

Debreceni Egyetem Természettudományi Kar
Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék
XXXII. OTDK Biológia Szekció

Fluktuáló aszimmetria a nagy tarkalepkénél (*Melitaea phoebe*) (Lepidoptera, Nymphalidae)

Szerző:

Váradi Alex

Biológus (zoológus) MSc II. évfolyam

Témavezetők:

Dr. Tóth János Pál

tudományos munkatárs

Dr. Bereczki Judit

egyetemi adjunktus

Debrecen
2014

Tartalomjegyzék

Bevezetés.....	1
Célkitűzés	6
Anyag és módszer	7
Eredmények.....	10
Az eredmények értékelése.....	15
Köszönetnyilvánítás	17
Irodalomjegyzék.....	18

Bevezetés

Az élővilágot tanulmányozva feltűnik, hogy az élőlények többségén megfigyelhető a szimmetria valamilyen típusa, különösen a külső morfológiájukat tekintve (Moller & Swaddle, 1997). Az állatvilágban a kétoldali szimmetria a legelterjedtebb. A bilaterális szimmetriájú élőlényeken megfigyelhető aszimmetriának alapvetően három típusát különböztethetjük meg: az antiszimmetriát, a direkcionális és a fluktuáló aszimmetriát (Van Valen, 1962).

Antiszimmetriáról abban az esetben beszélünk, amikor egy szimmetrikus jelleg a test egyik oldalán nagyobb mértékű fejlettséget mutat az ellentétes oldalon lévő párjához képest, továbbá a szimmetriától való eltérésnek nincs irányultsága (Timeféeff-Ressovsky, 1934). Ebből adódóan az adott fajon vagy populáción belül nem jósolható meg előre, hogy a test jobb vagy baloldalán mutat majd nagyobb mértékű fejlettséget az adott karakter. Az aszimmetria ezen esetében a jobb és a baloldal közötti különbség bimodális (kétcsúcú) eloszlást mutat, amelynek átlaga nulla körül mozog. Az aszimmetriának ez a típusa figyelhető meg az integető rákok hímjeinél, ahol közismert, hogy a jelzésre használt olló jelentősen megnagyobbodott, de az, hogy melyik oldali olló válik fejlettebbé, véletlenszerű, ezért a populációban egyforma valószínűséggel fordulnak elő jobb és baloldalon nagyobb ollóval rendelkező hímek. Az antiszimmetria egy másik példáját figyelhetjük meg a keresztesőrű (*Loxia curvirostra*) esetében, ahol az egyedek alsó csőrakávéja jellegzetesen elgörbül a jobb vagy a baloldal irányába (Neville, 1976). Ennek az aszimmetrikus csőrnek köszönhetően ezek a madarak remekül alkalmazkodtak a fenyőtobozokból való táplálkozáshoz.

A direkcionális aszimmetria esetén a kétoldali szimmetriától való eltérésnek konzisztens irányultsága van, tehát az eltérés az egyik oldalon mindig nagyobb mértékű (Van Valen, 1962). A jobb és a baloldal közötti különbség mértéke normál eloszlással jellemezhető, ahol az átlag szignifikánsan eltér a nullától. Az aszimmetria másik két típusával ellentétben, ebben az esetben már jóval a növekedés megindulása előtt megjósolható, hogy az adott jelleg melyik irányban tér el a szimmetrikustól. Következésképpen a direkcionális aszimmetria bizonyos mértékben genetikailag meghatározott (Palmer & Srobeck, 1986; McManus, 1991). Az emlősök számos belső szervén megfigyelhető a direkcionális aszimmetria valamilyen foka. Ilyen szervek például a tüdő, a szív, az agy és a herék (Moller & Swaddle, 1997). Továbbá a direkcionális aszimmetriára példaként említhető még a csigaház jellegzetes alakja vagy az ivarérett lapos halak szimmetriaviszonyai. A fiatal lapos halak kezdetben szimmetrikusak,

csak az egyedfejlődés későbbi szakaszaiban válnak aszimmetrikussá a tengerfenéken való életmódhoz alkalmazkodás révén. Az ontogenezis során a testük ellaposodik, miközben a tengerfenék felőli oldaláról a szem a fej tetejére vándorol, ezzel lehetővé téve a binokuláris látást úgy, hogy az egyed gyakorlatilag az oldalán fekszik (Hubbs & Hubbs, 1945).

A fluktuáló aszimmetria a bilaterális szimmetriájú szervek párhuzamos fejlődésének hiányában alakul ki (Ludwig, 1932). Mivel a bilaterális karakterek fejlődési útvonalai a test mindkét oldalán azonosak (lévén, hogy azonos génkomplexek szabályozása alatt állnak), ezért a köztük lévő aszimmetria csak a morfogenezis során bekövetkező genetikai eredetű sejtosztódásbeli zavarokból (genetikai faktor) vagy a környezet különbségeiből adódó (környezeti faktor) véletlen rendellenességek következménye (Moller & Swaddle, 1997; Fiering *et al.*, 2000). Mivel ezek a rendellenességek random módon jelentkeznek a populációban, ezért a jobb és baloldal közötti különbségek normál eloszlással jellemezhetők, melynek átlaga nulla (Palmer & Strobeck, 1986; Palmer, 1994). Tehát az átlagos fenotípus a szimmetrikus, míg a szabad szemmel is észlelhető fluktuáló aszimmetriát mutató egyedek csak nagyon kis arányban fordulnak elő a populációban (Palmer, 1996). Fontos megjegyezni, hogy a direkcionális aszimmetriával ellentétben, ebben az esetben a jobb és baloldal közötti különbség nem mutat konzisztens irányultságot egyik oldal irányába sem. Továbbá a fluktuáló aszimmetria az antiszimmetriával és a direkcionális aszimmetriával ellentétben nem jelent adaptív előnyt, sokkal inkább hátrányos az egyedek számára. Például a kevésbé szimmetrikus egyedek könnyebben esnek áldozatul a predátoroknak (Moller & Nielsen, 1997; Swaddle, 1997) illetve sokkal nagyobb mértékben parazitáltak, mint a szimmetrikusabbak (Polak, 1993; Moller & Swaddle, 1997).

A fluktuáló aszimmetria egyaránt vizsgálható az egyedek, illetve az egész populáció szintjén (Palmer & Strobeck, 1986). Az egyedi szinten történő analízishez a jobb és baloldal különbségének abszolút értékét használjuk (Swaddle *et al.*, 1994). Ekkor az aszimmetria mértékével az egyedek fejlődési stabilitásának hatékonyságát becsüljük (Ludwig, 1932), azaz azt, hogy az adott környezeti feltételek között a genotípus, illetve a homeosztatikus folyamatok milyen hatékonyan képesek csökkenteni az egyedfejlődés során fellépő fejlődési zajok hatásait és kialakítani az ideális, szimmetrikus fenotípust (Palmer, 1994; Swadlle & Witter, 1994). A fluktuáló aszimmetria populációs szinten történő vizsgálatához a jobb és baloldal különbségének varianciáját alkalmazzuk (Palmer & Strobeck, 1986; Palmer, 1994). Ebben az esetben a fluktuáló aszimmetria mértéke többek között alkalmas a környezet minőségének becslésére illetve segítségével információt kaphatunk arról, hogy a populáció hogyan reagál a környezet állapotának változásaira (Leary & Allendorf, 1989; Clarke, 1993;

Markow, 1995; Pinto *et al.*, 2012). Ebből következően a fluktuáló aszimmetria mérése az egyedek illetve populációk „minőségének” becslésére alkalmasnak tűnő módszer (Leung & Forbes, 1996; Moller, 1997; Clarke, 1998; Moller & Thornmill, 1998). Mivel azonban a nem csekély mennyiségű pozitív eredmény ellenére számos kísérlet során nem sikerült egyértelmű összefüggést kimutatni az aszimmetria és a rátermettség illetve az aszimmetria és a stressz között, ezért a fluktuáló aszimmetria használata mint stressz és fitnessz indikátor megkérdőjeleződött az utóbbi években (Lens *et al.*, 2002). Ez különösen jellemző a szexuális szelekció alatt álló jellegekkel kapcsolatos eredményekre (Palmer, 2000), illetve számos olyan kutatásra, amelyekben a beltenyésztés és az aszimmetria (Leary *et al.*, 1984; Völlestad *et al.*, 1999) vagy az aszimmetria és fitnessz komponensek közötti összefüggést vizsgálták (Clarke, 1995a,b; Leung & Forbes, 1997). Például Bjorksten és mtsai. (2000) 21 olyan kutatást tekintettek át, amelyekben környezeti zavarások és a fluktuáló aszimmetria közötti összefüggést tanulmányozták. Eredményül azt kapták, hogy a kísérletek egyharmada során a stressz hatására az aszimmetria mértéke konzisztensen nőtt. A vizsgálatok másik harmadában a stressz vagy a jelleg típusától függő növekedést tapasztaltak az aszimmetriában. Végül pedig az eredmények utolsó harmadában nem találtak semmilyen összefüggést az aszimmetria és a stressz között. Az ezekhez hasonló ellentmondásos eredményeket és összefüggéseket számos tényező okozhatja. Egyrészt eredményezhetik statisztikai problémák, mint például az olyan analízisek használata, amelyekkel nem lehet elkülöníteni a fluktuáló aszimmetriától a direkcionális aszimmetriát, az antiszimmetriát illetve a mérési hibát. Elkülönítésük azért fontos, mert elfedhetik a minták közötti apró különbségeket megnehezítve ezzel a fluktuáló aszimmetria becslését, továbbá gyöngítik az összefüggések statisztikai erejét (Palmer & Strobeck, 1986; Palmer, 1994; Van Dongen, 1999, 2000). Másrészt az ellentmondásos eredményeket okozhatja az is, hogy az aszimmetria és a stressz illetve az aszimmetria és a rátermettség közötti összefüggés nagyon változatos az eltérő jellegek, a különféle zavarások, illetve az élőlények különböző csoportjai között (Lens *et al.*, 2002; Freeman *et al.*, 2005; Knierim *et al.*, 2007; Carcamo *et al.*, 2008; Hopton *et al.* 2009). Mindezek ellenére kellő körültekintéssel a fluktuáló aszimmetria mérése alkalmas konzervációbiológiai módszer a stressz, a fitnessz és a fejlődési stabilitás becslésére (Leung & Forbes, 1996; Lens *et al.*, 2002).

