



Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

Populációgenetikai, morfológiai és morfometriai vizsgálatok a magyarországi fogassüllő (*Sander lucioperca*) állomány bizonyos populációin

DOI: 10.54598/006920

Bánó Bálint

Kaposvár

2025

A doktori iskola

megnevezése: Állattenyésztési tudományok Doktori Iskola

tudományága: Állattenyésztési tudományok

vezetője: Dr. Szabó András
Tanszékvezető, egyetemi tanár, az MTA doktora
MATE, Kaposvári Campus
Élettani és Takarmányozástani Intézet
Élettani és Állategészségügyi Tanszék

Témavezető: Dr. Molnár Tamás Gergely
Tanszékvezető, egyetemi tanár
Akvakultúra és Környezetbiztonsági Intézet
Alkalmazott Halbiológiai Tanszék

Társtémavezető: Dr. Takács Péter
Tudományos főmunkatárs
HUN-REN Balatoni Limnológiai Kutatóintézet
Hal- és Konzervációökológiai Kutatócsoport

.....
Az iskolavezető jóváhagyása


.....
Témavezető jóváhagyása


.....
Társtémavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

1	BEVEZETÉS	6
2	CÉLKITŰZÉS	10
3	IRODALMI ÁTTEKINTÉS	11
3.1	A süllő neve	11
3.2	A süllő jelenlegi rendszertani besorolása és közeli rokon fajtái	12
3.3	A süllő leírása	12
3.4	A süllő elterjedése	13
3.5	A süllő táplálkozása	14
3.6	A süllő szaporodása	16
3.7	A süllő gazdasági jelentősége	17
3.8	Filogenetikai jellemzők	18
3.8.1	A <i>Sander</i> nem filogenetikai jellemzői	18
3.8.2	A <i>Sander</i> nem képviselőinek szétválása	19
3.8.3	Az észak-amerikai és eurázsiai fajok közti különbségek	19
3.8.4	Az európai süllőállomány filogenetikai jellemzői	20
3.9	A süllő populációgenetikai sajátosságai	21
3.9.1	A távol-keleti és a Ponto-Kaszipi régióból származó populációk genetikai vizsgálata	21
3.9.1.1	Kína	21
3.9.1.2	Oroszország	22
3.9.1.3	Kazahsztán	23
3.9.1.4	Üzbegisztán	23
3.9.1.5	Irán	24
3.9.2	Az Észak-Európai állományok genetikai vizsgálata	25
3.9.2.1	Svédország	25
3.9.2.2	Finnország	26
3.9.2.3	Litvánia	27
3.9.3	A Közép-Európai állományok genetikai vizsgálata	28
3.9.3.1	Németország	28
3.9.3.2	Franciaország	28
3.9.3.3	Magyarország	29
3.9.4	Az Afrikai állományok genetikai vizsgálata	30
3.9.4.1	Tunézia	30
3.9.5	A genetikai vizsgálatok összegzése	31
3.10	A balatoni süllő állománya	33
3.10.1	A faj jelentősége a Balaton szempontjából	33
3.10.2	A Balaton mint élőhely átalakulása	33
3.10.3	A Balatoni süllő halász, illetve horgász fogásainak változása	36

3.11 A morfometria	39
3.11.1 Alapfogalmak	40
3.11.1.1 Az alak	40
3.11.1.2 A mérőpont	40
3.11.1.3 Standardizálás	41
3.11.2 Morfometriai vizsgálatok süllőn	42
4 ANYAG-ÉS MÓDSZER	45
4.1 A balatoni süllő populációgenetikai vizsgálata	45
4.1.1 Mintaterület	45
4.1.2 Mintagyűjtés	45
4.1.3 DNS-kivonás	46
4.1.4 PCR amplifikáció és mikroszatellit analízis	46
4.1.5 Genetikai adatok feldolgozása	48
4.2 Morfometriai vizsgálatok	49
4.2.1 Az elemzett változók számának hatása (előkísérlet)	49
4.2.1.1 A vizsgálatba bevont halfajok	49
4.2.1.2 Mintagyűjtés	49
4.2.1.3 Morfometriai mérés, és standardizálás	51
4.2.1.4 Statisztikai elemzés	53
4.2.2 A süllő morfológiai és morfometriai vizsgálata	53
4.2.2.1 Mintagyűjtés	53
4.2.2.2 Morfometriai mérés és standardizálás	55
4.2.2.3 Statisztikai elemzés	56
5 EREDMÉNYEK ÉS AZOK MEGBESZÉLÉSE	58
5.1 A balatoni süllő populációgenetikai vizsgálata	58
5.1.1 A populációk genetikai diverzitása	58
5.1.2 A süllőállomány populációviszonyai a Balatonban	59
5.1.3 Génáramlás, populációméret és palacknyak	61
5.1.4 Az állomány hasznosításának hatásai	64
5.2 Morfometriai vizsgálatok	64
5.2.1 A változószámok mennyiségének hatása (előkísérlet)	64
5.2.1.1 A leginformatívabb morfometriai változók	64
5.2.1.2 A változószámok csökkentésének hatásai	66
5.2.2 A süllő morfológiai és morfometriai vizsgálata	69
5.2.2.1 morfológiai vizsgálat	69
5.2.2.2 A morfometriai változók jelentőségük szerint	69
5.2.2.3 A három vizsgált csoportelkülönülése	71
6 KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	74
6.1 A Balatoni süllőállományok populációgenetikai vizsgálata	74
6.2 Morfometriai vizsgálatok	76
6.2.1 A változószámok mennyiségének hatása (előkísérlet)	76
6.2.2 A süllő morfológiai és morfometriai vizsgálata	77
7 ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK	79

8	ÖSSZEFOGLALÁS	80
9	SUMMARY	82
10	IRODALOMJEGYZÉK (1. SZÁMÚ MELLÉKLET)	84
11	MELLÉKLETEK	100
	M2 – A süllő populációgenetikai vizsgálatával foglalkozó publikációk táblázatos összefoglalója.	100
	M3 – Az egyes mintákhoz tartozó nyers adatok primerenként	100
	M4 – A morfometriai mérésekhez tartozó nyers adattáblák	103
12	A DISSZERTÁCIÓ TÉMAKÖRÉBEN MEGJELENT KÖZLEMÉNYEK	104
13	KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	105

1 BEVEZETÉS

A süllő (*Sander lucioperca* Linneaus 1758) az eurázsiai édes és brakkvízi élőlényközösségek egyik, talán legjellegzetesebb sügérféléje. Ez a faj a terület vizeinek egyik legfontosabb csúcsragadozója (KOTTELAT és FREYHOF 2007). Ugyanakkor nemcsak ökológiai, hanem gazdasági szempontból is kiemelt fontosságú, mivel kiváló és nagyra növő (magyar rekord:14,96kg (URL1)) sporthal. Így a horgászok egyik igen kedvelt célfaja is. Emellett gasztronómiai felhasználása is jelentős, ízletes, fehér, zsír- és szálkaszegény húsa iránt egyre növekszik a kereslet az utóbbi években. A süllő egyike a hagyományos, extenzív tógazdasági haltenyésztésbe vont legfontosabb fajoknak (ANTALFI és TÖLG 1971). Mivel a faj iránti kereslet globálisan is növekszik (ZAKES 2012), felmerült a kérdés, hogy a hagyományos, nyíltvízi halgazdasági termelés mellett bevonható-e az intenzív termelésbe is. Az elvégzett vizsgálatok eredményei azt mutatják, hogy a faj bio-ökonómiai adottságai alkalmassá teszik zárt, intenzív rendszerekben való tartásra (MIROSLAV és mtsai., 2016; MÜLLER-BELECKE, és ZIENERT 2008; POLICAR és mtsai., 2016b), így az elmúlt évtizedekben egyre jelentősebb szerepet játszik az európai akvakultúra diverzifikációjában (WUERTZ és mtsai., 2012; ZAKES 2012).

A termelés alapját technológiától függetlenül mind a hagyományos, nyílt vízi, mind az intenzív technológiájú zárt rendszerekben a megfelelően nagy genetikai diverzitás jelenti, amelyet csak a faj természetes állományainak sokfélesége alapozhat meg (LI 2022; SONESSON és mtsai., 2023). A magyarországi horgász létszám folyamatos növekedésének köszönhetően (URL2) a természetes vizekben élő süllőállományokra is egyre nagyobb mértékű horgászati nyomás nehezedik. Fokozottan érvényes ez a balatoni süllőállományra, amely kiemelt jelentőségűnek számít hazánkban. A balatoni „fogás”, a tó egyik legfontosabb gazdasági értéke és egyben horgászati célfaja is. A faj balatoni állományát számos erős behatás érte az elmúlt évtizedekben (gondoljunk csak a XX. sz. második felében bekövetkezett jelentős pusztulásokra és a rendszeres állománypótló telepítésekre). Emiatt a hasznosító a Balatoni Halgazdálkodási nonprofit Zrt. jelentős energiákat fektet a tó süllő állományának fenntartására. Egyebek mellett ivatófészek lerakásával (SZIRÁKI és mtsai., 2021) növelik a rendelkezésre álló ivóhelyek kiterjedését, valamint ezekről az ivatófészekről felvett, már megtermékenyített ikrákból keltetett, jellemzően egy-kétnyaras süllők visszatelepítésével (SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2017) segítik az állomány

fennmaradását. A telepítést a hatályos jogszabályoknak megfelelően, kizárólag a Balatonból származó egyedek felhasználásával, az éves kvótát (minimum 6000 kg) figyelembe véve végzik a Halgazdálkodási Zrt. munkatársai.

Számos beavatkozás zajlott és zajlik napjainkban is a tó süllőállományának megőrzésére, ugyanakkor ezeket nem előzte meg a balatoni süllőállomány genetikai adottságainak felmérése. Így sokáig nem volt információnk arról, hogy például mekkora hatást gyakoroltak az állományra a múlt század tömeges halpusztulásai valamint haltelepítései. Az első és legnagyobb 1965-ös pusztulás mintegy ötszáz tonnát, a balatoni süllőállomány egyharmadát pusztíthatta ki (BÍRÓ 1985). Ezt a több, mint 50 éve bekövetkezett katasztrófát egyes szerzők szerint a tó süllőállománya azóta sem heverte ki (BÍRÓ 2003). Az egyre általánosabbá és olcsóbbá váló populációgenetikai vizsgálatok alkalmasak lehetnek a pusztulások feltételezett hatásainak (pl. palacknyak hatás (PEERY és mtsai., 2012)) kimutatására. Emellett az Európa-szerte egyre növekvő gazdasági kereslet is megköveteli a faj pontos ökológiai, és (populáció)-genetikai sajátosságainak ismeretét. Ezek az ismeretek, információk teszik lehetővé, hogy területorientált gazdálkodási terveket készítsünk a természetes állományok hosszútávú stabil fenntarthatósága érdekében (HOBAN és mtsai., 2013).

A balatoni süllőállományokra vonatkozóan ezidáig nem állt rendelkezésre megfelelő alapinformáció, amire alapozva egy hosszútávú fejlesztési tervet össze lehetett volna állítani. Pedig a magyarországi süllőállomány az egyéb európai édes- és brackvízi állományoktól jelentősen eltérő, unikális genetikai háttérrel rendelkezik (TSAPARIS és mtsai., 2022). Ennek ellenére ezidáig sem országos léptékű, sem a balatoni süllőállományra vonatkozó részletes genetikai vizsgálat nem készült. A filo- és populációgenetikai információk majdnem teljes hiánya a Balaton tekintetében azért is tűnik furcsának, mert egy alapvetően jól kutatott fajról van szó. Számos publikáció foglalkozik a balatoni süllő táplálkozásával (BÍRÓ 1973; BÍRÓ 1977a; SPECZIÁR 2005), növekedésével (BÍRÓ 1972; BÍRÓ 1970), valamint populáció-dinamikájával (BÍRÓ 1977b; BÍRÓ 1997a; BÍRÓ 1985; BÍRÓ 1978). Innen tudták először kimutatni a faj kősüllővel (*Sander volgensis* Gmelin 1789) közös hibridjét (MÜLLER és mtsai., 2010, SPECZIÁR és mtsai., 2009) is.

Faji szintű elkülönítésre (CREECH 1992; DOADRIO és mtsai., 2002; LINDSEY 1963) vagy fajon belüli különbségek, például az ivari dimorfizmus (HERLER és mtsai., 2010; KITANO és mtsai., 2007) vagy populációs különbségek kimutatására egészen a múlt századig szinte kizárólagosan morfometriai módszereket alkalmaztak.

Ezen morfometriai jellemzők vizsgálata a biológiai rendszertan tudomány kezdetéig vezethető vissza. Az élőlények rendszertani osztályozása (LINNAEUS 1789) és az élet evolúciójának megértéséhez vezető első lépések (DARWIN 1859) egyaránt a különböző formák morfológiai leírásán keresztül valósultak meg. A morfológiai vizsgálatok során számolható, „merisztikus” míg a morfometriai vizsgálatok során folyamatos, „mérhető” változókat használunk (ROHLF 1990a; TAKÁCS és mtsai., 2016). Az utóbbi esetben a kiválasztott morfometriai jellemzőket folytonos skálán mérjük, és a megfelelő statisztikai módszerekkel elemezzük őket (CARPENTER és mtsai., 1996; GOODALL 2010).

Doktori értekezésemben a süllővel foglalkozom, kiemelten a balatoni állomány populációgenetikai adottságait elemzem, ez mellett pedig a faj magyar állományainak morfológiai és morfometriai különbségeit mutatom be. Mivel a balatoni állomány genetikailag unikális, eltérő jelleget mutat (TSAPARIS és mtsai., 2022), más európai állományoktól, így a balatoni állomány populációgenetikai vizsgálata mellett morfológiai és morfometriai vizsgálatot is végzek; melyben a Balaton vízgyűjtő területéről származó állomány mellett a Duna és a Tisza vízgyűjtőjéről származó egyedek adatait is felhasználom. A Duna és Tisza vízgyűjtőjéről származó populációk esetében szintén gyűjtöttem szövetmintát ahhoz, hogy egy országos léptékű populációgenetikai vizsgálatot tudjak végezni, azonban erre ezidáig még nem került sor, így ez a rész nem képezi jelen dolgozat tárgyát.

A morfológiai valamint morfometriai vizsgálatokra azért van szükség a genetikai vizsgálat mellett, mert így az egyes állományok között tapasztalható esetleges eltérések mértékéről is lesz információnk. Megtudhatjuk, hogy az egyes állományok közti esetleges különbségek mértéke csak genetikai módszerekkel kimutathatók, vagy esetleg megjelennek eltérő testparaméterek vagy akár eltérő, szabad szemmel is megszámlálható merisztikus bélyegek formájában is. Mindemellett a morfometriai és morfológiai különbségek alkalmasak az egyes élőhelyi adaptációk kimutatására is.

A testalak különbségek feltárásához klasszikus morfometriai módszert használtam, amely használatával kapcsolatban még számos metodológiai kérdés várt tisztázásra. Ilyen például, hogy melyek a legjobban használható bélyegek, illetve, hogy hány bélyeget érdemes felhasználni az állományok elkülönítésére. Ezen kérdések megválaszolásának céljából elővizsgálatot is végeztem három különböző halfaj adatainak felhasználásával, melynek eredményeit felhasználtam a későbbiekben a süllőállományok morfometriai vizsgálatánál is.

A populációgenetikai, morfológiai valamint morfometriai elemzések eredményeivel reményeim szerint hasznos információkkal járulhatok hozzá e mind gazdasági, mind ökológiai szempontból kiemelt fontosságú faj hazai állományainak jobb hasznosításához, illetve hosszú távú megőrzéséhez.

2 CÉLKITŰZÉS

Kutatómunkám során a következő kérdésekre kerestem a választ:

1. Kimutathatók-e populációgenetikai különbségek a Balaton különböző területein élő süllőállományok között, vagy a tó süllőállományai egy egységes populációt alkotnak?
2. Kimutathatók-e a balatoni állomány populációgenetikai adottságaiban az elmúlt évtizedekben történt tömeges pusztulások, illetve a terület hasznosítója által végzett kezeléseknek (pl. telepítések) valamilyen hatásai?
3. Mennyire egyedi a balatoni süllőállományok külső megjelenése? Kimutathatóak-e különbségek számolható (merisztikus) és mérhető (morfometriai) jegyekben a balatoni és az ország más területein élő süllőállományok között?
4. A morfometriai elemzésbe vont változók száma és minősége mennyire befolyásolja a morfometriai vizsgálatok eredményeit? Van-e általánosan használható változókészlet, vagy minden esetben definiálni kell a legjobban használható változókat? (Ezekre a kérdésekre egy előkísérlet keretein belül kerestem választ. A kapott eredményeket pedig felhasználtam a süllőn végzett morfometriai vizsgálat során.)

3 IRODALMI ÁTTEKINTÉS

3.1 A süllő neve

Az általam tanulmányozott ragadozó hal közkeletű magyar neve az ótörök nyelv csuvas nyelvjárásában használt fog jelentésű „sel” szóból eredeztethető (URL3), tehát a süllő név a korai jövevényszavaink egyike. Érdekesség, hogy személynévként már 1211-ben használták, de a halfaj megnevezéseként először csak 1395-ben került említésre. A süllő kifejezést a halfaj megnevezésére a Kárpát-medencében először a magyarok használták, majd később a környező nyelvek is átvették (RÁCZ 2018).

A Balatonban élő állomány az eltérő színezete és jóízű húsa miatt már a 19. századtól kitüntetett figyelemben részesült (CHYZER 1882; FÉNYES 1847; JANKÓ 1902; RÁCZ 2018). Úgy tartották, hogy a tóban a süllő mellett megtalálható még a nagy ebfogakkal rendelkező fogas (MÁRTON 1807) vagy fogassüllő is, mint a süllő helyi variációja, amely csak a Balatonban él (CSÉCS 1998; LUKÁCS 1940; SMOLIAN 1920). UNGER (1919) szerint a gyakorlottabb ember akár a halpiacon ránézésre is képes volt elkülöníteni a fogast a süllőtől a jellegzetes nagy ebfogaknak köszönhetően. Bár viszonylag hamar, már 1868-ban kiderült, hogy a süllő és a fogas egyazon faj fiatalabb, illetve idősebb egyedét jelenti (KRIESCH 1868), amit később más is leírt (HERMAN 1887) és ami angol nyelven is megjelent (SPENCER 1876). Ennek ellenére, még hosszú ideig külön tartották számon helyi lapokban a süllőt a fogastól mind az ívás, mind a fogás tekintetében (RÁCZ 2018). A fogas mai értelemben vett jelentését - nagy méretű süllő - Herman Ottó említi először a Magyar halászat című könyvében. HERMAN (1887) a másfél kilogrammnál nagyobb süllőre használja a fogas elnevezést, míg később VISKI (1932) arról számol be, hogy a tihanyi halászok a két kilogrammnál nagyobb süllőt nevezik fogasnak.

A faj taxonómiai helyzete sokat változott az 1758-as leírása óta. LINNAEUS (1758) még *Perca lucioperca* néven írta le, később azonban RAFINESQUE (1820) már a *Stizostedion* családnevet használta. Az OKEN (1817) által korábban leírt *Sander* családnévre hiába hívta fel a figyelmet GILL (1903), mégis ezt követően még 100 év telt el mire KOTTELAT (1997) és BOGUTSKAYA és NASEKA (1997) munkájának köszönhetően 2003-ban hivatalosan is elfogadott lett a *Sander* genusnév (NELSON és mtsai., 2003). A téma azonban napjainkban is aktuális. Az elmúlt pár évben is jelent meg publikáció (BRUNER 2021) arról, hogy a *Stizostedion* genus név lenne a helyes.

BRUNER (2021) érvelését főként arra alapozta, hogy Oken a Sander megnevezést a Lettországból használt süllő nevéből vette át, ami szintén Sander. Továbbá nem latinul használta a megnevezést mint például Sandrus, nem differenciálta a nemet ellégé és nem jelölt meg típus példányt sem. Ezek a kritériumok valóban nem feleltek meg a Nemzetközi Zoológiai Nomenklatura Bizottság sztenderjeinek, azonban ez a bizottság csak 1905-ben adta ki első hivatalos szabályzatát, évtizedekkel később annál, minthogy Oken a Sander nevet leírta volna. Mostanra a Sander név általánosan elfogadottá vált, és egy újabb névcseré csak bizonytalanságot okozna a szerzők (SCHARPF és FRICKE 2022) szerint.

A *lucio-perca* névben felfedezhető a csuka (*Esox lucius* Linnaeus 1758) és a sügér (*Perca fluviatilis* Linnaeus 1758) latin neve is. Ez a név kompozit (RZACZYNSKI 1721) nem véletlen, hiszen egészen az 1700-as évekig általánosan elterjedt tévhit volt, hogy a süllő a csukának és a sügérnek valamiféle hibrid keveréke (RÁCZ 2018). Mivel a fejét a csukához hasonlónak testét pedig a sügérhez hasonlónak vélték, így a korabeli zoológiai művek is „*Lucio-perca*”-ként említik (CONRAD 1558; HOHBERG 1682). Ma már természetesen tudjuk, hogy a süllő nem a csuka és a sügér hibridje, azonban a *lucio-perca* kompozit más nyelvekre is nagy hatást gyakorolt. Ilyen logika alapján lett például az angolban a süllőből Pikeperch (Pike=csuka, és Perch=sügér) (RÁCZ 2018).

3.2 A süllő jelenlegi rendszertani besorolása és közeli rokon fajtái

A fogassüllő (*Sander lucio-perca* Linnaeus 1758) a sugarasúszójú halak (*Actinopterygii*) osztályába, sügéralakúak rendjébe (*Perciformes*), sügérfélék családjába (*Percidae*), és a *Sander* nembe tartozó halfaj. A *Sander* nembe a fogassüllőn kívül még négy másik halfajt soroltak be. Ezek közül a „walleye” (*Sander vitreus* Mitchill 1818) és a „sauger” (*Sander canadensis* Griffith és Smith, 1834) Észak-Amerikai, míg a kőszüllő (*Sander volgensis* Gmelin, 1789) és a tengeri süllő (*Sander marinus* Cuvier, 1828) Eurázsiai vizekben él (CRAIG 2008).

3.3 A süllő leírása

Vizsgálataim célfajának teste megnyúlt, oldalról enyhén lapított. A fej a test méretéhez képest arányaiban kicsi. Orra hegyes, hosszú. Nagy szája csúcsba nyílik, a szájszeglete meghaladja a szem vonalát. A szájkapcsan a jellegzetes ebfogak mellett még különféle méretű erős fogak találhatóak. A preoperculum hátsó szegélye lekerekített. Két

hátúszóval rendelkezik, melyek egymástól jól elkülönülnek. A mellúszók vonala mögött nem sokkal erednek a hasúszók. Első hátúszója XIII-XIV kemény, második hátúszója I-III kemény és 19-24 osztott sugárból áll. Mellúszója 14-17 osztott sugarat tartalmaz. Hasúszója I kemény és 5 osztott sugárból áll. Kopoltyú tüskéinek száma 10 és 16 között változik, míg csigolyáinak száma 45-47. Farokúszója enyhén bemetszett és meglehetősen nagyméretű. Farok alatti úszója II-III kemény, valamint 1-14 osztott sugár található. Testét fésűs pikkelyek borítják. Pikkely képlete alapján az oldalvonal pikkelyszáma 79-97, az oldalvonal felett lévő pikkely sorok száma 12-16 az oldalvonal alatt lévő soroké 16-24. Oldalát 8-12 kevésbé szabályos függőleges sáv tarkítja. Teste kékesszürke árnyalatú melyhez sárgásszürke has társul, vagy pedig zöldes, barnás test jellemzi sárgásfehér hassal. Az adult példányok farokúszója vöröses-lilás árnyalatúvá is változhat. Színe élőhelyenként eltérő, szoros összefüggésben van a víz jellegével és az aljzat színével (FERINCZ és mtsai., 2023; HARKA és SALLAI 2004; PINTÉR 1989).

3.4 A süllő elterjedése

A fogassüllő Euráziában széles elterjedési körben megtalálható ragadozó halfaj (COLLETTE és BĂNĂRESCU 1977; HOKANSON 1977; KOTTELAT és FREYHOF 2007). A legutóbbi jégkorszakot követően terjedése ponto-kaspi /Kaspi-, és Fekete-tenger környéki/ refugiumokból kezdődött meg. Természetes terjedése mellett gazdasági jelentősége miatt számos helyre (Anglia, Franciaország, Olaszország, Tunézia, Németország, Görögország, Törökország, Afrika északi része, Kazahsztán, Oroszország) telepítették is (KOTTELAT és FREYHOF 2007). A másik két *Sander* nembe tartozó (kőüllő, tengeri süllő) eurázsiai rokon faj jóval kisebb elterjedési területtel rendelkezik (STEPIEN és HAPONSKI 2015). A kőüllő elterjedési területe kisebb a süllőénél, azonban a két terület teljes mértékben átfed egymással. A tengeri süllő elterjedési területe a legkisebb az eurázsiai fajok közül, azonban élesen elkülönül a másik két fajtól, kizárólag sós vízben fordul elő a Kaspi és Fekete-tengerben (COLLETTE és BĂNĂRESCU 1977; HAPONSKI és STEPIEN 2013; KOTTELAT és FREYHOF 2007). A süllő édes- és brakkvízben egyaránt előfordul, a sókoncentráció növekedését jól tolerálja (BROWN és mtsai., 2001; CRAIG 2008; KESTEMONT és mtsai., 2015; LEHTONEN és mtsai., 1996). Jelenlegi elterjedési területe észak-déli irányban, a Balkán félsziget déli részétől egészen a sarkkörig, kelet-nyugati irányban az Aral-tótól az Elba folyóig terjed (KOTTELAT és

FREYHOF 2007). Folyóvizekben inkább a mélyebb kavicsos, sziklás aljzatot részesíti előnyben. Tavakban a homokos, köves aljzatú számára megfelelő méretű búvóhelyekkel is rendelkező víztereket preferálja (PINTÉR 1989).

Meglehetősen nagy elterjedési területének közepén az állomány csökkenést mutat, (MUSTAMÄKI és mtsai., 2014; OLSSON 2019) ezzel szemben az elterjedési területének szélein az állomány növekedése figyelhető meg (BARMINTSEVA és mtsai., 2014; CRAIG 2008; ESCHBACH és mtsai., 2014; KOTTELAT és FREYHOF 2007; LOUATI és mtsai., 2016). Ennek háttérében állhat a központi élőhely minőségének romlása, mint például oxigénhiány, hőmérsékletváltozás, szennyezés, vagy az emberi nyomás fokozódása. A központi zsúfolt területekről így a faj egyedei a peremterületek felé vándorolhatnak, ahol kevesebb a verseny és jobbak a környezeti feltételek. Az ilyen változások hatására könnyen kialakulhat egy forrás-nyelő dinamika, ahol az addigi központi élőhely forrás szerepét átveszik az addig nyelőként működő perem területek. Ilyen módon pedig a perem területek válnak a populáció növekedési helyszíneivé. Az itt élő populációk eltérő szelekciós nyomás alá kerülnek, ami végül lokális adaptációhoz vezet. Ennek következtében a perem területen élő populációk sikerebben tudnak túlélni és szaporodni. A lokális populációk közül lesznek olyanok, amik eltűnnek, míg mások növekednek majd. Ez pedig végül természetes fluktuációt és terjedést eredményezhet.

A süllő elterjedési területének szélein megfigyelhető állomány növekedést egyfelől okozhatja a faj megváltozott életmenet stratégiája, amikor is gyorsabb növekedés, korábbi ivarérettség és rövidebb élettartam jellemzi. Ezt főképp alacsonyabb szélességi körökön figyelték meg (BLANCK és LAMOUREUX 2007) ahol magasabb volt a hőmérséklet. Ez mellett pedig az éghajlatváltozásnak köszönhetően újabb területek válhatnak elérhetővé a faj számára, lehetőséget teremtve ezzel a terjedésének és az állomány további növekedésének. Gondoljunk csak arra, hogy euriók fajként a süllő nagymértékben tudja tolerálni az eltérő sókoncentrációt, ezzel pedig sikeresen képes meghódítani a sós-félsós vízü élőhelyeket.

3.5 A süllő táplálkozása

Más ragadozó halakhoz hasonlóan a süllő is több táplálékvaltozáson esik át, mire legkésőbb 15 cm-es testhosszt elérve áttér kizárólagos halfogyasztásra (SPECZIÁR 2010). A táplálkozás megkezdése a halak számára egy kritikus pontnak tekinthető. A

süllő esetében ez épp úgy igaz (LJUNGGREN 2002), mint más vele közelrokon fajnál (JOHNSTON és MATHIAS 1994). A ragadozó halak táplálkozás szempontjából nehezebb helyzetben vannak, hiszen táplálékuk szélesebb spektrumot fed le összehasonlítva például a planktonevő halakéval (PERSSON és GREENBERG 1990). A folyamatos táplálékváltáshoz való adaptációnak köszönhetően pedig hátrányba kerülnek ivadék korukban a planktonikus táplálékot fogyasztó halakhoz képest, akik egész életük során ugyan azt fogyasztják (PERSSON és GREENBERG 1990; WERNER és GILLIAM 1984).

Európa számos élőhelyén vizsgálták a süllő kezdeti táplálkozási viselkedését. Ezek a tanulmányok változó táplálkozási mintát mutattak, melyben a kannibalizmus és a halfogyasztás szintje is eltérő volt (BÍRÓ 1973; BÍRÓ 1977a; BRYAZGUNOVA 1979; BUIJSE és HOUTHUIJZEN 1992; FRANKIEWICZ és mtsai., 1996; MEHNER és mtsai., 1996; PETERKA és mtsai., 2003; POPOVA és SYTINA 1977; SPECZIÁR 2011; SPECZIÁR 2005; VAN DENSEN és mtsai., 1996). A ragadozó préda kapcsolatot leginkább a ragadozó száj mérete befolyásolja (BRABRAND 2001; JUANES 1994; MEHNER és mtsai., 1998; SPECZIÁR 2011; SPECZIÁR 2005). Számos sügérféléknél – a süllőnél (MEHNER és mtsai., 1996; MEHNER és mtsai., 1998), sügérnél (BRABRAND 2001; MEHNER és mtsai., 1996; MEHNER és mtsai., 1998) de még az Észak-Amerikai rokon fajoknál is *Sander vitreus* (WARD és MCCULLOCH 1991), *Perca flavescens* (Mitchill 1814) (CAMPBELL 1998; PELHAM és mtsai., 2001) – vizsgálták, hogyan befolyásolja a száj mérete az adott faj táplálkozását. Ahogy élete előrehaladtával a süllő szájmérete növekszik, úgy válik számára elérhetővé olyan táplálék, amit addig nem tudott hasznosítani. A kezdeti kistestű zooplankton szervezetek után a pelágikus zóna nagyobb méretű planktonikus rákjait fogyasztja, ezt követően tér át a halfogyasztásra (BÍRÓ 1973; JUANES és mtsai., 1994; SPECZIÁR 2005; SPECZIÁR 2010). A Balaton esetében bizonyos egyedek a zooplankton után egyből áttérhetnek a halfogyasztásra, ez azonban a kannibalizmusnak köszönhető (SPECZIÁR 2005; TÁTRAI és PÓNYI 1976; TÖLG 1959). Valójában az első halfogyasztás megfelelő préda hiányában csak az első évet követően alakul ki. Akkor jellemzően bodorka (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758), azt követően pedig naphal (*Lepomis gibbosus* Linnaeus 1758) ivadék alkotja zsákmányát (SPECZIÁR 2010). A Balatoni állomány ebből a szempontból kritikus helyzetben van, hiszen a táplálékváltáshoz szükséges megfelelő méretű préda nem áll rendelkezésre, így a halfogyasztásra való átállás is későbbre tolódik (SPECZIÁR 2005; TÁTRAI és PÓNYI 1976; TÖLG 1959).

Szemben a csukával (*Esox lucius* Linnaeus 1758), amely kizárólag várja, de nem keresi táplálékát, a süllő aktívan keresi a zsákmányát (CRAIG 2008; NEILL és CULLEN 1974). Éjszakai ragadozónak tekinthető, vadászat során a látására hagyatkozik, de nincs szüksége annyi fényre, mint a sügérnek (*Perca fluviatilis* Linnaeus 1758) (POPOVA és SYTINA 1977). A táplálékhal elkapásának sikere nem függ a préda mennyiségétől, képes egy példányt is nagy sikerrel elkapni egy rajból (TURESSON és BRÖNNMARK 2004). Sötétedés után, zavaros vízben a teljes vízoszlopot használja táplálkozása során (FERINCZ és mtsai., 2023). A süllő magányosan vadászik csak úgy, mint a csuka, a sügérnél megfigyelhető kooperatív zsákmányszerzés nem jellemző rá (CRAIG 2008; EKLÖV 1992).

3.6 A süllő szaporodása

Ahogy eléri a süllő a 5,7 cm-es teljes testhosszúságot (TL) megkezdődik az ivarszervek szöveti differenciálódása. Az ikrás egyedeknél már 7,9 cm TL hosszúság és 3,47 g-nál megkezdődik az oogenezis, míg a tejes egyedek spermiogenezise csak később indul meg (ZAKES és DEMSKA-ZAKES 1996). Az ivarérettséget a tejes egyedek előbb, 3.-6. míg az ikrások később, 4.-8. életévükben érik el (LAPPALAINEN és mtsai., 2003). Az általános trendtől eltekintve a természetben az ivarérettséget nagyban befolyásolja a hőmérséklet és a táplálékellátottság (LAPPALAINEN és MALINEN 2002). A süllő természetes körülmények között évente csak egy alkalommal ívik (HOKANSON 1977). Az ikrások testtömegkilogrammonként 50-450 ezer ikrát termelnek melyek jellemzően 0,8-1,4 mm átmérőjűek (LAPPALAINEN és mtsai., 2003). Az ikrák érése egyszerre történik. Az ívási időszak jellemzően március-április hónapokra esik 6-16 °C fokos vízhőmérséklet mellett. A fajra nem jellemző, hogy az ívási vándorlás meghaladja a 35 kilométert (KOED és mtsai., 2000; LAPPALAINEN és mtsai., 2003). A süllő ívási szempontból phytophil, azaz a növényekre ívó halak csoportjába tartozik (BALON és mtsai., 1977). A tejes egyedek fészket készítenek a gyökérzet vagy a kemény aljzat megtisztításával. Az egyedek párban ívnak. Az ívás után a tejesek kelésig őrzik, tisztítják a fészket (COLLETTE és BĂNĂRESCU 1977; CRAIG 2008; FERINCZ és mtsai., 2023). A kelés a vízhőmérséklet függvényében 3-14 napot vesz igénybe, a kikelt lárvák mérete 4,5-6,5 mm között változik (LAPPALAINEN és mtsai., 2003). A természetes állományok szaporulatát a táplálék ellátottság mellett döntő többségben az időjárási tényezők befolyásolják. A hirtelen lehűlés, erős hullámozás mind negatívan tudják

befolyásolni a frissen kelt lárva megmaradását (SPECZIÁR 2005; SPECZIÁR 2010; SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2018). Az ívást követően a nyári nyugalmi időszakban zajlik le a petefészek regenerálódása. Majd ősszel újra kezdetét veszi a petesejtek szikanyag építése és a tavasszal bekövetkező ívásra való felkészülés (HOKANSON 1977). Ugyan a süllő jól tolerálja a magas sókoncentrációt (BROWN és mtsai., 2001; CRAIG 2008; KESTEMONT és mtsai., 2015; LEHTONEN és mtsai., 1996), egyes vizsgálatokból (LEHTONEN és mtsai., 1996; LOŽYS és mtsai., 2017) úgy tűnik, ívás idején inkább az édesvízi környezetet preferálja.

3.7 A süllő gazdasági jelentősége

Régebben a süllő elsősorban a halászat, napjainkban már inkább a horgászat szempontjából tekinthető kiemelt jelentőségűnek. A népszerűségének titka, hogy a kiváló ízű szálkamentes húsa mellett mind halász, mind horgász eszközökkel viszonylag könnyen fogható. A horgászok kiemelt zsákmány állataként nagyban elősegíti a természetes vízterületek rekreációs hasznosítását (FERINCZ és mtsai., 2023; HARKA és SALLAI 2004; LEHTONEN és mtsai., 1996; STEFFENS és WINKEL 1999; TÓTH és BÍRÓ 1984), mindemellett a halászat részéről az egyik legértékesebb fajként tartják számon (ABDOLMALAKI és PSUTY 2007; TYUTYUNOV és mtsai., 2002; VETEMAA és mtsai., 2001). Népszerűségének köszönhetően számos víztestbe telepítették is (ESCHBACH és mtsai., 2014; LOUATI és mtsai., 2016). Bizonyos területeken pedig nem tisztázott, hogy emberi beavatkozás következtében vagy pedig természetes úton jelent-e meg (GOUBIER 1972). A süllőnek mint csúcsragadozónak fontos szerepe lehet a tápláléklánc biomanipulációjában is (HILGE és STEFFENS 1996; WYSUJACK és mtsai., 2002). Csúcsragadozó hiányában ugyanis a zooplankton fogyasztó halak túlzott elszaporodása a fitoplankton fajösszetételét és mennyiségét is befolyásolja, ami a tavak eutrofizációjához vezethet. A süllő viszonylag kis szájmérete miatt inkább a megnyúltabb testű, alacsonyabb hátú halakat fogyasztja, ezért gyakorta vált a ponttyal (*Cyprinus carpio* Linnaeus 1758) telepített halastavak másodlagos halfajává (PINTÉR 1989).

A süllő gazdasági szempontból hazánk egyik legértékesebb halfaja. A magyar éttermek körében készült felmérés alapján a süllő -igen magas ára ellenére- a harmadik leggyakrabban rendelt halétel (IVANCSÓNÉ és KÖMÍVES 2018). Annak fényében,

hogy hazánkban a halfogyasztás jóval alatta marad az Európai Unió átlagnak (IVANCSÓNÉ és KÖMÍVES 2018) ez az eredmény igen imponáló. A globális szinten csökkenő tengeri halászati fogás (BAUM és mtsai., 2003; MULLON és mtsai., 2005; MYERS és WORM 2003; PAULY és mtsai., 2002; PAULY és ZELLER 2016), amelynek mennyisége nem fedezi a felét sem az európai halfogyasztásra vonatkozó ajánlásnak (LOFSTEDT és mtsai., 2021), valamint az édesvízi természetes állományok csökkenése (MOYLE és LEIDY 1992), mind abba az irányba mutatnak, hogy a halfogyasztás mértékének kellő biztosítása nem lehetséges halastavi és intenzív, recirkulációs rendszerekben előállított halak nélkül. A süllő pedig megfelel ezeknek az elvárásoknak, hiszen szaporítása (BLECHA és mtsai., 2016; DOBROTA és mtsai., 2021; ZAKĘŚ és DEMSKA-ZAKĘŚ 2009; ZARSKI és mtsai., 2012), tápra szoktatása (BÓDIS és mtsai., 2007; COLCHEN és mtsai., 2020; IMENTAI és mtsai., 2020; KESTEMONT és mtsai., 2007; KOZŁOWSKI és mtsai., 2021), valamint nevelése (POLICAR és mtsai., 2016a; STEINBERG és mtsai., 2019) napjainkban már rutinszerűen történik. Egyes szerzők (DALSGAARD és mtsai., 2013; FONTAINE és mtsai., 2009; POURHOSEIN SARAMEH és mtsai., 2012) épp ezért ideális jelöltnek tartják az akvakultúra termelés diverzifikálásához. A nagy növekedési erélye, kiváló húsmínősége és a felvevőpiaci elfogadottsága mind olyan tényezők, amelyek a fogassüllőt a termelés szempontjából igen fontos szereplővé teszik (DALSGAARD és mtsai., 2013; ENDE és mtsai., 2021; PYANOV és mtsai., 2014).

