



MAGYAR AGRÁR- ÉS ÉLETTUDOMÁNYI EGYETEM

**HAZAI SEBESPISTRÁNG-ÁLLOMÁNYOK GENETIKAI HÁTTERÉNEK  
FELMÉRÉSE ÉS EGY GENETIKAI MARKEREKRE ALAPOZOTT TENYÉSZTÉSI  
RENDSZER KIALAKÍTÁSA**

DOI: 10.54598/000760

Doktori (Ph.D.) értekezés

Ősz Ágnes

Gödöllő

2021

## A doktori iskola

**megnevezése:** Állattenyésztés-tudományi Doktori Iskola

**tudományága:** Állattenyésztés-tudomány

**vezetője:** Dr. Mézes Miklós  
egyetemi tanár, az MTA rendes tagja  
Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem  
Élettani és Takarmányozástani Intézet  
Takarmánybiztonsági Tanszék

**Témavezető:** Dr. Horváth Ákos  
egyetemi tanár  
Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem  
Akvakultúra és Környezetbiztonsági Intézet  
Halgazdálkodási Tanszék

Dr. Kovács Balázs  
tudományos főmunkatárs  
Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem  
Akvakultúra és Környezetbiztonsági Intézet  
Molekuláris Ökológiai Tanszék

.....  
Az iskolavezető jóváhagyása

.....  
A témavezetők jóváhagyása

## TARTALOMJEGYZÉK

RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE .....	5
1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS.....	7
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS .....	9
2.1. Az akvakultúra jelentősége.....	9
2.2. Genetikai markerek az akvakultúrában .....	11
2.2.1. Ivarhoz kötött genetikai markerek .....	18
2.2.2. Genetikai markerekre alapozott szelekció és tenyésztési rendszerek .....	18
2.2.3. A populációk diverzitásának jellemzése genetikai markerek segítségével.....	19
2.3. A sebes pisztráng bemutatása .....	20
2.3.1. A sebes pisztráng élőhelye és morfológiai jellemzői.....	21
2.3.2. A sebes pisztráng szaporodása.....	22
2.3.3. A sebes pisztráng jelentősége .....	23
2.3.4. A sebes pisztráng genom .....	24
2.3.5. A sebes pisztráng genetikai diverzitása és genetikai markerek alkalmazhatósága vonalak elkülönítésére .....	25
3. ANYAG ÉS MÓDSZER.....	31
3.1. Helyszínek és mintavétel .....	31
3.2. DNS izolálás .....	33
3.3. Sebes pisztráng populációk ivararányának vizsgálata.....	34
3.4. Sebes pisztráng populációk vizsgálata mitokondriális és sejtmagi genom szintjén.....	34
3.4.1. PCR-RFLP markerek .....	34
3.4.2. Mitokondriális genom szekvenálás.....	35
3.4.3. Mikroszatellit markerek .....	36
3.4.4. Populációgenetikai és a markerek jellemzéséhez használt szoftverek.....	37
3.5. Genetikai markerekre alapozott tenyésztési rendszer kialakítása és F1 generáció létrehozása .....	39
4. EREDMÉNYEK .....	41
4.1. Ivar megoszlása a vizsgált sebes pisztráng populációkban .....	41
4.2. Sebes pisztráng vérvonalak aránya a vizsgált populációkban .....	41
4.2.1. Mitokondriális DNS variáciája .....	41
4.2.2. Sejtmagi DNS variáciája.....	46
4.3. A sebes pisztráng állományok populációgenetikai állapota a sejtmagi markerek vizsgálata alapján.....	46
4.3.1. Az állományok populáción belüli genetikai diverzitása .....	46
4.3.2. A vizsgált populációk közti genetikai diverzitás mértéke .....	50
4.4. Genetikai markerekre alapozott tenyésztési rendszer kialakítása.....	54
5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK.....	56

5.1. A hazai sebes pisztráng állományok evolúciós vonal szerinti csoportosítása.....	56
5.2. A hazai sebes pisztráng állományok populációgenetikai állapota .....	58
6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK .....	61
7. ÖSSZEFOGLALÁS.....	62
8. SUMMARY .....	63
9. MELLÉKLETEK.....	65
M1. Irodalomjegyzék .....	65
M2. Markerek adatai .....	83
M2.1. Vizsgált lokuszok agaróz gél- és kapilláris elektorforézis képei (példák).....	83
M2.2. Sejtmagi markerek populációgenetikai eredményei .....	85
M2.3. Genetikai markerekre alapozott tenyésztési rendszer a lillafüredi tenyészállományban .....	90
10. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS .....	102

## RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

AFLP	Amplified Fragment Length Polymorphism
$A_r$	Allélgazdagság
bp	Bázispár
CR mtDNS	Mitokondriális DNS kontroll régiója
DNS	Dezoxiribo-nukleinsav
FAO	Food and Agriculture Organization of the United Nations (Az ENSZ Élelmezési és Mezőgazdasági Szervezete)
$F_{IS}$	A populáción belüli varianciakomponenst jellemző index
$F_{ST}$	A populációk közötti variancia komponenst jellemző index
$F_{IT}$	A teljes genetikai varianciát jellemző index
Hd	Haplotípus diverzitás
$\pi$	Nukleotid diverzitás
$H_e$	Expected heterozygosity (várt heterozigotitás)
$H_o$	Observed heterozygosity (tényleges vagy megfigyelt heterozigotitás)
HWE	Hardy-Weinberg Equilibrium (Hardy-Weinberg egyensúly)
kb	Kilobázis (1000 bázispár)
LDH	Tejsav-dehidrogenáz
MAS	Marker Assisted Selection (markerek alapozott szelekció)
mtDNS	mitokondriális DNS
$N_a$	Átlagos allélszám
NCBI	National Center for Biotechnology Information
$N_{eff}$	Effektív allélszám
NGS	New generation sequencing (új generációs szekvenálás)
NJ	Neighbor Joining
PCR	Polymerase Chain Reaction (polimeráz láncreakció)
PIC	Polymorphic Information Content (polimorf információs tartalom)
PIT	Passive Integrated Transponder
QTL	Quantitative Trait Loci (mennyiségi jellegeket befolyásoló lókuszt)
RAPD	Randomly Amplified Polymorphic DNA
RFLP	Restriction Fragment Length Polymorphism
SL	Szomatolaktin
SNP	Single Nucleotide Polymorphism

Ss4R	Salmonid-specific fourth whole-genome duplication (lazacfélékre jellemző negyedik teljes genom duplikáció)
Ts3R	Teleostei-specific third whole-genome duplication (valódi csontoshalakra jellemző harmadik teljes genom duplikáció)
UPGMA	Unweighted Pair Group method using Arithmetic Averages
WGD	Whole Genome Duplication (teljes genom duplikáció)

## 1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS

A tengeri halászati ágazatban a fogások mértékének csökkenése, ingadozása és a túlhalászás jellemző, így a globálisan növekvő halhús fogyasztás iránti igény kielégítését az akvakultúrás termelés folyamatos növekedése teszi lehetővé. A termelés folyamatos növekedéséhez szükségesek a tenyésztés- és tartástechnológiai fejlesztések, aminek előfeltétele az adott faj genetikai és szaporodásbiológiai ismerete és az optimális környezeti és tápanyaghasznosítási paraméterek beállítása. A hagyományos tenyésztési módszereken túl egyre jelentősebbek a molekuláris genetikai markerekre alapozott tenyésztési rendszerek, például betegségekkel szemben rezisztensebb vagy a takarmányt hatékonyabban hasznosító állományok létrehozása. Ezen rendszerek a molekuláris genetikai módszerek fejlődése és a különböző DNS-markerek feltárása révén jöhettek létre.

A lazacfélék a legjobban kutatott édesvízi, tenyésztett halfajok közé tartoznak, ami az egyes fajok gazdasági jelentőségével, és a fajokon belüli nagymértékű populációsintű diverzitással magyarázható. Húsuk jó fehérje-összetétele és alacsony zsírtartalma miatt vált értékessé. Emellett ízletességének, szálkamentességének, és fajok viszonylag jó technológiatűrésének köszönhetően a mesterséges tartás és szaporítás módszerei hamar kialakultak. Napjainkban a világ legjelentősebb intenzív körülmények között termelt halfajai a lazacfélék. A sebes pisztráng (*Salmo trutta m. fario*) Európa őshonos pisztrángfaja, mely széleskörűen elterjedt, nagy gazdasági jelentőséggel bír, és a világ számos országában telepítették és tenyésztik. A faj a sebes sodrású, oxigénben gazdag, hideg vizek lakója, ami róla kapta a pisztráng-szinttáj elnevezést. Jelenleg inkább természetvédelmi, és rekreációs jelentősége van, így az eladott mennyiség is főként a patakok telepítésére szolgál. Napjainkban Magyarország nagyjából 1200 kilométernyi, a sebes pisztráng számára megfelelő természetes vízterülettel rendelkezik, azonban alkalmas ívóhelyek hiányában, önfenntartó állományai a hidegebb vizű, tiszta hegyvidéki patakokra korlátozódnak. Hazánkban Lillafüreden nagyobb mennyiségben, és fajtamegőrzési céllal, kisebb mennyiségben Szilvásváradon is tenyésztik az őshonos sebes pisztrángot.

A sebes pisztráng molekuláris vizsgálatai feltárták a faj nagymértékű genetikai diverzitását, és az európai természetes állományainak elemzése során, a földrajzi elszigeteltségből adódó és a helyi viszonyokhoz alkalmazkodó öt, a mitokondriális DNS alapján elkülöníthető evolúciós vonalát azonosították: atlanti, dunai, mediterrán, adriai, és márvány. Az egyes vonalak a különböző hidrogeográfiai területekhez kapcsolódik, melyek az utolsó jégkorszakot követő kolonizációs folyamatok során alakulhattak ki. A dunai érvonal a Duna vízgyűjtő területére jellemző evolúciós vonal, így a Magyarország területén eredő patakok őshonos pisztráng állományai is a dunai érvonalba tartozhatnak, azonban az európai állományok intenzív

kutatásának ellenére a hazai, vad állományok genetikai vizsgálatát ez idáig nem végezték el. Európában, több országban is leírták a vonalak antropogén eredetű hibridizációját, az idegen gének izoláció híján történő keveredését, ami egyre inkább veszélyezteti az őshonos állományok fennmaradását. Az antropogén folyamatok visszaszorítása és a helyi kis populációk védelme egyre fontosabbá vált Európa-szerte. Számos kezdeményezés indult a földrajzilag jellemző vonalak megőrzésére, az idegen vonalak betelepítésének megszüntetésével és a helyi vonal markerekre alapozott tenyésztésével.

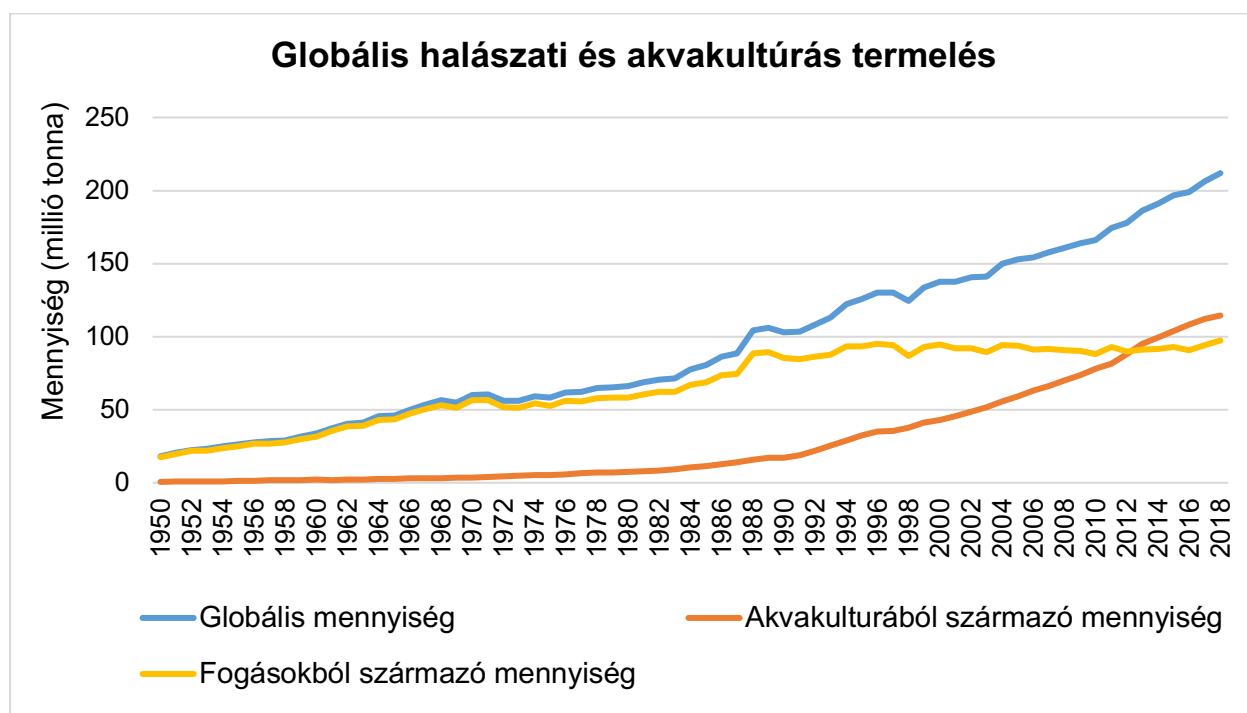
Ezek alapján célul tűztem ki a hazai természetes sebespisztráng-populációk és tenyészállományok populációgenetikai állapotának felmérését, illetve az állományok genetikai összetételének, evolúciós vonalának vizsgálatát. Ehhez, a faj vizsgálatában széleskörűen alkalmazott mitokondriális és sejtmagi PCR-RFLP, valamint mikroszatellit markereket választottam, melyek alkalmasak a fő evolúciós vonalak elkülönítésére és a populációk genetikai összetételének jellemzésére is. Az állományok további jellemzésére, egy, a lazacfélékben konzervatív ivardeterminációs gén vizsgálatát is tervbe vettem. Végezetül az alkalmazott markeret felhasználva, az őshonos vonal arányának növelésére a hazai tenyészállományokban egy genetikai markerekre alapozott tenyésztési rendszer kialakítását is célul tűztem ki.