A fluktuáló aszimmetria mértékét illetve kialakulását genetikai tulajdonságok és környezeti tényezők együttesen befolyásolják (Palmer & Strobeck, 1986; Leary & Allendorf, 1989; Parsons, 1990; Zakharov, 1992). Genetikai eredetű például a magas homozigóta gyakoriságból adódó aszimmetria (Leary *et al.*, 1984, 1985; Clarke, 1992), hiszen minél nagyobb mértékben heterozigóta egy egyed vagy populáció, annál szélesebb tartományában

képes a környezet zavaró hatásaival megbirkózni (Lerner, 1954; Berger, 1976; Garton *et al.*, 1984; Mitton, 1995). Ennél fogva azt várjuk, hogy a heterozigóta egyedek alacsonyabb mértékű fluktuáló aszimmetriát mutatnak (Blanco *et al.*, 1990; Moller, 1993). Genetikai eredetű zavarásnak tekinthető a teljesen vagy részben reprodukciósan izolálódott fajok hibridizációja is, ami megzavarhatja a koadaptálódott génkomplexek működését (Soulé, 1967; Soulé & Baker 1968). Mivel az ilyen génkomplexek különböző környezetben eltérő génekkel evolválódtak, ezért ezek kereszteződéséből származó új allélkombinációk zavarokat okozhatnak a szervezet fejlődésében. Az ilyen keresztezésekéből származó utódok a szülőfajokhoz viszonyítva nagyobb mértékű fluktuáló aszimmetriát mutathatnak (Ross & Robertson, 1990).

Környezeti stressz faktorként említhetők a szélsőséges klimatikus viszonyok, pl. az extrém magas illetve alacsony hőmérséklet (Parsons, 1962; Siegel *et al.*, 1977), a parazitáltság (Ward *et al.*, 1998), a túl magas egyedsűrűség (Clarke & McKenzie, 1992), a táplálék illetve tápanyaghiány, amely vezethet minőségi vagy mennyiségi éhezéshez (Parsons, 1990; Swaddle & Witter, 1994). Mivel a természetben ezek a zavaró tényezők gyakran együttesen fordulnak elő és hatásaik átfedhetnek egymással, ezért szinte lehetetlen éles határt húzni közöttük. Például a denzitás növekedésével nő a táplálékért folytatott kompetíció, aminek következtében a gyengébb kompetítorok nem jutnak elég táplálékhoz, következésképpen nagyobb mértékű fluktuáló aszimmetriát mutatnak, mint a jobb kompetíciós képességekkel rendelkező egyedek.

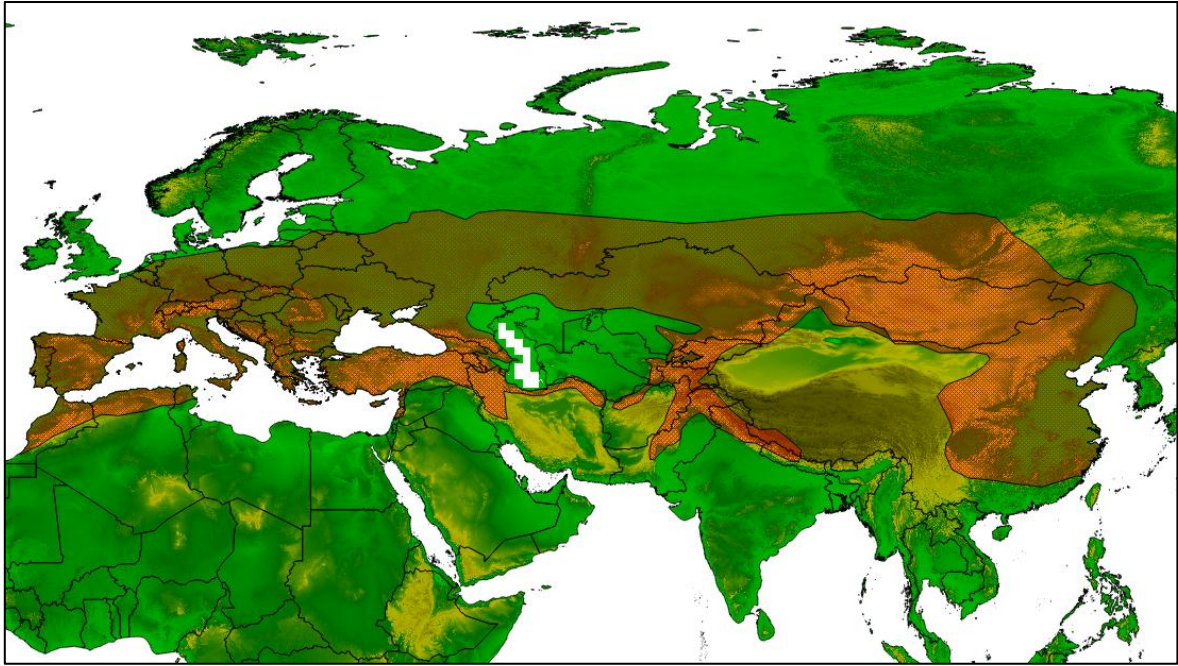
A környezet bizonyos anatómiai jellegeket erősebben befolyásol. A lepkénél ilyen jellegeknek tekinthetők például a szárny mintázati elemei (Azevedo *et al.*, 1998; Klingenberg *et al.*, 2001; Hoffmann *et al.*, 2002). Példaként említhetők egyes fajok melanizált magashegységi populációi vagy az *Araschnia levana* (pókhálós lepke) tavaszi és nyári nemzedékének különbségei (Müller, 1955). Ezzel szemben a genitália jellegeket kevésbé befolyásolja a környezet (Cesaroni *et al.*, 1994). A rovaroknál a genitália struktúrája sok csoportnál fajspecifikus eltéréseket hordoz, amelyek segítségével külső morfológiában nem vagy alig különböző fajok is elkülöníthetők (Goulson, 1992; Shapiro & Porter, 1989).

A növények másodlagos anyagcsere termékei kiemelt jelentőségű környezeti tényezők a fitofág ízeltlábúak, különösképpen a tápnövény specialista rovarok számára. Bizonyos szekunder metabolitok a növények védelmi rendszerét képezik, és különböző módokon hathatnak az őket fogyasztó herbivórokra (Ehrlich & Raven, 1964; Häggström & Larsson, 1995; Dobler *et al.*, 1996; Monique, 2001; Wahlberg, 2001). Egyrészt odacsalogathatják a növényevők predátorait vagy parazitoidjait (Vet & Dicke, 1992), másrészt közvetlen hatást is

kifejthetnek fogyasztóikra, amely lehet mérgező, emésztést gátló vagy riasztó (Bernays & Graham, 1988; Jaenike, 1990; Wittstock & Gershenzon, 2002; Kessler & Halitschke, 2007). Ezen túlmenően a védekező anyagok hatással lehetnek a velük táplálkozó fitofágok egyedfejlődésére is (Svoboda *et al.*, 1991), például gátolják a lárvák növekedését vagy akadályozhatják a vedléshez szükséges ecdyzon hormon szintézisét is (Gardner, 1974; Glyzinm *et al.*, 1977; Shelyuto *et al.*, 1978; Tarle *et al.*, 1984). Az elmúlt évek során intenzíven vizsgálták az Asteraceae családba tartozó *Cirsium* és *Carduus* fajok biokémiai összetételét, illetve azok rovarokra gyakorolt hatásait. Bizonyított, hogy az Asteraceae családba tartozó növények másodlagos anyagcsere termékként főleg flavonoidokat állítanak elő, ezen felül kisebb mennyiségben termelnek még szterolokat, triterpéneket, ligandokat és alkaloidokat is (Jordon-Thaden & Louda, 2003). Ezek között a metabolitok között például akadnak enzim inhibitor molekulák (luteolin), vedlést gátló anyagok (β -szitoszterol, taraxaszterol), vagy éppen a lárvák növekedését akadályozó termékek (rutin, quercetin, szkutellarein) (Gardner, 1974; Glyzinm *et al.*, 1977; Tarle *et al.*, 1984; Lee *et al.*, 1994; Statti *et al.*, 1997; Simmonds & Grayer, 1999).