3.8 Filogenetikai jellemzők

3.8.1 A *Sander* nem filogenetikai jellemzői

A *Sander* nem fajai általánosan elterjedtek a holarktikus faunaterületen. Filogenetikai oldalról nézve a *Sander* nem egy Észak-Amerikai és az Eurázsiai ágra tagolódik. A két kontinensen nagyon hasonló elterjedési mintázatot mutatnak a nem képviselői (HAPONSKI és STEPIEN 2013). Az Észak-Amerikai kontinensen előforduló fajok eredetéről több hipotézist is publikáltak (BALON és mtsai., 1977; BILLINGTON és mtsai., 1991; BILLINGTON és mtsai., 1990; CAVENDER 1998; COLLETTE és BĂNĂRESCU 1977; FABER és STEPIEN 1998). Ám ezek közül azok tekinthetők elfogadhatónak, amelyek szerint a nembe tartozó fajok közös ősének nagy elterjedési területe volt (CAVENDER 1998), valamint amelyek az Észak-Amerikai állományokat Eurázsiaiából eredeztetik és a migrációt az Észak-atlanti-földhíd (BALON és mtsai.,

1977) segítségével magyarázzák, mégpedig 16,3 millió évnél korábról. Az időbeni behatárolás pedig azért nagyon fontos, mert Észak-Amerikából sikerült kimutatni két, további már kihalt *Sander* nembe tartozó fajt, amelyek kihalásának korát az egyik esetben ~16,3-13,6 (MURRAY és DIVAY 2011) a másik esetben pedig ~5 millió évvel (MURRAY és mtsai., 2009) korábbra becsülték.

3.8.2 A *Sander* nem képviselőinek szétválása

Jelenleg öt faj alkotja a *Sander* nemet, amely teljes mértékben monofiletikus, két Észak-Amerikai a „sauger” és a „walleye”, valamint három Eurázsiai a fogassüllő, kőssüllő és tengeri süllő. A két fő ág, az Észak-Amerikai és Eurázsiai már ~20,8 millió évvel ezelőtt a korai Miocén idején kettévált. Az Észak-Amerikai ág ~15,4 millió évvel ezelőtt érkezett újra elágazáshoz és alakult ki a „sauger” és a „waleye”. Az Eurázsiai közös ősi ágról először a kőssüllő vált le ~13,8 millió évvel ezelőtt, majd ezt követően a fogassüllő és tengeri süllő ág vált ketté ~9,1 millió évvel ezelőtt (HAPONSKI és STEPIEN 2013). A közös ősről való leválás sorrendjéből is látszik, hogy a mi hazai süllőnk legközelebbi rokon faja nem a vele egy víztérben is gyakran előforduló, kőssüllő, amivel még természetes úton is képes hibridizálni (MÜLLER és mtsai., 2010), hanem a tengeri süllő. A két faj kettéválásában valószínűleg nagy szerepet játszott a Ponto-Kaspi régió (Fekete és Kaspi-tenger) vizének növekvő sókoncentrációja. A tengeri süllő jól adaptálódott a magas sókoncentrációhoz, és jelenleg már csak a Fekete és Kaspi-tengerben él (REID és ORLOVA 2002). A süllő annak ellenére, hogy édesvízi halfajnak tekintjük, jól tolerálja a magasabb sókoncentrációt (BROWN és mtsai., 2001; CRAIG 2008; KESTEMONT és mtsai., 2015; LEHTONEN és mtsai., 1996) ezzel is jelezve a közeli rokon kapcsolatot.

3.8.3 Az észak-amerikai és eurázsiai fajok közti különbségek

Az észak-amerikai és eurázsiai fajok között számos különbség figyelhető meg. Az eurázsiai fajoknál a hím építi és őrzi is a fészket a megtermékenyítést követően (COLLETTE és BĂNĂRESCU 1977; CRAIG 2008; DANILENKO 1991; KUZNETSOV 2010; NOVITSKIJ 1999; TIKHOMIROVA 1973), míg az észak-amerikai fajokra ez nem jellemző. A süllő és a tengeri süllő monogámok, ikrájukat egy alkalommal rakják le (COLLETTE és BĂNĂRESCU 1977; CRAIG 2008), a kőssüllőt elhúzódo szakaszos ívás jellemzi (DANILENKO 1991; NOVITSKIJ 1999). Észak-

amerikai társaik ezzel szemben csoportosan ívnak, amely akár több napig is elhúzódhat (CRAIG 2008; SCOTT és CROSSMAN 1973). Talán ez lehet az egyik oka annak, hogy a nembe tartozó fajok közül az észak-amerikai fajok magasabb genetikai változatosságot mutatnak. A másik jelentős tényező az lehet, hogy az elterjedtebb óvilági fajok (süllő, kősüllő) a jégkorszakok során nagyobb állománycsökkenést szenvedtek el aminek jelentős genetikai konzekvenciái is voltak (palacknyak hatást okozott) (HAPONSKI és STEPIEN 2013). Ezt követően pedig az alapító hatás mintájára viszonylag kis területről a Kaszpi-tenger térségéből tudták újrakolonizálni a kontinenst (FABER és STEPIEN 1998; HAPONSKI és STEPIEN 2013). Az eurázsiai fajok közül a tengeri süllő annak ellenére, hogy a legkisebb elterjedési területtel rendelkezik magasabb genetikai diverzitást mutatott, mint a kősüllő. Ezt a relatíve magas genetikai diverzitását valószínűleg annak köszönheti, hogy viszonylag kicsi elterjedési területe nem jegesedett el, így állománymérete sem csökkenhetett le számottevően (HAPONSKI és STEPIEN 2013).

3.8.4 Az európai süllőállomány filogenetikai jellemzői

KOHLMANN és mtsai., (2013) az európai süllőállományok vizsgálata során Citokróm b szekvenciáik alapján két fő csoportot különített el: a Közép és Kelet-Európára jellemző „A”-t, és a Franciaország, valamint Tunézia területére jellemző „B”-t. A két fő haplotípus jelenlétét a későbbiekben más vizsgálat is megerősítette (TSAPARIS és mtsai., 2022). A KOHLMANN és mtsai., (2013) által „A” csoportnak elnevezett klád Európán kívül még a Kaszpi-tenger és az Aral-tó területén (BARMINTSEVA és mtsai., 2014), Oroszországban, Azerbajdzsánban, valamint Iránban is megtalálható (TSAPARIS és mtsai., 2022). A „B” elnevezésű csoport korlátozottabb elterjedésű, inkább a Duna vízrendszerére jellemző, de Oroszországban és Tunéziában is előfordul (LOUATI és mtsai., 2016; TSAPARIS és mtsai., 2022). A két nagy haplocsoport elterjedési területének átfedéséért vélhetően emberi hatások (telepítés) tehetők felelőssé.

A Duna vízrendszerére jellemző állomány jelenlétét ESCHBACH és mtsai., (2014) is bizonyították. Felvetésük szerint, a jégkorszak ideje alatt a dunai vízgyűjtő más halfajokhoz hasonlóan (BERNATCHEZ és mtsai., 1992; SEIFERTOVÁ és mtsai., 2012) a süllő számára is refúgiumként szolgált, ahonnan a terület rekolonizációja elindulhatott.

3.9 A süllő populációgenetikai sajátosságai

Manapság a gazdaságilag hasznosított fajok esetében az ökológiai és élettani adottságain túl egyre fontosabbá válik azok genetikai sajátosságainak pontos ismerete is. Napjainkban a technika fejlődésével egyre inkább elérhetővé válnak azok az eljárások melyeknek köszönhetően nemcsak a természetes állományok genetikai szerkezetét tudjuk vizsgálni, hanem adott esetben célzottan tudunk beavatkozni, céljainknak megfelelően tudjuk kialakítani a gazdálkodási tervet. A természetes populációk mellett az intenzív rendszerek számára is fontos információ nyerhető az állományok genetikai vizsgálatából, amelyek a termelési igényeknek megfelelő szelekciós vonalak kialakítását tudják megalapozni.

Annak ellenére, hogy a természetes vízi gazdálkodás és az akvakultúra számára is kiemelt jelentőségű fajról beszélhetünk, a fajspecifikus mikroszatellit markereket viszonylag későn kezdték el használni a süllő populációgenetikai vizsgálata során (KOHLMANN és mtsai., 2013). Kezdetben a közelrokon fajokra, mint a *Sander vitreus*-ra (BORER és mtsai., 1999; WIRTH és mtsai., 1999), és *Perca flavescens*-re (Mitchill, 1814) (LECLERC és mtsai., 2000) leírt mikroszatellit markereket használták (BJÖRKLUND és mtsai., 2007; POULET és mtsai., 2009; SÄISÄ és mtsai., 2010). Az első fajspecifikus markereket csak 2008-ban írták le (KOHLMANN és KERSTEN 2008). Ezek segítségével sikerült később az Aral-tónál 3 vadon élő süllő populációt azonosítani (KHURSHUT és KOHLMANN 2009).

3.9.1 A távol-keleti és a Ponto-Kaszi régióból származó populációk genetikai vizsgálata

3.9.1.1 Kína

Kínában a süllő gazdasági szempontból egy jelentős fajnak számít az édesvízi haltenyésztésben (HUO és mtsai., 2010). A faj leginkább az ország északkeleti és északnyugati területein található meg. Az északnyugati populációk az Ulungor-tóból származnak (WANG és GUO 2017; WANG és TIAN 2021), ahová Közép-Ázsiából érkezett a süllő az Irtyisz folyón keresztül még az 1960 években. Az utóbbi évtizedben ez a kapcsolat a folyó és a tó között megszűnt (HUO és mtsai., 2010), helyette csak egy keskeny csatorna maradt (LIU és mtsai., 2021), ami a genetikai állomány elszigetelődését vetítette előre. Az északkeleti populációk ezzel szemben a volt

Szovjetunió területéről származnak (LI 1999). A süllő kolonizációját a faj természetes terjedése mellett az emberi telepítések is igen jelentős mértékben elősegítették (LU és mtsai., 2022). Hat természetes populációt megvizsgálva LU és mtsai., (2022) egy Kelet-Nyugati irányú elkülönülést tudtak kimutatni a genetikai állományban, amely valószínűleg az égtájakra jellemző populációk eltérő eredetével magyarázható. A lókuszonkénti átlagos allélszám 2,333 és 7,8 között változott a vizsgált populációk esetében. A legmagasabb allélszám az Ulungor-tóból származó állomány esetén volt megfigyelhető, amely Közép-Ázsiai eredettel rendelkezett. A legalacsonyabb értékeket pedig az ország keleti felén lévő mintahelyeken (Khanka-tó, Wusuli-folyó) mérték. A kelet-nyugat irányú elkülönülés mértékét jól szemlélteti, hogy a leginkább keletre található Khanka-tó és Wusuli-folyó páronkénti F_{st} értékei a többi populációval összevetve a 0,2854 és 0,3273 értékek között mozogtak.

3.9.1.2 Oroszország

Oroszországban az édesvízi kereskedelmi halászat egyik legértékesebb halfaja a süllő. Az Azovi- és Fekete-tenger valamint a Kaszpi-tenger környéki folyók alsóbb szakaszain kiemelt gazdasági jelentőségű állománya él (BRAZHNIK és mtsai., 2012; RESHETNIKOV 2003). Mivel a Volga-Akhtuba terület hidromorfológiai szempontból jelentősen eltér a Volga-Delta szakaszától ezért az erről a területről származó állományon mind morфомetriai, mind populációgenetikai vizsgálatot is végeztek (KUSISHCHIN és mtsai., 2018). Szignifikáns különbséget nem találtak a Volga és az Akhtuba-folyókban élő süllőpopulációk genetikai vizsgálata során. A lókuszonkénti átlagos allélszám 12,87 volt (KUSISHCHIN és mtsai., 2018). Ez az érték mind az Aral-tó vízgyűjtőjén (KHURSHUT és KOHLMANN 2009), mind pedig az Urál folyón végzett vizsgálatok (BARMINTSEVA és mtsai., 2014) értékeihez viszonyítva hasonló szintű volt, messze meghaladva az Európai (ESCHBACH és mtsai., 2014; LOUATI és mtsai., 2016; POULET és mtsai., 2009; TSAPARIS és mtsai., 2022), vagy a Balti államok (BJÖRKLUND és mtsai., 2007; SÄISÄ és mtsai., 2010; SALMINEN és mtsai., 2012; SRUOGA és mtsai., 2008) populációinak allélgazdagságát.

3.9.1.3 Kazahsztán

Kazahsztánban az 1960-as évektől telepítették a süllőt a legtöbb víztestbe. A telepített állományok az Urál-folyó és a Szír-darja-folyóból származtak (DUKRAVETS és DIKANSKII 1989). Az eltérő korú, de már ivarérett süllők folyamatos telepítésének hatására, a faj stabil és erős populációt tudott kialakítani minden vizsgált élőhelyen. Az elmúlt években a süllő Kazahsztán legértékesebb kereskedelmi halfajává vált és egyben az ország legfontosabb export cikke is lett (BARMINTSEVA és mtsai., 2014). Az intenzív halászatnak köszönhetően viszont a faj állományai csökkenésnek indultak. A mesterséges szaporításhoz, ami az állomány utánpótlását biztosítja pedig szükség volt az országban élő süllőpopulációk pontos genetikai struktúrájának megismerésére. BARMINTSEVA és mtsai., (2014) tanulmányából kiderül, hogy az országban található süllőpopulációk nem mutatnak számottevő genetikai különbségeket. A lókuszonkénti átlagos allélszám 6,3 és 7,5 között változott az egyes populációk között. A leginkább eltérő populáció a Volga-delta állománya volt. A Balkas-tó telepített állományán nem volt megfigyelhető a genetikai diverzitás vagy a heterozigotitás csökkenése az ország többi populációjához képest. Ez valószínűleg annak, köszönhető, hogy a folyamatosan telepített állomány jól adaptálódott a helyi viszonyokhoz és az idő múlásával stabil populációt tudott kialakítani. Mivel az ország különböző pontjain nem tapasztaltak jelentős genetikai eltérést a vizsgált állományok között, így a tenyésztésbe vont szülőállományok beszerzése bármely területről megvalósítható anélkül, hogy a genetikai diverzitás csökkenésétől kellene tartani.

3.9.1.4 Üzbegisztán

Ahogy Kazahsztánban kiemelkedő jelentősége van a süllőnek a kereskedelmi halászatban (BARMINTSEVA és mtsai., 2014), úgy Üzbegisztánban is az egyik legfontosabb halfajként tartják számon (KHURSHUT és KOHLMANN 2009). Eredetileg az Aral-tóban és a két folyójának az Amu-darjának és a Szír-darjának a delta torkolatában tekinthetjük őshonosnak a süllőt. Az Aral-tó öntözőrendszerének köszönhetően később jelentősen tudott nőni a faj elterjedési területe. Ezzel párhuzamosan a kor szellemének megfelelően a süllőt az 1960-as évektől telepítették is. A telepített állomány nagy része az Urál-folyóból származik. KHURSHUT és KOHLMANN (2009) három természetes populációt hasonlított össze az Aral-tó vízgyűjtő területéről, amelyeket német eredetű tenyésztett állományokkal vetették

össze. Ez a vizsgálat volt az első amelyben a KOHLMANN és KERSTEN (2008) által leírt 9 mikroszatellit markert használták természetes állományok esetén. A lókuszonkénti magas allélszám (5,56-14,22) mellett a vizsgált állományok mindegyike szignifikánsan elkülönült egymástól.

3.9.1.5 Irán

A süllőt az iráni halfauna kiemelt jelentőségű halfajaként tartják számon, amely legnagyobb tömegben a Kaszpi-tenger parti zónájában fordul elő (ABDOLMALAKI és PSUTY 2007). Míg 1927 és 1936 között az ország teljes halászfogásának 29,7%-át adta a süllő, addig mostanra ez az arány már kevesebb, mint 0,2% (ABDOLMALAKI és PSUTY 2007; FALAHATKAR és mtsai., 2018). Iránban az egykoron leggyakoribb halfajnak tekintett süllő (COAD 1980) állománya pár évtizeddel később teljesen összeomlott. A drasztikus állománycsökkenéshez több tényező is hozzájárult. A környezetszennyezés, az ívóhelyek megszűnése és a túlhalászat együttesen okozta az állomány összeomlását (FALAHATKAR és mtsai., 2018). A 30-as évek elején az évi 3000 tonnás süllő fogás a 80-as évekre 5 tonnára csökkent. Ennek hatására az iráni halászati szervezet 1989-től kezdődően süllő keltetéssel, és az ivadék visszatelepítésével próbálta támogatni a természetes állományokat elsősorban a Kaszpi-tenger déli részén (FALAHATKAR és mtsai., 2018). GHARIBKHANI és mtsai., (2009) a Kaszpi-tenger déli részén vizsgálták a süllőpopulációk genetikai változatosságát. A lókuszonként kapott alacsony allélszám (3,5-2,7) messze elmaradt a Ponto-Kaszpi régió környékére jellemző értékektől (BARMINTSEVA és mtsai., 2014; KHURSHUT és KOHLMANN 2009; KUSISHCHIN és mtsai., 2018). Ezek alapján arra lehet következtetni, hogy a hirtelen összeomlás miatt a megmaradó állományok genetikai diverzitása jelentősen csökkent (palacknyak effektust szenvedtek el). A jelentős genetikai elszegényedést a kihelyezett tenyésztett állomány sem tudta orvosolni. A populációk közti genetikai változékonyság (F_{st}) (HOLSINGER és WEIR 2009) alapján viszont mindhárom vizsgált populáció között szignifikáns különbséget találtak.

3.9.2 Az Észak-Európai állományok genetikai vizsgálata

3.9.2.1 Svédország

A skandináv országokban, mint Svédországban, Finnországban és Norvégiában őshonos a süllő, ennek ellenére a pisztrángféléket követően a legnagyobb mennyiségben telepített halfajnak számít (TAMMI és mtsai., 2003). BJÖRKLUND és mtsai., (2007) a közép- és észak-skandináv területek süllőállományát hasonlították össze. A minták nagy része Svédországból származott melyeket finn állományokkal egészített ki, külcsoporthként pedig az Oroszországi Ladoga-tó állományát használta. Az északabbra fekvő állományok átlagos allélgazdagsága szignifikánsan magasabb ($4,62 \pm 0,83$) volt, mint a délebbre fekvő állományoké ($3,38 \pm 0,62$). A Ladoga-tó állományának az Ázsiai állományokhoz hasonlóan jelentősen magasabb (8 ± 2) volt az allélgazdagsága. A skandináv területek észak-déli elkülönülését emellett a vizsgálat mellett még SÄISÄ és mtsai., (2010) is ki tudták mutatni a későbbiekben, kisebb térléptéken is, pusztán Finnország területén belül maradván. Az észak-déli elkülönülés egyik lehetséges oka lehet, hogy a süllő kolonizációja nagy valószínűséggel a sügérhez hasonlóan a jégkorszakot követően több elkülönült refúgium területről indulhatott meg (HEWITT 1999; NESBØ és mtsai., 1999), melyek közül a két legvalószínűbb a Kelet-Európai és a Fekete-tengeri útvonal (SÄISÄ és mtsai., 2010) voltak. Bár a kolonizáció a Balti Jeges-tó idején 13.000 évvel ezelőtt kezdődött. A faj elterjedési területét a már melegebb és édes vizű Ancylus-tó határozta meg (LEHTONEN és mtsai., 1996; REID és ORLOVA 2002). A Balti-tenger helyén 7500-6000 évvel ezelőtt kialakuló tó (BJÖRCK 1995) vízszintje 100-150 méterrel haladta meg a jelenlegi tengerszintet (SALMINEN és mtsai., 2012). A későbbiekben bekövetkező vízszintcsökkenés hatására a magasabban fekvő északi területeken több tó maradhatott fenn, amelyek refúgium területként szolgálhattak a faj számára. BJÖRKLUND és mtsai., (2007) vizsgálata alapján az északi területek közt lévő génáramlás elhanyagolható mértékű a déli területeken megfigyeltékhez képest. Az északi területeken jelenlévő természetes barriereket számából arra lehet következtetni, hogy a faj számára emberi beavatkozás (telepítés) nélkül lehetetlen a migráció.

3.9.2.2 Finnország

Finnországban süllő mind a kereskedelmi halászat és a rekreációs célú horgászat számára is kiemelt jelentőségű halfaj. A terület süllőállományait sok helyen túlhalászták (HEIKINHEIMO és mtsai., 2006), amely így több esetben az állományok összeomlását okozta (COLBY és LEHTONEN 1994). És ezen az időközben bevezetett korlátozó intézkedés sem segített. A túlzott halászati nyomás ellensúlyozására valamint az új horgászati lehetőségek megteremtése céljából, számos élőhelyre telepítették vissza a süllőt, amelyhez tavi nevelt állományt használtak (RUUHIJÄRVI és mtsai., 1996). Az állománypótló telepítések gazdasági szempontból sikeresnek bizonyultak, a fogási számok növekedtek és a betelepített egyedek sok élőhelyen megjelentek (RUUHIJÄRVI és mtsai., 2005; RUUHIJÄRVI és mtsai., 1996). Ami a gazdasági oldalon egyértelmű sikerként jelentkezett az a genetika oldaláról nézve már korántsem biztos, hogy olyan sikeres volt. A SALMINEN és mtsai., (2012) által vezetett vizsgálat több telepített tó süllőállományát elemezve arra jutott, hogy az emberi beavatkozásnak köszönhetően egy mesterséges génáramlás figyelhető meg a telepített tavak populációiban. Így a kontroll nélküli telepítések könnyen a genetikai állomány leromlásához vezethetnek. Az állománypótló telepítések nem érintették a tengerparti állományt. SÄISÄ és mtsai., (2010) ezért a tengerparti és a szárazföldi állományok genetikai diverzitását hasonlították össze. A tavi populációk genetikai diverzitása magasabb volt a tengerparti állományokkal összevetve. Ezen felül a tavi populációk között is megfigyelhető volt egy észak-déli elkülönülés csak úgy mint BJÖRKLUND és mtsai., (2007) vizsgálatában. A tengerparti és tavi populációk között tapasztalt 0,25-ös F_{st} érték kiemelkedően nagynak számít, ahogy az észak-déli tavak között tapasztalt 0,19-es F_{st} érték is. Az átlagos allélgazdagság (5,3) közepesnek tekinthető. A nagymértékű és régóta fennálló telepítések ellenére a süllőállományok között tapasztalt genetikai diverzitás mértéke meglepő volt (BJÖRKLUND és mtsai., 2007; SÄISÄ és mtsai., 2010; SALMINEN és mtsai., 2012). Ez részben annak köszönhető, hogy 1980-ig csak olyan helyre telepítették a süllőt, ahol akkor nem fordult elő. Így pedig számos őshonosnak tekinthető állomány érintetlen tudott maradni. Az 1980-as évektől kezdődő intenzív telepítéssel azonban ez a trend már megváltozott (SALMINEN és mtsai., 2012). Az északi és déli állományok közti markáns különbség viszont rámutat, hogy a helyi viszonyokhoz adaptálódott állományok megőrzése hosszútávon csak akkor lehetséges, ha az esetleges

állománypótló telepítések csak az adott területről származó szülőpárok bevonásával történik.

3.9.2.3 Litvánia

SRUOGA és mtsai., (2008) Litvániában vizsgálták a süllő és a sügér állományok genetikai diverzitását. A vizsgálatukhoz három élőhelyről gyűjtöttek mintákat. A Balti-tenger tengerparti állománya mellett a másik két mintahely a Kúr-öbölben helyezkedett el. A lókuszonkénti átlagos allélszámok meglehetősen alacsonynak (2,66-2,33) tekinthetőek voltak. A mintahelyek közti eltérő sókoncentráció ellenére az egyes populációk közti genetikai diverzitás nem mutatott szignifikáns értéket, így nem beszélhetünk genetikai értelemben elkülönülő populációkról. A süllő ívási vándorlásával számos tanulmány foglalkozott a Balti-tenger térségében (LEHTONEN 1979; LEHTONEN és TOIVONEN 1987; SAULAMO és mtsai., 2005). Ezek a vizsgálatok kimutatták, hogy az egyes populációk a megszokott ívási helyeiket használják, de a táplálkozási és a téli időszak alatt az állományok keverednek egymással. Ezekhez a vizsgálatokhoz hasonló, kifejezetten a Kúr-öbölre koncentráló migrációt vizsgáló tanulmány is készült, amely szintén megerősíti, hogy a süllőállományok bizonyos periódusokban keverednek egymással (LOŽYS 2003). Sajnos SRUOGA és mtsai., (2008) az ívási periódus után vettek mintát az egyes élőhelyeken, így a szignifikáns csoportelkülönülések hiánya adódhat az állományok természetesen előforduló keveredéséből is. Szintén ezt a feltételezést támasztja alá LOŽYS és mtsai., (2017) munkája, ahol a süllő otolit Sr:Ca arányából állapították meg az egyes egyedek tartózkodási helyét életük során. A tanulmányban a szerzők rámutatnak, hogy a süllők a kelést követő kezdeti életszakaszukban édesvízben élik az életüket. Ez az eredmény pedig egyértelművé teszi, hogy a faj a félsós vizekből is visszajár a folyók és öblök nyújtotta édesvizekbe az ívás idejére. Az otolit Sr:Ca arányán kívül ezt még terepi megfigyelések is alátámasztják (LEHTONEN és mtsai., 1996).

3.9.3 A Közép-Európai állományok genetikai vizsgálata

3.9.3.1 Németország

A süllő elterjedése Németországban a Duna és az Elba folyók vízrendszeréig tartott egészen a XIX századig. Ezt követően az emberi telepítéseknek köszönhetően már más folyókban is megjelent (KOTTELAT és FREYHOF 2007; WELCOMME 1988). Mivel gazdasági és horgászati szempontból is értékes faj, eredeti elterjedési területén kívülre is telepítették. ESCHBACH és mtsai., (2014) a Németországi természetes vizek őshonos süllő populációit vizsgálva három, a Duna, Elba, és Odera folyók vízrendszerére jellemző, genetikailag elkülönült kládot tudtak kimutatni. Azokon a területeken, amelyekre emberi beavatkozás következtében került a süllő (Rajna, Weser, Ems) viszont mindhárom klád előfordulását sikerült kimutatni, ami azzal magyarázható, hogy a telepítéshez mindhárom vízrendszer állományát felhasználták. Ezekkel a telepítésekkel viszont az országon belül aszimmetrikus génáramlást idéztek elő. Az átlagos allélgazdagság az összes mintavételi pontra nézve $4,5 \pm 0,7$ volt, ami egyező mértékű a Skandináv állományokéval összevetve. A telepített területeken az átlagos allélgazdagság kicsit magasabb ($5,02 \pm 0,57$), míg az őshonos területeken kicsit alacsonyabbnak ($4,26 \pm 0,64$) mutatkozott. A KOHLMANN és mtsai., (2013) által leírt két haplocsoportot (A és B) természetesen ESCHBACH és mtsai., (2014) is kitudták mutatni Németország folyóiból. Míg az A haplocsoport számos víztestre jellemző volt, addig a B haplocsoport inkább a Duna vízgyűjtő területére koncentrált. Ez mellett még a szerzők egy B2 elnevezésű alcsoportot is azonosítottak, amely szintén a Duna vízrendszerén belül került elő és amely alátámasztaná azt a sokak által (HAPONSKI és STEPIEN 2013; KOHLMANN és mtsai., 2013) támogatott és más fajok esetében már bizonyított (BERNATCHEZ és mtsai., 1992; SEIFERTOVIÁ és mtsai., 2012) feltételezést, hogy egy Dél-Kelet Európai refúgium területe is lehetett a fajnak.

3.9.3.2 Franciaország

Franciaország területén a süllő nem tekinthető őshosznak. Az első példány 1912-ben egy a Rhône-t és a Rajnát összekötő csatornából került elő, amelybe vagy a Bodeni-tóból érkezhetett a faj (ARMENGAUD 1962; GOUBIER 1972) ahová korábban telepítették be, vagy egy halgazdaságból szökhettek ki (GOUBIER 1972). Akárhogy is

történt, a XX. század közepére a süllőállomány mérete már az ország szinte minden pontján növekedést mutatott (CHIMITS 1953). POULET és mtsai., (2009) az agrártájhasználat miatt erősen módosított Rhône-delta torkolatában vizsgálták a süllő genetikai diverzitását. A négy különböző víztestből vett mintákat mikroszatellit markerekkel elemezték. A mintavételi helyek lefedték, magát a Rhône-folyót, az agrár-művelésű terület előtt lévő öntözőcsatornarendszert, az utána következő vízelvezető csatornarendszert, valamint az ezektől jól elhatárolható brakkvízű Vaccarès-lagúnát. A deltatorlatba telepített állományok átlagos lókuszonkénti allélgazdagsága (5,66-6) magasabb volt, mind a Rhône-folyó (4,33) - a szerzők által természetesnek tekintett állomány - mind pedig a brakk vízü lagúna (4) állományához képest. Az újonnan létrejött populációktól azt várnánk, hogy alacsony genetikai diverzitással rendelkeznek, és ennek következtében várható a kihalásuk is (ALLENDORF és LUNDQUIST 2003; FRANKHAM 2005). Ezzel szemben több példa is van arra, amikor egy mesterségesen telepített állomány genetikai diverzitása meghaladja a természetes populációkét (GENTON és mtsai., 2005; KOLBE és mtsai., 2004; LINDHOLM és mtsai., 2005; ROMAN 2006). Az adott esetben előforduló magas genetikai diverzitás valószínűleg a folyamatos és több irányból érkező telepítéseknek volt köszönhető. Ez a jelenség pedig jól tudja ellensúlyozni az alapító hatást (ROMAN és DARLING 2007).

3.9.3.3 Magyarország

KÁNAINÉ SIPOS és mtsai., (2019) új genetikai markerek leírása céljából vizsgáltak több magyarországi intenzív és tavi süllő populációt. Vizsgálatukat kiegészítették természetes állományokkal is, melyek a Duna felső (német) és alsó (román) szakaszáról származtak. A kutatók ezek mellett még Balatonból származó mintákat használtak a vizsgálatukhoz. A mintahelyek között tapasztalt átlagos lókuszonkénti allélgazdagság 2,481 és 3,975 között változott. Ezek az értékek hasonló mértékűek a Duna vízgyűjtőjén tapasztaltakkal (ESCHBACH és mtsai., 2014). Hasonlóan a francia vizsgálati eredményekhez (POULET és mtsai., 2009) a legmagasabb allélgazdagságot egy intenzív haltelep süllőállománya mutatta. Az ok ebben az esetben is abból vezethető le, hogy ezek az intenzív rendszerek, illetve halastavak több természetes populációból származó szülőállományt használnak (KÁNAINÉ SIPOS és mtsai., 2019). Például a vizsgálatukba bevont Dalmandi halastó állománya egyértelműen a Balatonból eredeztethető.

MOLNÁR és mtsai., (2020) egy tenyésztett és egy ivadék állományt hasonlítottak össze szintén a természetesnek tekinthető balatoni állománnyal. A fent említett vizsgálatokkal ellentétben az összesített és az egyedi allélgazdagságban is magasabb értéket mutatott a természetes állomány a tenyésztett populációkhoz képest. A MOLNÁR és mtsai., (2020) által tapasztalt jelenség nem példa nélküli. ARAKI és SCHMID (2010) áttekintő cikkükben 70 tanulmányt vizsgáltak meg melyekben a természetes és tenyésztett állományok genetikai diverzitását hasonlították össze. A közölt cikkek egyharmada egyértelműen azt mutatta, hogy a tenyésztésbe vont állományok genetikai diverzitása alacsonyabb értéket mutat a természetes populációkhoz képest, míg ennek ellenkezőjéről egy tanulmány sem számolt be. MOLNÁR és mtsai., (2020) vizsgálatában a balatoni állomány átlagos allélgazdagsága olyan magas (10.47 ± 3.98) értéket mutatott, amelyet szinte csak a Ponto-Kaszipi régióban (BARMINTSEVA és mtsai., 2014; KHURSHUT és KOHLMANN 2009; KUSISHCHIN és mtsai., 2018), vagy épp a Ladoga-tó esetében (BJÖRKLUND és mtsai., 2007) figyelhetünk meg. Ugyanakkor a tenyésztett (7.50 ± 3.34) és az ivadék (5.9 ± 1.47) populáció átlagos allélgazdagsága is jóval meghaladta a Duna régióra jellemző értékeket (ESCHBACH és mtsai., 2014). A tenyésztett populációk szerényebb allélgazdagsága arra enged következtetni, hogy a genetikai állományukat igen jelentősen befolyásolja az alapító hatás. A balatoni állomány jelentős genetikai diverzitását TSAPARIS és mtsai., (2022) is ki tudták mutatni. Vizsgálatukban más Európai populációkhoz mérten is kiemelkedő diverzitást figyeltek meg a magyar természetes (balatoni) valamint tenyésztett populációk esetében is. A Magyarországról származó minták átlagos allélgazdagsága 4,9-5,4 között változott. Ezt az értéket csak egy dán populáció tudta elérni 5,5-ös értékkel, azonban a szerzők szerint ez a dán populáció is Magyarországról származik.

3.9.4 Az Afrikai állományok genetikai vizsgálata

3.9.4.1 Tunézia

LOUATI és mtsai., (2016) vizsgálatából kiderül, hogy a Tunéziába telepített süllőállomány eredetileg Franciaországból érkezhetett. A süllő először 1968-ban került Tunéziába, ugyanakkor a betelepített állomány eredete nem volt ismert. Először 30.000 ikrát importáltak az országba, és a Nebhana gátnál került kihelyezésre az állomány. Később 1990-ben a Nebhana gátnál lévő állományból vittek át süllőt a Sidi

Salem gáthoz. Itt aztán a süllőállomány hatalmas növekedésnek indult, a kifogott biomassza 35%-át tette ki. LOUATI és mtsai., (2016) a tunéziai állományokat francia, holland, cseh, és német állományokkal hasonlították össze. A Németországból származó természetes eredetű állomány lókuszonkénti átlagos allélszáma (5,44), valamint allélgazdagsága (4,73) megegyező mértékű volt az országban található állományokkal összevetve (ESCHBACH és mtsai., 2014; KHURSHUT és KOHLMANN 2009). A tunéziai állományok genetikai diverzitásai viszont messze elmaradtak a németországi természetes, valamint a francia telepített populációkhoz viszonyítva is. Lókuszonkénti átlagos allélszámuk (2,11-2,22) és allélgazdagságuk (2,11-2,14) csak a csehországi tenyésztett populációval volt összevethető mértékű. Az alacsony genetikai diverzitás arra vezethető vissza, hogy a kezdeti telepített állományhoz a későbbiekben nem érkezett újabb szállítmány. A tunéziai állományok a vizsgált területek közül a francia mintákkal mutatták a legnagyobb hasonlóságot. Az a tény, hogy a süllő betelepítésének évében Franciaországból más halfajok is érkeztek Tunéziába méginkább megerősíti a kapott eredményeket (LOUATI és mtsai., 2016).

3.9.5 A genetikai vizsgálatok összegzése

A fent részletezett populációgenetikai vizsgálatokból látható, hogy a süllő jelenlegi elterjedési területét tekintve igen eltérő genetikai diverzitással fordul elő az egyes régiókban, országokban. A könnyebb áttekinthetőség érdekében az egyes publikációk genetikai adatait az M2-es mellékletben táblázatosan is összefoglaltam.

Mivel ezek a populációgenetikai vizsgálatok eltérő időben (2007 és 2022 között) történtek, így magától értetődő, hogy a felhasznált genetikai markerek sem egyeztek meg minden vizsgálat esetében. Kezdetben még láthattuk, hogy a közelrokon fajokra leírt markereket használták a szerzők, melyeket fokozatosan váltottak fel a fajspecifikus markerek. A felhasznált mikroszatellit markereken túlmenően láthattuk, hogy a vizsgálatoknál mért mutatók sem mindig azonosak. A lókuszonkénti átlagos allélszámot, valamint allélgazdagságot szinte minden vizsgálat esetében sikerült megállapítani, azonban a heterozigotizáció mértékét, a populációk között tapasztalható F_{st} értékeket vagy épp a beltenyésztettség mértékére utaló F_{is} értékeket már nem minden tanulmány közli. Ugyanakkor a közölt adatok ismerete tekintetében is számos fontos dologra tudunk következtetni a fenti tanulmányokból.

A süllő elterjedési területén belül tapasztalható legnagyobb allélgazdagság a Ponto-Kaszpi régióban figyelhető meg (BARMINTSEVA és mtsai., 2014; GHARIBKHANI és mtsai., 2009; KUSISHCHIN és mtsai., 2018). Ennek oka, hogy a jégkorszak idején ezen a területen a faj túlélése biztosított volt. Annak ellenére, hogy a legnagyobb allélgazdagság itt volt tapasztalható, a folyamatos telepítéseknek köszönhetően ezek az állományok teljesen egyöntetűvé is váltak, egyben az egyes részpopulációk közti különbség, ha volt is valamikor, napjainkra már elhanyagolható mértékűre csökkent.

Nincs általánosan elfogadott hipotézis arra vonatkozólag, hogy a süllő az utolsó jégkorszakot követően hány refúgiumból és milyen útvonalakon kolonizálta jelenlegi elterjedési területét. A faj jól tolerálja ugyan a brakkvizet, de mégis úgy tűnik, hogy más fajokhoz hasonlóan a süllő rekolonizációja is édesvízi refúgium területekről indulhatott meg (NESBØ és mtsai., 1999). A skandináv területeken a hosszú idő alatt kialakuló erős genetikai strukturáltság szintén ezt a feltételezést támasztja alá (BJÖRKLUND és mtsai., 2007; SÄISÄ és mtsai., 2010).

Az európai (ESCHBACH és mtsai., 2014; POULET és mtsai., 2009), skandináv (BJÖRKLUND és mtsai., 2007; SÄISÄ és mtsai., 2010; SALMINEN és mtsai., 2012) vagy akár ázsiai (LU és mtsai., 2022) populációknál nem figyelhető meg akkora átlagos allélgazdagság, mint ami a Ponto-Kaszpi régióra jellemző. Ugyanakkor az egyes részpopulációk között tapasztalt különbségek sok esetben jelentős mértékűek (ESCHBACH és mtsai., 2014; MOLNÁR és mtsai., 2020; SÄISÄ és mtsai., 2010). Az európai állományok sokkal kevésbé tűnnek egyöntetűnek, ami jól jelzi, hogy a telepítések mértéke nem volt olyan jelentős, mint a Ponto-Kaszpi régió esetében.