## 2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

### 2.1. Az akvakultúra jelentősége

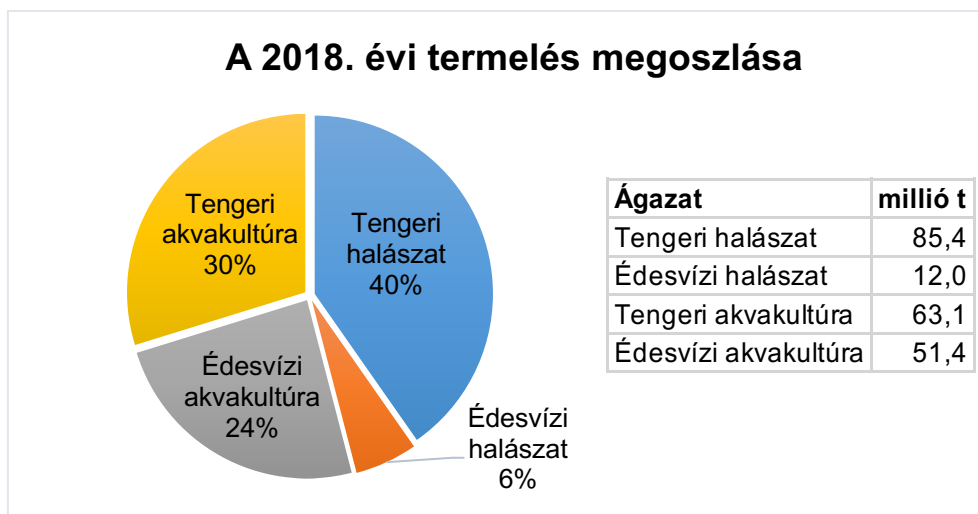
A népességnövekedéssel és az egészséges táplálkozás egyre népszerűbbé válásával párhuzamosan növekszik a halhús fogyasztása világszerte. Az ENSZ Élelmezési és Mezőgazdasági Szervezete (FAO; Food and Agriculture Organization of the United Nations) által 1950 óta gyűjtött adatokon a globális halászati és akvakultúrás termelés folyamatos (évi 4 %-os) növekedése figyelhető meg. A teljes mennyiség a halászati fogásokból és a tengeri és édesvízi élőlények termeléséből (akvakultúrából) tevődik össze. A halászati szektorban jelenleg kismértékű, évi 1%-os növekedés figyelhető meg, ezzel szemben - a növekvő halhús fogyasztási igény kielégítésére- az akvakultúrában, az 1990-es évek óta folyamatos, jelenleg évi 5%-os növekedés tapasztalható, amit a fejlődő termelési technológiák tesznek lehetővé (**1. ábra**). Jelenleg a fogásokból és termelésből származó összes állati eredetű termék (211 millió tonna) nagy része, 88%-a kerül emberi fogyasztásra, ami éves szinten 20,5 kg/fő halhús elfogyasztását jelenti (FAO, 2020b).



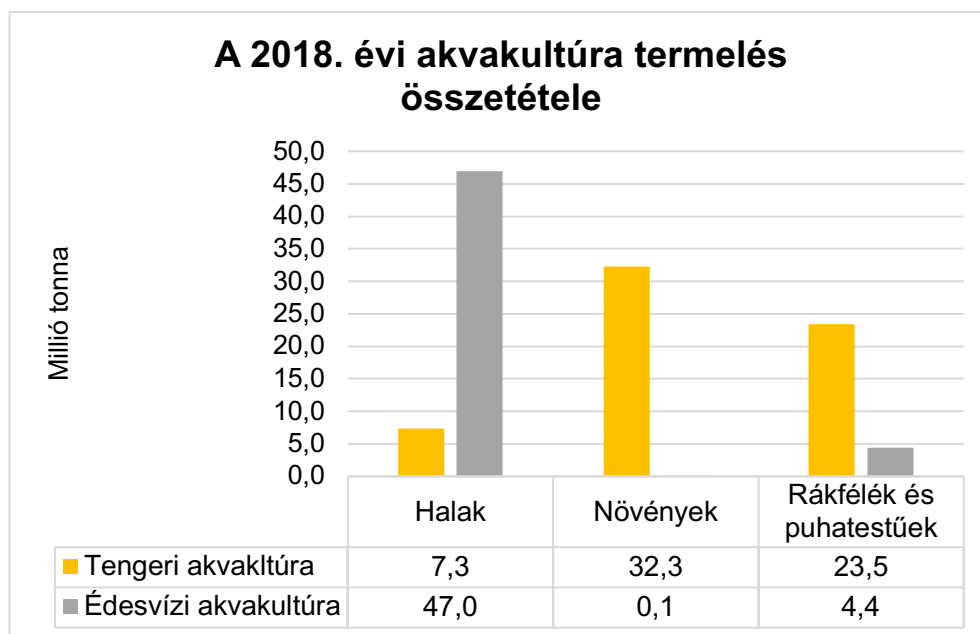
**1. ábra:** A halászat és az akvakultúra globális termelése 1950 és 2018 közt (FAO, 2020b).

Mára az akvakultúra termelése (114 millió tonna) megelőzte a halászati fogások mennyiségét (97 millió tonna). 2018-as adatok alapján a halászati fogások (87%) és az akvakultúra termelés (55%) többségét is a tengerből származó termékek adják (**2. ábra**), azonban a tengeri akvakultúrás termelés 51 %-a a növényi eredetű termékekből származik (**3. ábra**). Ezzel szemben az édesvízi

akvakultúra elsődleges célja a halhús előállítása, ami világszerte az édesvízi termelés 90%-át teszi ki, és ennek 92%-át Ázsiában, elsősorban Kínában állítják elő (FAO, 2020b).



**2. ábra:** A tengeri és édesvízi halászat és akvakultúra termelésének megoszlása 2018-ban (FAO, 2020b).



**3. ábra:** A tengeri és édesvízi akvakultúra termelésének összetétele 2018-ban (FAO, 2020b).

A tengeri halászati ágazatban az 1990-es évek óta a fogások mértékének csökkenése, ingadozása és a túlhalászás jellemző. A világ tengeri halászatának fenntarthatóságát segít megbecsülni azon halállományok aránya, amik biológiailag fenntartható szinteken belül vannak, azonban ezek aránya az 1974-es 90%-ról, 2017-re 65,8%-ra csökkent (FAO, 2020a). A túlhalászás és a növekvő népesség miatt, a haltenyésztés fejlesztése jelenti a nélkülözhetetlen állati fehérje

termelésének leggazdaságosabban megvalósítható módját. A termelés folyamatos növekedéséhez szükségesek a tenyésztés- és tartástechnológiai fejlesztések, amihez elengedhetetlen többek közt az adott faj genetikai és szaporodásbiológiai ismerete és az optimális környezeti és tápanyaghasznosítási paraméterek beállítása. A hosszú távú fenntarthatóság szempontjából ezen felül szükséges az energia- és vízfelhasználás optimalizálása, a környezeti terhelés csökkentése és a termék mennyiségének növelése és minőségének javítása is (Thornton, 2010). Számos faj esetén ezek a fejlesztések már lehetővé teszik az intenzív és folyamatos termelést, azonban a növekvő halhúsigény miatt szükséges új fajok bevonása és a már meglévők produktumának további növelése, például olyan vérvonalak létrehozásával, amik hatékonyabban hasznosítják a táplálékot, vagy betegségekkel szemben ellenállóbbak. Ezen célok eléréséhez a genetikai markerekre alapozott tenyésztés és szelekció (Marker Assisted Selection - MAS) az állattenyésztés egyik fontos eszköze. Alkalmazásuk a halakban folyamatosan növekszik, mivel a hagyományos tartási és tenyésztési technikákkal (takarmányozás, tömegszelekció, stb.) elérhető hozamnövekedés már nem elegendő az igények kielégítésére (Park & Moran 1994; Guimaraes et al. 2007). Ezen felül a molekuláris genetikai módszerek alkalmasak a beltenyésztettség és az antropogén hatások következtében lecsökkent természetes diverzitás felmérésére (Çiftci & Okumuş 2002; Liu & Cordes 2004).

## **2.2. Genetikai markerek az akvakultúrában**

A genetikai markerek olyan öröklődő ismertetőjegyek, amik lehetővé teszik egyedek vagy populációk örökítőanyagának megismerését. Az ideális genetikai marker könnyen és gyorsan kimutatható, gyakran előfordul a genomban és számos változata van. A molekuláris markerek két kategóriába sorolhatóak: az I. típusúak az ismert funkciójú génekben található markerek, míg a II. típusúak nem-kódoló DNS szakaszokhoz kapcsolódnak (Liu & Cordes 2004).

Eleinte a szabad szemmel megfigyelhető (fenotípusos) markereket alkalmazták, amik egyszerűen felismerhetőek, azonban számuk korlátozott és ezek általában gazdasági szempontból kevésbé lényeges, kvalitatív tulajdonságok, amiket akár több gén is befolyásolhat. Később, a molekuláris genetika fejlődésével a különböző fehérjeváltozatok (polimorfizmusok) kimutatásával vizsgálták az egyedeket. A fehérje markerek vizsgálatához sok szövetre és egy lassú, drága speciális kimutatási eljárásra van szükség, a markerek változatossága alacsony és számuk még mindig korlátozott. Ezen felül csak a genom 1%-át reprezentálják a fehérjét kódoló gének, így ezek a markerek szintén csak a genom egy kis részének vizsgálatára alkalmasak, azonban a módszer nagy előnye, hogy ha egy marker kimutatását egy fajon kidolgozták, az más fajok vizsgálatára is alkalmas (Horváth et al. 2000).

A DNS szintű markerek kifejlesztése áttörést jelentett a genetikai vizsgálatok fejlődésében, mivel ezekkel a markerekkel elméletileg lehetséges a teljes genom genetikai variációinak megfigyelése. A DNS markereket sikeresen alkalmazták már a genetikai variabilitás, vagy beltenyésztés és a szülői kapcsolatok felderítésére, fajok és a törzsek azonosítására, akvakultúrában fontos fajok nagy felbontású genetikai kapcsolódási térképeinek elkészítésére és a mennyiségi tulajdonságokat befolyásoló gének azonosítására a markerek által támogatott szelekcióhoz (Okumuş & Çiftci 2003).

Markerek jellemzésére a polimorf információs tartalom (Polymorphic Information Content, PIC) érték használható, ez a számított érték megmutatja, hogy az adott marker mennyire alkalmas a polimorfizmus kimutatására az adott populációban. Értékét a detektált allélok száma és azok gyakoriságának megoszlása befolyásolja. Minél magasabb a PIC értéke, annál magasabb az allélok száma és egyenletesebb az eloszlásuk. A PIC értéke 0 és 1 közt mozoghat, 0,5-öt meghaladó PIC érték esetén az adott marker nagyon informatív, 0,5 és 0,2 közti PIC értékkel a mérsékelt informatív markerek rendelkeznek, 0,2 alatt pedig az alacsony információ tartalmú markerek találhatóak, és 0 értéket homozigóta allél esetén kapunk. Vizsgálataink során célszerű a  $0,5 < \text{PIC}$  értékű markerek használata (Botstein et al., 1980).

Az akvakultúrában leggyakrabban alkalmazott markerek az alloenzimek, a mitokondriális DNS, az RFLP, a RAPD, az AFLP, a mikroszatellit és az SNP markerek, összehasonlításukat az **1. táblázat**, ajánlott alkalmazásukat a **2. táblázat** tartalmazza (Liu & Cordes 2004). **Allo- vagy izoenzimek** az azonos génről keletkező fehérjék aminosavcsere miatt kialakuló allélváltozatai. Ezek a változatok hasonló funkciót látnak el, azonban töltés- és/vagy méretbeli különbségek miatt elektroforézis útján kimutathatóak. Akvakultúrában belüli alkalmazásuk a '80-as években kezdődött, azonban már a '60-as években használták az izoenzimeket különböző állatfajok genetikai vizsgálatára (Hunter & Markert 1957). Az akvakultúrában állományazonosításra, beltenyésztettség és szülő-utód kapcsolat nyomon követésére, fajok és magasabb rendszertani csoportok elkülönítésére használták, illetve néhány esetben összefüggést találtak bizonyos allozim markerek és fenotípusos tulajdonságok közt (Hallerman et al. 1986; McGoldrick & Hedgecock 1997).

Az izoenzimek hátránya, hogy a DNS szekvencia bizonyos változásai nem jellennek meg fehérje szinten, így csökken a kimutatható variációk száma. Ilyenek a nukleotid-szekvencia azon variációi, amik nem változtatják meg a kódolt aminosavat (néma szubsztitúciók), és az egyes polipeptid variációk, amik nem változtatják meg a fehérje mobilitását elektroforézis során (szinonim szubsztitúciók). Ezen kívül a kimutatáshoz igen nagy mennyiségű és friss szövetre van szükség. Könnyű és olcsó alkalmazása és kodomináns jellege miatt az izoenzimek igen elterjedt

markerek voltak, azonban a korlátozott allélszámok miatt felhasználása csökkent a technológiák fejlődésével (Liu & Cordes 2004).

**A mitokondriális DNS (mtDNS)** a citoplazmában található mitokondrium örökítőanyaga. Az mtDNS egy gyűrű alakú, az állatokban anyai öröklődésű, 16-17 kb hosszú molekula, amely mindössze 37 gént kódol. A gerinces fajok vizsgálata során megfigyelték, hogy a szekvencia divergencia gyorsabban halmozódik fel a mitokondriális DNS-ben, mint a sejtmagiban (Brown, 1985). Ez az akár tízszeres mutációs ráta a replikáció során bekövetkező javítási mechanizmusok hiányából (Wilson et al. 1985), és a haploid mitokondriális genom szigorúan anyai öröklődéséből fakad (Birky et al., 1989). A mitokondriumok könnyen izolálhatók, mivel a sejtben akár több tíz ezer kópiában is megtalálhatóak. Leggyakrabban a mitokondriális genom nem-kódoló, ~1 kb méretű kontroll régióját (D-loop) vizsgálják, ez a szakasz, ahol a molekula replikációja és transzkripciója megindul. A géneket kódoló szakaszok rendkívül konzervatívak. Szekvenciájukban az egy fajhoz tartozó egyedekben szinte nem találhatók különbségek, míg a fajok között, az egyes fajokra jellemző eltérések vannak, így fajazonosításra is használhatók. A gének közötti szakaszok (pl. D-loop) kevésbé konzerváltak, feltehetően a csökkent funkcionális kényszer és a laza szelekciós nyomás miatt, ezért vizsgálatát a fajnál kisebb rendszertani egységekhez tartozó egyedek, vagy csoportok elkülönítésére használják (Bernatchez et al., 1992). Ezzel szemben a konzervatívabb citokrom b gén kódoló szakasz a filogenetikai analízisek elvégzését teszi lehetővé (Johns & Avise, 1998). A mitokondriális genom a sejtmag változásait nem tükrözi, így önmagában korlátozottan alkalmazható a populációkon belüli diverzitás vizsgálatára, viszont kitűnően alkalmazható anyai származási vonalak azonosítására és nyomonkövetésére.