A Melitaeini lepkefajoknál a tápnövény specializáció mechanizmusát intenzíven vizsgálták az elmúlt időszakban. Kimutatták, hogy a tápnövények biokémiai profilja sokkal konzervatívabb jelleg, mint a filogenetikai kapcsolatok (Wahlberg, 2001). A Melitaeini tápnövényei szinte kivétel nélkül irido-glikozidokat tartalmaznak. Ez alól kivételt jelentenek a *Melitaea phoebe* és azzal közel rokon fajok, amelyek tápnövényei az Asteraceae családba tartozó növények közül kerülnek ki.

A *Melitaea phoebe* (nagy tarkalepke) ([Denis & Schiffermüller], 1775) szinte folytonos areával rendelkezik Észak-Afrikától Dél- és Közép-Európán keresztül Északkelet-Kínáig, azonban a száraz, meleg klímájú területeken általában ritka (1. ábra). Ez alól kivételt képez az Ibériai-félszigeten élő és az Iránban előforduló alak, amely valószínűleg egy szárazsághoz jól adaptálódott alfajnak tekinthető (Tóth *et al.*, 2014). Nálunk általánosan elterjedt, lokálisan gyakori, oligofág, kétnemzedékű faj. Különböző élőhelyeken eltérő *Cirsium* illetve *Carduus* fajokat hasznosít. Természetes és természetközeli habitatokban általában *Centaurea*-fajokkal táplálkozik. A zavart, ruderalis területeken többnyire *Cirsium arvense*-t, *Cirsium vulgare*-t és különböző *Carduus* fajokat használ tápnövényként. Az Aggteleki-karszt területén rendszeresen kerülnek elő hernyók *Cirsium pannonicum*-ról.



1. ábra A *Melitaea phoebe* (nagy tarkalepke) elterjedési területe.

Célkitűzés

Vizsgálataim során arra keresem a választ, hogy a *Melitaea phoebe* méret és szimmetria viszonyait hogyan befolyásolja (1) az eltérő minőségű és (2) mennyiségű tápnövény. Továbbá (3) a nemek között van-e különbség az aszimmetria mértékében, valamint (4) van-e összefüggés a szárnyméret és a fluktuáló aszimmetria mértéke között.

Anyag és módszer

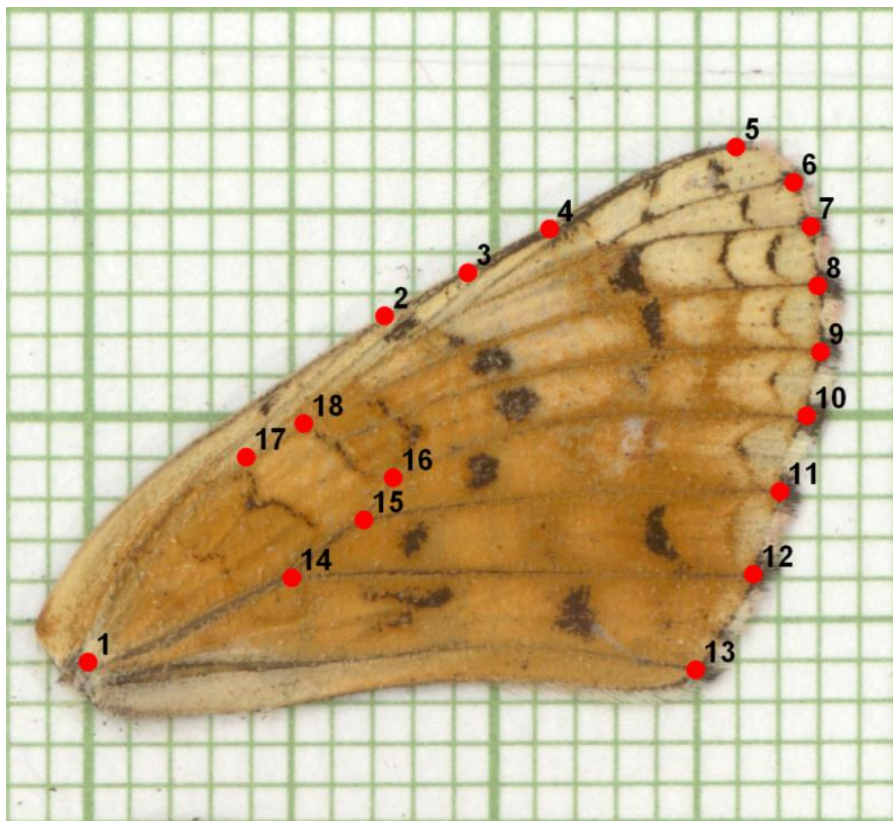
A vizsgálat során 2011-ben és 2012-ben *Melitaea phoebe* hernyókat neveltünk különböző laboratóriumi körülmények között. 2011 tavaszán Kelet-Magyarországról gyűjtöttünk megtermékenyített *M. phoebe* nőtényeket, melyeket a szabadban tartottuk egy Raschel hálóval borított ketrecben, ahol nektárforrást és különböző tápnövényeket helyeztünk el. A nőtények *Cirsium arvense*-re megközelítőleg 300 petét raktak le. A kikelt lárvák közül random módon kiválasztottunk 100 darabot, majd három kezelési csoportra osztottuk azokat. Ezt követően a hernyókat egyesével, 100 ml-es műanyag poharakban, standard laboratóriumi körülmények között neveltük (25 C°, 18 óra fény és 6 óra sötét fázissal). Mind a három csoport egyedeit *ad libitum* módon tartottuk, más-más tápnövény leveleivel táplálva: *Cirsium arvense*-vel (AR, N=40), *Cirsium pannonicum*-mal (PA, N=40) és *Centaurea scabiosa*-val (SC, N=20). 2012-ben szintén laboratóriumi körülmények között neveltünk 35 darab, Egyekről gyűjtött második lárvastádiumú *Melitaea phoebe* hernyót. Ezeket az egyedeket (TN, N=35) csoportosan neveltük, és táplálékkul limitált mennyiségben *Cirsium arvense* leveleket kaptak. Szintén 2012-ben Egyekről gyűjtöttünk 21 darab imágót (E, N=21) a repülési időszak végén, annak érdekében, hogy csökkentsük a mintavételezésnek a populációra gyakorolt káros hatását. Mivel az egyeki populáció nagyrészt *Cirsium arvense*-t használ lárvális tápnövényként, ezért valószínűleg ezek az egyedek hernyóként ezt a tápnövényt fogyasztották (1. táblázat).

1. táblázat A kezelések és a kísérleti elrendezés.

Kezelési csoport	Pannonicum (PA)	Scabiosa (SC)	Arvense (AR)	Tömegesen nevelt (TN)	Egyek (E)
Nevelés módja	egyesével			csoportosan	„természetes populáció”
Táplálék-elérhetőség	ad libitum			limitált	
Nevelés helye	laboratóriumban nevelt egyedek				
Tápnövény	Cirsium pannonicum	Centaurea scabiosa	Cirsium arvense		

Az imágók szárnyait eltávolítottuk, majd két átlátszó fólia közé ragasztottuk, végül szkenneléssel digitalizáltuk, ilyen módon elkerültük a fényképezőgép objektívjének

úgynevezett hordótorzítást, amely nagymértékben képes megnehezíteni a valós alak mérését. A szárnyakról készült képeken 18 landmarkot jelöltem ki az erek eredési és végpontjainál és a sejt körül (2. ábra), mert ezek remekül definiálható, standard, homológ pontok. A landmarkok digitalizálásához a tpsDig2 programot használtam (Rohlf, 2006). A bábozódás előtti mortalitás és a kelési hibás illetve sérült egyedek miatt csak 118 példány (AR=30; PA=29; SC=16; E=13; TN=30) szárnyait tudtam felhasználni a mérések során. A méréseket kétszer végeztem el, legalább egy nap szünetet tartva a két mérés között, ezáltal lehetővé téve a mérési hiba becslését. A vizsgálat során a szárnyak méretét vizsgáltuk.



2. ábra A képen a digitalizált jobb elülső szárny fonáka és az azon kijelölt landmarkok helyzete látható.