A rendszeres telepítésnek köszönhetően, annak ellenére hogy a faj nem őshonos a területen, Franciaországban ki tudott alakulni egy genetikailag kellően diverz süllőállomány (POULET és mtsai., 2009). Ezzel ellentétben Tunéziában, ahol szintén idegenhonos a süllő, egy genetikailag sokkal kevésbé diverz állománnyal találkozhatunk (LOUATI és mtsai., 2016). Ez annak köszönhető, hogy a faj megjelenését követően újabb telepítésekre nem került sor, mint Franciaország esetében. Némely esetben pontosan visszakövethető ezeknek az állománytelepítéseknek a pontos eredete (ESCHBACH és mtsai., 2014) azonban ellenpéldaként Franciaországban csak feltevések vannak arra vonatkozólag, honnan érkezhettek kezdetben a süllőállomány (ARMENGAUD 1962; GOUBIER 1972), ahogy a későbbi telepítések eredetét sem sikerült bizonyítani (POULET és mtsai., 2009).

Az elemzések eredményei szerint a magyarországi süllőállományok genetikailag erősen elkülönülnek a többi állománytól, és Európán belül a leginkább elkülönült, egyedi, így értékes genetikai állománnyal Magyarország rendelkezik (TSAPARIS és mtsai., 2022), melyet létfontosságú lenne megőrizni. Az eddig elvégzett vizsgálatból (MOLNÁR és mtsai., 2020) nem látszik, hogy a telepítések negatívan befolyásolták volna az adott területen található állományok genetikai diverzitását. Ez nagyon fontos, hiszen az egyes halgazdaságokban használt szaporításra szánt állomány genetikai diverzitásának tükröznie kell a eredeti természetes állomány genetikai diverzitását (ARLINGHAUS és mtsai., 2015).

3.10 A balatoni süllő állománya

3.10.1 A faj jelentősége a Balaton szempontjából

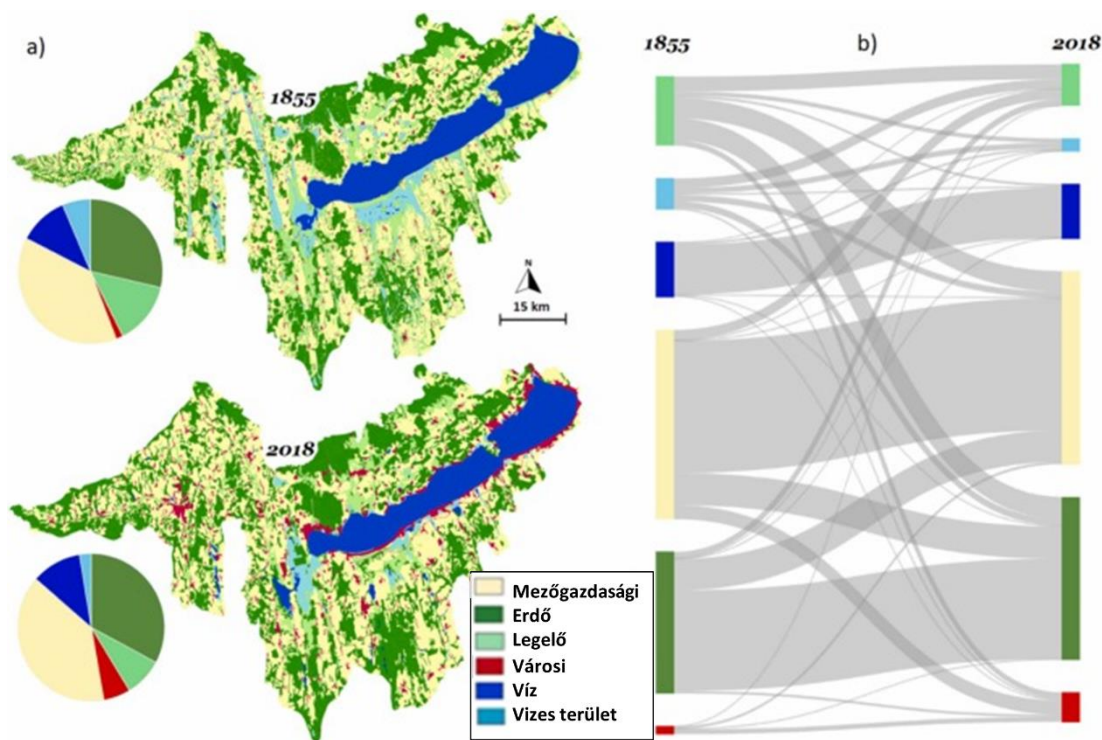
Hazánkban kétségtelenül a Balaton tekinthető a legkiválóbb süllős víznek. Az élőhelyi adottságok megfelelőek a faj számára, mivel a süllő a nem túlságosan gyors folyóvizek mellett a közepes, illetve nagy állóvizeket preferálja leginkább (FERINCZ és mtsai., 2023). A tóban élő ragadozó halak közül ennek a fajnak a legnagyobb az abundanciája (SPECZIÁR 2010). Régebben a tihanyi halászok a Balatonból származó 2 kilogrammnál nagyobb süllőket fogas névvel illették, gondolván, hogy ilyen hal csak itt és sehol máshol nem található (VISKI 1932). Ennek tudatában a Balatonból fogott süllőket egyenként plombálva látták el a halászok, bizonyítva a hal eredetét (GOSZTONY 1940; LUKÁCS 1940). Később természetesen rájöttek, hogy a fogasként emlegetett Balatonból származó hal ugyanúgy a *Sander lucioperca* fajhoz tartozik. Mindemellett a süllő a mai napig az egyik legkiemelkedőbb halfaja a Balatonnak. Nem véletlenül kapta meg a „Balatoni hal” eredetmegjelöléssel védett termék elnevezését (EU2021/949). Ami csak és kizárólag a Balaton vízgyűjtő területén élő, ott szaporított és nevelt halfajok egyedeit jelöli.

3.10.2 A Balaton mint élőhely átalakulása

A Balaton a hozzávetőlegesen 15.000 éves korával (CSERNY és NAGY-BODOR 2000) fiatal tónak tekinthető. Kialakulásától kezdve egészen napjainkig számos változáson ment keresztül, míg végül elérte a mai formáját. Jelenleg az 596 km²-es

területével és 3,2 méteres átlagos mélységével Európa legnagyobb sekély tavának tekintjük (ISTVÁNOVICS és mtsai., 2007).

A PETROVSZKI és mtsai., (2024) által készített Balaton vízgyűjtő területének hasznosításáról szóló ábrán (1. ábra) jól látszik, hogy a Balaton déli oldalát a XIX. század első feléig még nagy kiterjedésű vizes élőhelyek szegélyezik. 1863-ban megépítették a Sió zsilipet, ez pedig lehetőséget adott a hajóforgalom számára a Duna és a Balaton között. A zsilipre a hajózó útvonalon kívül azért is volt szükség, hogy a vízszintet mesterségesen tudják szabályozni, ami akkoriban leginkább a vízszint csökkentését jelentette. Ez pedig előfeltétele volt a déli part mentén megépített vasútvonalnak, ami összekötötte Budapestet az Adriai tengerrel (VIRÁG 1997).



1. ábra: A Balaton vízgyűjtő területének földhasználat és földborítása 1855-ben és 2018-ban (a). Valamint a földhasználat és földborítás átalakulása a két időpont között (b). (PETROVSZKI és mtsai., 2024).

XVII. századi állapothoz viszonyítva, a déli vasútvonal megépítéséig több méterrel csökkentették a Balaton vízszintjét. Ennek a vízszint csökkenésnek köszönhetően a Balaton elveszítette a legértékesebbnek tekintett természetes ívóhelyét a Nagyberket (VIRÁG 1997).

A jelenlegi partvonal körülbelül 240 km hosszú, ennek nagyjából a felét (112 kilométeren) nádas (TÓTH 2016), míg a másik felét (körülbelül 128 kilométeren) mesterséges kövezés alkotja (KARÁDI-KOVÁCS és mtsai., 2023). A nádassal borított részek (12 km²) eloszlása közel sem egyenletes. A nagyobb része (73%-a) a szélvédettebb északi oldalon található (TÓTH 2016).

PETROVSZKI és mtsai., (2024) az elmúlt majdnem 300 év térképeit felhasználva – napjaink műholdfelvételeitől egészen az első katonai felmérésig – megállapították, hogy a Balaton közvetlen parti sávjában (0-1000 méter) bekövetkező változások melyek a tömegturizmusra és az urbanizációra vezethetők vissza sokkal jelentősebbek voltak, mint amik a tágabb vízgyűjtő területét érintették. A legjelentősebb változások leginkább a szocialista korszakban voltak megfigyelhetők, amikor Közép- és Kelet-Európa egyik leginkább vonzóbb turisztikai desztinációjának számított a Balaton. A későbbi rendszerváltást követő időszakban ez mérséklődött ugyan, de a partmenti

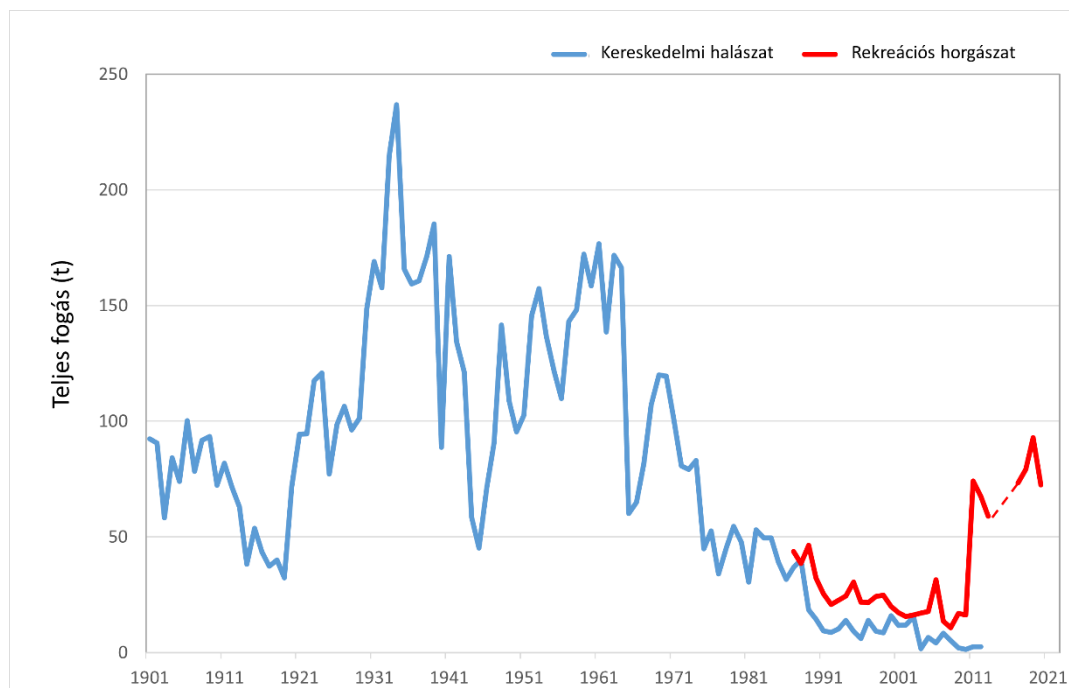
települések bővítésének következtében a természetes területek mértéke csak tovább csökkent.

A Balaton parti sávjának teljes átalakulása mellett LI és mtsai., (2024) kimutatták, hogy évtizedenként 0,7 °C-kal emelkedik a Balaton átlagos vízfelszínhőmérséklete. Természetesen a vízhőmérsékletben tapasztalhatók szezonális és területi eltérések, ezen túlmenően pedig azt is érdemes megjegyezni, hogy a sekélyebb nyugati medence hamarabb melegszik fel tavasszal, és valamivel hamarabb is hűl le az őszi periódusban, mint a tó keleti mélyebb medencéje. Mindent egybevetve azonban az éves szinten megfigyelhető 0,07 °C-os vízhőmérséklet emelkedés egy egyértelműen melegedő trendet vetít előre, melyre szintén érdemes fokozott figyelmet fordítani, hiszen a víz fizikai, kémiai és biológiai tulajdonságaira elsődlegesen gyakorol hatást annak hőmérséklete.

Az évek során bekövetkező vízszint csökkentése, a természetes ivóhelyek megszűnése a közvetlen partvonal teljes átalakulása, valamint a vízhőmérséklet fokozatos növekedése, a süllő állományán túl a teljes Balatoni ökoszisztémára is komoly hatást gyakorol.

3.10.3 A Balatoni süllő halász, illetve horgász fogásainak változása

LUKÁCS (1940) összefoglaló munkájában ugyan több forrást is megjelöl, ahol már az 1700-as évektől kezdődően említik a süllőt a Balatonból, azonban annak állományára vonatkozó pontos információk ezekből a művekből nem derülnek ki. Az első hiteles feljegyzések az 1900-as évek elejétől a Balatoni Halászati Rt. megalakulásától állnak rendelkezésünkre. A halászati társaság minden évben rögzítette a kifogott halfajok mennyiségét így ezekből az adatokból -habár a fogások mértéke a halászat intenzitásától is függött - valamilyen mértékben a balatoni süllőállomány méretére is tudunk következtetni. A Balatoni Halászati Rt. adatai alapján készített grafikonon (2. ábra) jól látható az egyes évekhez tartozó süllőfogások mennyisége. Az adatok 120 évet ölelnek fel 1901-től egészen 2020-ig. Ezen időszak alatt összesen 10022 tonna süllőt fogtak ki a Balatonból, ami évente átlagosan $83,51 \pm 50,18$ tonnát jelent.



2. ábra: A süllő évenkénti fogási adatai a Balatonból 1901 és 2020 között. Kék színnel a halászfogások, piros színnel a horgász fogások a Balatoni Halgazdálkodási Nonprofit Zrt. (2022) adatai alapján.

Az első világháború éveinek köszönhető csökkenéstől eltekintve 1901-től egészen 1934-ig a süllő fogások mennyisége pár éves stagnálásokat kivételével növekedést mutat. A háborút követően a fordulópont az 1920-as évektől következett be, ekkor kezdődött meg a világháborút követő zavaros időszakban elharapódzott orvhalászat visszaszorítása, illetve a süllő magyarországi, illetve külföldi (elsősorban olaszországi) felvevő piacának kiépítése. A kifogott halak mennyisége így az 1934-es csúcsponton a 230 tonnát is meghaladta. Ezt a szintet a későbbi évek során sem sikerült még csak megközelíteni sem. Ekkor még csak a fogassüllő ikrák gyűjtése és keltetése volt az egyetlen, állományba történő halgazdálkodási beavatkozás. 1934 után kisebb visszaesés volt tapasztalható, majd pedig következett az újabb háború. A második világháború éveit drasztikusan csökkent a fogás mérete, azon felül, hogy veszélyes volt, olyan periódus is előfordult, amikor egyáltalán nem is lehetett halászni a Balatonon. A háború után el kellett távolítani az aknákat, majd pedig újra indulhatott a halászat. A fogások mértéke az 50-es évek végére vissza is tért a háborút megelőző évek szintjére (VIRÁG 1997).

A fogásokban 1965-ig nem is történt nagyobb változás. Ekkor következett viszont a Balaton történetében a legnagyobb ismert halpusztulás (TAKÁCS és mtsai., 2013). Az elpusztult halak mennyisége becslések szerint elérte az 500 tonnát, legnagyobb arányban pedig a süllőállományt érintette. Ezt követően az állomány mérete már sosem

tudta elérni a pusztulás előtti szintet. 1975-ben pedig újabb nagy halpusztulás következett. Ez már csak kisebb mértékben érintette közvetlen módon a süllőállományt. Az elpusztult halak 5%-át tette csak ki a süllő. Legnagyobb mértékben viszont annak egyik fontos táplálékhalát, a dévérkeszeget érintette (VIRÁG 1997).

Látva az első két halpusztulás mértékét, 1971-ben elkezdték telepíteni a süllőt. Kezdetben ez csupán nagy mennyiségű ivadék kihelyezését jelentette. Mivel a süllő kezdeti életszakaszában éhezik a megfelelő méretű táplálék hiányában (SPECZIÁR 2005; SPECZIÁR 2011), - kanibalizmus szintén jellemző (SPECZIÁR 2010), pont ebből az okból kifolyólag - ezért a süllő telepítéseknél egy ideje már az egy illetve kétnyaras állományt használják. Arra azonban az elejétől kezdve nagy hangsúlyt fektetett a halgazdálkodásért felelős szervezet, hogy a telepítésre szánt állomány a Balatonból származzon. Nincs is arra vonatkozó információ, hogy idegen víztestből került volna süllő a Balatonba a telepítések során. Ugyanakkor a genetikai vizsgálatokból kiderül (KÁNAINÉ SIPOS és mtsai., 2019; MOLNÁR és mtsai., 2020; TSAPARIS és mtsai., 2022), hogy Balatoni eredetű állományt használnak bizonyos halasgazdák.

A balatoni süllőállományt ugyan 1971-től telepítésekkel is próbálták támogatni, de a halászfogás mennyisége, a tó élőhelyi adottságainak változásával (eutrofizáció), illetve a halászati intenzitás csökkenésével folyamatos csökkenést mutatott. 2011-től jelentősen változtak a halállomány hasznosításának szempontjai. A kereskedelmi halászattal ellentétben a rekreációs célú horgászat került előtérbe. 2013-ban végül be is szüntették a halászatot a Balatonon, onnantól kezdve ilyen tevékenységet csak kutatási céllal, engedélyhez kötve lehetett végezni.

A horgászfogás 2011-ben viszonylag alacsony mértékről hirtelen nőtt meg. Ez nem csak a horgászat-halászat erőviszony változásával magyarázható, ebben az évben a fogási naplók és azok kiértékelése is megváltozott. Az azóta eltelt rövid időtartam adataiból látható, hogy az éves fogás az 50 és 100 tonna közötti sávban mozog. 2019-ben például 92 tonna süllőt fogtak a Balatonból, ami az országos természetes vizekből összesen fogott mennyiség (250,8 tonna) 36,6%-át jelentette.

3.11 A morfometria

A morfometria az alak változásával, számszerűsítésével, leírásával és elemzésével foglalkozó tudományterület, amit a statisztika részterületeként tartanak számon (MITTEROECKER és GUNZ 2009; ROHLF 1990a).

A morfometriai módszereket a biológia számos területén alkalmazzák. Az evolúciobiológia (KERSCHBAUMER és STURMBAUER 2011; KLINGENBERG és mtsai., 2012), az inváziobiológia (AZZURRO és mtsai., 2014; LAPARIE és mtsai., 2010; MIKAC és mtsai., 2016), az orvostudomány (MANOEL és mtsai., 2009; MURSHED és mtsai., 2003), az anatómia (SEGEDI és mtsai., 2024), de még a paleontológia (ŐSI és mtsai., 2022; SMITH 1998; WARHEIT 1992) is sikeresen tudja használni a morfometriai módszereket.

A biológiában mindig is alapvető kiindulópontnak tekintették az egyes élőlények pontos anatómiai leírását, azok összehasonlítását. A ma is használatos rendszertan alapjait a morfometriának, az egyes élőlények pontos alak leírásának köszönhetjük (ADAMS és mtsai., 2004). A morfológiai vizsgálatoknál „merisztikus” vagyis megszámlálható, míg a morfometriai vizsgálatoknál folyamatos, mérhető változókat hasonlítunk össze (ROHLF 1990a; TAKÁCS és mtsai., 2016). Az utóbbi esetben a mérhető változókat folytonos skálán mérjük és számszerűsítjük, majd azokat statisztikai módszerekkel elemezzük (CARPENTER és mtsai., 1996; GOODALL 2010).

A morfometriai módszereket az ichtiológiában is széles körben alkalmazzák. Legyen szó akár fajok elkülönítéséről (GONZÁLEZ-CASTRO és mtsai., 2012), taxonómiai problémák megoldásáról (GOLUBTSOV és mtsai., 2012) vagy ökológiai (SIBBING és NAGELKERKE 2001), evolúciós (BOOKSTEIN és mtsai., 1985) kérdések megválaszolásáról. A morfometriai mérések a vizsgálat céljától függően nem csak a teljes testen (TAKÁCS 2012; TRAPANI 2003), de egy konkrét testrészre vonatkozóan is alkalmazhatók. Ilyen például egy halpikkely (BÁNÓ és mtsai., 2024; IBÁÑEZ és mtsai., 2007) vagy az otolit (PONTON 2006). Míg a rendszertanban betöltött szerepe egyre szerényebb a genetikai vizsgálatoknak köszönhetően, addig a fajleírások tekintetében mind a mai napig megkerülhetetlen területnek számít a morfometria (CHAKRABARTY és mtsai., 2010; DOADRIO és mtsai., 2002; GUNTER és mtsai., 2010).

3.11.1 Alapfogalmak

3.11.1.1 Az alak

Az alak egy napjainkban igen gyakran használt fogalom. Habár a morfometriában már több száz éve használják, annak pontos matematikai definícióját viszonylag későn a XX. század második felében vezeti be KENDALL (1977). Definíció szerint az alak alatt egy tetszőleges objektum minden olyan geometriai információját értjük, ami nem tartalmazza az objektum helyzetére, elfordulására és méretére vonatkozó adatokat.

Láthatjuk, hogy a definíció furcsa módon nem határozza meg pontosan mi az alak, csak arról nyújt információt, ami nem befolyásolja magát az alakot. Ez azért fontos számunka, hogy tudjuk melyek azok a műveletek, amiket ha elvégezzünk nincsenek hatással az adott objektum alakjára (ZELDITCH és mtsai., 2012).

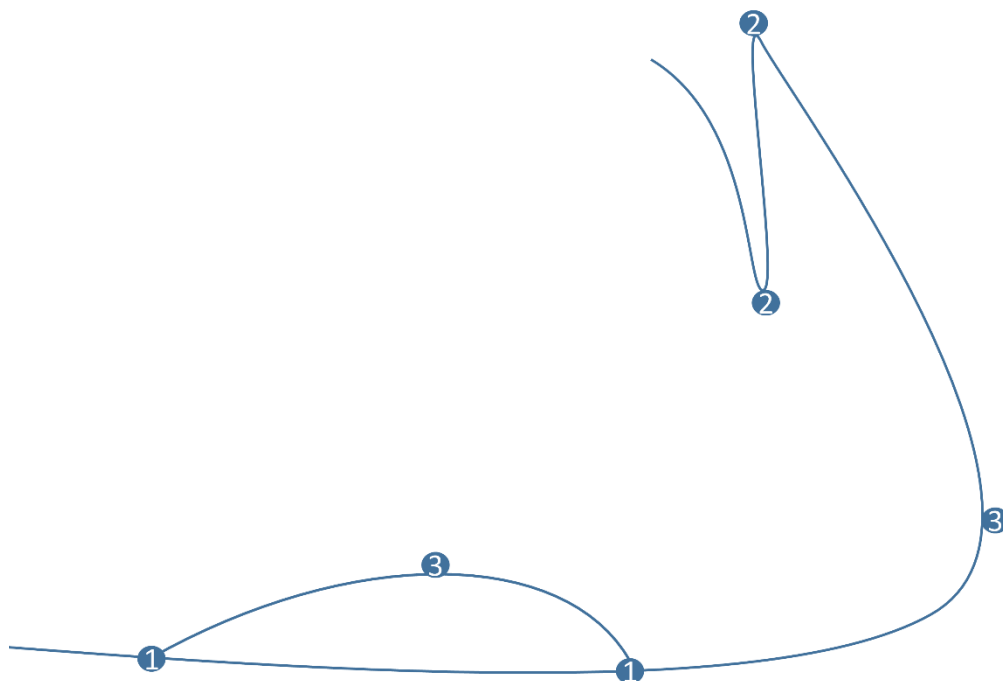
3.11.1.2 A mérőpont

A mérőpont meghatározása mind a biológia (BOOKSTEIN 1997) mind pedig a matematika (ZELDITCH és mtsai., 2012) oldaláról nézve lehetséges. Leegyszerűsítve a mérőpontnak olyan pontnak kell lennie, amely minden objektumon megtalálható ezáltal lehetőség nyílik azok összekapcsolására a populáción belüli és a populációk közötti szinten is. Könnyen meghatározhatók, koordinátarendszerben elhelyezhetők.

A matematika oldaláról nézve a legfontosabb a mérőpontok kapcsolódása, hiszen csak így válnak összehasonlíthatóvá az objektumok (ZELDITCH és mtsai., 2012). A biológia oldaláról nézve pedig a hangsúly arra helyeződik, hogy a mérőpontnak ne csak jól beazonosítható helye legyen, hanem minden objektumon ugyan azon a helyen legyen (BOOKSTEIN 1997). Láthatjuk, hogy a két megközelítés nagyon hasonló.

BOOKSTEIN (1997) a használhatóság szempontjából osztályozza is a lehetséges mérőpontokat (3. ábra). A legjobban alkalmazható pont (3. ábra 1 pont) három struktúra találkozásánál helyezkedik el, így a meghatározhatósága nagyon könnyű. Ezek után következnek azok a pontok, amelyek jellemzően valamilyen görbület végpontjainál találhatóak (3. ábra 2 pont). Ezen pontok meghatározhatósága még mindig könnyűnek tekinthető. A harmadik típusú pont, melyet extrémális pontnak hívunk (3. ábra 3 pont), lehet középpont, vagy egy átmérő végpontja, de két mérőpont közötti metszéspontként is definiálható. Ennek a pontnak a legnehezebb a

meghatározhatósága, ebből kifolyólag a legnagyobb hibalehetőséget is ez a pont rejti magában.



3. ábra: A mérőpontok fő típusai. 1 struktúrák találkozása, 2 görbületek végpontjai, 3 extrémális pont (BOOKSTEIN 1997 nyomán)

3.11.1.3 Standardizálás

Régóta tudjuk, hogy a halak növekedése allometrikus (HUXLEY és TEISSIER 1936), így az egyes testrészeknek mérete erősen függ az egyed testméretétől (ZELDITCH és mtsai., 2012). Ennek ellenére az egyes egyedek méretéből fakadó különbségeket csak később kezdték figyelembe venni a morfometriai munkák során. A standardizálást legelőször csak annyival oldották meg, hogy az egyes egyedeken mért változókat arányosították az egyedhez tartozó testmérettel, ami a halak esetében jellemzően a három leggyakrabban használt (Standard testhossz SL, Teljes testhossz TL, Farokvilláig mért testhossz FL) (CARLANDER és SMITH 1945) testhossz mérete közül került ki.

Ezt követően később bonyolultabb eljárásokat használtak, melyek közül a távolság alapú morfometria esetében a leginkább elterjedtnek talán ELLIOTT és mtsai., (1995) módszere bizonyult. A geometriai morfometria esetében a standardizálást a körvonal alapú módszernél az elliptikus Fourier analízissel (KUHL és GIARDINA 1982), míg a mérőpont alapú módszer esetében a Prokrusztész illesztéssel oldották meg

(MITTEROECKER és GUNZ 2009). Ez utóbbi módszer esetében, a forgatás, az eltolás és a méretezés segítségével válik lehetővé a méretből adódó különbségek kiküszöbölése.

3.11.2 Morfometriai vizsgálatok süllőn

Legyen szó akár a távolság alapú morfometriáról, vagy éppen a morfometria legújabb irányzatáról, a mérőpont alapú geometriai morfometriáról, ahogy a 4. ábrán is láthatjuk az ezekkel a módszerekkel elkészült, halakkal foglalkozó tudományos szakcikkek száma évről évre csak növekszik.

Ahogy más halfajok esetében, úgy a süllőnél is készültek kifejezetten az alakjukkal foglalkozó szakcikkek. Míg egyes publikációk a genetikai és morfometriai vizsgálatokat ötvözték (KUSISHCHIN és mtsai., 2018) addig mások csak az alak szempontjából vizsgálták a fajt (AKBARZADEH és mtsai., 2009; KRPO-ĆETKOVIĆ és STAMENKOVIĆ 1996; PARES-CASANOVA és CANO 2014).

Némiképp érdekesnek és egyben ellentmondásosnak tűnik, hogy az ivari dimorfizmust jól meghatározó jegyeket éppúgy leírták a süllő esetében (PARES-CASANOVA és CANO 2014), mint azoknak a hiányát (AKBARZADEH és mtsai., 2009). Ezen túlmenően pedig még azt is sikerült kimutatni egyes kutatóknak (PARES-CASANOVA és CANO 2014), hogy nincs allometrikus kapcsolat a méret és az alak tekintetében a süllőnél, tehát a faj testarányai az egyed méretétől függetlenül ugyanolyanok maradnak. Ez utóbbi megállapítás különösen fontos, hiszen a halak esetében régóta elfogadott tényként kezelik az allometrikus növekedést (GAYON 2000; HUXLEY és TEISSIER 1936). Kicsit jobban árnyalja a képet, hogy az eltérő élőhelyek populációi között viszont sikerült ilyen különbségeket kimutatni (KRPO-ĆETKOVIĆ és STAMENKOVIĆ 1996; PARES-CASANOVA és CANO 2014). A Duna középső szakaszáról származó mintákat elemezve azt az eredményt kapták, hogy a test kevésbé válik karcsúvá, és az úszó mérete csökken, míg a fej és a száj arány szinte változatlan marad a kor előrehaladtával (KRPO-ĆETKOVIĆ és STAMENKOVIĆ 1996). Spanyolországban ezzel ellentétben a testhossz növekedésével nem változik az úszó mérete és a testmagassága, a relatív szájméret viszont csökken (PARES-CASANOVA és CANO 2014). A Kaszpi-tenger déli részén a süllő testmagassága és a mellúszók mérete folyamatosan nő az életkor

előrehaladtával, míg a hátúszók mérete és a relatív szájméret változatlan marad (AKBARZADEH és mtsai., 2009).

Oroszországban a Volga és az Akhtuba-folyókban előforduló süllőpopulációk esetében eltérő testparamétereket fedeztek fel (KUSISHCHIN és mtsai., 2018; KUZISHCHIN és mtsai., 2016). Míg a Volgában élő süllőpopulációk mozaikos mintázatot mutatnak, az erős sodrásban fordulnak elő és csak pár napot töltenek ott el, addig az Akhtuba-folyóban több száz egyed található egy helyen, jelentősen kisebb sodrásban, ahol több hétig egy helyben is maradnak (KUSISHCHIN és mtsai., 2018; KUZISHCHIN és mtsai., 2016). Az eltérő környezeti adottságokhoz való alkalmazkodás eltérő testarányokban manifesztálódik. A Volgában élő süllők keskenyebb testtel és nagyobb úszókkal rendelkeznek az erős áramláshoz való adaptációnak köszönhetően (KUSISHCHIN és mtsai., 2018).

Magyarországi vonatkozásban egyedül SPECZIÁR és mtsai., (2009) vizsgálták a süllőt mind morfológiai mind morfometriai szempontból. Vizsgálatukban laboratóriumi körülmények között 6 hónapig nevelt süllőt, kősüllőt és ezek F1 hibridjeit hasonlították össze. A süllők tógazdasági termelésből, míg a kősüllők a Balatonból származtak. Az összehasonlítás során 38 morfometriai és 10 merisztikus változót vizsgáltak. A morfometriai eredmények alapján a süllő és a kősüllő szignifikáns különbséget mutatott 31 vizsgált változó alapján, míg a hibrid populáció értékei 17 változó esetén átfedést mutattak a szülő populációkkal. A merisztikus bélyegek tekintetében csak az oldalvonalon található pikkelyszámban nem tapasztaltak átfedést a három vizsgált csoport esetében. A süllőnél 86-93, a kősüllőnél 66-72, a hibridnél 73-81 pikkelyt számoltak. Átfedés ugyan nem mutatkozott a vizsgáltban a pikkelyszám tekintetében, azonban szakirodalmi adatok rámutatnak, hogy a két szülőfaj pikkelyszámai is átfedhetnek egymással. A pikkelyszám a süllő esetében 79 és 105 között változhat (BĂNĂRESCU 1964; BERINKEY 1966b; KRPO-ĆETKOVIĆ és STAMENKOVIĆ 1996), míg a kősüllő esetében ugyan ez 70 és 83 közé esik (BĂNĂRESCU 1964; BERINKEY 1966b; SCHERBUKHA és DJACHUK 2000). Ezen felül a szerzők kiemelik, hogy a vizsgálatba csoportonként bevont 15 egyed nem ad kellő lehetőséget arra, hogy a genotípust reprezentatívan jellemezze a vizsgált merisztikus bélyegekre.

A különböző vizsgálatokból látható, hogy a süllő megjelenési formái igen változatosnak tekinthetők. Nem csak az ivari dimorfizmusban és az allometrikus

növekedésben lehet különbségeket felfedezni, de ennek a fajnak az élőhelyi adottságok is nagyban befolyásolni tudják az egyes testparamétereit.

4 ANYAG-ÉS MÓDSZER

4.1 A balatoni süllő populációgenetikai vizsgálata

4.1.1 Mintaterület

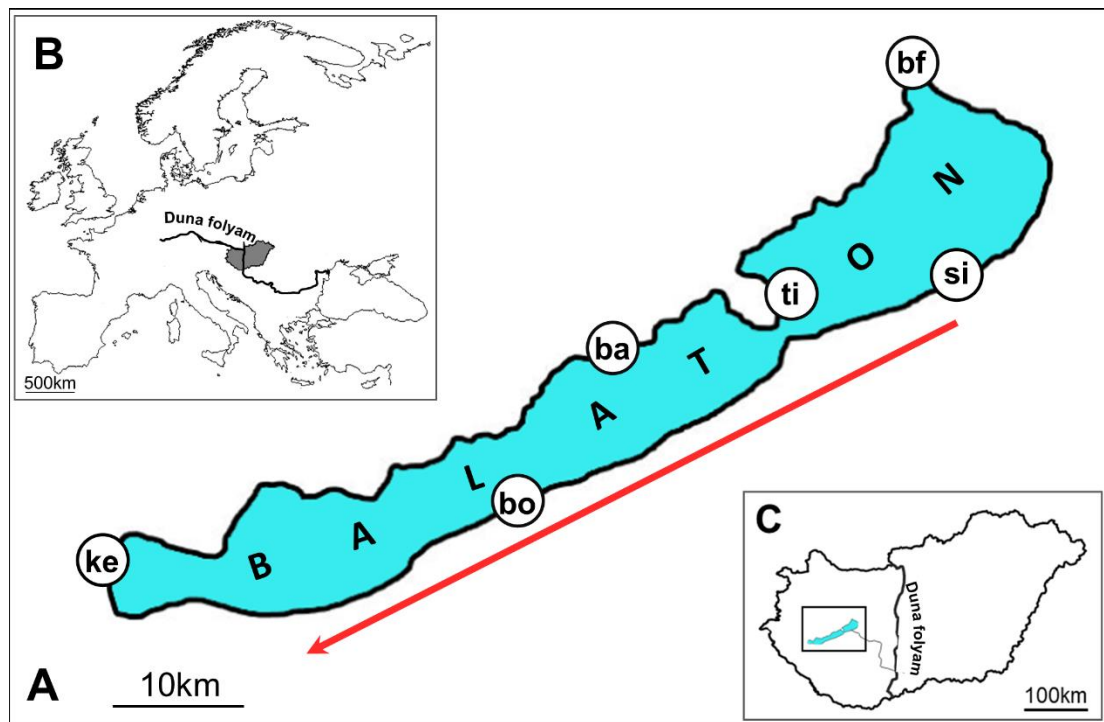
A populációgenetikai vizsgálathoz szükséges úszó szövetmintákat a Balatonból gyűjtöttem, amit az 594 négyzetkilométeres felületével és 3,2 méteres átlagos mélységével Közép-Európa legnagyobb sekély tavának tekintünk (ISTVÁNOVICS és mtsai., 2007). A süllő számára ez az élőhely tekinthető a legnagyobb egybefüggő természetes vízterületnek a Kárpát-medencében. A Balaton egyes medencéi nyugatról keleti irányba haladva egyre mélyülnek. A tó legfontosabb befolyói a nyugati oldalon találhatóak. A nyugati medencét eutrófnak vagy mezotrófnak tekintjük, míg keleti medencéjét már oligotrófnak. A hossz tengely mentén megfigyelhető környezeti gradienst a tó sajátos hidrológiai jellemzőinek valamint egyedi alakjának köszönheti (ISTVÁNOVICS és mtsai., 2007).

4.1.2 Mintagyűjtés

A vizsgálathoz használt úszó szövetmintákat 2016 és 2017 között gyűjtöttem a Balaton hat különböző pontjáról. Az egyedek kifogása kizárólag csak horgász módszerrel történt, az egyes egyedek standard testhossza SL minden esetben meghaladta a 35 centimétert. A szövetmintákat a farokúszóból vágtam le, és a DNS-kivonásig 1,5 ml-es eppendorf csőben 96%-os alkoholban -20°C-on tároltam. Az egyes mintavételi pontok elhelyezkedését, valamint a mintavételi pontokhoz tartozó mintaelemszámokat a 1. táblázat és a 4. ábra mutatja be részletesen.

1. táblázat. Az egyes mintavételi pontok megnevezése és koordinátái, valamint a mintavételi pontokhoz tartozó mintaelemszámok.

Nº	Mintavételi pont	Kód	Koordináta	Mintaelemszám
1.	Keszthely	ke	N46.71019, E17.26671	15
2.	Balatonboglár	bo	N46.78442, E17.64722	9
3.	Balatonakali	ba	N46.87866, E17.74037	11
4.	Tihany	ti	N46.91885, E17.90042	36
5.	Siófok	si	N46.92167, E18.06410	9
6.	Balatonfűzfő	bf	N47.05352, E18.03946	13



4. ábra: Az egyes mintavételi területek földrajzi elhelyezkedése a Balaton parti régiójában (A). A tó elhelyezkedése magyarországon belül (C) valamint az ország pontos földrajzi elhelyezkedése Európán belül (B). A Balatonra jellemző oligotróf-mezotróf gradienst piros nyíl jelzi. Az egyes mintavételi területek rövidítései a következők: ke Keszthelyi populáció, bo Balatonboglári populáció, ba Balatonakali populáció, ti Tihanyi populáció, si Siófoki populáció és bf- Balatonfüzfői populáció

4.1.3 DNS-kivonás

A teljes genomiális DNS-kivonása QIAGEN DNeasy Blood és Tissue Kit (QIAGEN Hilden, Németország) alkalmazásával a gyártó által meghatározott módszer szerint történt. Ennek során az 55°C vízfürdőben, egy éjszakán át tartó Proteinase K enzimmel feltárt, majd ezt követően szobahőmérsékleten végzett 2 perces RNase-A enzimmel kezelt mintából a DNS-t szilika membránon kötöttük meg. Ezután két lépcsőben megtisztítottuk a szennyeződésektől, tisztító oldatokkal végzett centrifugálás útján, majd a folyamat végén, két lépésben, 50 µl tároló oldatba oldottuk be a DNS-t. Az egyes minták DNS koncentrációját Maestro NanoDrop spektrofotométerrel (Thermo Fisher Scientific, Wilmington, Delaware, USA) határoztuk meg, majd pedig 55 ng/µl koncentrációra állítottuk be. A későbbi felhasználásig a mintákat -20 °C-on tároltuk.

