosteiformes) (BÍRÓ 1993), úgy a pikkelyek is rendkívüli polimorfizmust mutatnak (FRANCILLON-VIEILLOT et al. 1990). Szerkezetileg két fő csoportra oszthatóak, a placoid és nem placoid csoportra. A placoid pikkelyek a porcoshalak bőrét borítják (15. **ábra D**), melyeknek alapja egy csontlemez. Ebből indul ki a hegyes, fogszerű pikkely, aminek belseje dentin, és amit vitrodentin fed (HORVÁTH 2000). Az ontogenetikus fejlődés során nagyon hamar kialakulnak – sokszor még az embrió kikelése előtt – és nem nőnek, csupán cserélődnek (FRANCILLON-VIEILLOT et al. 1990).



15. ábra A leggyakrabban előforduló pikkely-típusok. A – ctenoid (sügér), B – cycloid (lazac), C – ganoid (túhal), D – placoid (cápa). (Encyclopaediae Britannica – internet2)

A nem placoid pikkelyeket három csoportba lehet sorolni: cosmoid, ganoid (15. **ábra C**) és elasmoid (15. **ábra A-B**), illetve említést kell még tenni az ún. rhomboid típusú pikkelyekről, melyek a primitív csontoshalak (Teleostei) pikkelyei voltak. Ezek a pikkelyek egymás mellett helyezkedtek el és nem fedték egymást. Minden pikkely

rendelkezett egy kampó-szerű kitüremkedéssel, ami illeszkedett a mellette lévő pikkely mélyedésébe. Rhomboid pikkelyei voltak a *Lophosteus* genuszba tartozó halaknak, illetve ebből a típusból alakultak ki a cosmoid (Sarcopterygii – izmosúszójú halak) és a ganoid pikkelyek (Actinopterygii – sugarasúszójú halak). A két csoport közti fő különbség a dentin és a zománc elhelyezkedése. Cosmoid pikkely jellemezte a tüdőshalak (Dipnomorpha) alosztály ősi képviselőinek (pl. *Porolepis*) külső vázát. Néhány ősből sugarasúszójú halnál (Actinopterygii) találkozhatunk ganoid típusú pikkellyel, ami többnyire rombusz alakú.

A csontoshalakra (Teleostei) és az izmosúszójú halakra jellemző pikkelyfajta az elasmoid pikkely. Míg az utóbbi csoport esetében ez robosztusabb pikkelyként jelenik meg (a vastagabb elasmodin és további ganoin, illetve dentin jelenléte miatt), addig a csontoshalaknál ez egy vékony, hajlékony, átlátszó csontlapocskaszerű, ami az irhában található pikkelytasakban (dermalis papilla) fejlődik (SIRE et al. 2009). Valamivel több, mint a felét (60%) szerves, míg 40%-át szervetlen anyagok alkotják. A külső, csontos réteget a pikkelytasakban található szkleroblaszt sejtek termelik és magnézium-, kalcium-karbonátok, -foszfátok és –fluoridok alkotják, amin hyalodentin rakódhat le. A csontos réteg alatt egy kollagén rostokban és ichthyolepidinben gazdag zóna található, ami kalcifikálódhat. Ezt a belső réteget a fibroblaszt sejtek termelik. Az egymásra rakódó periodikus rétegek növekedési gyűrűk (sclerit vagy circuli) formájában jelennek meg. A téli időszakban lelassuló anyagcsere miatt ezek a szkleritek sűrűbben állnak és kialakítják az évgűrűt (annulus). A kifejlődött pikkelyeket vékony epidermiszréteg fedi. Két típusát különböztetjük meg, a ctenoid és a cycloid típust. A különbség mindössze annyi, hogy a ctenoid típusnál a szomszédos pikkely által nem fedett részen („szabad rész”) apró fogacskák (ctenii) állnak. Ez a típus a sügérfélékre (Percidae) jellemző, míg cycloid, sima felszínű, kerekded pikkelyei vannak például a pontyféléknek (Cyprinidae), lazacalakúaknak (Salminiformes), heringalakúaknak (Clupeiformes), angolnaféléknek (Anguillidae), csíkféléknek (Cobitidae), kövicsíkféléknek (Balitoridae), csukaféléknek (Esocidae), pócféléknek (Umbridae), és tőkehalféléknek (Gadidae). Az is előfordul, hogy egy fajon belül mindkét típus megjelenik, ilyen például a pisztrángsüggér (*Micropterus salmoides* LACEPÈDE 1802), aminél a toroktájékon, a páros úszók tövénél és a végbélnyílás körül cycloid pikkelyek vannak, míg a teste többi részén ctenoid pikkelyeket találunk (HORVÁTH 2000).

2.5. A pikkelyek fejlődésbiológiája

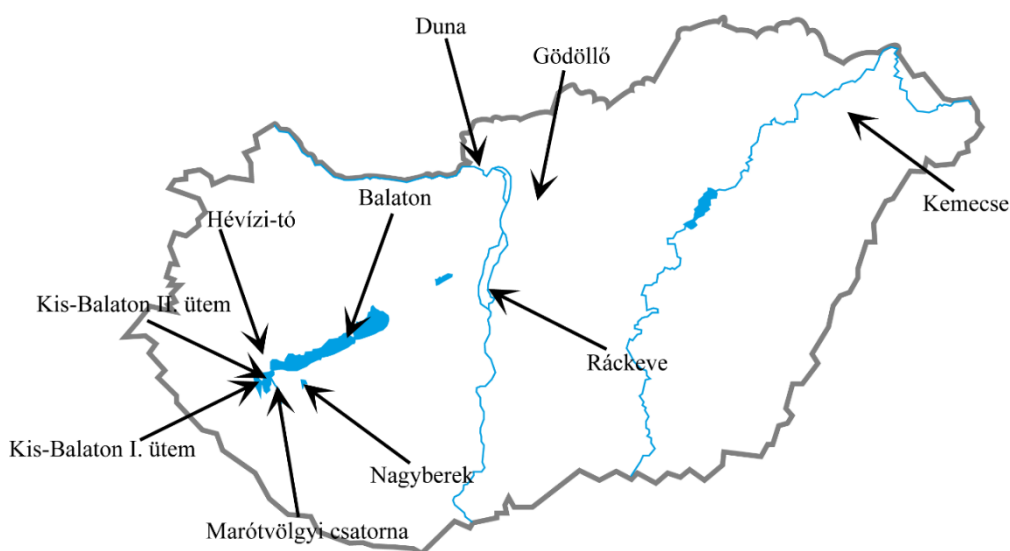
A porcos és csontos halak olyan nagy sokszínűséget mutatnak a csontrendszerüket és a fogszerű szöveteiket tekintve, hogy gyakran nehéz őket a tankönyvi kategóriákba sorolni (csont, porc, dentin, zománc) (SIRE és HUYSSEUNE 2003). Az összehasonlító tanulmányok egy közös ősré vezették vissza a bőr csontképleteit, amit odontode-nak neveznek. A porcos halak az egyetlen olyan állatcsoport, amely közel változatlan formában konzerválta az odontode-okat a placoid pikkelyeikben, míg a csontos halaknál ezek fokozatosan átalakultak a különböző típusú pikkelyekké. Minden eddig tanulmányozott halfajra igaz, hogy az ontogenezis viszonylag késői szakaszán kezdődik meg a pikkely-fejlődés (SIRE és AKIMENKO 2004). Ennek ellenére a placoid pikkelyek a cápák esetén más módon jelennek meg, mint az elasmoid pikkelyek a csontos halaknál. Míg a placoid pikkelyek időben egyszerre jelennek meg egy adott régióban, véletlenszerű mintázat szerint, addig a csontos halaknál mindig egyetlen pikkely jelenik meg, majd ezután gyorsan jelennek meg szabályos sorokban, kialakítva ezzel egy pikkely-fejlődési mintázatot (SIRE és AKIMENKO 2004). A legtöbb csontos hal esetén ez az első megjelenő pikkely a faroknyél középső vonalában található, ahonnan először a cranio-caudalis (fej-farki) irányban alakulnak ki a pikkelyek, majd megjelennek a dorsális (háti) és ventrális (hasi) irányban elhelyezkedő pikkely-sorok is (SIRE et al. 1997). Feltételezik, hogy az első pikkelyek megjelenési helyét epigenetikus faktorok irányítják, mint például az úszás során a víz bőrre ható nyomása (SIRE és ARNULF 1990). Zebradánió (*Danio rerio*) vizsgálata esetén mutatták ki, hogy a pikkely-kialakulást nem önállóan a méret vagy a kor befolyásolja, hanem a kettő együtt (SIRE et al. 1997). A kialakuló pikkelyek először egymás mellett állnak, majd gyorsan növekszik az átmérőjük és az egyik pikkely caudális széle „ránő” a következő pikkely craniális szélére, valamint részben fedi a szomszédos sorokban álló pikkelyeket (SIRE és AKIMENKO 2004). Azon fibroblasztok (a pikkelyképző sejtek differenciálatlan alakja), amik megmaradnak a bőr mélyebb régióiban, nem differenciálódnak és ezek alkotják az ún. pikkely-zseb bélést (SIRE 1989). Ezeknek a sejteknek akkor van fontos szerepe, amikor egy pikkely elvész, és ezekből a sejtekből regenerálódik (SIRE és GÉRAUDIE 1983), ezáltal ezek a fibroblasztok lokális őssejteként funkcionálnak (SIRE és AKIMENKO 2004).

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

Mivel az általam elvégzett vizsgálatok módszerei igen nagymértékben átfednek egymással, ezért először az általános, minden vizsgálat esetén alkalmazott módszereket írom le, és ezután térek ki az egyes vizsgálatok speciális elrendezéseire.

3.1. Mintavételi helyek

A vizsgálatokban felhasznált halakat az ország különböző pontjairól gyűjtöttem, illetve kaptam (**16. ábra**).



16. ábra A magyarországi mintavételi területek elhelyezkedése (a lengyelországi Varmia-mazúriai vajdaság nem szerepel az ábrán)

3.1.1. Balaton

A Balaton a legnagyobb közép-európai sekély tó, melynek átlagos vízmélysége 3,14 méter, vízfelülete pedig 593 km² (HAJNAL és PADISÁK 2008). A tó vízminőségében igen komoly változások mentek végbe, kezdve egy erős eutrofizációval az 1960-as évektől, majd a bejutó tápanyag-mennyiség 50%-ra csökkentésének köszönhetően egy erőteljes tisztulási folyamattal (ISTVÁNOVICS et al. 2002). Az általam felhasznált halak a Tihanyi-félsziget környékéről származnak, a gyűjtések 2008 és 2013 között történtek elektromos halászgéppel a parti övben, a

gardát (*Pelecus cultratus* L. 1758) kivéve, ami a nyíltvízi zónából került ki, paneles kopoltyúhálós mintavétellel (SPECZIÁR et al. 1997). A Balatonból az alábbi fajok kerültek a vizsgálatokba: bodorka, ezüstkárász, garda, vörösszárnýú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus* L. 1758), ponty.

3.1.2. Kis-Balaton Vízvédelmi Rendszer

A Kis-Balaton Vízvédelmi Rendszer jelenlegi formájában egy mesterséges tározó-rendszer, amit a Balaton tápanyag-terhelésének csökkentésére létesítettek (POMOGYI 1993) a Balaton dél-nyugati részén, a Zala-folyót belevezetve. A tározó-rendszer két ütemből áll: az I. ütem (Hídvégi-tó) egy hipertróf tározó, melynek vízfelülete 18 km², átlagos vízmélysége 1,1 méter, 1985-ben kezdte meg működését. A II. ütemet (Fenéki-tó) 57 km²-esre tervezték, azonban 1992-ben csupán egy 16 km²-es területet árasztottak el. A Fenéki-tó makrovegetációval erősen benőtt, 1,2 méteres átlagos vízmélységgel rendelkező, eutróf tározó (MÁTYÁS et al. 2003). Egy nagyszabású projekt keretein belül 2014-ben valósult meg a II. ütem befejezése, így a teljes elárasztott terület (a két ütemen együtt) 75 km². A két ütem, valamint a Balaton egymással közvetlen összeköttetésben van, a Zala által hozott víz a Hídvégi-tóból a Fenéki-tavon keresztül jut a Balatonra. A Kis-Balatonból az alábbi halfajok kerültek a vizsgálatokba: bodorka, ezüstkárász, kűsz (*Alburnus alburnus* L.1758), naphal (*Lepomis gibbosus* L. 1758), ponty, süllő.

Bár külön mintavételi területként szerepel, a Kis-Balaton részeként is értelmezhető a Marótvölgyi-csatorna, hiszen a Fenéki-tó területén torkollik a Zalába és jut be a Balatonba. Egyedülként a lápi póc (*Umbra krameri* WALBAUM 1792) egyedei származtak ebből a csatornából. A mintavételi szakasz (Főnyed község közelében) egy 4-5 méter széles 1,5 méter mély, makrovegetációval erősen benőtt élőhely.

3.1.3. Hévízi-tó

A Hévízi-tó Európa legnagyobb természetes termálvízű tava, éves átlagos 30,7 °C-os vízhőmérséklettel, szemben a környező vizek átlagos 10-12 °C-ával (VARGA et al. 2013). Vízfelülete 4,44 hektár, átlagos vízmélysége 1,5-1,8 méter, legmélyebb pontja 38,5 méter. A Hévíz-Páhoki csatornán keresztül kapcsolatban áll a Kis-Balatonnal,

valamint közvetetten a Balatonnal is. Kizárólag ponty egyedek pikkelyei szerepeltek az elemzésekben erről a vízterületről, melyeket paneles kopoltyúhálójával gyűjtöttünk.

3.1.4. *Nagyberek*

A Balaton déli partján több berek-terület található, amik régen a Balaton öblei voltak. Ezek közül a legnagyobb megmaradt berek a Nagyberek. Kiterjedése nagyjából 3,5 km², többségében nyílt vízfelülettel, melyet nád-szigetek és előtött füzesek szabdalnak. A víz utánpótlását főként az eső adja, a vízszintet pedig egy zsilip szabályozza. Közvetlen kapcsolata a Kis-Balatonnal nincs, míg a Balatonnal egy lecsapolócsatorna-rendszeren keresztül összeköttetésben van. Razbóra- (*Pseudorasbora parva* TEMMINCK & SCHLEGEL 1846) és ezüstkárász pikkelyeket használtam fel erről a területről.

3.1.5. *Duna*

A Duna Európa második leghosszabb folyama. Magyarországi szakasza 417 km. Közvetlen kapcsolata a Balaton-környéki mintavételi területekkel időszakos, korlátozott a Sió-csatornán keresztül, amely a folyam gemenci szakaszába torkollik. A domolykó (*Squalius cephalus* L. 1758) egyedei a Duna gödi szakaszáról származtak, míg sügér-pikkelyek a legnagyobb hazai mellékágból, a Ráckevei-Duna-ágból származtak, ami a Csepel-sziget keleti oldalán folyik.

3.1.6. *Kemecsei halastórendszer*

Ebben az esetben nem egy természetes tóról vagy vízfolyásról van szó, hanem a Szabolcsi Halászati Kft. kemecsei telepének tógazdasági taváról. Két sügér-csoport származott innen, melyből az egyik a cég saját állománya. A másik eredetileg a Varmia-mazúriai vajdaság vízrendszeréből (Lengyelország) származott, azonban már legalább egy szezontóta a kemecsei telepen tartották őket.

3.2. Általános módszertani elemek

3.2.1. *Pikkely-mintavétel*

A pikkelyeket minden esetben 1 csepp/literes koncentrációjú szegfűszegolajjal altatva vettem le az egyedekről. A pontyfélék (Cyprinidae) esetén – kivéve a gardát – a pikkelyek horizontálisan a hátúszó első úszósugarának vonalából, vertikálisan pedig a hátvonal és oldalvonal közötti felező területéről származnak, sügéralakúak (Perciformes) és garda esetén pedig a hossz tengellyel párhuzamosan beállított mellúszó vége által kijelölt területéről. Minden pikkely az egyedek bal oldaláról került levételre, elkerülve ezzel az esetleges fluktuáló aszimmetria (BELLAAGH et al. 2007, SZABÓ et al. 2000) okozta eltéréseket. Minden egyedről 4-5 pikkely került levételre, annak érdekében, hogy minden egyedről legyen nem regenerálódott, ép pikkely. Az elemzésekbe minden esetben 1 egyedről 1 pikkely került bevonásra.

3.2.2. *Pikkelyek preparálása és digitalizálása*

A pikkelyeket saját nyálkájukkal papírlapok közé ragasztva tároltam feldolgozásig. A feldolgozás során a nyálka csapvizes lemosását követően a pikkelyeket két tárgylemez közé ragasztottam. Az így preparált pikkelyeket felső megvilágítású (XPA feltét) szkennelvel (Hewlett Packard ScanJet 5300C), 2400 dpi felbontással szkenneltem.

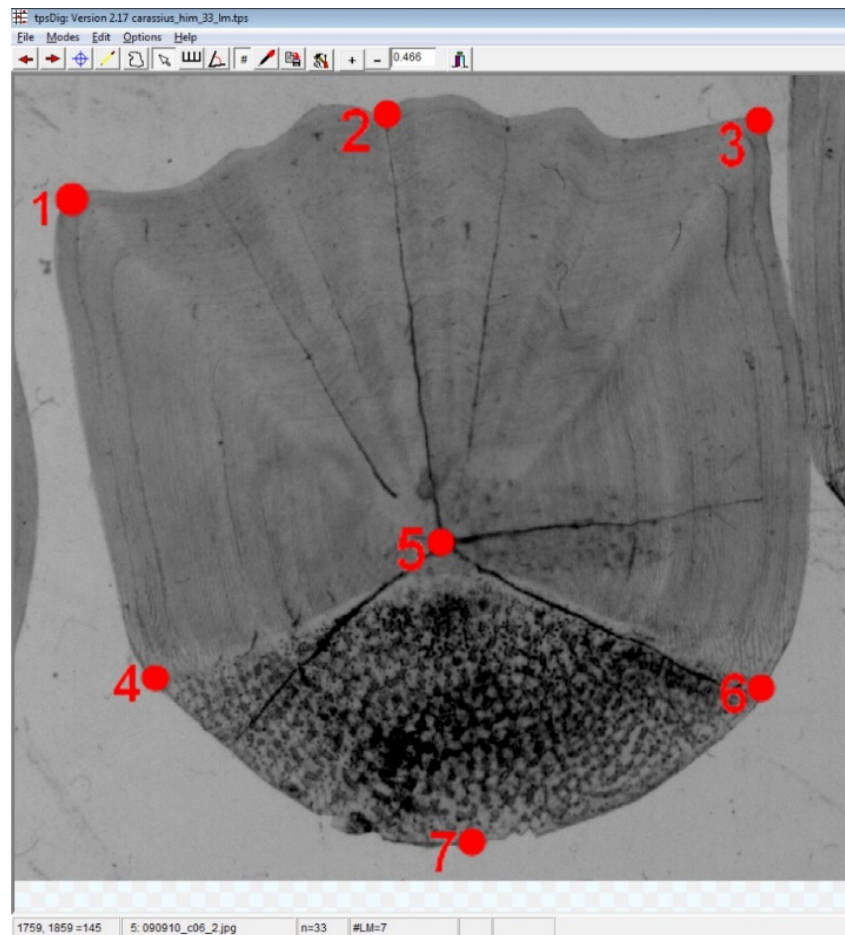
3.2.3. MÉRŐPONTOK FELVÉTELE

Ahhoz, hogy a mérőpontokat felvehessem a pikkelyek digitalizált képén, először egy .tps kiterjesztésű file-ba listáztam a képeket a tpsUtil programmal (ROHLF 2004). Ezek a file-ok egyszerű szöveges file-ok, amik bármilyen szövegszerkesztő programmal szerkeszthetőek. Különlegességük csupán a bennük lévő adatok szerkezetében van:

```
LM=7
185.00000 1026.00000
596.00000 1161.00000
961.00000 1008.00000
100.00000 654.00000
543.00000 865.00000
893.00000 601.00000
495.00000 319.00000
IMAGE=01131.jpg
ID=0
```

Az első sorban (LM=7) található az adott elem mérőpontjainak száma, az ezután következő sorokban az egyes mérőpontok x és y koordinátái szerepelnek (3 dimenziós képfeldolgozás esetén z koordináta is). Az utolsó előtti sor a képre való hivatkozást tartalmazza (IMAGE=01131.jpg), végül pedig az elem file-on belüli azonosítója (ID=0) látható.

Miután létrehoztam a file-t (ekkor még üresen, tehát LM=0), a tpsDig2 (ROHLF 2005) programban megnyitva vettem fel a 7 jól meghatározható mérőpontot (**17. ábra**). Az 1. és 3. mérőpontok a pikkely craniális szélén a ventrális és dorzális sarkába kerültek, a 2. mérőpont az 1. és 3. mérőpontok felezőjéhez került. A 4. és 6. mérőpontokat a szomszédos pikkelyek által fedett és szabadon álló terület határának ventrális és dorzális szélén vettem fel. Az 5. mérőpont a pikkelyek fókuszába került, míg a 7. mérőpontot a pikkely caudális szélén a 4. és 6. mérőpont felezőjéhez helyeztem el (**17. ábra**).



17. ábra A tpsDig2 program nézőképe ezüstkárász (*Carassius gibelio*) pikkelyen felvett 7 mérőponttal (IBÁÑEZ et al 2007)

3.2.4. Alapműveletek és statisztikai elemzés

A további elemzéseket a morphoJ programmal (KLINGENBERG 2011) végeztem. Első lépésként teljes Prokrusztész-illesztést végeztem a mérőpont készleteken, ezáltal egymásra illesztve, méretezve és forgatva a mérőpontokat (DRYDEN és MARDIA 1998). Ezután az egyes egyedekhez hozzárendeltem a csoport azonosítóját, majd pedig egy többszörös lineáris regressziót végeztem (függő változók: Prokrusztész-koordináták, független változó: a centroid méretek logaritmus). Minden regresszió eredményének megbízhatóságát permutációs teszttel (10 000 permutáció) vizsgáltam (GOOD 2000). A regressziót az egyes csoportokra külön végeztem el, abból a megfontolásból, hogy az allometrikus növekedés különbözőképpen hathat az egyes csoportok egyedeire, így más illeszkedést kaphatok a regresszió esetén, ha a teljes mintát egyben kezelem, ami befolyásolhatja a további elemzések eredményét is. Amennyiben a méretnek (logCS) szignifikáns hatása volt az alakra, abban az esetben a további elemzéseket a regresszió reziduálisával (a méret

által nem magyarázott rész) folytattam. A csoportok elkülönülésének vizsgálatára kanonikus variancia analízist (CVA) és diszkriminancia függvény-elemzést (DFA) végeztem (DYTHAM 2011). A két módszer alapvető különbsége, hogy míg a CVA a teljes mintát elemzi, ezáltal a csoportok mintázatáról kaphatunk információt, addig a DFA a teljes mintán belül csoportpárokat vet össze, ezáltal a két vizsgált csoport egymástól való távolságát pontosabban adja meg. A DFA esetén minden esetben végeztem egy *leave-one-out* kereszt-validációt (LACHENBRUCH 1967), a besorolási megbízhatóságok ellenőrzésére, valamint Hotelling-féle t-próbát is (HOTELLING 1931).

3.3. Halfajok elkülöníthetőségének vizsgálata

A halfajok elkülöníthetőségének vizsgálatához 13 faj, fajonként 25 egyedének 1-1 pikkelyét vizsgáltam meg (**1. táblázat**).

A halfajok taxonómiai helyzetével való összehasonlításhoz az NCBI génbankjából (BENSON et al. 2013) töltöttem le a 13 halfaj citokróm-oxidáz (COI) szekvenciáit (M3. melléklet). A szekvenciákat a ClustalW (ver. 2.1) programmal illesztettem (*Multiple Sequence Alignment*), majd hasonlósági mátrixot képeztem belőle (LARKIN et al. 2007). A genetikai távolságok alapján kapott távolság mátrixot a csoportok pikkelyalakjai közötti Prokrusztész-távolságokkal vettem össze Mantel-teszttel (PODANI 1997). Az elemzéseket a PAST v3.01 szoftverrel végeztem (HAMMER et al. 2001).

1. táblázat: Halfajok elkülönítéséhez felhasznált fajok, egyedszámok és mintavételi területek

Magyar név	Latin név	Kód	Egyedszám (db)	Vízterület	Koordináta (EOV)
bodorka	<i>Rutilus rutilus</i> RAFINESQUE 1820	rutrut	25	Balaton	175066, 558516
domolykó	<i>Squalius cephalus</i> L. 1758	squcep	25	Duna	259877, 655886
ezüstkárász	<i>Carassius gibelio</i> BLOCH 1782	cargib	25	Balaton	175066, 558516
garda	<i>Pelecus cutratus</i> L. 1758	pelcul	25	Balaton	175082, 562190
küsz	<i>Alburnus alburnus</i> L. 1758	albalb	25	Kis-Balaton II. ütem	144884, 506664
lápi póc	<i>Umbra krameri</i> WALBAUM 1792	umbkra	25	Marótvölgyi-csatorna	144816, 513388
naphal	<i>Lepomis gibbosus</i> L. 1758	lepgib	25	Kis-Balaton II. ütem	147600, 508181
ponty	<i>Cyprinus carpio</i> L. 1758	cypcar	25	Kis-Balaton II. ütem	147600, 508181
razbóra	<i>Pseudorasbora parva</i> TEMMINCK & SCHLEGELS 1846	psepar	25	Nagyberek	146766, 531784
sügér	<i>Perca fluviatilis</i> L. 1758	perflu	25	Szabolcsi Halászati Kft. kemecsei telepe	310216, 853231
süllő	<i>Sander lucioperca</i> L. 1758	sanluc	25	Kis-Balaton I. ütem	143327, 504901
vörösszárnyú keszeg	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> L. 1758	scaery	25	Balaton	175066, 558516
zebradánió	<i>Danio rerio</i> F. HAMILTON 1822	danrer	25	SZIE Halg. Tanszék (reg. szám: 52/2015)	249930, 674241

3.4. Populációk elkülöníthetőségének vizsgálata pikkelyalak alapján

Megvizsgáltam, hogy a módszer alkalmas-e a hazai halfajok populációinak elkülönítésére, amihez 4 faj (ezüstkárász, ponty, bodorka, sügér) egyedeinek pikkelyeit használtam fel (2. táblázat).

2. táblázat: A populációk elkülöníthetőségének vizsgálatához felhasznált fajok, egyedszámok és mintavételi területek

Magyar név	Fajkód	Egyedszám	Vízterület	Koordináta (EOV)
ezüstkárász	cargib	41	Balaton	175066, 558516
ezüstkárász	cargib	41	KBVR I.	147109, 504197
ezüstkárász	cargib	41	KBVR II.	147600, 508181
ezüstkárász	cargib	41	Nagyberek	146766, 531784
ponty	cypcar	42	Balaton	175066, 558516
ponty	cypcar	42	KBVR I.	147109, 504197
ponty	cypcar	42	KBVR II.	147600, 508181
ponty	cypcar	42	Hévízi-tó	161940, 508475
bodorka	rutrut	50	Balaton	175066, 558516
bodorka	rutrut	50	KBVR I.	147109, 504197
bodorka	rutrut	50	KBVR II.	147600, 508181
sügér	perflu	44	Varmia-mazúriai vajdaság, Lengyelország	310216, 853231
sügér	perflu	44	Kemecse	310216, 853231
sügér	perflu	44	Ráckevei-Duna-ág	201145, 642695

3.4.1. Ezüstkárász

Négy ezüstkárász populáció pikkelyalakját hasonlítottam össze a Balaton vízgyűjtőjéről (2. táblázat). A mintavételek a parti övben történtek, elektromos halászati módszerrel. Minden mintavételi területről 41 egyed 1-1 pikkelyét vontam az elemzésbe.