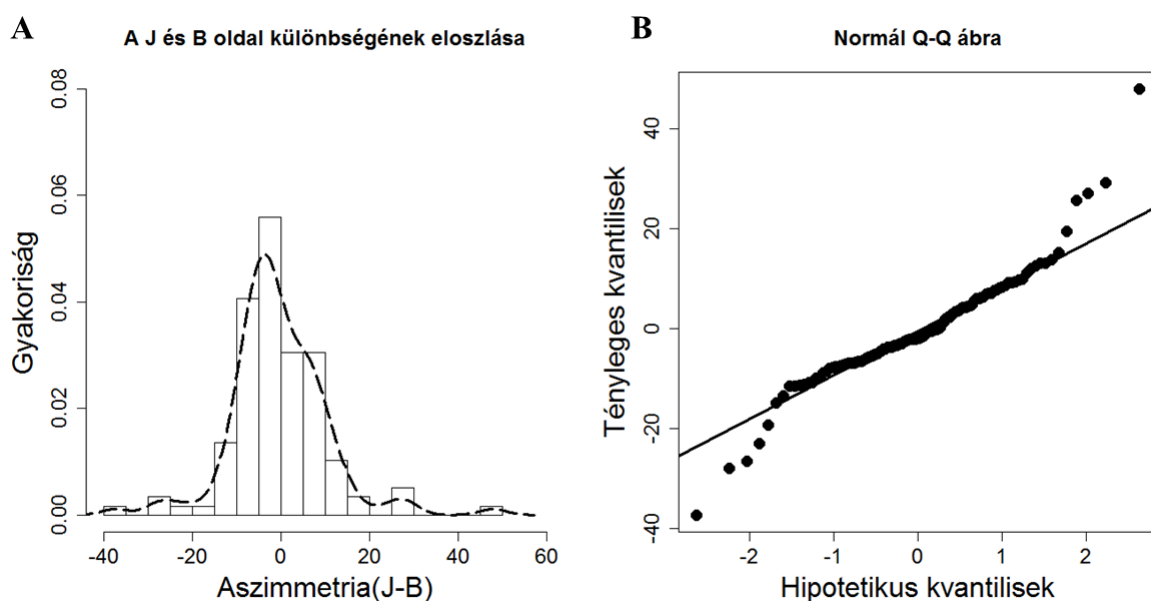
Az analízisekhez a nyers koordinátákból számított centroid méretet használtam (Bookstein, 1986; Goodall, 1991), amelyet a Past 2.17c program (Hammer *et al.*, 2001) segítségével számítottam ki. A centroidméret számítása során első lépésként meghatározzuk azt a pontot (C pont), ami minden landmarktól átlagos távolságra található. Következő lépésként kiszámoljuk a landmarkok középponttól való távolságát, majd végül összeadjuk ezeket a távolságokat és gyököt vonunk. A fluktuáló aszimmetria mértékét a jobb és baloldal különbségének abszolút értéke adta. Az analízisekhez az egyedek méretét a két szárny méretének átlaga $[(R+L)/2]$ alapján számítottam ki (Palmer & Strobeck, 1986).

A statisztikai analíziseket Palmer és Strobeck (1986) nyomán végeztem. Ezek alapján elsőként a jobb és baloldal normálértékű különbségét hisztogramon és QQ grafikonon ábrázolva vizsgáltam a direkcionális illetve antiszimmetria meglétét, mivel ezek jelenléte a miénkhez hasonló vizsgálatoknál digitalizálási hiba, és nagyban megnehezítik a fluktuáló aszimmetria becslését, mivel elfedhetik a minták közti apró különbségeket (VanValen, 1962; Mason *et al.*, 1976; Leamy, 1984). A direkcionális aszimmetria statisztikai vizsgálatához két-utas kevert ANOVA-t használtam. A szimmetriaviszonyok különböző összefüggéseit és a kezelések méretre gyakorolt hatását többszörös lineáris modell segítségével vizsgáltam, majd a kapott eredményeket páronként összehasonlítottam a Tukey-próba segítségével. Az aszimmetria és a méret közötti összefüggés elemzéséhez Pearson-féle korrelációs tesztet használtam. A statisztikai analíziseket és teszteket az R program környezetben végeztem (R Development Core Team, 2014).

Eredmények

A laboratóriumi kísérlet során a *C. arvense*-n és *C. scabiosa*-n nevelt hernyók mindegyike sikeresen bebábozódott, viszont a *C. pannonicum*-on fejlődő lárvák esetében 10%-os mortalitás tapasztaltunk.

A jobb és baloldal különbsége mind a hisztogramon (3A ábra), mind a QQ grafikonon (3B ábra) ábrázolva normáloszlást mutat, ami alapján elmondható, hogy a mintában nincs statisztikailag szignifikáns ($F=0,3$; $p=0,559$) direkcionális aszimmetria illetve antiszimmetria.

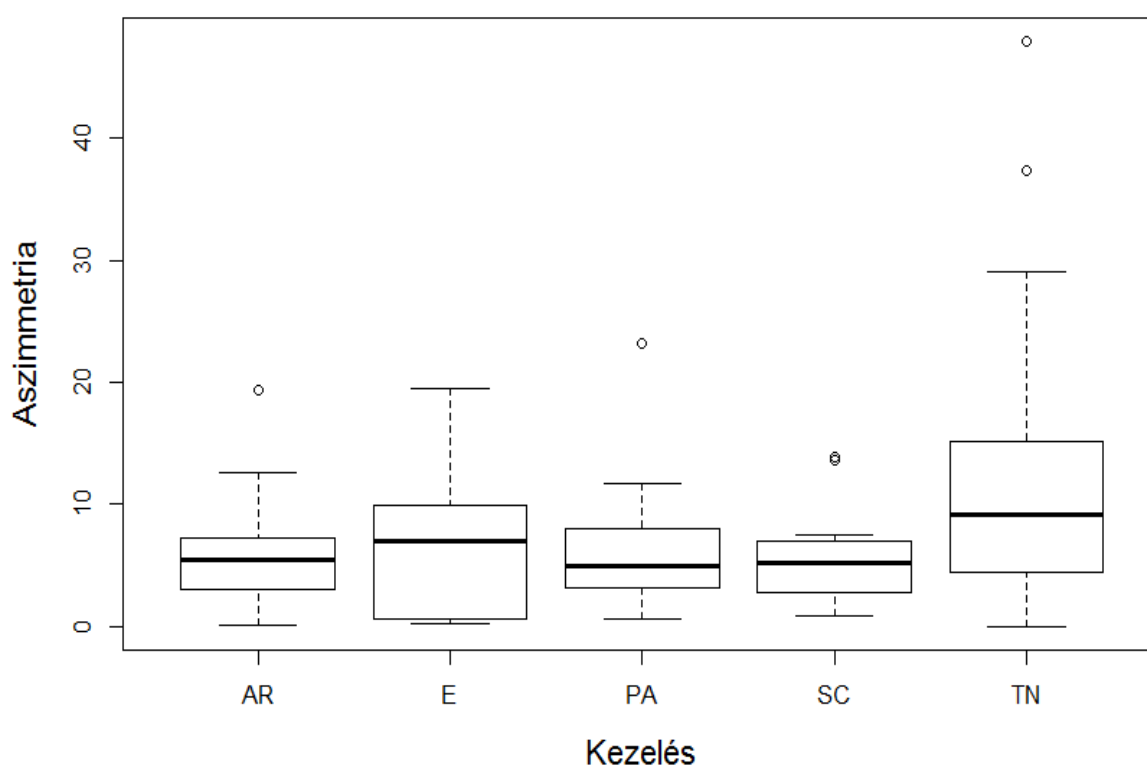


3. ábra A vizsgált mintában nem mutatható ki direkcionális aszimmetria és antiszimmetria ($F=0,3$; $p=0,559$). **A** – hisztogram, **B** – QQ grafikon.