**A restriktív fragment hossz-polimorfizmus (RFLP)** egy olyan sejtmagi genom vizsgálat, ami teljesen új korszakot indított meg a biológiai tudományokban. A módszer alapja, hogy a restriktív endonukleázok specifikus felismerő szekvenciáiban lezajló változások (inszerció, delécio, szubsztitució) a hasítóhelyek számát és méretét befolyásolják (Botstein et al., 1980). A DNS restriktív enzimekkel végzett emésztése olyan fragmenteket eredményez, amelyek száma és mérete egyedenként, populációnként és fajonként változhat. Az emésztés után kapott több száz ezernyi DNS-fragmentum agaróz gélen elektroforézissel elválasztható, majd blotolás után jelölt DNS próbával hibridizálva, az egyedi genotípusra jellemző, egyedi blotolási mintázatot kimutatható. A hasító helyet hordozó szakasz PCR-alapú felsokszorozásával a lókuszok kimutatása egyszerűsödött, a kiértékelés könnyebbé vált (PCR-RFLP). Az RFLP és PCR-RFLP markerek előnye a kodomináns öröklődés, vagyis az egyénben mindkét allél megfigyelhető az elemzés során, azonban ezek a markerek viszonylag alacsony szintű polimorfizmust mutatnak (általában két alléljuk van), így nagy számú marker szükséges a megfelelő szintű diverzitás

vizsgálatokhoz. De más markerekkel kombinálva is alkalmasak diverzitás kimutatására (Dodgson et al., 1997; Liu & Cordes, 2004).

**A RAPD (Random Amplification of Polymorphic DNA)** eljárás során rövid, 8-10 bp hosszúságú primerek és alacsony tapadási hőmérséklet alkalmazásával a nukleáris DNS anonim szakaszainak véletlenszerű PCR alapú amplifikálása történik (Williams et al., 1990). A lánchosszabbítás a DNS több szakaszán indul meg, és számos különböző méretű fragment jön létre, így a genom több pontja is vizsgálható a szekvencia ismerete nélkül. A RAPD polimorfizmusok előfordulhatnak a primer kötődési helyeken lévő bázisszubsztitúciók vagy a helyek közötti régiók indeljei miatt. A divergencia az egyes fargmenetek jelenléte vagy hiánya, illetve a fargmentek mérete alapján állapítható meg, azonban a domináns/recesszív öröklődés miatt a homozigóta domináns és a heterozigóta genotípusok nem különböztethetőek meg (Wirgin & Waldman 1994). A módszer előnye, hogy a DNS ismerete nélkül a genom több pontja gyorsan és olcsón vizsgálható, kevés DNS elegendő a reakcióhoz és nagy a polimorfizmus, azonban a nagy számú fragment kiértékelése nehézkes és nem alkalmas a heterozigóta genotípus kimutatására. Ezen felül a módszer labor-érzékenysége (alacsony reprodukálhatóság), és a paralóg PCR-termékek jelenléte (különböző DNS-régiók, amelyek azonos hosszúságúak, és ezért egyetlen lókusznak tűnnek) korlátozhatják e marker alkalmazását (Pérez et al., 1998). A kedvező tulajdonságai miatt sok alkalommal használták az akvakultúrában fajok vagy hibridek azonosítására (Partis & Wells, 1996), populáció szerkezetének vizsgálatára, a genetikai sokféleség elemzésére (Yue et al., 2002), valamint tenyésztési vizsgálatok során (Liu et al., 1998).

**Az AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism)** egy PCR-alapú, több lókuszból álló „ujjlenyomat”-technika, amely egyesíti a korábban tárgyalt RFLP és RAPD módszerek előnyeit, miközben csökkenti azok hátrányait. A módszer egy restriktions emésztéssel kezdődik, mely során két enzimet alkalmazunk egy gyakran és egy ritkán hasítót. A keletkező, de eltérő végű fragmentekre ismert szekvenciájú adaptereket kapcsolunk, majd PCR reakcióval felszaporozzuk a fragmenteket miközben szelekciót hajtunk végre az alábbi módon: 1, 2 vagy 3 nukleotiddal túlnyúló oligonukleotidot és valamilyen jelölést alkalmazunk egyidejűleg a reakció során. A keletkezett termékeket poliakrilamid gélen, vagy kapilláris elektroforézissel értékeljük ki (Vos et al., 1995). A RAPD módszerhez hasonlóan az eljárás előnye, hogy nagy polimorfizmust mutat, egyszerre több lókuszt lehet vizsgálni, így markerenkénti költsége alacsony, illetve nem igényel előzetes szekvenciális ismereteket, ezért bármely fajra alkalmazható, beleértve a kevésbé jól vizsgált halfajokat is. Ezen felül a specifikus PCR reakciónak köszönhetően könnyen reprodukálható. Hátránya, hogy nem alkalmas a heterozigóta genotípus kimutatására, és hogy drága detektáló berendezést igényel (Liu & Cordes 2004). Főként fajok és hibridek elkülönítésére

(Young et al., 2001), ivari dimorfizmusok kimutatására, tenyésztési vizsgálatokra (Felip et al., 2000) és nagy felbontású kapcsolódási térképek létrehozására használják (Blears et al., 1998).

A **mikroszatellitek** egyszerű, ismétlődő szekvenciák sorozata. Az 1-6 bázispárnyi ismétlődésekből álló repetitív szakaszt a genom egyetlen pontjára jellemző határoló szekvenciák fogják közre. A polimorfizmus az ismétlődések számának változásából ered (Litt & Luty 1989; Tautz 1989), ami a határoló szekvenciára tervezett primerekkel mutatható ki polimeráz láncreakció segítségével (Bruford & Wayne 1993). A mikroszatellitek a genomban egyenletesen oszlanak el, halakban átlagosan 10 kbp-onként található egy-egy ismétlődéssorozat (O'Connell & Wright 1997). Megtalálhatóak kódoló (Liu et al., 2001), és nem-kódoló régiókban is (Tóth et al., 2000). Általánosságban elmondható, hogy a több ismétlődésből álló mikroszatellitek polimorfabbak, de megfigyeltek polimorfizmust öt ismétlést tartalmazó mikroszatelliteknél is (Karsi et al., 2002). A mikroszatellit lókuszok mutációs rátája igen magas,  $10^{-2}$  -  $10^{-6}$  generációnként (Weber & Wong, 1993), ami összefügg azzal a jelenséggel, hogy a replikáció során a polimeráz megcsúszik, és ezáltal kialakulnak az eltérő ismétlődésszámok (Tautz, 1989).

A mikroszatellitek fő előnye a nagy változatosság, az egyenletes genomi eloszlás, és a szelekciófüggetlen (ha nem kódoló szekvenciában van jelen) és kodomináns öröklődés. Ezen felül kis mérete megkönnyíti a PCR-rel és kapilláris elektroforézissal történő genotipizálást. Hátránya, hogy a polimeráz megcsúszása a PCR reakció során is megfigyelhető, ami „árnyék fragmentek” megjelenéséhez vezethet, illetve számolni kell a null-allélok jelenlétével, ami a primerek kötőhelyét érintő mutációk révén lehetséges (Bruford & Wayne, 1993). Hátránya még a nagy idő-, költség- és munkaráfordítás a markerfejlesztés során (O'Connell & Wright, 1997; Vignal et al., 2002).

Magas információtartalmuknak köszönhetően a mikroszatellitek jelentősége az 1980-as évektől folyamatosan növekedett az újgenerációs szekvenálási technológiák elterjedéséig (Hughes & Queller 1993; Pérez-Espona 2017). Halakban is számos területen alkalmazták, felhasználhatóak diverzitás vizsgálatokra (Slatkin, 1995), filogenetikai és vérvonal elemzésekre (Lerceteau-Köhler & Weiss, 2006), géntérképezésre és markerekre alapozott szelekcióra (Yue, 2014), szülő-utód kapcsolat kimutatására és származás ellenőrzésére (Vandeputte et al., 2011).

Az **egy nukleotid polimorfizmusok (Single nucleotid polymorphism, SNP)** olyan pontmutációk (szubsztitúciók), amelyek egy lókusz adott nukleotid helyzetében alternatív bázisokat tartalmaznak. Az ilyen szekvencia-különbségek kimutatása az 1970-es évek végén a DNS-szekvenálási technológiák alkalmazásával vált lehetségessé, azonban az SNP-k vizsgálata nagyszámú mintában csak a génchip technológia megjelenésével terjedt el az 1990-es évek végén (Chee et al., 1996). Az SNP-k a molekuláris markerek fejlődésének fókuszpontjává váltak, mivel minden szervezetben a leggyakoribb polimorfizmusok, kodomináns öröklődést mutatnak, és

kimutatásuk automatizálható (Yue & Wang 2017). Elméletileg egy lókuszon belül egy SNP akár négy allélt is képes reprezentálni, azaz négy bázis egyikét tartalmazhatja: A, T, C és G. Gyakorlatilag azonban kétallélosnak tekinthető, mivel a legtöbb SNP allél általában vagy a két pirimidin C/T, vagy a két purin A/G bázisra korlátozódik. Így polimorfitásuk nem olyan magas, mint a több allélos markereknek, de ezt a hiányosságot gyakori előfordulásuk ellensúlyozza. Kutatások alapján háromszor-öttször annyi SNP használata ajánlott, mint mikroszatellit (Beuzen et al., 2000; Vignal et al., 2002) hasonló szintű eredmény eléréséhez. Az SNP-k hátránya, hogy kimutatásuk költségesebb és bonyolult eszközöket igényel, azonban a technológia fejlődésével ez egyre költséghatékonyabbá vált, teljes genomra kiterjedő vizsgálatok esetében. Céltól és mintaszámtól függően kimutatásuk történhet PCR-RFLP technikával, szekvencia meghatározással (Ahmadian et al., 2000; Cotton, 1993), az SNP markert tartalmazó DNS-szakasz konformációs vizsgálatával (pl. SSCP (Suzuki et al., 1990), DGGE (Cariello et al., 1988)), vagy oligonukleotid próbák alkalmazásával valós idejű (kvantitatív) PCR reakcióban (Nurmi et al., 2001) vagy génchip rendszerben (Hacia et al., 1999). Az új generációs szekvenálás (new generation sequencing, NGS) megjelenése lehetővé tette a DNS-markerek gyors és nagy léptékű, azonban költségesebb elemzését. Az NGS gazdaságosabb és hatékonyabb alkalmazására számos módszert fejlesztettek ki, ilyen a restrikciós helyhez kapcsolódó DNS-szekvenálás (RADSeq) (Baird et al., 2008), a dupla emésztésű RADSeq (ddRADSeq) (Maroso et al., 2018), a MIG-Seq (a multiplexált ISSR genotipizálás szekvenálással) (Suyama & Matsuki, 2015), a GT-Seq (genotyping-in-thousands szekvenálással) (Schmidt et al., 2020), és a GRAS-Di (genotipizálás véletlenszerű amplikon szekvenálással) (Hosoya et al., 2019). Ezek a megközelítések több ezer SNP egyidejű szekvenálását és genotipizálását teszik lehetővé, akár referencia genom alkalmazása nélkül, ezért számos fajban, köztük a veszélyeztetett fajokban is alkalmazták (Roques et al., 2019; Schmidt et al., 2020).



**1. táblázat:** Az akvakultúrában leggyakrabban alkalmazott genetikai markerek főbb jellemzői (Liu & Cordes 2004)

Marker	Jellege	A DNS előzetes ismerete szükséges	Öröklődése	Típusa	Egy vagy több lókuszt egyidejű vizsgálatára alkalmas	Várható allélszám	Polimorfitás mértéke	Főbb alkalmazási területe
Alloenzim	biokémiai	Igen	kodomináns	I. típus	Egy lókuszt	2-6	alacsony	Kapcsoltsági térképezés, Populációk vizsgálatok
mtDNS	mitokondriális	Igen	anyai	I. és II. típus	Egy lókuszt	sok	változó	Anyai vérvonal vizsgálata
RFLP	sejtmagi	Igen	kodomináns	I. és II. típus	Egy lókuszt	2	alacsony	Kapcsoltsági térképezés
RAPD	sejtmagi	Nem	domináns/recesszív	II. típus	Több lókuszt	2	közepes	Populációk ujjlenyomat vizsgálata, Hibridek azonosítása
AFLP	sejtmagi	Nem	domináns/recesszív	II. típus	Több lókuszt	2	magas	Kapcsoltsági térképezés, Populációk vizsgálatok
Mikroszatellit	sejtmagi	Igen	kodomináns	II. típus	Egy lókuszt	sok	magas	Kapcsoltsági térképezés, Populációk vizsgálatok, Leszármazási vizsgálatok
SNP	sejtmagi	Igen	kodomináns	I. és II. típus	Egy lókuszt	2 (de legfeljebb 4)	alacsony	Kapcsoltsági térképezés, Populációk vizsgálatok

**2. táblázat:** Az akvakultúrában leggyakrabban alkalmazott genetikai markerek javasolt alkalmazása (Liu & Cordes 2004)

Vizsgálat	Javasolt marker	Egyéb hasznos marker
Faj azonosítás	mtDNS, RAPD	AFLP, mikroszatellit, alloenzim
Alfaj/ fajta azonosítás	mtDNS, AFLP, mikroszatellit	RAPD
Hibrid azonosítás	RAPD	AFLP, mikroszatellit, mitokondriális DNS
Származási vizsgálatok	mikroszatellit	mitokondriális DNS (csak anyai öröklődés), SNP
Diverzitás vizsgálata	AFLP, mikroszatellit, SNP	RAPD
Genetikai térképezés	I. típusú markerek, mikroszatellit, SNP	AFLP, RFLP
Összehasonlító térképezés	I. típusú markerek	konzervált mikroszatellit

### 2.2.1. Ivarhoz kötött genetikai markerek

Az ivar a szaporodás alapja, és meghatározza a következő generáció létét. Emellett gazdasági szempontból is fontos, mivel egyes fajok hímjeinek és nőtényeinek növekedési sebessége, vagy kereskedelmi értéke jelentősen eltér, ezért a csak egy ivarhoz tartozó (monoszex) állományok létrehozásával ez az előny kiaknázható. Ezen felül az ivar genetikai vizsgálatával a tenyésztők a szexálást már korai stádiumban el tudják végezni, amivel szintén gazdasági előnyre tehetnek szert (Eze, 2019). Míg az emlősök esetében az ivar meghatározása kizárólag genetikai úton, az Y ivari kromoszómán található *Sry* gén öröklődésével történik, addig halak esetében az ivart akár több gén, környezeti jellegek vagy szociális hatás is alakíthatja (Liew & Orbán 2014). Mank és Avise (2009) a csontos halakban az ivart meghatározó rendszerek és az ivari kromoszómák rendkívül magas változatosságát találta. Azonban a közelmúltban több, az ivari dimorfizmusért felelős mester gént azonosítottak különböző fajokban, ilyen a *dmrt1Y* és *gsdfY* gén a *Oryzias latipes* és a *Oryzias luzonensis* medaka fajokban (Matsuda et al., 2002; Myosho et al., 2012), az *amhy* gén *Odontesthes hatcheri* fajban (Hattori et al., 2012), az *amhr2* gén a *Takifugu rubripes* gömbhalban (Kamiya et al., 2012) és a szivárványos pisztrángban (*Oncorhynchus mykiss*) azonosított, de a lazacfélék több fájára is jellemző *sdY* gén (Yano et al., 2012, 2013). Ismeretlen genom esetén a RAPD és AFLP módszerek alkalmasak lehetnek ivarhoz kötött markerek izolálására.