3.4.2. *Ponty*

A ponty esetén szintén négy populáció pikkelyalakját hasonlítottam össze a Balaton vízgyűjtőjéről (**2. táblázat**). A balatoni és kis-balatoni mintavételek elektromos halászati módszerrel történtek a parti övben, míg a Hévízi-tó esetén paneles kopoltyúhálós mintavételek történtek. A mintavételi helyek összehasonlítása azért különleges, mert míg mind a négy élőhely összeköttetésben áll egymással, addig a Hévízi-tó környezeti adottságai jelentősen eltérnek a másik három mintavételi helyétől. Minden populációból 42 egyed 1-1 pikkelyét használtam fel az elemzésekhez.

3.4.3. *Bodorka*

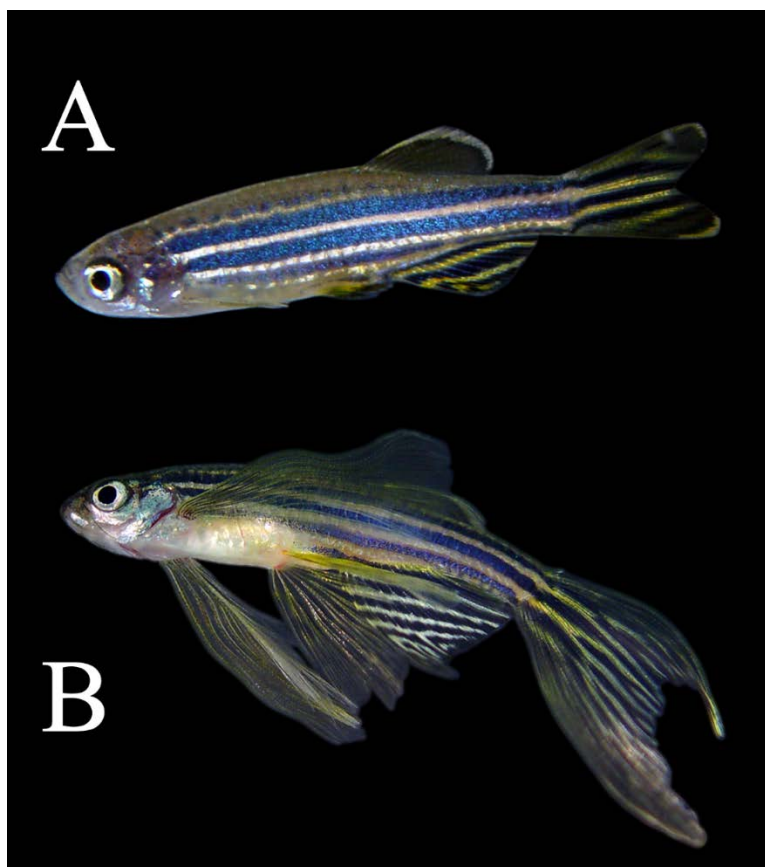
Három bodorka populációt hasonlítottam össze pikkelyalakjuk alapján a Balaton vízgyűjtőjéről (**2. táblázat**). A vizsgálathoz csoportonként 50 egyed 1-1 pikkelyét használtam fel.

3.4.4. *Sügér*

Három sügér-populációt hasonlítottam össze pikkelyalak alapján (**2. táblázat**). A vizsgálatokhoz 44 egyed 1-1 pikkelyét használtam fel minden populációból.

3.5. Genetikai különbségek hatása a pikkelyalakra

A pikkelyalak genetikai meghatározottságának vizsgálatához a zebradániót, mint modell fajt használtam. A rövid generációs intervallum, a kontrollált laboratóriumi környezetben való tartás és a különböző – genetikailag homogén – vonalak könnyű elérhetősége kiemelkedően alkalmassá teszi a fajt a vizsgálathoz. Az elemzéshez egy regisztrált vonal (AB vonal) és egy kereskedésekben kapható vonal (LF BASKA vonal) egyedeit használtuk fel (**18. ábra**).



18. ábra A genetikai hatás vizsgálatához felhasznált két zebradánió (*Danio rerio* HAMILTON 1822). A – AB vonal, B – LF BASKA vonal

A halak azonos körülmények között lettek felnevelve 3 hónapos korukig egy recirkulációs rendszerben (Tecniplast) (vízhőmérséklet 25 ± 0.5 °C, pH: 7.4 ± 0.2 , vezetőképesség: 525 ± 50 μ S) 14/10 órás fény/sötét ciklusban, 30 egyed / 3,5 literes sűrűségben. Napi kétszeri etetés történt SDS Small Gran granulált táppal (*Special Diets Services Limited International Dietex GB*) és frissen kelt sórakkal (*Artemia sp. naupliuszlárvái*) (SERA). A vizsgálathoz csoportonként 99 egyed 1-1 pikkelyét használtam fel és az általános módszertan alapján elemeztem.

3.6. A környezeti különbségek hatása a pikkelyalakra

A környezeti hatás vizsgálatához is a zebradánió volt a legalkalmasabb, az előző bekezdésben ismertetett rendszerben tartva. Környezeti paraméternek a táplálék-ellátottságot választottam. Négy AB vonalba tartozó anyapár egyetlen szaporításából származó utódait osztottam 2-2 csoportba. Így 8 olyan csoportot (N1-H1, N2-H2 stb.) kaptam, melyben páronként a genetikai különbség a lehető legkisebb volt. Minden N-

es csoport a korának és fejlettségi stádiumának megfelelő minőségű és mennyiségű táplálékot (kontroll táplálás), míg minden H-s csoport a létfenntartáshoz szükséges minimális mennyiségű táplálékot kapott (csökkentett táplálás) (**3. táblázat**). A csoportokat 3 hónapig tartottuk fent. 2 H csoport (H2, H3) egyedeit további 3 hónapig tartottuk kontroll táplálás mellett (ezeket új csoportokként bevonva az elemzésbe – REH2, REH3), annak kiderítésére, hogy a fiataalkori táplálékhiány megmutatkozik-e a későbbiekben is, vagy a megfelelő táplálék-ellátottság elfedi a kezdeti lemaradást (kompenzációs növekedés (IBÁÑEZ et al. 2012b)). Minden csoportból 20 egyed 1-1 pikkelyét vontam a vizsgálatba és az általános elemzés szerint analizáltam.

3. táblázat: A környezeti hatás vizsgálatához használt etetési protokollok

A hal kora	Kontroll táplálás (N csoportok)	Csökkentett táplálás (H csoportok)
1. és 2. héten	napi kétszer SDS 100 és frissen kelt sórák (<i>Artemia sp.</i>)	kétnaponta egyszer SDS 100
3-tól 5. héten	napi kétszer SDS 200 és frissen kelt sórák (<i>Artemia sp.</i>)	kétnaponta egyszer SDS 200
6-tól 7. héten	napi kétszer SDS 300 és frissen kelt sórák (<i>Artemia sp.</i>)	kétnaponta egyszer SDS 300
8-tól 12. héten	napi kétszer SDS 400 és frissen kelt sórák (<i>Artemia sp.</i>)	kétnaponta egyszer SDS 400
12. hét után	napi kétszer SDS Small Gran és frissen kelt sórák (<i>Artemia sp.</i>)	kétnaponta egyszer SDS Small Gran

3.7. Az ivar hatása a pikkelyalakra

Az ivari dimorfizmus esetleges pikkelyalakban megmutatkozó formáját zebradánió és ezüstkárászon vizsgáltam. A zebradánió esetében a két ivar szabad szemmel is könnyen elkülöníthető (WEN et al. 2005), ezért jó tesztalanya lehet annak, hogy kiderítsük, a pikkelyalakban is megjelenik-e az ivari dimorfizmus. Az ezüstkárásznál ez nem mondható el, ezért is fontos kérdés, hogy pikkelyalakjuk alapján kimutatható-e különbség. A zebradániókat (AB vonal) a korábbiakban már leírt, azonos körülmények között tartottuk, míg az ezüstkárászok a Balatonból és a Kis-Balaton II. üteméről származtak. Zebradánió esetén csoportonként 80 egyed, míg

ezüstkárász esetén 14 egyed 1-1 pikkelyét vizsgáltam. A vizsgálati protokollt az általános részben leírtak szerint alkalmaztam, kiegészítve a két ivar regressziójának kovariancia-elemzésével (ANCOVA), mivel az ivari dimorfizmus sok esetben vezethető vissza a két ivar méret-különbségeire (*Sexual Size Dimorphism – SSD*) (DARWIN 1871).

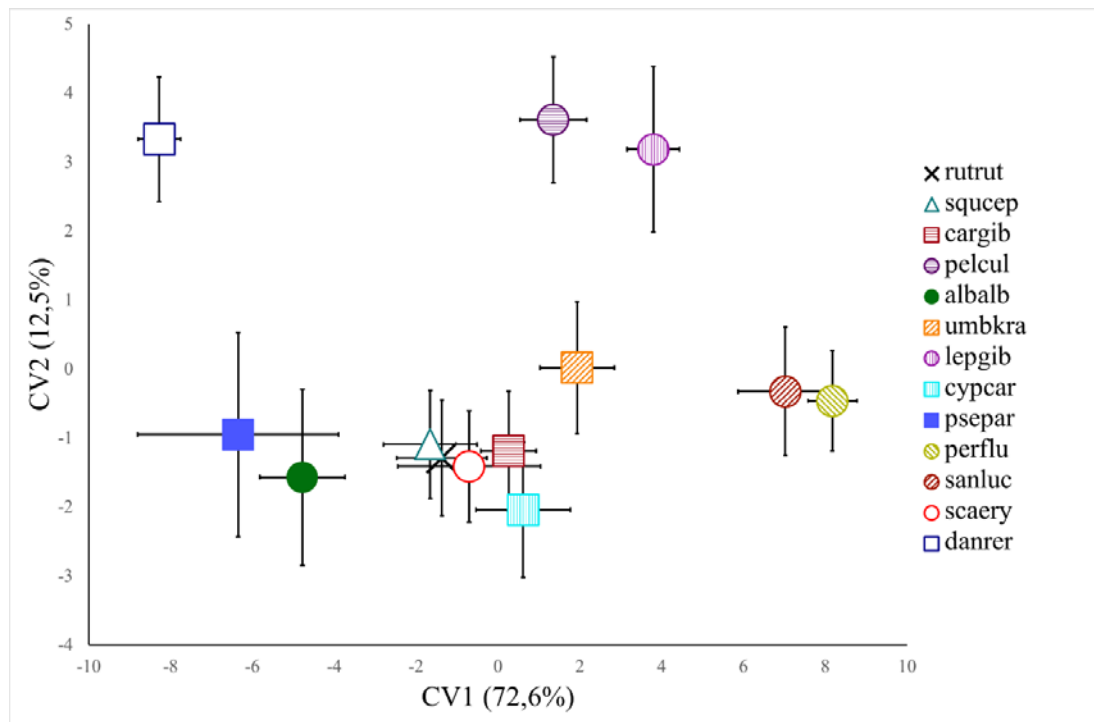
3.8. A kor hatása a pikkelyalakra

A kor hatásának vizsgálatát ezüstkárász pikkelyeken végeztem el. A Kis-Balatonról származó egyedeket a pikkelyeik évgyűrűi alapján korcsoportokba soroltam, majd 0+-tól 6+-os korosztályig csoportokba soroltam. Minden csoportba 20 egyed 1-1 pikkelye került. Az elemzést az általános protokollnak megfelelően végeztem el.

4. EREDMÉNYEK

4.1. Halfajok elkülöníthetőségének vizsgálata

A fajok elkülöníthetőségének vizsgálata esetén szignifikáns allometrikus hatást találtam. A fajokon belüli alak-varianciát átlagosan 5,5%-ban magyarázta a pikkely mérete ($p < 0,001$). Ennek megfelelően a további vizsgálatot a regresszió reziduálisával végeztem el, így kiküszöbölve az allometriából adódó különbségeket. A fajok két párosítást kivéve (ponty és ezüstkárász, bodorka és vörösszárnýú keszeg) valamennyi esetben szignifikánsan eltértek egymástól a Hotelling-féle t-próba alapján ($p < 0,001$) (a konkrét T^2 értékeket és a hozzájuk tartozó p értéket, valamint a besorolási megbízhatóságokat az M4. melléklet tartalmazza). A **19. ábrán** jól látható, hogy az első tengely mentén, ami az összvariancia közel háromnegyedét hordozza, kialakul egyfajta grádiens a zebradániótól a sügérig. Jól látható, hogy az egyes tengely mentén rendkívül közel kerül egymáshoz a három kistestű pontyfélé (zebradánió, razbóra, küsz). A lényegesen kisebb varianciát hordozó kettes tengely (12,5%) mentén három faj különül el jelentősen, ezek pedig a zebradánió, a garda és a naphal. Együtt csoportosul a két sügérféle, a süllő és a sügér. Még mindig viszonylag elkülönülten látható a küsz és a razbóra két csoportja, valamint a különálló lápi póc. Végül egy halmazba rendeződve található meg a domolykó, a bodorka, a vörösszárnýú keszeg, az ezüstkárász és a ponty.



19. ábra Tizenhárom halfaj elkülönítése pikkelyalakjuk alapján (CVA plot), a színes szimbólumok a csoportátlagot, míg a szálkeresztek a csoportok szórását mutatják

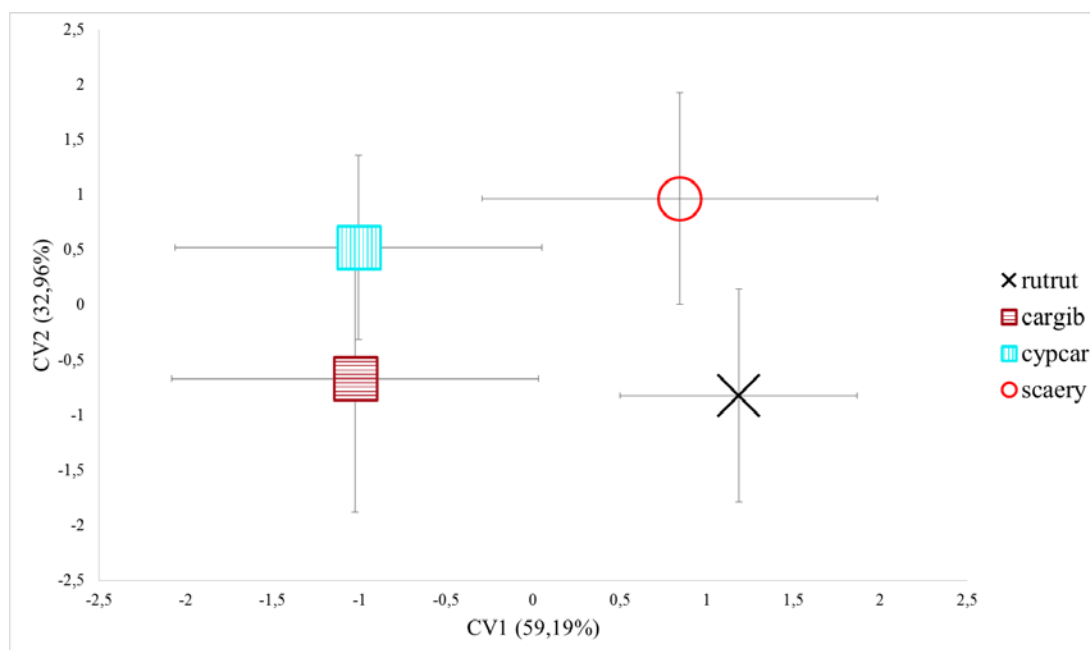
A **20. ábrán** a genetikai markereken alapuló fajok közötti hasonlóságokból készített dendrogramon sok hasonlóság látható a **19. ábra** CVA plotjával. A három sügéralakúak rendjébe tartozó faj (süger, süllő, naphal), valamint a lápi póc elhelyezkedése nagyon hasonló.



20. ábra Tizenhárom halfaj citokróm-oxidáz (COI) szekvenciája alapján végzett UPGMA klaszter-analízis eredménye

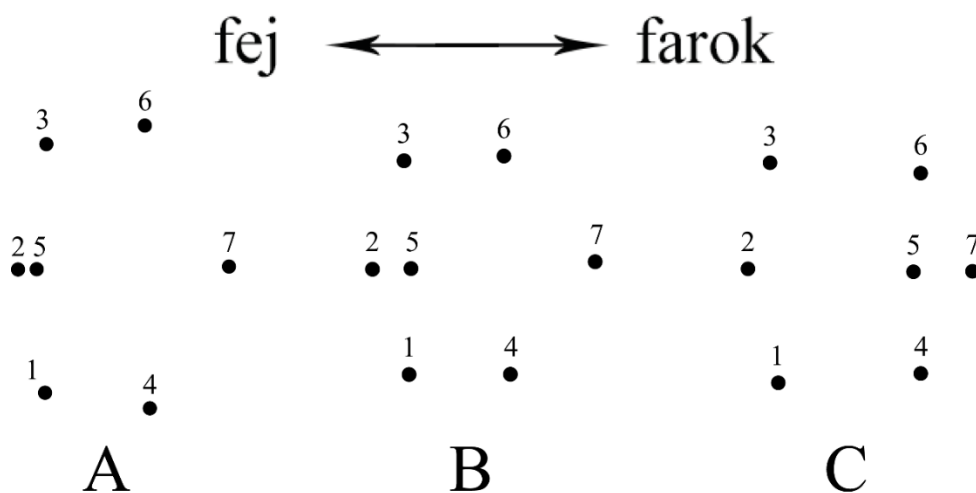
A genetikai és pikkelyalak alapján képzett távolságmátrixok összevetése során nem találtam szignifikáns kapcsolatot ($R = 0,178$; $p = 0,124$). A CVA ploton egy olyan „csoport” alakul ki, amely már ránézésre sem felel meg a taxonómiai helyzetüknek. Ezek pedig a kistestű pontyfélék (zebradánió, razbóra, küsz). Így az elemzést elvégeztem e nélkül a három faj nélkül, így pedig már szignifikáns kapcsolatot találtam a pikkelyalak és a genetikai háttér között ($R = 0,354$; $p = 0,037$).

Hogy részleteiben is meg tudjam vizsgálni a nem szignifikánsan elkülönülő csoportok viszonyát, minden egyéb fajt kizárva (küsz, zebradánió, naphal, garda, sügér, razbóra, süllő, domolykó, lápi póc) egy új CVA-t is elvégeztem (**21. ábra**). Bár a csoportok között itt is megfigyelhetők átfedések, mégis ebben az esetben már szignifikánsan elkülönültek egymástól ezek a fajok is (Hotelling-féle t-próba), ami a módszer skálafüggésére utal. A konkrét T^2 - valamint p-értékeket és a besorolási megbízhatóságokat a M5. melléklet 6. és 7. táblázata tartalmazza.



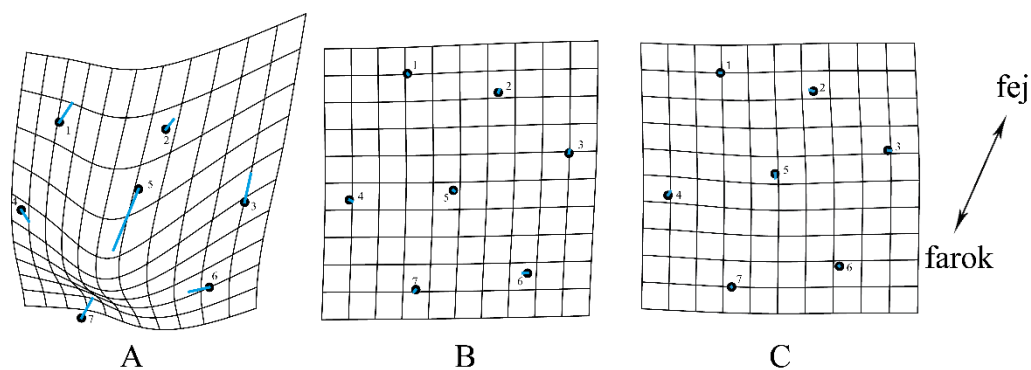
21. ábra Négy halfaj elkülönítése pikkelyalakjuk alapján (CVA plot), a színes szimbólumok a csoportátlagot, míg a szálkeresztek a csoportok szórását mutatják

Az egyes fajok pikkelyalakjáról elmondható, hogy az igazán kistestű fajoknál (kűsz, razbóra, zebradánió) a szomszédos pikkely által nem fedett rész arányosan nagyobb területű, mint más fajoknál (pl. süllő), ami a pikkely-fókusz (5. mérőpont) erőteljes eltolódásával jár a kraniális szél felé (2. mérőpont) (**22. ábra**).



22. ábra Három halfaj pikkelyének átlagos alakja (A: zebradánió, B: razbóra, C: süllő)

Ha egy-egy faj pikkelyalakjának különbségeit thin-plate spline módszerrel készített ábrán részletesen elemezzük, pontosabban láthatjuk az eltérések okait. A süllő és a kűsz átlagos pikkelyalakjának eltéréseiből kiderül, hogy a süllő pikkelye dorso-ventralis irányban lapítottabb, míg cranio-caudalis irányban nyúlánkabb, valamint, hogy a süllő esetén a szomszédos pikkely által nem takart rész lényegesen kisebb (arányaiban), mint a kűsz esetén, amit az 5. és a 7. mérőpont egymás irányába történő igen erős elmozdulás mutat (**23. ábra**).



23. ábra A küsz-süllő (A), ezüstkárász-ponty (B) és bodorka-vörösszárnýú keszeg (C) pikkelyalakjának eltérései thin-plate spline módszerrel ábrázolva

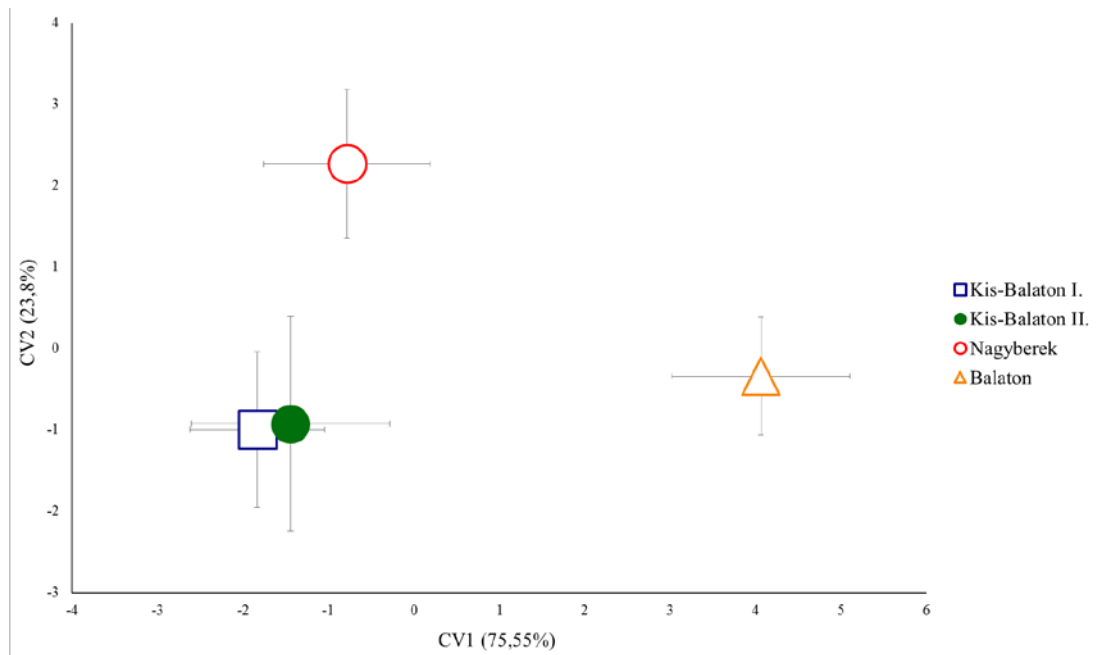
Közele rokon fajok esetén, mint pl. a bodorka és a vörösszárnýú keszeg, illetve a ponty és az ezüstkárász, már nem kapunk az előzőhöz hasonló mértékű különbségeket (23. ábra).

4.2. Populációk elkülöníthetőségének lehetősége pikkelyalak alapján

Ebben a vizsgálatban 4 őshonos halfaj (ezüstkárász, ponty, bodorka, sügér) populációinak elkülöníthetőségét teszteltem pikkelyalak alapján. A méret hatása az alakra minden esetben szignifikáns volt, ezért valamennyi vizsgálat során a regresszió reziduálisát használtam a CVA és DFA elemzésekhez.

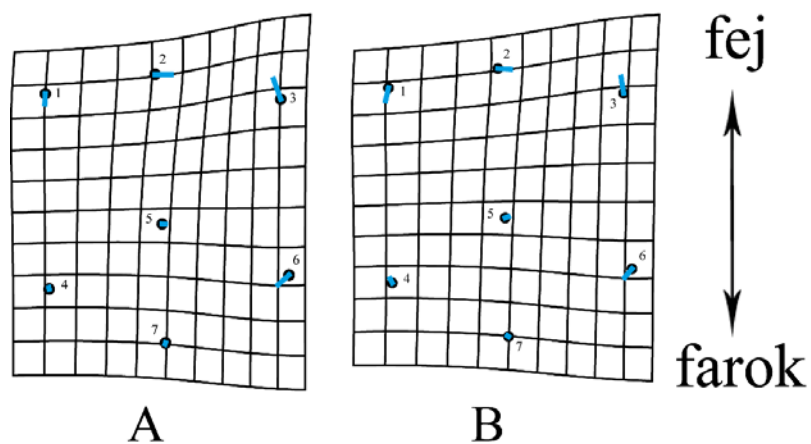
4.2.1. Ezüstkárász

Négy ezüstkárász populáció (Balaton, Kis-Balaton I. ütem, Kis-Balaton II. ütem, Nagyberek) pikkelyalakját hasonlítottam össze a Balaton vízgyűjtőjéről. A pikkely mérete 38,88%-ban határozta meg a pikkely alakját ($p < 0,001$). A 4 mintavételi területről származó ezüstkárászok pikkelyalak alapján 3 jól elkülöníthető csoportot alkotnak ($p < 0,001$) (24. ábra). A két Kis-Balatoni minta nem mutatott szignifikáns elkülönülést ($p = 0,23$), az átfedés olyan mértékű, hogy nem tekinthetők különálló csoportoknak, valamint a validáció és a kereszt-validáció eredményei is olyan mértékben térnek el egymástól (M6. melléklet 9. táblázat), ami arra utal, hogy nem különíthetők el egymástól.



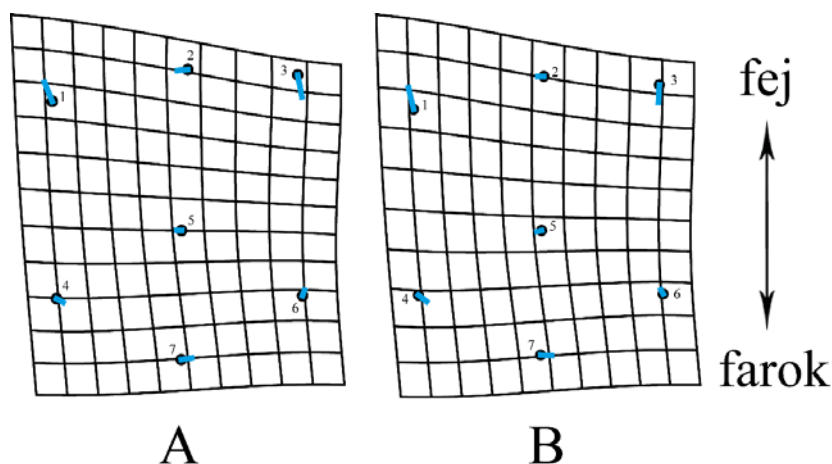
24. ábra Négy ezüstkárász populáció elkülönítése pikkelyalakjuk alapján (CVA plot), a színes szimbólumok a csoportátlagot, míg a szálkeresztek a csoportok szórását mutatják

Amennyiben a populációk alakkülönbségeit is elemezzük, jól látható, hogy a Kis-Balatonban élő ezüstkárászok pikkelye dorzo-ventrális irányban keskenyebb, a pikkely-tokban lévő rész (cranialis szél) kevésbé ívelt, illetve a ventrális szél (a külvilággal érintkező rész) kisebb (25. ábra).