4.1.4 PCR amplifikáció és mikroszatellit analízis

Az egyedek genotipizálásához 15 mikroszatellit markert (MSL1, MSL2, MSL3, MSL5, MSL9—(KOHLMANN és KERSTEN 2008); Svi-4, Svi-6, Svi-L7, Svi-18—(WIRTH

és mtsai., 1999); Pfla-L9—(LECLERC és mtsai., 2000); Za038, Za144, Za199, Za207, Za237—(DUBUT és mtsai., 2010)) használtunk fel. A markerekhez tartozó nyers adatokat az M3 megnevezésű melléklet tartalmazza. A PCR reakcióban NED, PET, VIC és FAM végjelölésű primerekkel, 20 µl-es reakció térfogatban a markerek felsokszorozását három multiplex és egy szimplex reakcióban végeztük. Az első multiplex reakció összetétele: 1,5 mM MgCl₂, 200 µM dNTP, 0,1 µM MSL1, 0,066 µM MSL3, 0,266 µM MSL5, 0,2µM MSL9 primerből, 55 ng templát DNS és 1,2U Taq polimeráz. A második multiplex reakció összetétele: 1,5mM MgCl₂, 200µM dNTP, 0,2µM MSL2, 0,1 µM Svi-4, 0,1 µM Svi-6, 0,2µM Svi-L7, 0,2µM Svi-18, 0,2µM Pfla-L8 primerből, 55 ng templát DNS és 1,2U Taq polimeráz. A harmadik multiplex reakció összetétele: 1,5mM MgCl₂, 200µM dNTP, 0,06 µM PfaL9, 0,02 µM Za038, 0,04 µM Za144, 0,06 µM Za207, 0,06 µM Za237 primerből, 55 ng templát DNS és 1,2U Taq polimeráz. A szimplex reakció összetétele: 1,5mM MgCl₂, 200µM dNTP, 0,01 µM Za199 primer, 55 ng templát DNA és 1,2U Taq polimeráz.

A PCR reakciók hőmérséklet profilja a következő volt: Az első és a második multiplex esetében, elő denaturáció 94 °C-on volt tíz percig. Ezt követte harmincöt cikluson keresztül ismételve, 60 másodperc 94°C-on, 90 másodperc a kapcsolódási hőmérsékleten (első multiplex: 56°C, második multiplex: 55 °C) és 60 másodperc 72°C-on, majd a PCR terméket 4 °C-on tartottuk. A harmadik multiplex esetében elő denaturáció 94° C-on volt tíz percig. Ezt követte két ciklus, 60 másodperc 94 °C-on, 90 másodperc 59 °C-on és 60 másodperc 72 °C-on, két ciklus, 60 másodperc 94 °C-on, 90 másodperc 58 °C-on és 60 másodperc 72 °C-on, két ciklus, 60 másodperc 94 °C-on, 90 másodperc 56 °C-on és 60 másodperc 72 °C-on, 25 ciklus, 60 másodperc 94 °C-on, 90 másodperc 59 °C-on és 60 másodperc 72 °C-on, majd a PCR terméket 4°C-on tartottuk. A szimplex esetében elő denaturáció 94 ° C-on volt tíz percig, majd 5 ciklus 60 másodperc 94 °C-on, 90 másodperc 49 °C-on és 60 másodperc 72 °C-on, 30 ciklus 60 másodperc 94 °C-on, 90 másodperc 47 °C-on és 60 másodperc 72 °C-on, majd a PCR terméket 4 °C-on tartottuk. A PCR termékek hosszát nyolc kapillárisos ABI 3500-as típusú szekvenáló készüléken (POP-7 polimer, GeneScan standard 600 LIZ) vizsgáltuk. A fragmentumok méretét a GeneMapper 4.1 szoftver segítségével számítottuk.

4.1.5 Genetikai adatok feldolgozása

A null allélok jelenlétének értékelésére a MICRO-CHECKER 2.2.3 programot használtam (a véletlenszerű vizsgálatok száma: 1000, 95% konfidencia intervallum) (VAN OOSTERHOUT és mtsai., 2006).

Az allélszám (N_a) az effektív allélszám (N_{ef}) a megfigyelt (H_o) és az egyedszámra korrigált várt heterozigotitás (uHe) valamint a fixációs index (F) számítása a GenAlex 6.5 programmal történt (PEAKALL és SMOUSE 2012). Az allélgazdagságot (AR) és az egyedi allélgazdagságot (AR_p) a HP RARE 1.0 programmal számítottam (KALINOWSKI 2005). Az egyes szubpopulációk genetikai értékeinek összevetésére egyutas ANOVA (Tukey post hoc teszt az N_a , AR , H_o , uHe és F esetében) valamint az N_{ef} és AR_p esetében Kruskal-Wallis tesztet használtam, a Bonferroni-korrigált szignifikancia értékeket figyelembe véve (0,008-as szignifikancia értéket használva). A statisztikai elemzést az SPSS 11.5.0 szoftver csomag felhasználásával végeztem.

A molekuláris varianciaanalízist (AMOVA), a populációk közötti genetikai differenciálódás mértékét (F_{st}) valamint a Nei-féle genetikai távolságértékek (NEI 1978) meghatározását a GenAlEx 6.5 programmal végeztem. A filogenetikai fát (Neighbor Joining tree NJ (SAITOU és NEI 1987)) a Nei-féle genetikai távolságértékek felhasználásával a MEGA11 szoftver segítségével készítettem (TAMURA és mtsai., 2021). A populációs struktúra megállapításához a STRUCTURE (FALUSH és mtsai., 2003; PRITCHARD és mtsai., 2000) program Bayes-féle algoritmusát használtam. A legvalószínűbb klaszterszám (K) becsléséhez a legmagasabb $\ln P(D)$ valamint a ΔK (EVANNO és mtsai., 2005) értéket használtam a STRUCTURE HARVESTER programban (EARL és VONHOLDT 2012). A klaszterek számának meghatározásához egy olyan beállítást választottunk, amelyben az allélfrekvenciák korreláltak, a burn-in értékét 10000-re, a további MCMC-futtatások számát pedig 200000-re állítottuk be. A számolást 10 alkalommal ismételtük minden K érték esetében.

A mikroszatellit lókuszokra és populációk elemzésére használt főkomponens alapú diszkriminancia analízist (DAPC) R környezetben (4.2.1) az adegenet 2.1.1.7 programcsomaggal (JOMBART 2008) végeztem. A páronkénti F_{st} értékek és a populációk közötti földrajzi távolságértékeinek párosított Mantel tesztjét (9999 permutációval) a GenAlEx 6.5 programmal végeztem. A populációk potenciális csökkenését előre jelző genetikai palacknyak-hatást a Bottleneck 1.2.02 szoftver

(CORNUET és LUIKART 1996) segítségével, kétfázisú mutációs modell (TPM) alapján, a TPM-ben 0%-os lépésenkénti mutációs modellel (SMM) és a geometriai eloszlás 36%-os varianciájával. A szignifikancia mértéket Wilcoxon rank teszttel becsültük 1000 ismétlés mellett.

Az effektív populációméret (N_e) a NeEstimator 2.01 szoftverben (DO és mtsai., 2014) alkalmazott LD és a heterozigóta többlet módszerekkel lett megbecsülve. A migrációs hálózat számításához divMigrate-online szoftvert használtam (SUNDQVIST és mtsai., 2016) a Jost D módszert alkalmazva, 1000-es léptéket beállítva. Szűrőként 0,5-ös küszöbérték lett alkalmazva a fő migrációs modellek bemutatása során.

4.2 Morfometriai vizsgálatok

4.2.1 Az elemzett változók számának hatása (előkísérlet)

4.2.1.1 A vizsgálatba bevont halfajok

Az elővizsgálat célja az volt, hogy kimutassuk, hogyan befolyásolja a morfometriai eredményeket a mérésben résztvevő változók száma. Az elővizsgálatokhoz három halfaj 5-5-5 populációjának összesen 303 egyedéről készült fotóján végzett mérések adatait használtuk fel. A vizsgált halfajok a következők voltak: fenékjáró küllő fajkomplex (*Gobio gobio* complex TAKÁCS 2018), Petényi-márna (*Barbus petenyi* Heckel, 1852) és naphal (*Lepomis gibbosus* Linnaeus, 1758).

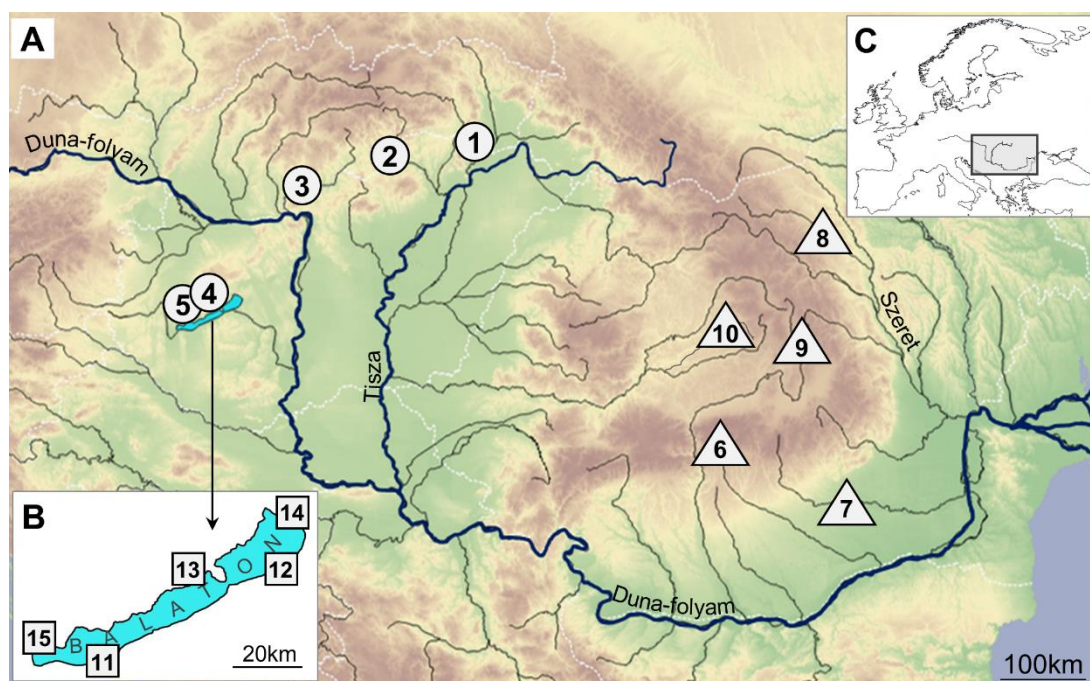
4.2.1.2 Mintagyűjtés

A vizsgálatához fajonként 5 populációból került begyűjtésre 20-20 egyed elektromos halászgép segítségével (Engedélyszám: PE-KTF/659-15/2017, ANPA Agentia Nationala pentru Pescuit si Acvacultura: 08/21.03.2016). Az egyes mintavételi helyeket, mintaelemszámokat és egyéb információkat a 2. táblázat és a 5. ábra mutatja be részletesen.

A fogott egyedeket polisztírol felületre helyeztük, majd pedig az egyedek bal oldaláról fényképet készítettünk fix nagyítású objektívet használva, egy Nikon D5300-as digitális fényképezőgéppel, állványról.

2. táblázat. A mintázott halfajok pontos adatai: faj, víztest, vízgyűjtő, mintahely, koordináta, dátum és egyedszám.

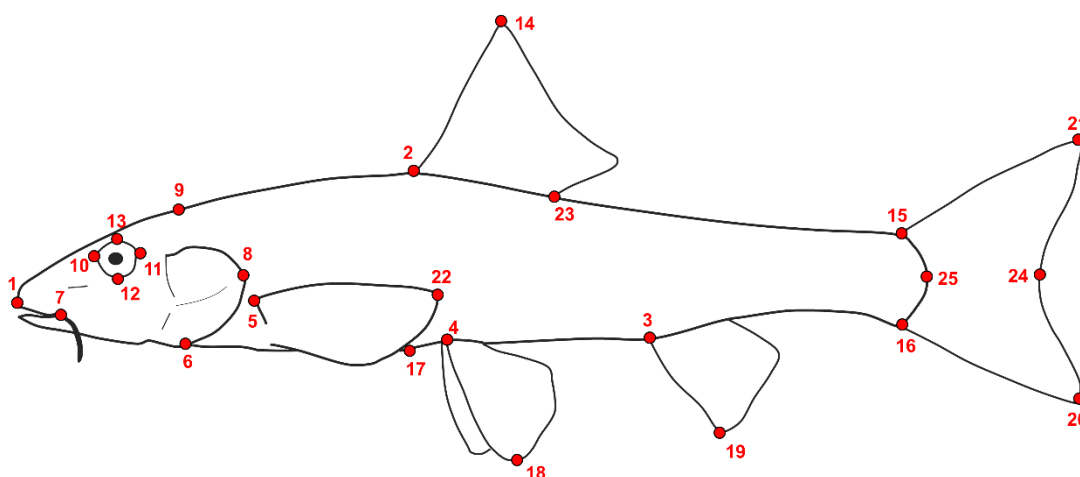
Nº	Faj	Víztest	Vízgyűjtő	Mintahely	Koordináta	Dátum	Egyedszám
1.	Fenekjároműlő fajkomplex	Tolcsva-patak	Tisza	Erdőhorváti	N48.31088, E21.43026	2017.03.24	20
2.		Csemely-patak	Tisza	Uppony	N48.21437, E20.44003	2017.03.24	19
3.		Kemence-patak	Közép-Duna	Bernecebaráti	N48.04741, E18.91824	2017.03.25	20
4.		Eger-víz	Közép-Duna	Gyulakeszi	N46.87300, E17.47000	2017.05.02	20
5.		Tapolca-patak	Közép-Duna	Raposka	N46.85051, E17.42178	2017.03.31	24
6.	Petényi-márna	Argyas	Al-Duna	Rotunda	N45.26800, E24.65600	2016.09.07	20
7.		Ilosva	Al-Duna	Curcubeu	N44.75500, E26.13899	2016.09.08	20
8.		Moldova	Szeret	Praxia	N47.38399, E26.33099	2016.09.08	20
9.		Olt	Al-Duna	Csikszereda	N46.31900, E25.82799	2016.09.09	20
10.		Kis-Küküllő	Tisza	Kibéd	N46.53900, E24.98299	2016.09.09	20
11.	Naphal	Balaton	Közép-Duna	Balatonfenyves	N46.71494, E17.47538	2018.09.07	20
12.		Balaton	Közép-Duna	Siófok	N46.91020, E18.04501	2018.09.10	20
13.		Balaton	Közép-Duna	Balatonakali	N46.88238, E17.76592	2018.09.19	20
14.		Balaton	Közép-Duna	Balatonkenese	N47.02986, E18.10952	2018.09.10	20
15.		Balaton	Közép-Duna	Keszthely	N46.75353, E17.24760	2018.09.07	20



5. ábra: A mintavételi helyek földrajzi eloszlása. A fenékjároműlő (1-5) és Petényi-márna (6-10) az A jelű ábrán. A Balaton parti régióját jelölő mintapontok (11-15) a naphal esetében a B jelű ábrán láthatóak. Az eltérő formájú mintavételi pontok különböző halfajokhoz tartoznak. Körrel a fenékjároműlő, háromszöggel a Petényi-márna és négyzettel a naphal mintavételi pontjai vannak megjelölve. A mintavételi terület földrajzi elhelyezkedését Európában a C jelű ábra mutatja.

4.2.1.3 Morfometriai mérés, és standardizálás

A morfometriai méréshez használt 35 változót a digitális fényképeken mértem le az ImageJ szoftver segítségével (RASBAND 2012). Az egyes változókhoz tartozó nyers adatokat az M4 megnevezésű melléklet tartalmazza. Az egyes mérőpontokat és a közöttük felvett 35 változót, valamint azok neveit és rövidítésüket a 6. ábra és 3. táblázat mutatja be.



6. ábra: A 35 morfometriai változó kezdő és végpontjai. Az egyes változók nevei és a változókhoz tartozó kezdő és végpontok adatai a 3. táblázatban találhatók.

A változóként lemert távolság a két megadott mérőpont között értendő legrövidebb távolságot jelenti. Annak érdekében, hogy elkerüljük a mérést végző személyek közötti variabilitást (TAKÁCS és mtsai., 2016), a teljes morfometriai mérést ugyanaz az egy ember, jelen dolgozat szerzője végezte. Mivel a morfometriai mérések során a szerzők átlagosan 15 változót használnak (BÁNÓ és TAKÁCS 2022), így a legjelentősebb 15 változót a későbbiekben külön ki fogom emelni.

3. táblázat. A 35 morfometriai változó megnevezése, kódja valamint az egyes változók kezdő és végpontjai.

N ^o	Az egyes morfometriai változók elnevezése	Kód	Kezdő és végpont
1.	A hátúszó eredő pontja és a farokalatti úszó eredő pontja közti távolság	DA	2-3
2.	A farokalatti úszó eredő pontja és a farokúszó alsó eredőpontja közti távolság	DALC	3-16
3.	A farokalatti úszó eredő pontja és a farokúszó felső eredőpontja közti távolság	DAUC	3-15
4.	A hátúszó eredő pontja és a farokúszó alsó eredőpontja közti távolság	DLC	2-16
5.	A nyakszírt pontja és a hátúszó eredő pontja közti távolság	DOD	9-2
6.	A nyakszírt pontja és a hasúszó eredő pontja közti távolság	DOPL	9-4
7.	A hátúszó eredő pontja és a mellúszó eredő pontja közti távolság	DPC	2-5
8.	A hátúszó eredő pontja és a hasúszó eredő pontja közti távolság	DPL	2-4
9.	Az orrcsúcs és a nyakszírt pontja közti távolság	DSO	1-9
10.	Az orrcsúcs és a kopolyúfedő has felőli végpontja közti távolság	DSV	1-6
11.	A hátúszó eredő pontja és a farokúszó felső eredőpontja közti távolság	DUC	2-15
12.	A kopolyúfedő has felőli végpontja és a hasúszó eredő pontja közti távolság	DVPL	6-4
13.	A vízszintesen mért szemátmérő	EH	10-11
14.	A függőlegesen mért szemátmérő	EV	12-13
15.	A farokvilláig mért testhossz	FL	1-24
16.	A hátúszó eredő pontja és a kopolyúfedő has felőli végpontja közti távolság	HD	2-6
17.	A fej magassága	HH	6-9
18.	A fej hossza	HL	1-8
19.	A testmagasság maximuma	Hmax	2-17
20.	A testmagasság minimuma	Hmin	15-16
21.	A farokalatti úszó hossza	LA	3-19
22.	A hátúszó alapjának hossza	LBD	2-23
23.	A hátúszó első sugarának hossza	LD	2-14
24.	A farokúszó alsó villájának hossza	LLC	16-20
25.	A mellúszó hossza	LPEC	5-22
26.	A hasúszó hossza	LPL	4-18
27.	A farokúszó felső villájának hossza	LUC	15-21
28.	Szájméret	Mo	1-7
29.	Az orrcsúcs és a farokalatti úszó eredő pontja közti távolság	PA	1-3
30.	Az orrcsúcs és a hátúszó eredő pontja közti távolság	PD	1-2
31.	A kopolyúfedő és a szem farok felé eső végpontjainak távolsága	POO	8-11
32.	Az orrcsúcs és a mellúszó eredő pontja közti távolság	PPEC	1-5
33.	Az orrcsúcs és a hasúszó eredő pontja közti távolság	PPL	1-4
34.	Az orrcsúcs és a szem orr felőli végpontja közti távolság	PRE	1-10
35.	Standard testhossz	SL	1-25

A mért adatok ELLIOTT és mtsai., (1995) módszerével lettek standardizálva a standard testhosszt (SL) felhasználva az alábbi képlet alapján:

$$M_{adj} = M(L_s/L_0)^b$$

Ahol M_{adj} a standardizált változó értéke, M az eredetileg mért változó értéke, L_s a vizsgált egyedek standard testhosszainak átlagos értéke, L_0 a vizsgált egyed standard testhossza, „b” paraméter: az adott változó logaritmizált értékeinek, illetve a logaritmizált standard testhosszértékek lineáris regressziós egyenesének meredeksége. A standardizálás sikeressége érdekében Spearman rank korrelációs tesztet végeztem a standard testhosszok és a standardizált adatok között.

4.2.1.4 Statisztikai elemzés

Az egyes változók elkülönítő erejét F statisztikával tudtam mérni (POPE és WEBSTER 1972). Ezzel megkaptam a csoportok között és a csoportokon belüli varianciák hányadosát. Ezt követően az egyes változókhoz tartozó F érték alapján lettek sorba állítva a változók aszerint, hogy mekkora hatást gyakorolnak a csoportok elkülönítésére. Minél magasabb volt az F érték annál egyöntetűbb volt a csoporton belül egy bélyeg és annál jobban különbözött a csoportok között. Ezzel a módszerrel a csoport elkülönítő bélyegeket tudtuk szelektálni.

Először a standard testhossz kivételével 34 változót felhasználva végeztem el a kanonikus varianciaanalízist (CVA) az egyes csoportokon, majd ezt követően a legkisebb elkülönítő erővel bíró változótól haladva egyesével csökkentettem az elemzésben részt vevő változók számát, amit minden esetben újabb CVA követett, míg végül csak a két legmeghatározóbb változó maradt az elemzésben (CADRIN 2000).

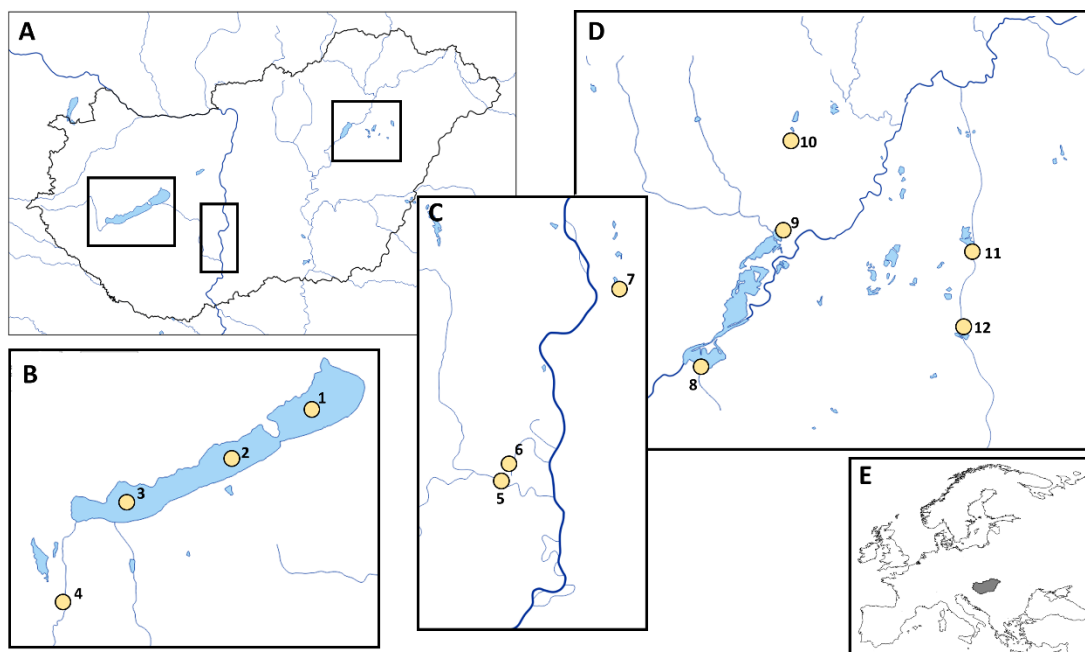
A CVA eredményeiből az elemzés elkülönítő erejének vizsgálatához a csoportcentroidok Mahalanobisz-távolságainak négyzet értékeit, a helyesen besorolt egyedek százalékos arányát, valamint a páronkénti csoportelkülönülések százalékos arányát használtam fel. Az elemzésben a Bonferroni-korrigált szignifikáns értékeket vettem figyelembe (Hotelling's $P < 0.05$) (ZELDITCH és mtsai., 2012). A csoportcentroidok Mahalanobisz-távolságainak négyzet értékeit és a helyesen besorolt egyedek százalékos arányát LOESS simítással (CLEVELAND 1979) ábráztuk 95%-os konfidencia intervallumot használva. A statisztikai elemzéseket a Past 2.17-es programmal végeztem (HAMMER és mtsai., 2001).

4.2.2 A süllő morfológiai és morfometriai vizsgálata

4.2.2.1 Mintagyűjtés

A morfometriai méréshez az ország 3 különböző vízgyűjtő területéről származó süllő mintákat használtam fel, hogy kiderüljön mennyire mutat egységes képet a faj magyarországi állománya. A morfológiai méréshez a begyűjtött egyedeken megszámláltam az oldalvonalon található pikkelyek és az egyes úszók úszósugarainak számát, valamint testprofil indexet számoltam az egyed standard testhosszából és magasságából.

A vizsgálathoz összesen 78 db egyed került begyűjtésre elektromos halászgép segítségével (Engedélyszám: HAGF/69/2022, HAGF/79/2022). Az egyes mintavételi helyeket, mintaelemszámokat és egyéb információkat a 7. ábra és a 4. táblázat mutatja be részletesen. A fogott egyedeket polisztirol felületre helyeztük, ezt követően az egyedek bal oldaláról fényképet készítettünk fix nagyítású objektívet használva, állványról, egy Nikon D5300-as digitális fényképezőgéppel.



7. ábra: A mintavételi csoportok földrajzi eloszlása az országon belül (A). A Balaton (B), a Duna (C), és Tisza-tavi régió (D) mintahelyei, valamint Magyarország elhelyezkedése Európán belül (E). Az egyes mintavételi pontok részletes információit a 4. táblázat tartalmazza.

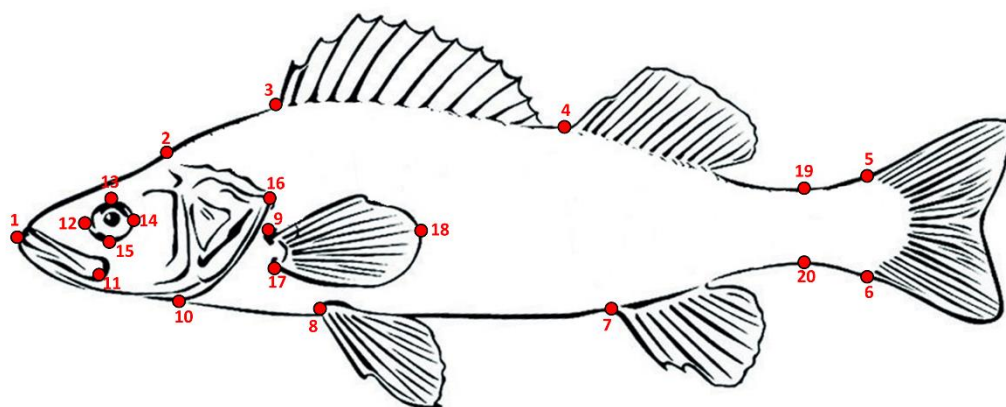
A fényképek elkészítését követően, a farokúszóból szövetmintát vágtam le a későbbi DNS-vizsgálatokhoz. A szövetmintákat 1,5 ml-es eppendorf csőben 96%-os alkoholban -20°C-on tároltam a későbbi vizsgálatok megkezdéséig.

4. táblázat. A mintázott süllők pontos adatai: faj, víztest, vízgyűjtő, mintahely, koordináta, dátum és egyedszám.

N ^o	Mintahely	Vízgyűjtő	Koordináta	Dátum	Egyedszám
1.	Siófoki-medence	Balaton	N46.95402, E18.02289	2022.09.12	9
2.	Szemesi-medence	Balaton	N46.8339, E17.71665	2022.09.15	8
3.	Szigligeti-medence	Balaton	N46.74928, E17.42208	2022.09.09	6
4.	Zala-Somogyi-Határárok	Balaton	N46.50312, E17.22071	2020.09.28	10
5.	Taplósi-Holt-Duna	Duna	N46.37181, E18.76487	2021.10.25	3
6.	Tolnai-Duna	Duna	N46.38000, E18.78241	2021.10.25	9
7.	Akasztó	Duna	N46.72865, E19.18152	2022.03.18	3
8.	Nagykunsági öntöző főcsatorna	Tisza	N47.47425, E20.55975	2021.11.13	3
9.	Tisza-tó	Tisza	N47.68177, E20.73214	2021.10.11	15
10.	Csincse	Tisza	N47.80793, E20.75027	2022.08.15	3
11.	Keleti-főcsatorna	Tisza	N47.63409, E21.37267	2021.08.10	4
12.	Keleti-főcsatorna	Tisza	N47.46067, E21.32818	2021.08.11	5

4.2.2.2 Morfometriai mérés és standardizálás

A morfometriai méréshez használt 30 változót a digitális fényképeken mértem le az ImageJ szoftver segítségével (RASBAND 2012). Az előkísérlet eredményei alapján ebben az esetben már elegendő volt alacsonyabb változószámmal kezdeni a vizsgálatot. Az egyes változókhoz tartozó nyers adatokat az M4 megnevezésű melléklet tartalmazza. Az egyes mérőpontokat és a közöttük felvett 30 változót, valamint azok neveit és rövidítésüket a 8. ábra és 5. táblázat mutatja be.



8. ábra: A 30 morfometriai változó kezdő és végpontjai. Az egyes változók nevei és a változókhoz tartozó kezdő és végpontok adatai az 5. táblázatban találhatók.

A változóként lemerített távolság a két megadott mérőpont között értendő legrövidebb távolságot jelenti. Annak érdekében, hogy elkerüljük a mérést végző személyek közötti variabilitást (TAKÁCS és mtsai., 2016), az összes morfometriai mérést én magam végeztem el.

5. táblázat. A 30 morfometriai változó megnevezése, kódja, valamint az egyes változók kezdő és végpontjai.

Nº	Az egyes morfometriai változók elnevezése	Kód	Kezdő és végpont
1.	Az orresúcs és a nyakszírt pontja közti távolság	DSO	1-2
2.	Az orresúcs és az első hátúszó eredő pontja közti távolság	PD	1-3
3.	Az orresúcs és a második hátúszó eredő pontja közti távolság	PsD	1-4
4.	Az orresúcs és a farokúszó felső eredőpontja közti távolság	PUC	1-5
5.	Az orresúcs és a farokúszó alsó eredőpontja közti távolság	PLC	1-6
6.	Az orresúcs és a farokalatti úszó eredő pontja közti távolság	PA	1-7
7.	Az orresúcs és a hasúszó eredő pontja közti távolság	PPL	1-8
8.	Az orresúcs és a mellúszó eredő pontja közti távolság	PPEC	1-9
9.	Az orresúcs és a kopolyúfedő has felőli végpontja közti távolság	DSV	1-10
10.	Szájméret	Mo	1-11
11.	Az orresúcs és a szem orr felőli végpontja közti távolság	PRE	1-12
12.	A fej hossza	HL	1-16
13.	A vízszintesen mért szemátmérő	EH	12-14
14.	A függőlegesen mért szemátmérő	EV	13-15
15.	A fej magassága	HH	2-10
16.	A mellúszó alapjának hossza	LBPEC	9-17
17.	Az első hátúszó eredő pontja és a hasúszó eredő pontja közti távolság	DPL	3-8
18.	A nyakszírt pontja és az első hátúszó eredő pontja közti távolság	DOD	2-3
19.	Az első hátúszó eredő pontja és a második hátúszó eredő pontja közti távolság	DsD	3-4
20.	A második hátúszó eredő pontja és a hasúszó eredő pontja közti távolság	sDPL	4-8
21.	A második hátúszó eredő pontja és a farokalatti úszó eredő pontja közti távolság	sDDA	4-7
22.	A második hátúszó eredő pontja és a farokúszó felső eredőpontja közti távolság	sDUC	4-5
23.	A farokúszó felső eredőpontja és a farokúszó alsó eredőpontja közti távolság	UPLC	5-6
24.	A farokalatti úszó eredő pontja és a farokúszó felső eredőpontja közti távolság	DAUC	7-5
25.	A testmagasság minimuma	Hmin	19-20
26.	A farokalatti úszó eredő pontja és a farokúszó alsó eredőpontja közti távolság	DALC	7-6
27.	A hasúszó eredő pontja és a farokalatti úszó eredő pontja közti távolság	PLDA	8-7
28.	A mellúszó eredő pontja és a hasúszó eredő pontja közti távolság	PECPL	9-8
29.	A kopolyúfedő has felőli végpontja és a hasúszó eredő pontja közti távolság	DVPL	10-8
30.	A mellúszó hossza	LPEC	9-18

A mért adatok ELLIOTT és mtsai., (1995) módszerével lettek standardizálva a standard testhosszt (SL) felhasználva az alábbi képlet alapján:

$$M_{adj} = M(L_s/L_0)^b$$

Ahol M_{adj} a standardizált változó értéke, M az eredetileg mért változó értéke, L_s a vizsgált egyedek standard testhosszainak átlagos értéke, L_0 a vizsgált egyed standard testhossza, „b” paraméter: az adott változó logaritmizált értékeinek, illetve a logaritmizált standard testhosszértékek lineáris regressziós egyenesének meredeksége. A standardizálás sikeressége érdekében Spearman rank korrelációs tesztet végeztem a standard testhosszok és a standardizált adatok között.

4.2.2.3 Statisztikai elemzés

Az egyes változók csoportelkülönülésben betöltött jelentőségét az F-statisztika eredményével fejeztük ki, amely a csoportok közötti variancia és a csoporton belüli variancia arányát adja meg (POPE és WEBSTER 1972). A mért változók a hozzájuk

tartozó F értékek alapján lettek rangsorolva. Mivel a szignifikáns csoportelkülönülések kimutatására az 5-10 változószám használta az ideális (BÁNÓ és TAKÁCS 2022), ezért az F értékek alapján sorban állított változókból az 5-nél nagyobb F értékkel jellemezhető 9 változót használtuk fel a CVA-analízishez, valamint ennek a 9 változónak a felhasználásával lett elvégezve a besoroló teszt is. Az elemzésben a Bonferroni-korrigált szignifikáns értékeket vettem figyelembe (Hotelling's $P < 0.05$) (ZELDITCH és mtsai., 2012).

A morfológiai mérés értékeinek összevetésére Kruskal-Wallis tesztet használtam. A statisztikai elemzéseket a Past 2.17-es programmal végeztem (HAMMER és mtsai., 2001).

5 EREDMÉNYEK ÉS AZOK MEGBESZÉLÉSE

5.1 A balatoni süllő populációgenetikai vizsgálata

5.1.1 A populációk genetikai diverzitása

A Microchecker vizsgálat nem talált bizonyítékot nagymértékű allél kiesésre, ezen felül null allélok jelenlétét csak a PfaL9 (tihanyi populáció) és az MSL-5 (balatonfűzfői populáció) markereknél lehetett kimutatni két populáció esetében az általános homozigóta többletnek köszönhetően. A vizsgált hat populációgenetikai diverzitás adatait a 6. táblázat mutatja be részletesen.

6. táblázat. A vizsgált hat süllő populációgenetikai diverzitás adatai. N_a : allélszám, N_{eff} : effektív allélszám, AR : allélgazdagság, AR_p : egyedi allélgazdagság, uH_e : egyedszámra korrigált várt heterozigotizáció, H_o : megfigyelt heterozigotizáció, F : beltényésztettségi együttható. A betűk a szignifikáns ($p < 0,05$) elkülönüléseket jelzik. ke-Keszthely, bo-Balatonboglár, ba-Balatonakali, ti-Tihany, si-Siófok és bf-Balatonfűzfő

N°	Kód	N_a	N_{eff}	AR	AR_p	uH_e	H_o	F
1	ke	6,66±1,95 ^{ab}	3,96±1,31 ^b	5,42±1,27	1,00±0,76 ^b	0,74±0,09 ^b	0,75±0,13 ^b	-0,04±0,15
2	bo	4,73±1,79 ^a	2,81±1,30 ^{ab}	4,50±1,64	0,25±0,33 ^a	0,60±0,20 ^{ab}	0,62±0,23 ^{ab}	-0,08±0,12
3	ba	4,53±2,26 ^a	2,64±1,43 ^{ab}	4,17±2,01	0,35±0,81 ^a	0,55±0,22 ^{ab}	0,52±0,20 ^a	-0,01±0,18
4	ti	7,86±3,33 ^b	2,97±1,60 ^{ab}	4,58±1,48	0,49±0,37 ^{ab}	0,58±0,19 ^{ab}	0,59±0,22 ^{ab}	-0,01±0,14
5	si	4,46±1,68 ^a	2,59±1,56 ^a	4,26±1,57	0,29±0,51 ^a	0,55±0,18 ^a	0,54±0,22 ^{ab}	-0,03±0,20
6	bf	4,80±1,78 ^a	2,70±1,22 ^{ab}	4,20±1,41	0,26±0,34 ^a	0,58±0,17 ^{ab}	0,51±0,26 ^a	0,10±0,31

A tihanyi populáció allélszáma (N_a) szignifikáns különbséget mutatott a többi populációval összevetve, ez alól csak a keszhelyi állomány volt a kivétel. Az effektív allélszámok (N_{eff}) tekintetében a keszhelyi populáció jelentősen magasabb értéket mutatott. Ugyanez figyelhető meg az allélgazdagság (AR), valamint az egyedi allélgazdagság tekintetében is (AR_p), a keszhelyi populáció értékei a legmagasabbak, ugyanakkor szignifikáns eltérést csak az egyedi allélgazdagság tekintetében mutatott a keszhelyi populáció. Az egyedszámra korrigált várt heterozigotizáció (uH_e) és a megfigyelt heterozigotizáció (H_o) tekintetében szintén szignifikáns különbséget mutatott a keszhelyi állomány. A fixációs index vagy beltényésztettségi együttható (F) Balatonfűzfő kivételével minden esetben alacsony negatív értéket mutatott. A Hardy-Weinberg egyensúlytól való eltérés szignifikáns volt a Za237-es lókuszon Balatonboglár és Balatonakali esetében az MSL-5, MSL-9, PfaL9-es lókuszon Tihanynál, a Svi-4-es lókuszon Siófoknál és a Svi-6, MSL2, valamint MSL-5-ös lókuszon Balatonfűzfő esetében.