### 2.2.2. Genetikai markerekre alapozott szelekció és tenyésztési rendszerek

Néhány tenyésztett fajnál jelentős genetikai előnyt értek el a hagyományos szelektív tenyésztési módszerek alkalmazásával is, azonban számos faj esetében ez hatékonyabbá tehető. A korábban említett molekuláris genetikai markerek és technológiák lehetővé teszik a hagyományos tenyésztési technikák fejlesztését. Mivel a teljesítmény- és termelési tulajdonságok nagy részét több gén irányítja, ezért mennyiségi tulajdonságként öröklődnek, így a hozzájuk kapcsolódó kvantitatív tulajdonságokat meghatározó lókuszok (quantitative trait loci, QTL) elemzése az akvakultúra fontos részeként jelenik meg. A QTL-ek nagyrészt olyan kromoszóma részletek, amelyek azonosítatlan, vagy ismeretlen funkciójú géneket hordoznak, amelyek befolyásolják a tenyésztők számára fontos teljesítményjellemzőket. A markerekre alapozott szelekció (MAS) a hagyományos szelektív tenyésztéshez képest olyan tulajdonságok esetében hasznos, amelyek nehezen mérhetők, alacsony örökölhetőséggel rendelkeznek és/vagy későn fejlődnek ki. Megvalósításához olyan DNS markerekre van szükség, amelyek szorosan kapcsolatosak (azzal együtt öröklődnek) a mennyiségi jellegekhez (QTL) (Lande & Thompson 1990). Leggyakrabban polimorf DNS-markereket (például mikroszatelliteket, SNP-eket vagy AFLP-eket) alkalmaznak QTL-ek feltárására. Az akvakultúrában tenyésztett fajokkal kapcsolatos QTL vizsgálatok sokféle tulajdonságot öleltek fel, ideértve például a növekedést, a húsminőséget, a betegségekkel szembeni

ellenállást, a stresszel szembeni ellenállást és a szaporodást többek közt lazacfélékben, tilápiában vagy harcsában (Liu & Cordes 2004; Yue 2014).

A QTL-ek ismerete mellett a MAS megvalósításához a kutatóknak nagy felbontású kapcsoltsági térképeket kell készíteniük, meg kell érteniük az öröklődés módját, meg kell határozniuk az összefüggést és a kölcsönhatásokat a különböző QTL-ek és az egyes tulajdonságok közt, és meg kell becsülniük az egyes tulajdonságok gazdasági jelentőségét. Összetettsége, nagy költség- és munkaigénye miatt a MAS-t nem használják széles körben a termelésben, azonban már van néhány példa a markerekre alapozott szelekció alkalmazására akvakultúrák fajok tenyésztésében is (Poompuang & Hallerman 1997; Ozaki et al. 2012).

### **2.2.3. A populációk diverzitásának jellemzése genetikai markerek segítségével**

A populációk genetikai diverzitását a sejtmagi DNS markerek allél száma, megoszlása és a heterozigotitása alapján vizsgálhatjuk. Egy populációban minél több allél fordul elő és minél egyenletesebb eloszlásban, annál változatosabbnak mondható az adott állomány. Az allélgyakoriságot a populációkban talált allélok száma alapján lókuszonként számítják ki, és jelentősége abban rejlik, hogy ha egy domináns allél gyakorisága például 0,1 a populációban, akkor a gaméták 10%-a fogja hordozni ezt az allélt (Pecsenye, 2006).

Ez alapján számolhatóak a populáción belüli heterozigóták arányát megmutató várt ( $H_e$ , expected heterozygosity) és megfigyelt ( $H_o$ , observed heterozygosity) heterozigotitás értékek. A várt heterozigotitást az allélgyakoriságból adhatjuk meg, míg a valós értéket a populációban ténylegesen megfigyelhető heterozigóta egyedek száma alapján számolhatjuk ki. Értékük 0 és 1 közt mozoghat, ami minél nagyobb, annál magasabb a heterozigóta egyedek aránya, és amiből következtethetünk a populáció egyensúlyi állapotára (Hardy-Weinberg egyensúly, HWE). Hardy-Weinberg egyensúly esetén a genotípus- és allélgyakoriságok értéke generációról-generációra állandó. Ebben az ideális, végtelen nagy létszámú populációban véletlenszerű párválasztás van, nincs szelekció, mutáció és migráció (Wright, 1949). A varianciát a genetikai sodródás (genetic drift), a génáramlás (gene flow), a természetes vagy mesterséges szelekció és a mutáció együttesen befolyásolhatja (Cormack et al., 1990). Mutációk leggyakrabban a DNS-replikáció (például megcsúszás) vagy rekombináció (például egyenlőtlen crossing over) során alakulhatnak ki (Harding et al. 1992; Tachida & Iizuka 1992).

Az ideális populációtól való eltérés  $\chi^2$ -próbával, valamint Exact teszttel detektálható, és szignifikanciája valószínűségi vizsgálattal meghatározható (Guo & Thompson, 1992). A szignifikancia szint ( $p$ ) annak a valószínűsége, hogy a nullhipotézis fennállása esetén a véletlen játéka a nullhipotézisnek legalább annyira ellentmondó mintát produkál, mint a ténylegesen megfigyelt minta. Akkor mondjuk, hogy egy mintában megfigyelt tulajdonság (különbség,

összefüggés) statisztikailag szignifikáns, ha túlmegy azon a mértéken, amit még a véletlen számlájára írhatnánk (pl.  $p \leq 0,05$ ) (Reiczigel et al., 2010).

A populáción belüli és közti genetikai eltérés vagy beltenyésztettség mértéke F-statisztikával jellemezhető az alábbi fixációs indexek alkalmazásával (Weir & Cockerham 1984):

- $F_{IS}$ : A populáción belüli varianciát (beltenyésztettséget) jellemző index. -1 és +1 közti érték, a pozitív érték a heterozigóta egyedek hiányára, a negatív heterozigóta többletre utal.
- $F_{ST}$ : A populációk közötti varianciakomponenst jellemző index. 0 és 1 közti szám,  $<0,05$  kismértékű,  $0,05-0,15$  közepes,  $0,15-0,25$  nagymértékű és  $>0,25$ -nél nagyobb szám igen jelentős genetikai különbségre utal (Hartl & Clark, 1997).
- $F_{IT}$ : A teljes genetikai varianciát jellemző index. 0 és 1 közti érték, mely minél nagyobb, annál nagyobb a teljes vizsgált állomány diverzitása.

Ezen felül a populációk közötti genetikai különbség a genetikai távolság kiszámításával is jellemezhető, ami alapján evolúciós dendrogram szerkeszthető NJ (Neighbor Joining) vagy UPGMA (Unweighted Pair Group method using Arithmetic Averages) algoritmusokkal. A távolság egy 0 és 1 közti érték, ami minél magasabb, annál nagyobb genetikai különbség jellemzi a populációkat (Lemey et al., 2009; Nei et al., 1983).

Mitokondriális DNS esetén a variancia jellemzésére a haplotípus (Hd) és nukleotid diverzitás ( $\pi$ ) értékeket használják. A haplotípus diverzitás az egy kromoszómás öröklődés esetén kialakuló genetikai varianciát fejezi ki, a nukleotid diverzitás pedig a nukleotid különbségek átlagos számát mutatja pozícióként két vagy több szekvencia közt (Nei, 1987).

### 2.3. A sebes pisztráng bemutatása

A lazacfélék (*Salmonidae*) család három alcsaládból áll (*Coregoninae*, *Thymallinae* és *Salmoninae*), melyek 68 különböző halfajt foglalnak magukba (Nelson, 2006). Eurázsia területén a lazacfélék Izlandtól az Aral-tengerig és Skandináviától az észak-afrikai Atlasz-hegységig őshonosak. Gazdasági jelentőségük, széles földrajzi elterjedésük és fenotípusos plaszticitásuk miatt a lazacfélék morfológiai (Norden 1961; Stearley & Smith 1993) és molekuláris szempontból alaposan tanulmányozott csoport (Kitano et al. 1997; Phillips & Oakley 1997; Wang et al. 2002; Crespi & Fulton 2004; Aykanat et al. 2015).

A sebes pisztráng (*Salmo trutta morpha fario*, Linnaeus 1758) a vándorló tengeri *Salmo trutta* édesvízi életmódra áttért formája (**4. ábra**). Európa őshonos pisztrángfaja, természetes elterjedési területe egész Európa területén túl a Fehér-tenger vízgyűjtőjéig, illetve Marokkó, Kis-Ázsia, a Kaukázus és Észak-Írán vizeiig, és az Aral-tó vízgyűjtőben is megtalálható. Mára szinte minden kontinensre eljutott, betelepítették Észak-Amerika, Dél-Amerika, Ausztrália, Új-Zéland, és Ázsiában India és Japán vizeibe is (Behnke, 1986). Jelenlegi érvényes rendszertani besorolása az

NCBI (National Center for Biotechnology Information) taxonómiai adatbázisa alapján (azonosító: txid99804):

*Eukaryota* (Valódi sejtmagvasok doménja)

*Animalia* (Állatok országa)

*Chordata* (Gerinchúrosok törzse)

*Vertebrata* (Gerincesek altörzse)

*Euteleostomi* (Csontos gerincesek kládja)

*Actinopterygii* (Sugaras úszójú halak osztálya)

*Neopterygii* (Újúsójúak alosztálya)

*Teleostei* (Valódi csontos halak alosztályága)

*Salmoniformes* (Lazacalakúak rendje)

*Salmonidae* (Lazacok családja)

*Salmoninae* (Lazacfélék alcsaládja)

*Salmo* (Nemzettség)

*Salmo trutta* (Faj)

*Salmo trutta morpha fario* (Alfaj)



**4. ábra:** Kifejlett sebes pisztráng (*Salmo trutta fario*) (fotó: Horváth Ákos, 2011)

### **2.3.1. A sebes pisztráng élőhelye és morfológiai jellemzői**

A sebes sodrású, oxigénben gazdag, hideg vizekben él, melyek róla kapták a pisztráng-szinttáj elnevezést. Ezekben a vizekben alacsony a szerves anyagok mennyisége, magas az oxigénkoncentráció (7-12 mg/l) és hőmérsékletük nyáron sem haladja meg a 15-18°C-t. Fényt kerülő (negatív fototaxisú), rejtőzködő halfaj, emiatt a búvóhelyekben bővelkedő vizeket kedveli, ragaszkodik megszokott búvóhelyéhez, és azt fajtársaival szemben is megvédi. Ragadozóhal, főként ászkarákokkal, bolharákokkal, rovarokkal, férgekkel és apró halakkal táplálkozik. Az

ivadék néhány fős csoportokban, míg az idősebb példányok egyesével élnek (Lányi & Lányi 2002; Nelson 2006).

A sebes pisztráng teste megnyúlt, oldalról lapított és áramvonalas (**4. ábra**). Testhossza testmagasságának ötszöröse, általában 25-40 cm. A mell- és a hasúszók megnyúltak, a farokúszó enyhén bemetszett. A rövid hátúszó, a hasúszó vonala előtt kezdődik, a hát- és a farokúszó között zsírúszó található. Feje tompa, csúcsba nyíló száj és széles szájnylás jellemzi, a kifejlett hímek állkapcsa általában horogban végződik. Apró, cycloid pikkelyei vannak, amiből az oldalvonal mentén 112-132 található. Csigolyáinak száma 53 és 61 között változik és az első kopolyúíven található tüskék száma 16-20. Úszósugárképlete: DIII – V 9-11, AII – IV 7-9, PI 12, VI 7-9 (Harka & Sallai, 2004; Kottelat & Freyhof, 2007).

Színezete nagy egyedi és élőhelybeli varianciát mutat. A környezet, a táplálék, az árnyékoltság, a fény és a víz kémiai összetétele mind hatással van a szín kialakulására. Morfológiai változatosságáról már Herman Ottó (1887) is írt: „minden valamire való halász tudja, hogy két teljesen egyforma pisztrángot ugyanazon víznek ugyanazon helyéről sosem dobott ki”. Általánosságban elmondható, hogy alapszínében háta zöldes barna rajta kerek, fekete foltokkal, amik körül világos udvar is előfordulhat, oldala sárgásbarna és aranyos csillogású, a hasa sárgásfehér. Az oldalvonal környékén a fekete foltok mellett pirosak is megjelennek, szintén világos udvarral. A hátúszón és a zsírúszón kívül a többi úszón pöttyözöttség nem található, ez egyike a szivárványos és a sebes pisztráng közötti megkülönböztető jegyeknek. Az ivadék színezete ettől kissé eltérő, az oldalukon 8-12 ovális folt található, amelyek a második életévig a fej felől kiindulva fokozatosan eltűnnek (Hoitsy, 2002; Pintér, 2015).

### **2.3.2. A sebes pisztráng szaporodása**

A sebes pisztráng ivarérettségét 3-4 év alatt éri el. Szeptemberben kezdi meg vándorlását a patakok felsőbb szakaszára, ahol megtalálja az ideális ívóhelyeket, kavicsos aljzattal és maximálisan 20-30 cm a vízmélységgel. A lazacfélékre is jellemző ivari dimorfizmus az elsődleges ivari jellegeken (ivarszervek) túl, másodlagos ivari jellegekben (küllemi változatok, ivarszervek függelékei és tartozékai) is megjelenik: ívási időszakban az állkapcsuk átalakul és színezetük is megváltozik. Az ikrások alsó állkapcsa lekerekített, míg a tejeseknél csúcsba végződő, ami ívási időszakban kampószerűen meghajlik, a végén egy kis duzzanattal, ezt nevezzük ívókamponak (**5. ábra**) (Horváth et al., 2000).

Az ívási időszak októbertől februárig tart, amit erősen befolyásol az időjárás és a víz hőmérséklete, de ha a víz 4-8 °C-ra hűl, megjelennek az ívógödrök. Átlagosan egy ikrás 200-1000 darab, 4-5 mm nagyságú, sárga ikrát rak le. A kelési fázis hőmérséklettől függően lehet hosszabb, rövidebb, megközelítőleg 2-4 hónap alatt megy végbe. Az ivadék egynyaras korára 8-10 cm-es, kétnyaras

korában 15-18 cm-es. Ivarérettségük kezdetekor 20-25 cm hosszúságúak (Hoitsy, 2002; Pintér, 2015).



**5. ábra:** Tejes (balra) és ikrás (jobbra) sebes pisztráng ivarok közti morfológiai különbség ívási időben (fotó: Horváth Ákos, 2011)

Az ivart meghatározó XY ivari kromoszómális rendszer létezését a lazacfélék esetében is bizonyították. Yano és munkatársai (2012) fedezték fel a szivárványos pisztráng (*Oncorhynchus mykiss*) Y kromoszómáján található ivar determinációs gént (sexually dimorphic on the Y chromosome, *sdY*), melynek génexpressziója a here differenciálódása során erősen dominál. Az *sdY* gén létezését a *Salmonide* családba tartozó további 15 fajon tesztelték, melyek közül 13-ban, köztük a sebes pisztrángban is, kimutatták az Y kromoszómához kapcsolódó *sdY* gént. Ebből arra következtettek, hogy ez az ivari determinációs gén konzervatív lehet a lazacfélék családjában (Yano et al., 2013).