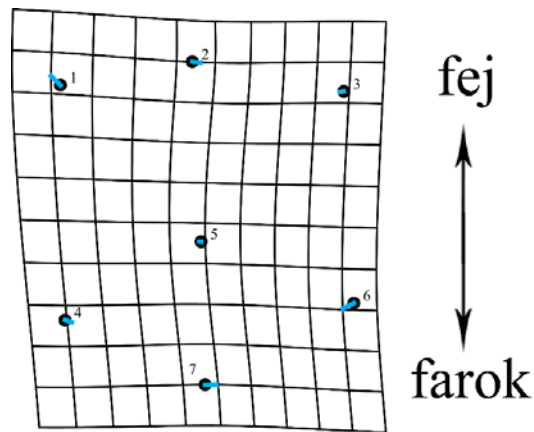
25. ábra A balatoni és kis-balatoni ezüstkárászok pikkelyalakjának eltérései thin-plate spline módszerrel ábrázolva (A – Balaton-Kis-Balaton I. ütem, B – Balaton-Kis-Balaton II. ütem)

A Kis-Balatonon és Nagyberekben élő ezüstkárászok pikkely-eltéréseit vizsgálva ugyanazokat a különbségeket figyelhetjük meg, mint az előző összehasonlításban (**26. ábra**), bár az ábrán ellentétes irányban mozdnak a mérőpontok, a **26. ábrán** a Kis-Balaton átlagos alakjából mozdnak el a Nagyberek átlagos alakja felé. Ez a jelentős hasonlóság a kis-balatoni és a balatoni. illetve nagyberek állományok eltérései között abból adódik, hogy a legnagyobb varianciát hordozó (75,55%) CV1 tengelyen gyakorlatilag két csoportot láthatunk, az egyik a Balaton, a másik pedig a többi csoport (**24. ábra**).



26. ábra A kis-balatoni és nagyberek ezüstkárászok pikkelyalakjának eltérései thin-plate spline módszerrel ábrázolva (A – Kis-Balaton I. ütem – Nagyberek, B – Kis-Balaton II. ütem – Nagyberek)

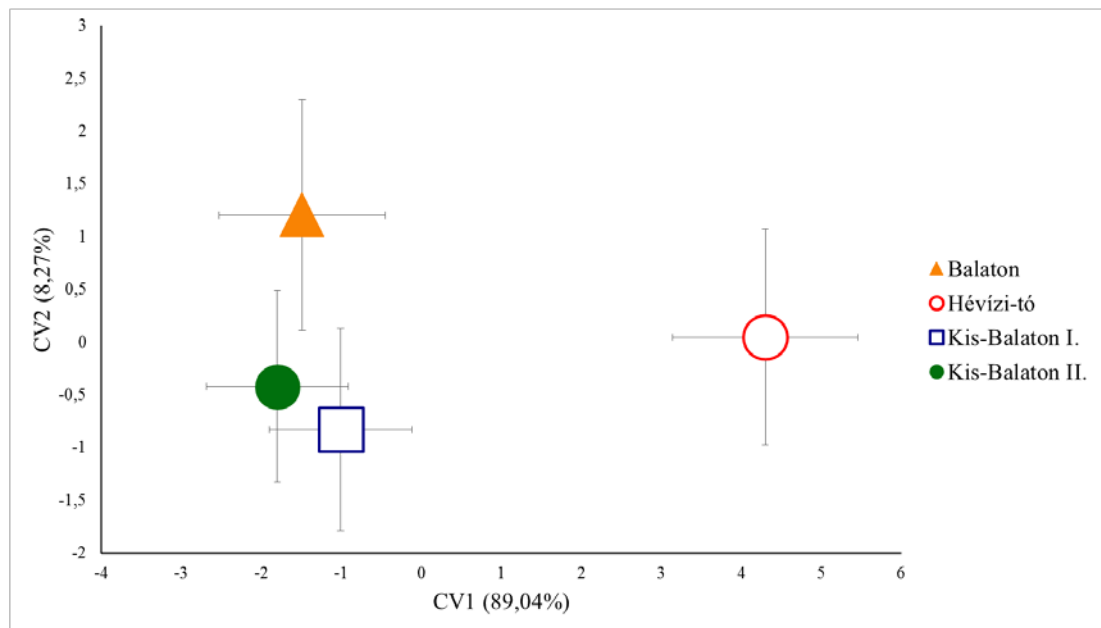
A balatoni és nagyberek ezüstkárászok átlagos pikkelyalakjának eltérései jóval kisebbek (**27. ábra**), mint az előző két esetben, ami a CV2 tengelyen történő elkülönülésüknek köszönhető, ahol a hordozott variancia lényegesen kisebb (29,8%), kevesebb, mint a fele az első tengelynek. Látható, hogy a nagyberek ezüstkárászok pikkelyének kraniális széle, amely a pikkely-tokban van, szélesebb, míg a kaudális széle keskenyebb, így a szomszédos pikkelyek által nem fedett rész is kisebb.



27. ábra A balatoni és nagyberekí ezüstkárászok pikkelyalakjának eltérései thin-plate spline módszerrel ábrázolva

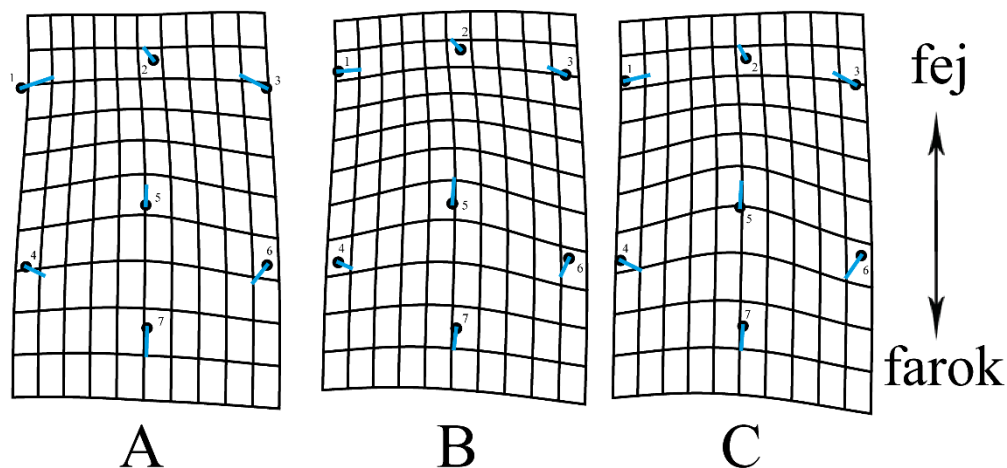
4.2.2. Ponty

Ponty esetén szintén négy populáció (Balaton, Kis-Balaton I. ütem, Kis-Balaton II. ütem, Hévízi-tó) pikkelyalakját hasonlítottam össze a Balaton vízgyűjtőjéről. Ebben az esetben is szignifikáns hatással bírt a pikkely mérete az alakjára ($p < 0,001$), melynek mértéke 6,69% volt. Ebben az esetben valamennyi mintavételi terület szignifikánsan elkülönült egymástól ($p < 0,001$; M7. melléklet 10. táblázat). A **28. ábrán** jól átható, hogy a Hévízi-tóban élő pontyok pikkelyalakja jelentősen eltér a környező vizekben élőkétől. A validációs és kereszt-validációs értékek között nem mutatkoztak jelentős különbségek (M7. melléklet 11. táblázat), így ezek az eredmények megbízhatónak tekinthetők.



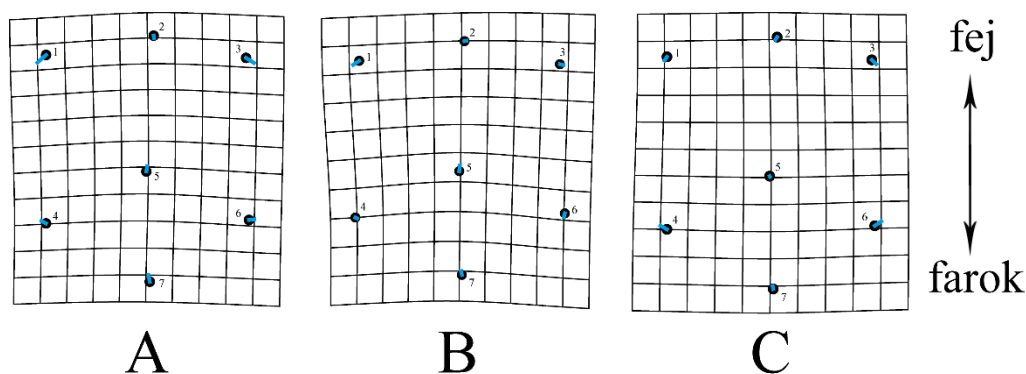
28. ábra Négy ponty populáció elkülönítése pikkelyalakjuk alapján (CVA plot), a színes szimbólumok a csoportátlagot, míg a szálkeresztek a csoportok szórását mutatják

Ponty esetén az alak-különbségek a Hévízi-tóval való összehasonlítások esetén a legnagyobbak (29. ábra). Ahogy az ezüstkárász esetén is, ebben az esetben is az egyes tengely igen nagy variancia-hányada miatt az alak-különbségek nagyon hasonlóak. A hévízi-tavi pontyok átlagos pikkelyalakja dorso-ventralis irányban igen erősen lapított, illetve ebben az esetben is látható, hogy jóval nagyobb a szomszédos pikkelyek által nem fedett terület aránya.



29. ábra A balatoni (A), Kis-Balaton 1. ütemi (B), Kis-Balaton 2. ütemi (C) és hévízi-tavi pontyok pikkelyalakjának eltérései thin-plate spline módszerrel ábrázolva

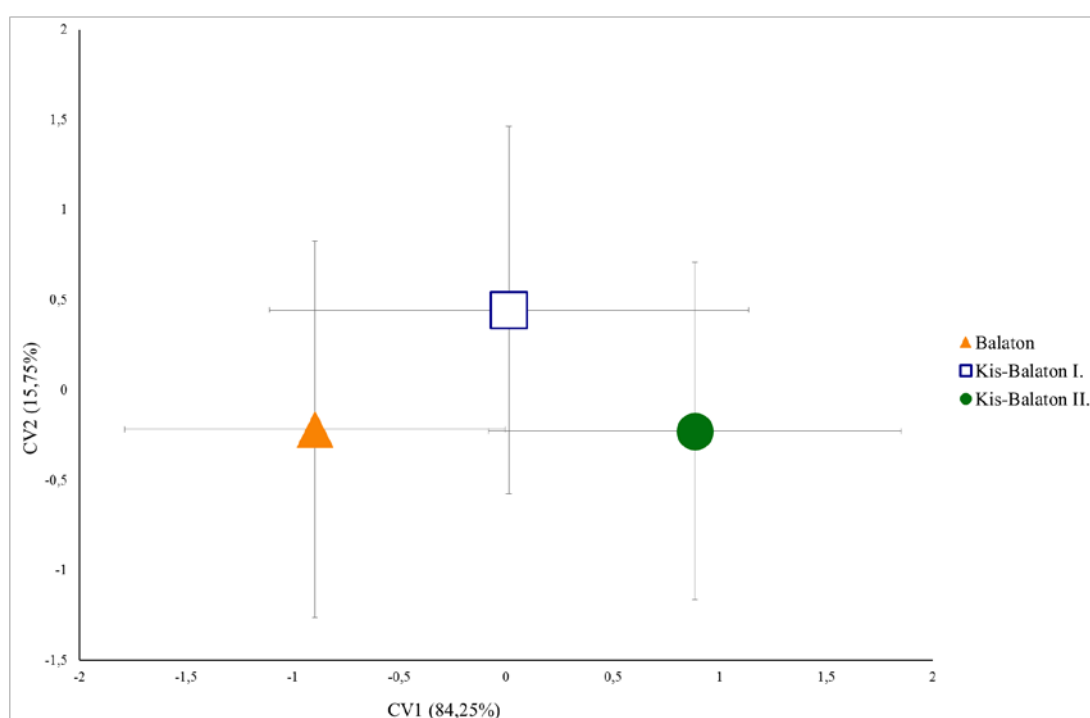
A balatoni pontyok pikkelyalakja alapvetően két jellemzőben tér el a kis-balatoni állományokétól (**30. ábra**). Egyrészt a balatoni pontyok pikkelye dorzo-ventrális irányban szélesebb, másrészt a kaudális szél kevésbé ívelt, mint a kis-balatoni állományoknál. A legkisebb különbség természetesen a két kis-balatoni állomány pikkelyalakjai között tapasztalható. Ami megfigyelhető, hogy a 2. ütemről származó egyedek pikkelyei lekerekítettebbek, hát-hasi irányban szélesebbek, míg fej-farki irányban rövidebbek.



30. ábra A balatoni, Kis-Balaton 1. ütemi és Kis-Balaton 2. ütemi pontyok pikkelyalakjának eltérései thin-plate spline módszerrel ábrázolva (A – Kis-Balaton I. ütem – Balaton, B – Kis-Balaton II. ütem – Balaton, C – Kis-Balaton I. ütem – Kis-Balaton II. ütem)

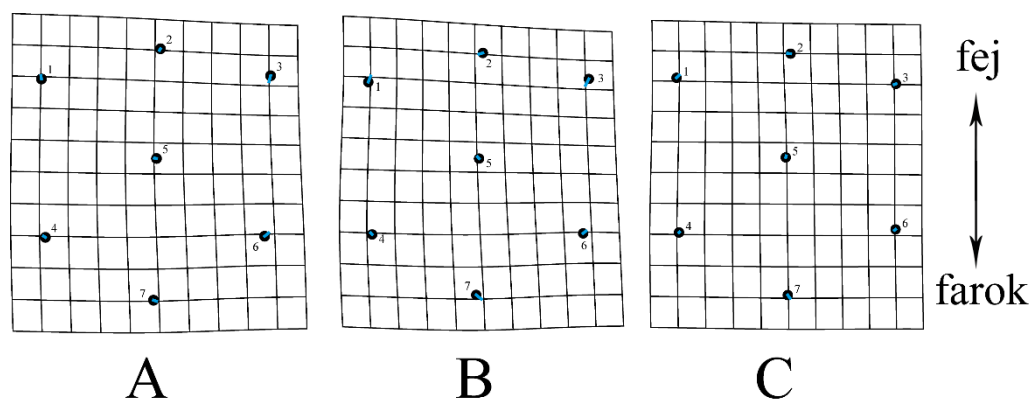
4.2.3. Bodorka

Három bodorka populációt (Balaton, Kis-Balaton I. ütem, Kis-Balaton II. ütem) hasonlítottam össze pikkelyalakjuk alapján. A pikkely mérete ebben az esetben is szignifikánsan befolyásolta a pikkely alakját ($p < 0,001$), átlagosan 13,12%-os mértékben. Mindhárom csoport szignifikánsan elkülönült egymástól, a csoportok közötti átfedések ellenére (**31. ábra**, M8. melléklet 12. táblázat). Az átfedéseknek megfelelően a validáció sem mutatott olyan megbízhatóságot, mint az előző esetekben. A kereszt-validáció esetén 70% alatti értékeket is kaptam bizonyos csoportpárok esetén (M8. melléklet 13. táblázat).



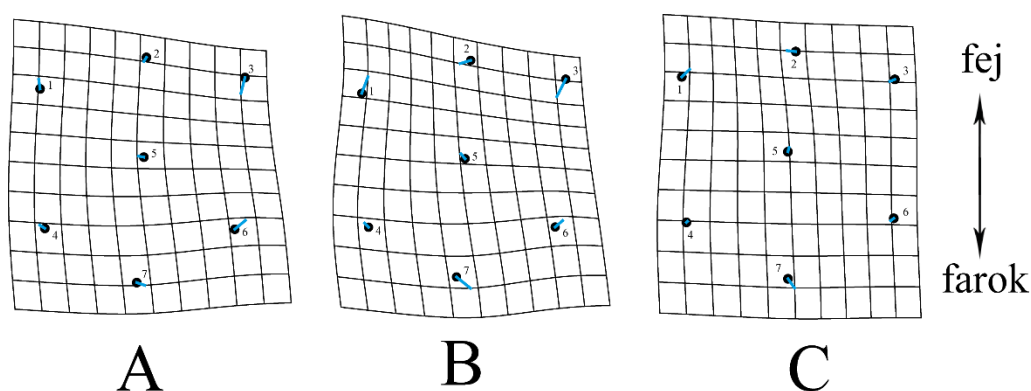
31. ábra Három bodorka populáció elkülönítése pikkelyalakjuk alapján (CVA plot), a színes szimbólumok a csoportátlagot, míg a szálkeresztek a csoportok szórását mutatják

A közepes elkülöníthetőségnek megfelelően az alakok közötti különbségek sem jelentősek (**32. ábra**), ezért kihasználva a geometriai morfometria ábrázolási lehetőségeinek egyik nagy előnyét, hogy skálázhatóak a különbségek, háromszoros torzítást alkalmazva is megvizsgáltam a különbségeket (**33. ábra**).



32. ábra A balatoni, Kis-Balaton 1. ütemi és Kis-Balaton 2. ütemi bodorkák pikkelyalakjának eltérései thin-plate spline módszerrel ábrázolva (A – Balaton – Kis-Balaton 1. ütem, B – Balaton – Kis-Balaton 2. ütem, C – Kis-Balaton 1. ütem – Kis-Balaton 2. ütem)

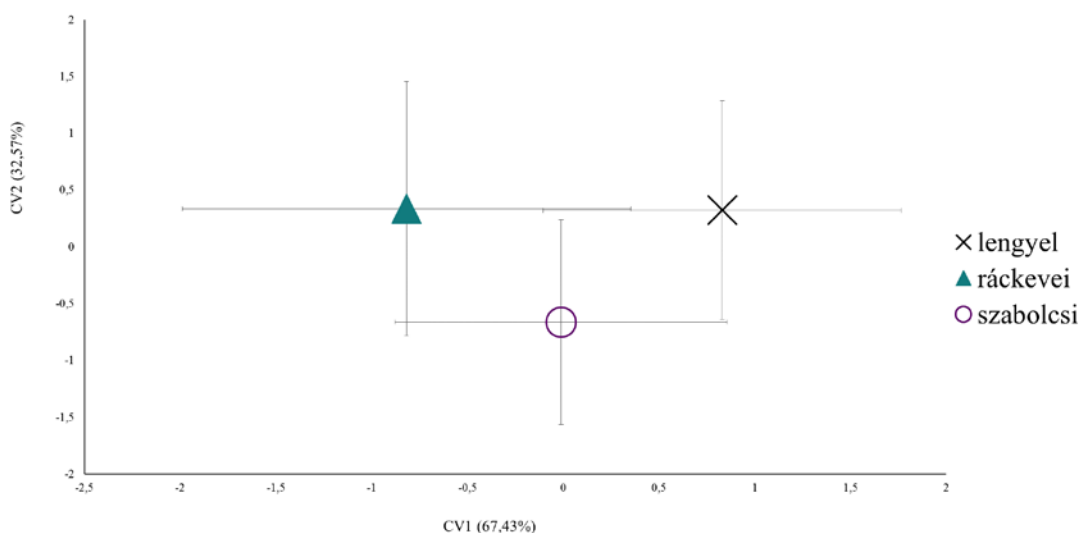
A háromszoros torzítást alkalmazva már láthatóvá válnak a kis különbségek irányai is. A kis-balatoni bodorkák pikkelyeinek kaudális széle dorso-ventrális irányban szélesebb, valamint a többi pikkely által nem fedett rész is arányaiban nagyobb. A Kis-Balaton két üteméről származó bodorkák pikkelyalakja között, még így felnagyítva sem mutatkozik jelentős különbség. A fő különbség, hogy a kettes ütemről származó egyedek pikkelyei dorso-ventrális irányban keskenyebb, a többi pikkely által nem fedett rész mégis nagyobb, a nagyobb íveltségnek köszönhetően.



33. ábra A balatoni, Kis-Balaton 1. ütemi és Kis-Balaton 2. ütemi bodorkák pikkelyalakjának eltérései háromszoros torzítás mellett thin-plate spline módszerrel ábrázolva (A – Balaton – Kis-Balaton 1. ütem, B – Balaton – Kis-Balaton 2. ütem, C – Kis-Balaton 1. ütem – Kis-Balaton 2. ütem)

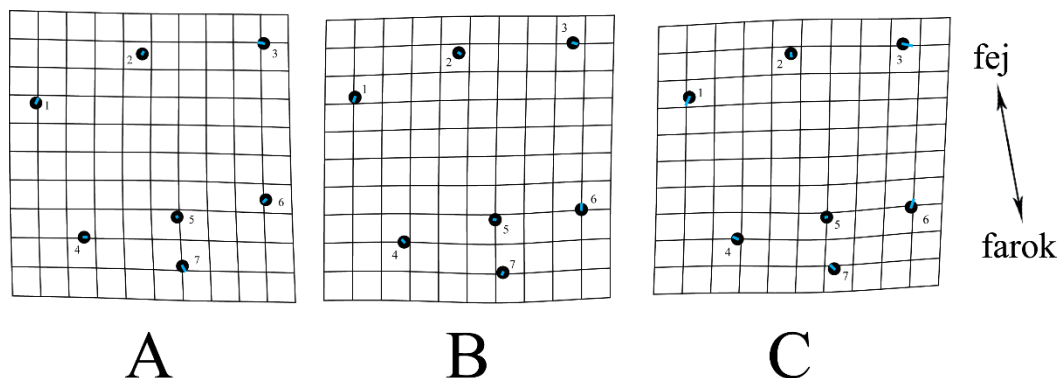
4.2.4. Sügér

Három sügér-populációt (Varmia-mazúriai vajdaság, Lengyelország; Kemece, Magyarország; Ráckeve, Magyarország) hasonlítottam össze pikkelyalak alapján. Bár ebben az esetben is szignifikánsan befolyásolta a pikkely mérete a pikkely alakját ($p = 0,006$), lényegesen kisebb mértékben, mint az eddigi vizsgálatok esetén láthattuk (2,8%). A három populáció szignifikánsan elkülönül egymástól pikkelyalakjuk alapján, a jelentős átfedések ellenére is (**34. ábra**, M9. melléklet 14. táblázat). A besorolási megbízhatóság mindhárom összehasonlítási esetben 70 és 80% közé esett (M9. melléklet 15. táblázat).



34. ábra Három sügér populáció elkülönítése pikkelyalakjuk alapján (CVA plot), a szimbólumok a csoportátlagot, míg a szálkéresztek a csoportok szórását mutatják

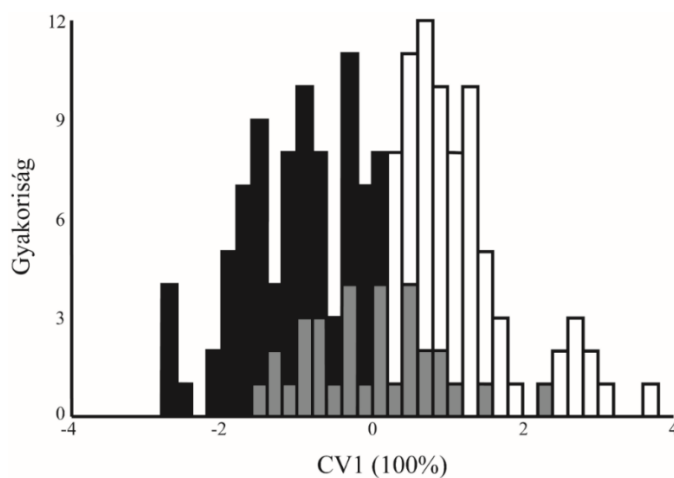
A három állomány pikkelyalakjának összevetése során (**35. ábra**) azt láthatjuk, hogy dorzo-ventrális irányban a legkeskenyebb pikkelye a Lengyelországból származó sügereknek van, míg a legszélesebb pikkelyei a ráckevei állománynak vannak. Ugyanez figyelhető meg a szomszédos pikkelyek által nem fedett rész arányát illetően is, a lengyel sügerek rendelkeznek a legkisebb nem fedett területtel, míg a ráckevei állomány a legnagyobbval.



35. ábra A lengyel, rackeyei és szabolcsi sügér-populáció pikkelyalakjának eltérései thin-plate spline módszerrel ábrázolva (A – rackeyei – szabolcsi, B – lengyel – szabolcsi, C – lengyel – rackeyei)

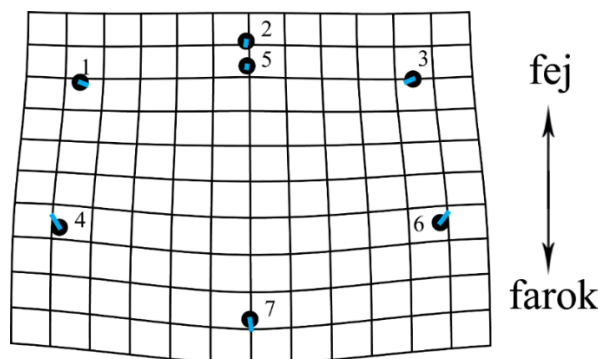
4.3. Genetikai különbségek hatása a pikkelyalakra

A genetikai meghatározottság vizsgálatára két, kereskedelmi forgalomban kapható, beltenyésztett zebradánió vonalat használtam (AB és LF BASKA). Ebben az esetben is a méret szignifikáns hatását tapasztaltam az alakra nézve ($p < 0,001$), melynek mértéke átlagosan 7,7% volt. A két csoport pikkelyalakja szignifikánsan különbözött egymástól ($T^2 = 115,24$; $p < 0,001$), a besorolási megbízhatóság azonban csak közepesnek mondható (besorolási megbízhatóság 81,3%, kereszt-validációs besorolási megbízhatóság: 78,79%), ami jól látszik a **36. ábra** nagymértékű átfedéseiből is.



36. ábra Két zebradánió vonal (AB – fekete oszlopok, LF BASKA – fehér oszlopok, átfedés – szürke oszlopok) elkülönítése pikkelyeik alakja alapján (CVA diagram)

A két zebradánió vonal átlagos pikkelyalakjának vizsgálatakor látható, hogy az LF BASKA vonal pikkelyeinek kaudális széle szélesebb, míg a kraniális szél keskenyebb, mint az AB vonalé (**37. ábra**). Ezen kívül a 4., 6. és 7. mérőpont elmozdulásából az is látszik, hogy a kaudális szél íveltebb, illetve a 2. mérőpont elmozdulásából látszik, hogy a pikkelytokban lévő rész is kisebb az LF BASKA vonal esetén.