A balatoni süllőállomány populációgenetikai diverzitása ($H_e=0,55-0,74$; $AR=4,17-5,42$) jól összehasonlítható a rendelkezésre álló irodalmi adatokkal. Finnország tengerparti populációiban ($H_e=0,30-0,37$; $AR=3,3-3,9$) és tavi populációban ($H_e=0,36-0,46$; $AR=4,0-5,5$) is jól ismertek ezek az értékek (SÄISÄ és mtsai., 2010). A tavi populációk esetében ráadásul más publikáció is rendelkezésre áll ($H_e=0,51$; $AR=3,6-4,6$) (SALMINEN és mtsai., 2012); minden esetben alacsonyabbnak bizonyul a két mutatószám. A Rhône-delta torkolatában ($H_e=0,64-0,74$; $AR=4,0-6,0$) (POULET és mtsai., 2009) és a Volga alsó szakaszán ($H_e=0,79-0,82$; $AR=9,57-10,64$) (KUSISHCHIN és mtsai., 2018) azonban magasabb diverzitást találtak.

A Duna vízrendszerében a németországi süllőpopuláció alacsonyabb genetikai diverzitás mutat ($H_e=0,62$; $AR=4,5$) (ESCHBACH és mtsai., 2014), mint a balatoni állomány. Egy Európa több állományát érintő vizsgálattal (TSAPARIS és mtsai., 2022) összehasonlítva -a felhasznált markerek nagy átfedése mellett- kiderül, hogy a balatoni állomány genetikai diverzitása ott is magasnak bizonyult, nem csak a természetes populációban ($H_e=0,40-0,69$; $AR=2,7-4,9$) hanem a tenyésztett állományoknál is ($H_e=0,35-0,72$; $AR=2,6-5,5$) amelyek balatoni eredetűek voltak.

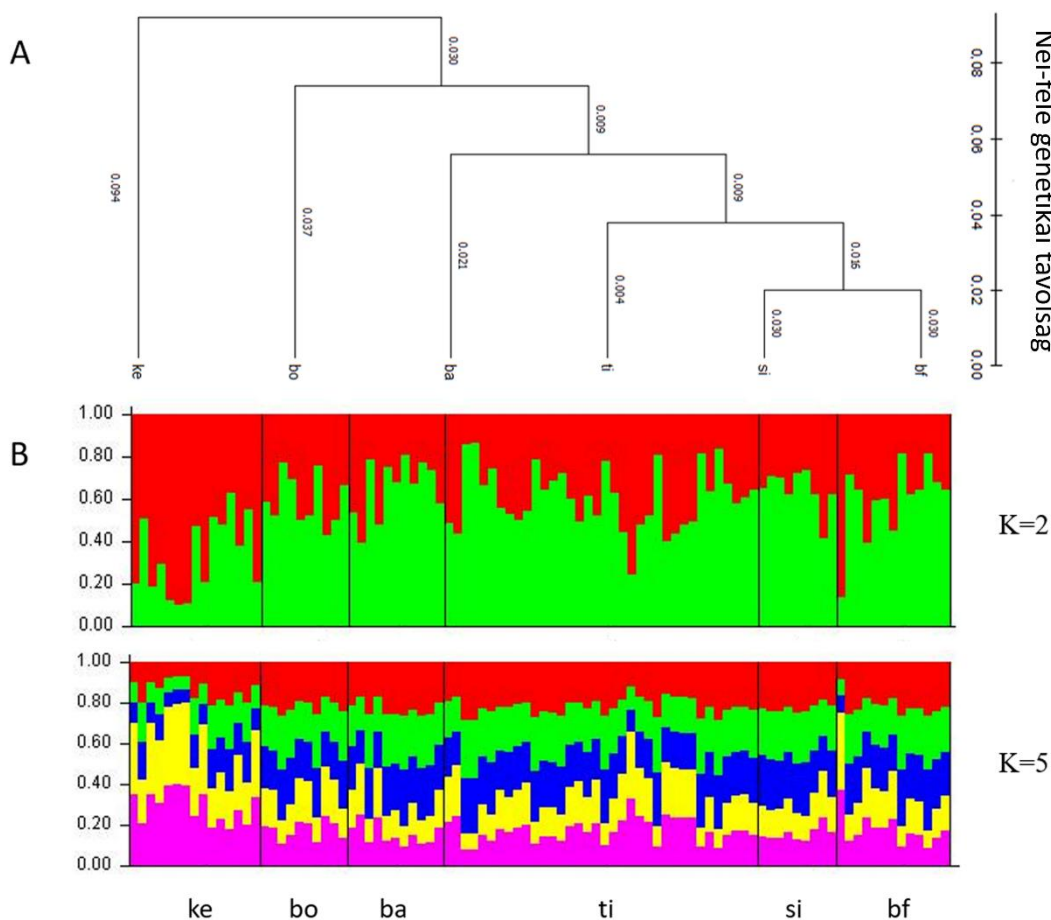
5.1.2 A süllőállomány populációviszonyai a Balatonban

Az AMOVA alacsony szintű genetikai elkülönülést tudott kimutatni a vizsgált csoportok között ($F_{st}=0,028$, $P<0,001$). A genetikai variancia 92%-át az egyedeken belüli, míg az 5%-át az egyedek közötti hányad tette ki ($P<0,001$). A páronkénti összehasonlítás azonban nagyobb genetikai elkülönülést tudott kimutatni a populáció párok között (7. táblázat). A keszthelyi állomány az F_{st} értékek alapján szignifikánsan különbözött az összes többi populációtól. Sőt, mi több a Tihany, Siófok és Balatonfűzfő összevetésben az F_{st} értékek a 0,05-ös szintet is meghaladták.

7. táblázat. Párosított F_{st} értékek. Félkövér betűtípussal vannak kijelölve a szignifikáns ($P<0,05$) eltérések

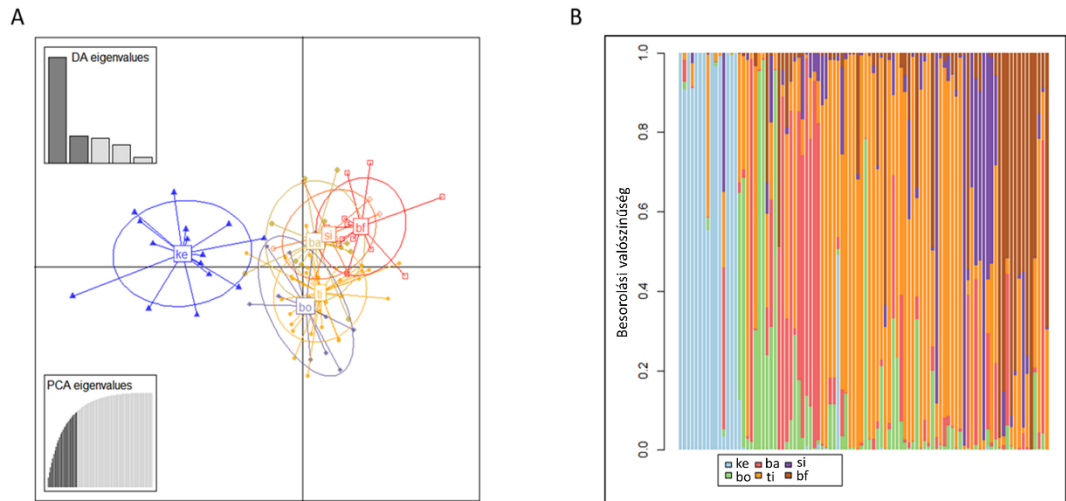
N°	F_{st}	Keszthely	Balatonboglár	Balatonakali	Tihany	Siófok	Balatonfűzfő
1	Keszthely	-					
2	Balatonboglár	0.038	-				
3	Balatonakali	0.046	0.000	-			
4	Tihany	0.058	0.013	0.006	-		
5	Siófok	0.062	0.036	0.001	0.003	-	
6	Balatonfűzfő	0.054	0.035	0.008	0.017	0.006	-

A keszhelyi populáció elkülönülése a Nei-féle genetikai távolságértékeken alapuló filogenetikai fa (NJ) alapján is jól látszik (9A ábra). A STRUCTURE program $\ln P(D)$ értékei alapján a Bayes-féle algoritmus megállapította a legvalószínűbb klaszterszámot ($K=2$) (9B ábra). EVANNO és mtsai., (2005) módszerét használva azonban ettől eltérő értéket lehetett megállapítani ($K=5$) a ΔK érték változása alapján (10B ábra). A populációk közti alacsony F_{st} értékek mellett, a STRUCTURE program nem tudott elkülönült klasztert azonosítani sem a 2 sem pedig az 5 klaszter esetében.



9. ábra: A süllőállományok genetikai struktúrája a Balatonban. A Nei-féle genetikai távolságértékek alapján számított filogenetikai fa (NJ) (A). A STRUCTURE program alapján alkotott oszlop diagramm $K=2$, illetve $K=5$ klaszter esetében (B). ke-Keszthely, bo-Balatonboglár, ba-Balatonakali, ti-Tihany, si-Siófok és bf-Balatonfüzfő.

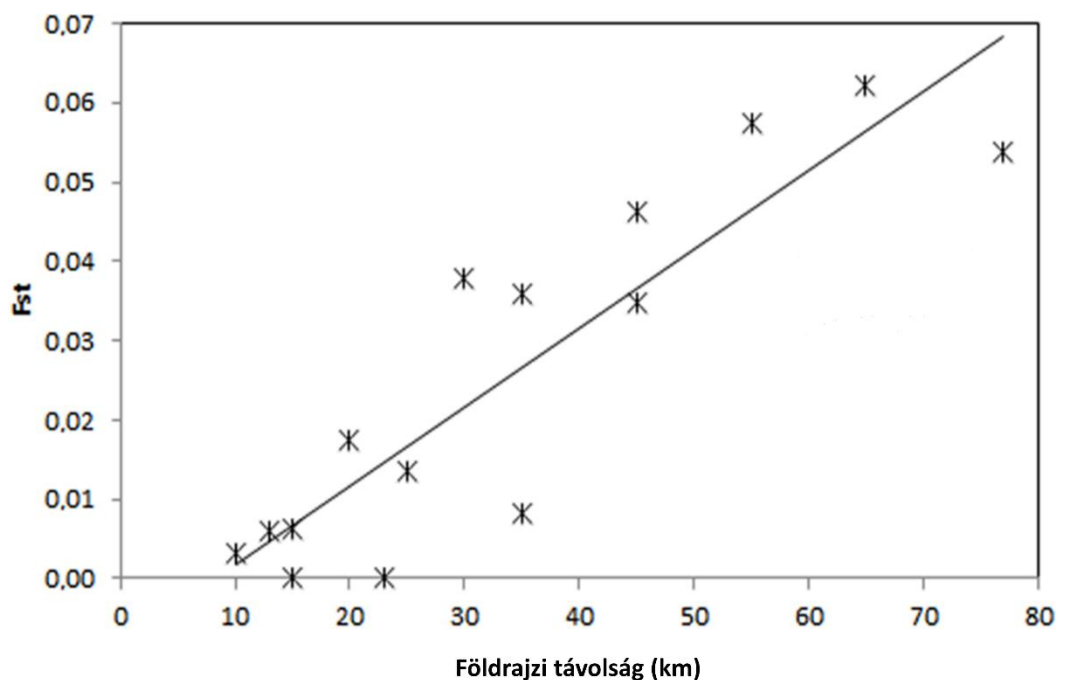
A DAPC analízis eredményei alapján (10A. ábra) elkülönül a keszhelyi populáció. A keszhelyi populáció majdnem minden egyede egyértelmű elkülönülést mutatott a besorolási valószínűség vizsgálatánál (10B. ábra), ami a többi populáció esetében nem figyelhető meg.



10. ábra: A Balatoni süllő genetikai struktúrája a DAPC analízis alapján. A 6 populáció DAPC analízise (A). Az egyes egyedek besorolásának valószínűsége DAPC analízis alapján (B). ke- Keszthely, bo-Balatonboglár, ba-Balatonakali, ti-Tihany, si-Siófok és bf-Balatonfűzfő.

5.1.3 Génáramlás, populációméret és palacknyak

A Mantel teszt erős korrelációt mutatott a genetikai távolság (F_{st}) és a földrajzi távolság között (11. ábra). Az eredmények alapján 42 km-es földrajzi távolság szükséges a 0,05-os F_{st} -érték eléréséhez, ami már szignifikáns különbségnek tekinthető.



11. ábra: A Mantel-teszt alapján készített távolság alapú izoláció szignifikáns és erős korrelációt mutatott a populációpárok genetikai (F_{st}) és földrajzi távolsága között ($p=0,001$, $r=0,889$).

A populációgenetikai vizsgálatok eredményei csak gyenge elkülönülést mutattak az egyes állományok között. A süllőállomány inkább metapopulációs szerkezetet mutatott. Erre utal a szignifikáns, de relatív alacsony páronkénti F_{st} érték is összehasonlítva a magyar és balti állományokéval (BJÖRKLUND és mtsai., 2007; KÁNAINÉ SIPOS és mtsai., 2019; SÄISÄ és mtsai., 2010).

Az ívási vándorlás ritkán haladja meg a 35 km-t (LAPPALAINEN és mtsai., 2003), ezzel szemben a Balaton hossza 79 km. Ebből kifolyólag a tó alakja és mérete már eleve lehetőséget teremt a távolság alapú izoláció megjelenésére. Az 50 kilométer felett tapasztalható 0,05-ös F_{st} érték már a genetikai izoláció minimális határát súrolja.

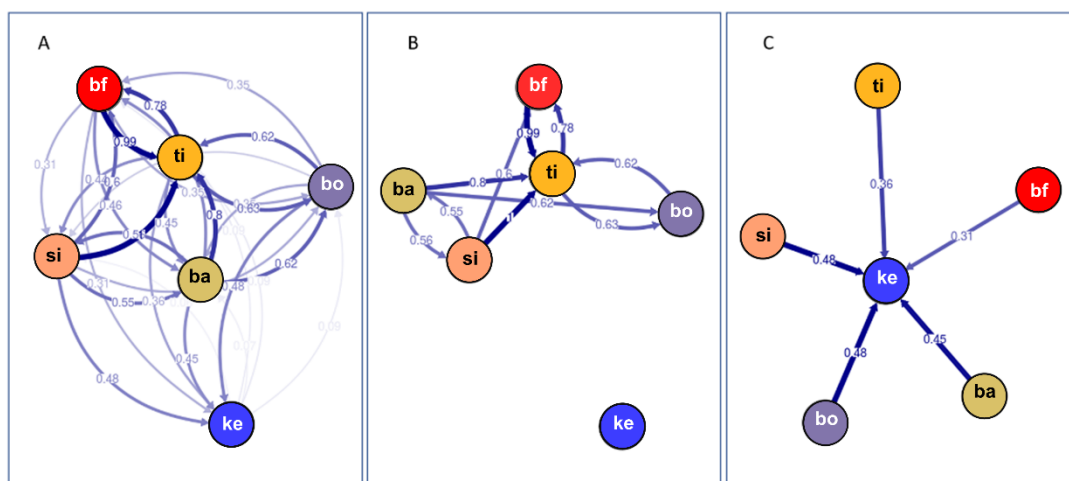
A H_t és LD módszerrel becsült effektív populációméretet, valamint a palacknyak hatás előfordulását a 8. táblázat mutatja be. A legkisebb becsült effektív populációmérettel a balatonboglári állomány rendelkezett, amelynél eltolódott allélfrekvencia eloszlás volt megfigyelhető, ami a közelmúltban bekövetkezett palacknyak hatásra utal. A tihanyi populációban szignifikánsan kevesebb, míg a keszthelyi populációban szignifikánsan több heterozigóta volt megfigyelhető, azonban az állományok allélfrekvencia eloszlása normál L-alakú eloszlást mutatott mindkét esetben.

12. táblázat. A H_t és az LD módszerrel becsült effektív populációméret (N_e), valamint a palacknyakhatás teszt eredményei.

Mintahely	N_e		Wilcoxon valószínűségi teszt			Mode-shift
	H_t	LD	Heterozigóta hiány	Heterozigóta többlet	Kétoldali	
Keszthely	144.7	99.6	0.972	0.031	0.063	Normál L-alakú
Balatonboglár	22.6	Végtelen	0.126	0.885	0.252	Eltolódott mód
Balatonakali	Végtelen	Végtelen	0.210	0.805	0.421	Normál L-alakú
Tihany	182.9	100.1	0.010	0.990	0.021	Normál L-alakú
Siófok	Végtelen	Végtelen	0.067	0.939	0.135	Normál L-alakú
Balatonfűzfő	Végtelen	29.2	0.359	0.660	0.719	Normál L-alakú

Habár a legtöbb populációnál nem mutatható ki a palacknyak hatás (ami a közelmúltban bekövetkezett jelentős állomány csökkenést jelez) az eredmények nem teljesen egyértelműek. A tihanyi populáció esetében számos marker eltérést mutatott a Hardy-Weinberg egyensúlytól és szignifikáns heterozigóta hiány volt tapasztalható, ugyanakkor az allélfrekvencia L-alakú normál eloszlást mutatott. Ezek alapján feltételezhető, hogy legalább ebben a populációban a közelmúltban változás történt a populáció méretét tekintve.

A relatív migrációs mátrix (12. ábra) Keszthely és Siófok között mutatta a legkisebb (0,063), míg Siófok és Tihany között a legmagasabb (1,000) migrációs értéket. A küszöbértéket 0,5-re állítva (12.B ábra) megfigyelhető a keszthelyi populáció részleges elkülönülése, valamint az is, hogy a tihanyi állomány a keszthelyi állomány kivételével minden populációval erős kétirányú migrációt mutat. Az újramintázás (bootstrap) (LARGET és SIMON 1999) statisztikailag szignifikáns aszimmetrikus migrációt tudott kimutatni, amely minden populáció esetében Keszthely irányába mutatott (12.C).



12. ábra: A divMigrateonline (D-módszer) által becsült relatív migráció: Minden populáció, szűrő használata nélkül (A), minden populáció 0,5-re állított küszöbértékű szűrővel (B), aszimmetrikus migráció, 1000-es újra mintázással (bootstrap) (LARGET és SIMON 1999) szűrő használata nélkül (C), ke-Keszthely, bo-Balatonboglár, ba-Balatonakali, ti-Tihany, si-Siófok és bf-Balatonfűzfő.

A süllő migrációjában tehát egy kelet-nyugati irányú egyirányú trend figyelhető meg. Ez a migrációs mozgás teljes mértékben egybevág a haljelöléses vizsgálatok (SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2017) esetében kapott eredményekkel miszerint a mezotróf területen telepített süllők kisebb távolságot tesznek meg és kevésbé szóródnak szét, mint az oligotróf területre telepített egyedek (SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2017). Úgy tűnik tehát, hogy a süllő mozgása és szétterjedése erősen összefügg a Balatonban tapasztalható trofikus grádienssel (ISTVÁNOVICS és mtsai., 2007).

A keszthelyi állomány elkülönülését az egyes medencék eltérő mérete és vízmélysége mellett a Balaton egyedi alakja is befolyásolhatta. A környezeti hatások mellett nem szabad megfeledkezni arról sem, hogy az egyes medencék eltérő halfauna összetétellel rendelkeznek (BÍRÓ 1997b). Ezen tényezők összessége valószínűleg egy lokális

adaptációhoz vezethettek az állományon belül, ami fontos információ lehet az állománypótló telepítések során.

5.1.4 Az állomány hasznosításának hatásai

A Balatoni Halgazdálkodási Nonprofit Zrt. adatai alapján készült 2. ábra 1901-től egészen 2020-ig mutatja be a süllő évenkénti fogási adatait a Balatonból. Ebben a periódusban a teljes süllő fogás 10.022 tonna volt, évente átlagosan pedig $83,51 \pm 50,18$ tonna süllőt fogtak. A halászfogások évenkénti hullámzó mennyiségét és ennek okait részletesen bemutattam már az irodalmi áttekintés balatoni süllőről szóló fejezetében. 2014-től kezdődően már csak horgász módszerrel fogható legálisan a süllő a Balatonból. Haljelöléses vizsgálatok (SPECZIÁR 2010; SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2017) úgy becsülik, hogy a horgászok által fogott süllők (35 cm SL felett) mennyisége jelentős arányt (49-56%) tesz ki évente a teljes állományra vetítve. Az a tény, hogy csak egy vizsgált populáció esetében lehetett megtalálni a palacknyak hatás nyomait azt sugallja, hogy a tenyésztési és telepítési eljárások mellett az elmúlt évszázad halpusztulásai (BÍRÓ 1997b; VIRÁG 1997) sem befolyásolták negatívan a süllőállomány genetikai összetételét a Balatonban. Ez valószínűleg annak köszönhető, hogy a balatoni süllőállomány kiindulási mérete kellőképpen nagy volt és az egyes területek állományai a medencék közötti fizikai barrierek hiányában szabadon keveredhettek és keveredhetnek napjainkban is egymással.

5.2 Morfometriai vizsgálatok

5.2.1 A változószámok mennyiségének hatása (előkísérlet)

5.2.1.1 A leginformatívabb morfometriai változók

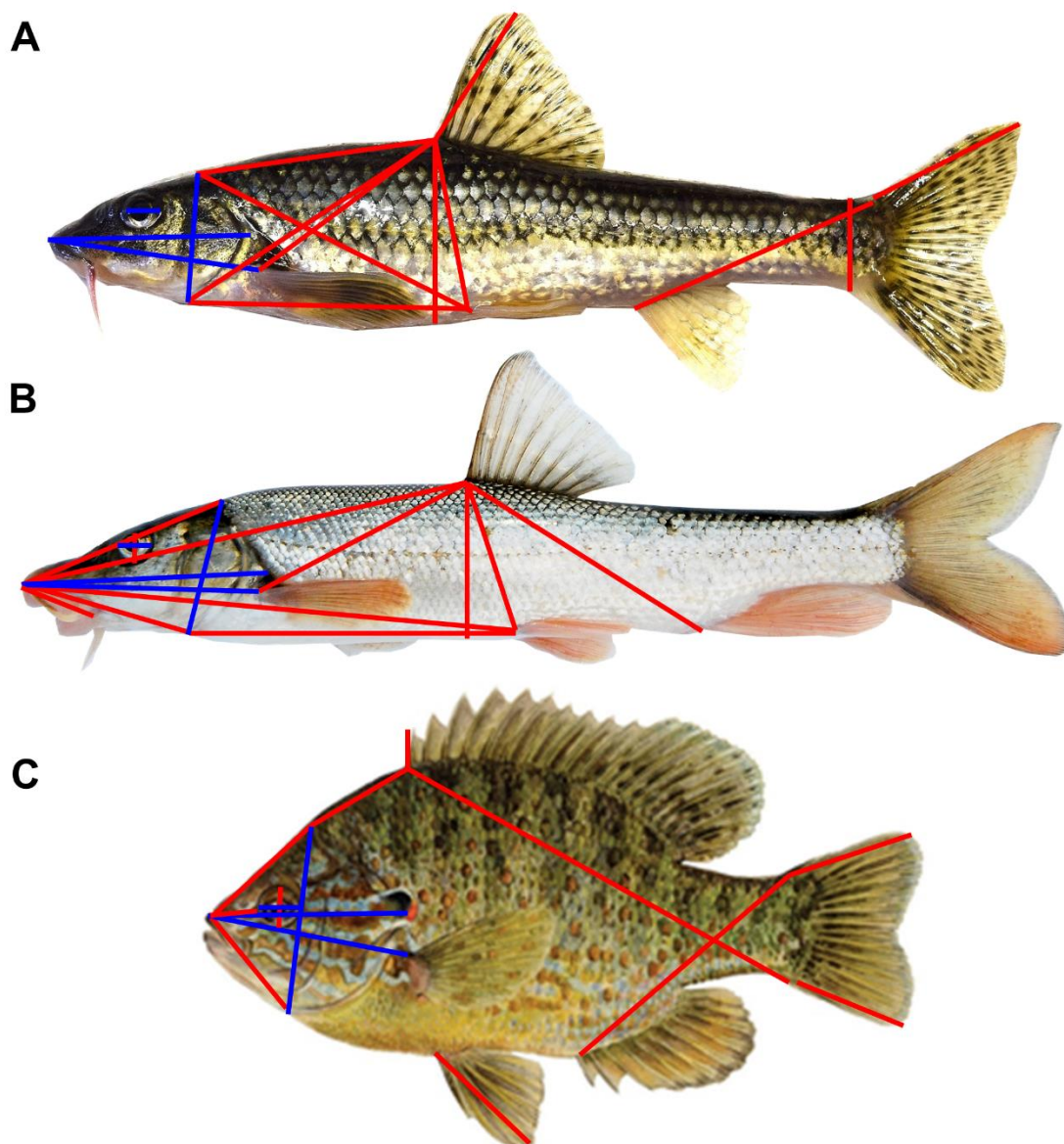
A standardizálásra került változók nem mutattak szignifikáns korrelációt (Spearman D, $p < 0,05$) a standard testhosszal (SL), kiküszöbölve ezáltal a mérethatást, így a továbbiakban már minden morfometriai változó felhasználható a további elemzésekhez. A standardizált változókat F-értékük alapján csökkenő sorrendbe állítottuk mindhárom vizsgált faj esetében (9. táblázat). A két pontyalakúak rendjébe tartozó faj esetében a 15 legfontosabb változóból csaknem a fele (DPC, DVPL, EH,

HL, Hh, Hmax, PPEC) közös volt. Ezen felül 4 változó (EH, HL, Hh, PPEC) pedig mindhárom halfaj esetében bekerült a legjelentősebb 15 változó közé.

13. táblázat. A mért változók F-értékük alapján csökkenő sorrendben. Az egyes változók kódjai megfelelnek a 2. táblázatban található kódokkal. A legjelentősebb 15 változót szaggatott vonal követi, ezen belül pedig a közös változókat félkövér betűtípussal jelöltem. Irodalmi adatok alapján (BÁNÓ és TAKÁCS 2022) a 15 leggyakrabban használt változóval egybeeső változókat csillaggal jelöltem. A standard testhosszt (SL) a standardizáláshoz használtam, ezért ez a változó a további elemzésben nem vett már részt.

Fenekjáró küllő fajkomplex			Petényi-márna		Naphal	
Nº	Kód	F érték	Kód	F érték	Kód	F érték
1	Hmax*	16.85	HL*	38.27	EH*	14.199
2	DPC	15.62	PPL*	37.82	LUC	10.703
3	DPL	15.35	DSO	36.53	LPL*	9.682
4	HD	14.13	PPEC	29.99	DSO	8.537
5	DAUC	8.84	DPL	25.35	EV	7.515
6	DVPL	8.38	DSV	22.11	HL*	7.37
7	DOD	7.38	PD*	17.48	DOD	7.344
8	PPEC	6.07	DPC	17.25	PPEC	6.728
9	HL*	5.29	EH*	17.05	LD*	6.686
10	LD*	5.28	Hmax*	16.8	DSV	6.231
11	Hmin	5.24	Mo	16.69	LLC	6.007
12	DOPL	4.95	DVPL	12.86	PRE*	5.423
13	LUC	4.6	DA	12.06	Hh	5.035
14	EH*	4.28	Hh	11.06	DLC	5.035
15	Hh	4.14	EV	8.4	DAUC	4.808
16	PD*	3.7	PA*	7.92	PPL*	4.114
17	LPL*	3.54	LA	7.31	LA	4.081
18	POO	3.46	DOPL	7.25	DA	3.976
19	DSV	3.43	Hmin	6.8	DPC	3.512
20	LPEC*	3.05	LPL*	5.85	DUC	3.497
21	DA	2.95	DAUC	5.82	Hmin	3.356
22	EV	2.82	LPEC*	5.35	Mo	3.299
23	LLC	2.79	HD	5.22	FL	2.737
24	DSO	2.76	DUC	5	DALC	2.655
25	LA	2.55	LLC	4.9	HD	2.386
26	DLC	2.52	FL	4.66	DPL	2.337
27	LBD*	2.42	LD*	4.65	PA*	1.999
28	PA*	2.1	LUC	4.33	LBD*	1.981
29	PRE*	1.98	POO	4.12	DVPL	1.847
30	FL	1.84	DOD	3.99	Hmax*	1.761
31	DUC	1.63	DLC	3.52	DOPL	1.668
32	Mo	1.45	DALC	3.46	POO	1.438
33	DALC	0.88	PRE*	3.31	PD*	0.953
34	PPL*	0.57	LBD*	2.93	LPEC*	0.816
35	SL*	-	SL*	-	SL*	-

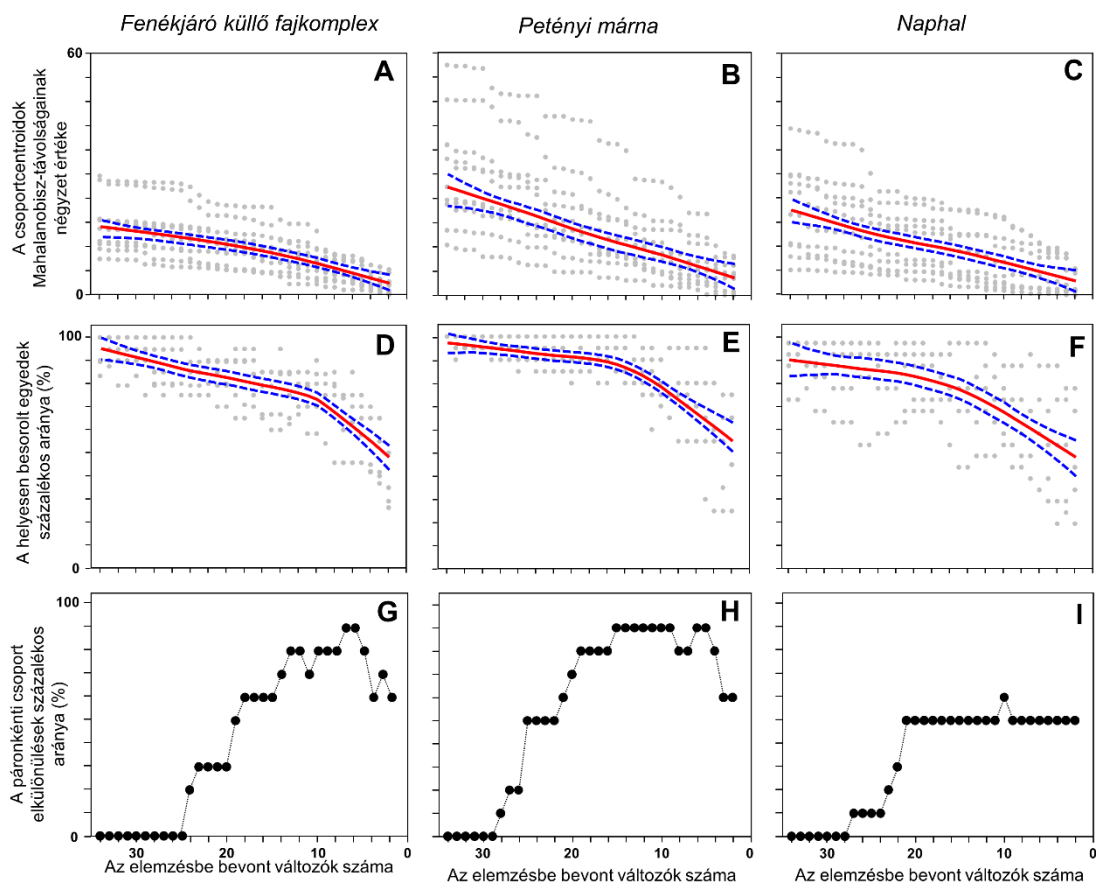
Az egyes változók rangsora a vizsgálatba bevont fajok esetében nagymértékben különbözött. A 15 legjelentősebb változót a 13. ábra mutatja be részletesen vizsgált halfajonként külön-külön.



13. ábra: A 15 legfontosabb változó a fenékjáró küllő fajkomplexnél (A), Petényi-márna (B) valamint naphal (C) esetében. A 3 faj esetében közös változók sötétkézzel vannak kiemelve.

5.2.1.2 A változós számok csökkentésének hatásai

A Mahalanobis-távolság négyzet értékei a fenékjáró küllő fajkomplexnél 0,05-29,65, a Petényi-márnánál 0,11-57,09 a naphalnál esetében pedig 0,03-41,04 között változtak. A helyesen besorolt egyedek százalékos aránya 26-100%, 25-100% valamint 20-100% között változott a fentebb már említett halfajok sorrendjében. A szignifikáns ($P > 0,05$) páronkénti csoportelkülönülések százalékos aránya 0-90% között változott a fenékjáró küllő, valamint a Petényi-márna esetében, míg a naphalnál ez az arány 0-60% között változott. Az elemzésbe bevont változós számok függvényében készült CVA eredményeket a 14. ábra mutatja be részletesen.



14. ábra: A csoportcentroidok Mahalanobisz-távolságának négyzetértékei (A-C), a helyesen besorolt egyedek százalékos aránya (D-F) valamint a páronkénti csoporteltérések százalékos arányának (G-I) változása a változók számának csökkentése mellett. Az A-F ábrákon a szürke pontok az egyedeket jelölik, míg a trendvonalat (piros) LOESS simítással generáltam, ahol a 95%-os konfidencia intervallumot szaggatott kék vonal jelzi. A görbék 999 véletlenszerű ismétlésen alapulnak.

A 3 különböző halfajon végzett elemzés alapján megállapítható, hogy a vizsgálatba bevont változók számának csökkentése jelentősen befolyásolja a morfometriai mérések eredményét. A csoportcentroidok Mahalanobisz-távolság négyzet értékei folyamatos csökkenést (14A-C. ábra) mutattak a változók számának csökkentésével. A helyesen besorolt egyedek százalékos aránya (14D-F. ábra) szintén csökkenést mutatott a változók számának csökkentésével, ezeknél az értékeknél azonban a kezdeti szakaszban csak kismértékű csökkenés volt megfigyelhető. A változók számát 34-ről egészen 17-re csökkentve a 100%-ról csak 92%-ra csökkent a helyesen besorolt egyedek aránya a Petényi-márna esetében, a fenékjáró küllő fajkomplexnél és a naphalnál pedig 92%-ról 83%-ra. Ezt követően viszont a csökkenés mértéke felgyorsult mindhárom halfaj esetében.

Nem volt kimutatható szignifikáns csoporteltérés a fenékjáró küllő fajkomplexnél 25 a Petényi-márnánál 29 a naphalnál pedig 28 elemzésbe bevont változók szám felett a páronkénti csoporteltérések százalékos arányában (14G-I. ábra). A két

pontyalakúak rendjébe tartozó faj esetében a szignifikáns csoportelkülönülések aránya egészen jelentős, 90%-os arányt is elért a változós számok csökkentése során. A vizsgálatba bevont változók további csökkentésével azonban ez az arány is romlott. A naphal esetében a kezdeti növekedést követően a görbe kiegyenesedéig az 50%-os szignifikáns csoportelkülönüléseknél, amely csak egy esetben mutat kiugró értéket 10 változós szám felhasználása mellett 60%-ot.

A három vizsgált tulajdonság hasonló tendenciát mutatott mindhárom halfaj esetében. Egyedül a naphalnál volt tapasztalható alacsonyabb arány a szignifikáns csoportelkülönülések tekintetében a másik két halfajhoz viszonyítva. Ezt az eltérést egyfelől okozhatja a mintavételi terület alacsonyabb térléptéke. Hiszen a naphalminták csak és kizárólag a Balaton mesterséges parti kövezéséről származnak, míg a másik két halfaj esetében a mintahelyek egymástól távolabbi víztestekből valók. Továbbá az idegenhonos naphal csak az elmúlt évszázadban jelent meg először a Balatonban (VUTSKITS 1912). Az inváziója pedig csökkenthette a genetikai variabilitását (GRAPPUTO és mtsai., 2006) ami az adott populáció morfológiájára is hatást gyakorolhatott (HAUSER és mtsai., 1995).

Az elővizsgálat eredményeként kapott eredmények azt mutatják, hogy a legerőteljesebb csoportelkülönüléseket 5-10 változó elemzésével kaphatjuk. Ugyanakkor a helyesen besorolt egyedek száma akkor maximalizálható, ha a lehető legtöbb változót vonunk be az elemzésbe.

Irodalmi áttekintés alapján (BÁNÓ és TAKÁCS 2022) a morfometriai munkák szerzői átlagosan 15 változót használnak az elemzéseikhez. Ez a változós szám az előzetes vizsgálataink eredményei szerint a szignifikáns csoportelkülönülések vizsgálatához túl soknak, míg a helyesen besorolt egyedek arányának és a csoportcentroidok Mahalanobis-távolságának vizsgálatához viszont túl kevésnek tekinthetők. Érdekes tehát a vizsgálat céljának megfelelően megválasztani a felhasználni kívánt morfometriai változóink számát és adott esetben szelektálni azokat az F statisztika alapján. Esetünkben, mivel a vizsgálataink célja az állományok közti különbségek kimutatása volt, így az elemzésbe bevont változók számát jelentősen csökkentettük.

5.2.2 A süllő morfológiai és morfometriai vizsgálata

5.2.2.1 morfológiai vizsgálat

Az egyes vízgyűjtőkre jellemző állományok morfológiai adatai (10 táblázat) nem mutattak szignifikáns eltérést egymástól és minden tekintetben megfeleltek a szakirodalomban (FERINCZ és mtsai., 2023) közzétett adatokkal. A test profilindex értékekben mutatkozott szignifikáns különbség, azonban ezt az értéket nagymértékben befolyásolja az egyed által közvetlen a mintavétel előtt elfogyasztott táplálék mennyisége. Azt itt tapasztalt szignifikáns eltérés szintén ezzel magyarázható.

10. táblázat. Az egyes vízgyűjtő területekre jellemző állományok morfológiai adatai. Zárójelben a min-max értékek. A betűk a szignifikáns ($p < 0,05$) elkülönüléseket jelzik.

Vízgyűjtő	pikkelyszám az oldalvonalon	Első hátúszó osztatlan úszósugarai	Hátúszó úszósugarai		Farokúszó úszósugarai		Test profilindex
			osztatlan	osztott	osztatlan	osztott	
Balaton	94,23±6,41 ^a	13,31±0,63 ^a	2,83±0,39 ^a	20,08±0,51 ^a	2,18±0,40 ^a	11,09±0,30 ^a	4,76±0,37 ^a
	(85-104)	(12-14)	(2-3)	(19-21)	(2-3)	(11-12)	(4,23-5,54)
Duna	96,00±4,75 ^a	13,15±0,69 ^a	2,87±0,35 ^a	19,93±0,96 ^a	2,5±0,53 ^a	10,88±0,64 ^a	5,12±0,46 ^b
	(89-104)	(12-14)	(2-3)	(18-22)	(2-3)	(10-12)	(4,27-5,61)
Tisza	96,87±5,54 ^a	13,33±1,07 ^a	2,67±0,49 ^a	19,58±0,79 ^a	2,38±0,52 ^a	10,88±0,83 ^a	4,85±0,46 ^a
	(85-105)	(11-14)	(2-3)	(18-21)	(2-3)	(10-12)	(3,99-5,99)

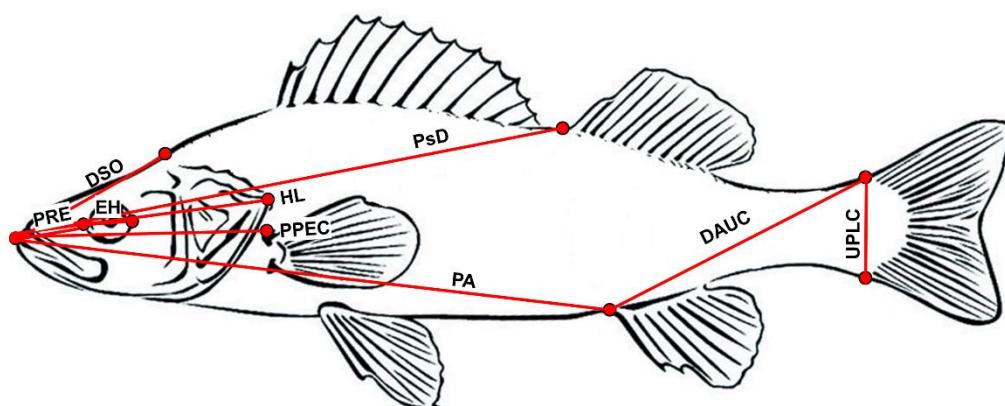
5.2.2.2 A morfometriai változók jelentőségük szerint

Az egyes változók a standardizálást követően nem mutattak szignifikáns korrelációt (Spearman D, $p < 0,05$) a standard testhosszal (SL) így a továbbiakban a mérethatást már nem kellett figyelembe venni a változók felhasználhatók voltak az egyes mérésekhez. Az egyes változókat F-értéküket felhasználva rangsoroltam (11. táblázat).