### 2.3.3. A sebes pisztráng jelentősége

A lazacfélék, így a pisztráng húsa is a jó fehérje-összetétele és alacsony zsírtartalma miatt rendkívül értékes. Ízletességének, szálkamentességének, és viszonylag jó technológiatűrésének köszönhetően hamar kialakultak a mesterséges tartás és szaporítás módszerei. Napjainkban a világ legjelentősebb intenzív körülmények között termelt halfajai, a globális termelésben 2013 óta folyamatosan a legértékesebb forgalmazott halászati termékek, és 2017-ben a nemzetközileg forgalmazott haltermékek összértékének mintegy 18%-át tették ki lazacfélék (FAO, 2019).

Europában a 19. század végéig a fő tenyésztett pisztrángfaj a sebes pisztráng volt, ám a szivárványos pisztráng egyszerűbb tartása és gyorsabb növekedése miatt fokozatosan háttérbe szorította. Napjainkban inkább természetvédelmi, illetve rekreációs jelentősége van, így az eladott mennyiség is főként a patakok telepítésére szolgál. Magyarországon Lillafüreden tenyésztik az őshonos sebes pisztrángot nagyobb mennyiségben. Az 1 hektáros gazdaságban közel 2 tonna piaci

méretű egyedeket állítanak elő évente. A Lillafüredi pisztrángtelep 1933 márciusától üzemel a Garadna-patak völgyében, a Bükk-hegységben. Megtalálható itt egy törzsállomány, amit génbanki jelleggel tartanak fent. A tenyésztés fő célja a bükki, mátrai, börzsönyi, bakonyi és alpokaljai patakok telepítése, ezen felül étkezési céllal a telepen főként szivárványos pisztrángot állítanak elő évi 30-36 tonna mennyiségben (Hoitsy, 2002). Fajtamegőrzési céllal kisebb mennyiségben tenyésztnek sebes pisztrángot Szilvásváradon is. A Szalajka-völgyben már az 1830-as évek környékén számoltak be haltartásról, akkor még a Keglevich-birtok részeként, azonban az üzemi pisztrángtenyésztés kezdete a 20. század elejére tehető. A telepen szintén főként szivárványos pisztrángot állítanak elő étkezési céllal, a sebes pisztráng csupán bemutató jelleggel tartott faj.

Napjainkban Magyarország nagyjából 1200 kilométernyi, a sebes pisztráng számára megfelelő természetes vízterülettel rendelkezik, azonban alkalmas ívóhelyek hiányában, önfenntartó állományai a hidegebb vizű, tiszta hegyvidéki patakokra korlátozódnak. Az Aggteleki-karszt területén a Jósva-, és Kecő-pataokban és a Tengersizem-tóban, a Bükkben a Garadna-, Szinva-, Bán-, Csermely-, Szilvási-pataokban és a Hámori-tóban, a Zempléni-hegységben a Kemence-, Tolcsva-, Cserenkő-, Bózsva-, Nagy-pataokban, és a Kőkapui-tóban, a Mátra és a Börzsöny hegység patakjaiban, a Dunántúlon a Visegrádi-hegységben lévő Apátkúti-pataokban, a Bakonyban a Bittva- és a Séd-pataokban, a Zalában, illetve az Alpokalján a Gyöngyös-, Pinka-, Kölöntés- és Répce-pataokban található. A pozitív vízminőség változásnak köszönhetően ismét megjelent a sebes pisztráng a Sajóban és a Hernádban (Lányi & Lányi 2002; Pintér 2015).

#### **2.3.4. A sebes pisztráng genom**

A lazacfélék családjába tartozó fajok egy tetraploid őstől származnak, ami a gerincesek evolúciójában előforduló többszörös teljes genom duplikációs (whole genom duplication, WGD) események következtében alakult ki. A gerincesek altörzsében (*Vertebrata*) a második (2R), a valódi csontos halak alosztályágában (*Teleostei*) a harmadik (Ts3R), majd a lazacfélék családjában (*Salmonidae*) 60-100 millió évvel ezelőtt a negyedik (Ss4R) WGD is végbe ment. A genomduplikációknak alapvető szerepe volt a hosszú távú evolúciós sikerben, új expressziós minták és génfunkciók kialakulását vezérelte. Az Ss4R óta a lazacfélék rediploidizációs folyamaton mentek keresztül, azaz a halak genomja visszatért a diploid állapot felé a szelekció által vezérelt genomi átszervezések révén, azonban egyes fajok esetén a kromoszómaszámban nagy eltérések tapasztalhatóak ( $2n = 52-102$ ) (Svardson, 1945; Ohno et al., 1968; Allendorf & Thorgaard, 1984; Phillips & Ráb, 2001; Macqueen & Johnston, 2014). A technológiák és markerek fejlődésével a lazacfélék genomjában történő változásokat, a poliploidia és reduplikáció folyamatait egyre mélyebbre hatóan vizsgálták például kapcsoltsági térképekkel (Sakamoto et al., 2000; Woram et al., 2004; Danzmann et al., 2005; Naish et al., 2013; Sutherland et al., 2016),



filogenetikai vizsgálatokkal (Koop et al., 2008; Lecaudey et al., 2018), majd elsőként a szivárványos pisztráng és az atlanti lazac (*Salmo salar*) teljes genomját is publikálták (Berthelot et al., 2014; Lien et al., 2016).

A sebes pisztráng esetén jelenleg a mitokondriális DNS teljes genetikai kódja és különböző markerekkel készített kapcsoltsági térképek érhetőek el (Gharbi et al., 2006; Li et al., 2016; Leitwein et al., 2017). A sebes pisztráng teljes mitokondriális genomja 16684 bp hosszúságú, 13 fehérjét kódoló gént, 22 tRNS-t és 2 rRNS-t kódoló szakaszt és egy kontroll régiót tartalmaz. A gének elrendezése megegyezik a legtöbb valódi csontos hal mitokondriális DNS-ében található elrendezéssel. A bázisok az alábbi módon oszlanak meg: citozin 29,5%, adenin 28,1%, timin 25,9% és guanin 16,5%. A nehéz szál 12 fehérjét kódoló génjének nukleotid szekvenciájában a *Salmo trutta fario* és 44 egyéb *Salmonidae* faj közötti nukleotididentitás 90,0–97,5% közt található (Li et al., 2016). A faj teljes genom szekvenálását a „25 Genomes for 25 Years” projekt keretein belül Nagy-Britanniában, a Wellcome Sanger Institute végzi. A sejtmagi genomban a diploid kromoszómák száma 76-80 közt mozog, genetikai összetételben az egyik legnagyobb diverzitást mutató gerinces faj, amiből a faj jó alkalmazkodóképessége és nagy morfológiai differenciáltsága is eredhet, azonban ezen tulajdonságok pontosabb megismeréséhez a teljes genom ismerete segíthet hozzá.

### **2.3.5. A sebes pisztráng genetikai diverzitása és genetikai markerek alkalmazhatósága vonalak elkülönítésére**

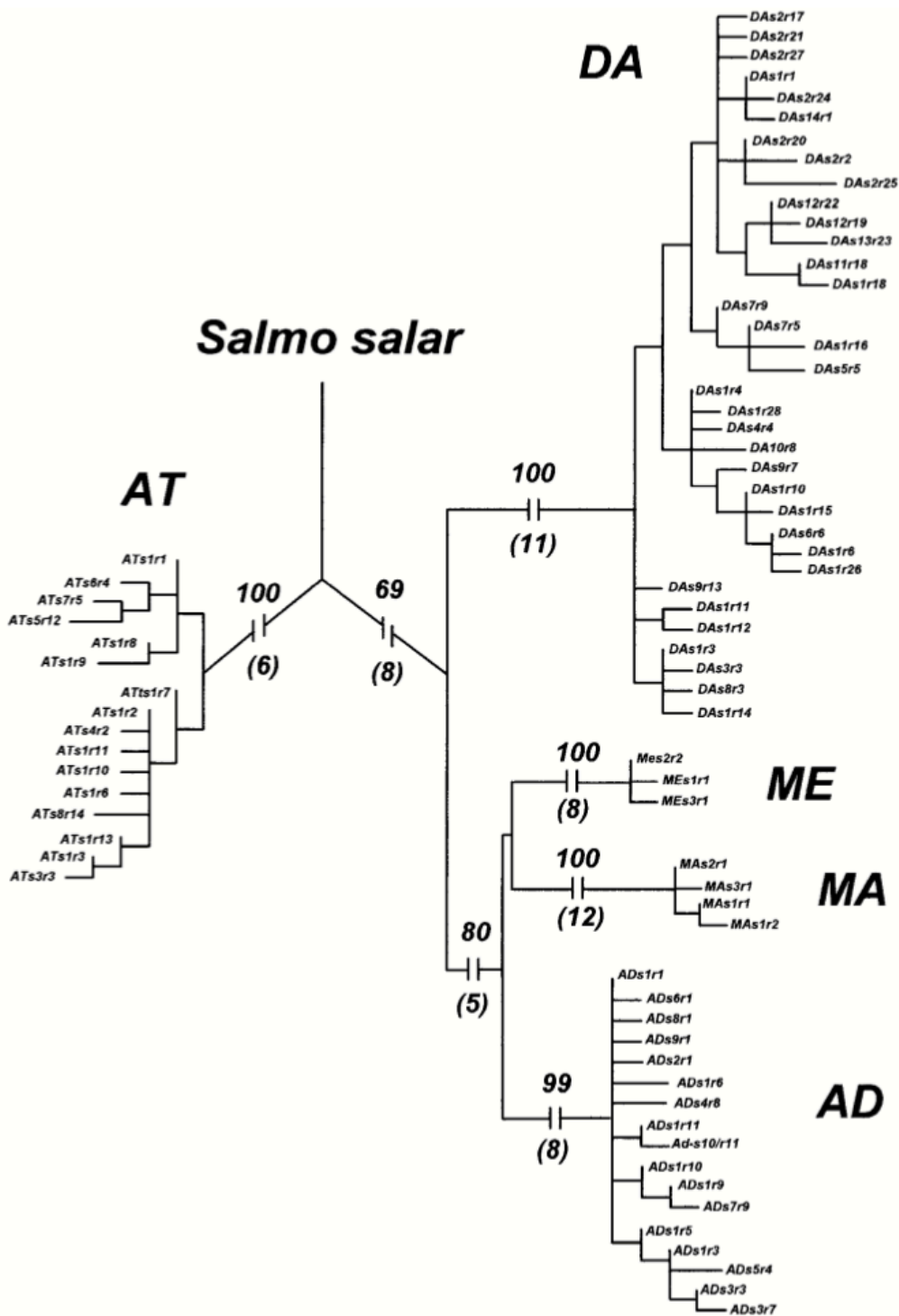
A sebes pisztráng különböző élőhelyeken kialakult változatos morfológiája miatt sokáig úgy gondolták, hogy az eltérő megjelenésű populációk különböző fajokhoz, alfajokhoz tartoznak. Ennek következtében külső bélyegek alapján több, mint ötven különböző fajt írtak le az évek során, melyek mindegyikéről a genetikai vizsgálatok később bebizonyították, hogy a *Salmo trutta fario* alfajhoz tartoznak (Behnke, 1986; Kalayci et al., 2018; Alemdag et al., 2019). A faj evolúciótörténetének és a különböző populációk filogenetikai viszonyainak vizsgálatához számos molekuláris genetikai markert és módszert alkalmaztak, beleértve az alloenzimeket (Osinov 1984; García-Marín & Pla 1996), RFLP (Morán et al., 1996) és PCR-RFLP (Marić, Snoj, et al., 2006) markereket, mikroszatelliteket (Presa & Guyomard 1998; Lerceteau-Köhler & Weiss 2006), a mitokondriális DNS szekvenálását (Bernatchez et al., 1992; Giuffra et al., 1994), SNP vizsgálatokat (Andersson et al., 2017; Pustovrh et al., 2011) és új generációs szekvenálást (Sahoo et al., 2016). Ezek a tanulmányok kimutatták, hogy az európai pisztráng populációk genetikai háttere különböző hidrogeográfiai területekhez kapcsolódik. Ezek a genetikai különbségek az utolsó jégkorszakot követő kolonizációs folyamatok során (Hamilton et al., 1989; Weiss et al.,

2000), és/vagy a populációk földrajzi és reprodukció elszigeteltsége alatt alakulhattak ki (Ryman et al., 1979).

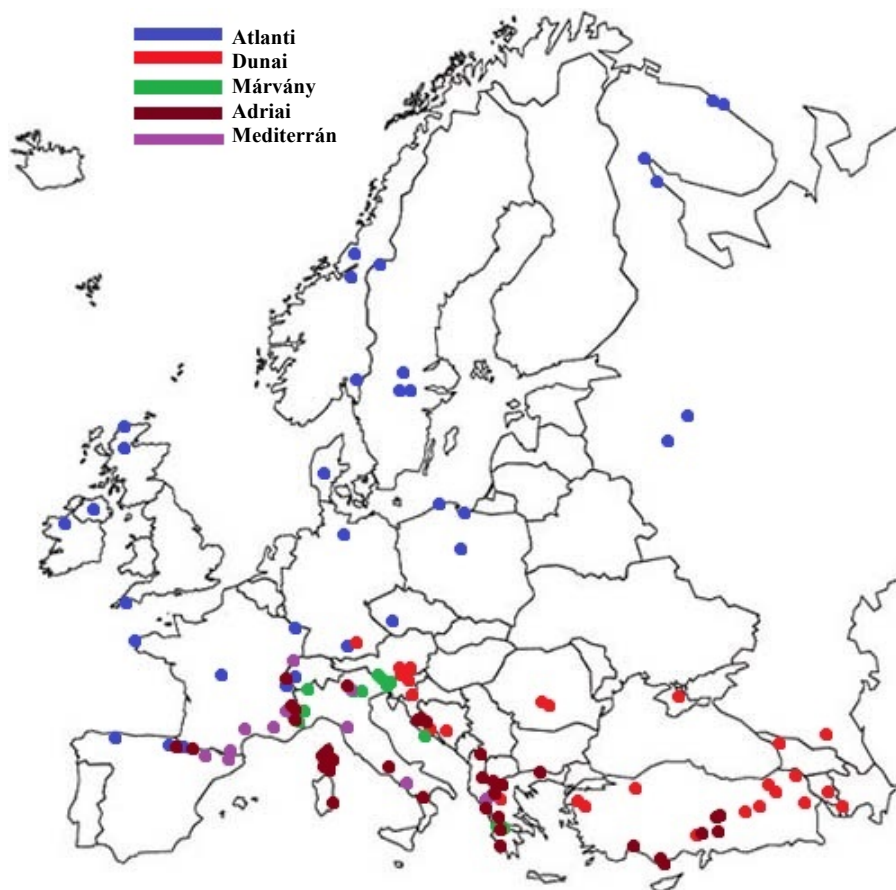
Bernatchez (2001) egy 166 populációból származó, 1791 mintát tartalmazó kutatás keretében, a mitokondriális DNS kontroll (D-loop) régiójának vizsgálatával a pisztráng öt fő, mitokondriális vonalát különítette el Európában, melyek 500 000 - 2 000 000 évvel ezelőtt váltak szét: atlanti, dunai, mediterrán, adriai és márvány (**6. ábra**). A márványpisztráng (*Salmo marmoratus*) és az egyes vonalak taxonómiai helyzetéről szóló vita ellenére (Kottelat & Freyhof, 2007; Pustovrh et al., 2014) kutatómunkám során az aktuális kutatási eredményeket figyelembe véve, mindegyik csoportot a *S. trutta fario* komplexhez tartozó alcsoportként kezeltem (Behnke, 1986; Bernatchez, 2001; Meraner et al., 2007; Kalayci et al., 2018; Alemdag et al., 2019), azonban megjegyzendő, hogy a márvány vonalat egyes szerzők külön fajként írják le (Berrebi et al., 2000; Fumagalli et al., 2002; Splendiani et al., 2006), ami magasabb természetvédelmi szintet biztosíthat a márványpisztráng számára.