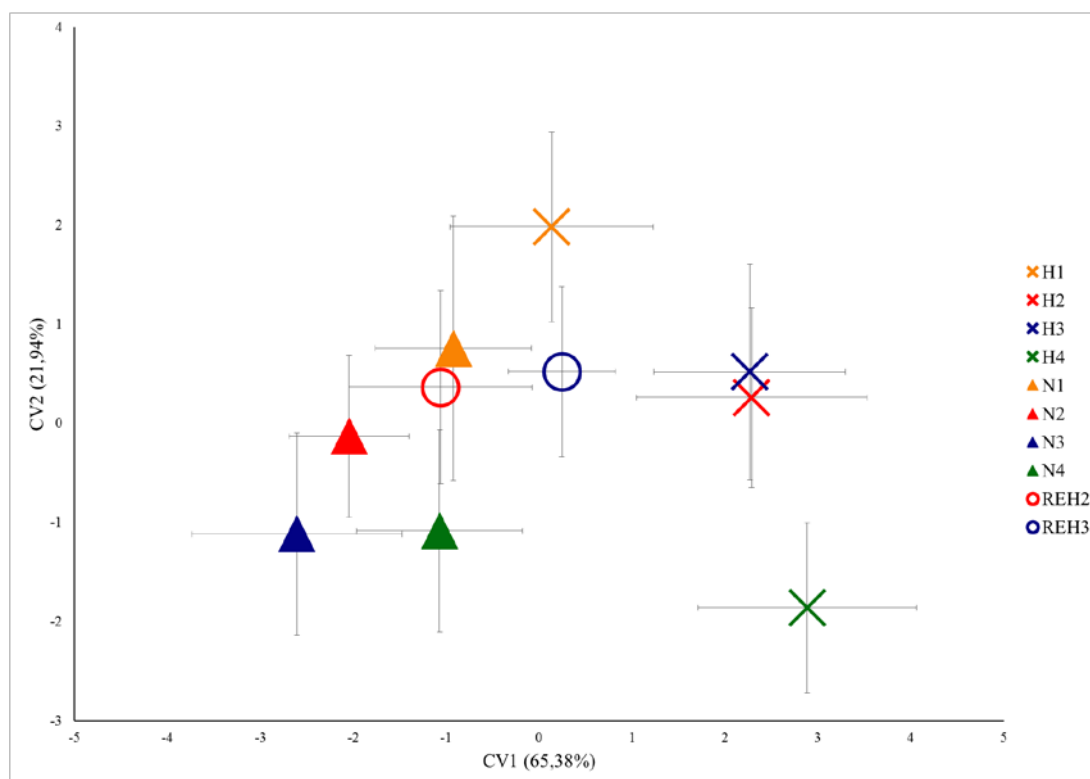


37. ábra Két zebradánió vonal (AB-LF BASKA) pikkelyalakjának eltérései thin-plate spline módszerrel ábrázolva

4.4. A környezeti különbségek hatása a pikkelyalakra

Ebben a vizsgálatban a táplálék-ellátottság, mint környezeti tényező pikkelyalak módosító hatását vizsgáltam zebradánión. A méret ebben az esetben is szignifikánsan befolyásolta a pikkely alakját ($p < 0,001$), átlagosan 24,27%-os mértékben. A csoportokon elvégzett CVA eredményei alapján (**38. ábra**) egyetlen esetet kivéve (N1-REH2 összevetés), minden relációban szignifikáns különbséget kaptam a csoportok között (M10. melléklet 16. táblázat). Elemezni azonban csupán azon csoportok közötti eltéréseket érdemes, ahol a két csoportot az azonos szülőtől származó egyedek alkották. Ebben az esetben minden összehasonlított csoport szignifikánsan eltér egymástól ($p < 0,001$). Az is megfigyelhető, hogy ahol sikerült tovább-etetést is végezni (REH2 és REH3), ott mindkét esetben a normál- és a csökkentett etetési protokollal bíró csoportok közé kerül a **38. ábrán** az adott csoport. Ráadásul a 2-es számmal jelölt párhuzamos esetén közelebb helyezkedik el az N2 csoporthoz (Prokrusztész távolság: 0,0351), mint az eredetileg saját csoporttársait tartalmazó H2 csoporthoz (0,074). A 3-as számmal jelölt párhuzamos esetén pedig hasonló távolságra található az N2 (Prokrusztész-távolság: 0,065), valamint a H2 csoporttól (Prokrusztész

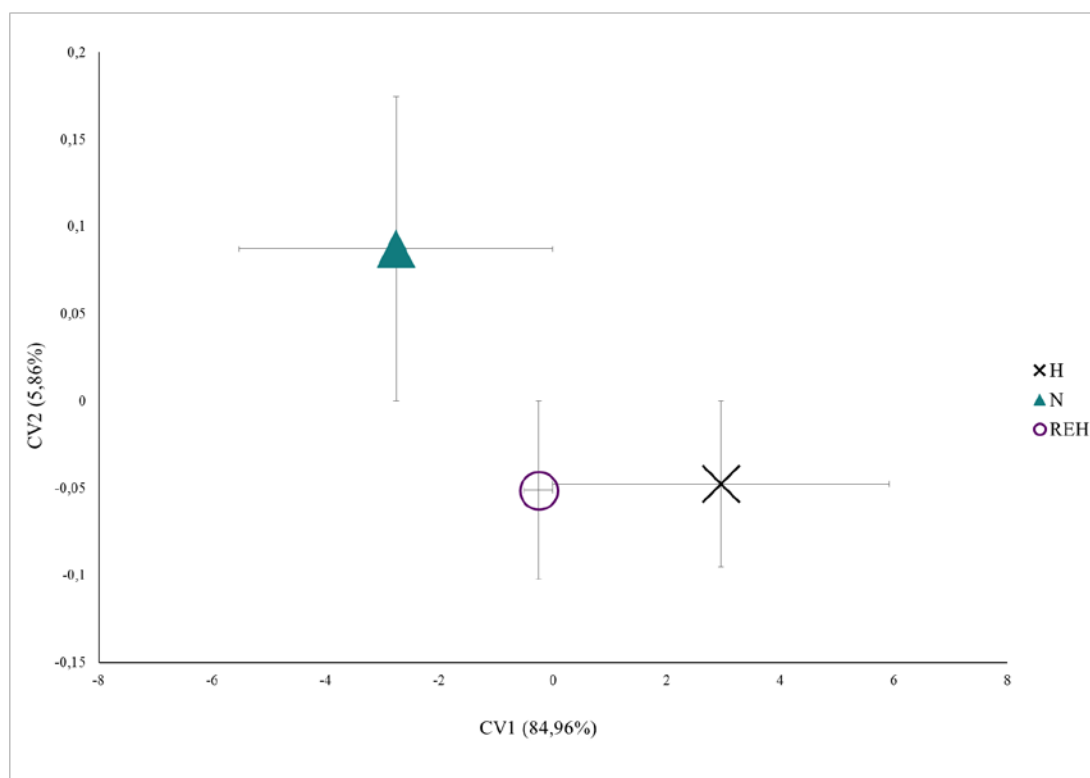
távolság: 0,0633). A besorolási megbízhatóságok magasnak mondhatóak, az átlagos 97%-os megbízhatósággal. A kereszt-validációból származó besorolások természetesen már valamivel alacsonyabb értékeket mutattak, átlagosan 90%-os megbízhatósággal (M10. melléklet 17. táblázat).



38. ábra Tíz zebradánió csoport pikkelyalak alapján történő elkülönülése (CVA plot), az azonos alakok mutatják a megfelelő etetési protokollt (háromszög: normál protokoll, kör: csökkentett protokoll után normál protokoll, X: csökkentett protokoll), a színek pedig az egyes ismétléseket, a szimbólumok a csoportátlagot, míg a szálkeresztek a csoportok szórását mutatják

Hogy tisztábban látható legyen az etetés hatása, annál a két párhuzamosnál, ahol végeztem továbbtáplálást (REH csoportok), a csoportokat összevonva újra elvégeztem az elemzéseket. Ebben az esetben is szignifikánsan befolyásolta a méret az alakot ($p < 0,001$), bár itt lényegesen kisebb hatása volt (7,68%), ami annak köszönhető, hogy a 10 helyett csupán 3 csoport szerepelt az elemzésben, ami lényegesen kisebb varianciát jelent mind az alakban, mind pedig a méretben. Mindhárom csoport erősen szignifikáns elkülönülést mutatott ($p < 0,001$) (M10. melléklet 18. táblázat). Itt is az

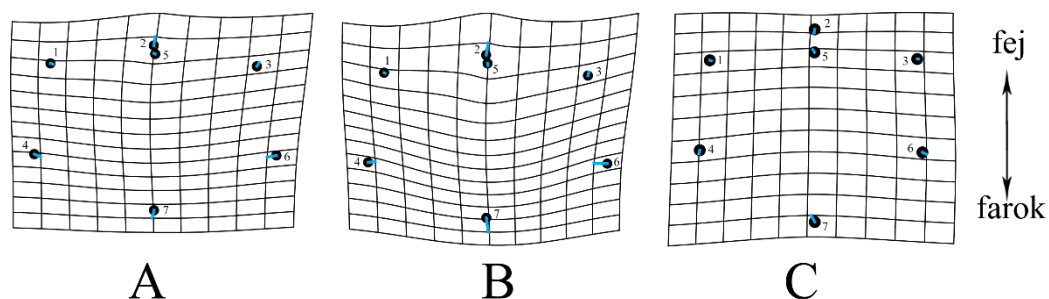
mondható, hogy a REH csoport már közelebb helyezkedik el az N csoporthoz (Prokrusztész-távolság 0,0396), mint a H csoporthoz (Prokrusztész-távolság 0,0641). Az is jól látható a **39. ábrán**, hogy a H és a REH csoportok gyakorlatilag ugyanott helyezkednek el a kettes tengelyen.



39. ábra Három zebradánio csoport pikkelyalakja alapján történő elkülönülése (CVA plot), H – csökkentett etetési protokoll, N – normál etetési protokoll, REH – a csökkentett etetés után kompenzáló normál etetési protokoll, a szimbólumok a csoportátlagot, míg a szálkeresztek a csoportok szórását mutatják

A besorolási megbízhatóságok (95,5%), valamint a keresztvalidációs besorolási megbízhatóságok (91%) ebben az esetben is magasnak mondhatóak (M10. melléklet 19. táblázat).

A csoportok átlagos pikkelyalakját vizsgálva (**40. ábra**) az látszik, hogy a H csoport pikkelyei hát-hasi irányban a legszélesebbek, míg az N csoportéi a legkeskenyebbek. Ezen kívül a H csoport pikkelyei fej-farki irányban a legrövidebbek, és ugyanígy az N csoportéi a leghosszabbak. Ahogy a **39. ábrán**, úgy az alakkülönbségek vizsgálatakor is a REH csoport átmenetet képez a H és N csoport között.



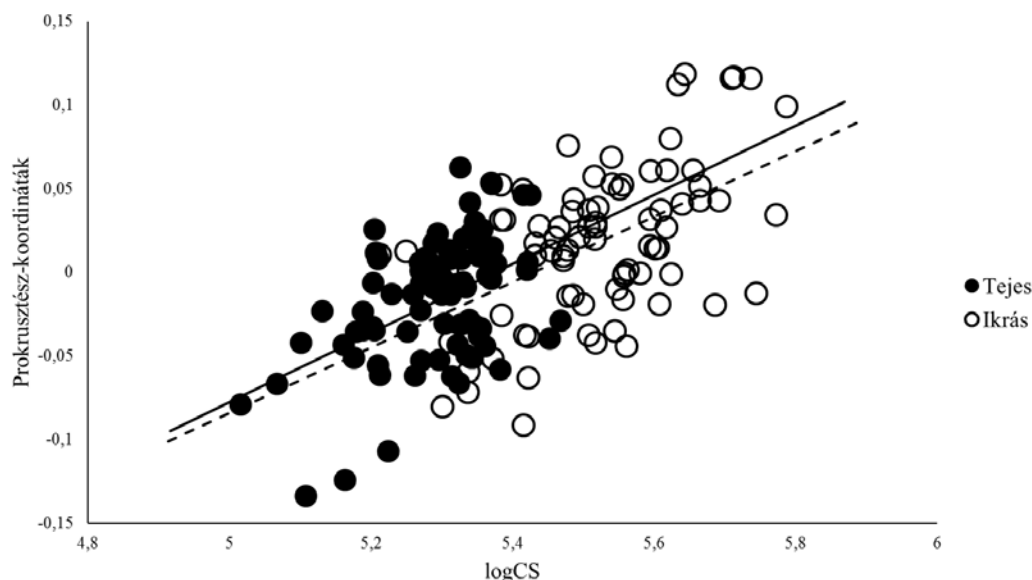
40. ábra Három etetési protokollal tartott zebradániók pikkelyalakjának eltérései thin-plate spline módszerrel ábrázolva (A – H-REH, B – H-N, C – N-REH)

4.5. Az ivar hatása a pikkelyalakra

Az ivari dimorfizmus esetleges pikkelyalakban megmutatkozó hatását zebradánión és ezüstkárászon vizsgáltam.

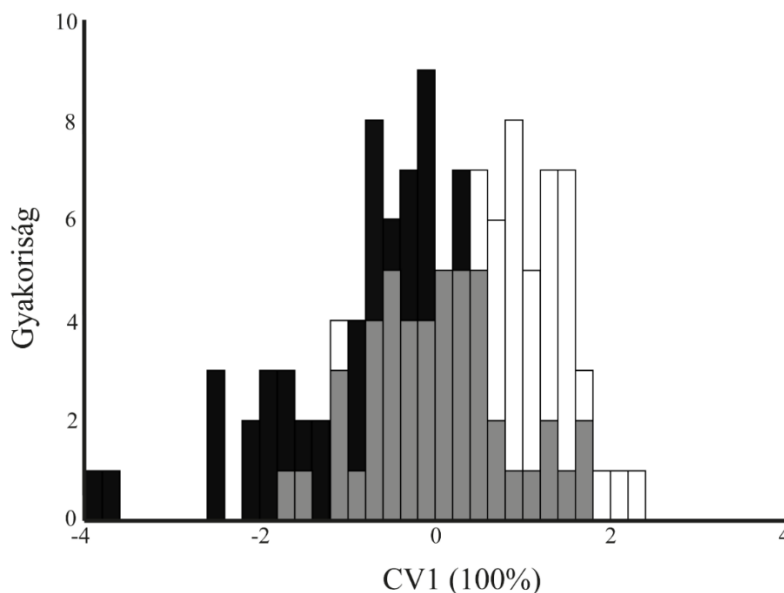
4.5.1. Zebradánió

A pikkely mérete ebben az esetben is szignifikánsan befolyásolta az alakot ($p < 0,001$), 7,41 %-os mértékben. A két ivar pikkely-mérete között szemmel is látható a méretbeli különbség (**41. ábra**), amit a t-próba is igazolt ($t = -13,64$; $p < 0,001$). A két regressziós egyenes lefutása és illeszkedése között nincs számottevő különbség (tejes: $y = 0,2065x - 1,11$; $R^2 = 0,22$. ikrás: $y = 0,195x - 1,0596$; $R^2 = 0,27$). Az ANCOVA eredménye alapján sincs szignifikáns hatása az ivarnak ($F = 1,5$; $p = 0,22$).



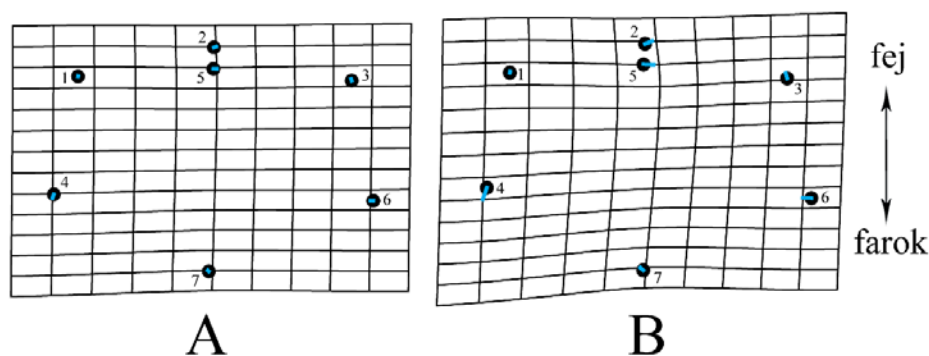
41. ábra Zebradánió tejesek és ikrások pikkelyalakján végzett többszörös lineáris regresszió (független változó: centroid méret logaritmus, függő változók: Prokrusztész-koordináták)

A két ivar pikkelyalak alapján szignifikánsan elkülönült egymástól ($T^2 = 35,02$; $p < 0,001$), azonban a besorolási megbízhatóság (68,75%) és a keresztvalidációs besorolási megbízhatóság (61,25%) értéke is olyan alacsony, hogy ezt az elkülönítést nem tekinthetjük kellően erősnek. Figyelembe kell venni, hogy ebben az esetben csupán két csoportról beszélünk. Két csoport esetén, ha a pikkelyeket teljesen random módon soroljuk be, akkor a besorolási megbízhatóságnak 50% közelébe kell kerülnie. Ezen kívül, ha megnézzük a CVA oszlopdiagramját, akkor is jelentős átfedést tapasztalhatunk (42. ábra).



42. ábra Zebradánió ivarok elkülönítése pikkelyeik alakja alapján (CVA diagram)
(Nőstény – fekete oszlopok, Hím – fehér oszlopok, átfedés – szürke oszlopok)

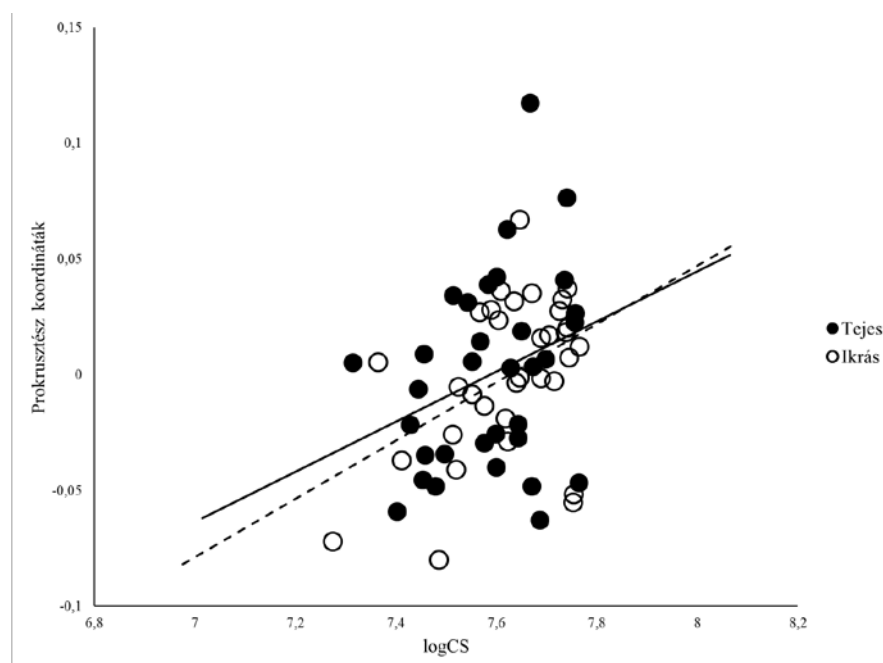
Ugyanez látszik a két ivar átlagos pikkelyalakjának összehasonlítása esetén is (43. ábra). A két ivar között nincs komoly eltérés pikkelyalakban. Ha háromszoros torzítást alkalmazunk, még akkor sem jelentősek az eltérések. Ugyanakkor a tendencia alapján a nőstények pikkelyének mind feji, mind pedig farki széle kevésbé lekerekített.



43. ábra A két zebradánió ivar pikkelyalakjának eltérései thin-plate spline módszerrel ábrázolva, egyszeres (A) és háromszoros (B) torzításban (pontok – hím, vonalak – nőstény)

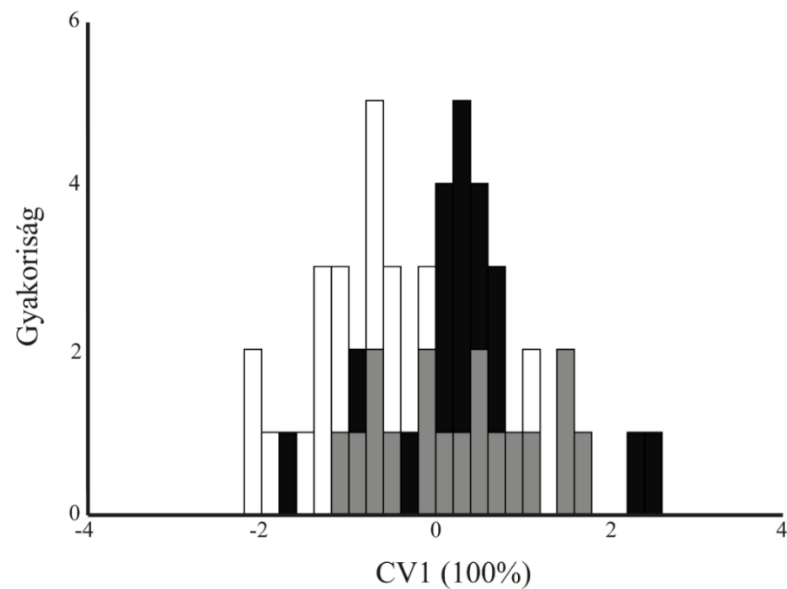
4.5.2. Ezüstkárász

Ebben az esetben, bár csak kis mértékben (3,69%), de szintén szignifikánsan ($p = 0,04$) befolyásolta a pikkely mérete a pikkely alakját. A **44. ábrán** jól látható, hogy nincs különbség a tejesek és ikrások pikkely-mérete között ($t = -1,21$; $p = 0,23$), valamint a regressziós egyenes meredekségében és illeszkedésében sem tapasztalható jelentős eltérés (tejes: $y=0,1081x-0,8201$; $R^2 = 0,09$. ikrás: $y=0,1259x-0,9601$; $R^2 = 0,19$). Az ANCOVA eredménye ebben az esetben sem mutatott szignifikáns hatást az ivar esetén ($F=0,25$; $p=0,62$).



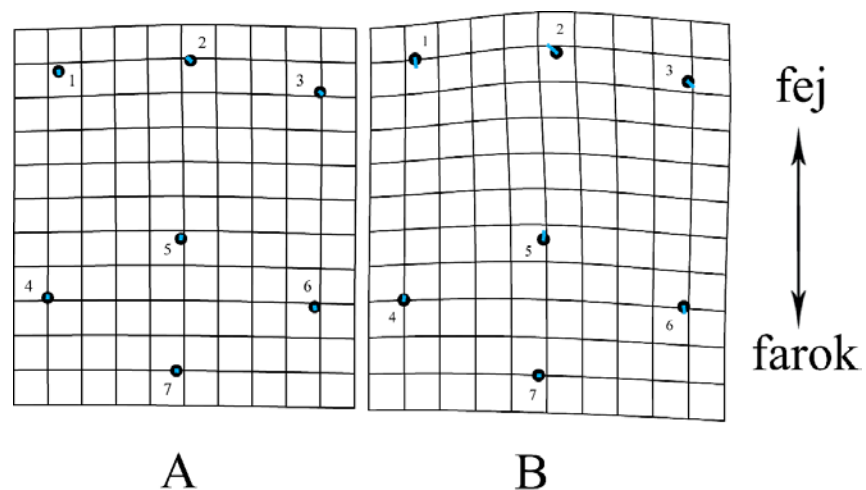
44. ábra Ezüstkárász tejesek és ikrások pikkelyalakján végzett többszörös lineáris regresszió (független változó: centroid méret logaritmusa, függő változók: Prokrusztész-koordináták)

Ezüstkárász esetén a két ivar elkülönítése nem hozott szignifikáns különbséget ($T^2=7,22$; $p=0,79$), ami jól látható a CVA ábráján is a jelentős átfedésekből (**45. ábra**). A besorolási megbízhatóságok ennek megfelelően igencsak alacsony értékeket mutattak (68,18%), főleg ha figyelembe vesszük a kereszt-validáció besorolási megbízhatóságát is (48,48%). Ahogy a zebraadánió esetén, itt is csupán két csoport vett részt az elemzésben, így ez az érték véletlenszerű besorolásnak tekinthető.



45. ábra Ezüstkárász ivarok elkülönítése pikkelyeik alakja alapján (CVA) (nőstény – fekete oszlopok, hím – fehér oszlopok, átfedés – szürke oszlopok)

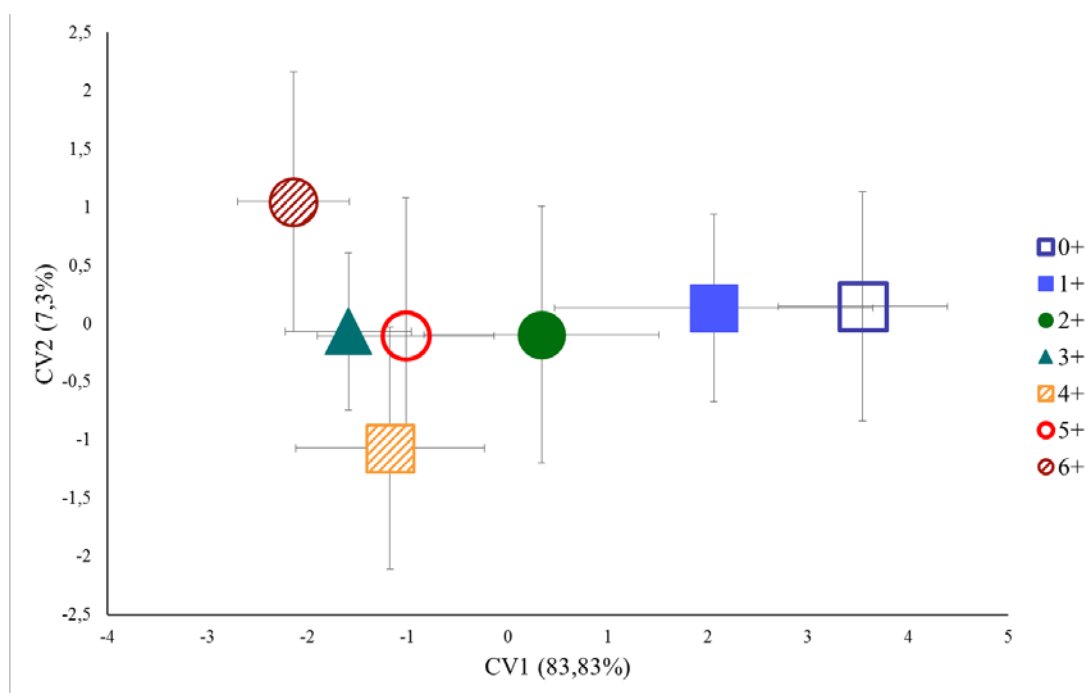
A pikkelyalakok sem mutatnak igazi eltérést, még háromszoros torzítás esetén sem (46. ábra).