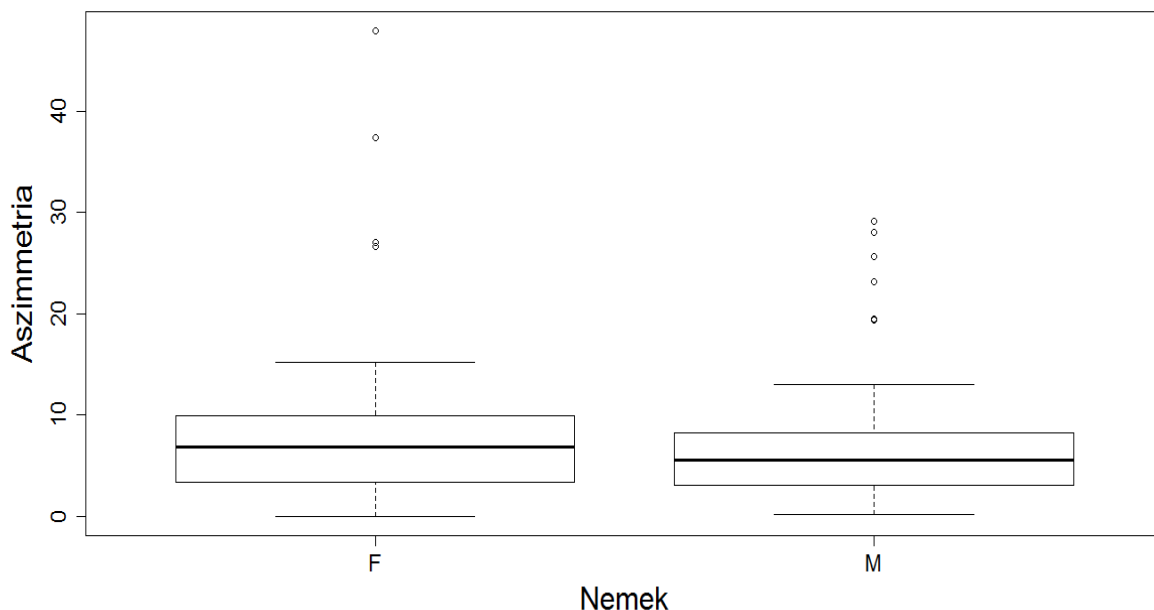
A lineáris modell alapján a különböző kezelések szignifikáns hatással voltak az aszimmetria mértékére ($F=5,9$; $p<0,001$) (4. ábra). Azonban a Tukey-teszt alapján látjuk, hogy ezt a különbséget egyedül a TN kezelés aszimmetriai viszonyai okozták (2. táblázat). A lineáris modell további eredményeiből látható, hogy a hímek és a nőstények között nem volt különbség a fluktuáló aszimmetria mértékét illetően (5. ábra) ($F=0,5$; $p=0,464$).

2. táblázat A kezelések átlagainak összehasonlítása Tukey-próbával a fluktuáló aszimmetriára vonatkozóan. diff – a csoport átlagok közötti becsült különbségek; lwr, upr – konfidencia intervallum a kezelések közötti különbségekre; TN – tömegesen nevelt; E – egyeki populáció; AR – *Cirsium arvense*; SC – *Centaurea scabiosa*; PA – *Cirsium pannonicum*.

Kezelések	diff	lwr	upr	Szignifikancia szint (p)
E-AR	0,6084	-5,8939	7,1108	0,9990
PA-AR	0,2966	-4,8029	5,3962	0,9998
SC-AR	-0,1873	-6,2495	5,8748	1,0000
TN-AR	7,3943	2,3382	12,4505	0,0009
PA-E	-0,3118	-6,8479	6,2243	0,9999
SC-E	-0,7958	-8,1077	6,5162	0,9982
TN-E	6,7859	0,2836	13,2882	0,0362
SC-PA	-0,4840	-6,5823	5,6144	0,9995
TN-PA	7,0977	1,9981	12,1973	0,0018
TN-SC	7,5817	1,5195	13,6438	0,0066



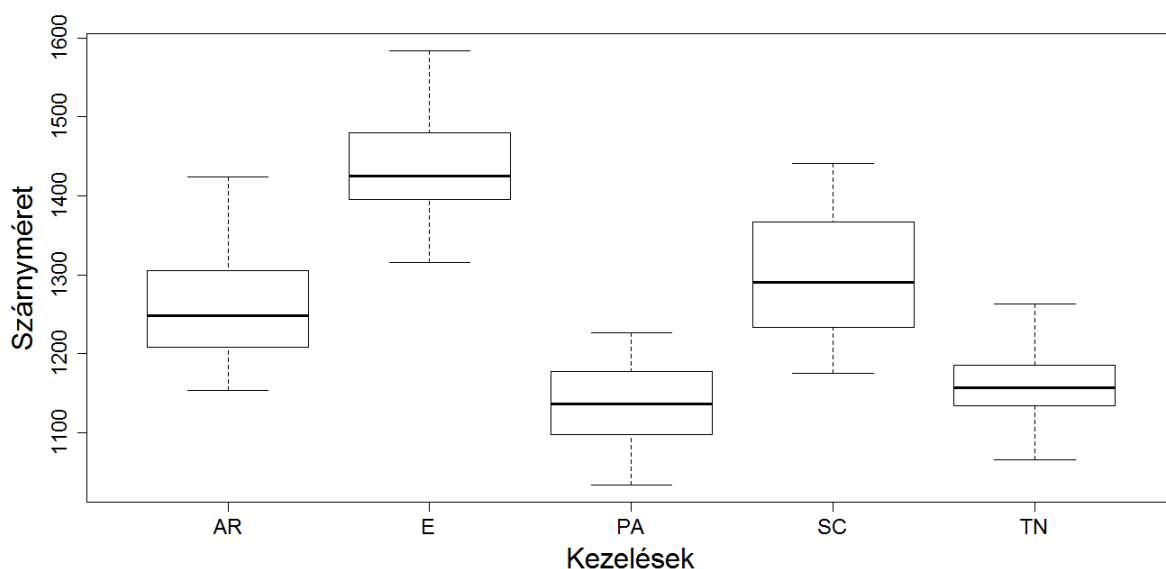
4. ábra Az aszimmetria mértéke a különböző kezelések között ($F=5,9$; $p<0,001$). Csak a csoportosan nevelt egyedeken figyelhető meg nagyobb mértékű fluktuáló aszimmetria. TN – tömegesen nevelt; E – egyeki populáció; AR – *Cirsium arvense*; SC – *Centaurea scabiosa*; PA – *Cirsium pannonicum*.



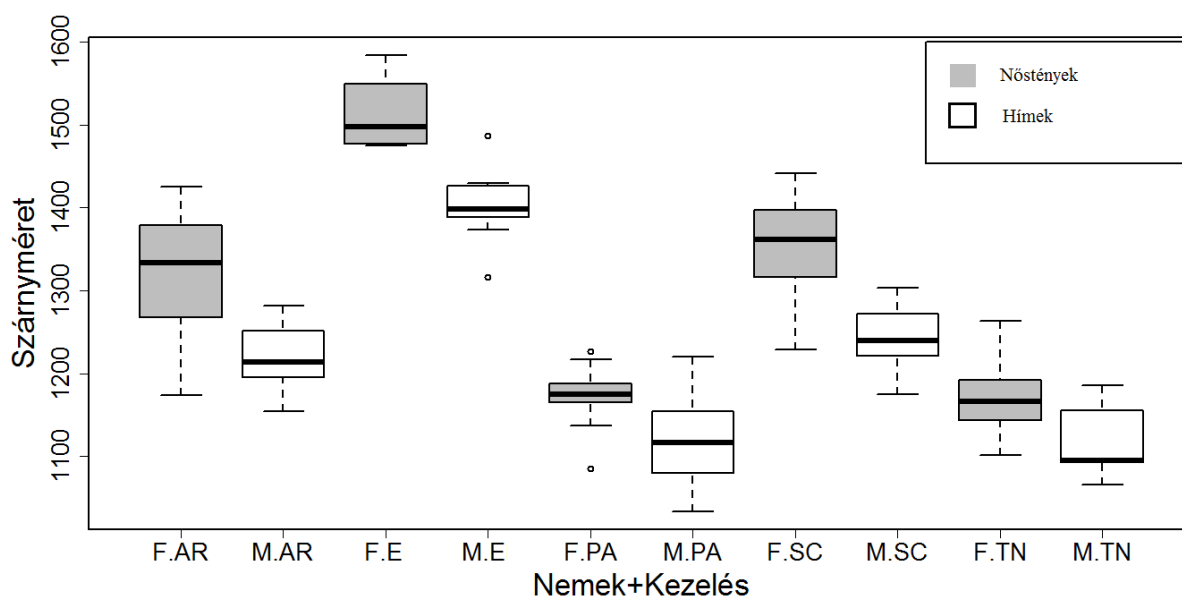
5. ábra Az aszimmetria mértéke a két nem esetében ($F=0,5$; $p=0,464$). A hímeken és a nőstényeken hasonló mértékű aszimmetria figyelhető meg. F – nőstények, M – hímek.

A második lineáris modellben, amelyben a kezelések méretre gyakorolt hatását vizsgáltuk, szignifikáns különbségeket találtunk az imágók mérete között ($F=111,8$, $p<0,001$) (6. ábra). A csoportosan nevelt és a *Cirsium pannonicum*-mal táplált egyedek (TN és PA) imágói voltak a legkisebbek ebben az összehasonlításban, azonban az utóbb említett két kezelés között nem találtunk méretbeli különbséget. A 6. ábrán jól látható, hogy a természetes populációból gyűjtött imágók voltak a legnagyobb méretűek, ettől valamivel kisebb méretűek az AR és SC kezeléssel nevelt egyedek, míg a legkisebb méretet a csoportosan táplált, illetve a *C. pannonicum*-on fejlődő egyedek érték el (6. ábra).