A Bernatchez (2001) által leírt vonalak a különböző vízgyűjtőkhöz kötődnek. A dunai vonal a Duna vízgyűjtőjében jelenik meg, főként a Fekete-tenger, a Kaszpi- és Aral-tenger mentén, az atlanti vonal eredetileg az Atlanti-óceán menti területeket és Észak-Marokkó mellékfolyóit népesítette be, míg a Földközi-tengeren a mediterrán, az adriai és a márvány vonalak elterjedése átfedésben van (**7. ábra**). A vonalakat egyedülálló evolúciós történesek alakították ki: a pleisztocén során bekövetkező eljegesedés térbeli izolációt okozott, elszigetelt ívási területek alakultak ki, így a génáramlás csökkent vagy teljesen megszűnt. A különböző földrajzi adottságú területeken az adott környezethez legjobban adaptálódott egyedek maradtak meg. Elsőként az atlanti, a dunai és a mediterrán vonalak különültek el, majd ez utóbbin belül az adriai és a márvány vonalak alakultak ki. A vonalakon belüli változatosságot megvizsgálva, megállapította, hogy a legnagyobb genetikai változatosság a dunai vonalban figyelhető meg, míg a legegységesebbnek a márvány és a mediterrán vonalak bizonyultak.

További populációk vizsgálatával a faj több mitokondriális alcsoportjait is azonosították Európán belül. Az Ibériai-félszigeten a Duero-medencéhez köthető új filogenetikai vonalat figyelték meg (Suárez et al., 2001), különböző haplotípusokat és fenotípusokat találtak a Perzsa-öbölben (Tigris vonal) (Bardakci et al., 2006) és Marokkóban (Dades vonal) (Snoj et al., 2011), valamint egy balkáni klasztert azonosítottak Dél-Európában a mediterrán-adriai-márvány filogenetikai csoporton belül (Marić et al., 2006; Snoj et al., 2009).



**6. ábra:** A sebes pisztráng evolúciós vérvonalainak filogenetikai fája a mitokondriális DNS kontroll régiójának szekvencia sorrendje alapján (Bernatchez, 2001). A fa gyökerének az atlanti lazacot (*Salmo salar*) használták. (AT: atlanti, DA: dunai, ME: mediterrán, MA: márvány, AD: adriai)



**7. ábra:** A sebes pisztráng öt fő vérvonalának elterjedési területe Bernatchez (2001) vizsgálatai alapján

A mitokondriális DNS mellett a sejtmagi genomban a tejsav dehidrogenáz (LDH) gén polimorfizmusát azonosították hasznos markerként a sebes pisztráng atlanti és más eredetű alléljainak elkülönítésére (Ferguson & Fleming, 1983). A szomatolaktin (SL) gén szekvenciájában található vonal-specifikus SNP-k szintén alkalmasak a pisztrángpopulációk genetikai összetételének felmérésére és a vonalak elkülönítésére (Sušnik et al., 2008). Presa és Guyomard (1998) a földrajzi eloszlás és a genetikai különbség közti kapcsolatot mikroszatellit lókuszok alkalmazásával mutatták ki. A vizsgálat alátámasztotta, hogy a mikroszatellit lókuszok is alkalmasak a sebespisztráng-állományok pontos jellemzésére, a vonalak elkülönítésére és a keveredések szintjének feltárására. Lerceteau-Köhler és Weiss (2006) Ausztriában szintén mikroszatellitekkel vizsgálták az őshonos állományokat. Az elemzés során 12 különböző mikroszatellit lókuszt optimalizáltak, melyek alkalmasak a sebes pisztráng atlanti és dunai vonalainak elkülönítésére. Leírták a lókuszok különböző vonalakban jellemző allélméreteit, illetve más *Salmonidae* családba tartozó fajokban is tesztelték ezen lókuszok kimutathatóságát. Szlovéniában több kutatás keretében vizsgálták az őshonos pisztrángállományokat, mely során

már korábban alkalmazott genetikai markert használtak, illetve leírtak új, (esetenként fajspecifikus) markereket is (Sušnik et al., 1997).

Számos területen kimutatták a vonalak introgresszív hibridizációját, azaz az idegen gének izoláció híján való keveredését, ami egyre inkább veszélyeztette az őshonos állományok fennmaradását. A keveredés oka egyrészt antropogén eredetű, mivel a sebes pisztrángot elsősorban a horgászok által kezelt természetes patakok telepítésére tenyésztik, így a horgászat erőteljesen részt vesz a különböző populációk kezelésében (Pinter et al., 2019). A tenyésztésbe vont állományok nagy része azonban az atlanti vonalból származik (Marić et al., 2010; Kohout et al., 2012; Gil et al., 2016), illetve a helyi őshonos egyedeket is szaporításba vették, és a lárvákat kihelyezték a helyi patakokba (Snoj et al., 2002; Jug et al., 2005; Almodóvar et al., 2006; Hansen & Mensberg, 2009). Ezen felül természetes eredetű hibridizáció is megfigyelhető a vízgyűjtők határain (Lerceteau-Köhler et al., 2013; Schenekar et al., 2014; Weiss et al., 2001). Az antropogén folyamatok visszaszorítása és a helyi kis populációk védelme egyre fontosabbá vált. Törekedni kell a földrajzi vonal genetikailag „legtisztább” változatának megőrzésére az allochton (idegen) vonalak betelepítésének megszüntetésével és a helyi vonal tenyésztésére markerekre alapozott szelekció segítségével, illetve a szaporodásra és lárvák kikelésére alkalmas kisebb vízfolyások fenntartására (Aurelle & Berrebi, 1998; Weiss et al., 2001; Weiss, 2005; Baric et al., 2010; Linløkken et al., 2017; Vera et al., 2018;). Például ilyen céllal dolgoztak ki különböző rendszereket Szlovéniában vagy Franciaországban. Az előbbi esetben a Soča folyó felső szakaszán, lehalászott vízfolyásokba genetikailag tesztelt, az evolúciós vonalra jellemző márvány pisztráng törzsállományból származó egyedeket helyeztek ki (Marić et al., 2010). A francia Alpokban pedig különböző konzervációs stratégiát alkalmaztak öt vízfolyásban: 1.) Egyes vízfolyásokban genetikai menedéket hoztak létre, leállították a vízfolyások telepítését. 2.) Másik területeken őshonos populációkból különböző korú, de ivarérett egyedeket gyűjtöttek és ugyanazon vízfolyás másik területére helyezték ki (közvetlen áthelyezés). 3.) Harmadik esetben a Soča folyóban is alkalmazott módszerrel telepítették a vízfolyásokat, azaz genetikailag tesztelt, az őshonos vonalra jellemző, de farmon tenyésztett ivadékokat helyeztek ki. Egyik stratégiával sem érték el a teljesen tiszta, őshonos állományok visszaállítását, de hatékonyságukban különböznek egymástól. Az introgresszió gyorsabb csökkenését figyelték meg az őshonos ívók közvetlen áthelyezése és az őshonos lárvák telepítése révén, míg a genetikai menedékek kialakítása során lassabb és heterogénebb változásokat mutattak ki, és a hibridek nagyobb mértékű megjelenését tapasztalták (Gil et al., 2016).

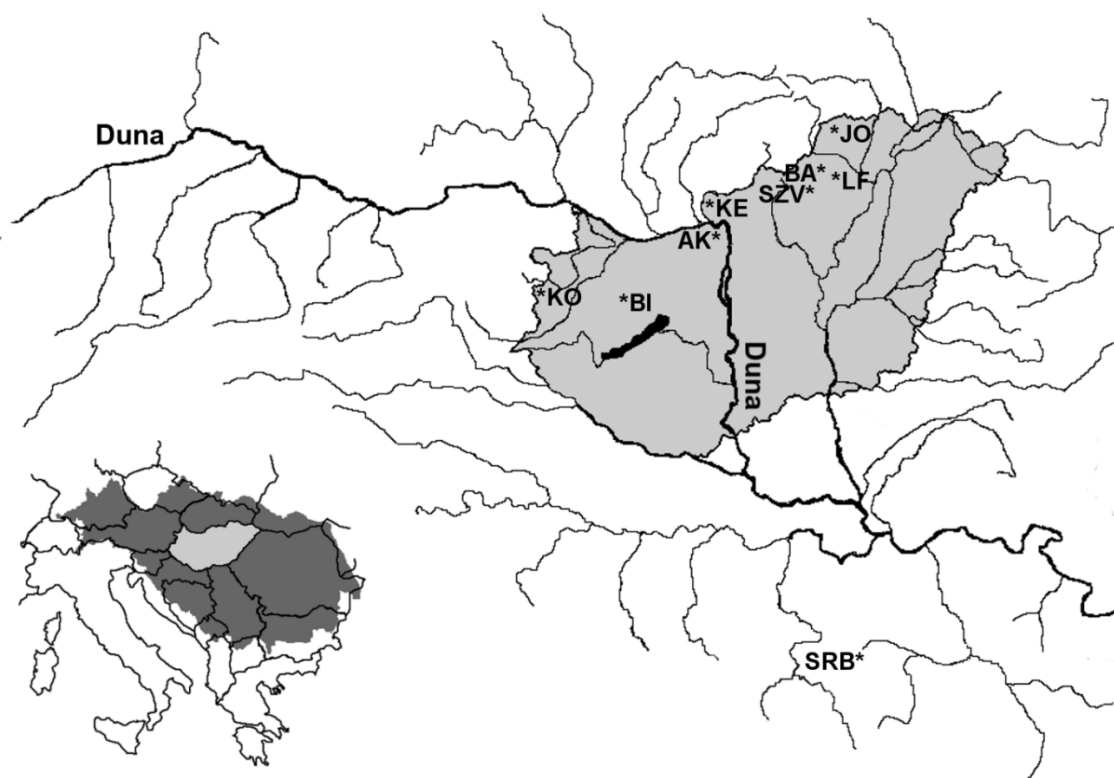
Az intenzív külföldi kutatások ellenére a magyar sebespisztráng-populációkról kevés információ áll rendelkezésre. A tenyészállományok genetikai háttere részben ismert, azonban eredetük igen heterogén (Horváth et al., 2014). A vad populációk története és kialakulása szintén

csak részben ismert. Magyarország vízrajzi elhelyezkedése miatt (az összes vízfolyás a Duna vízgyűjtőjéhez kapcsolódik) a helyi pisztrángpopulációk elméletileg a dunai vonalhoz tartoznak, azonban erre irányuló vizsgálat ezidáig nem volt. A hazai tenyészállományokból származó egyedeket számos vízfolyásba telepítik, illetve a kevés természetes populáció egymástól elszigetelve található, így az introgresszív hibridizáció lehetősége fenn áll.

### 3. ANYAG ÉS MÓDSZER

#### 3.1. Helyszínek és mintavétel

Mintagyűjtésre a Duna hazai vízgyűjtőjén és Szerbiában 2011 és 2014 között került sor, összesen 10 populációból, 888 egyedtől vettem farokúszó-, vagy farok alatti úszó-mintát (**8. ábra**). Az **3. táblázat** összegzi a mintavételek helyét és a mintaszámokat. A hazai minták három tenyészállományból és hat természetes populációból származnak. A lillafüredi állományban 2011-ben 401 egyed mintáztam, majd vérfrissítés céljából 2013-ban további 243 egyed érkezett a gazdaságba, amikből szintén mintát vettem, ezeket külön populációként tartottam számon. A természetes populációk telepítési és halászati történelme változó vagy ismeretlen. Ezek a területeken az illetékes nemzeti parkok engedélyével a hatósági munkatársak végezték a mintavételt elektromos halászgéppel a vízfolyás több pontján (**9. ábra**). Kontrollként a szerb Panjica-patak, egy földrajzilag izolált és történelmileg tisztán dunai vérvonalú populációját használtam. A mintavétel során a halakat 0,04% 2-fenoxietanol oldattal altattam, majd nedves törölközőre fektetve 0,5-1 cm<sup>2</sup> nagyságú mintát vettem a farok- vagy farok alatti úszóból. A későbbi beazonosíthatóság miatt a lillafüredi tenyészállományok egyedeit egyedei jellel (PIT: Passive Integrated Transponder) láttam el (**10. ábra**). Az állatokat friss vízbe raktam, majd visszahelyeztem a mintavételi helyszínre. DNS izolálásig a begyűjtött farokúszó mintákat -20°C-on tömény etanolban (Ethanol, Reanal) tároltam.



**8. ábra:** Magyarország és a vizsgált sebes pisztráng populációk elhelyezkedése a Duna vízgyűjtőjén

**3. táblázat:** A vizsgált sebespisztráng-populációk adatai. N: A mintázott és a mikroszatellit és PCR-RFLP markerekkel vizsgált egyedek száma; N<sub>szek</sub>: A mitokondriális kontroll régió szekevenálásával vizsgált egyedek száma.