46. ábra A két ezüstkárász ivar pikkelyalakjának eltérései thin-plate spline módszerrel ábrázolva, egyszeres (A) és háromszoros (B) torzításban (pontok – hím, vonalak – nőstény)

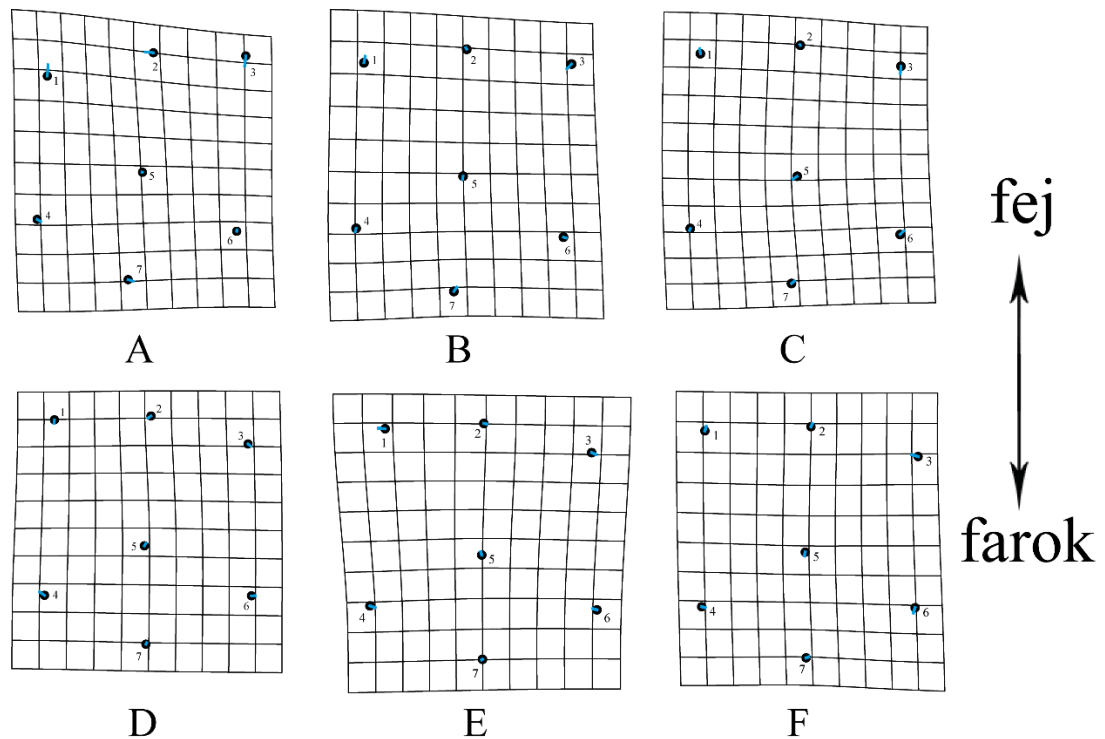
4.6. A kor hatása a pikkelyalakra

A kor hatásának vizsgálatát ezüstkárász pikkelyeken végeztem el. Mint minden eddigi vizsgálat során, a pikkely mérete az alakját ebben az esetben is szignifikánsan befolyásolta ($p = 0,001$), a teljes alakvariancia 3,47%-áért volt felelős a méret. A csoportok két esetet kivéve (3+-5+ és 4+-5+) szignifikánsan eltértek egymástól 95%-os szignifikancia szint mellett (a T^2 értékek és a p -értékek az M11. melléklet 20. táblázatában találhatóak). A **47. ábrán** jól megfigyelhető, hogy a 0+-ostól a 3+-os csoportig az első tengely mentén – némi átfedéssel – helyezkednek el a csoportok, majd a 4+-os korosztálytól a kettes tengely mentén, pozitív irányban rendeződnek a csoportok, ami már lényegesen kisebb varianciát hordoz (7,3%). A besorolási megbízhatóságok magasnak bizonyultak, átlagosan (a nem szignifikánsan elkülönülő csoportok besorolási megbízhatóságait nem beleszámítva) 91,6%-nak adódtak (M11. melléklet 21. táblázat). A kereszt-validációból származó besorolási megbízhatóságok is átlagosan csupán 10%-al maradtak el, 81,7%-nak adódtak (M11. melléklet 21. táblázat).



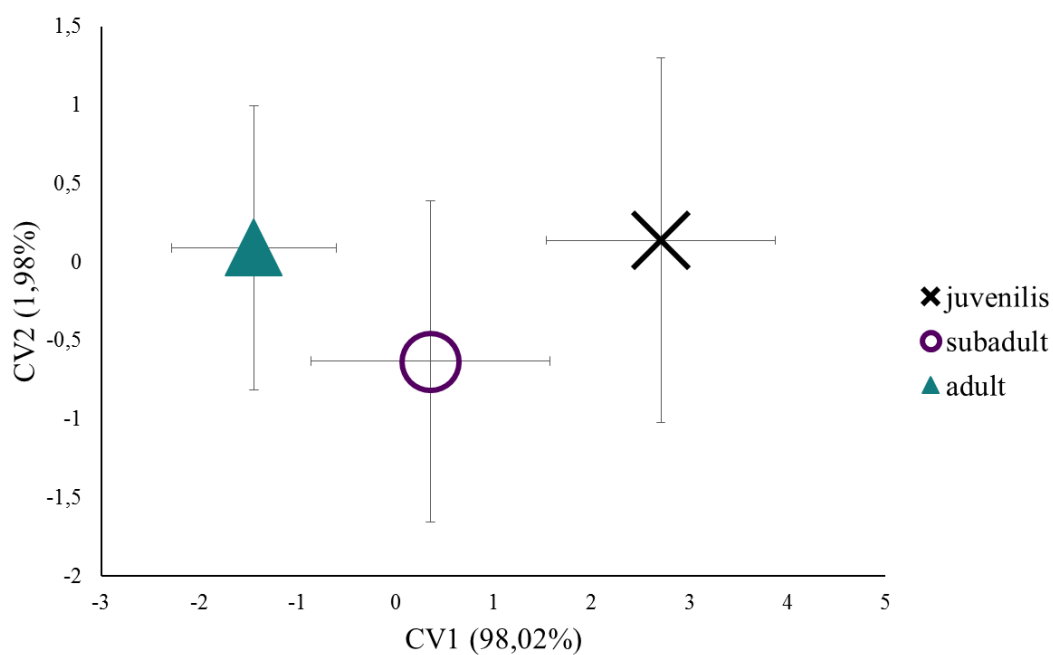
47. ábra Hét ezüstkárász korcsoport pikkelyalakja alapján történő elkülönülése (CVA plot), a szimbólumok a csoportátlagot, míg a szálkeresztek a csoportok szórását mutatják

Az egyes korosztályok átlagos pikkelyalakjának összehasonlításakor azt láthatjuk, hogy 3+-os korig az alak-változás iránya nagyon hasonló (**48. ábra**). 3+-tól 4+-os korig a pikkely szélesedni kezd, majd a kaudális szél elkezd keskenyedni, és a szomszédos pikkelyek által nem fedett rész aránya csökken.



48. ábra Az ezüstkárász korcsoportok pikkelyalakjának eltérései thin-plate spline módszerrel ábrázolva (A – 0+-1+, B – 1+-2+, C – 2+-3+, D – 3+-4+, E – 4+-5+, F – 5+-6+)

Az egyedeket három korosztály-csoportba soroltam (juvenilis: 0+, 1+; subadult: 2+; adult: 3+, 4+, 5+, 6+) (HARKA és SALLAI 2004), majd a korosztályokon egy újabb elemzést végeztem el. A regresszió eredménye alapján ebben az esetben is nagyon hasonló mértékben (4,59%) és szignifikáns módon ($p < 0,001$) befolyásolta a méret az alakot. Mindhárom korcsoport szignifikánsan elkülönült egymástól ($p < 0,001$) (M11. melléklet 22. táblázat). Alapvetően az első tengely mentén különülnek el egymástól a csoportok (**49. ábra**), ami nem meglepő, hiszen az összvariancia 98%-át ez a tengely hordozza. A besorolási megbízhatóságok hasonló szinten mozognak, mint a hét csoport elemzésekor, átlagosan 89,9%-ban sikerült a megfelelő csoportba sorolni a pikkelyeket (M11. melléklet 23. táblázat), és a kereszt-validációs besorolási megbízhatóságok sem maradnak el sokkal (átlagosan 84,8%).



49. ábra Három ezüstkárász korosztály pikkelyalak alapján történő elkülönülése (CVA plot), a szimbólumok a csoportátlagot, míg a szálkeresztek a csoportok szórását mutatják

5. KÖVETKEZTETÉSEK

5.1. Halfajok elkülönítésének vizsgálata pikkelyalak alapján

Az eddigi legszélesebb taxonómiai spektrumot felölelő vizsgálatban bizonyítottam, hogy a pikkelyalak alkalmas a fajok elkülönítésére, még a közeli rokon, pontyfélék családjába tartozó fajok esetén is. A fajok elrendeződése jórészt megegyezik a genetikai háttérük alapján történő besorolásuknak, néhány eltéréssel. Az egyik ilyen eltérés, hogy a kistestű pontyfélék (kűsz, razbóra, zebradánió) közel kerülnek egymáshoz pikkelyalak alapján, annak ellenére, hogy genetikailag viszonylag távol állnak egymástól. Ennek oka lehet, hogy ezeknek a kistestű fajoknak dorzo-ventrális irányban sokkal szélesebb pikkelyei vannak, valamint hogy a pikkelyfókuszszerűen közel esik a pikkely kraniális széléhez (22. ábra). Pikkelyalakjuk hasonlóságának oka lehet egyrészt a kis testméret, a bento-pelágikus életmód, valamint az omnivor táplálkozási mód (FROESE és PAULY 2015). Igaz, hogy a testméretből adódó különbségeket kiszűrtük, a fajra jellemző testméret mégis befolyásolhatja a pikkely alakját. A pikkelyek száma az oldalvonal mentén nagyságrendileg megegyezik a kistesű (razbóra: 34-38, kűsz: 45-53) és a közepes- vagy nagytestű pontyfélék (pl. ponty: 32-41, bodorka: 40-46) esetén (HARKA és SALLAI 2004). Ennek megfelelően ahhoz, hogy ez a mennyiségű pikkely elférjen a hal testén, faj-farki irányban lapítottabbnak kell lennie. Szintén eltér a rendszertani besorolástól a naphal és a garda pikkelyalak alapján történő rendeződése. Ez azért is furcsa, mert a két faj pikkely-típusa is különbözik, hiszen a gardának cycloid, míg a naphalnak ctenoid pikkelyei vannak. Ha közös pontot keresünk a két faj esetén, akkor azt találhatjuk, hogy mindkét faj kifejlett korban planktivornak/invertivornak mondható, illetve amellet, hogy a garda egész életét a nyíltvízi területen éli le, a naphal is ezeken a területeken található meg 15 mm-es méretig (SPECZIÁR 2010). A táplálékmenyiség lehetséges hatását vizsgáló kísérlet eredményei alapján (ahol a fiatalkori környezeti hatás a későbbiekben is kimutatható volt kompenzálódó táplálékmenyiség mellett is), akár a fiatal korban megfigyelhető hasonló életmód és környezet is okozhatja ezt a hasonlóságot.

Az eredmények arra is rámutatnak, hogy a módszer erősen skálafüggő. Amennyiben sok csoport szerepel az ilyen típusú vizsgálatokban és a csoportok közötti alakkülönbségek nagyok, úgy az egymáshoz közel eső csoportok esetén a kis különbségeket már nem képes a módszer kimutatni, így ilyen esetekben érdemes lehet

átgondolni az újracsoportosítást, illetve egyes csoportok kiemelését és külön elemzésbe vonását (**21. ábra**).

A genetikai és pikkelyalak alapján történő elrendeződés összevetése során kimutatott hasonlóságok alátámasztják a genetikai- és morfometriai különbségek közötti összefüggést, amit már több élőlény-csoporton bemutattak. GARNIER et al. (2005) erős kapcsolatot találtak a futóbogárfélék családjába (*Carabidae*) tartozó *Carabus solieri* DEJEAN 1826 nyakpajzsának (pronotum) és a hím párzószerző egyik részének (aedeagus) alak-különbsége és genetikai eltérései (10 mikroszatellit lókuszt alapján) között 41 populációt vizsgálva. Szintén erős korrelációt találtak két korall-faj genetikai és alaktani vizsgálati eredményei között (FORSMAN et al. 2015). A *Porites lobata* DANA 1846 és *P. evermanni* VAUGHAN 1907 fajokat vizsgálták csendes-óceáni szigetek és Ausztrália partjainál. Ebben a két esetben a populációs-szintű genetikai különbségek is erős összefüggést mutattak az alakokkal, így a fajok közötti, lényegesen nagyobb genetikai különbségek megjelenése a fenotípusos bélyegeken nem meglepő.

5.2. Halpopulációk elkülönítésének vizsgálata pikkelyalak alapján

Bár több esetben kimutatták már, hogy a pikkely alakja alapján az egyes állományok elkülöníthetők egymástól, azonban ezek a vizsgálatok vagy tengeri fajokon (IBÁÑEZ et al. 2007, IBÁÑEZ et al. 2012a, RICHARDS és ESTEVES 1997a), vagy más módszerrel (körvonal-analízis) (POULET et al. 2005), vagy nem vad populációkon (IBÁÑEZ et al. 2012b) készültek. A vizsgálataimban szereplő fajok esetén elsőként mutattam ki különbségeket a populációk között és bizonyítottam a módszer alkalmazhatóságát.

5.2.1. Ezüstkárász

A négy ezüstkárász állomány három elkülönülő csoportot alkotott pikkelyalakjuk alapján. Az, hogy a két kis-balatoni állomány nem különült el egymástól szignifikánsan, a várakozásaimnak megfelelő, hiszen a két terület egymással közvetlen kapcsolatban áll és a környezeti feltételek többé-kevésbé azonosak. Igaz ugyan, hogy az átjárhatóság megléte a Kis-Balaton és a Balaton esetében is elmondható, a két vízterület között a környezeti paraméterek azonban

jelentősen eltérnek (ISTVÁNOVICS et al. 2007, KOVÁCS et al. 2010). Ez a két csoport alapvetően az első tengely mentén válik el egymástól. Mivel az ezüstkárász táplálkozása jórészt bentikus (BALIK et al. 2003), az élőhelyének trofikus szintje jelentősen befolyásolhatja pl. a kondícióját (TSOUMANI et al. 2006), ezáltal az, hogy a Kis-Balaton és a Nagyberek eutrófnak, míg a Balaton a Vidékfejlesztési Minisztérium rendszeres monitorozásai alapján inkább mezo-oligotrófnak mondható (internet3), jelentősen befolyásolhatja a pikkelyalakot is. A nagybereki és a kis-balatoni egyedek cserélődése nagy valószínűséggel kizárható, mivel nincs közvetlen kapcsolat köztük, azonban a környezeti paraméterek hasonlóak és ezek a csoportok a CV2 tengely mentén válnak el egymástól. A nagybereki és a balatoni egyedek pikkelyalakja mind a CV1, mind pedig a CV2 tengely mentén elválnak egymástól, miközben ebben az esetben a környezeti paraméterek is különböznek és az egyedek kicserélődése is nagy valószínűséggel kizárható. Habár genetikai vizsgálatok eredményei nem állnak rendelkezésre, ennek alapján mégis úgy tűnik, hogy bizonyos esetekben a pikkely-morfometriai eredményekből következtetni lehet a genetikai- és a környezeti hatásokra. Természetesen ennek a feltételezésnek az igazolásához további vizsgálatok szükségesek kontrollált körülmények között, ismert genetikai különbségek és környezeti hatások mellett.

5.2.2. *Ponty*

A ponty populációk pikkelyalak alapján történő elkülönítése is megbízható eredményeket hozott. Mind a négy mintavételi hely szignifikánsan elkülönült az ott élő pontyok pikkelyalakja alapján. A leginkább eltérő pikkelyalak a Hévízi-tóban élő pontyokat jellemezte, aminek több oka is lehet. Egyrészt az ott élő pontyok extrém környezeti körülmények között töltik életüket, hiszen a többi vízterület tipikus átlagos éves víz hőmérsékletéhez (11-12 °C) képest a Hévízi-tóban az átlagos víz hőmérséklet télen 22°C, míg nyáron 38°C (SPECZIÁR 2004). Mindez megjelenik a Hévízi-tavi pontyok törpenövésében is, ami nagy valószínűséggel a tóban található extrém környezeti viszonyoknak köszönhető (VARGA et al. 2013). Az élőhely természetesen nem csupán a magas hőmérséklet által befolyásolja az ott élő pontyok életkörülményeit, közvetett módon a szaporodási ciklust, a növekedést, a betegségekre való fogékonyságot, vagy a táplálékbázist is befolyásolja ez az extrém környezet (VARGA et al. 2013). Másrészt előzetes genetikai vizsgálatok eredményei azt mutatják, hogy a Hévízi-tóban élő pontyok genetikailag is teljesen elkülönülnek a

környező vizekben élő társaiktól (MÜLLER 2015, Szóbeli közlés), ami szintén befolyásolhatja a pikkelyalakban tapasztalható jelentős eltéréseket.

5.2.3. *Bodorka*

Bodorka esetén is sikeresen elkülönültek az egyes állományok pikkelyalakjuk alapján. Ennél a halfajnál az egyes csoportok elkülönítésének megbízhatósága lényegesen elmarad az ezüstkárász és a ponty esetén tapasztaltakéhoz képest, ami az egyes csoportokon belüli pikkelyalakban tapasztalható nagy szórásnak köszönhető. Mivel a három vízterület egymással közvetlen kapcsolatban van, így a populációk közti diszperzióval fenntartható a genetikai keveredés is. Meg kell még említenünk, hogy a bodorka kifejezetten kötődik a parti sávhoz, a balatoni nádasok legállandóbb és domináns faja (SPECZIÁR 2010), így a Kis-Balaton és a Balaton közötti eltérő környezeti tényezőket a mikrohabitathoz való erős kötődés elfedheti. Ezen kívül, ha a CVA ábrát vizsgáljuk (**31. ábra**), akkor hasonló elrendeződést láthatunk, mint az ezüstkárász esetén. A Kis-Balaton II. üteméről származó bodorkák pikkelyalakja az első tengely mentén tér el a balatoniakétól, míg a második tengely mentén nem. Ebben az esetben feltételezhetjük, hogy az egyedek kicserélődése nagyobb mértékű, mint a Kis-Balaton I. ütem – Balaton összevetésben (ezért nem tér el a CV2 tengely mentén). A környezeti paraméterek szempontjából azonban fordított a helyzet, hiszen a Kis-Balaton II. ütemének környezeti paraméterei lényegesen jobban eltérnek a Balatonéitól, mint a Kis-Balaton I. üteme.

5.2.4. *Sügér*

A sügér esetén is sikerült elkülöníteni az állományokat pikkelyalakjuk alapján, azonban – ahogy a bodorka esetén is – a csoportok közti különbség mértéke elmarad a korábban tapasztaltakétól, annak ellenére, hogy a korábbiaktól eltérően ebben az esetben igen nagy földrajzi távolságokra található állományok összehasonlításáról volt szó. Azonban ha figyelembe vesszük, hogy a Szabolcsi Halászati Kft. kemecsei telepén tartott állomány nem tekinthető természetesvízi állománynak (hiszen itt a külső tavakban tartott állomány esetén takarmányozás is folyt), illetve, hogy a Lengyelországból származó állomány is legalább egy szezonnal korábban szintén Kemecsére került, akkor a kis különbségek már nem tűnnek megmagyarázhatatlannak.

Bár a sügér pikkelyalakját korábban nem vizsgálták, szintén magyarázatot adhat a nagy földrajzi távolság ellenére megtalálható kis különbségekre, hogy a sügér nagymértékű fenotípusos plaszticitással jellemezhető, sőt, a környezeti hatásokra fellépő fenotípusos plaszticitás igen rövid időn belül (4 hét) akár vissza is fordítható (OLSSON és EKLÖV 2005). HJELM et al. (2001) azt is kimutatták, hogy a táplálékbázis jelentős befolyással bír már a fiatal sügér testalakjára. A vízi makrogerincteleneket (makrozoobenton) fogyasztó egyedek teste magasabb, míg a nagyobb részben zooplanktonot fogyasztók inkább orsó-alakú testtel rendelkeznek. E mellett a táplálékbázis felhasználására (melyik táplálékforrást hasznosítja az egyed) erős hatással van a víz átlátszósága is (BARTELS et al. 2012), így ez közvetett módon hat a sügér testalakjára is. ROWINSKI et al. (2015) természetes környezetben vizsgálta a hőmérséklet hatását a sügér testalakjára. A Balti-tengerben és egy ún. Biotest-ben élő sügerek testalakját vizsgálták, ahol a hőmérséklet 1980 óta 5-10 °C-al magasabb egy nukleáris erőmű hűtővizétől. Kimutatták, hogy a magasabb hőmérséklet több szempontból is kihatással van a sügerek testalakjára. Ezek a hatások ráadásul másként jelentkeznek a fiatal és másként az idősebb korosztály esetén. Míg a fiatalabb korosztály profitál abból, hogy kevesebb a jégborítás (hosszabb ideje van a korai növekedésre), valamint nagyobb a táplálékbőség, az idősebb korosztály számára stresszként jelentkezik a nagyobb inter- és intarspecifikus kompetíció, valamint a megnövekedett predációs nyomás.

5.3. Genetikai különbségek hatása a pikkelyalakra

Zebradánión végzett vizsgálatom bizonyította, hogy a genetikai különbségek tetten érhetőek a pikkelyalakban is. Az eredményeim alátámasztják, hogy a pikkelyalak intraspecifikus változatossága erős genetikai meghatározottság alatt áll, valamint, hogy a genetikailag izolált természetesvízi populációk pikkelyalakja is eltérő lehet, amit a Hévízi-tavi pontyok esetén is láthattunk. MARCIL et al. (2006) atlanti tőkehal (*Gadus morhua* L. 1758) esetén tudta kimutatni már kis földrajzi távolság (< 100km) esetén is a genetikailag elkülönült ívási csoportok esetén a morfológiai különbségeket. Ezen kívül, ELMER et al. (2010) Nicaraguában végzett vizsgálata is rámutatott, hogy az egymástól alig 10-20 km-re fekvő krátertavakban élő bölcsőszájúhal-félék (*Cichlidae*) esetén is megjelennek a test-alakban az izolált területeken élő populációk esetén kialakuló genetikai különbségek. Már korábban is felállították azt a hipotézist, hogy a kráter tavak esetén kialakulhat a független

párhuzamos evolúciós folyamat, azonban ELMER et al. (2010) tudták elsőként kimutatni a független párhuzamos testalak evolúcióját az Apoyo és Xiloá kártertavakban.

5.4. A környezeti különbségek hatása a pikkelyalakra

Ebben a vizsgálatban sikerült bizonyítanom, hogy a táplálék mennyisége, ami az egyik legfontosabb környezeti faktor a természetes halpopulációkat tekintve, szintén befolyásolja a pikkely alakját. Zebradánió esetén a pikkelyek a kevés táplálék hatására hát-hasi irányban lapítottak lettek, ami a megfelelő mennyiségű táplálék visszaállítása után sem tudott teljes mértékben kompenzálódni. A halak test-alakjára a potenciális környezeti paraméterek közül a hőmérséklet és a táplálék hatása (MARCIL et al. 2006) a legszélesebb körben vizsgáltak. A táplálék összetétele és mennyisége természetesen befolyásolja a kondíciót és a zsírraktárak teltségét halaknál, ami szintén hatással van a test alakjára (CURRENS et al. 1989). A hal kondíciója azonban dinamikusan változik élete folyamán, nem csupán a rendelkezésre álló táplálék, hanem az egyedi táplálkozási stratégia, a betegségek, az ontogenetikus fejlődés hatására, sőt még szezonálisan is, a reprodukciós és telelési ciklusnak megfelelően. Több tanulmány is vizsgálta az éhezés hatását a test alakjára (EHRLICH et al. 1976, PARK et al. 2001, PARK et al. 2007, THEILACKER 1978, YIN és BLAXTER 1986). Ezek a tanulmányok éppen azokon a testtájakon mutattak ki erős különbségeket, amik összefüggésben vannak a kondícióval és a zsírmétabolizmussal, mint a testmagasság és a legnagyobb zsírraktárakkal rendelkező farki és törzsi régiók (MARCIL et al. 2006). Ezért azok a testalak-paraméterek, amiket a hal kondíciója befolyásol, csak bizonyos megkötések mellett alkalmazhatóak intraspecifikus állomány-elkülönítésekre. Fontos továbbá, hogy a fenti okok miatt a teljes testen végzett morfometriai elemzések csak korlátozott módon alkalmasak az élőhely általános környezeti paramétereinek jellemzésére. Összehasonlítva a teljes test vizsgálatokkal, a pikkelyalak vizsgálatok feltehetően kevésbé érzékenyek a rövid távú környezeti hatásokra és a pillanatnyi folyamatokra, valamint kevésbé függenek a hal kondicionális állapotától. Összhangban IBÁÑEZ et al. (2012b) megfigyeléseivel, az én eredményeim is azt mutatták, hogy bár a pikkely alakja szintén visszaáll a kompenzációs növekedés (azaz a normalizálódó táplálkozási körülmények) alatt, ez a folyamat sokkal lassabb és feltehetően nem olyan teljes, mint a kondícióval összefüggő testparaméterek esetén.

A genetikai különbségek hatásának vizsgálati eredményei valamint a környezeti különbségek hatásának vizsgálati eredményei rámutatnak, hogy az intraspecifikus pikkelyalak-változékonyság a genetikai különbségek és a környezeti hatások interakciójából származik, és a fenotípusos plaszticitást tükrözi. Ezért a természetes vizekből származó minták esetén nem lehet eldönteni a pikkelyalak alapján, hogy a különbség a genetikai vagy a környezeti hatásokból adódik-e (MITTELBACH et al. 1999).

5.5. Az ivar hatása a pikkelyalakra

Az ivari dimorfizmus sok esetben jellemző a halakra (CHOAT 1965, MCGEE és WAINWRIGHT 2013). KITANO et al. (2007) háromtüskés pikó (*Gasterosteus aculeatus*) vad populációin és laboratóriumban szaporított állományokon vizsgálták az ivari dimorfizmus megjelenését különböző fenotípusos bélyegeken. Szignifikáns különbséget találtak a fej és száj méretében, a standard hosszban, illetve egyes populációknál a tüske hosszában is. Mivel mind a vad populációk, mind pedig a laboratóriumban szaporítottak esetén hasonló mintázatot kaptak, úgy vélték, hogy ezeknek a vizsgált morfológiai jellemzőknek erős a genetikai determináltsága.

Zebradánió esetén, ahol az egyedek szexálása egy rutinos szakember számára nem okoz gondot (CSENKI 2015, Szóbeli közlés), a két ivar pikkelyalak alapján szignifikánsan elkülöníthető volt egymástól. Ez a különbség azonban olyan mértékű, hogy nem tekinthető megbízható vizsgálati módszernek. Zebradánió esetén a két ivar között a pikkely-méretben is szignifikáns különbség volt tapasztalható, így ennél a fajnál, ha elfogadjuk IBÁÑEZ és O'HIGGINS (2011) javaslatát és nem az alakot, hanem a formát (az alak kiegészítve a méret információkkal) elemezzük, úgy valószínűleg jelentősen javítható a módszer megbízhatósága. Ezüstkárász esetén, ahol a testalakban sem tapasztalható ivari dimorfizmus, a pikkely méretében és alakjában sem volt kimutatható a két ivar közötti különbség. Ez azt mutatja, hogy a pikkely-morfometriai vizsgálatok nem alkalmazhatóak általánosan a két ivar elkülönítésére halakon. Fontosabb ennél, hogy ezeknél a fajoknál feloldja azt a rendkívül fontos módszertani dilemmát, hogy a vizsgálatok során az egyes csoportok ivararánya befolyásolja-e az eredményeket.