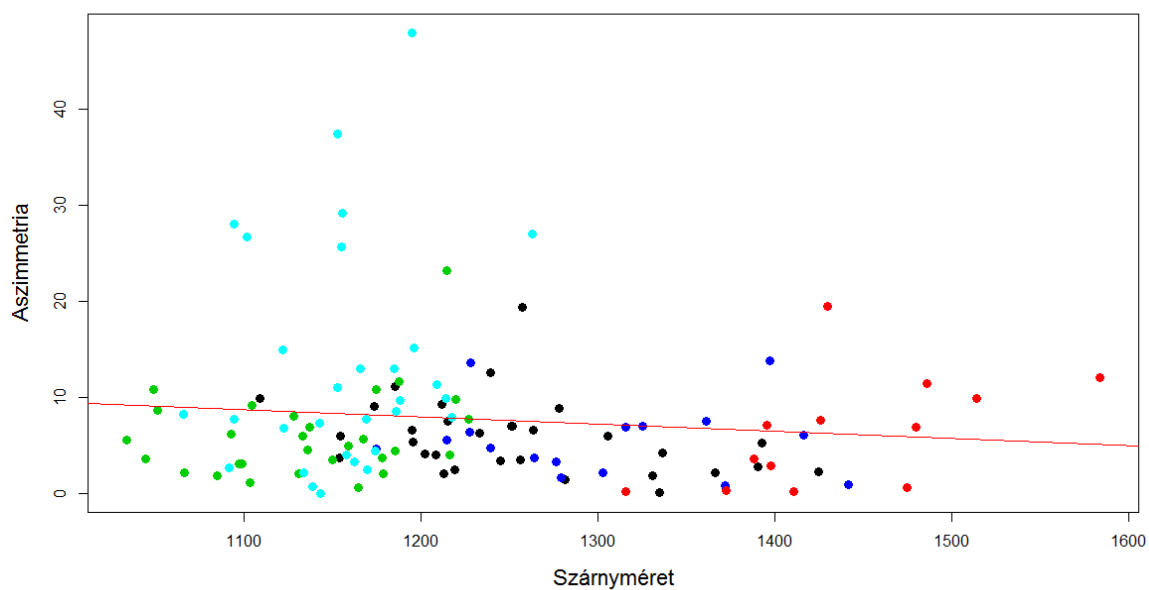
A kezelésektől függetlenül minden esetben találtunk méretbeli különbséget a hímek és a nőstények között ($F=29$; $p<0,001$), miszerint a nőstények minden esetben nagyobbak voltak, mint a hímek (7. ábra). Végezetül a Pearson-féle korrelációs próba során nem találtam összefüggést a szárnyméret és a fluktuáló aszimmetria mértéke között ($F=1,5$; $p=0,221$; $r=-0,111$) (8. ábra).



6. ábra Az eltérő kezeléseket kapott csoportok szárnyméretei között szignifikáns különbséget találtunk ($F=111,8$, $p<0,001$). Az ábrán jól láthatóak a kezelések közötti méretbeli különbségek. A csoportosan nevelt egyedek közel azonos méretet értek el, mint a PA kezelés során neveltek. TN – tömegesen nevelt; E – egyeki populáció; AR – *Cirsium arvense*; SC – *Centaurea scabiosa*; PA – *Cirsium pannonicum*.



7. ábra A kezelések és a nemek közötti különbség szignifikánsnak bizonyult ($F=29$; $p<0,001$). A nőstények minden kezelés során valamivel nagyobbra nőttek, mint a hímek. F – nőstények, M – hímek. TN – tömegesen nevelt; E – egyeki populáció; AR – *Cirsium arvense*; SC – *Centaurea scabiosa*; PA – *Cirsium pannonicum*.



8. ábra A szárnyméret és az aszimmetria közötti összefüggés nem volt statisztikailag szignifikáns ($F=1,5$; $p=0,221$; $r=-0,111$). A pontthalmazok részben átfednek, de szemmel láthatóan mégis jól elkülönülnek egymástól. Jelmagyarázat: zöld – TN, ciánkék – PA, kék – SC, fekete – AR, piros – E. TN – tömegesen nevelt; E – egyeki populáció; AR – *Cirsium arvense*; SC – *Centaurea scabiosa*; PA – *Cirsium pannonicum*.

Az eredmények értékelése

A kísérlet során laboratóriumi körülmények között vizsgáltuk, hogy a *Melitaea phoebe* hernyók csoportos illetve egyesével való tartása továbbá eltérő tápnövényekkel való táplálása (*Cirsium pannonicum*, *Cirsium arvense* és *Centaurea scabiosa*) minként befolyásolja az imágók méretét és szimmetria viszonyait.

Az eltérő minőségű és mennyiségű tápnövényen nevelt hernyókból kikelt imágók között szignifikáns méretbeli különbségeket találtunk. A kísérlet során a legnagyobb méretet a természetes populációból gyűjtött lepkék érték el. Ezek az egyedek hernyóként *Ci. arvense*-n táplálkoztak, mivel az egyeki populációból, ahonnan származnak, szinte mindig ezt a fajt használják tápnövényként. Érdekes módon a laboratóriumi körülmények között ugyanezen a tápnövényen nevelt egyedek imágóként (TN, AR) minden esetben kisebb méretet értek el. Ez nem meglepő a TN kezelés esetében, ahol az egyedek csoportos tartása miatt nem volt mindig elérhető táplálék, azonban meglepő az egyesével nevelt hernyók esetében, amelyeknek gyakorlatilag korlátlan mennyiségű táplálék állt rendelkezésére. Tehát ez alapján úgy tűnik, hogy a laboratóriumi körülmények önmagukban is stresszként hatnak a hernyókra. Ebből adódóan a tápnövények minőségének összehasonlítása csak az azonos körülmények között nevelt hernyók esetében lehetséges. Az egyesével nevelt lárvákból kikelt lepkék (AR, PA, SC) szárnyának centroid mérete alapján úgy tűnik, hogy a *Ce. scabiosa* a legjobb minőségű tápnövény. Ehhez képest kissé rosszabb minőségű a *Ci. arvense*, míg a hernyók számára legkevésbé megfelelő tápnövénynek a *Ci. pannonicum* bizonyult, hiszen ezen a növényen táplálkozva fejlődtek a legkisebb méretű imágóvá, ráadásul a hernyók 10%-a el is pusztult. Ezen eredmények összhangban vannak az egyesével nevelt hernyók növekedési rátáival (Tóth *et al.*, 2015). A *Ce. scabiosa*-val és a *Ci. arvense*-vel táplált hernyókhoz képest a *Ci. pannonicum*-on nevelt egyedek növekedési rátája és testtömege szignifikánsan alacsonyabb volt.

Az *ad libitum* módon nevelt hernyók eltérő növekedése feltehetőleg a tápnövények különböző biokémiai profiljának köszönhető. Sajnos a tápnövények védekező anyagaina vonatkozóan nincsenek pontos adataink, viszont tudjuk, hogy az Asteraceae családba tartozó fajok főképp flavonoidokat tartalmaznak, amelyek között akadnak enzim inhibitorok és lárvális növekedést gátló anyagok is. Valószínűleg ezek okozhatták a méretbeli illetve fejlődésbeli eltéréseket.

A különböző kezelések során a két ivar mérete eltért egymástól. A nőtények nagyobb méretűre nőttek, mint a hímek. Mivel a nőtényeknek a peték előállításához több tartaléktápanyagot kell felhalmozniuk, ezért tovább táplálkoznak, és végül nagyobb súllyal bábozódnak be. A fluktuáló aszimmetria mértékében a két ivar között nem találtam szignifikáns különbséget. Úgy tűnik, a két nem hasonló mértékben válaszol a környezeti stresszre.

Az eredményeink alapján úgy tűnik, hogy a tápnövények nem voltak hatással az aszimmetria mértékére. Az egyetlen kezeléstípus, amelynél az aszimmetria mértéke szignifikánsan nagyobb volt a többinél, a csoportos nevelés (TN) volt. Ebben az esetben a táplálék limitáltsága és az emiatt kialakuló egyedek közötti kompetíció lehetett a legjelentősebb hatás. Ezt támasztja alá az a tény is, hogy az ugyanezen a tápnövényen (*C. arvense*) fejlődő egyedek *ad libitum* és szabadföldi körülmények között is szignifikánsan kisebb aszimmetria mutatóval rendelkeznek, mint a csoportosan nevelt egyedek. Ez azért érdekes, mert az egyesével nevelt egyedek centroid mérete, tömege és növekedési rátája alapján úgy tűnik, hogy a tápnövények eltérő minősége súlyos környezeti stresszként hatott a hernyók fejlődése során, viszont ezt a fluktuáló aszimmetria mértéke nem tükrözi. Továbbá, mivel tudjuk, hogy az alacsonyabb bábozózási súly és a csökkent növekedési ráta komoly negatív fitness következményekkel járhatnak a fitofág rovarok esetén (Benrey & Denno, 1997; Awmack & Leather, 2002), ezért feltehetőleg a *Cirsium pannonicum*-on és a csoportosan nevelt (TN) kisebb méretű imágók csökkent fitnessszel rendelkeznek a másik két (AR, SC) kezelés során nevelt nagyobb méretű lepkékhez képest. Nem találtam kapcsolatot a szárny mérete és az aszimmetria mértéke között. Ez arra utalhat, hogy a táplálék gyöngébb minősége önmagában nem eredményez aszimmetrikusabb egyedeket.