11. táblázat. A mért változók F-értékük alapján csökkenő sorrendben. A legjelentősebb 9 változót félkövér betűtípussal jelöltem. Az egyes változók kódjai megegyeznek az 5. táblázatban használt kódokkal.

Süllő		
Nº	Kód	F érték
1	DSO	18,505
2	UPLC	12,409
3	PPEC	10,673
4	EH	10,54
5	PRE	8,959
6	PsD	8,861
7	DAUC	8,555
8	HL	8,35
9	PA	5,431
10	PPL	4,769
11	Hmin	4,417
12	PLDA	4,38
13	PD	4,185
14	Mo	3,957
15	DOD	3,842
16	DPL	3,538
17	sDUC	3,507
18	DALC	3,341
19	sDPL	2,537
20	DsD	2,463
21	HH	2,27
22	PECPL	1,765
23	sDDA	1,692
24	PUC	1,54
25	DVPL	1,174
26	EV	1,145
27	LPEC	1,028
28	LBPEC	0,674
29	DSV	0,526
30	PLC	0,48

Mivel az elővizsgálat eredményei szerint a szignifikáns csoportelkülönülések mértéke már 5-10 változó használata mellett maximalizálható, ezért én a további elemzésekbe a legjelentősebb 9 változót használtam csak fel. A legjelentősebb 9 változót, a 15. ábra mutatja be részletesen.

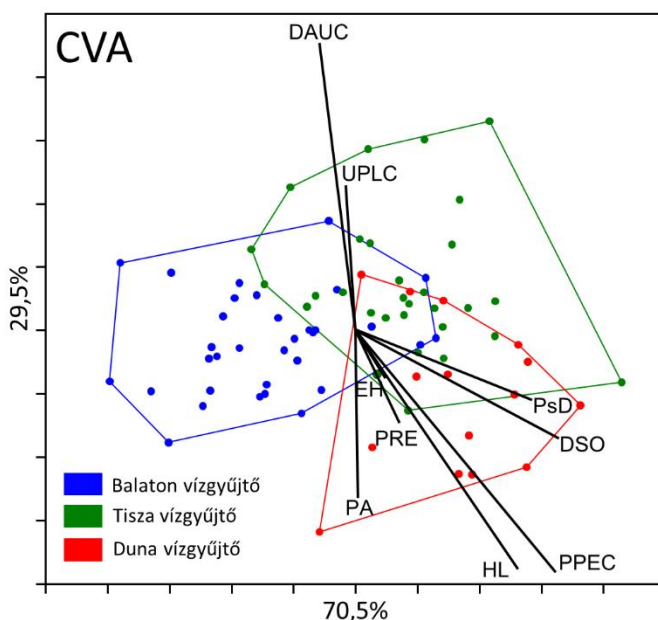


15. ábra: Az F statisztika alapján a 9 legnagyobb elkülönítő erővel bíró morfológiai változó. Az egyes változók kódjai megegyeznek az 5. táblázatban használt kódokkal.

A 9 legjelentősebb változóból (16. ábra) 5 helyezkedik el a vizsgált egyedek feji részén, további 3 változóval jellemezhetjük a test és a faroknyél megnyúlását, ezzel szemben csak 1 olyan változó van, ami a farokúszó eredő pontjait köti össze. Ebben az esetben is elmondható tehát, hogy zömmel a test elülső részén helyezkednek el a leginformatívabb változók. A legfontosabb 9 változó közül 8 jellemző vízszintes irányú megnyúlást, amely a halak esetében egyértelműen az áramvonalasabb test kialakításában játszik fontos szerepet. A farokúszó eredő pontjait jellemző változó nagysága - ami az egyetlen függőleges meghatározó változó - a farokúszó robusztusságára utal, ami a leginkább meghatározó az állat mozgása szempontjából.

5.2.2.3 A három vizsgált csoportelkülönülése

A standardizált és szelektált adatsorok kanonikus varianciaanalízisének (CVA) eredményeit a 16. ábra mutatja be. Figyelembe véve az x tengelyen megjelenített több, mint 70%-os variáciát elmondható, hogy a balatoni állomány jelentősebben különül el a két folyóvízi állománytól, mint azok egymástól. A dunai és a tiszai folyóvízi állományok elkülönülése az y tengely mentén történik, amely a variancia kevesebb, mint 30%-át mutatja.



16. ábra: A vizsgált csoportok elkülönülését bemutató kanonikus varianciaanalízis (CVA) eredménye. Kék színnel Balaton vízgyűjtő, zöld színnel Tisza vízgyűjtő, piros színnel Duna vízgyűjtő. Fekete vonallal az egyes irányokat meghatározó változók vektorjai láthatóak. Az egyes változók kódjai megegyeznek az 5. táblázatban használt kódokkal.

A páronkénti csoportelkülönülések Bonferroni-korrigált szignifikancia értékei (12. táblázat) minden összevetésben szignifikánsak ($P < 0,05$) voltak. Ugyanakkor a 16. ábrán látható tendenciákkal jól összecseng, hogy a szignifikancia értékek a balatoni - folyóvízi állományok összevetésében alacsonyabbak, mint a két folyóvízi állomány összevetésének értékei.

12. táblázat. A páronkénti csoportelkülönülések Bonferroni-korrigált szignifikancia értékei.

	Balaton vízgyűjtő	Tisza vízgyűjtő	Duna vízgyűjtő
Balaton vízgyűjtő	0	-	-
Tisza vízgyűjtő	0.0000283	0	-
Duna vízgyűjtő	0.0000549	0.016208	0

Az egyes csoportok elkülönülését befolyásoló változók vektorjait fekete vonallal jelöltem. Így például láthatjuk, hogy a fejhossz (HL) valamint az orrcsúcs és a mellúszó eredő pontja közti távolság (PPEC) változóinak vektorjai mentén különül el leginkább a Duna vízgyűjtőjére jellemző állomány. A Tisza vízgyűjtőjére jellemző állomány esetében a farokúszó felső eredőpontja és a farokúszó alsó eredőpontja közti távolság (UPLC) ami a farok úszó robusztusságára utal és a farokalatti úszó eredő pontja és a farokúszó felső eredőpontja közti távolság (DAUC) a leginkább meghatározó. Látható, hogy az egyik esetben a meghatározó bélyegek a test elülső feji részén, míg a másik esetben a test farok felőli oldalán helyezkednek el. A Balatonra jellemző állomány főleg a fejen lévő változók vektorainak ellenkező oldalán helyezkednek el. Ez véleményem szerint arra utalhat, hogy a Balatoni állomány elülső testfele, így a feje is kisebb, mint a másik két elemzett csoporté.

A besoroló teszt eredményeit a 13. táblázat mutatja be részletesen. A Balaton vízgyűjtő esetében a 33 egyedből 27-et (81,8%) a Tisza vízgyűjtő esetében 30 egyedből 19-et (63,3%), míg a Duna vízgyűjtő esetében 15 egyedből 10-et (66,7%) sorolt megfelelő helyre a teszt. Átlagosan a 78 egyedből 56-ot, vagyis a teljes állomány 71,79%-át megfelelő helyre sorolta a teszt. Az eredmények szerint tehát a morfometriai vizsgálatokkal a három terület állományai viszonylag jól elkülöníthetők.

13. táblázat. A besoroló teszt (confusion matrix) eredményei. Félkövér betűtípussal a helyesen osztályozott egyedek számát tüntettem fel.

	Balaton vízgyűjtő	Tisza vízgyűjtő	Duna vízgyűjtő	Összesen	Átlagosan
Balaton vízgyűjtő	27	4	2	33	56 (71,79%)
Tisza vízgyűjtő	4	19	7	30	
Duna vízgyűjtő	1	4	10	15	
Összesen	32	27	19	78	

A jelenlegi vizsgálat eredményei szerint a Tisza vízgyűjtőre jellemző állomány megnyúlt faroknyéllel (DAUC), és erőteljesebb farokúszóval (UPLC) rendelkezik a többi vizsgált állománnyal összevetve. Ugyanakkor ennél az állománynál nem figyelhető meg lényeges eltérés a test elülső, feji részén.

6 KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

6.1 A Balatoni süllőállományok populációgenetikai vizsgálata

A Balatonban élő süllőállomány genetikailag jelentősen eltér a nyugat- és észak-európai állományoktól (TSAPARIS és mtsai., 2022). Vizsgálatunkban egy lókuszt kivételével nem tudtuk kimutatni nyomát a beltenyésztettségnek, így elmondható, hogy a múlt század második felében több alkalommal is bekövetkezett nagyobb halpusztulások, valamint az azt követő intenzív telepítések sem okoztak palacknyak hatást a faj populációgenetikai mintázatában. Ennek a legfőbb oka az lehet, hogy a tóban eredetileg is egy nagy és vélhetően genetikailag igen diverz süllőállomány élhetett, amely jelentősebb elszegényedés nélkül élhette túl ezeket a negatív eseményeket. Emellett a vizsgálatok eredményei arra is utalnak, hogy a Balatonba telepített süllők vélhetően minden esetben a Balatonból származtak. A Balatonba kihelyezett műfészkekről származó ikrát a felnevelés után ismét a Balatonba telepítik a Balatoni Halgazdálkodási Nonprofit Zrt. munkatársai. Egy kellően nagy természetes populáció esetében, mint amilyen a Balatonban található süllő populáció, ez a telepítési gyakorlat nem jár kedvezőtlen genetikai hatással az állományra nézve.

A helyi populációk szaporodó közösségeinek a feltérképezése, valamint a populációk szerkezetének a mélyebb feltárása nehéz feladat még a genetikai markerekre alapozott vizsgálatok esetében is. Jó példa erre az Észak-Amerikában található Erie-tó, ahol számos sügérfélén végeztek ilyen célú tanulmányokat. A közeli rokon *Perca flavescens* esetében bár az egyes szaporodó csoportok jól elkülönültek, távolság alapú genetikai izoláció nem volt kimutatható. Ezen felül bizonyos csoportok genetikai hatása nagyobb volt a teljes populációra, mint másoké (SEPULVEDA-VILLET és STEPIEN 2011). Számos ilyen témájú kutatást végeztek a süllő észak-amerikai rokon faján a *Sander vitreus*-on is. STEPIEN és mtsai., (2012) mikroszatellit markereket használva ki tudtak mutatni elkülönült szaporodó csoportokat, amelyek a közeli rokon kapcsolat ellenére genetikai összetételükben különböztek (STEPIEN és mtsai., 2018). Ezzel pedig az egyes szaporodó csoportok együttesen járulnak hozzá az Erie-tó állományának a genetikai diverzitásához.

2010-ben a világon elsőként a Balatonból sikerült kimutatni egy süllő-köszüllő hibrid példányt (MÜLLER és mtsai., 2010). A süllő és köszüllő közötti esetleges hibridizációt a két faj egymással átfedő elterjedési területén belül számos alkalommal vizsgálták

már. Mindezidáig azonban egyetlen alkalommal sikerült csak kimutatni a hibrid jelenlétét. Mivel a két faj eltérő ökológiai jellemzői, mint az ivási idejük, előhely használatuk, szaporodási viselkedésük eleve nem teremtik meg a hibridizáció lehetőségét, valamint bizonyítható módon egyetlen alkalommal került sor hibrid egyed kimutatására, így ez a jelenség nem befolyásolja a jelen vizsgálat eredményeit.

Egy közelmúltban bemutatott tanulmány (CHEN és mtsai., 2020) RAD szekvenálást használva vizsgálta az Erie-tó *Sander vitreus* állományát. Ebben a tanulmányban sikerült kimutatni, hogy a nyugaton található szaporodási populációk csak gyenge elkülönülést mutatnak, míg a keleti és nyugati populációk együtt összevetve erősen különböznek egymástól. A saját eredményeim hasonló mintázatot mutatnak a Balatonban a süllőpopulációk esetében. A vizsgálataink eredményei szerint a Balaton süllőállományára metapopulációs struktúra jellemző. Ez alól talán a legnyugatibb, keszthelyi állomány lehet kivétel mivel ez részleges elkülönülést mutat a többi elemzett állománytól. Ez a mintázat két tényezővel magyarázható. Az első a távolság alapú izoláció, hiszen a faj ivási vándorlása irodalmi adatok alapján nem haladja meg a 35 kilométeres távolságot (LAPPALAINEN és mtsai., 2003), míg a Balaton hossza 79 kilométer. A másik a vizsgálataink során kimutatott kelet-nyugati egyirányú génáramlás. Ez arra utal, hogy a tó keleti feléből jelentős a keszthelyi térségbe történő vándorlás, amely vélhetően a tó nyugati végének magasabb trofikus értékeivel magyarázható (BÍRÓ 1997b). A tó természetes adottságai által kiváltott populációgenetikai mintázat létrejött egy olyan tényező, amit az állománypótló telepítések során érdemes kiemelt figyelemmel kezelni.

A kelet-nyugat irányában megfigyelhető egyirányú migrációs mintázat teljes mértékben egybevághat a haljelöléses vizsgálatok (SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2017) esetében kapott eredményekkel, ahol azt találták, hogy a mezotróf területre telepített süllők kisebb távolságot tesznek meg és kevésbé szóroznak szét, mint az oligotróf területre telepített egyedek (SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2017). Úgy tűnik tehát, hogy a süllő vándorlási irányát erősen befolyásolja a tóban megfigyelt trofikus grádiens (ISTVÁNOVICS és mtsai., 2007).

Mivel korábbi genetikai vizsgálatok nem foglalkoztak részletesen a teljes állományt érintő a Balatonban élő süllő állománnyal, így ennél részletesebb következtetések levonására egyelőre nincs lehetőségem. A jövőben azonban érdemes finomítani a vizsgálat módszertanán akár SNP-markerekkel is összevetni a továbbiakban az egyes populációkat.

6.2 Morfometriai vizsgálatok

6.2.1 A változószaámok mennyiségének hatása (előkísérlet)

A halak morfometriai méréseivel foglalkozó szakkikket tanulmányozva (BÁNÓ és TAKÁCS 2022) kiderül, hogy az egyes szerzők nagyon sokféle (137) változót mérhetnek. De arra is fény derült, hogy a szerzők csak korlátozott számu és főként általánosn használt változókat (átlagosan 15-öt) használnak a munkájuk során. A vizsgálat témája általában nem befolyásolta sem a felhasznált változók számát, sem pedig az összetételét. Ez a gyakorlat pedig könnyen a vizsgált csoportok közti morfometriai különbségek téves meghatározásához vezethet.

A három vizsgált halfaj morfometriai elemzéseinek eredményei megerősítették azt a feltételezést, hogy nincs általánosn használható változókészlet. Ugyanakkor a leginformatívabb változók minden vizsgált fajnál a test elülső részén találhatóak.

Az egyes állományok elkülönítésénél érdemes a közelrokon fajok esetében használt változókat figyelembe venni. Ugyanakkor a változószaámokkal végzett vizsgálatom eredményei azt mutatják, hogy a távolság alapú morfometriai módszer legnagyobb hatékonyságát akkor érjük el, ha minél több változót bevonunk a vizsgálatba. Minél több változóval dolgozunk, annál pontosabban tudjuk besorolni az egyes egyedeket a származási populációjukba. A kezdeti magas változószaám a vizsgálat során később azt is lehetővé teszi, hogy szelekciót végezzünk az egyes változóinkon. Erre akkor lehet szükségünk, hogyha a vizsgálatunk célja az egyes állományok minél pontosabb elkülönítése.

A felhasznált változóink számát tehát érdemes a morfometriai vizsgálat konkrét céljainak megfelelően megválasztani, hiszen a különböző célok különböző mennyiségű változószaám felhasználását igénylik. A szakirodalmi adatok alapján átlagosn használt változószaám (15) az egyedek származási populációhoz való besorolásához túl kevés, míg az állomány egyes populációnak legnagyobb mértékű elkülönítéséhez túl soknak bizonyul. Ezért kezdetben érdemes viszonylag nagyszámu változót felvenni az egyes egyedeken, amit később, ha a céljaink úgy kívánják szelektálással csökkenthetünk.

6.2.2 A süllő morfológiai és morfometriai vizsgálata

A vizsgált vízgyűjtő területek állományai merisztikus (számolható) morfológiai jegyekben nem mutattak eltérést sem egymástól sem pedig a szakirodalomban közölt adatoktól. Mivel a Balatonra jellemző állomány genetikai szempontból unikális, eltérő jelleget képvisel (TSAPARIS és mtsai., 2022), ezért arra következtethetünk, hogy ezek a genetika oldaláról tapasztalható eltérések még nem jelentek meg morfológiai bélyegek formájában.

A süllő megjelenési formája az adott élettérre jellemző tényezőknek köszönhetően elég változatos módon alakul. Az allometrikus növekedés mellett az élőhelyi adottságok is nagymértékben befolyásolják az egyes állományok morfometriai sajátosságait.

Több vizsgálat összecsengő eredményei szerint (KRPO-ĆETKOVIĆ és STAMENKOVIĆ 1996; KUSISHCHIN és mtsai., 2018; KUZISHCHIN és mtsai., 2016), az erős áramlásnak szerepe lehet a morfológiai adottságok kialakításában. Áramlói állományokban az egyedek teste keskenyebb, míg úszóik erőteljesebbek lesznek. Akárcsak más halfajok, például a költő vagy kűlők esetében az áramlói halak teste hengerebb, míg úszóik nagyobbak lesznek (KOTTELAT és FREYHOF 2007).

A morfometriai elemzésben az állói balatoni állomány elkülönülést mutatott a másik két, folyói állománytól. A variancia több, mint 70%-át adó x tengely mentén (16. ábra) különülnek el egymástól az állói és folyói állományok. Mivel a kilenc legnagyobb elkülönítő erejű változóból nyolc vízszintes irányú megnyúlást jellemez, így arra lehet következtetni, hogy a vizsgált állományok egyedei eltérő áramlási viszonyokhoz adaptálódtak. Az egyetlen függőleges irányú meghatározó változó (UPLC) is az erőteljes farokúszóhoz és ezzel együtt az erőteljes úszáshoz, áramlási viszonyokhoz kapcsolódik.

A Duna és Tisza vízgyűjtő területének állományai a jelentősen kisebb varianciát magyarázó y tengely mentén mutattak eltérést. A folyói állományok elkülönülésére a legnagyobb elkülönítő erővel bíró változók eltérő módon hatnak. A Tisza vízgyűjtő területéről származó egyedeknél ezek a változók a test hátsó, kaudális részén helyezkednek el, (DAUC, UPLC) míg a Duna vízgyűjtő területére jellemző állomány esetében ezek a változók döntő többségében a feji részen találhatóak (HL, PPEC, PRE, EH).

A vízszintes irányú változók túlsúlya a legjelentősebb változókon belül, amivel az áramvonalas test jellemezhető tehát utalhat az eltérő áramlási viszonyok jelenlétére, de ezen belül az egyes víztestekre jellemző állományok eltérő testtájakon mutatnak különbségeket. A Duna középső (szerbiai) szakaszán végzett morfometriai vizsgálat (KRPO-ĆETKOVIĆ és STAMENKOVIĆ 1996) eredményei szerint az ott élő süllők teste kevésbé karcsú a dnyeperi állományhoz viszonyítva. A jelen vizsgálat eredményei pedig azt mutatják, hogy a Duna vízgyűjtőre jellemző állomány leginkább a fejen mért paraméterekben különül el. A feji rész megnyúlására utaló bélyegeken (HL, PPEC, PRE, EH) kívül azonban a test megnyúlására utaló bélyeg is akad (PA).

Más süllőn végzett vizsgálatból (SPANGLER és mtsai., 1977) tudni lehet, hogy egy adott víztesten belül is kialakulhatnak eltérő testparaméterekkel jellemezhető csoportok, amelyek ívása különböző helyekre korlátozódik. Ezen felül azt is megfigyelték, hogy az eltérő áramlású folyókban a süllők tartózkodási helye megváltozik, alkalmazkodva a helyi viszonyokhoz, ami szintén hatással van az egyes testparaméterekre (KUSISHCHIN és mtsai., 2018).

Az elvégzett morfometriai vizsgálatból láthatjuk, hogy az egyes állományok eltérő testparaméterekkel rendelkeznek. Az állóvízi és folyóvízi állományok elkülönülése markáns, míg a két folyóvízi állomány esetén a legjelentősebb változók eltérő testtájakon mutattak eltérést. A meggyűjtött szövetminták jövőbeni elemzésével a későbbiekben kiderülhet, hogy a jelenleg tapasztalt morfometriai különbségek pusztán az eltérő környezetnek köszönhetőek, vagy olyan helyi adaptáció esetével állunk szemben, amely több generáció óta fennál és így esetleg genetikai oldalról is kimutatható lesz.

7 ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. Mikroszatellit markereket felhasználva sikerült kimutatnom, hogy a Balatonban élő süllőpopuláció genetikailag diverz, a múltban történt nagy halpusztulások és az azt követő intenzív haltelepítések sem okoztak palacknyak hatást a faj itt élő állományának genetikai mintázatában
2. A Balaton süllőállománya metapopulációs szerkezettel jellemezhető, ahol csak a keszthelyi állomány mutat részleges elkülönülést.
3. Genetikai oldalról sikerült alátámasztanom a haljelöléses vizsgálatok eredményét, miszerint kelet-nyugati irányú migráció figyelhető meg a Balatonban, ami vélhetően szorosan összefügg a tóra jellemző trofikus grádienssel.
4. Több halfajt megvizsgálva elsőként tudtam kimutatni, hogy a távolság alapú morfometriai vizsgálatokba bevont változók száma és milyensége jelentősen befolyásolja a mérések eredményeit. Megállapítottam, hogy nincs általánosan használható változókészlet, azonban a leginformatívabb változók a test elülső részén találhatók.
5. Bizonyítottam, hogy a távolság alapú morfometriai mérések estén a szignifikáns csoportelkülönülések száma már 5-10 változó használata mellett maximalizálható, míg a helyesen besorolt egyedek százalékos aránya és a csoportcentroidok Mahalanobis-távolsága annál jobb értéket ad, minél több változót használunk a vizsgálat során.
6. A süllő esetében a legjelentősebb morfometriai változók alapján arra lehet következtetni, hogy vizsgált állományok elkülönülésében az áramlási viszonyokhoz való adaptálódás meghatározó szerepet játszik. A balatoni állomány testalakban statisztikailag viszonylag jól elkülönül a dunai és a tiszai állományoktól. A balatoni állományok feje általában kisebb, mint a két folyóvízi állományé, a számolható morfológiai bélyegekből viszont nem találtunk eltéréseket.

8 ÖSSZEFOGLALÁS

Doktori disszertációmban a magyarországi vizek egyik gazdasági és ökológiai szempontból is jelentős halfajával, a süllővel foglalkoztam. A szakirodalmi közlések szerint a faj balatoni állománya unikálisnak tekinthető (TSAPARIS és mtsai., 2022). Ezért dolgozatomban információkkal akartam szolgálni a területen élő süllőállományok morfológiai és populációgenetikai adottságairól. A munka első lépéseként a balatoni süllőállomány részletes populációgenetikai vizsgálatát végeztem el. A Balaton süllőállománya metapolulációs szerkezetet mutatott, részleges elkülönülés csak a Keszthelyi-medence esetében volt megfigyelhető. A Balatonra jellemző eltérő karakterisztikájú és halállomány összetételű medencék, valamint a tó kiterjedése és alakja önmagában lehetőséget teremt a távolság alapú izoláció kialakulására, amit sikerült is kimutatnom. A vizsgálatomból kiderült, hogy a balatoni süllőállományt érintő különféle hatások, mint az egyes halpusztulások, illetve a majd egy évszázada folyó haltelepítések hatása nem hagyott maradandó nyomot a faj genetikai mintázatában. Az ilyen természetes úton kialakult lokális adaptációt érdemes figyelembe venni a halgazdálkodási terv elkészítése során is. A korábban végzett haljelöléses vizsgálatok eredményét, ahol kimutatták, hogy a süllő mozgása egy kelet-nyugati irányt mutat sikerült a genetika oldaláról is alátámasztanom. Mivel a kelet-nyugati irány egybevág a tóban megfigyelhető trofikus grádienssel, ezért úgy tűnik, a süllő mozgását leginkább ez befolyásolja a Balatonban.

Mivel a balatoni süllőállománya európai szinten is elkülönültnek tekinthető, így az állomány populációgenetikai vizsgálatát követően morfológiai és morfometriai vizsgálatokat is végeztem, melybe a Balaton vízgyűjtő területéről származó állomány mellé még a Duna és a Tisza vízgyűjtőjének állományait használtam fel.

A morfológiai vizsgálat eredménye azt mutatta, hogy a vizsgált állományok a merisztikus bélyegek alapján sem egymástól, sem a szakirodalomban közzétett adatoktól nem mutatnak szignifikáns elkülönülést. Így kijelenthető, hogy a balatoni állomány eltérő genetikai jellemzői merisztikus bélyegek tekintetében jelenleg nem mutatkoznak meg.

A morfometriai vizsgálatok egzakt elvégzéséhez alapvető információk nem álltak rendelkezésre. Szakirodalmi adatok sem tettek utalást arra vonatkozólag, hogy az egyes állományok elkülönítéséhez mennyi és milyen változóra van szükség. Ennek

tisztázása céljából egy előkísérlet keretein belül három különböző halfaj adatainak felhasználásával vizsgáltam meg, miképp változnak a morfometriai mérések eredményei a vizsgálatba bevont változószaámok függvényében. Eredményeimből megállapítható, hogy nincs univerzálisan használható változókészlet, azonban a legnagyobb elkülönítő erővel bíró változók a test elülső részén találhatóak. Az egyes célok (pl. szignifikáns csoportelkülönülések, egyedek származási csoportjukba való helyes besorolása) elérésének maximális szintje, eltérő változószaámot követel meg. Így a kezdeti magas változókészletet a későbbiekben, amennyiben céljaink úgy kívánják meg, érdemes csökkenteni az egyes változók elkülönítő erejének (F statisztika) felhasználásával. Az előkísérlet során kapott eredményeket felhasználtam a süllőn végzett morfometriai vizsgálat során.

Disszertációm utolsó részében az ország három nagy vízgyűjtő területéről származó süllő egyedeket vizsgáltam meg morfometriai módszerekkel. A morfometriai elemzés során a szignifikáns csoportelkülönülések érdekeltek, így az előkísérlet eredményeit felhasználva a kezdeti 30 változóból csak a 9 legnagyobb elkülönítő erővel bíró változót használtam a későbbi elemzésekben. Az eredmények alapján a Balaton vízgyűjtőjére jellemző állomány jelentősen elkülönült a másik két állománytól. A legjelentősebb változók döntő többsége az egyedek vízszintes irányú megnyúlásával hozható összefüggésbe, így arra lehet következtetni, hogy a vizsgált állományok egyedei eltérő áramlási viszonyokhoz adaptálódtak. Az egyes vízgyűjtő területekre jellemző állományok azonban eltérő testtájakon mutattak különbségeket. A Tisza vízgyűjtőre jellemző állománynál a legfontosabb változók a test hátsó farki részén, míg a Duna vízgyűjtőjére jellemző állomány esetében ezek a változók a feji részen voltak megtalálhatóak.

9 SUMMARY

My dissertation was concerned with pikeperch. This top predator, which occurs in both the fresh and brackish waters of Eurasia, is important not only ecologically but also economically. A population genetics study (TSAPARIS és mtsai., 2022) covering a large part of the species' European distribution revealed that the Balaton population exhibits different characteristics. Therefore, as a first step, I conducted a population genetic study of the Balaton population. My analysis showed that different influences on the stock, such as fish mortality or fish stocking, did not cause a bottleneck effect in the genetic pattern of the species. The Balaton stock showed a metapopulation pattern, with partial separation only observed in the Keszthely basin. The different characteristics and fish assemblage composition of the basins in Lake Balaton, as well as the extent and shape of the lake, in itself create the potential for distance-based isolation, which I have been able to demonstrate. Such naturally occurring local adaptation should be taken into account in the design of the fish management plan. The results of previous fish marking studies, where it was shown that the movement of pikeperch follows an east-west direction, have been confirmed by genetics. Since the east-west direction coincides with the trophic gradient observed in the lake, it seems to be the most important influence on the movement of pikeperch in Lake Balaton.

Since the Balaton pikeperch population is considered to be distinct at the European level, I also carried out morphological and morphometric studies using the stocks from the Danube and Tisza catchments in addition to those from the Balaton catchment.

The results of the morphological analysis showed that the investigated stocks did not show significant differences in meristic stamps from each other or from published data in the literature. Thus, it can be concluded that the different genetic characteristics of the Balaton stock in terms of meristic characters are not currently apparent.

Basic information was not available to carry out morphometric tests precisely. There was also no indication in the literature as to how much and what variables were needed to isolate each stock. To clarify this, I conducted a preliminary experiment using three different fish species to investigate how morphometric measurements vary with the number of variables included in the study. My results show that there is no universally applicable set of variables, but that the variables with the highest discriminatory power

are found in the anterior part of the body. The maximum level of achievement of each objective (e.g., significant group separation, correct classification of individuals) requires a different number of variables. Thus, the initial high set of variables should be reduced in the later stages, if our objectives so require, by using the separating power of each variable (F statistic). The results obtained in the preliminary experiment were used in the morphometric study on pikeperch.

In the last part of my dissertation, I used morphometric methods to study pikeperch from three large catchment areas of the country. In the morphometric analysis, I was interested in significant group separations, so using the results of the preliminary experiment, I used only the 9 variables with the highest discriminatory power out of the initial 30 variables in the subsequent analyses. The results showed that the stock from the Balaton catchment was significantly different from the other two stocks. The vast majority of the most significant variables are associated with the horizontal elongation of individuals, suggesting that individuals from the two stocks have adapted to different flow conditions. However, stocks from different catchments showed differences in body length. For the stock from the Tisza catchment, the most important variables were found in the posterior tail part of the body, whereas for the stock from the Danube catchment, these variables were found in the head part.

10 IRODALOMJEGYZÉK (1. számú melléklet)

- ABDOLMALAKI, S. & PSUTY, I. (2007): The effects of stock enhancement of pikeperch (*Sander lucioperca*) in Iranian coastal waters of the Caspian Sea. *ICES Journal of Marine Science* 64. (5). 973–980.
- ADAMS, D. C., ROHLF, F. J. & SLICE, D. E. (2004): Geometric morphometrics: Ten years of progress following the ‘revolution’. *Italian Journal of Zoology* 71. (1). 5–16.
- AKBARZADEH, A., FARAHMAND, H., SHABANI, A. A., KARAMI, M., KABOLI, M., ABBASI, K. & RAFIEE, G. R. (2009): Morphological variation of the pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in the southern Caspian Sea, using a truss system. *Journal of Applied Ichthyology* 25. (5). 576–582.
- ALLENDORF, F. W. & LUNDQUIST, L. L. (2003): Introduction: Population biology, evolution, and control of Invasive Species. *Conservation Biology* 17. (1). 24–30.
- ANTALFI, A. & TÖLG, I. (1971): Halgazdasági abc. Budapest: Mezőgazdasági kiadó. 217 p.
- ARAKI, H. & SCHMID, C. (2010): Is hatchery stocking a help or harm?. Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys. *Aquaculture* 308. (SUPPL.1). 2–11.
- ARLINGHAUS, R., LORENZEN, K., JOHNSON, B. M., COOKE, S. J. & COWX, I. G. (2015): Management of freshwater fisheries: Addressing habitat, people and fishes. In: CRAIG, J. F. (Szerk.) *Freshwater Fisheries Ecology*. 557–579.
- ARMENGAUD, J. (1962): Contribution à l'étude de *Sander lucioperca* L. DESS. Montpellier: Université Montpellier II. 145 p.
- AZZURRO, E., TUSET, V. M., LOMBARTE, A., MAYNOU, F., SIMBERLOFF, D., RODRÍGUEZ-PÉREZ, A. & SOLÉ, R. V. (2014): External morphology explains the success of biological invasions. *Ecology Letters* 17. (11). 1455–1463.
- BALON, E. K., MOMOT, W. T. & REGIER, H. A. (1977): Reproductive guilds of percids: results of the paleogeographical history and ecological succession. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34. (10). 1910–1921.
- BĂNĂRESCU, P. (1964): Pisces–Osteichthyes. Fauna Republicii Populare Romine. București: Editura Academiei Republicii Populare Romine. 969 p.
- BÁNÓ, B., BOLOTOVSKIY, A., LEVIN, B., MATTOX, G. M. T., CETRA, M., CZEGLÉDI, I. & TAKÁCS, P. (2024): Scale morphology is a promising, additional tool for exploring the taxonomy and ecology of freshwater fishes. *Fish and Fisheries* 25. (4). 569–588.
- BÁNÓ, B. & TAKÁCS, P. (2022): Effects of the analysed variable set composition on the results of distance-based morphometric surveys. *Hydrobiologia* 849. (10). 2267–2280.
- BARMINTSEVA, A. E., SHALGIMBAYEVA, G. M., KOISHYBAYEVA, S. K., SARBAKANOVA, S. T., ASYLBEKOVA, S. Z., ISBEKOV, K. B. & MUGUE, N. S. (2014): Genetic study of pike perch *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) and bersh *Sander volgensis* (Gmelin, 1789) from the fishery water-bodies of Kazakhstan. *Russian Journal of Genetics* 50. (7). 749–756.
- BAUM, J. K., MYERS, R. A., KEHLER, D. G., WORM, B., HARLEY, S. J. & DOHERTY, P. A. (2003): Collapse and conservation of shark populations in the Northwest Atlantic. *Science* 299. (5605). 389–392.
- BERINKEY, L. (1966): Halak–Pisces. Fauna Hungarie Vol. XX., No. 2. Budapest: Akadémiai Kiadó. 135 p.
- BERNATCHEZ, L., GUYOMARD, R. & BONHOMME, F. (1992): DNA sequence variation of the mitochondrial control region among geographically and morphologically remote European brown trout *Salmo trutta* populations. *Molecular Ecology* 1. (3). 161–173.

- BILLINGTON, N., DANZMANN, R. G., HEBERT, P. D. N. & WARDS, R. D. (1991): Phylogenetic relationships among four members of Stizostedion (Percidae) determined by mitochondrial DNA and allozyme analyses. *Journal of Fish Biology* 39. 251–258.
- BILLINGTON, N., HEBERT, P. D. & WARD, R. D. (1990): Allozyme and mitochondrial DNA variation among three species of Stizostedion (Percidae): phylogenetic and zoogeographical implications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47. (6). 1093–1102.
- BÍRÓ, P. (1970): Investigation of growth of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. *Annal. Biol. Tihany* 37. 145–164.
- BÍRÓ, P. (1972): First summer growth of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. *Annal. Biol. Tihany* 39. 101–113.
- BÍRÓ, P. (1973): The food of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. *Annal. Biol. Tihany* 40. 159–183.
- BÍRÓ, P. (1977a): Food consumption, production and energy transformation of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.) population in Lake Balaton. *Ichthyologia Yugoslavia* 9. (1). 47–60.
- BÍRÓ, P. (1977b): Effects of exploitation, introductions, and eutrophication on percids in Lake Balaton. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 34. (10). 1678–1683.
- BÍRÓ, P. (1978): Exploitation of fishery resources of Lake Balaton. *Limnologie: Verhandlungen* 20. (4). 2146–2149.
- BÍRÓ, P. (1985): Dynamics of the pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in Lake Balaton. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 70. (4). 471–490.
- BÍRÓ, P. (1997a): Temporal variation in Lake Balaton and its fish populations. *Ecology of Freshwater Fish* 6. (4). 196–216.
- BÍRÓ, P. (1997b): Temporal variation in Lake Balaton and its fish populations. *Ecology of Freshwater Fish* 6. (4). 196–216.
- BÍRÓ, P. (2003): Az érdekek ütköző zónájában. Töprengések a Balatonról. *Új Horizont* 4. 1–7.
- BJÖRCK, S. (1995): A review of the history of the Baltic Sea, 13.0-8.0 ka BP. *Quaternary International* 27. 19–40.
- BJÖRKLUND, M., AHO, T. & LARSSON, L. C. (2007): Genetic differentiation in pikeperch (*Sander lucioperca*): The relative importance of gene flow, drift and common history. *Journal of Fish Biology* 71. 264–278.
- BLANCK, A. & LAMOUREUX, N. (2007): Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. *Journal of Biogeography* 34. (5). 862–875.
- BLECHA, M., SAMARIN, A. M., KRIŠTAN, J. & POLICAR, T. (2016): Benefits of hormone treatment of both sexes in semi-artificial reproduction of pikeperch (*Sander lucioperca* L.). *Czech Journal of Animal Science* 61. (5). 203–208.
- BÓDIS, M., KUCSKA, B. & BERCSÉ, M. (2007): The effect of different diets on the growth and mortality of juvenile pikeperch (*Sander lucioperca*) in the transition from live food to formulated feed. *Aquaculture International* 15. (1). 83–90.
- BOGUTSKAYA, N. G. & NASEKA, A. M. (1997): Freshwater fishes of Russia: preliminary results of the fauna revision. *Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences* 289:39–50.
- BOOKSTEIN, F. L. (1997): *Morphometric Tools for Landmark Data*. New York: Cambridge University Press. 456 p.
- BOOKSTEIN, F. L., CHERNOFF, B., ELDER, R. L., HUMPHRIES, J. M., SMITH, G. R. & STRAUSS, R. E. (1985): *Morphometrics in evolutionary biology: The geometry of size and shape change, with examples from fishes*. Special publication 15. Philadelphia: Academy of Natural Sciences Press. 277 p.