5.6. A kor hatása a pikkelyalakra

A kor hatásának vizsgálati eredményei alátámasztják azt a megfigyelést, hogy bár a pikkelyek már igen hamar megjelenhetnek az egyes fajok lárváin (zebradánio esetén 8 mm-es standard hossznál (LE GUELLEC et al. 2004)), azonban a fajra jellemző pikkelyalak eléréséhez évekre van szükség. Ezüstkárász esetén ez a fajra jellemző alak a 3+-os kor elérésekor alakul ki. Elmondható tehát, hogy a pikkelyalak esetén megfigyelhető egyfajta ontogenetikus fejlődés. Ez a megfigyelés azért is fontos, mert amennyiben különböző korosztályú csoportokat hasonlítunk össze (nagyon fiatal csoport és adult csoport), akkor a csoportok koreloszlása önmagában okozhat szignifikáns elkülönülést a pikkelyalakok alapján, mindenféle környezeti vagy genetikai különbség nélkül. A **44. ábrán** egy különös mintázat figyelhető meg: az egyes korcsoportok között ellentétes „irányú” alakváltozások láthatók. A fiatal korosztályok esetén (0+-3+) az első tengely mentén negatív irányba „lépegethetünk” a csoportok között. Ezután azonban a 4+-os csoport a kettes tengely mentén negatív irányba mozdul el, majd az 5+-os újra pozitív irányba, ami azt eredményezi, hogy a 3+-os és az 5+-os csoport igen közel kerül egymáshoz. A 3+-os csoport pikkelyalakjához képest a 4+-os csoport pikkelyei kiszélesednek hát-hasi irányban, majd újra elkeskenyednek az 5+-os csoportban (**45. ábra**). Ez a jelenség valószínűsíthetően a test-alak ontogenetikus fejlődésével lehet összefüggésben, amire több példát is találunk a szakirodalomban. Vöröshasú pirája (*Pygocentrus natterei* KNER 1858) esetén kimutatták, hogy az egyedfejlődés során a test középső része, a fej szemüreg mögötti része (postorbitális), valamint a tarkó terület megnyúlik, valamint az egész feji rész magasabbá válik (ZELDITCH és FINK 1995). Szintén a test megnyúlásáról, valamint a postorbitális régió megnyúlásáról számoltak be a páncélosharcsa-félék családjába (*Callichthyidae*) tartozó *Callichthys callichthys* L. 1758 esetén az egyedfejlődés során, valamint, a faroknyél elvékonyodásáról és a hasi régió magasságának növekedéséről (REIS et al. 1998). Mindezt alátámasztják az általam kapott eredmények is: mivel a pikkelysorok száma állandó a hal testén, és 3+-os kor után az ezüstkárászok testmagassága megnőtt (hasi régió magasságának növekedése) a testhosszukhoz képest, ez magával hozta a pikkelyek kiszélesedését. Ez a „magasodás” azonban később lelassult és nagyobb arányban nőtt a hal teste és pikkelye is fej-farki irányban (a test középső régiójának megnyúlása), ennek köszönhetően pedig a pikkely keskenyedett hát-hasi irányban.

5.7. Általános következtetések

Munkám során alátámasztottam a korábbiakban már leírt lehetőséget (IBÁÑEZ et al. 2007, POULET et al. 2005, RICHARDS és ESTEVES 1997a, 1997b), hogy a pikkelyek alaktani vizsgálata alkalmas a halak mind faj-, mind populáció-szintű elkülönítésére, kiterjesztve azt eddig még nem vizsgált halfajokra is. Elsőként vizsgáltam meg, és találtam összefüggést a halfajok pikkelyalakja, valamint filogenetikai elhelyezkedése között, ami a módszert alkalmassá teszi – megfelelő referencia-adatbázis meglétét feltételezve – ismeretlen forrásból származó pikkely-minták alapján akár faji besorolásra is. Régészeti feltárások során előkerülő pikkely-minták, illetve halevő ragadozók (pl. vidra *Lutra lutra* L. 1758, kárókatona *Phalacrocorax sp.*) táplálékvizsgálatakor is érdemes lenne alkalmazni a módszert. Vizsgálataimból kiderült, hogy a pikkely-morfometriai vizsgálatok ugyanazokkal a korlátokkal szembesülnek, mint a széles körben alkalmazott testalak vizsgálatok, mégpedig, hogy mind a genetikai háttér, mind pedig a környezeti tényezők befolyásolják az eredményeket. Pusztán a morfometriai elemzés alapján nem lehet elkülöníteni, hogy a különbségeket mekkora arányban okozzák a genetikai különbségek és mekkorában a környezeti hatás, bár vannak olyan esetek, amikor feltételezhető, hogy a genetikai és a környezeti hatások valamilyen módon rendeződnek a vizsgálat során (lásd: Halpopulációk elkülönítésének vizsgálata – ezüstkárász, bodorka). Ennek ellenére a módszer mégis számos előnnyel rendelkezik a széles körben elterjedt teljes testalak vizsgálatokkal szemben:

1. A pikkely-mintavétel lényegesen kisebb stresszt okoz a halnak, mint a teljes test vizsgálat, ezért kimondottan ajánlott védett vagy veszélyeztetett fajok vizsgálata esetén.
2. Lényegesen könnyebben kivitelezhető, mint a teljes test vizsgálat, ezért sokkal idő- és költséghatékonyabb, hiszen nagyon sok esetben a pikkely-mintavétel és preparáció egyéb populáció-dinamikai vizsgálatok miatt egyébként is megtörténik.
3. Kevésbé függ az egyedek aktuális kondíciós állapotától, ezért sokkal inkább alkalmas a hosszabb távú környezeti hatások, illetve genetikai elkülönülések vizsgálatára.
4. A pikkely gyűrűs szerkezetének köszönhetően egy részletes pikkely-vizsgálattal nyomon követhetőek az adott állományt érő környezeti változások.

Olyan fajok esetén, ahol nincs pikkely (*Acipenseridae*) vagy nagyon kicsi, illetve fejletlen (pl. angolna *Anguilla anguilla* L. 1758), természetesen csak a teljes test vizsgálat vagy más képletek elemzése lehetséges (pl. otolith), de ebben az esetben az egyed nem éli túl a vizsgálatot.

5.8. Javaslatok

- Érdemes lenne megvizsgálni, hogy a pikkely-morfometriai vizsgálatok ismételhetőség, illetve megbízhatóság szempontjából hogyan illeszkednek a többi morfometriai módszer közé.
- Vizsgálataimból látható, hogy a pikkelyalak, más fenotípusos jellemzőkhöz hasonlóan, mind a genetikai háttér, mind pedig a környezeti hatások befolyása alatt áll. Azt azonban vizsgálataim nem tudták feltárni, hogy ezek milyen arányban jelennek meg, illetve hogy van-e lehetőség a két tényező szétválasztására. Az ezüstkárász- és a bodorka-populációk elkülönítése esetén láthattunk erre utaló jeleket.
- Ehhez kapcsolódóan érdemes lenne megvizsgálni, hogy intraspecifikus vizsgálat esetén a genetikai távolságok és a pikkelyalak alapján kialakuló távolságok között van-e kapcsolat.
- Az ezüstkárász esetén nem találtam különbséget a két ivar pikkelyalakja között. Zeradanió esetén az elkülönülés szignifikáns volt ugyan, azonban a besorolási megbízhatóságok alapján az elkülönítés nem volt kellőképpen robosztus. Mindenképpen fontosnak tartanám további halfajok esetén megvizsgálni ezt a kérdést.
- Pikkely-morfometriai vizsgálatok esetén feltétlenül figyelni kell a mintákban szereplő egyedek koreloszlására. Esetlegesen érdemes kiegészíteni korbecsléssel is a pikkelyalak vizsgálatot, vagy kizárni azon egyedeket, amelyek nem érik el a megfelelő testméretet.
- Mivel a pikkelyek gyűrűs szerkezete konzerválja a hal egyéni életútját, ezért a pikkely-gyűrűk részletes elemzése kiváló lehetőséget nyújthat feltárni a környezeti hatások változásait és az egyedi élettörténeteket a halállományokon belül és halállományok között.
- A környezeti tényezők közül a különböző anyagok toxikológiai hatásának kimutatása fontos szerepet játszik a kutatásokban. Ezért fontos lenne megvizsgálni, hogy a pikkely-morfometriai módszerek beépíthetőek-e a toxikológiai tesztek rendszerébe.

6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. Elsőként találtam összefüggést édesvízi halfajok (bodorka, domolykó, naphal, süllő, sügér, lápi póc, ezüstkárász, vörösszárnýú keszeg, garda, ponty) pikkelyalak alapján történő csoportosulása és a rendszertani elhelyezkedésük között.
2. Több, eddig még nem vizsgált halfaj esetén is bebizonyítottam, hogy a pikkelymorfometria mind faji (lápi póc, vörösszárnýú keszeg, ezüstkárász, ponty, garda, naphal, sügér, süllő, küsz, razbóra, zebradánió), mind populációs (ezüstkárász, ponty, sügér) szintű elkülönítésre alkalmas.
3. Laborkísérletben bizonyítottam, hogy a pikkelyalakban már a kismértékű, fajon belüli genetikai különbségek kimutatása is lehetséges.
4. Elsőként bizonyítottam laborkísérletben a környezeti hatások közül a táplálék mennyiségének pikkelyalak-módosító hatását, illetve, hogy a körülmények megváltozásával a pikkelyalak is jelentős módosuláson megy keresztül (regenerálódhat).
5. Megállapítottam, hogy pikkelyalak szintjén nem mutatható ki ivari dimorfizmus a zebradánió és az ezüstkárász esetén.
6. Ezüstkárász esetén bizonyítottam, hogy a pikkelyalakra jellemző az ontogenetikus változás, azaz az egyes korosztályok eltérő pikkelyalakokkal rendelkeznek.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

Az élőlények csoportosításával a morfometria – azaz az alaktan – tudománya foglalkozik. Számos biológiai folyamat okozhat eltérést az egyed vagy egyes részeinek alakjában, mint például a betegségek, az ontogenetika (egyedfejlődés), a helyi környezethez történő alkalmazkodás, vagy a hosszú távú evolúciós változások. Az elmúlt két évtizedben ez a tudományág is jelentős változásokon ment keresztül, aminek eredményeképpen kialakult a mérőpont-alapú geometriai morfometria. Halak esetén a legtöbb esetben a test alakját vizsgálják ezzel a módszerrel, ami azonban, még ezzel a módszerrel is, a legtöbb esetben az egyedek pusztulásával jár. Ezért fordultak a kutatók, nagyjából 10 évvel ezelőtt, olyan struktúrák irányába, amelyek eléggé variábilisak a populáció-szintű elkülönítéshez és gyűjtésük nem okoz maradandó károsodást az egyed számára. Több tanulmány is foglalkozott a pikkelyalakkal, ami alkalmasnak tűnt a faji- illetve populációs szintű elkülönítésre, azonban az alakkülönbségek hátterében meghúzódó tényezőket részletesen még nem vizsgálták.

Dolgozatomban megvizsgáltam – pikkelyalak alapján eddig még nem vizsgált – halfajok elkülöníthetőségének lehetőségét és a különbségek mintázatának összefüggéseit a filogenetikai elhelyezkedésükkel. Majd négy halfaj (ezüstkárász, ponty, bodorka, sügér) populációinak pikkelyalak alapján történő intraspecifikus elkülöníthetőségét vizsgáltam. Laborkísérletben vizsgáltam zebradánió halfajon a genetikai háttér, illetve a környezet hatását a pikkelyalakra. Megvizsgáltam a halaknál gyakran előforduló ivari dimorfizmus megjelenésének lehetőségét a pikkelyalakban (ezüstkárász és zebradánió egyedein). Végül pedig az ontogenezis (egyedfejlődés) során fellépő pikkelyalak változást vizsgáltam meg ezüstkárász halfajon.

Vizsgálataim során mérőpont-alapú geometriai morfometriai módszerrel tártam fel az alakkülönbségeket, hét mérőponttal jellemezve a pikkely alakját, kiegészítve egy- és többváltozós statisztikai módszerekkel (kanonikus variancia-analízis, diszkriminancia függvény-elemzés, klaszter-elemzés, Mantel-teszt, többszörös lineáris regresszió, kovariancia-elemzés).

Eredményeim azt mutatják, hogy a halfajokat sikeresen el lehet elkülöníteni ezzel a módszerrel és az elrendeződési mintázatuk nem különbözik jelentősen a genetikai vizsgálatokból származó filogenetikai fától. Az is kiderült, hogy a populációk intraspecifikus elkülönítése is megvalósítható. Mindezt alátámasztották a laborkísérletek, amikben mind a genetikai, mind pedig a környezeti különbségek hatását sikerült bizonyítanom. Két halfaj példáján kiderült, hogy az ivari különbségek

nem jelennek meg markánsan a pikkelyalakban. Végül kimutattam, hogy a vizsgált egyed kora (ontogentikus fejlettségi állapota) jelentősen befolyásolja a pikkelyalakját, így a pikkely alakja szintén fejlődésen megy keresztül az egyedfejlődéssel párhuzamosan.

Elvégzett vizsgálataim rámutatnak, hogy a pikkely alakja hasonlóan komplex hatások befolyása alatt áll, mint maga a hal teste. Ezért a teljes test-vizsgálatokat sikeresen kiválthatja a módszer, ami több okból is indokolt lehet. Az egyed maradandó károsodás nélkül vizsgálható (kiemelten a védett halfajok vizsgálata esetén), a pikkely alakja kevésbé érzékeny a hirtelen bekövetkező (kondíciót befolyásoló) környezeti változásokra, és a gyűrűs szerkezet konzerválja a hal egyedi élettörténetét, ezért az évgyűrűk alakjának célzott vizsgálatával feltételezésem szerint az élőhelyen bekövetkezett rövid- és középtávú változásokra is lehetne következtetni.

8. SUMMARY

The discipline of morphometry deals with the grouping of organisms or objects in general. Many biological processes may cause alterations in the shape in individual or infraindividual level, such as diseases, ontogenetic development, adaptation to the local environment or long-term evolutionary changes. The discipline has gone through significant changes during the last two decades, which resulted in the birth of the landmark-based geometric morphometrics. In case of fishes, this methodology has been usually used to study the whole body, which may cause the death of the specimen in most of the cases. This disadvantage was faded in the need of a new, analyzable structure, variable enough to distinguish fish populations and parallelly its sampling does not cause permanent damage to the fish. Several previous studies found that scale shape, is suitable to distinguish species and populations, however the background factors, affecting the scale shape variability were not studied in details yet.

In this theses the separability of previously not tested species were analyzed based on their scale shape, using the landmark-based geometric morphometry. Additionally, the relationship of phylogenetic position were assessed. Thereafter the intraspecific, population-level separability of four species (gibel carp, common carp, roach, perch) were assessed based on their scale shape. The effect of genetic background and environmental impact on zebrafish scale shape were studied in a laboratory experiment. The potential appearance of the common phenomenon of sexual dimorphism in scale shape level (in case of gibel carp and zebrafish), was also examined. Finally, the ontogenetic development of scale shape was studied on previously aged gibel carp scales. Differences in scale shapes were discovered using landmark-based geometric morphometrics complemented with uni- and multivariate statistical methods (Canonical Variates Analysis, Discriminant Function Analysis, Cluster Analysis, Mantel-test, Multiple Linear Regression, Analysis of Covariance).

Geometric morphometric analyses on scale shape proved to be successful in separating fish species, and showed similar patterns to phylogenetic studies. The methodology was also effective at population level. Genetic background and environmental impacts on scale shape were studied simultaneously in laboratory experiments, therefore the effect of feeding regime on scale shape was demonstrated on zebrafish. No sexual dimorphism was found regarding the scale shape in case of the two studied species (gibel carp and zebrafish). Finally the effect of ontogenetic development on shape was demonstrated on gibel carp scales.

Results of my theses indicated that development of fish scale shape is under complex controlling effects, similarly to the body shape. Therefore scale morphometry could be a useful alternative of whole body morphometric studies. This methodology could minimize the stress for the sampled specimen, therefore suitable especially by protected and endangered species. Scale shape is potentially less sensitive to short-term environmental effects and instantaneous processes, therefore less dependent upon the conditional state of fish.

Moreover, the ring structure of scales might conserve the individual life history, therefore a detailed analysis based on the shape of annuli might provide the insight in the individual life histories both within and among stocks of fish.

9. IRODALOMJEGYZÉK (1. számú melléklet)

- ADAMS D.C., ROHLF F.J., SLICE D.E. (2004): Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology* 71: 5-16
- ANTONUCCI F., COSTA C., PALLOTTINO F., PAGLIA G., RIMATORI V., DE GIORGIO D., MENESATTI P. (2012): Quantitative Method for Shape Description of Almond Cultivars (*Prunus amygdalus* Batsch). *Food and Bioprocess Technology*, 5: 768-785
- ARECHAVALA-LOPEZ P., SANCHEZ-JEREZ P., BAYLE-SEMPERE J.T., SFAKIANAKIS D.G., SOMARAKIS S. (2012): Morphological differences between wild and farmed Mediterranean fish. *Hydrobiologia*, 679: 217-231
- BALIK I., KARASAHIN B., ÖZKÖK R., ÇUBUK H., UYSAL R. (2003): Diet of Silver Crucian Carp *Carassius gibelio* in Lake Egirdir. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 3: 87-91
- BARTELS P., HIRSCH P.E., SVANBÄCK R., EKLÖV P. (2012): Water Transparency Drives Intra-Population Divergence in Eurasian Perch (*Perca fluviatilis*). *PloS ONE* 7: 1-10
- BELLAAGH M., DEÁKNÉ LAZÁNYI-BACSÓ E.Á., KORSÓS Z. (2007): Fluktuáló aszimmetria vizsgálata hüllőpopulációk életminőségének jellemzésére. *Állattani Közlemények* 92: 27-36
- BENSON D.A., CAVANAUGH M., CLARK K., KARSCH-MIZRACHI I., LIPMAN D.J., OSTELL J., SAYERS E.W. (2013): GenBank. *Nucleic Acids Research* 41(Database issue): D36-42
- BERECZKI CS., TAKÁCS P. (2007): Balatoni befolyók jellegzetes halfajainak morfometriai vizsgálata. *Hidrológiai Közlöny*, 87: 22-24
- BEREITER-HAHN J., ZYLBERBERG L. (1993): Regeneration of Teleost Fish Scale. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 105A(4): 625-641
- BERINKEY L. (1966): A populáció analízis kérdései. *Vertebrata Hungarica*, 8: 1-57
- BERINKEY L. (1968): A konfidencia intervallumok használata taxonómiai vizsgálatoknál. *Vertebrata Hungarica*, 10: 3-8
- BERINKEY L. (1969): Rendszertani vizsgálatok statisztikai értékeléséről. *Vertebrata Hungarica*, 11: 7-10
- BERINKEY L. (1971): A kovariancia analízis alkalmazása rendszertani vizsgálatoknál. *Vertebrata Hungarica*, 12: 3-10

BERINKEY L. (1973) A sújtásos kűsz (*Alburnoides bipunctatus* Bloch) két populációjának összehasonlító analízise testméretek alapján. *Vertebrata Hungarica*, 14: 3-8

BERINKEY L. (1974): Megjegyzések a Kessler gűb (*Gobio kessleri* Dyb.) két populációjáról. *Vertebrata Hungarica*, 15: 3-6

BERNER D., KAEUFFER R., GRANDCHAMP A.C., RAEYMAEKERS J.A.M., RÄSÄNEN K., HENDRY A.P. (2011): Quantitative genetic inheritance of morphological divergence in a lake–stream stickleback ecotype pair: implications for reproductive isolation. *Journal of Evolutionary Biology*, 24: 1975-1983

BERTIN A., RUÍZ V.H., FIGUEROA R., GOUIN N. (2012): The role of spatial processes and environmental determinants in microgeographic shell variation of the freshwater snail *Chilina dombeyana* (Bruguière, 1789). *Naturwissenschaften*, 99: 225-232

BIGNON O., BAYLAC M., VIGNE J.D., EISENMANN V. (2005): Geometric morphometrics and the population diversity of Late Glacial horses in Western Europe (*Equus caballus arcelini*): phylogeographic and anthropological implications. *Journal of Archaeological Science*, 32: 375-391

BÍRÓ P. (1993): Halak Biológija. Debrecen: Debreceni Kossuth Lajos Tudományegyetem. 260p.

BÍRÓ P., TAKÁCS P., SPECZIÁR A. (2008): A kűsz (*Alburnus alburnus* L.) növekedése és morfometriája a Balaton két szélső medencéjében. *Hidrológiai Közlöny*, 88: 28-30

BOOKSTEIN F.L. (1986): Size and Shape Spaces for Landmark Data in Two Dimensions. *Statistical Science*, 1: 181-242

BOOKSTEIN F.L. (1989): Principal Warps: Thin-Plate Splines and the Decomposition of Deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, 11: 567-585

BOOKSTEIN F.L. (1997): Morphometric Tools for Landmark Data. New York: Cambridge University Press. 456p.

BOOKSTEIN F.L. (1998): A hundred years of morphometrics. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 44: 7-59

BOOKSTEIN F.L., STRAUSS R.E., HUMPHRIES J.M., CHERNOFF B., ELDER R.L., SMITH G.R. (1982): A Comment Upon the Uses of Fourier Methods in Systematics. *Systematic Zoology*, 31: 85-92

BOOKSTEIN F.L., SCHAEFER K., PROSSINGER H., SEIDLER H., FIEDER M., STRINGER C., WEBER G.W., ARSUAGA J.-L., SLICE D.E., ROHLF F.J., RECHEIS W., MARIAM A.J., MARCUS L.F. (1999): Comparing Frontal Cranial Profiles in Archaic and Modern Homo by Morphometric Analysis. *The Anatomical Record* 257: 217-224.

CARDILLO M. (2010): Some Applications of Geometric Morphometrics to Archaeology. In: ELEWA A.M.T. (Szerk.), *Morphometrics for Nonmorphometricians*. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 325-341pp

CHAKRABARTY P., CHU J., NAHAR L., SPARKS J.S. (2010) Geometric morphometrics uncovers a new species of ponyfish (*Teleostei: Leiognathidae: Equulites*), with comments on the taxonomic status of *Equula berbis* Valenciennes. *Zootaxa* 2427: 15-24

CHOAT J.H. (1965): Sexual Dimorphism in the Labrid Fish *Pseudolabrus celidotus* (Bloch and Schneider) 1801. *Pacific Science* 19: 451-457

CORRUCCINI R.S. (1987): Shape in Morphometrics: Comparative Analyses. *American Journal of Physical Anthropology* 73: 289-303

CSENKI ZS. (2015): Szóbeli közlés.

CURRENS K.P., SHARPE C.S., HJORT R., SCHRECK C.B., LI H.W. (1989): Effects of different feeding regimes on the morphometrics of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and rainbow trout (*O. mykiss*). *Copeia* 3: 689-695

D'ANATRO A., LESSA E.P. (2006): Geometric morphometric analysis of geographic variation in the Río Negro tuco-tuco, *Ctenomys rionegrensis* (Rodentia: Ctenomyidae). *Mammalian Biology* 71: 288-298

DARWIN C. (1871): *The descent of man and selection in relation to sex*. London: John Murray. 960p.

DOADRIO I., CARMONA J.A., FERNÁNDEZ-DELGADO C. (2002): Morphometric study of the Iberian Aphanis (Actinopterygii, Cyprinodontiformes), with description of a new species. *Folia Zoologica* 51: 67-79

DRAGANSKI B., MARTINO D., CAVANNA A.E., HUTTON C., ORTH M., ROBERTSON M.M., CRITCHLEY H.D., FRACKOWIAK R.S. (2010): Multispectral brain morphometry in Tourette syndrome persisting into adulthood. *Brain* 133: 3661-3675

DRAKE A.G., KLINGENBERG C.P. (2008): The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275: 71-6

DRYDEN I.L., MARDIA K.V. (1998): Statistical shape analysis. New York: Wiley, 376p.

DYTHAM C. (2011): Choosing and Using Statistics. Wiley-Blackwell. 320p.

EHRLICH K.F., BLAXTER J.H.S., PEMBERTON R. (1976): Morphological and histological changes during the growth and starvation of herring and plaice larvae. *Marine Biology* 35: 105-118

ELMER K.R., KUSCHE H., LEHTONEN T.K., MEYER A. (2010): Local variation and parallel evolution: morphological and genetic diversity across a species complex of neotropical crater lake cichlid fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 1763-1782

FISHER R.A. (1935): The Logic of Inductive Inference. *Journal of the Royal Statistical Society* 98: 39-82

FORSMAN Z., WELLINGTON G.M., FOX G.E., TOONEN R.J. (2015): Clues to unraveling the coral species problem: distinguishing species from geographic variation in *Porites* across the Pacific with molecular markers and microstructural traits. *PeerJ* 3:e751

FRANCILLON-VIEILLOT H., DE BUFFRÉNIL V., CASTANET J., GÉRAUDIE J., MEUNIER F.J., SIRE J.-Y., ZYLBERBERG L., DE RICQLÈS A. (1990): Microstructure and Mineralization of Vertebrate Skeletal Tissues. In: CARTER J.G. (Szerk.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*, Vol. I. New York, Van Nostrand Reinhold, pp. 471-530.

FRANKLIN D., CARDINI A., O'HIGGINS P., OXNARD C.E., DADOUR I. (2008): Mandibular morphology as an indicator of human subadult age: geometric morphometric approaches. *Forensic Science, Medicine, and Pathology* 4: 91-99

FROESE R., PAULY D. (2015): FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (11/2015).

GARDUÑO-PAZ M.V., DEMETRIOU M., ADAMS C.E. (2010): Variation in scale shape among alternative sympatric phenotypes of Arctic charr *Salvelinus alpinus* from two lakes in Scotland. *Journal of Fish Biology* 76: 1491-1497

GARNIER S., MAGNIEZ-JANNIN F., RASPLUS J.-Y., ALIBERT P. (2005): When morphometry meets genetics: inferring the phylogeography of *Carabus solieri* using Fourier analyses of pronotum and male genitalia. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 269-280

GERBER S., NEIGE P., EBLE G.J. (2007): Combining ontogenetic and evolutionary scales of morphological disparity: a study of early Jurassic ammonites. *Evolution & Development* 9: 472-482

GOOD P. (2000): Permutation tests: a practical guide to resampling methods for testing hypotheses. 2nd edition. New York: Springer-Verlag. 271p.

GOWER J. (1975): Generalized Procrustes Analysis. *Psychometrika* 40: 33-51

GUNTER N.L., BURGER M.A.A., ADLARD R.D. (2010): Morphometric and molecular characterisation of four new *Ceratomyxa* species (Myxosporea: Bivalvulida: *Ceratomyxidae*) from fishes off Lizard Island, Australia. *Folia Parasitologica* 57: 1-10

GUNZ P., HARVATI K. (2007): The Neanderthal “chignon”: Variation, integration, and homology. *Journal of Human Evolution* 52: 262-274

HAAS T.C., BLUM M.J., HEINS D.C. (2010): Morphological responses of a stream fish to water impoundment. *Biology Letters* 6: 803-806

HAJNAL É., PADISÁK J. (2008): Analysis of long-term ecological status of Lake Balaton based on the ALMOBAL phytoplankton database. *Hydrobiologia* 599: 227-237

HAMMER Ø., HARPER D.A.T., RYAN P.D. (2001): PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9

HARKA Á., SALLAI Z. (2004): Magyarország halfaunája. Szarvas: Nimfea Természetvédelmi Egyesület. 269p.

HENRIKSSON K.M., WICKSTROM K., MALTESSON N., ERCSSON A., KARLSSON J., LINDGREN F., ASTROM K., MCNEIL T.F., AGARTZ I. (2006): A pilot study of facial, cranial and brain MRI morphometry in men with schizophrenia: Part 2. *Psychiatry Research Neuroimaging* 147: 187-195

HJELM J., SVANBÄCK R., BYSTRÖM P., PERSSON L., WAHLSTRÖM E. (2001): Diet-dependent body morphology and ontogenetic reaction norms in Eurasian perch. *Oikos* 95: 311-323

HORVÁTH L. (2000): Halbiológia és haltenyésztés. Budapest: Mezőgazda Kiadó. 440p.