Populáció	Jelölés	Típus	N	N <sub>szek</sub>	Mintázás éve	Mintázás koordinátái
Lillafüred 1.	<b>LF1</b>	Tenyész-állomány	401	41	2011	N48°07'03" E20°34'07"
Lillafüred 2.	<b>LF2</b>	Tenyész-állomány	243	26	2013	N48°07'03" E20°34'07"
Szilvásvár	<b>SZV</b>	Tenyész-állomány	75	27	2014	N48°04'55" E20°24'25"
Bán	<b>BA</b>	Vad	25	12	2012	N48°08'35" E20°28'21"
Jósva	<b>JO</b>	Vad	33	16	2012	N48°28'56" E20°32'49"
Kemence	<b>KE</b>	Vad	24	20	2012	N47°59'32" E18°57'36"
Apátkúti	<b>AK</b>	Vad	50	28	2013	N47°44'53" E18°59'40"
Kölöntés	<b>KO</b>	Vad	14	14	2013	N47°22'17" E18°59'40"
Bittva	<b>BI</b>	Vad	9	9	2014	N47°13'19" E17°33'21"
Panjica (Serbia)	<b>SRB</b>	Vad	14	12	2014	N43°39'34" E20°04'20"
<b>Összes (db)</b>	<b>10</b>		<b>888</b>	<b>205</b>		



**9. ábra:** Mintavételezés a Jósva patakon elektromos halászgéppel (Kép: Horváth Ákos)



### 3.2. DNS izolálás

A szövetmintákból E.Z.N.A. Tissue DNA Spin izoláló kittel (Omega Biotek, VWR) a gyártó utasításait követve, az alábbi lépésekkel végeztem el a DNS kinyerést:

1. A mintákról eltávolítottam az alkoholt, majd egy 20-30 mg nagyságú szövetdarabot egy új 1,5 ml-es centrifugacsőbe helyeztem. A maradék mintát visszahelyeztem az abszolút alkoholba és  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ -on tároltam tovább.
2. A szövetdarab feltárásához 200  $\mu\text{l}$  TL puffert és 25  $\mu\text{l}$  előkészített OB proteázt adtam, majd alapos keverés után  $55\text{ }^{\circ}\text{C}$ -os rázó termosztátba helyeztem a csöveket „over night” (maximum 24 órán át).
3. A feltárt mintákat alapos keverés után 5 percig centrifugáltam 13500 RPM fordulaton, hogy a feloldhatatlan és felesleges szövetdarabok a cső aljára gyűljenek. Óvatosan (szövettörmelék nélkül) a DNS-t tartalmazó felülúszó folyadékot átszívtam egy másik 1,5 ml-es centrifugacsőbe.
4. 220  $\mu\text{l}$  BL puffert adtam a felülúszóhoz, majd alapos keverés után  $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ -on 15 percig inkubáltam a folyadékot.
5. 220  $\mu\text{l}$  abszolút etanolt (szobahőmérsékletűt, 96 – 100 százalékos) adtam a keverékez.
6. A DNS töredezését megelőzendő óvatos keverés után vágott hegyű pipettával átvittem az oldatot a kithoz tartozó HiBind DNS Mini oszlopra, majd 6500 RPM fordulaton 1 percig centrifugáltam. Ezután a gyűjtőcsövet a lecentrifugált folyadékkal együtt eldobtam, és az oszlopot a rajta megkötődött DNS-sel együtt áthelyeztem egy tiszta gyűjtőcsőbe.
7. 500  $\mu\text{l}$  HB puffert mértem az oszlopra, majd 6500 RPM fordulaton fél percig centrifugáltam. A gyűjtőcsövet a lecentrifugált folyadékkal együtt megint eldobtam, és az oszlopot áthelyeztem egy tiszta gyűjtőcsőbe.
8. Az oszlopra 690  $\mu\text{l}$  etanos DNS mosó puffert mértem, majd szintén 6500 RPM fordulaton fél percig centrifugáltam. Az átfolyó folyadékot kiöntöttem, és az oszlopot ugyanabba a gyűjtőcsőbe helyeztem vissza.
9. A 8. lépést megismételtem.
10. Az etanos mosás után az oszlopot szárazra centrifugáltam 13500 RPM fordulaton 4 percig. Ez a lépés kritikus fontosságú, a DNS megfelelő beoldása érdekében.
11. A HiBind DNS mini oszlopot új, steril 1,5 ml-es centrifugacsőbe helyeztem, majd rámértem 100  $\mu\text{l}$   $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ -ra előmelegített eluáló puffert (10mM Tris, pH8.5). Ezt szobahőmérsékleten állni hagytam 5 percig.
12. A DNS-t 10000 RPM fordulaton 1 percig centrifugálva nyertem vissza az oszlopról.

Az izolált DNS mennyiségét spektrofotométerrel (IMPLEN, NanoPhotometer), a minőségét agaróz (SeaKem LE Agarose, Lonza) gélelektroforézissel (1% agaróz,  $1\times$ TBE-puffer, 0,5  $\mu\text{g}/\text{ml}$

etídium-bromid) határoztam meg. A markereket polimeráz lánreakcióval mutattam ki, amihez minden minta koncentrációját 50 ng/μl-re állítottam be a nanofotométerrel mért koncentrációk alapján.

### 3.3. Sebes pisztráng populációk ivararányának vizsgálata

A sebes pisztráng állományok ivari megoszlását a lazacfélék Y kromoszómáján található ivar-specifikus markerrel (*sdY*) vizsgáltam (Yano et al., 2013). A marker optimalizálásához és pozitív kontrollként a lillafüredi telepen további 60 piaci méretű egyedeket boncoltam fel. A halakat dekapitáltam, majd az ivarszerveiket megvizsgáltam. Teljes szövettani vizsgálatra nem volt szükség, mivel olyan nagyságú és érettségű halakat használtam, melyek ivarszerveiről szemrevételezéssel is teljes biztonsággal megállapítható az ivarszerv típusa. Az ivari marker vizsgálatához ezen halakból is vettem szövetmintát, amit az előzőekben leírt módon tároltam és dolgoztam fel. Az *sdY* markerhez használt primert a **4. táblázat** tartalmazza. A reakciót 25 μl végtérfogatban 2720 Thermo cycler gépben (Applied Biosystems) végeztem el: 1×PCR puffer (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (ThermoFisher Scientific), 200 μM dNTP mix (ThermoFisher Scientific), 132 μM forward és reverse primer, 1,5 mM MgCl<sub>2</sub> (ThermoFisher Scientific), 0,04 U/μl Taq-polimeráz (ThermoFisher Scientific) és 100 ng templát DNS. A reakció hőprofilja: 3 perc 94 °C, majd 40 cikluson keresztül 30 másodperc 94 °C, 30 másodperc 60 °C és 30 másodperc 72 °C, végül 5 perc 72 °C. A reakció eredményét agaróz gélelektroforézissel (1% agaróz, 1×TBE-puffer, 0,5 μg/ml etídium-bromid) határoztam meg (**M2.1. melléklet M12. ábra**).

### 3.4. Sebes pisztráng populációk vizsgálata mitokondriális és sejtmagi genom szintjén

Három, a sebes pisztráng vérvonalainak elkülönítésére alkalmas PCR-RFLP markert használtam az egyedek vérvonal szerinti besorolására. Ezen felül a populációk genetikai diverzitását további öt, pisztráng-specifikus mikroszatellit markerrel mértem fel. Az alkalmazott markereket a **4. táblázat** összegzi.

#### 3.4.1. PCR-RFLP markerek

A mitokondriális DNS kontroll régiójában egy lókuszt (CR mtDNS), a sejtmagi genomban további két lókuszt vizsgáltam (a tejsav-dehidrogenáz (LDH), és a szomatolaktin (SL) génben PCR-RFLP módszerrel (**4. táblázat**). A reakciókat 25 μl végtérfogatban 2720 Thermo cycler gépben végeztem el: 1×PCR puffer (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 200 μM dNTP mix, 264 μM forward és reverse primer, 1,5 mM MgCl<sub>2</sub> és 0,04 U/μl Taq-polimeráz. Az LDH és SL markerek kimutatásához 200 ng, a CR mtDNS marker esetén 250 ng templát DNS-t adtam a reakcióhoz. Az SL lókuszt esetében további 0,5 mM MgCl<sub>2</sub> oldattal, a CR mtDNS lókuszt esetében 625 ng/ml BSA (ThermoFisher Scientific) oldattal egészítettem ki a reakciót. A reakciók hőprofilja: 3 perc 94 °C, majd 40 cikluson

keresztül 1 perc 94 °C, 1 perc 50 °C (CR mtDNS és SL) vagy 58 °C (LDH), és 1 perc 72 °C, végül 5 perc 72 °C. A reakciók eredményét agaróz gél elektroforézissel (1% agaróz, 1×TBE-puffer, 0,5 µg/ml etídium-bromid) határoztam meg.

A PCR termékeket restriktációs endonukleázzal emésztettem 37 (CR mtDNS, SL) vagy 55 °C-on (LDH) 8 órán keresztül 10 µl végtérfogatban az alábbi összetételben: 5 µl PCR-termék, 1× enzim-puffer, 2 U enzim. A reakciók eredményét agaróz gél elektroforézissel (2% agaróz, 1× TBE-puffer, 0,5 µg/ml etídium-bromid) határoztam meg. A CR mtDNS marker esetében az alkalmazott primerek 1088 bp hosszú PCR terméket hoznak létre, az adott szakasz nukleotid polimorfizmusai alapján, az Fnu4HI (New England Biolabs) restriktációs endonukleáz az atlanti vérvonalat tartalmazó minták esetében két fragment jön létre, 654 és 434 bp méretben, míg a dunai változatú minták esetében hasítás nélkül, az 1088 bp méretű fragment megmarad (Marić et al., 2010). A mitokondriális DNS anyai öröklődés menetéből adódóan csak egy allél található az adott lókuszon. Az LDH marker esetében a 428 bp hosszú PCR terméket a BslI (New England Biolabs) endonukleáz az atlanti vérvonalú változatok esetében 353 és 75 bp méretű fragmentekre hasítotja, míg a dunai vérvonal esetében az eredeti, 428 bp méretű fragment megmarad (Kohout et al., 2012). Az SL marker esetében a primerek egy 902 bp méretű terméket hoznak létre, az NCBI adatbázisban található szomatolaktin gén atlanti (EU672412) és dunai (EU672413) vérvonalú szekvenciái közt található nukleotid polimorfizmusok alapján, az MspI endonukleáz az atlanti vérvonal esetében két fragmentet hoz létre 713 és 189 bp méretben, míg a dunai vérvonal esetében három fragment jön létre 396, 317 és 189 bp méretben. Mivel az LDH és SL lókuszek a sejtmagi genomban találhatóak, így két-két alléllal rendelkeznek (**5. táblázat, M2.1. melléklet M1-M6. ábrák**).

### 3.4.2. Mitokondriális genom szekvenálás

A populációk összehasonlítását a mitokondriális DNS kontroll régiójának PCR-RFLP vizsgálata mellett a CR mtDNS haplotípusainak analizisével egészítettem ki. Minden populációból a minták minimum 10 %-án végeztem el a szekvencia analizist. A CR mtDNS PCR során kapott termékek tisztítását a reakciót zavaró, maradék komponensek enzimes lebontásával, 0,5 U Sap és 1,1 U ExoI enzim alkalmazásával végeztem el. A szekvenáló reakciót a tisztított PCR terméken BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems) használatával hajtottam végre 10 µl végtérfogatban: 1×BigDye puffer, 132 µM 28RIBa vagy HN20 primer, 1 µl BigDye, 1-7 µl PCR termék. A reakció hőprofilja: 28× 96°C 10 másodperc, 50°C 5 másodperc és 60°C 4 perc. A reakció termékhez 80 µl nátrium-acetát tartalmú oldatot (112,5 mM nátrium-acetát, 78% etanol) adtam, majd alapos keverés és 10 perc szobahőmérsékleten végzett inkubációt követően 25 percig 4°C-on 2500 g erővel centrifugáltam a mintákat. A felülúszó eltávolítása után a

csapadékhoz 70%-os etanolt adtam, majd ismét 25 percen keresztül 4°C-on 2500 g erővel centrifugáltam. A felülúszó eltávolítása után a csapadékot kiszárítottam, majd a mintákat HiDi formamide-ban (Applied Biosystems) oldottam. A mixet legkevesebb 10 órás inkubációt követően 96°C-on 6 percig Thermal Cycler készülékben denaturáltam. A kapilláris gélelektroforézist 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems) gépen hajtottam végre POP7 polimer (Applied Biosystems) alkalmazásával. Az eredmények megbízhatósága végett a szekvenálást többször is elvégeztem. A detektálás a szekvenáló mixben található fluoreszcens festék emissziója alapján történt és a szekvenciákat MEGA5 szoftverrel értékeltem ki (Tamura et al., 2011).

### 3.4.3. Mikroszatellit markerek

A populációk további jellemzésére öt, lazacfélékben gyakran alkalmazott mikroszatellit markert választottam (**4. táblázat**). A BFRO002, OMM1064, Ssa408uos és SsoSL417 lókuszok vizsgálatához a reakciót 25 µl végtérfogatban az alábbi összetétellel végeztem el: 1×Taq-polimeráz puffer (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-tartalmú, 264 µM forward és reverse primer, 200 µM dNTP mix, 1,5 mM MgCl<sub>2</sub> és 0,04 U/µl Taq-polimeráz és 200 ng templát DNS. A reakciók hőprofilja: 3 perc 94°C, majd 35× 94°C 45 másodperc, 57°C 60 másodperc (BFRO002, SsoSL417 lókuszok esetén) vagy 90 másodperc (OMM1064, Ssa408uos lókuszok esetén) végül 72°C 60 másodperc, a ciklusokat követően végül 5 perc 72°C-on. Az SsoSL438 lókuszt szintén 25 µl reakciótérfogatban vizsgáltam: 1× Taq-polimeráz puffer (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-tartalmú, 132 µM forward és reverse primer, 200 µM dNTP mix, 2 mM MgCl<sub>2</sub> és 0,06 U/µl Taq-polimeráz és 100 ng templát DNS. A reakció hőprofilja: 3 perc 94°C, majd 35× 94°C 40 másodperc, 50°C 40 másodperc és 72°C 40 másodperc, a ciklusokat követően végül 5 perc 72°C-on.

A markerek bázispár pontosságú méret-meghatározásához az fragmentek 5'-végére fluoreszcens jelölést építettünk be. Az SsoSL438 lókusz esetében a PCR reakcióban alkalmazott reverse primert láttuk el 5' FAM fluoreszcens jelöléssel (direkt jelölt primer). A BFRO002, OMM1064, Ssa408uos és SsoSL417 lókuszok vizsgálata során a forward primert hosszabbítottuk meg egy 17 bp hosszúságú, a vizsgált fajra nem specifikus szakasszal (tail: 5'-ATTACCGCGGCTGCTGG-3'). A PCR reakcióhoz egy, a tail szakasszal komplementer harmadik, 5' végén fluoreszcens festékekkel (PET, FAM, VIC vagy NED) jelölt primert (tail primer) adtam 264 µM mennyiségben (Shimizu et al., 2002). A PCR során az fragmentek végére kerül a jelölést hordozó oligonukleotid. A reakciók eredményét agaróz gél elektroforézissel (2% agaróz, 1×TBE-puffer, 0,5 µg/ml etídium-bromid) ellenőriztem le (**M2.1. melléklet M7-M11. ábrák**), majd a sikeres reakciókat fragmentanalízisre készítettem elő az alábbi összetételben: 0,5 µl FAM/NED/PET vagy VIC fluoreszcens festékekkel jelölt PCR-termék, 0,2 µl GeneScan 500 LIZ molekulásúly marker (Applied Biosystems) és 9,8 µl HiDi Formamide. A mixet 94°C-on 6 percig

Thermal Cycler készülékben denaturáltam. A fragmentanalízist ABI 3130 típusú gépen hajtottam végre POP7 alkalmazásával. A fragmentanalízis során kapott nyers adatokat GENEMAPPER SOFTWARE VER. 4.0 (Applied Biosystems) program segítségével dolgoztam fel (**M2.1. melléklet M13. ábra**), majd a bázispár pontosságú fragment méreteket EXCEL (Microsoft) programban rögzítettem és készítettem elő a populáció genetikai számításokhoz.