- BORER, S. O., MILLER, L. M. & KAPUSCINSKI, A. R. (1999): Microsatellites in walleye *Stizostedion vitreum*. *Molecular Ecology* 8. 335–346.
- BRABRAND, Å. (2001): Piscivory in larval perch (*Perca fluviatilis*): Mechanisms structuring larval roach (*Rutilus rutilus*) cohorts. *Ecology of Freshwater Fish* 10. (2). 97–104.
- BRAZHNIK, S. Y., MITENKOV, Y. A. & SKAKUN, V. A. (2012): Current reserves of the zander (*Stizostedion lucioperca*) in fresh_water reservoirs of Russian Federation. *Izv. Kaliningr. Gos. Tekh. Univ.* 24. 193–199.
- BROWN, J. A., MOORE, W. M. & QUABIUS, E. S. (2001): Physiological effects of saline waters on zander. *Journal of Fish Biology* 59. (6). 1544–1555.
- BRUNER, J. C. (2021): *Stizostedion Rafinesque, 1820 (Percidae)* is the Valid Generic Name for Walleye, Sauger, and Eurasian Pikeperch. *Fisheries* 46. (6). 298–302.
- BRYAZGUNOVA, M. I. (1979): Feeding relationships of the young of the pike-perch, *Lucioperca lucioperca*, the bream, *Abramis brama*, and fishes of lesser importance in the lower reaches of the Don. *Journal of Ichthyology* 19. 57–65.
- BUIJSE, A. D. & HOUTHUIJZEN, R. P. (1992): Piscivory, growth, and size-selective mortality of age 0 pikeperch (*Stizostedion lucioperca*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49. (5). 894–902.
- CADRIN, S. X. (2000): Advances in morphometric identification of fishery stocks. *Reviews in Fish biology and Fisheries* 10. (1). 91–112.
- CAMPBELL, E. A. (1998): Predation by Small Walleyes on Yellow Perch: Effects of Prey Size Distribution. *Transactions of the American Fisheries Society* 127. (4). 588–597.
- CARLANDER, K. D. & SMITH, L. L. (1945): Some Factors to Consider in the Choice between Standard, Fork, or Total Lengths in Fishery Investigations. *Copeia*. (1). 7.
- CARPENTER, K. E., SOMMER, H. J. & MARCUS, L. F. (1996): Converting Truss Interlandmark Distances to Cartesian Coordinates. *Advances in Morphometrics*. 103–111.
- CAVENDER, T. M. (1998): Development of the north american tertiary freshwater fish fauna with a look at parallel trends found in the european record. *Italian Journal of Zoology* 65. 149–161.
- 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. (1). 15–24.
- CHEN, K. Y., EUCLIDE, P. T., LUDSIN, S. A., LARSON, W. A., SOVIC, M. G., GIBBS, H. L. & MARSCHALL, E. A. (2020): RAD-seq refines previous estimates of genetic structure in Lake Erie walleye. *Transactions of the American Fisheries Society* 149. (2). 159–173.
- CHIMITS, P. (1953): Note sur la pisciculture artificielle du sandre. *Bulletin Français de Pisciculture* 168. 109–112.
- CHYZER, K. (1882): Adatok Zemplénmegye természetrajzi ismeretéhez. I. Zemplénmegye halai. – *A Magyarországi Kárpátgyesület Évkönyve* 9: 1–25.
- CLEVELAND, W. S. (1979): Robust locally weighted regression and smoothing scatterplots. *Journal of the American Statistical Association* 74. (368). 829–836.
- COAD, B. W. (1980): Environmental change and its impact on the freshwater fishes of Iran. *Biological conservation* 19. (1). 51–80.
- COLBY, P. J. & LEHTONEN, H. (1994): Suggested causes for the collapse of zander, *Stizostedion lucioperca* (L.), populations in northern and central Finland through comparisons with North American walleye, *Stizostedion vitreum* (Mitchill). *Boreal Environment Research* 24. (1). 9–20.
- COLCHEN, T., GISBERT, E., KRAUSS, D., LEDORÉ, Y., PASQUET, A. & FONTAINE, P. (2020): Improving pikeperch larviculture by combining environmental, feeding and populational factors. *Aquaculture Reports* 17. (April). 100337.

- COLLETTE, B. B. & BĂNĂRESCU, P. (1977): Systematics and Zoogeography of the Fishes of the Family Percidae. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34. (10). 1450–1463.
- CONRAD, G. (1558): *Historiæ Animalium Liber IIII. qui est de Piscium Cambieri*: Bibliopolio Andreae 1289 p.
- CORNUET, J. M. & LUIKART, G. (1996): Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144. (4). 2001–2014.
- CRAIG, J. F. (2008): *Percid fishes: systematics, ecology and exploitation..* Dunscore, Scotland: John Wiley & Sons 348 p.
- CREECH, S. (1992): A multivariate morphometric investigation of *Atherina boyeri* Risso, 1810 and *A. presbyter* Cuvier, 1829 (Teleostei: Atherinidae): morphometric evidence in support of the two species. *Journal of Fish Biology* 41. (3). 341–353.
- CSÉCS, T. (1998): *A Tudományos Gyűjtemény (1817-1841) repertórium.* Győr: Xántus János Múzeum Győr-Moson-Sopron Megyei Levéltár Győri Levéltára. 239 p.
- CSERNY, T. & NAGY-BODOR, E. (2000): Limnogeology of Lake Balaton (Hungary). In Gierlowski-Kordesch, E. H. & K. R. Kelts (eds). *Lake Basins Through Space and Time: AAPG Studies in Geology* 46. 605–617.
- DALSGAARD, J., LUND, I., THORARINSDOTTIR, R., DRENGSTIG, A., ARVONEN, K. & PEDERSEN, P. B. (2013): Farming different species in RAS in Nordic countries: Current status and future perspectives. *Aquacultural Engineering* 53. 2–13.
- DANILENKO, T. P. (1991): Sexual cycle of Volga pike perch, *Stizostedion volgensis* (Gmelin) of Zaporozhskii water reservoir. *Hydrobiological Journal* 27. 33–40.
- DARWIN, C. (1859): *On the origins of species by means of natural selection.* London: Murray. 247 p.
- DO, C., WAPLES, R. S., PEEL, D., MACBETH, G. M., TILLET, B. J. & OVENDEN, J. R. (2014): NeEstimator v2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data. *Molecular ecology resources* 14. (1). 209–214.
- DOADRIO, I., CARMONA, J. A. & FERNÁNDEZ-DELGADO, C. (2002): Morphometric study of the Iberian *Aphanius* (Actinopterygii, Cyprinodontiformes), with description of a new species. *Folia Zoologica* 51. (1). 67–80.
- DOBROTA, G., OPREA, L., DOBROTA, N.-G., COSTACHE, M., MARICA, N. & RADU, S. (2021): Aspects Regarding the Controlled Reproduction of Pikeperch (*Sander Lucioperca* Linne, 1758) in Industrial Aquaculture Systems. *Scientific Papers-Series D-Animal Science* 64. (2). 431–441.
- DUBUT, V., GRENIER, R., MEGLÉCZ, E., CHAPPAZ, R., COSTEDOAT, C., DANANCHER, D., DESCLOUX, S., MALAUSA, T., MARTIN, J. F., PECH, N. & GILLES, A. (2010): Development of 55 novel polymorphic microsatellite loci for the critically endangered Zingel asper L. (Actinopterygii: Perciformes: Percidae) and cross-species amplification in five other percids. *European Journal of Wildlife Research* 56. (6). 931–938.
- DUKRAVETS, G. M. & DIKANSKII, V. Y. (1989): *Ryby Kazakhstana: rod Sudak (Stizostedion)* (Fishes of Kazakhstan: the genus Zander (*Stizostedion*)), AlmaAta: Nauka, (4) 73–77.
- EARL, D. A. & VONHOLDT, B. M. (2012): STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4. (2). 359–361.
- EKLÖV, P. (1992): Group foraging versus solitary foraging efficiency in piscivorous predators: the perch, *Perca fluviatilis*, and pike, *Esox lucius*, patterns. *Animal Behaviour* 44. 313–326.
- ELLIOTT, N. G., HASKARD, K. & KOSLOW, J. A. (1995): Morphometric analysis of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) off the continental slope of southern Australia. *Journal of Fish Biology* 46. (2). 202–220.
- ENDE, S. S. W., LARCEVA, E., BÖGNER, M., LUGERT, V., SLATER, M. J. & HENJES, J. (2021): Low turbidity in recirculating aquaculture systems (RAS) reduces feeding behavior and increases

- stress-related physiological parameters in pikeperch (*Sander lucioperca*) during grow-out. *Translational Animal Science* 5. (4).
- ESCHBACH, E., NOLTE, A. W., KOHLMANN, K., KERSTEN, P., KAIL, J. & ARLINGHAUS, R. (2014): Population differentiation of zander (*Sander lucioperca*) across native and newly colonized ranges suggests increasing admixture in the course of an invasion. *Evolutionary Applications* 7. (5). 555–568.
- EU2021/949 (2021): A BIZOTTSÁG (EU) 2021/949 VÉGREHAJTÁSI RENDELETE. https://eur-lex.europa.eu/legal-content/HU/TXT/?uri=uriserv%3AOJ.L_.2021.209.01.0091.01.HUN&toc=OJ%3AL%3A2021%3A209%3ATOC
- EVANNO, G., REGNAUT, S. & GOUDET, J. (2005): Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular ecology* 14. (8). 2611–2620.
- FABER, J. E. & STEPIEN, C. A. (1998): Tandemly Repeated Sequences in the Mitochondrial DNA Control Region and Phylogeography of the Pike-Perches *Stizostedion*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 10. (3). 310–322.
- FALAHATKAR, B., EFATPANAHI, I. & KESTEMONT, P. (2018): Pikeperch *Sander lucioperca* production in the south part of the Caspian Sea: technical notes. *Aquaculture International* 26. (1). 391–401.
- FALUSH, D., STEPHENS, M. & PRITCHARD, J. (2003): Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164. (4). 1567–1587.
- FÉNYES, E. (1847): Magyarország leírása. I–II. Pest: Heckenast.
- FERINCZ, Á., STASZNY, Á., DÉRER, I. & URBÁNYI, B. (2023): Magyar Hal-könyv. Budapest: Magyar Országos Horgász Szövetség 359 p.
- FONTAINE, P., LEGENDRE, M., VANDEPUTTE, M. & FOSTIER, A. (2009): Domestication of new species and sustainable development in fish culture. *Cahiers Agricultures* 18. (2). 119–124.
- FRANKHAM, R. (2005): Resolving the genetic paradox in invasive species. *Heredity* 94. (4). 385.
- FRANKIEWICZ, P., DĄBROWSKI, K. & ZALEWSKI, M. (1996): Mechanism of establishing bimodality in a size distribution of age-0 pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.) in the Sulejów Reservoir, Central Poland. *Annales Zoologici Fennici* 33. (3–4). 321–327.
- GAYON, J. (2000): History of the Concept of Allometry. *American Zoologist* 40. (5). 748–758.
- GENTON, B. J., SHYKOFF, J. A. & GIRAUD, T. (2005): High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. *Molecular Ecology* 14. (14). 4275–4285.
- GHARIBKHANI, M., POURKAZEMI, M., SOLTANI, M., REZVANI, S. & AZIZZADEH, L. (2009): Population genetic structure of pikeperch (*Sander lucioperca* Linnaeus, 1758) in the southwest Caspian Sea using microsatellite markers. *Journal of Fisheries and Aquatic Science* 4. (3). 161–168.
- GILL, T. N. (1903): On some fish genera of the first edition of Cuvier's *Règne Animal* and Oken's names. *Proceedings of the United States National Museum* 26. (1346). 965–967.
- GOLUBTSOV, A. S., CHERENKOV, S. E. & TEFERA, F. (2012): High morphological diversity of the genus *Garra* in the Sore River (the White Nile Basin, Ethiopia): One more cyprinid species flock? *Journal of Ichthyology* 52. (11). 817–820.
- GONZÁLEZ-CASTRO, M., IBÁÑEZ, A. L., HERAS, S., ROLDÁN, M. I. & COUSSEAU, M. B. (2012): Assessment of lineal versus landmark-based morphometry for discriminating species of *Mugilidae* (Actinopterygii). *Zoological Studies* 51. (8). 1515–1528.
- GOODALL, C. (2010): Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* 53. (2). 285–321.

- GOSZTONY, M. (1940): A „fogás“. Halászat XLI. (6). 51–52.
- GOUBIER, J. (1972): Acclimatation du Sandre (*Sander lucioperca* L.) dans les eaux françaises: Avec 3 figures et 2 tableaux dans le texte. Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen 18. (2). 1147–1154.
- GRAPPUTO, A., BISAZZA, A. & PILASTRO, A. (2006): Invasion success despite reduction of genetic diversity in the European populations of eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). Italian Journal of Zoology 73. (1). 67–73.
- 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). 1–10.
- HAMMER, Ø., HARPER, D. A. & RYAN, P. D. (2001): PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia electronica 4. (1). 9.
- HAPONSKI, A. E. & STEPIEN, C. A. (2013): Phylogenetic and biogeographical relationships of the Sander pikeperches (Percidae: Perciformes): patterns across North America and Eurasia. Biological journal of the Linnean Society 110. (1). 156–179.
- HARKA, Á. & SALLAI, Z. (2004): Magyarország halfaunája. Szarvas: Nimfea Természetvédelmi Egyesület 269 p.
- HAUSER, L., CARVALHO, G. R. & PITCHER, T. J. (1995): Morphological and genetic differentiation of the African clupeid *Limnothrissa miodon* 34 years after its introduction to Lake Kivu. Journal of Fish Biology 47. (1995). 127–144.
- HEIKINHEIMO, O., SETÄLÄ, J., SAARNI, K. & RAITANIEMI, J. (2006): Impacts of mesh-size regulation of gillnets on the pikeperch fisheries in the Archipelago Sea, Finland. Fisheries Research 77. (2). 192–199.
- HERLER, J., KERSCHBAUMER, M., MITTEROECKER, P., POSTL, L. & STURMBAUER, C. (2010): Sexual dimorphism and population divergence in the Lake Tanganyika cichlid fish genus *Tropheus*. Frontiers in Zoology 7. 1–10.
- HERMAN, O. (1887): A magyar halászat könyve I–II. Budapest: Természettudományi Társulat 860 p.
- HEWITT, G. M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. Biological Journal of the Linnean Society 68. (1–2). 87–112.
- HILGE, V. & STEFFENS, W. (1996): Aquaculture of fry and fingerling of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) - A short review. Journal of Applied Ichthyology 12. (3–4). 167–170.
- HOBAN, S. M., HAUFFE, H. C., PÉREZ-ESPONA, S., ARNTZEN, J. W., BERTORELLE, G., BRYJA, J., FRITH, K., GAGGIOTTI, O. E., GALBUSERA, P., GODOY, J. A., HOELZEL, A. R., NICHOLS, R. A., PRIMMER, C. R., RUSSO, I. R., SEGELBACHER, G., SIEGISMUND, H. R., SIHVONEN, M., VERNESI, C., VILÁ, C. & BRUFORD, M. W. (2013): Bringing genetic diversity to the forefront of conservation policy and management. Conservation Genetics Resources 5. (2). 593–598.
- HOHBERG, W. H. von (1682): Georgica Curiosa. vol. 2. Nürnberg: Endter 511 p.
- HOKANSON, K. E. (1977): Temperature Requirements of Some Percids and Adaptations to the Seasonal Temperature Cycle. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 34. (10). 1524–1550.
- HOLSINGER, K. E. & WEIR, B. S. (2009): Genetics in geographically structured populations: Defining, estimating and interpreting FST. Nature Reviews Genetics 10. (9). 639–650.
- HUO, T. B., JIANG, Z. F., ADAKBEK, K., MA, B., ZHANG, L. R., TANG, F. J., CAI, L. G. & LIU, L. Z. (2010): Status of fishes distribution and species diversity in Ertix River basin in China. Journal of Hydroecology 3. (4). 16–22.
- HUXLEY, J. S. & TEISSIER, G. (1936): Terminology of Relative Growth. Nature 137. (3471). 780–781.

- IBAÑEZ, A. L., COWX, I. G. & O'HIGGINS, P. (2007): Geometric morphometric analysis of fish scales for identifying genera, species, and local populations within the Mugilidae. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64. (8). 1091–1100.
- IMENTAI, A., RAŠKOVIĆ, B., STEINBACH, C., RAHIMNEJAD, S., YANES-ROCA, C. & POLICAR, T. (2020): Effects of first feeding regime on growth performance, survival rate and development of digestive system in pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae. *Aquaculture* 529. (April).
- ISTVÁNOVICS, V., CLEMENT, A., SOMLYÓDY, L., SPECZIÁR, A., G.-TÓTH, L. & PADISÁK, J. (2007): Updating water quality targets for shallow Lake Balaton (Hungary), recovering from eutrophication. *Hydrobiologia* 581. (1). 305–318.
- IVANCSONÉ, H. Z. & KŐMÍVES, C. (2018): A hal a magyarok táplálkozásában: múlt, jelen, jövő. *Halászat – Tudomány* 4/1. 20–26.
- JANKÓ, J. (1902): A Balaton-melléki lakosság néprajza. Budapest: Magyar Földrajzi Társaság Balaton-Bizottsága 428 p.
- JOHNSTON, T. A. & MATHIAS, J. A. (1994): Feeding ecology of walleye, *Stizostedion vitreum*, larvae: effects of body size, zooplankton abundance, and zooplankton community composition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51. (9). 2077–2089.
- JOMBART, T. (2008): Adegnet: A R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24. (11). 1403–1405.
- JUANES, F. (1994): What determines prey selectivity in piscivorous fishes? In: Stouder, D.J., Fresh, K.L., Feller, R.J. (Szerk.), *Theory and Application in Fish Feeding Ecology*. Columbia. 79–100 p.
- JUANES, F., BUCKEL, J. A. & CONOVER, D. O. (1994): Accelerating the onset of piscivory: intersection of predator and prey phenologies. *Journal of Fish Biology* 45. 41–54.
- KALINOWSKI, S. T. (2005): hp-rare 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Molecular ecology* 5. (1). 187–189.
- KÁNAINÉ SIPOS, D., KOVÁCS, G., BUZA, E., CSENKI-BAKOS, K., ŐSZ, Á., LJUBOBRATOVIĆ, U., CSERVENI-SZÜCS, R., BERCSÉNYI, M., LEHOCZKY, I., URBÁNYI, B. & KOVÁCS, B. (2019): Comparative genetic analysis of natural and farmed populations of pike-perch (*Sander lucioperca*). *Aquaculture International* 27. (4). 991–1007.
- KARÁDI-KOVÁCS, K., BODA, P., CSABAI, Z., DEÁK, C., MÓRA, A., SZIVÁK, I. & SCHMERA, D. (2023): Negligible native and significant alien colonization of artificial shoreline by macroinvertebrates in a large shallow lake (Lake Balaton, Hungary). *Hydrobiologia* 850. (8). 1837–1848.
- KENDALL, D. G. (1977): The Diffusion of Shape. *Advances in applied probability* 9. (3). 428–430.
- KERSCHBAUMER, M. & STURMBAUER, C. (2011): The Utility of Geometric Morphometrics to Elucidate Pathways of Cichlid Fish Evolution. *International Journal of Evolutionary Biology* 2011. (1). 290245.
- KESTEMONT, P., DABROWSKI, K. & SUMMERFELT, R. C. (2015): *Biology and culture of percid fishes: principles and practices*. Netherlands: Springer 897 p.
- KESTEMONT, P., XUELIANG, X., HAMZA, N., MABOUDOU, J. & IMOROU TOKO, I. (2007): Effect of weaning age and diet on pikeperch larviculture. *Aquaculture* 264. (1–4). 197–204.
- KHURSHUT, E. & KOHLMANN, K. (2009): Application of nine species-specific microsatellite loci to characterize three pike-perch (*Sander lucioperca*) populations from the Aral Sea basin in Uzbekistan. *Environmental Biotechnology* 5. (1). 3–10.
- KITANO, J., MORI, S. & PEICHEL, C. L. (2007): Sexual dimorphism in the external morphology of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Copeia* 2007. (2). 336–349.

- 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. (1). 115–129.
- KOED, A., MEJLHEDE, P., BALLEBY, K. & AARESTRUP, K. (2000): Annual movement and migration of adult pikeperch in a lowland river. *Journal of Fish Biology* 57. (5). 1266–1279.
- KOHLMANN, K. & KERSTEN, P. (2008): Isolation and characterization of nine microsatellite loci from the pike-perch, *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758). *Molecular Ecology Resources* 8. (5). 1085–1087.
- KOHLMANN, K., LOUATI, M., KERSTEN, P., BAHRI-SFAR, L., POULET, N. & BEN HASSINE, O. K. (2013): Detection of two major cytochrome b lineages in pike-perch, *Sander lucioperca*, and first data on their distribution in European populations. *Environmental Biotechnology* 9. (1). 1–5.
- KOLBE, J. J., GLOR, R. E., SCHETTINO, L. R. G., LARA, A. C., LARSON, A. & LOSOS, J. B. (2004): Genetic variation increases during a biological invasion. *Nature* 431. (7005). 177–181.
- KOTTELAT, M. (1997): European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. Slovak Academy of Sciences, Biologia Section Zoology Bratislava. 52. (5).
- KOTTELAT, M. & FREYHOF, J. (2007): Handbook of European freshwater fishes. Cornol és Berlin: Publications Kottelat 660 p.
- KOZŁOWSKI, M., PIOTROWSKA, I. & SZCZEPKOWSKA, B. (2021): Effect of feed pellet size and tank water level on growth performance in juvenile pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), reared in a recirculating system. *Fisheries and Aquatic Life* 29. (2). 88–99.
- KRIESCH, J. (1868): Halaink és haltenyésztésünk. Pest: Emich Kiadó 228 p.
- KRPO-ĆETKOVIĆ, J. & STAMENKOVIĆ, S. (1996): Morphological differentiation of the pikeperch *Stizostedion lucioperca* (L.) populations from the Yugoslav part of the Danube. *Ann. Zool. Fen.* 33. 711–723.
- KUHL, F. P. & GIARDINA, C. R. (1982): Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing* 18. (3). 236–258.
- KUSHCHIN, K. V., PONOMAREVA, E. V., SAMOILOV, K. Y., GRUZDEVA, M. A., KHOLODOVA, M. V. & PAVLOV, D. S. (2018): Morphological and Genetic Traits of Pikeperch *Sander lucioperca* of the Volga–Akhtuba Aquatic System: on the Spatial Structure of a Species in the Lower Volga Basin. *Journal of Ichthyology* 58. (3). 318–332.
- KUSHCHIN, K. V., SAMOILOV, K. Y., GRUZDEVA, M. A. & PAVLOV, D. S. (2016): Distribution, population structure, and some biological distinctions of pikeperch *Sander lucioperca* of the channel part of the Akhtuba River (Volga-Akhtuba water system). *Journal of Ichthyology* 56. (5). 702–714.
- KUZNETSOV, V. A. (2010): Growth, size-age structure of catches and reproduction of the Volga zander *Sander volgensis* (Percidae) in the upper part of the Volga stretch of the Kuibyshev Reservoir. *Journal of Ichthyology* 50. (9). 772–777.
- LAPARIE, M., LÉBOUVIER, M., LALOUE, L. & RENAULT, D. (2010): Variation of morphometric traits in populations of an invasive carabid predator (*Merizodus soledadinus*) within a sub-Antarctic island. *Biological Invasions* 12. (10). 3405–3417.
- LAPPALAINEN, J., DORNER, H. & WYSUJACK, K. (2003): Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) - A review. *Ecology of Freshwater Fish* 12. (2). 95–106.
- LAPPALAINEN, J. & MALINEN, T. (2002): Effects of area and location on pikeperch yields in Finnish lakes. *Management and Ecology of Lake and Reservoir Fisheries*. 34–35.
- LARGET, B. & SIMON, D. L. (1999): Markov chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 16. (6). 750–759.

- LECLERC, D., WIRTH, T. & BERNATCHEZ, L. (2000): Isolation and characterization of microsatellite loci in the yellow perch (*Perca flavescens*), and cross-species amplification within the family Percidae. *Molecular Ecology* 9. (7). 995–997.
- LEHTONEN, H. (1979): Stock assessment of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) in the Helsinki sea area. 3, 1–12. *Finnish Fisheries Research* 3. 1–12.
- LEHTONEN, H., HANSSON, S. & WINKLER, H. (1996): Biology and exploitation of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in the Baltic Sea area. *Annales Zoologici Fennici* 33. 525–535.
- LEHTONEN, H. & TOIVONEN, J. (1987): Migration of pike-perch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in the different coastal waters of the Baltic Sea. *Finnish Fisheries Research* 7. 24–30.
- LI, C. (2022): Conservation of genetic resources for sustainable aquaculture. *Journal of the World Aquaculture Society* 53. (1). 4–7.
- LI, H., SOMOGY, B. & TÓTH, V. (2024): Exploring spatiotemporal features of surface water temperature for Lake Balaton in the 21st century based on Google Earth Engine. *Journal of Hydrology* 640. (June 2023). 131672.
- LI, R. Q. (1999): Biological characteristics and breeding of pike-perch. *China Fish* 3. 21–22.
- LINDHOLM, A. K., BREDEN, F., ALEXANDER, H. J., CHAN, W. K., THAKURTA, S. G. & BROOKS, R. (2005): Invasion success and genetic diversity of introduced populations of guppies *Poecilia reticulata* in Australia. *Molecular Ecology* 14. (12). 3671–3682.
- LINDSEY, C. C. (1963): Sympatric Occurrence of Two Species of Humpback Whitefish in Squanga Lake, Yukon Territory. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 20. (3). 749–767.
- LINNAEUS, C. (1789): *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species; cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Holmiae: Editio decima, reformata 823 p.
- LIU, C. C., NIU, J. G., LIU, H., ZHANG, T., HU, J. W. & ZHANG, R. M. (2021): Fish community structure and alien fish distribution in Ertix River. *Chinese Journal of Fisheries* 34. (1). 46–53.
- LJUNGGREN, L. (2002): Growth response of pikeperch larvae in relation to body size and zooplankton abundance. *Journal of Fish Biology* 60. (2). 405–414.
- LOFSTEDT, A., DE ROOS, B. & FERNANDES, P. G. (2021): Less than half of the European dietary recommendations for fish consumption are satisfied by national seafood supplies. *European Journal of Nutrition* 60. (8). 4219–4228.
- LOUATI, M., KOHLMANN, K., BEN HASSINE, O. K., KERSTEN, P., POULET, N. & BAHRI-SFAR, L. (2016): Genetic characterization of introduced Tunisian and French populations of pike-perch (*Sander lucioperca*) by species-specific microsatellites and mitochondrial haplotypes. *Czech Journal of Animal Science* 61. (4). 159–171.
- LOŽYS, L. (2003): Seasonal Migrations of Pikeperch (*Sander Lucioperca* L.) from the Curonian Lagoon to the Baltic Sea and Advantages of the Phenomenon. *Acta Zoologica Lituanica* 13. (2). 188–194.
- LOŽYS, L., SHIAO, J. C., IIZUKA, Y., MINDE, A., PŪTYS, Ž., JAKUBAVIČIŪTĖ, E., DAINYS, J., GORFINE, H. & TZENG, W. N. (2017): Habitat use and migratory behaviour of pikeperch *Sander lucioperca* in Lithuanian and Latvian waters as inferred from otolith Sr:Ca ratios. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 198. 43–52.
- LU, C., SUN, Z., XU, P., NA, R., LV, W., CAO, D., LIU, T. & ZHENG, X. (2022): Novel microsatellites reveal wild populations genetic variance in pike-perch (*Sander lucioperca*) in China. *Aquaculture Reports* 23. (January).
- LUKÁCS, K. (1940): A Balaton és „Fogas“ kérdés. In Zimmer F. (Szerk.) A „fogás“ pp 7-27 Budapest: id. Zimmer Ferenc

- MANOEL, C. C., PRADO, F. B., CARIA, P. H. F. & GROPPPO, F. C. (2009): Morphometric analysis of the foramen magnum in human skulls of brazilian individuals: Its relation to gender. *Brazilian Journal for Morphological Sciences* 26. (2). 104–108.
- MÁRTON, J. (1807): Magyar-német és német-magyar Lexicon, vagyis szókönyv. Bécs: Pichler Antal 1333 p.
- MEHNER, T., PLEWA, M., HÜLSMANN, S. & WORISCHKA, S. (1998): Gape-size dependent feeding of age-0 perch (*Perca fluviatilis*) and age-0 zander (*Stizostedion lucioperca*) on *Daphnia galeata*. *Archiv fur Hydrobiologie* 142. 191–207.
- MEHNER, T., SCHULTZ, H., BAUER, D., HERBST, R., VOIGT, H. & BENNDORF, J. (1996): Intraguild predation and cannibalism in age-0 perch (*Percafluviatilis*) and age-0 zander (*Stizostedion lucioperca*): Interactions with zooplankton succession, prey fish availability and temperature. *Annales Zoologici Fennici*. 353–361.
- MIKAC, K. M., LEMIC, D., BAŽOK, R. & BENÍTEZ, H. A. (2016): Wing shape changes: a morphological view of the *Diabrotica virgifera virgifera* European invasion. *Biological Invasions* 18. (12). 3401–3407.
- MIROSLAV, B., JIRI, K. & TOMAS, P. (2016): Adaptation of intensively reared pikeperch (*Sander lucioperca*) juveniles to pond culture and subsequent re-adaptation to a recirculation aquaculture system. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 16. (4). 015–018.
- MITTEROECKER, P. & GUNZ, P. (2009): Advances in Geometric morphometrics. *Evolutionary Biology* 36. (2). 235–247.
- MOLNÁR, T., BENEDEK, I., KOVÁCS, B., ZSOLNAI, A. & LEHOCZKY, I. (2020): Genetic consequences of pond production of a pikeperch (*Sander lucioperca* L.) stock with natural origin: The effects of changed selection pressure and reduced population size. *PeerJ* 8. 8745.
- MOYLE, P. B. & LEIDY, R. A. (1992): Loss of Biodiversity in Aquatic Ecosystems. *Conservation biology*. (3). 127–169.
- MÜLLER-BELECKE, A., & ZIENERT, S. (2008): Out-of-season spawning of pike perch (*Sander lucioperca* L.) without the need for hormonal treatments. *Aquaculture Research* 39. (12). 1279–1285.
- MÜLLER, T., TALLER, J., KOLICS, B., KOVÁCS, B., URBÁNYI, B. & SPECZIÁR, A. (2010): Short communication First record of natural hybridization between pikeperch *Sander lucioperca* and Volga. *Journal of Applied Ichthyology* 26. (3). 481–484.
- MULLON, C., FRÉON, P. & CURY, P. (2005): The dynamics of collapse in world fisheries. *Fish and Fisheries* 6. (2). 111–120.
- MURRAY, A. M., CUMBAA, S. L., HARRINGTON, C. R., SMITH, G. R. & RYBCZYNSKI, N. (2009): Early Pliocene fish remains from Arctic Canada support a pre-Pleistocene dispersal of percids (Teleostei: Perciformes). *Canadian Journal of Earth Sciences* 46. (7). 557–570.
- MURRAY, A. M. & DIVAY, J. D. (2011): First evidence of percids (Teleostei: Perciformes) in the Miocene of North America. *Canadian Journal of Earth Sciences* 48. (11). 1419–1424.
- MURSHED, K. A., ÇİÇEKÇİBAŞI, A. E. & TUNCER, I. (2003): Morphometric evaluation of the foramen magnum and variations in its shape: A study on computerized tomographic images of normal adults. *Turkish Journal of Medical Sciences* 33. (5). 301–306.
- MUSTAMÄKI, N., BERGSTRÖM, U., ÅDJERS, K., SEVASTIK, A. & MATTILA, J. (2014): Pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) in decline: High mortality of three populations in the northern BALTIC SEA. *Ambio* 43. (3). 325–336.
- MYERS, R. A. & WORM, B. (2003): Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423. (6937). 280–283.
- NEI, M. (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89. (3). 583–590.

- NEILL, S. R. J. & CULLEN, J. M. (1974): Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology* 172. (4). 549–569.
- NELSON, J. S., CROSSMAN, E. J., ESPINOSA-PÉREZ, H., FINDLEY, L. T., GILBERT, C. R., LEA, R. N. & WILLIAMS, J. D. (2003): The “Names of Fishes” list, including recommended changes in fish names: Chinook salmon for chinook salmon, and Sander to replace Stizostedion for the Sauger and Walleye. *Fisheries* 28. (7). 38–39.
- NESBØ, C. L., FOSSHEIM, T., VØLLESTAD, L. A. & JAKOBSEN, K. S. (1999): Genetic divergence and phylogeographic relationships among European perch (*Perca fluviatilis*) populations reflect glacial refugia and postglacial colonization. *Molecular Ecology* 8. (9). 1387–1404.
- NOVITSKIY, R. A. (1999): Ekologicheskaya kharakteristika bersha Stizostedion volgensis (Pisces, Percidae) Dneprovskogovod_okhranilishcha. *Vestnik Zoologii* 33. (6). 63–72.
- OKEN, L. (1817): Cuvier’s und Oken’s zoologien haben einande gestellt. *Isis, Encyclopädische Zeitung* 8 (148). 1779–1782.
- OLSSON, J. (2019): Past and current trends of coastal predatory fish in the Baltic Sea with a focus on perch, pike, and pikeperch. *Fishes* 4. (1). 7.
- ÓSI, A., BARRETT, P. M., EVANS, A. R., NAGY, A. L., SZENTI, I., KUKOVECZ, Á., MAGYAR, J., SEGESDI, M., GERE, K. & JÓ, V. (2022): Multi-proxy dentition analyses reveal niche partitioning between sympatric herbivorous dinosaurs. *Scientific Reports* 12. (1). 1–17.
- PARES-CASANOVA, P. M. & CANO, L. (2014): Preliminary study of Isometry in pikeperch (*Sander lucioperca*) from Ivars and Vila-sana lake, Spain. *Annals of Experimental Biology* 2. (3). 12–16.
- PAULY, D., CHRISTENSEN, V., GUÉNETTE, S., PITCHER, T. J., SUMAILA, U. R., WALTERS, C. J., WATSON, R. & ZELLER, D. (2002): Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418. (6898). 689–695.
- PAULY, D. & ZELLER, D. (2016): Catch reconstructions reveal that global marine fisheries catches are higher than reported and declining. *Nature Communications* 7 (1) 10244.
- PEAKALL, R. & SMOUSE, P. E. (2012): GenALEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* 28. (19). 2537–2539.
- PEERY, M. Z., KIRBY, R., REID, B. N., STOELTING, R., DOUCET-BÉER, E., ROBINSON, S., VÁSQUEZ-CARRILLO, C., PAULI, J. N. & PALSBOELL, P. J. (2012): Reliability of genetic bottleneck tests for detecting recent population declines. *Molecular Ecology* 21. (14). 3403–3418.
- PELHAM, M. E., PIERCE, C. L. & LARSCHEID, J. G. (2001): Diet dynamics of the juvenile piscivorous fish community in Spirit Lake, Iowa, USA, 1997–1998. *Ecology of Freshwater Fish* 10. (4). 198–211.
- PERSSON, L. & GREENBERG, L. A. (1990): Juvenile competitive bottlenecks: the perch (*Perca fluviatilis*)-roach (*Rutilus rutilus*) interaction. *Ecology* 71. (1). 44–56.
- PETERKA, J., MATĚNA, J. & LIPKA, J. (2003): The diet and growth of larval and juvenile pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)): A comparative study of fishponds and a reservoir. *Aquaculture International* 11. (4). 337–348.
- PETROVSZKI, J., SZILASSI, P. & ERŐS, T. (2024): Mass tourism generated urban land expansion in the catchment of Lake Balaton, Hungary – analysis of long-term changes in characteristic socio-political periods. *Land Use Policy* 142. (March).
- PINTÉR, K. (1989): Magyarország halai. *Biológiájuk és hasznosításuk*. Budapest: Akadémiai Kiadó 222 p.
- POLICAR, T., BLECHA, M., KŘIŠŤAN, J., MRÁZ, J., VELÍŠEK, J., STARÁ, A., STEJSKAL, V., MALINOVSKYI, O., SVAČINA, P. & SAMARIN, A. M. (2016a): Comparison of production efficiency and quality of differently cultured pikeperch (*Sander lucioperca* L.) juveniles as a valuable product for on-growing culture. *Aquaculture International* 24. (6). 1607–1626.

- POLICAR, T., KŘIŠŤAN, J., BLECHA, M. & VANIŠ, J. (2016b): Adaptation and culture of pikeperch (*Sander lucioperca* L.) juveniles in recirculating aquaculture system (RAS). (Vodnany, Czech Republic: Faculty of Fisheries and Protection of Waters, University of South Bohemia in České Budějovice, 2016), Edice Metodik 141)
- PONTON, D. (2006): Is geometric morphometrics efficient for comparing otolith shape of different fish species? *Journal of Morphology* 267. (6). 750–757.
- POPE, P. T. & WEBSTER, J. T. (1972): The use of an F-statistic in stepwise regression procedures. *Technometrics* 14. (2). 327–340.
- POPOVA, O. A. & SYTINA, L. A. (1977): Food and Feeding Relations of Eurasian Perch (*Perca fluviatilis*) and Pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in Various Waters of the USSR. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34. (10). 1559–1570.
- POULET, N., BALARESQUE, P., AHO, T. & BJÖRKLUND, M. (2009): Genetic structure and dynamics of a small introduced population: The pikeperch, *Sander lucioperca*, in the Rhône delta. *Genetica* 135. (1). 77–86.
- POULET, N., BERREBI, P., CRIVELLI, A. J., LEK, S. & ARGILLIER, C. (2004): Genetic and morphometric variations in the pikeperch (*Sander lucioperca* L.) of a fragmented delta. *Archiv für Hydrobiologie* 159. (4). 531–554.
- POURHOSEIN SARAMEH, S., FALAHATKAR, B., AZARI TAKAMI, G. & EFATPANAH, I. (2012): Effects of different photoperiods and handling stress on spawning and reproductive performance of pikeperch *Sander lucioperca*. *Animal Reproduction Science* 132. (3–4). 213–222.
- PRITCHARD, J., STEPHENS, M. & DONNELLY, P. (2000): Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155. (2). 945–959.
- PYANOV, D., DELMUKHAMETOV, A. & KHRUSTALEV, E. (2014): Pike-perch farming in recirculating aquaculture systems (RAS) in the Kaliningrad region. Pike-perch farming in recirculating aquaculture systems (RAS) in the Kaliningrad region. In 9th Baltic Conference on Food Science and Technology “Food for consumer well-being” FOODBALT 2014 Conference Proceedings. Jelgava: LLU (pp. 315–317).
- RÁCZ, J. (2018): A süllőnevek történeti-etimológiai vizsgálata. *Magyar Nyelvőr* 142. (2).
- RAFINESQUE, C. (1820): *Ichthyologia Ohiensis, or Natural History of the Fishes Inhabiting the River Ohio and its Tributary Streams, Preceded by a Physical Description of the Ohio and its Branches*, Kentucky, Lexington: Privately printed 90 p.
- RASBAND, W. S. (2012): ImageJ: Image processing and analysis in Java. *ascl*, ascl-1206.
- REID, D. F. & ORLOVA, M. I. (2002): Geological and evolutionary underpinnings for the success of Ponto-Caspian species invasions in the Baltic Sea and North American Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59. (7). 1144–1158.
- RESHETNIKOV, Y. S. (2003): *Atlas presnovodnykh ryb Rossii v dvuch tomakh* (Atlas of Russian freshwater fishes in two volumes). Tom 1. Moskva: Nauka. 378 p.
- ROHLF, F. J. (1990): Morphometrics. *Annual Review of Ecology and systematics* 21. (1). 299–316.
- ROMAN, J. (2006): Diluting the founder effect: Cryptic invasions expand a marine invader’s range. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273. (1600). 2453–2459.
- ROMAN, J. & DARLING, J. A. (2007): Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 22. (9). 454–464.
- RUUHIJÄRVI, J., MALINEN, T., ALA-OPAS, P. & TUOMAALA, A. (2005): Fish stocks of Lake Vesijärvi: from nuisance to flourishing fishery in 15 years. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen* 29. (1). 384–389.
- RUUHIJÄRVI, J., SALMINEN, M. & NURMIO, T. (1996): Releases of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)) fingerlings in lakes with no established pikeperch stock. *Annales Zoologici Fennici* 33. 553–567.