HOTELLING H. (1931): The Generalization of Student's Ratio. *The Annales of Mathematical Statistics* 2: 360-378

HOTELLING H. (1933): Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of Educational Psychology* 24: 417-441

HUBBS C.L. (1922): Variations in the Number of Vertebrae and Other Meristic Characters of Fishes Correlated with the Temperature of Water during Development. *The American Naturalist* 56: 360-372

HUXLEY J.S., TEISSIER G. (1936): Terminology of Relative Growth. *Nature* 137: 780-781

IBÁÑEZ A.L., O'HIGGINS P. (2011): Identifying fish scales: The influence of allometry on scale shape and classification. *Fisheries Research* 109: 54-60

IBÁÑEZ A.L., COWX I.G., O'HIGGINS P. (2007): Geometric morphometric analysis of fish scales for identifying genera, species, and local populations within Mugilidae. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 1091-1100

IBÁÑEZ A.L., COWX I.G., O'HIGGINS P. (2009): Variation in elasmoid fish scale patterns is informative with regard to taxon and swimming mode. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 834-844

IBÁÑEZ A.L., ESPINO-BARR E., GALLARDO-CABELLO M. (2012a): Population connectivity among geographic variants within the Lutjanidae (Pisces) of the Mexican Pacific coast through fish scale shape recognition. *Scientia Marina* 76(4):667-675

IBÁÑEZ A.L., PACHECO-ALMANZAR E., COWX I.G. (2012b): Does compensatory growth modify fish scale shape? *Environmental Biology of Fishes* 94: 477-482

ISTVÁNOVICS V., SOMLYÓDY L., CLEMENT A. (2002): Cyanobacteria-mediated internal eutrophication in shallow Lake Balaton after load reduction. *Water Research* 36: 3314-3322

ISTVÁNOVICS V., CLEMENT A., SOMLYÓDI L., SPECZIÁR A., TÓTH L.G., PADISÁK J. (2007): Updating water quality targets for shallow Lake Balaton (Hungary), recovering from eutrophication. *Hydrobiologia* 581: 305-318

JOLICOEUR P. (1963): The Multivariate Generalization of the Allometry Equation. *Biometrics* 19: 497-499

KANDEMIR I., ÖZKAN A., FUCHS S. (2011): Reevaluation of honeybee (*Apis mellifera*) microtaxonomy: a geometric morphometric approach. *Apidologie* 42: 618-627

KENDALL D.G. (1977): The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability* 9: 428-430

KENDALL D.G. (1981): The statistics of shape. In: BARNETT V. (Szerk.), *Interpreting Multivariate Data*. New York: Wiley, pp. 75-80.

- KERSCHBAUMER M., MITTEROECKER P., STURMBAUER C. (2014): Evolution of body shape in sympatric versus non-sympatric *Tropheus* populations of Lake Tanganyika. *Heredity (Edinb)* 112: 89-98
- KITANO J., MORI S., PEICHEL C.L. (2007): Sexual Dimorphism in the External Morphology of the Threespine Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Copeia* 2: 336-349
- KLINGENBERG C.P. (2011): MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353-7
- KLINGENBERG C.P., DUTTKE S., WHELAN S., KIM M. (2012): Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis of morphometric integration in the shape of compound leaves. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 115-29
- KOVÁCS J., HATVANI I.G., KORPONAI J., KOVÁCSNÉ S.I. (2010): Morlet wavelet and autocorrelation analysis of long term data series of the Kis-Balaton Water Protection System (KBWPS). *Ecological Engineering* 36: 1469-1477
- KRIEGER J.D. (2010): Controlling for Curvature in the Quantification of Leaf Form. In: ELEWA A.M.T. (Szerk.), *Morphometrics for Nonmorphometricians*. Berlin: Springer, 367p.
- KUHL F.P., GIARDINA C.R. (1982): Elliptic Fourier Features of a Closed Contour. *Computer Graphics and Image Processing* 18: 236-258
- LACHENBRUCH P.A. (1967): An Almost Unbiased Method of Obtaining Confidence Intervals for the Probability of Misclassification in Discriminant Analysis. *Biometrics* 23: 639-645
- LARKIN M.A., BLACKSHIELDS G., BROWN N.P., CHENNA R., MCGETTIGAN P.A., MCWILLIAM H., VALENTIN F., WALLACE I.M., WILM A., LOPEZ R., THOMPSON J.D., GIBSON T.J., HIGGINS D.G. (2007): Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics* 23(21): 2947-2948
- LE GUELLEC D., MORVAN-DUBOIS G., SIRE J.-Y. (2004): Skin development in bony fish with particular emphasis on collagen deposition in the dermis of the zebrafish (*Danio rerio*). *International Journal of Developmental Biology* 48: 217-231
- LEOWA A.D., KLUNDERA A.D., JACK JR. C.R., TOGA A.W., DALEC A.M., BERNSTEIN M.A., BRITSON P.J., GUNTER J.L., WARD C.P., WHITWELL J.L., BOROWSKI B.J., FLEISHER A.S., FOX N.C., HARVEY D., KORNAK J., SCHUFF N., STUDHOLME C., ALEXANDER G.E., WEINERH

M.W., THOMPSON P.M. (2006): Longitudinal stability of MRI for mapping brain change using tensor-based morphometry. *NeuroImage* 31: 627-640

LLEONART J., SALAT J., TORRES G.J. (2000): Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology* 205: 85-93

LOY A., BUSILACCHI S., COSTA C., FERLIN L., CATAUDELLA S. (2000): Comparing geometric morphometrics and outline fitting methods to monitor fish shape variability of *Diplodus puntazzo* (Teleostea: *Sparidae*). *Aquaculture Engineering* 21: 271-283

MARCIL J., SWAIN D.P., HUTCHINGS J.A. (2006): Genetic and environmental components of phenotypic variation in body shape among populations of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 351-365

MARCUS L.F. (1990): Traditional morphometrics. In: ROHLF F.J., BOOKSTEIN F.L. (Szerk.), Proceedings of the Michigan morphometrics workshop. University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, pp. 77-122.

MARCUS L.F., HINGST-ZAHER E., ZAHER H. (2000): Application of Landmark Morphometrics to Skulls Representing the Orders of Living Mammals. *Hystrix* 11: 27-47

MÁRQUEZ F., ROBLEDO J., PEÑALOZA G.E., VAN DER MOLEN S. (2010): Use of different geometric morphometrics tools for the discrimination of phenotypic stocks of the striped clam *Ameghinomya antiqua* (Veneridae) in north Patagonia, Argentina. *Fisheries Research* 101: 127-131

MÁTYÁS K., OLDAL I., KORPONAI J., TÁTRAI I., PAULOVITS G. (2003): Indirect effect of different fish communities on nutrient chlorophyll relationship in shallow hypertrophic water quality reservoirs. *Hydrobiologia* 504: 231-239

MAY-ITZÁ W.D.J., QUEZEDA-EUÁN J.J.G., AYALA R., DE LA RÚA P. (2012): Morphometric and genetic analyses differentiate Mesoamerican populations of the endangered stingless bee *Melipona beecheii* (Hymenoptera: *Meliponidae*) and support their conservation as two separate units. *Journal of Insect Conservation* 16: 723-731

MCGEE M.D., WAINWRIGHT P.C. (2013): Sexual dimorphism in the feeding mechanism of threespine stickleback. *The Journal of Experimental Biology* 216: 835-840

- MITTELBAACH G.G., OSENBERG C.W., WAINWRIGHT P.C. (1999): Variation in feeding morphology between pumpkinseed populations: Phenotypic plasticity or evolution? *Evolutionary Ecology Research* 1: 111-128
- MITTEROECKER P., GUNZ P. (2009): Advances in Geometric Morphometrics. *Evolutionary Biology* 36: 235-247
- MOSIMANN J.E. (1970): Size Allometry: Size and Shape Variables with Characterizations of the Lognormal and Generalized Gamma Distributions. *Journal of American Statistical Association* 65: 930-945
- MÜLLER T. (2015): Szóbeli közlés.
- NAGORSEN D.W., CARDINI A. (2009): Tempo and mode of evolutionary divergence in modern and Holocene Vancouver Island marmots (*Marmota vancouverensis*) (Mammalia, Rodentia). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 47: 258-267
- NOVOMESKÁ A., KOVÁČ V., KATINA S. (2010): Morphometry of non-native black bullhead *Ameiurus melas* from Slovakia. *Central European Journal of Biology* 5: 888-893
- NOVOMESKÁ A., KATINA S., COPP G.H., PEDICILLO G., LORENZONI M., POMPEI L., CUCHEROUSSET J., KOVÁČ V. (2013): Morphological variability of black bullhead *Ameiurus melas* in four non-native European populations. *Journal of Fish Biology* 82: 1103-1118
- OLSSON J., EKLÖV P. (2005): Habitat structure, feeding mode and morphological reversibility: factors influencing phenotypic plasticity in perch. *Evolutionary Ecology Research* 7: 1109-1123
- PANCHETTI F., SCALICI M., CARPANETO G.M., GIBERTINI G. (2008): Shape and size variations in the cranium of elephant-shrews: a morphometric contribution to a phylogenetic debate. *Zoomorphology* 127: 69-82
- PARK I.-S., IM J.H., RYU D.K., NAM Y.K., KIM D.S. (2001): Effect of starvation on morphometric changes in *Rhynchocypris oxycephalus* (Sauvage and Dabry). *Journal of Applied Ichthyology* 17: 277-281
- PARK I.-S., WOO S.R., SONG Y.-C., CHO S.H. (2007): Effects of starvation on morphometric characteristics of olive flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Ichthyological Research* 54: 297-302
- PEARSON K. (1895): Note on regression and inheritance in the case of two parents. *Proceedings of the Royal Society A* 58: 240-242

PERSON K. (1901): On lines and planes of closest fit to systems of points in space. *Philosophical Magazine Ser. 6*. 2: 559-572

PODANI J. (1997): Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe. Kolozsvár: Scientia Kiadó. 412p.

POMOGYI, P. (1993): Nutrient retention by the Kis-Balaton Water Protection System. *Hydrobiologia* 251: 309-320

POULET N., REYJOL Y., COLLIER H., LEK S. (2005) Does fish scale morphology allow the identification of populations at a local scale? A case study for rostrum dace *Leuciscus leuciscus burdigalensis* in River Viazur (SWFrance). *Aquatic Sciences* 67: 122-127

READ D.W., LESTREL P.E. (1986): Comment on Uses of Homologous-Point Measures in Systematics: A Reply to Bookstein et al. *Systematic Zoology* 35: 241-253

REIS R.E., ZELDITCH M.L., FINK W.L. (1998): Ontogenetic Allometry of Body Shape in the Neotropical Catfish *Callichthys* (Teleostei: *Siluriformes*). *Copeia* 1998: 177-182

RICHARDS R.A., ESTEVES C. (1997a): Use of Scale Morphology for Discriminating Wild Stocks of Atlantic Striped Bass. *Transactions of the American Fisheries Society* 126: 919-925

RICHARDS R.A., ESTEVES C. (1997b): Stock-Specific Variation in Scale Morphology of Atlantic Striped Bass. *Transactions of the American Fisheries Society* 126: 908-918

RICHTSMEIER J.T., DELEON V.B., LELE S. (2002): The Promise of Geometric Morphometrics. *Yearbook of Physical Anthropology* 45: 63-91

ROHLF F.J. (1986): Relationships Among Eigenshape Analysis, Fourier Analysis, and Analysis of Coordinates. *Mathematical Geology* 18: 845-854

ROHLF F.J. (1990a): Fitting curves to outlines. In: ROHLF F.J., BOOKSTEIN F.L. (Szerk.), Proceedings of the Michigan morphometrics workshop, Vol. Spec. Publ. No. 2. University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, pp. 167-177.

ROHLF F.J. (1990b): Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 299-316

ROHLF F.J. (1999): Shape Statistics: Procrustes Superimpositions and Tangent Spaces. *Journal of Classification* 16: 197-223

ROHLF F.J. (2004): tpsUtil, file utility program. version 1.58., Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.

- ROHLF F.J. (2005): tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- ROHLF F.J., ARCHIE J.W. (1978): Least-Squares Mapping Using Interpoint Distances. *Ecology* 59: 126-132
- ROHLF F.J., ARCHIE J.W. (1984): A Comparison of Fourier Methods for the Description of Wing Shape in Mosquitoes (Diptera: *Culicidae*). *Systematic Zoology* 33: 302-317
- ROHLF F.J., SLICE D.E. (1990): Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Zoology* 39: 40-59
- ROHLF F.J., MARCUS L.F. (1993): A Revolution in Morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 129-132
- ROWINSKI P.K., MATEOS-GONZALES F., SANDBLOM E., JUTFELT F., EKSTRÖM A., SUNDSTRÖM L.F. (2015): Warming alters the body shape of European perch *Perca fluviatilis*. *Journal of Fish Biology*. 87(5): 1234-1247.
- SHIKHA S., SUSHMA D. (2011): Effect of fly Ash Pollution on Fish Scales. *Research Journal of Chemical Sciences* 1: 24-28
- SIRE J.-Y. (1989): The Same Cell Lineage is Involved in Scale Formation and Regeneration in the Teleost Fish *Hemichromis bimaculatus*. *Tissue & Cell* 21: 447-462
- SIRE J.-Y., GÉRAUDIE J. (1983): Fine Structure of the Developing Scale in the Cichlid *Hemichromis bimaculatus* (Pisces, Teleostei, *Perciformes*). *Acta Zoologica (Stockh.)* 64: 1-8
- SIRE J.-Y., ARNULF I. (1990): The Development of Squamation in Four Teleostean Fishes with a Survey of the Literature. *Japanese Journal of Ichthyology* 37: 133-143
- SIRE J.-Y., HUYSSEUNE A. (2003): Formation of dermal skeletal and dental tissues in fish: a comparative and evolutionary approach. *Biological Reviews* 78: 219-249
- SIRE J.-Y., AKIMENKO M.-A. (2004): Scale development in fish: a review, with description of sonic hedgehog (shh) expression in the zebrafish (*Danio rerio*). *International Journal of Developmental Biology* 48: 233-247
- SIRE J.-Y., ALLIZARD F., BABIAR O., BOURGUIGNON J., QUILHAC A. (1997): Scale development in zebrafish (*Danio rerio*). *Journal of Anatomy* 190: 545-561

SIRE J.-Y., DONOGHUE P.C.J., VICKARYOUS M.K. (2009): Origin and evolution of the integumentary skeleton in non-tetrapod vertebrates. *Journal of Anatomy* 214: 409-440

SOMERS K.M. (1986): Multivariate Allometry and Removal of Size with Principal Components Analysis. *Systematic Zoology* 35: 359-368

SPECZIÁR A. (2004): Life history pattern and feeding ecology of the introduced eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, in a thermal spa under temperate climate, of Lake Hévíz, Hungary. *Hydrobiologia* 522: 249-260

SPECZIÁR A. (2010): A Balaton halfaunája: a halállomány összetétele, az egyes halfajok életkörülményei és a halállomány korszerű hasznosításának feltételrendszere. *Acta Biologica Debrecina Supplementum oecologica hungarica* 23. 185p.

SPECZIÁR A., BÍRÓ P., TÖLG L. (1997): A halbiológiai mintavételezés eszköze a paneles kopoltyúháló. *Hidrológiai közlöny* 77(1-2): 36-37

SPECZIÁR A., BERCSÉNYI M., MÜLLER T. (2009): Morphological Characteristics of Hybrid Pikeperch (*Sander lucioperca* ♀ × *Sander volgensis* ♂) (Osteichthyes, Percidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 55: 39-54

STRAUSS R.E., BOOKSTEIN F.L. (1982): The Truss: Body Form Reconstructions in Morphometrics. *Systematic Zoology* 31: 113-135

SZABÓ K., LIKER A., KORSÓS Z. (2000): A fluktuáló aszimmetria vizsgálata két magyarországi kockás sikló (*Natrix tessellata*) populációban. *Állattani Közlemények* 85: 59-68

THEILACKER G.H. (1978): Effect of starvation on the histological and morphological characteristics of jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, larvae. *Fishery Bulletin* 76: 403-414

THOMPSON D.A.W. (1942): On Growth and Form. Cambridge: Cambridge University Press. 1140p.

TSOUMANI M., LIASKO R., MOUTSAKI P., KAGALOU I., LEONARDOS I. (2006): Length–weight relationships of an invasive cyprinid fish (*Carasius gibelio*) from 12 Greek lakes in relation to their trophic status. *Journal of Applied Ichthyology* 22: 281-284

VARGA D., MÜLLER T., SPECZIÁR A., FÉBEL H., HANCZ C., BÁZÁR G., URBÁNYI B., SZABÓ A. (2013): A Note on the Special Fillet Fatty Acid Composition of the Dwarf Carp (*Cyprinus carpio carpio*) Living in Thermal Lake Hévíz, Hungary. *Acta Biologica Hungarica* 64: 34-44

VISCOSI V., LEPAIS O., GERBER S., FORTINI P. (2009): Leaf morphological analyses in four European oak species (*Quercus*) and their hybrids: A comparison of traditional and geometric morphometric methods. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 143: 564-574

WATKINSON D.A., GILLIS D.M. (2005): Stock discrimination of Lake Winnipeg walleye based on Fourier and wavelet description of scale outline signals. *Fisheries Research* 72: 193-203

WEBSTER M., SHEETS H.D. (2010): A Practical Introduction to Landmark-based Geometric Morphometrics. *The Paleontological Society Papers* 16: 163-188

WEN C., ZHANG Z., MA W., XU M., WEN Z., PENG J. (2005): Genome-Wide Identification of Female-Enriched Genes in Zebrafish. *Developmental Dynamics* 232: 171-179

YIN M.C., BLAXTER J.H.S. (1986): Morphological changes during growth and starvation of larval cod (*Gadus morhua* L.) and flounder (*Platichthys flesus* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 104: 215-228

ZELDITCH M.L., FINK W.L. (1995): Allometry and Developmental Integration of Body Growth in a Piranha, *Pygocentrus nattereri* (Teleostei: Ostariophysi). *Journal of Morphology* 223: 341-355

ZELDITCH M.L., SWIEDERSKI D.L., SHEETS H.D., FINK W.L. (2004): Geometric Morphometrics for Biologists: A primer. New York: Elsevier Academic Press. 488p.

internet1: http://www.flywings.org.uk/MorphoJ_guide/frameset.htm?index.htm
(Utolsó megtekintés: 2016. január 25.)

internet2: <http://www.britannica.com/science/ganoid-scale/images-videos/Scales-and-scale-configurations-of-representative-bony-and-cartilaginous-fishes/157635> (Utolsó megtekintés: 2016. január 25.)

internet3: http://www.kvvm.hu/balaton/lang_hu/klortaj14.htm (Utolsó megtekintés: 2016. január 25.)

10. MELLÉKLETEK**M2. AZ 1. ÁBRA RÖVIDÍTÉSEINEK LISTÁJA**

TL: teljes testhossz

FL: villahossz

PAD: preanális távolság

PVD: preventrális távolság

PEVD: a mellúszó és hasúszó távolsága

VAD: a hasúszó és a farokalatti úszó távolsága

ANAD: az ánusztól és a farokalatti úszó távolsága

LP: mellúszó hossza

LV: hasúszó hossza

LD1: az első hátúszó alapjának hossza

LD2: a második hátúszó alapjának hossza

LA: a farokalatti úszó alapjának hossza

CP: faroknyél hossza

PODD: a hátúszó távolsága a szájnyílástól

UC: a farokúszó felső részének hossza

MC: a farokúszó középső részének hossza

LC: a farokúszó alsó részének hossza

HL: fejhossz

MAXH: a test legnagyobb magassága

MINH: a test legkisebb magassága

MAXHD1: az első hátúszó legnagyobb magassága

MAXHD2: a második hátúszó legnagyobb magassága

MAXHA: farokalatti úszó legnagyobb magassága

MAXBW: legnagyobb test szélesség

M3. A VIZSGÁLAT SORÁN FELHASZNÁLT 13 HALFAJ CITOKRÓM- OXIDÁZ (COI) SEKVENCIÁJA

Razbóra – *Pseudorasbora parva*

ACCAAATTTATAATGTTATTGTTACCGCCACGCCTTTGTTATAATTTTCT
TTATAGTAATGCCGATTCTCATTGGGGGCTTCGGAATTGACTGGTCCCA
TTAATGATTGGGGCCCCCTGACATAGCATTCCCCCGTATGAATAATATAAG
CTTCTGACTACTTCCCCCTTCTTTCTCCTACTCTTAGCCTCTTCCGGAGTA
GAGGCTGGAGCAGGAACGGGCTGAACGGTTTATCCCCCTCTCGCAGGCA
ACCTCGCCCATGCAGGAGCATCAGTAGACTTAACAATTTTTTCACTTCAC
CTAGCAGGTGTTTCATCAATTCTAGGCGCAATTAATTTTATTACTACAACC
ATTAATATAAAACCTCCAGCTATTTCCCAATATCAAACGCCCTTATTTGTA
TGAGCTGTGCTTGTAACAGCAGTACTTCTTCTACTATCGCTACCGGTCTTA
GCAGCTGGCATTACAATGCTTCTTACAGACCGAAATCTTAATACTAC

Lápi póc – *Umbra krameri*

ACCAAATTTATAATGTTATCGTCACTGCACACGCCTTTGTCATAATTTTCT
TTATAGTAATGCCATTATAATTGGAGGCTTTGGAACTGATTAGTCCCC
CTTATGATTGGGGCCCCAGACATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAG
CTTCTGGCTCCTTCCTCCTTCTTTCTTCTCCTCCTAGCCTCTTCAGGGGT
GAAGCAGGGGCAGGAACAGGATGAACTGTCTATCCCCCTCTCGCCGGTA
ACCTTGCCCATGCAGGCGCTTCCGTAGACTTAACTATTTTTTCTCTACATT
TGGCTGGAGTTTCTCAATTCTGGGCGCCATCAATTTTATTACAACAATTA
TCAACATAAAACCCCTGCAATCTCACAATACCAAACACCCCTATTTGTC
TGGGCAGTCCTAATCACAGCAGTCCTTTTATTACTTTCTTCCCGTTCTC
GCCGCAGGGATCACAATGCTACTCACGGATCGAAACCTAAACACCAC

Vörösszárnú keszeg – *Scardinius erythrophthalmus*

ATCAAATTTATAATGTCATCGTTACCGCCACGCCTTCGTAATAATTTTCT
TTATAGTAATGCCAATTCTTATTGGAGGGTTTGGAACTGACTCGTCCCA
CTAATGATTGGTGCACCTGATATAGCATTCCCACGAATGAATAATATGAG
TTTCTGACTTCTCCCTCCGTCATTTCTGCTACTACTAGCTTCTTCTGGTGT
GAAGCTGGGGCTGGAACAGGATGAACAGTATACCCGCCACTCGCAGGTA
ATCTAGCCACGCAGGAGCATCAGTAGACTTAACAATCTTCTCGCTCCAC
CTGGCAGGTGTGTCATCAATTTTAGGCGCAGTAACTTCATTACTACAAT
TATTAATATGAAGCCCCCAGCCATTTCCCAATATCAAACACCGCTGTTTG
TATGAGCCGTACTGGTAACAGCTGTCCTTCTGCTCCTGTCCTACTACAGTTC
TAGCTGCCGGAATTACAATGCTTCTTACAGACCGTAATCTTAATACCAC

Bodorka – *Rutilus rutilus*

ACCAAATTTATAATGTCATCGTTACCGCCCACGCCTTCGTAATAATTTTCT
 TTATAGTAATGCCAATTCTTATTGGTGGATTTCGGCAACTGACTCGTCCCA
 CTAATAATTGGTGACCTGACATAGCATTCCCACGGATAAATAATATGAG
 CTTCTGACTTCTCCCCCATCATTCTGTTATTATTAGCCTCTTCTGGTGTT
 GAGGCCGGTGCCGGAACGGGGTGAACAGTATACCCGCCTCTTGCAGGTA
 ACCTCGCTCACGCCGGGGCATCAGTAGATTTAACAATCTTCTCACTCCAC
 CTGGCAGGTGTATCATCAATTTTAGGGGCAGTCAATTTCACTACAAT
 TATTAATATGAAACCCCCAGCCATCTCCCAGTATCAAACACCTCTCTTTGT
 ATGAGCCGTACTAGTAACAGCCGTCCTTCTCCTTCTATCATTACCAGTGCT
 GGCTGCCGGAATTACAATGCTTCTTACAGATCGTAATCTTAATACTAC

Domolykó – *Squalius cephalus*

ACCAAATTTATAATGTCATTGTTACCGCCCACGCCTTCGTAATAATTTTCT
 TTATAGTAATGCCAATTCTTATTGGGGGATTTCGGAAACTGACTTGTCCCG
 CTAATAATTGGTGACCCGACATAGCATTCCCACGAATAAATAATATGAG
 CTTCTGACTTCTACCCCCATCATTCTACTACTATTAGCCTCTTCTGGTGTT
 GAGGCTGGGGCCGGAACGGGGTGAACAGTATACCCACCGCTTGCGGGCA
 ATCTTGCTCACGCAGGGGCATCAGTAGATTTAACAATCTTCTCACTCCAT
 CTAGCAGGTGTATCATCAATTTTAGGGGCGGTCAACTTCATTACCACAAT
 TATTAATATAAAACCCCCAGCCATCTCCCAATACCAAACACCTCTCTTTG
 TATGAGCCGTGCTGGTAACAGCCGTCCTTCTCCTCCTATCATTACCAGTTT
 TAGCTGCCGGAATTACGATGCTTCTTACAGATCGTAATCTTAATACCAC

Ezüstkárász – *Carassius gibelio*

ACCAAATTTACAATGTAATTGTTACCGCCCACGCCTTCGTAATAATTTTCT
 TTATAGTAATGCCTATCCTCATTGGAGGATTTCGGAAACTGACTTGTACCC
 CTGATAATCGGAGCCCCAGACATGGCATTCCCACGAATAAATAATATAA
 GCTTCTGACTTCTTCCCCCATCATTCTGTTACTACTAGCTTCCTCTGGTGTT
 TGAAGCCGGAGCTGGCACCGGATGGACAGTATACCCCCCTCTTGCAGGA
 AACCTAGCCCACGCAGGAGCATCAGTAGACCTAACAATTTTCTCACTACA
 TTTAGCAGGTGTTTCATCAATCCTGGGGGCAATCAACTTCATTACTACAA
 CCATTAACATAAAACCTCCAGCCATTTCCCAATACCAAACACCCCTATTT
 GTTTGATCCGTACTTGTAACCGCCGTCCTTCTCCTTCTCCTATCACTACCTGTT
 CTAGCTGCCGGTATTACAATGCTTTTAACAGATCGAAATCTTAACACCAC

Ponty – *Cyprinus carpio*

ACCAAATTTATAACGTTATCGTCACTGCCCACGCCTTTGTAATAATTTTCT
 TTATAGTAATGCCTATCCTTATTGGAGGATTTGGAAACTGACTTGTACCA
 CTAATAATCGGAGCCCCAGACATAGCATTCCCACGAATAAATAACATAA
 GCTTCTGACTACTACCCCATCATTCTTCTACTCCTAGCTTCTTCTGGTG
 TTGAAGCTGGAGCCGGAACAGGATGAACCGTATACCCACCTCTTGCAGG
 GAACTTAGCCACGCAGGAGCATCAGTAGACCTAACAATTTTCTCACTTC
 ACCTAGCAGGTGTTTCATCAATTCTAGGGGCAATCAACTTTATTACTACA
 ACCATCAACATGAAACCCCCAGCCATCTCTCAATACCAAACACCCCTGTT
 CGTCTGATCCGTGCTTGTAACCGCCGTATTGCTCCTTCTATCATTACCTGT
 TTTAGCCGCAGGAATTACAATGCTCCTAACAGACCGAAACCTTAATACCA
 C