Összegzőképpen elmondható, hogy a tapasztalt eredmények nem támasztják alá azon feltételezésemet, miszerint a kisebb méretű egyedek aszimmetrikusabbak lennének. Az eredményeink azt a feltételezést sem támasztják alá, mely szerint a gyöngébb minőségű tápnövényen fejlődött egyedek nagyobb mértékű aszimmetriát mutatnának. Jelen vizsgálatban az egyetlen stressz hatás, amely nagyobb fokú aszimmetriát eredményezett, a kompetitív környezet és limitált táplálékforrás volt. A fent leírtak alapján úgy tűnik, hogy eredményeink egy vizsgálaton belül is ellentmondásosak a fluktuáló aszimmetria és a környezeti stressz közötti összefüggés kapcsán, és nem támasztják alá annak általános voltát. Eredményeink és az irodalmi adatok alapján úgy tűnik, hogy az aszimmetria mértéke mint mérőszám alkalmazhatóságát egyedileg kell értékelnünk a különböző típusú környezeti hatások esetén.

Köszönetnyilvánítás

Ezúton szeretnék köszönetet mondani témavezetőimnek, Dr. Tóth János Pálnak és Dr. Bereczki Juditnak türelmes és segítőkész munkájukért.

Irodalomjegyzék

- Awmack C.S., & Leather S.R. (2002). Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual review of entomology*. **47**:817-844.
- Azevedo, R.B., James, A.C., McCabe, J., & Partridge, L. (1998). Latitudinal variation of wing: thorax size ratio and wing-aspect ratio in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*. **52**:1353-1362.
- Benrey, B., & Denno, R.F. (1997). The slow-growth-high-mortality hypothesis: A test using the cabbage butterfly. *Ecology*. **78**:987-999.
- Berger, E. (1976). Heterosis and the maintenance of enzyme polymorphism. *American Naturalist*. **110**:823-839.
- Bernays, E., & Graham, M. (1988). On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*. **69**:886-892.
- Bjorksten, T.A., Fowler, K., & Pomiankowski, A. (2000). What does sexual trait FA tell us about stress? *Trends in Ecology & Evolution*. **15**:163-166.
- Blanco, G., Sanchez, J.A., Vazquez, E., Garcia, E., & Rubio, J. (1990). Superior developmental stability of heterozygotes et anzym loci in *Salmo salar*. *L. Aquaculture*. **84**:199-209.
- Bookstein, F.L. (1986). Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. *Statistical Science*. **1**:181-222.
- Carcamo, H.A., Floate, K.D., Lee, B.L., Beres, B.L., & Clarke, F.R., (2008). Developmental instability in a stem-mining sawfly: Can fluctuating asymmetry detect plant host stress in a model system? *Oecologia* **156**:505-513.
- Cesaroni, D., Lucarelli, M., Allori, P., Russo, F., & Sbordoni, V. (1994). Patterns of Evolution and Multidimensional Systematics in Graylings (Lepidoptera, Hipparchia). *Biological Journal of the Linnean Society*. **52**:101-119.
- Clarke, G.M. (1992). Fluctuating asymmetry: a technique for measuring developmental stress of genetic and environmental origin. *Acta Zoologica Fennica*. **191**:1-35
- Clarke, G.M., (1993). Fluctuating asymmetry of invertebrate populations as a biological indicator of environmental quality. *Environmental Pollution*. **82**:207-211.
- Clarke, G.M. (1995a). Relationships between developmental stability and fitness: application for conservation biology. *Conservation Biology*. **9**:18-24.

- Clarke, G.M. (1995b). Relationships between fluctuating asymmetry and fitness: how good is the evidence? *Pacific Conservation Biology*. **2**:146-149.
- Clarke, G.M. (1998). The genetic basis of developmental stability. IV. Individual and population asymmetry parameters. *Heredity* **80**, 553-561.
- Clarke, G.M., & McKenzie, L.J. (1992). Fluctuating asymmetry as a quality control indicator for insect mass rearing processes. *Journal of Economic Entomology*. **85**:2045-2050.
- Dobler, S., Mardulyn, P., Pasteels, J.M., & Rowell-Rahier, M. (1996). Host-plant switches and the evolution of chemical defense and life history in the leaf beetle genus *Oreina*. *Evolution*. **50**:2373-2386.
- Ehrlich P.R. & Raven P.H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*. **48**:586-608.
- Fiering, S., Whitelaw, E., & Martin, D.I.K. (2000). To be or not to be active: the stochastic nature of enhancer action. *BioEssays*. **22**:381-387.
- Freeman, D.C., Brown, M.L., Duda, J.J., Graraham, J.H., Emlen, J.M., Krzysik, A.J., Balbach, H., Kovacic, D.A., & Zak, J.C. (2005). Leaf fluctuating asymmetry, soil disturbance and plant stress: a multiple year comparison using two herbs, *Ipomoea pandurata* and *Cnidoscolus stimulosus*. *Ecological Indicators*. **5**:85-95.
- Gardner, R.C. (1974). Systematics of *Cirsium* (Compositae) in Wyoming. *Madrono*. **22**:239-265.
- Garton, D.W., Koehn, R.K., & Scott, T.M. (1984). Multiple-locus heterozygosity and the physiological energetics of growth in the coot clam, *Mulinia lateralis*, from a natural population. *Genetics*. **108**:445-455.
- Glyzinm, V.I., Shelyuto, V.L., Patudin, A.V., & Bubon, N.T. (1977). Flavonoids of *Cirsium* Mill species. *Mater S'ezde Farm B SSR*. 153-156.
- Goodall, C. (1991). Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*. **53**:285-339.
- Goulson, D. (1993). Variation in the genitalia of the butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyrinae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. **107**:65-71.
- Hägglström, H. & Larsson, S. (1995). Slow larval growth on a suboptimal willow results in high predation mortality in the leaf beetle *Galerucella lineola*. *Oecologia* **104**:308-315.
- Hammer, O., Harper, D.A.T & Ryan, P.D. (2001). Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologica Electronica*. **4**:9.
- Hoffmann, A.A., Anderson, A., & Hallas, R. (2002). Opposing clines for high and low temperature resistance in *Drosophila melanogaster*. *Ecology Letters*. **5**:614-618.

- Hopton, M.E., Cameron, G.N., Cramer, M.J., Polak, M., & Uetz, G.W. (2009). Live animal radiography to measure developmental instability in populations of small mammals after a natural disaster. *Ecological Indicators*. **9**:883-891
- Hubbs, C.L., Hubbs, L.C. (1945). Bilateral asymmetry and bilateral variation in fishes. *Michigan Academy of Science Arts & Letters*. **30**:229-310.
- Jaenike, J. (1990). Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology & Systematics*. **21**:243-273.
- Jordon-Thaden, I.E., & Louda, S.M. (2003). Chemistry of *Cirsium* and *Carduus*: A role in ecological risk assessment for biological control of weeds? *Faculty Publications in the Biological Sciences*. **31**:1353-1396.
- Kessler A. & Halitschke R. (2007). Specificity and complexity: the impact of herbivore-induced plant responses on arthropod community structure. *Current Opinion in Plant Biology*. **10**:409-414.
- Klingenberg, C.P., Badyaev, A.V., Sowry, S.M., & Beckwith, N.J. (2001). Inferring developmental modularity from morphological integration: analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. *American Naturalist*. **157**:11-23
- Knierim, U., Van Dongen, S., Forkman, B., Tuytens, F.A.M, Spinka, M., Campo, J.L., & Weissengruber, G.E. (2007). Fluctuating asymmetry as an animal welfare indicator - A review of methodology and validity. *Physiology & Behavior*. **92**:398-421.
- Leary, R.F., & Allendorf, F.W. (1989). Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* **4**:214-217.
- Leary, R.F., Allendorf, F.W., & Knudsen, K.L. (1984). Superior developmental stability of heterozygotes at enzyme loci in salmonid fishes. *American Naturalist*. **124**:540-551.
- Leary, R. F., Allendorf, F.W., & Knudsen, K.L. (1985). Inheritance of meristic variation and the evolution of developmental stability in rainbow trout. *Evolution*. **39**:308-314.
- Lee, H.B., Kwak, J.H., Zee, O.P., & Yoo, S.J. (1994). Flavonoids from *Cirsium rhinoceros*. *Archives Pharmacal Research*. **17**:273-277
- Lens, L.U.C., Dongen, S., Kark, S., & Matthysen, E. (2002). Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies? *Biological Reviews*. **77**:27-38.
- Leamy, L. (1984). Morphometric studies in inbred and hybrid house mice. V. Directional and fluctuating asymmetry. *American Naturalist*. **123**:579-593
- Lerner, I. M. (1954). Genetic homeostasis. *Oliver and Boyd, London*. 134.
- Leung, B., & Forbes, M.R., (1996). Fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness: effects of trait type as revealed by meta-analysis. *Ecoscience Sainte-Foy*. **3**:400-413.