- RZACZYNSKI, G. (1721): *Historia naturalis regni Poloniae. Sandomiriae* 496 p.
- SÄISÄ, M., SALMINEN, M., KOLJONEN, M. L. & RUUHIJÄRVI, J. (2010): Coastal and freshwater pikeperch (*Sander lucioperca*) populations differ genetically in the Baltic Sea basin. *Hereditas* 147. (5). 205–214.
- SAITOU, N. & NEI, M. (1987): The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular biology and evolution* 4. (4). 406–425.
- SALMINEN, M., KOLJONEN, M. L., SÄISÄ, M. & RUUHIJÄRVI, J. (2012): Genetic effects of supportive stockings on native pikeperch populations in boreal lakes - three cases, three different outcomes. *Hereditas* 149. (1). 1–15.
- SAULAMO, K., LAPPALAINEN, J. & LEHTONEN, H. (2005): Biological characteristics of pikeperch, *Sander lucioperca*, during spawning migration in a Baltic Bay. *Fisheries Management and Ecology* 12. (2). 131–136.
- SCHARPF, C. & FRICKE, R. (2022): *Sander* Oken 1817 (Percidae) is the Valid Generic Name for Walleye, Sauger, and European Pikeperches: A Response to Bruner (2021). *Fisheries* 47. (4). 151–153.
- SCHERBUKHA, A. Y. & DJACHUK, I. E. (2000): A sold commercial population of *Stizostedion volgensis* (Sctinopterygii, Percidae) in Ukraine: morpho-ecological description and protection. *Vestnik Zoologii* 34. 73–76.
- SCOTT, W. B. & CROSSMAN, E. J. (1973): *Freshwater fishes of Canada*. *Freshwater fishes of Canada*. 184. 1–196.
- SEGESDI, M., BRABANT, D., CORNETTE, R. & HOUSSAYE, A. (2024): How does the shape of the wing and hindlimb bones of aquatic birds relate to their locomotor abilities? *Anatomical Record*. (May). 1–29.
- SEIFERTOVÁ, M., BRYJA, J., VYSKOČILOVÁ, M., MARTÍNKOVÁ, N. & ŠIMKOVÁ, A. (2012): Multiple Pleistocene refugia and post-glacial colonization in the European chub (*Squalius cephalus*) revealed by combined use of nuclear and mitochondrial markers. *Journal of Biogeography* 39. (6). 1024–1040.
- SEPULVEDA-VILLET, O. J. & STEPIEN, C. A. (2011): Fine-scale population genetic structure of the yellow perch *Perca flavescens* in Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68. (8). 1435–1453.
- SIBBING, F. A. & NAGELKERKE, L. A. (2001): Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10. (4). 393–437.
- SMITH, D. K. (1998): A morphometric analysis of *Allosaurus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18. (1). 126–142.
- SMOLIAN, K. (1920): *Merkbuch der Binnenfischerei*. Würzburg, Berlin, Bd I, II, 128 p.
- SONESSON, A. K., HALLERMAN, E., HUMPHRIES, F., HILSDORF, A. W. S., LESKIEN, D., ROSENDAL, K., BARTLEY, D., HU, X., GARCIA GOMEZ, R. & MAIR, G. C. (2023): Sustainable management and improvement of genetic resources for aquaculture. *Journal of the World Aquaculture Society* 54. (2). 364–396.
- SPANGLER, G. R., PAYNE, N. R., THORPE, J. E., BYRNE, J. M., REGIER, H. A. & CHRISTIE, W. J. (1977): Responses of Percids to Exploitation. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34. (10). 1983–1988.
- SPECZIÁR, A. (2005): First year ontogenetic diet patterns in two coexisting *Sander* species, *S. lucioperca* and *S. volgensis* in Lake Balaton. *Hydrobiologia* 549. (1). 115–130.
- SPECZIÁR, A. (2010): A Balaton halfaunája: a halállomány összetétele, az egyes halfajok életkörülményei és a halállomány korszerű hasznosításának feltételrendszere. *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.* 23. 7–185.

- SPECZIÁR, A. (2011): Size-dependent prey selection in piscivorous pikeperch *Sander lucioperca* and Volga pikeperch *Sander volgensis* shaped by bimodal prey size distribution. *Journal of Fish Biology* 79. (7). 1895–1917.
- SPECZIÁR, A., BERCSÉNYI, M. & MÜLLER, T. (2009): Morphological characteristics of hybrid pikeperch (*Sander lucioperca* ♀ × *Sander volgensis* ♂) (Osteichthyes, Percidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 55. (1). 39–54.
- SPECZIÁR, A. & TURCSÁNYI, B. (2017): Management of pikeperch stocking in Lake Balaton: effect of season, area, fish size and method of release on the rate and distribution of recaptures. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems* 418. 52.
- SPECZIÁR, A. & TURCSÁNYI, B. (2018): Calendar and thermal time-based growth models for common carp and pikeperch, and the influence of stocking strategy in Lake Balaton, Hungary. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. (419). 39.
- SPENCER, F. B. (1876): Report of the Commissioner –United States Commission of Fish and Fisheries. Part III. Washington. 616 p.
- SRUOGA, A., BUTKAUSKAS, D. & RASHAL, I. (2008): Evaluation of genetic diversity of perch (*Perca fluviatilis*) and pikeperch (*Sander Lucioperca*) population from Curonian Lagoon and inshore waters of the Baltic Sea. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis* 8. (1). 81–88.
- STEFFENS, W. & WINKEL, M. (1999): Current status and socio-economic aspects of recreational fisheries in Germany. *Fisheries Centre Research Reports*. 7. (2). 130–133.
- STEINBERG, K., ZIMMERMANN, J., MEYER, S. & SCHULZ, C. (2019): Individual growth rates of pikeperch (*Sander lucioperca*) depending on water exchange rates in recirculating aquaculture systems. *Aquaculture International* 27. (4). 1025–1035.
- STEPIEN, C. A., BANDA, J. A., MURPHY, D. M. & HAPONSKI, A. E. (2012): Temporal and spatial genetic consistency of walleye spawning groups. *Transactions of the American Fisheries Society* 141. (3). 660–672.
- STEPIEN, C. A. & HAPONSKI, A. E. (2015): Taxonomy, distribution, and evolution of the Percidae. In *Biology and culture of percid fishes: Principles and practices* (pp. 3-60). Dordrecht: Springer Netherlands.
- STEPIEN, C. A., SNYDER, M. R. & KNIGHT, C. T. (2018): Genetic Divergence of Nearby Walleye Spawning Groups in Central Lake Erie: Implications for Management. *North American Journal of Fisheries Management* 38. (4). 783–793.
- SUNDQVIST, L., KEENAN, K., ZACKRISSON, M., PRODÖHL, P. & KLEINHANS, D. (2016): Directional genetic differentiation and relative migration. *Ecology and Evolution* 6. (11). 3461–3475.
- SZIRÁKI, B., STASZNY, Á., JUHÁSZ, V., WEIPERTH, A., NAGY, G., FODOR, F., HAVRANEK, M., KOLTAI, T., SZÁRI, Z., URBÁNYI, B. & FERINCZ, Á. (2021): Testing the efficiency of artificial spawning nests for pikeperch (*Sander lucioperca* L.) under natural conditions (Lake Balaton, Hungary). *Fisheries Research* 243. (December 2020).
- TAKÁCS, P. (2012): Morphometric differentiation of gudgeon species inhabiting the Carpathian Basin. *Annales de Limnologie* 48. (1). 53–61.
- TAKÁCS, P. (2018): Megjegyzések a Magyarországon előforduló, *Gobio* genusba tartozó küllők taxonómiai helyzetével és névhasználatával kapcsolatban = Notes on the taxonomic position and naming problems of the Hungarian stream dwelling gudgeons (*Gobio*). *Pisces Hungarici* 12. 63–66.
- TAKÁCS, P., TURCSÁNYI, B. & BÍRÓ, P. (2013): Társadalmi konfliktusokat generáló ökológiai történések a Balaton életében az utóbbi néhány évtizedben – A halfogás csökkenése. *Acta Scientiarum Socialium* 39. 57–66.

- TAKÁCS, P., VITÁL, Z., FERINCZ, Á. & STASZNY, Á. (2016): Repeatability, reproducibility, separative power and subjectivity of different fish morphometric analysis methods. *PLoS ONE* 11. (6). 1–16.
- TAMMI, J., APPELBERG, M., BEIER, U., HESTHAGEN, T., LAPPALAINEN, A. & RASK, M. (2003): Fish status survey of Nordic lakes: Effects of acidification, eutrophication and stocking activity on present fish species composition. *Ambio* 32. (2). 98–105.
- TAMURA, K., STECHER, G. & KUMAR, S. (2021): MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Molecular Biology and Evolution* 38. (7). 3022–3027.
- TÁTRAI, I. & PÓNYI, J. (1976): On the food of pike-perch fry (*Stizostedion lucioperca* L.) in Lake Balaton in 1970. *Annales Instituti Biologici Tihany* 43. 93–104.
- TIKHOMIROVA, L. P. (1973): Volga Zander *Lucioperca volgensis* (Gmelin) from Beloe Lake. *Vopr. Ikhtiol.* 13. (55). 932–934.
- TÖLG, I. (1959): A balatoni fogassüllő-ivadék (*Lucioperca sandra* Cuv. et Val.) táplálékának vizsgálata. In *Annales Instituti Biologici Tihany* 26. 85–99.
- TÓTH, J. & BÍRÓ, P. (1984): Exotic fish species acclimatized in Hungarian natural waters. V.2 - Introductions and Transplantations. *FAO, EIFAC Technical Paper* 42 (1-2): 550-554
- TÓTH, V. R. (2016): Reed stands during different water level periods: physico-chemical properties of the sediment and growth of *Phragmites australis* of Lake Balaton. *Hydrobiologia* 778. (1). 193–207.
- TRAPANI, J. (2003): Geometric morphometric analysis of body-form variability in *Cichlasoma minckleyi* the Cua tro Cienegas cichlid. *Environmental Biology of Fishes* 68. (4). 357–369.
- TSAPARIS, D., LECOCQ, T., KYRIAKIS, D., OIKONOMAKI, K., FONTAINE, P. & TSIGENOPOULOS, C. S. (2022): Assessing Genetic Variation in Wild and Domesticated Pikeperch Populations: Implications for Conservation and Fish Farming. *Animals* 12. (9). 1178.
- TURESSON, H. & BRÖNMARK, C. (2004): Foraging behaviour and capture success in perch, pikeperch and pike and the effects of prey density. *Journal of Fish Biology* 65. (2). 363–375.
- TYUTYUNOV, Y., SENINA, I., JOST, C. & ARDITI, R. (2002): Risk assessment of the harvested pike-perch population of the Azov Sea. *Ecological Modelling* 149. (3). 297–311.
- UNGER, E. (1919): Magyar édesvízi halhatározó. Budapest: Országos Halászati Egyesület. 80 p.
- URL1: . <https://nyito.mohosz.hu/index.php/mahor/33-rekordlista/233-megujult-a-magyar-abszolut-rekordlista> 2025.03.17
- URL2: . <https://nyito.mohosz.hu/index.php/szovetseg/19-kozlemenyek/629-a-legnagyobb-barattarsasag-1-millio-horgasz-magyarorszagon> 2025.03.25.
- URL3: . <https://www.arcanum.com/hu/online-kiadvanyok/Lexikonok-magyar-etimologiai-szotar-F14D3/s-F3B58/sullo-F3D75/> 2025.03.27.
- VAN DENSEN, W. L. T., LIGTVOET, W. & ROOZEN, R. W. M. (1996): Intra-cohort variation in the individual size of juvenile pikeperch, *Stizostedion lucioperca*, and perch, *Perca fluviatilis*, in relation to the size spectrum of their food items. *Annales Zoologici Fennici* 33. (3–4). 495–506.
- VAN OOSTERHOUT, C., WEETMAN, D. & HUTCHINSON, W. F. (2006): Estimation and adjustment of microsatellite null alleles in nonequilibrium populations. *Molecular Ecology Notes* 6. (1). 255–256.
- VETEMAA, M., VAINO, V., SAAT, T. & KULDIN, S. (2001): Co-operative fisheries management of the cross border Lake Peipsi-Pihkva. *Fisheries Management and Ecology* 8. (4–5). 443–451.
- VIRÁG, Á. (1997): A Balaton múltja és jelene. Eger: Egri Nyomda. 904 p.
- VISKI, K. (1932): Tihany őshalászata. *Néprajzi Értesítő*. 37-54
- VUTSKITS, G. (1912): Az amerikai származású naphal meghonosodása a Balatonban. *Természettudományi Közlöny* 44. 467–468.

- WANG, A. Q. & GUO, G. L. (2017): A new species of aquiculture: Sander lucioperca. Scientific Fish Farming 12. 55–56.
- WANG, H. W. & TIAN, Y. H. (2021): Brief introduction of ecological fishery development model of Tengger Lake in Zhongwei City. Ningxia: Fishery Guide to Rich. 22–25 p.
- WARD, F. J. & MCCULLOCH, B. R. (1991): Relationship between mouth gape of juvenile walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and prey size. Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen 24. (4). 2362–2364.
- WARHEIT, K. I. (1992): The Role of Morphometrics and Cladistics in the Taxonomy of Fossils : A Paleornithological Example. Systematic Biology 41. (3). 345–369.
- WELCOMME, R. L. (1988): International introductions of inland aquatic species. Food & Agriculture Organization of the United Nations 294. 318.
- WERNER, E. E. & GILLIAM, J. F. (1984): The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. Annual Review of Ecology and systematics 15. (1). 393–425.
- WIRTH, T., SAINT-LAURENT, R. & BERNATCHEZ, L. (1999): Isolation and characterization of microsatellite loci in the walleye (*Stizostedion vitreum*), and cross-species amplification within the family Percidae. Molecular Ecology 8. (11). 1960–1962.
- WUERTZ, S., HERMELINK, B. & SCHULZ, C. (2012): Pike perch in recirculation aquaculture. , 15(3), 2. Glob. Aquac. Advocat 15. (3). 2.
- WYSUJACK, K., KASPRZAK, P., LAUDE, U. & MEHNER, T. (2002): Management of a pikeperch stock in a long-term biomanipulated stratified lake: Efficient predation vs. low recruitment. Hydrobiologia 479. 169–180.
- ZAKES, Z. (2012): Sander lucioperca: cultured aquatic species. Information Programme. FAO, Fisheries and Aquaculture Department, Rome.
- ZAKES, Z. & DEMSKA-ZAKES, K. (1996): Effect of diets on growth and reproductive development of juvenile pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), reared under intensive culture conditions. Aquaculture Research 27. (11). 841–845.
- ZAKĘŚ, Z. & DEMSKA-ZAKĘŚ, K. (2009): Controlled reproduction of pikeperch *Sander lucioperca* (L.): A review. Archives of Polish Fisheries 17. (4). 153–170.
- ZARSKI, D., KREJSZEFF, S., PALISKA, K., TARGOSKA, K., KUPREN, K., FONTAINE, P., KESTEMONT, P. & KUCHARCZYK, D. (2012): Cortical reaction as an egg quality indicator in artificial reproduction of pikeperch, *Sander lucioperca*. Reproduction, Fertility and Development 24. (6). 843–850.
- ZELDITCH, M. L., SWIDERSKI, D. L. & SHEETS, H. D. (2012): Geometric morphometrics for biologists: a primer, 2nd edn. Amsterdam: Elsevier Academic Press. 471 p.

11 MELLÉKLETEK

M2 – A süllő populációgenetikai vizsgálatával foglalkozó publikációk táblázatos összefoglalója.

1. táblázat. Az egyes publikációkban található süllő állományok genetikai jellemzői. L: Vizsgált mikroszatellita lokuszok száma, N_a : Lókuszonkénti allélszám: minimum–maximum tartomány az egyes populációk alapján, N_a/L : A teljes vizsgálatra vonatkozóan kiszámolt lókuszonkénti átlagos allélszám, Ar: allélgazdagság, minimum–maximum tartomány a populációk között, H_o : megfigyelt heterozigotizás minimum–maximum tartomány a populációk között. H_e : várt heterozigotizás (expected heterozygosity): minimum–maximum érték. F_{is} : beltényésztettségi együttható, F_{st} : populációk közötti differenciáltság.

Publikáció	L	N_a	N_a/L	Ar	H_o	H_e	F_{is}	F_{st}
(TSAPARIS és mtsai., 2022)	11	8–23	15.4	2.4–5.5	0.359–0.810	0.355–0.726	–0.446–0.131	0.01–0.484
(SRUOGA és mtsai., 2008)	4	2–4	2.33	n.a.	0.339–0.417	0.438–0.466	0.104–0.271	0.0842
(SALMINEN és mtsai., 2012)	9	3.7–4.6	4.23	3.6–4.6	0.46–0.49	0.51–0.54	0.039–0.148	0.01–0.19
(SÄISÄ és mtsai., 2010)	12	3–19	10	3.3–5.5	n.a.	0.30–0.46	–0.12–0.03	0.01–0.30
(POULET és mtsai., 2009)	6	4–10	7.4	4.00–6.40	0.546–0.703	0.647–0.744	0.045–0.326	0.002–0.055
(POULET és mtsai., 2004)	3	2–4	2.7	n.a.	0.013–0.042	0.035–0.052	0.042–0.670	0.04–0.20
(MOLNÁR és mtsai., 2020)	14	6–11	8.17	5.90–10.47	0.68–0.71	0.68–0.72	–0.036–0.020	0.011–0.123
(LU és mtsai., 2022)	30	4–14	8.76	n.a.	0.377–0.796	0.68–0.91	–0.1390–0.0099	0.0065–0.3886
(LOUATI és mtsai., 2016)	9	na	3.61	2.11–4.73	n.a.	0.388–0.620	n.a.	0.019–0.515
(KUSISHCHIN és mtsai., 2018)	10	4–30	16.2	12.1	0.867–0.978	0.919–0.974	0.006–0.057	n.a.
(KHURSHUT & KOHLMANN 2009)	9	4–22	9.67	n.a.	0.720–0.894	0.760–0.936	–0.011–0.114	0.040–0.342
(KÁNAINÉ SIPOS és mtsai., 2019)	11	2.57–5.43	4.09	2.481–5.320	0.4150–0.5665	0.4518–0.5931	–0.038–0.157	0.032–0.37
(GHARIBKHANI és mtsai., 2009)	6	2–4	3.07	n.a.	0.517–0.57	0.501–0.548	–0.131–0.015	0.021–0.051
(ESCHBACH és mtsai., 2014)	9	na	5.7	4.5	0.61 ± 0.07	0.62 ± 0.07	n.a.	n.a.
(BJÖRKLUND és mtsai., 2007)	6	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	0.042–0.288
(BARMINTSEVA és mtsai., 2014)	6	3–14	6.9	n.a.	0.500–0.846	0.533–0.900	0.000–0.153	0.013–0.057

M3 – Az egyes mintákhoz tartozó nyers adatok primerenként

2. táblázat. Az egyes mintákhoz tartozó nyers adatok primerenként.

2. táblázat: Az egyes mintákhoz tartozó nyers adatok primerként.																
Minta neve	MSL-1		MSL-3		MSL-5		MSL-9		Msl-2		Svi-18		Svi-4		Svi-6	
1 ke	140	144	234	246	258	280	200	210	203	207	150	178	126	126	127	129
2 ke	132	142	244	246	250	254	200	206	203	213	148	150	126	132	125	131
3 ke	138	138	244	244	256	280	200	206	203	203	152	174	112	116	127	131
4 ke	132	140	242	244	254	272	200	200	211	211	148	150	116	126	129	129
5 ke	138	144	244	246	260	280	206	206	203	211	150	150	126	128	133	133
6 ke	138	140	244	252	242	280	210	210	199	203	150	150	116	116	129	133
7 ke	132	146	244	244	242	280	200	206	203	211	150	166	132	154	127	131
8 ke	132	132	246	246	258	288	200	250	207	211	152	174	126	152	127	133
9 ke	146	148	244	252	258	280	200	206	203	203	148	150	116	126	129	129
10 ke	132	144	246	246	250	268	200	200	203	207	146	148	126	132	125	125
11 ke	132	138	242	244	258	288	200	200	203	211	146	146	126	132	109	131
12 ke	132	138	260	260	254	258	200	210	203	211	146	172	126	132	129	129
13 ke	144	146	242	246	254	254	200	200	199	203	172	174	116	126	127	133
14 ke	144	146	242	246	254	254	200	200	201	203	148	150	126	126	131	133

15 ke	124	132	244	256	242	250	200	206	203	203	146	150	132	132	131	133
62 bo	132	146	242	246	254	280	200	200	193	203	146	174	126	126	125	127
63 bo	124	132	246	246	250	284	200	206	201	203	146	176	128	132	125	131
64 bo	132	138	244	246	254	286	200	206	203	211	146	150	126	126	125	131
65 bo	132	138	242	246	254	272	200	200	203	203	146	148	126	132	117	129
66 bo	132	140	242	246	256	258	200	200	207	211	150	174	126	130	129	133
67 bo	132	146	246	246	254	284	206	206	203	207	150	174	126	124	129	129
68 bo	132	132	246	246	254	286	200	200	203	203	150	174	126	132	129	129
69 bo	124	144	246	246	254	284	200	206	0	0	176	178	126	128	127	129
70 bo	132	140	242	244	258	270	200	210	0	0	0	0	0	0	0	0
71 bo	132	140	242	242	256	256	200	200	203	211	150	166	126	126	129	129
1 ba	132	138	242	242	254	254	200	200	209	209	150	150	132	132	129	131
2 ba	138	146	242	244	242	246	200	210	207	211	146	150	128	128	129	131
3 ba	124	138	246	246	258	262	200	210	203	211	146	174	126	126	125	129
4 ba	124	132	242	244	254	254	198	206	203	203	168	174	126	126	127	129
5 ba	132	132	246	246	250	254	200	200	203	211	150	158	126	126	129	129
6 ba	124	132	242	242	260	284	200	200	201	203	146	146	126	132	125	129
7 ba	124	138	242	246	0	0	200	210	203	207	148	156	126	126	129	129
8 ba	132	132	242	244	268	274	200	200	203	203	148	174	126	126	129	129
9 ba	132	142	246	246	0	0	200	206	211	211	146	148	126	126	129	131
10 ba	138	138	244	246	256	268	200	200	203	207	156	170	126	132	129	129
11 ba	132	138	244	246	254	254	198	200	203	207	148	156	126	128	127	129
16 ti	126	140	242	244	264	268	200	200	203	211	150	174	126	130	117	129
18 ti	132	140	244	244	260	290	200	200	209	211	174	176	126	126	129	129
19 ti	132	132	246	246	256	286	200	210	211	211	148	150	126	126	129	131
20 ti	132	132	246	246	256	286	200	210	211	211	148	150	126	126	129	131
21 ti	132	138	246	246	260	294	200	200	203	211	156	174	126	126	131	131
22 ti	124	132	242	254	254	254	200	200	203	203	156	178	126	126	125	129
23 ti	132	134	246	246	268	284	200	200	203	211	146	176	126	132	129	135
24 ti	140	142	246	246	254	284	200	200	203	207	174	174	126	130	125	129
25 ti	140	142	246	246	254	284	200	200	199	203	174	174	126	130	125	129
26 ti	124	142	244	246	268	286	200	200	209	211	158	174	126	126	107	133
27 ti	124	132	244	244	258	258	200	210	203	203	146	174	126	126	125	129
28 ti	132	138	244	246	254	284	200	200	203	203	146	174	126	130	129	131
29 ti	124	132	244	244	258	284	200	206	203	211	146	150	126	132	125	133
30 ti	136	138	244	246	258	284	200	200	201	211	146	150	126	126	125	131
31 ti	124	150	242	246	254	280	198	204	197	211	146	150	126	126	129	129
32 ti	132	140	242	246	256	256	200	206	201	203	150	176	126	126	129	129
33 ti	124	134	242	244	0	0	200	202	211	211	146	174	126	126	125	129
34 ti	138	140	242	242	258	274	200	212	203	211	150	174	126	126	125	129
35 ti	132	138	242	246	258	284	200	200	203	207	150	156	126	130	129	133
36 ti	138	140	246	246	254	284	200	200	203	211	146	170	126	126	131	133
37 ti	124	140	242	246	242	258	202	204	207	207	150	178	126	126	125	129
38 ti	132	152	244	246	272	288	200	200	203	213	150	178	126	126	129	129
39 ti	124	138	240	244	254	254	200	200	203	211	174	176	120	126	129	129
40 ti	132	132	242	244	242	254	200	202	203	207	146	172	126	126	117	133
41 ti	124	132	246	246	254	258	200	200	201	211	146	174	126	128	129	129
42 ti	132	140	244	246	254	254	196	200	209	211	148	178	120	126	127	133
43 ti	142	142	244	246	254	254	200	202	203	207	168	174	126	132	127	129
44 ti	124	140	246	246	254	254	200	210	203	207	154	170	126	126	121	129
45 ti	124	138	246	246	254	282	200	200	203	211	166	174	126	132	125	133
46 ti	132	138	244	244	258	258	200	200	203	211	148	174	126	132	129	131
47 ti	132	142	244	246	254	286	200	200	211	211	150	156	120	126	107	131
48 ti	124	132	244	246	254	258	200	210	203	211	146	150	126	132	125	129
49 ti	132	138	242	246	254	258	196	210	207	211	146	178	126	126	129	131
50 ti	124	132	242	246	254	256	200	200	203	209	150	172	126	132	129	129
51 ti	124	138	244	246	264	284	200	200	203	213	146	150	126	126	129	129
52 ti	124	140	246	246	254	256	196	200	207	211	146	146	126	132	129	129
53 si	138	142	242	244	254	254	200	206	211	211	148	156	126	126	129	131
54 si	124	134	242	246	270	278	200	200	207	211	146	148	126	126	129	129
55 si	138	140	244	244	254	258	200	200	211	211	146	150	126	126	129	129
56 si	138	138	242	244	254	256	200	206	211	211	174	174	126	126	129	129
57 si	132	144	242	244	254	258	200	200	201	211	146	156	126	132	129	129
58 si	142	144	244	246	254	258	200	200	203	211	156	156	126	126	129	133
59 si	132	150	244	246	254	258	200	206	203	211	146	156	126	132	129	133
60 si	132	136	244	246	258	284	200	200	203	203	174	178	128	130	129	129
61 si	124	142	242	246	254	258	200	200	203	213	148	178	126	126	127	131
2 bf	122	132	244	244	270	270	206	210	203	205	150	166	126	126	127	133
3 bf	124	138	244	246	0	0	200	200	201	211	146	174	126	132	129	129
4 bf	132	132	242	246	270	270	200	206	203	211	146	150	126	128	129	131
5 bf	124	142	242	242	0	0	200	206	201	211	146	150	126	130	127	133
6 bf	124	140	246	246	254	254	200	200	211	211	156	174	116	126	125	129
7 bf	124	138	0	0	0	0	200	200	205	205	146	152	126	126	129	131
9 bf	124	144	242	244	0	0	200	200	201	211	156	171	126	132	129	129
10 bf	124	138	242	246	254	258	200	200	211	211	150	174	126	126	129	131
11 bf	132	138	244	246	270	270	200	200	211	211	170	174	126	126	129	131
12 bf	124	140	242	246	256	278	196	200	211	211	174	176	126	132	129	131
13 bf	124	142	242	246	254	254	200	202	207	207	156	174	126	126	125	129

14 bf	132	138	242	246	254	254	200	200	201	203	150	176	126	130	129	129
15 bf	124	124	244	246	258	272	200	200	211	211	150	174	126	126	119	129

1. táblázat. Az egyes mintákhoz tartozó nyers adatok primerenként.

Minta neve	Svil-L7	PflaL9	Za038	Za144	Za207	Za237	Za199							
1 ke	219	223	212	212	115	117	217	225	233	235	175	179	195	213
2 ke	223	223	190	190	115	121	217	223	223	233	153	169	195	198
3 ke	221	223	190	212	115	127	215	223	233	233	163	167	195	213
4 ke	221	223	204	212	117	119	205	207	225	233	169	179	195	210
5 ke	217	219	182	212	115	117	195	223	225	235	167	169	195	210
6 ke	219	221	190	212	115	117	221	223	221	233	169	177	210	210
7 ke	217	223	204	212	115	117	223	223	235	241	171	175	210	213
8 ke	223	223	182	190	115	117	217	219	233	233	153	153	195	195
9 ke	223	223	204	212	117	119	223	227	233	235	153	171	195	210
10 ke	221	223	190	212	115	117	217	221	233	233	167	169	195	198
11 ke	217	223	190	190	115	121	217	217	231	233	171	179	195	213
12 ke	223	223	190	190	117	121	217	217	231	233	153	167	195	204
13 ke	223	223	190	190	115	121	217	221	225	235	167	169	195	198
14 ke	223	223	190	190	115	121	217	217	223	241	153	167	195	201
15 ke	219	221	190	190	115	117	223	225	233	235	167	171	195	210
62 bo	223	223	190	190	115	117	217	217	221	233	153	169	195	198
63 bo	223	225	190	190	115	117	217	223	233	233	167	167	195	198
64 bo	217	223	190	190	121	121	217	217	233	233	167	167	195	195
65 bo	223	223	190	190	117	121	215	217	233	233	153	169	195	195
66 bo	219	223	190	190	109	117	217	217	233	233	175	191	195	213
67 bo	221	221	190	190	121	121	207	217	233	233	153	167	198	201
68 bo	219	223	190	190	117	117	217	223	233	233	153	167	198	198
69 bo	0	0	0	0	117	121	0	0	221	233	0	0	195	198
70 bo	0	0	190	204	117	121	217	217	233	235	167	169	198	201
71 bo	217	223	190	190	117	117	207	217	233	233	153	167	198	198
1 ba	217	223	190	212	109	117	217	217	233	233	169	169	195	195
2 ba	223	225	190	204	117	121	217	221	233	233	167	169	195	195
3 ba	223	223	190	190	121	121	217	223	233	233	153	167	195	195
4 ba	223	223	190	190	121	121	207	217	233	235	175	175	195	195
5 ba	223	223	190	204	117	117	217	217	233	233	153	167	195	198
6 ba	223	223	190	190	117	121	217	221	233	233	167	169	195	213
7 ba	223	225	190	190	117	121	217	217	233	233	167	167	195	198
8 ba	223	223	190	190	115	121	217	217	233	233	167	169	198	210
9 ba	223	223	190	190	121	121	217	219	233	233	167	169	195	198
10 ba	223	223	190	190	117	117	217	217	233	233	167	169	195	198
11 ba	223	223	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16 ti	217	223	190	190	115	121	217	217	233	233	167	167	195	195
18 ti	223	223	190	190	115	121	207	227	231	233	153	167	195	195
19 ti	223	223	190	190	117	121	217	217	233	233	153	167	195	195
20 ti	223	223	190	190	117	121	217	217	233	233	153	167	195	195
21 ti	223	223	190	190	115	115	217	223	233	233	167	167	195	195
22 ti	223	223	190	204	117	121	217	217	233	233	167	167	195	195
23 ti	221	225	190	190	115	121	217	217	233	233	153	167	195	201
24 ti	223	225	190	190	115	117	217	221	233	235	167	173	195	195
25 ti	223	225	190	190	115	117	217	221	233	235	167	173	195	195
26 ti	223	223	190	190	117	117	217	217	223	233	167	169	195	195
27 ti	223	223	190	190	115	121	217	217	233	233	153	153	195	201
28 ti	217	217	190	190	115	121	217	221	233	233	153	153	198	198
29 ti	223	223	190	190	117	121	217	217	233	233	153	153	192	195
30 ti	223	223	190	190	117	121	217	221	233	233	167	169	195	195
31 ti	223	223	190	190	117	119	217	217	233	233	153	167	195	198
32 ti	223	223	192	192	117	117	217	219	231	233	153	167	195	195
33 ti	223	225	190	190	109	117	217	217	231	233	167	169	195	198
34 ti	223	227	190	190	115	117	217	217	233	233	189	191	195	195
35 ti	223	223	190	190	117	121	217	217	233	233	167	167	195	198
36 ti	221	223	190	190	117	121	217	217	233	233	153	169	189	201
37 ti	217	223	190	190	109	115	217	217	233	233	169	169	195	198
38 ti	217	223	204	204	117	117	207	223	233	235	167	171	195	213
39 ti	221	223	190	212	115	121	217	227	233	233	153	165	195	213
40 ti	223	223	190	204	117	119	217	217	233	233	167	167	195	195
41 ti	223	223	190	190	117	117	217	223	233	233	153	167	198	198
42 ti	217	223	190	190	109	121	217	219	233	235	167	167	195	195
43 ti	223	223	190	212	117	121	217	221	225	233	153	179	195	201
44 ti	223	227	190	190	117	121	219	227	233	233	167	191	195	195
45 ti	223	223	190	204	117	121	217	223	221	233	167	175	195	213
46 ti	221	223	190	190	117	121	217	217	233	233	167	167	195	198
47 ti	223	223	190	190	117	121	215	217	233	233	153	167	195	210
48 ti	223	223	190	190	117	117	217	217	233	233	167	169	195	195
49 ti	221	223	190	190	117	121	217	217	233	235	153	167	195	201
50 ti	221	225	190	190	115	117	207	217	233	233	153	167	195	195

51 ti	221	223	190	190	109	117	217	217	233	233	167	167	195	210
52 ti	221	223	190	190	117	119	207	217	233	233	167	169	195	198
53 si	223	223	190	190	109	115	217	217	235	235	167	167	195	198
54 si	223	223	190	190	117	121	217	217	233	233	167	169	195	201
55 si	223	223	190	190	115	117	217	217	233	233	167	191	195	213
56 si	217	223	190	204	121	121	219	221	233	233	167	169	195	198
57 si	221	223	190	190	117	117	217	217	233	241	153	153	195	195
58 si	223	223	190	204	117	121	217	217	233	233	167	167	195	195
59 si	223	223	190	204	117	121	217	227	233	233	167	169	195	198
60 si	225	227	190	190	117	123	217	221	233	235	167	167	195	195
61 si	223	227	182	190	121	121	217	217	233	233	167	167	195	195
2 bf	217	223	204	212	109	109	207	223	233	235	167	175	195	198
3 bf	223	223	0	0	117	117	217	217	235	235	153	169	195	198
4 bf	223	223	190	190	117	117	217	217	233	235	167	169	195	195
5 bf	217	217	0	0	117	121	217	217	235	235	167	169	195	195
6 bf	223	223	212	212	117	119	217	223	233	233	153	169	195	201
7 bf	223	223	0	0	117	117	207	217	0	0	167	167	195	195
9 bf	217	217	190	204	121	121	207	217	233	233	169	179	195	195
10 bf	223	223	190	190	115	117	217	217	233	233	167	179	195	195
11 bf	223	223	190	190	109	109	217	223	233	233	153	167	195	195
12 bf	223	223	190	190	117	117	217	217	233	233	153	179	195	198
13 bf	223	223	190	190	117	121	217	217	233	233	167	167	195	195
14 bf	221	223	190	190	117	121	217	223	233	233	167	169	195	195
15 bf	223	223	190	190	115	121	217	225	233	233	153	153	195	213

M4 – A morfometriai mérésekhez tartozó nyers adattáblák

A morfometriai mérésekhez tartozó nyers adattáblák a terjedelmük miatt egy adatrepozitóriumba lettek feltöltve, amely az alábbi linken érhető el.

<https://hdl.handle.net/21.15109/ARP/ABIH1W>

12 A DISSZERTÁCIÓ TÉMAKÖRÉBEN MEGJELENT KÖZLEMÉNYEK

- 1 Bánó, B., Benedek, I., Zsolnai, A., Specziár, A., Takács, P., & Molnár, T. (2024). Population genetic structure of intensively exploited pikeperch (*Sander lucioperca*) in Lake Balaton (Hungary). *Hydrobiologia*, 851(3), 559–571.
- 2 Bánó, B., & Takács, P. (2022) Effects of the analysed variable set composition on the results of distance-based morphometric surveys. *Hydrobiologia*, 849(10), 2267-2280.
- 3 Bánó, B., & Takács, P. (2020) A mért változók számának hatása a morfometriai vizsgálatok eredményeire Effect of measured variable numbers on the results of morphometric surveys. *PISCES HUNGARICI*, 14, 115-122.

13 KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Ezúton szeretném megköszönni mind azoknak, akik valamilyen formában segítséget nyújtottak nekem a tanulmányaim, kutatómunkám, publikációim, valamint a disszertációm befejezésében.

Mindenekelőtt szeretnék köszönetet mondani két témavezetőmnek, **Dr. Molnár Tamás Gergelynek** és **Dr. Takács Péternek**, hogy PhD hallgatóként bármikor segítségért fordulhattam hozzájuk készséggel segítették a munkámat. Az eltelt évek alatt rengeteget tanultam tőlük, amiért nagyon hálás vagyok.

Szeretném köszönetemet kifejezni **Dr. Specziár Andrásnak**, aki számos alkalommal segített nekem bármilyen kérdéssel is fordultam hozzá a Balaton halfaunáját illetőleg. Az orosz nyelvű irodalmi forrásokért, illetve azok értelmezéséért külön köszönettel tartozom neki.

A mintagyűjtésben nyújtott segítségükért köszönettel tartozom: **Báthory Istvánnak**, **Dr. Nyeste Krisztiánnak**, **Dr. Mozsár Attilának**, **Dr. Czeglédi Istvánnak**, **Dr. Preiszner Bálintnak**, **Nagy Gábornak** és **Tóth Bendegúz Mártonnak**.

Végezetül köszönöm a családom minden tagjának, hogy végig támogattak, mellettem álltak és nem hagyták, hogy lankadjon a lelkesedésem. Feleségemnek és gyermekeimnek külön köszönettel tartozom, hogy megértően viselkedtek, mikor a velük töltött idő helyett a dolgozatom megírásával foglalkoztam.