Garda – *Pelecus cultratus*

ATCAAATTTATAACGTTATCGTTACCGCCCACGCCTTCGTAATAATTTTCT
 TTATAGTAATGCCAATTCTTATTGGGGGATTTGGAAACTGACTCGTACCA
 TTAATGATCGGAGCACCCGATATAGCATTTCACGAATAAATAATATAAG
 CTTCTGACTTCTACCTCCATCATTCTTATTACTATTAGCCTCCTCTGGTGTC
 GAAGCCGGAGCTGGAACAGGGTGAACAGTGTACCCGCCACTTGCAGGCA
 ACCTTGCCCATGCCGGCGCATCAGTAGACCTAACAATCTTCTCACTTCAC
 CTAGCAGGTGTATCATCAATTTTAGGAGCAGTAACTTTATTACTACAAT
 TATTAATATGAAACCCCCAGCCATTTCCCAATACCAAACACCCCTCTTTG
 TATGATCCGTACTTGTAACAGCTGTCCTCCTTCTTCTGTCATTACCAGTCT
 TAGCTGCCGGGATTACAATGCTTCTTACAGATCGAAATCTTAATACCAC

Naphal – *Lepomis gibbosus*

ACCAAATTTATAACGTAATTGTTACGGCTCATGCTTTCGTAATAATCTTCT
 TTATAGTAATACCAATTATAATTGGAGGCTTTGGCAACTGACTCGTCCCA
 CTAATAATTGGCGCCCCCGATATAGCATTCCCCCGAATGAACAACATAAG
 TTTTGTACTTCTCCCCCTTCTTTCCTCCTCCTTCTCGCCTCCTCTGGGGTC
 GAAGCGGGGGCTGGCACGGGCTGAACCGTTTATCCCCCTCTCGCCGGCA
 ACCTAGCCCACGCCGGAGCATCCGTTGATCTCACTATTTTCTCCTTGCATC
 TTGCAGGGGTTTCTTCAATTTTAGGGGCAATTAATTTTCATCACCACAATC
 ATCAATATAAAACCCCTGCCATTTCCCAATACCAGACACCACTGTTTGT
 CTGGTCCGTATTAATCACTGCAGTTTACTTCTGCTCTCCCTCCAGTCCT
 TGCTGCAGGGATTACTATGCTCCTCACGGATCGCAATCTTAACACCAC

Süger – *Perca fluviatilis*

ACCAGATTTATAACGTAATTGTTACAGCACATGCCTTTGTAATAATTTTCT
 TTATAGTAATAACCAATTATGATTGGGGGCTTTGGGAACTGACTAGTACCA
 CTTATGATCGGTGCCCCCTGATATAGCTTTCCCTCGAATAAATAACATGAG
 CTTTGTACTTCTACCCCCCTCTTTCCTTCTCCTTCTTGCTTCCTCAGGAGTC
 GAAGCTGGGGCTGGTACCGGGTGAAGTGTATATCCGCCTCTTGCTGGGAA
 TTTAGCGCATGCTGGAGCATCTGTTGATTAAACCAATTTTCTCCCTACACTT
 AGCGGGAGTTTCCTCAATTCTAGGTGCTATCAATTTTATTACAACAATCA
 TTAACATAAAACCCCCTGCTATTTCCAGTATCAAACCCCTCTATTCGTAT
 GAGCTGTGCTAATTACCGCCGTTCTTCTCCTTCTCTCACTTCCTGTTCTTGC
 CGCTGGCATTACAATGCTTCTCACAGACCGAACTTGAACACAAC

Süllő – *Sander lucioperca*

ACCAAATTTACAACGTAATTGTTACGGCACATGCCTTCGTAATAATTTTCT
 TTATAGTAATAACCAATTATGATTGGGGGTTTTGGGAACTGACTTATTCCA
 CTTATGATCGGTGCCCCCGACATGGCATTTCCTCGAATAAATAACATAAG
 CTTTGTACTTTTACCCCCCTTCTTCCTACTTCTCCTTGCTTCCTCAGGGGTA
 GAAGCTGGGGCTGGTACAGGATGAAGTGTCTACCCTCCCCTAGCAGGAA
 ATTTAGCACATGCCGGGGCCTCTGTAGACTTAACCAATTTTCTCTCTCCACT
 TAGCAGGAGTTTCCTCAATTCTAGGCGCAATTAATTTTATTACAACCTATTA
 TTAACATGAAACCCCCTGCCATTTCTCAGTATCAGACACCTTTATTCGTAT
 GAGCCGTATTAATTACCGCTGTCCTACTCCTACTTTCGCTCCCCGTAATTG
 CCGCCGGCATTACAATACTTCTTACAGACCGGAATCTAAATACCAC

Küsz – *Alburnus alburnus*

ATCAAATTTATAATGTCATCGTTACCGCCCACGCCTTTGTAATAATTTTCT
 TTATAGTCATGCCAATTCTTATTGGAGGGTTTGGAACTGACTCGTCCCA
 CTAATGATTGGTGCACCCGACATAGCATTCCACGAATAAATAACATGAG
 TTTCTGGCTCCTTCCCCCATCATTCCTACTGCTATTAGCTTCTTCTGGAGTT
 GAGGCCGGCGCTGGGACGGGGTGAACAGTATACCCACCCCTCGCAGGCA
 ATCTTGCCCATGCAGGAGCATCAGTAGATTTAACAATCTTCTCACTCCAT
 CTAGCAGGTGTATCATCAATTTTAGGTGCAGTAACTTCATTACCACAAT
 TATTAATATGAAACCTCCAGCCATCTCCCAATATCAAACACCCCTCTTTGT
 GTGAGCCGTACTAGTAACGGCTGTCCTTCTCCTCCTCTCACTACCAGTTCT
 AGCTGCTGGAATTACAATGCTTCTTACGGATCGTAATCTTAATACCAC

Zebradánió – *Danio rerio*

ATCAAATCTATAATGTTATTGTTACTGCCCATGCTTTTGTAATAATTTTCT
TTATAGTAATAACCCATTCTTATTGGGGGATTTGGAAACTGACTTGTGCCA
CTAATGATTGGGGCCCCCGATATGGCATTTCCCCGAATAAATAATATAAG
CTTCTGACTTCTTCCACCCTCATTCTTCTTCTATTAGCTTCTTCTGGAGTT
GAAGCAGGAGCTGGAACAGGATGAACAGTTTATCCACCTCTTGCAGGCA
ACCTTGCCCATGCAGGAGCATCTGTTGATCTAACAATTTTTTCACTACACT
TAGCAGGTGTTTCATCTATTCTTGGAGCAATTAATTTTATTACTACTACAA
TTAACATGAAGCCACCAACTATCTCTCAGTATCAAACCTCATTATTTGTAT
GAGCTGTCTTAGTTACAGCTGTACTACTTCTTTTATCTTTACCAGTGTTAG
CTGCCGGAATTACAATACTTCTTACAGACCGAAATCTTAACACAAC

M4. 13 HALFAJ PIKKELYALAKJÁNAK VIZSGÁLATA

4. táblázat: 13 halfaj pikkelyalakjának vizsgálata geometriai morfolometriai módszerrel. Bal fél-mátrix: T^2 értékek, jobb fél-mátrix: p értékek, átló: csoporton belüli átlagos hasonlóság. A csoportok elnevezése a faj latin nemzetség- valamint fajnevének első 3-3 betűjéből tevődik össze. A nem szignifikáns elkülönülések félkövéren szedve.

	albalb	cargib	cypcar	danrer	lepgib	pelcul	perflu	psepar	rutrut	sanluc	scaery	squcep	umbkra
albalb	0,337	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
cargib	708,902	0,579	0,1132	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
cypcar	473,487	21,0409	0,643	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
danrer	901,569	4482,47	2831,73	0,662	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
lepgib	1597,84	999,775	879,663	6288,09	0,766	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
pelcul	1420,29	981,359	644,777	3219,34	597,947	0,758	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
perflu	3664,57	2897,81	1536,73	13263,7	1245,69	2368	0,645	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
psepar	110,146	1546,04	939,712	345,793	3031,87	1549,22	5902,99	0,457	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
rutrut	348,05	148,272	152,75	2066,03	1983,43	914,94	1754,61	827,989	0,605	<0,0001	0,0802	<0,0001	<0,0001
sanluc	1930,89	1034,89	565,136	4450,61	608,712	1170,31	181,532	2725,47	781,924	0,556	<0,0001	<0,0001	<0,0001
scaery	229,321	76,6744	84,8323	1155,55	718,386	801,003	946,681	341,429	22,9974	478,04	0,568	<0,0001	<0,0001
squcep	356,984	179,112	110,155	1128,02	1430,07	1054,44	2131,11	613,796	78,7573	1216,86	109,888	0,515	<0,0001
umbkra	1745,99	624,709	474,942	5920,09	1064,74	430,443	1765,59	2534,08	474,213	647,924	278,803	770,658	0,666

5. táblázat: 13 halfaj pikkelyalakja alapján történő diszkriminancia-elemzés besorolási megbízhatóságai. Bal fél-mátrix: besorolási megbízhatóságok, jobb fél-mátrix: kereszt-validáció besorolási megbízhatóságai. A csoportok elnevezése a faj latin nemzetség- valamint fajnevének első 3-3 betűjéből tevődik össze.

	albalb	cargib	cypcar	danrer	lepgib	pelcul	perflu	psepar	rutrut	sanluc	scaery	squcep	umbkra
albalb		98%	100%	100%	100%	100%	100%	90%	96%	100%	96%	96%	100%
cargib	100%		56%	100%	100%	100%	100%	100%	88%	100%	74%	92%	100%
cypcar	100%	72%		100%	100%	98%	100%	98%	90%	100%	78%	84%	98%
danrer	100%	100%	100%		100%	100%	100%	96%	100%	100%	100%	100%	100%
lepgib	100%	100%	100%	100%		100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%
pelcul	100%	100%	100%	100%	100%		100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%
perflu	100%	100%	100%	100%	100%	100%		100%	100%	92%	100%	100%	100%
psepar	94%	100%	100%	98%	100%	100%	100%		98%	100%	94%	100%	100%
rutrut	98%	96%	95%	100%	100%	100%	100%	100%		100%	62%	82%	98%
sanluc	100%	100%	100%	100%	100%	100%	96%	100%	100%		100%	100%	100%
scaery	98%	92%	90%	100%	100%	100%	100%	98%	74%	100%		92%	98%
squcep	98%	98%	88%	100%	100%	100%	100%	100%	92%	100%	96%		100%
umbkra	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	

M5. NÉGY HALFAJ PIKKELYALAKJÁNAK VIZSGÁLATA

6. táblázat: Négy halfaj pikkelyalakjának vizsgálata geometriai morfolometriai módszerrel. Bal fél-mátrix: T^2 értékek, jobb fél-mátrix: p értékek, átló: csoporton belüli átlagos hasonlóság. A csoportok elnevezése a faj latin nemzetség- valamint fajnevének első 3-3 betűjéből tevődik össze.

	cargib	cypcar	rutrut	scaery
cargib	0,398	0,047	<0,0001	<0,0001
cypcar	26,01	0,467	<0,0001	0,0002
rutrut	120,36	116,33	0,721	0,0005
scaery	68,96	58,37	52,05	0,663

7. táblázat: Négy halfaj pikkelyalakja alapján történő diszkriminancia-elemzés besorolási megbízhatóságai. Bal fél-mátrix: besorolási megbízhatóságok, jobb fél-mátrix: kereszt-validáció besorolási megbízhatóságai. A csoportok elnevezése a faj latin nemzetség- valamint fajnevének első 3-3 betűjéből tevődik össze.

	cargib	cypcar	rutrut	scaery
cargib		60%	88%	78%
cypcar	80%		86%	72%
rutrut	96%	94%		76%
scaery	88%	84%	88%	

M6. EZÜSTKÁRÁSZ POPULÁCIÓK PIKKELYALAKJÁNAK VIZSGÁLATA

8. táblázat: Négy ezüstkárász (*Carassius gibelio*) populáció pikkelyalakjának vizsgálata geometriai morfometriai módszerrel. Bal fél-mátrix: T^2 értékek, jobb fél-mátrix: p értékek, átló: csoporton belüli átlagos hasonlóság. A nem szignifikáns elkülönülések félkövéren szedve.

	Balaton	Kis-Balaton I.	Kis-Balaton II.	Nagyberek
Balaton	0,776	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Kis-Balaton I.	943,62	0,511	0,2285	<0,0001
Kis-Balaton II.	531,22	15,06	0,212	<0,0001
Nagyberek	679,34	307,58	179,41	0,851

9. táblázat: Négy ezüstkárász (*Carassius gibelio*) populáció pikkelyalakja alapján történő diszkriminancia-elemzés besorolási megbízhatóságai. Bal fél-mátrix: besorolási megbízhatóságok, jobb fél-mátrix: kereszt-validáció besorolási megbízhatóságai.

	Balaton	Kis-Balaton I.	Kis-Balaton II.	Nagyberek
Balaton		100%	95,12%	100%
Kis-Balaton I.	100%		52,44%	93,9%
Kis-Balaton II.	100%	65,85%		86,59%
Nagyberek	100%	95,12%	91,46%	

M7. PONTY POPULÁCIÓK PIKKELYALAKJÁNAK VIZSGÁLATA

2. táblázat: Négy ponty (*Cyprinus carpio*) populáció pikkelyalakjának vizsgálata geometriai morfometriai módszerrel. Bal fél-mátrix: T^2 értékek, jobb fél-mátrix: p értékek, átló: csoporton belüli átlagos hasonlóság.

	Balaton	Hévízi-tó	Kis-Balaton I.	Kis-Balaton II.
Balaton	0,78	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Hévízi-tó	651,62	0,738	<0,0001	<0,0001
Kis-Balaton I.	93,84	622,48	0,464	<0,0001
Kis-Balaton II.	102,22	769,45	68,57	0,121

11. táblázat: Négy ponty (*Cyprinus carpio*) populáció pikkelyalakja alapján történő diszkriminancia-elemzés besorolási megbízhatóságai. Bal fél-mátrix: besorolási megbízhatóságok, jobb fél-mátrix: kereszt-validáció besorolási megbízhatóságai.

	Balaton	Hévízi-tó	Kis-Balaton I.	Kis-Balaton II.
Balaton		100%	85,72%	79,76%
Hévízi-tó	100%		98,81%	98,81%
Kis-Balaton I.	91,67%	100%		73,81%
Kis-Balaton II.	88,10%	100%	79,76%	

M8. BODORKA POPULÁCIÓK PIKKELYALAKJÁNAK VIZSGÁLATA

12. táblázat: Három bodorka (*Rutilus rutilus*) populáció pikkelyalakjának vizsgálata geometriai morfometriai módszerrel. Bal fél-mátrix: T^2 értékek, jobb fél-mátrix: p értékek, átló: csoporton belüli átlagos hasonlóság.

	Balaton	Kis-Balaton I.	Kis-Balaton II.
Balaton	0,165	0,0028	<0,0001
Kis-Balaton I.	32,76	0,438	0,0096
Kis-Balaton II.	95,38	27,98	0,59

13. táblázat: Három bodorka (*Rutilus rutilus*) populáció pikkelyalakja alapján történő diszkriminancia-elemzés besorolási megbízhatóságai. Bal fél-mátrix: besorolási megbízhatóságok, jobb fél-mátrix: kereszt-validáció besorolási megbízhatóságai.

	Balaton	Kis-Balaton I.	Kis-Balaton II.
Balaton		65%	79%
Kis-Balaton I.	73%		64%
Kis-Balaton II.	81%	73%	

M9. SÜGÉR POPULÁCIÓK PIKKELYALAKJÁNAK VIZSGÁLATA

14. táblázat: Három sügér (*Perca fluviatilis*) populáció pikkelyalakjának vizsgálata geometriai morfometriai módszerrel. Bal fél-mátrix: T^2 értékek, jobb fél-mátrix: p értékek, átló: csoporton belüli átlagos hasonlóság.

	lengyel	ráckevei	szabolcsi
lengyel	0,635	<0,0001	0,0001
ráckevei	55,2	0,41	0,0026
szabolcsi	46,43	34,08	0,273

15. táblázat: Három sügér (*Perca fluviatilis*) populáció pikkelyalakja alapján történő diszkriminancia-elemzés besorolási megbízhatóságai. Bal fél-mátrix: besorolási megbízhatóságok, jobb fél-mátrix: kereszt-validáció besorolási megbízhatóságai.

	lengyel	ráckevei	szabolcsi
lengyel		69,32%	63,64%
ráckevei	77,28%		65,91%
szabolcsi	76,14%	71,59%	

M10. TÁPLÁLÉK-MENNYISÉG HATÁSÁNAK GEOMETRIAI MORFOMETRIAI VIZSGÁLATA ZEBRADÁNIÓ PIKKELYN

16. táblázat: 10 zebradánió (*Danio rerio*) csoport pikkelyalakjának vizsgálata geometriai morfometriai módszerrel. Bal fél-mátrix: T^2 értékek, jobb fél-mátrix: p értékek, átló: csoporton belüli átlagos hasonlóság. A csoport nevei az etetési protokoll (1. táblázat) és az ismétlés száma alapján tevődik össze. Félkövérrrel szedve a párhuzamosok összehasonlítási értékei.

	H1	H2	H3	H4	N1	N2	N3	N4	REH2	REH3
H1	0,608	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0006	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0022
H2	79,99	0,553	0,0019	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0013
H3	94,4	51,43	0,62	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
H4	355,37	77,1	129,88	0,618	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
N1	60,26	121,46	364,86	497,54	0,479	0,0004	0,0001	0,0067	0,1627	0,0013
N2	322,15	314,24	416,89	578,33	63,06	0,325	0,0041	<0,0001	0,0007	<0,0001
N3	247,19	340,56	383,4	288,32	75,38	45,63	0,498	<0,0001	<0,0001	<0,0001
N4	174,4	167,66	340,3	306,46	42,12	94,51	76,09	0,415	0,0211	<0,0001
REH2	86,2	207,09	158,23	322,6	20,69	58,91	83,55	34,27	0,574	0,0036
REH3	64,47	70,66	128,95	390,2	70,55	136,66	143,48	120,51	59,3	0,545

17. táblázat: 10 zebradánió (*Danio rerio*) csoport pikkelyalakja alapján történő diszkriminancia-elemzés besorolási megbízhatóságai. Bal fél-mátrix: besorolási megbízhatóságok, jobb fél-mátrix: kereszt-validáció besorolási megbízhatóságai. A csoport nevei az etetési protokoll (1. táblázat) és az ismétlés száma alapján tevődik össze. Félkövérrel szedve a párhuzamosok összehasonlítási értékei.

	H1	H2	H3	H4	N1	N2	N3	N4	REH2	REH3
H1		82,5%	87,50%	100%	72,5%	97,5%	90%	92,50%	82,5%	83,41%
H2	90%		70%	87,50%	90%	95%	100%	92,5%	95%	82,95%
H3	97,5%	92,5%		87,50%	97,5%	100%	97,5%	97,5%	92,5%	95,45%
H4	100%	97,5%	97,50%		100%	100%	97,5%	100%	97,5%	100%
N1	90%	95%	100%	100%		75%	80%	75%	60%	78,86%
N2	100%	100%	100%	100%	90%		72,5%	82,5%	75%	92,95%
N3	97,5%	100%	100%	100%	92,5%	87,5%		80%	80%	92,95%
N4	97,50%	100%	100%	100%	85%	97,50%	92,5%		65%	93,41%
REH2	92,50%	100%	100%	100%	75%	90%	87,5%	85%		77,95%
REH3	95,45%	95%	100%	100%	90,5%	95,45%	95,45%	97,5%	90,45%	

18. táblázat: Három zebradánió (*Danio rerio*) csoport pikkelyalakjának vizsgálata geometriai morfometriai módszerrel. Bal fél-mátrix: T^2 értékek, jobb fél-mátrix: p értékek, átló: csoporton belüli átlagos hasonlóság. A csoportnevek az etetési protokoll alapján lettek meghatározva, a csoportok az egyes ismétlések összevonásával jöttek létre.

	H	N	REH
H	0,676	<0,0001	<0,0001
N	630,36	0,363	<0,0001
REH	178,68	134,42	0,53

19. táblázat: Három zebradánió (*Danio rerio*) csoport pikkelyalakja alapján történő diszkriminancia-elemzés besorolási megbízhatóságai. Bal fél-mátrix: besorolási megbízhatóságok, jobb fél-mátrix: kereszt-validáció besorolási megbízhatóságai. A csoportnevek az etetési protokoll alapján lettek meghatározva, a csoportok az egyes ismétlések összevonásával jöttek létre.

	H	N	REH
H		98,75%	89,64%
N	100%		85,32%
REH	95%	91,41%	

M11. KOR HATÁSÁNAK VIZSGÁLATA A PIKKELYALAKRA EZÜSTKÁRÁSZ PIKKELYEN

20. táblázat: Hét ezüstkárász (*Carassius gibelio*) korcsoport pikkelyalakjának vizsgálata geometriai morfometriai módszerrel. Bal fél-mátrix: T^2 értékek, jobb fél-mátrix: p értékek, átló: csoporton belüli átlagos hasonlóság. A nem szignifikáns elkülönülések félkövéren szedve.

	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+
0+	0,645	0,0266	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
1+	32,72	0,636	0,0061	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
2+	147,29	42,81	0,498	0,0024	0,0195	0,0222	<0,0001
3+	616,94	135,57	49,56	0,498	0,0497	0,2069	0,008
4+	357,96	147,64	34,81	28,57	0,373	0,145	<0,0001
5+	340,58	97,12	33,92	19,06	21,47	0,458	0,0038
6+	761,58	214,29	115,26	40,92	75,64	46,15	0,484

21. táblázat: Hét ezüstkárász (*Carassius gibelio*) korcsoport pikkelyalakja alapján történő diszkriminancia-elemzés besorolási megbízhatóságai. Bal fél-mátrix: besorolási megbízhatóságok, jobb fél-mátrix: kereszt-validáció besorolási megbízhatóságai.

	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+
0+		57,5%	92,5%	97,5%	95%	97,5%	97,5%
1+	85%		72,5%	85%	95%	85%	97,5%
2+	100%	87,5%		77,5%	67,5%	62,5%	87,5%
3+	100%	95%	87,5%		60%	55%	67,5%
4+	100%	95%	80%	77,5%		55%	87,5%
5+	100%	95%	85%	77,5%	80%		70%
6+	100%	97,5%	90%	85%	95%	85%	

22. táblázat: Három ezüstkárász (*Carassius gibelio*) korosztály-csoport pikkelyalakjának vizsgálata geometriai morfometriai módszerrel. Bal fél-mátrix: T^2 értékek, jobb fél-mátrix: p értékek, átló: csoporton belüli átlagos hasonlóság.

	juvenilis	subadult	adult
juvenilis	0,79	<0,0001	<0,0001
subadult	72,2	0,368	<0,0001
adult	509,37	76,92	0,241

23. táblázat: Három ezüstkárász (*Carassius gibelio*) korosztály-csoport pikkelyalakja alapján történő diszkriminancia-elemzés besorolási megbízhatóságai. Bal fél-mátrix: besorolási megbízhatóságok, jobb fél-mátrix: kereszt-validáció besorolási megbízhatóságai.

	juvenilis	subadult	adult
juvenilis		81,25%	96,90%
subadult	88,75%		76,25%
adult	93,75%	86,90%	

11. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Ezúton szeretném megköszönni mindenkinek, aki az elmúlt évek során segített abban, hogy vizsgálataimat elvégezhessem.

Elsősorban szeretném megköszönni **Dr. Urbányi Bélának**, témavezetőmnek, hogy mindig támogatott, és az élet minden területén mellettem állt. Köszönettel tartozom **Dr. Palovits Gábornak**, társtémavezetőmnek, aki a diplomatémám kidolgozásától kezdve végig segítette munkámat. Mindketten rendkívüli bizalommal voltak irántam, és ha olyan problémával találkoztam, amit nem tudtam megoldani, tudtam, hogy mögöttem állnak és számíthatok segítségükre.

Köszönöm **Dr. Horváth Lászlónak**, hogy igazi tanítóként átadta nekem mérhetetlen tudásának egy részét.

Úgy érzem, minden kollégámnak hálával tartozom, akikkel együtt dolgoztam, vagy akár csak egy konferencia erejéig találkoztunk, mindannyiunktól tanultam valamit. Fontosnak tartom azonban néhányukat név szerint is megemlíteni, hiszen az évek során nem csupán munkatársaim voltak, de barátaim is lettek. Elsősorban szeretném megköszönni **Dr. Csenki-Bakos Zsoltnak**, aki mint egy harmadik témavezető, már a doktori felvételimre való felkészüléskor, és azóta is lépésről-lépésre segíti munkámat. Kiemelten hálás vagyok **Dr. Ferincz Árpád** barátomnak, akivel hosszú évek óta rójuk a vizeket. Úgy gondolom minden egyes munkám Árpáddal közös munka, hiszen anélkül nem kezdtem semmibe, hogy meg ne beszéltem volna vele. Nagyon köszönöm **Dr. Müller Tamásnak**, hogy mindig segítőkész szándékkal fordult felém, megosztva velem a másodpercek alatt előtörő ötlet-lavináit, amikből sok mindent együtt meg is valósítottunk. Köszönettel tartozom a Balatoni Limnológiai Intézet munkatársainak, **Dr. Bíró Péternek**, aki lehetőséget adott rá, hogy munkám során egy évet az intézetben dolgozhassak, **Dr. Specziár Andrásnak** és **Dr. Erős Tibornak**, akikre példaképként tekintve figyeltem. Sokat köszönhetek kollégáimnak **Dr. Bokor Zoltánnak**, **Dr. Hegyi Árpádnak**, **Dr. Csenki-Bakos Katalinnak**, **Kovács Róbertnek**, **Várkonyi Leventének**, **Szentes Katalinnak**, **Czimmerer Zsoltnak**, **Farkasné Borbély Andreának**, **Makádiné Farkas Anasztáziának** és **Béres Tibornak**.

Külön köszönöm **Házlinger Györgynek**, gimnáziumi biológia-tanáromnak, aki nélkül nem szerettem volna meg a tudományt és nem itt lennék.

Végül, de nem utolsó sorban köszönöm családomnak, akik nélkül természetesen nem juthattam volna el idáig. Köszönöm édesanyámnak, **Staszny Péternének**, édesapámnak, **Staszny Péternek**, testvéreimnek **Staszny Zsófiának** és **Staszny Baláznak**. Nélkülük nem az lennék, aki vagyok. Köszönöm nagyszüleimnek, **Koós Lajosnak** és **Hirbik Máriának**, hogy büszkeségükkel motiváltak. Köszönettel tartozom feleségemnek, **Staszny-Havas Enikőnek**, hogy igazi társként állt mellettem, támogatott és levette a vállamról a feladatokat, hogy a dolgozatom elkészítésére koncentrálhassak. Köszönöm gyermekeimnek is, **Staszny Dávidnak** és **Staszny Zoénak**, hogy csodálatos gyermekeként fogadták el azokat az órákat, amiket nem Velük, hanem a dolgozat megírásával töltöttem. Köszönettel tartozom anyósomnak, **Havasné Tátrai Évának** és apósomnak, **Havas Tamásnak**, akik erőn felül segítettek, nélkülük valószínűleg a bevezetés elején tartanék.