- Leung, B. & Fornes, M.R. (1997). Modelling fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness. *Oikos*. **78**:397-405.
- Ludwig, W. (1932). Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen. / The right-left problem in animals and man. *Springer*. **9**:496.
- Markov, T.A. (1995). Evolutionary ecology and developmental stability. *Annual Review of Entomology*. **40**:105-120.
- Mason, L.G., Ehrlich, P.R., & Emmel, T.C. (1967). The population biology of the butterfly, *Euphydryas editha*. V. Character clusters and asymmetry. *Evolution*. **21**:85-91
- McManus, I.C. (1991). The inheritance of left-handedness. Biological Asymmetry and Handedness. Bock, G.R., & Marsh, J. (Eds.) *Wiley, Chichester*. 251-281.
- Mitton, J.B. (1995). Enzyme heterozygosity and developmental stability. *Acta Theriologica. Supplement*. **3**:33-54.
- Moller, A.P. (1993). Developmental stability, sexual selection, and speciation. *Journal of Evolution Biology*. **6**:493-509.
- Moller, A.P. (1997). Developmental stability and fitness: a review. *American Naturalist*. **149**:916-932.
- Moller, A.P., & Nielsen, J.T. (1997). Differential predation cost of a secondary sexual character: sparrowhawk predation on barn swallows. *Animal Behaviour*. **54**:1545-1551.
- Moller, A.P., & Swaddle, J.P. (1997). Asymmetry, Developmental Stability and Evolution. *Oxford University Press*. 306.
- Moller, A.P., & Thornhill, R. (1998). Bilateral symmetry and sexual selection: a meta-analysis. *American Naturalist*. **151**:174-192.
- Monique S.J.S. (2001). Importance of flavonoids in insect-plant interactions: feeding and oviposition. *Phytochemistry*. **56**:245-252.
- Müller, H. J. (1955). Die Saisonformenbildung von *Arachnia levana*, ein photoperiodisch gesteuerter Diapause-Effekt. *Naturwissenschaften*. **42**:134-135.
- Neville, A.C., (1976). Animal asymmetry. *Studies in Biology, Edward Arnold, London*. **67**.
- Palmer, A.R., (1994). Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: Markow, T.A. (Ed.), *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications, Contemporary Issues in Genetics and Evolution. Springer Netherlands*, 335-364.
- Palmer, A.R. (1996). Waltzing with Asymmetry. *BioScience*. **46**:518-532.
- Palmer, A.R. (2000). Quasireplication and the contract of error: lessons from sex ratios, heritabilities and fluctuating asymmetry. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **31**:441-480.

- Palmer, A.R., & Strobeck, C. (1986). Fluctuating Asymmetry: Measurement, Analysis, Patterns. *Annual Review of Ecology & Systematics*. **17**:391-421.
- Parsons, P.A. (1962). Maternal age and developmental variability. *Journal of Experimental Biology*. **39**:251-260.
- Parsons, P.A. (1990). Fluctuating asymmetry: an epigenic measure of stress. *Biological Review*. **65**:131-154.
- Pinto, N.S., Juen, L., Cabette, H.S.R., & De Marco Jr, P. (2012). Fluctuating asymmetry and wing size of *Argia tinctipennis* Selys (Zygoptera: Coenagrionidae) in relation to riparian forest preservation status. *Neotropical Entomology*. **41**:178-185.
- Polak, M., (1993). Parasites increase fluctuating asymmetry of male *Drosophila nigrospiracula*: Implications for sexual selection. *Genetica*. **89**:255-265.
- R Development Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.
- Rohlf, F.J. (2006). tpsDig, version 2.10. *Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook*.
- Ross, K.G., & Robertson, J.L. (1990). Developmental stability, heterozygosity, and fitness in two introduced fire ants (*Solenopsis invicta* and *S. richteri*) and their hybrid. *Heredity*. **64**:93-103.
- Siegel, P., Siegel, M.I., Krimmer, E.C., Doyle, W.J., & Barry III, H. (1977). Fluctuating dental asymmetry as an indicator of the stressful prenatal effects of D⁹-tetrahydrocannabinol in the laboratory rat. *Toxicology & Applied Pharmacology*. **42**:339-344.
- Simmonds, M.J., & Grayer, R.J. (1999). Drug discovery and development. In: Walton N.J. & Brown, D.E. eds., *Chemicals From Plants, Perspectives on Plant Secondary Products*. *Imperial College Press, London*. 215-249.
- Shapiro, A.M., & Porter, A.H. (1989). The lock-and-key hypothesis: evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia. *Annual review of entomology*. **34**:231-245.
- Shelyuto, V L., Glyzinm, V.I., Yurchenko, G.N., & Smirnova, L.P. (1978). Flavonoids from *Cirsium oleraceum* flowers. *Khimiya Prirodnikh Soedinenii*. **3**:400-402.
- Soulé, M.E., 1967. Phenetics of natural populations. II. Asymmetry and evolution in a lizard. *American Naturalist*. **101**:141-159.
- Soulé, M., & Baker, B. (1968). Phenetics of natural populations. IV. The population asymmetry parameter in the butterfly *Coenonympha tullia*. *Heredity*. **23**: 611.

- Svoboda, J.A., Weirich, G.F., & Feldlaufer, M.F. (1991). Recent advances in insect steroid biochemistry. In: Patterson, G.W., & David, N.W. (Ed.), *Physiological Biochemistry of Sterols. American oil Chemists' Society, Champaign, Illinois*. 294-324.
- Statti, G., Menichini, F., and Monache, F.D. (1997). Constituents of *Cirsium vallis-demonii*. *Fitoterapia*. **68**:472.
- Swaddle, J.P., (1997). Developmental stability and predation success in an insect predator-prey system. *Behavioral Ecology*. **8**:433-436.
- Swaddle, J.P., Witter, M.S. (1994). Food, feathers and fluctuating asymmetries. *Proceedings: Biological Science*. **255**:147-152.
- Swaddle, J.P., Witter, M.S., Cuthill, I.C., (1994). The analysis of fluctuating asymmetry. *Animal Behavioral*. **48**:986-989.
- Tarle, D., Petricic, J., and Kupinic, M. (1984). *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. Chemical and antimicrobial investigation. *Farm Glas*. **40**:363-367
- Timoféeff-Ressovsky, N.W., (1934). Über den Einfluss des genotypischen Milieus und der Aussenbedingungen auf die Realisation des Genotyps. *Nachrichten von der Gesellschaft der Wissenschaften*. **6**:53-106.
- Tóth, J.P., Bereczki, J., Varga, Z., Rota, J., Sramkó, G., & Wahlberg, N. (2014) Relationships within the *Melitaea phoebe* species group (Lepidoptera: Nymphalidae): new insights from molecular and morphometric information. *Systematic Entomology*. **39**, 749-757.
- Tóth, J.P., Bereczki, J., Végvári, Z., Juhász, E., & Varga, Z., (2015). Different host plant utilization ability of two closely related *Melitaea* species (Lepidoptera: Nymphalidae). *European Journal of Entomol.* doi:10.14411/eje.2015.001
- Van Valen, L.V., (1962). A Study of Fluctuating Asymmetry. *Evolution*. **16**:125.
- Völlestad, L.A., Hindar, K., & Moller, A.P. (1999). A meta-analysis of fluctuating asymmetry in relation to heterozygosity. *Heredity*. **83**:206-218.
- Van Dongen, S. (1999). Accuracy and power in fluctuating asymmetry studies: effects of sample size and number of within-subject repeats. *Journal of Evolutionary Biology*. **12**:547-550.
- Van Dongen, S. (2000). Unbiased estimation of individual symmetry. *Journal of Evolutionary Biology*. **13**:107-112.
- Vet, L.E.M. & Dicke, M. (1992). Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*. **37**:141-172.
- Wahlberg, N. (2001). The phylogenetics and biochemistry of hostplant specialization in *Melitaeini* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Evolution*. **55**:522-537.

- Ward, D.F., Thomas, F., & Poulin, R. (1998). Fluctuating asymmetry and parasitism in six New Zealand insects. *Acta Oecologica*. **19**:409-412.
- Wittstock, U., & Gershenzon, J. (2002). Constitutive plant toxins and their role in defense against herbivores and pathogens. *Current Opinion in Plant Biology*. **5**:1-8.
- Zakharov, V.M., & Graham, J.H. (1992). Developmental stability in natural populations. *Acta Zoologica Fennica*. **191**.

Lezárás dátuma: 2015.01.06.

Tételes szerzői hozzájárulás

Alulírott **Váradi Alex** a dolgozatban leírt munkafolyamatok közül a:

- a szárnyak digitalizáláshoz való előkészítését,
 - a szárnyak digitalizálását (szkenneléssel),
 - a szárnyak landmark típusú morfometriával való mérését,
 - a statisztikai analíziseket
- végeztem el.

Debrecen, 2015. január. 06.

.....
Váradi Alex

aláírás