**4. táblázat:** Alkalmazott molekuláris genetikai markerek. PCR-RFLP markerek esetében a restriktációs enzimeket, mikroszatellit markerek esetében a primerhez kapcsolt festéket tüntettem fel a táblázatban.

Marker	Típus	Primerek	Enzim/ Festék	Referencia
CR mtDNS	Mitokondriális PCR-RFLP és szekvenálás	F: 28RIBa: CACCCTTAACTCCCAAAGCTAAG R: HN20: GTGTTATGCTTTAGTTAAGC	Fnu4HI	Bernatchez & Danzmann 1993; Sušnik et al. 2001
LDH	Sejtmagi PCR-RFLP	F: GGCAGCCTCTTCCTCAAACGCCCAA R: CAACCTGCTCTCTCCCTCCTGCTGACGAA	BsII	McMeel et al. 2001
SL	Sejtmagi PCR-RFLP	F: TGGCCCGTTGAATCCATATAAAG R: ACTGTGAAACACTAAGCTCTCCA	MspI	Ford 1998
BFRO002	Mikroszatellit	F: ATGTTTTTGACTGCACTATGTATTG R: GGAGATAAGAGTCAACGAGGC	NED	Sušnik et al. 1997
OMM1064	Mikroszatellit	F: AGAATGCTACTGGTGGCTGTATTGTGA R: TCTGAAAGACAGGTGGATGGTTCC	VIC	Rexroad et al. 2002
Ssa408uos	Mikroszatellit	F: AATGGATTACGGGTACGTTAGACA R: CTCTTGTGCAGGTTCTTCATCTGT	PET	Carney et al. 2000
SsoSL417	Mikroszatellit	F: TTGTTTCAGTGTATATGTGTCCCAT R: GATCTTCACTGCCACCTTATGACC	FAM	Slettan et al. 1995
SsoSL438	Mikroszatellit	F: GACAACACACAACCAAGGCAC R: TTATGCTAGGTCTTTATGCATTGT	FAM	Slettan et al. 1996
sdY	Ivar-specifikus (Y kromoszóma)	F: ATGGCTGACAGAGAGGCCAGAATCCAA R: CTTAAAACCACTCCACCCTCCAT	-	Yano et al. 2013

### 3.4.4. Populációgenetikai és a markerek jellemzéséhez használt szoftverek

#### 3.4.4.1. A mitokondriális genom variabilitása és network analízise

A CR mtDNS szekvenciák megjelenítését és kiértékelését MEGA 5 (Tamura et al., 2011) szoftverrel végeztem. Az evolúciós különbségek kiszámításához a szekvenciákat az NCBI adatbázisban található egy dunai (AY185568) és egy atlanti (AY185577) vérvonalú referencia szekvenciához viszonyítottam Tamura-3 paraméteres modell (Tamura, 1992) használatával. A populációk további jellemzésére a mitokondriális DNS kontroll régió haplotípus (Hd) és nukleotid

diverzitás ( $\pi$ ) mutatóit DnaSP 5.10.01 (Librado & Rozas, 2009) szoftverrel számoltam ki, majd a network analízist a haplotípus diverzitás adatok alapján NETWORK 4.1.1.2 (Bandelt et al., 1999) szoftverrel median joining algoritmus használatával végeztem el.

#### **3.4.4.2. A sejtmagi genom populációgenetikai analízise**

A sejtmagi PCR-RFLP és mikroszatellit lókuszok allélméretei alapján végeztem el az állományok általános populációgenetikai elemzését. Az átlagos ( $N_a$ ) és effektív allélszámot ( $N_{eff}$ ), illetve a várt ( $H_e$ ) és megfigyelt ( $H_o$ ) heterozigotitás értékeket GeneALEX 6.5 (Peakall & Smouse, 2012) szoftverrel számoltam ki lókuszonként és populációnként egyaránt. A mikroszatellit markerek esetében előforduló egyedi allélok kimutatására és a populációk közti molekuláris variancia hierarchikus analízisére (AMOVA) szintén ezt a szoftvert alkalmaztam. A markerek allélgazdagságát ( $A_r$ ), az állományok  $F_{IS}$ - (a genetikai variancia populáción belüli komponense) és  $F_{ST}$ -értékét (a genetikai variancia populációk közötti komponense), valamint a Hardy-Weinberg egyensúlytól való eltérést FSTAT 2.9.3.2 (Goudet, 2001) szoftver segítségével számoltam ki. A többszörös összehasonlítás szignifikancia szintjét sorozatos Bonferroni korrekcióval (Rice, 1989) becsültem meg.

A mikroszatellit lókuszok polimorf információs tartalom (PIC) értékét MICROSATELLITE TOOLKIT VER. 3.1.1 (Park, 2001) EXCEL bővítmény segítségével határoztam meg. Null-allél jelenlétét, azaz egy allél kiesésének vagy a genotipizálási hibák valószínűségének becsülését MICRO-CHECKER (Van Oosterhout et al., 2004) szoftverrel vizsgáltam 1000× bootstrap ismétlés számmal és 99%-os konfidencia intervallummal. A Nei-féle genetikai távolság kiszámítására a POPULATIONS (Langella, 2002) szoftvert használtam az alábbi paraméterekkel: Da-távolság (Nei et al., 1983), 2000× bootstrap ismétlés, majd a törzsfa szerkesztését a FIGTREE VER. 1.3.1 (Rambaut, 2009) programmal végeztem el. Az egyedek mikroszatellit alléljai alapján a teljes vizsgált állomány szerkezetét (földrajzi információk felhasználása nélkül) STRUCTURE (Pritchard et al., 2000) szoftverrel vizsgáltam az alábbi beállítások ötszörös ismétlésével: Length of Burnin Period 10000, Number of MCMC (Markov Chain Monte-Carlo) Reps after Burnin: 100000. A lehetséges klaszter megoszlást  $K=1$  és  $K=12$  között vizsgáltam, majd a legvalószínűbb genetikai klaszter számát az egyes  $K$ -értékek valószínűségi analízise alapján határoztam meg STRUCTURE Harvester (Earl & vonHoldt, 2012; Evanno et al., 2005) használatával. Szintén a mikroszatellit allélok eredményei alapján R environment adegenet 2.0.1. package (Jombart et al., 2008) segítségével ábrázoltuk a populációk közti genetikai variancia főkomponens analízisét (principal component analysis, PCA).

### 3.5. Genetikai markerekre alapozott tenyésztési rendszer kialakítása és F1 generáció létrehozása

A dunai vérvonal feldúsítása céljából a PCR-RFLP és a mikroszatellit lókuszok allélméretei alapján pontozási rendszert hoztam létre a lillafüredi tenyészállományban. Irodalmi adatok alapján (Sušnik et al. 1997; Jug et al. 2005; Lerceteau-Köhler & Weiss 2006; Bogataj 2010) a mikroszatellit lókuszok alléljait dunai, atlanti és egyéb csoportba soroltam (**5. táblázat**). Az OMM1064 lókusz esetén az átfedő mérettartományába eső allélokot szintén a korábbi tanulmányok alapján az egyik vonalra jellemző allélként, egyéb esetben új/egyéb allékként kezeltem. Az egyedek a dunai vérvonalhoz tartozó sejtmagi allélokért egy-egy pontot, az anyai öröklődésű mitokondriális DNS marker esetében csak az ikrás egyedek tíz pontot kaptak, illetve a ritka allélok (amik maximum ötször fordulnak elő a teljes populációban) szintén 1-1 pontot értek. Az egyedek pontszámát hozzárendeltem az egyedi azonosítójukhoz, így szaporításkor egy leolvasással el lehet dönteni, hogy az adott egyed mennyi dunai alléllal rendelkezik az általunk vizsgált lókuszok esetében (**10 és 11. ábra**). Ezzel a módszerrel végeztünk szaporítást a 2014 novemberében, majd az F1 generációból 31 egyedet megvizsgáltam ugyanazon lókuszokra.

**5. táblázat:** Alkalmazott PCR-RFLP és mikroszatellit markerek alléljainak evolúciós vonal szerinti csoportosítása irodalmi adatok alapján.

Marker	Dunai allélméret (bp)	Atlanti allélméret (bp)	Egyéb allélméret (bp)	Referencia
CR mtDNS	1088	654 és 434	-	Bernatchez & Danzmann 1993; Sušnik et al. 2001
LDH	428	353 és 75	-	McMeel et al. 2001; Marić et al. 2010
SL	396, 317 és 189	713 és 189	-	Ford 1998; Snoj et al. 2010
BFRO002	122-126	116-118	120	Sušnik et al. 1997; Jug et al. 2005
OMM1064	173-282	172-261	178, 204	Rexroad et al., 2002; Lerceteau-Köhler & Weiss 2006; Bogataj 2010
Ssa408uos	231-282	211-227	219, 233, 235, 239, 243, 255, 258	Carney et al., 2000; Lerceteau-Köhler & Weiss 2006; Bogataj 2010
SsoSL417	158, 169, 179, 194	173, 175, 190, 191, 197	177, 181, 184	Slettan et al., 1995; Lerceteau-Köhler & Weiss 2006; Bogataj 2010
SsoSL438	97, 99, 105	95, 103, 108, 110	101, 106	Slettan et al., 1996; Lerceteau-Köhler & Weiss 2006; Bogataj 2010

**10. ábra:** PIT chip behelyezése és az L178 sorszámú lillafüredi egyed azonosítójához rendelt pontszám a tenyésztési rendszerben



**11. ábra:** Az alkalmazott markerek alapján kialakított pontozási rendszer és az egyedek azonosítójához rendelt pontszám (Genetikai azonosító) a tenyésztési rendszerben (részlet)

CR mtDNS	SL	LDH	BFR0 002	OMM 1064	Ssa 408uo s	SsoSL 417	SsoSL 438	Ivar	Dunai MT	Ritka allélok száma	Dunai allélok száma	Összes nukleáris dunai allél	Ikrás dunai mtDNA	Genetikai azonosító							
100	100	200	100	200	116	116	197	228	235	247	177	190	103	108	2	0	0	5	5	0	L260_5
100	100	200	100	200	116	120	172	228	205	250	175	177	103	105		0	0	5	5	0	L262_5
100	100	100	100	200	116	120	232	267	235	247	173	175	97	105		0	0	4	4	0	L263_4
100	100	100	100	100	116	116	247	247	235	235	181	177	97	105		0	0	2	2	0	L264_2
100	100	100	100	100	116	120	197	228	219	227	177	177	103	105	2	0	0	2	2	0	L265_2
100	100	100	100	100	116	116	176	178	250	235	190	181	97	105	1	0	0	1	1	0	L266_1
100	100	100	100	100	116	116	172	197	211	219	173	181	105	105	1	0	0	0	0	0	L267_0
100	100	200	100	100	120	120	172	227	227	247	177	177	103	106		0	0	6	6	0	L268_6
100	100	200	100	100	116	120	172	208	258	258	175	190	103	103		0	0	5	5	0	L269_5
100	100	100	200	200	116	120	197	228	219	227	175	177	103	105		0	0	4	4	0	L27_4
100	100	100	100	100	116	116	267	288	215	235	173	181	105	105		0	0	1	1	0	L270_1
100	100	200	100	100	116	116	232	247	223	227	175	175	103	105		0	0	3	3	0	L271_3
100	100	100	200	200	116	116	208	267	223	235	188	190	105	108	2	0	0	5	5	0	L272_5
100	100	100	200	200	116	116	243	267	205	235	177	188	97	99		0	0	4	4	0	L273_4
100	100	200	200	200	113	120	208	261	247	258	173	173	97	103	1	0	0	7	7	0	L274_7
100	100	100	100	100	116	120	172	172	219	235	181	188	97	99	2	0	0	1	1	0	L275_1
100	100	200	200	200	116	116	197	232	239	247	177	190	103	105		0	0	5	5	0	L276_5
100	100	200	200	200	116	120	232	243	205	258	175	175	103	103		0	0	7	7	0	L277_7
100	100	200	100	200	116	116	172	179	205	235	188	188	99	103		0	0	4	4	0	L278_4
100	100	200	100	200	116	116	208	267	235	247	181	188	97	99	1	0	0	5	5	0	L279_5
100	100	100	100	200	116	116	172	261	239	247	177	181	103	103	2	0	0	4	4	0	L28_4
100	100	100	100	200	116	113	164	176	219	239	173	177	97	105	1	0	1	1	2	0	L280_2
100	100	200	100	100	116	120	158	172	219	235	179	188	97	99	1	0	1	3	4	0	L281_4
100	100	200	200	200	120	120	178	208	205	258	175	177	103	103		0	0	8	8	0	L282_8
100	100	100	100	200	116	116	208	261	239	247	173	175	103	105		0	0	4	4	0	L283_4
100	100	100	100	100	116	120	232	261	219	227	175	177	103	105	2	0	0	2	2	0	L284_2
100	100	200	100	200	116	116	182	227	227	247	175	190	103	105		0	0	5	5	0	L285_5
100	100	100	100	200	116	120	168	182	205	247	173	181	97	103	1	0	0	4	4	0	L286_4
100	100	100	100	200	116	116	172	172	219	235	181	188	97	99		0	0	1	1	0	L287_1
100	100	200	100	200	116	116	197	208	219	250	177	177	97	105		0	0	4	4	0	L289_4
100	100	100	200	200	116	116	208	261	219	239	175	190	105	105		0	0	3	3	0	L29_3
100	100	100	200	200	116	116	172	197	219	239	175	181	105	105		0	0	2	2	0	L290_2
100	100	200	100	200	116	116	176	185	227	239	173	173	97	103		0	0	3	3	0	L291_3
100	100	100	100	100	116	120	208	267	223	247	181	188	97	105	2	0	0	4	4	0	L292_4
100	100	200	100	200	116	120	179	232	235	247	175	181	99	103		0	0	6	6	0	L293_6



## 4. EREDMÉNYEK

### 4.1. Ivar megoszlása a vizsgált sebes pisztráng populációkban

A boncolt halakból vett szövetminták segítségével az *sdY* markert optimalizáltam a hazai sebes pisztráng állományok ivari vizsgálatához. A marker elemzését az LF1 állomány kivételével mindegyik egyeden (összesen 487 db) elvégeztem. Az eredmények alapján az ivarok aránya 50% körüli az LF2 és az SZV tenyészállományokban, illetve a Kemence-patakban, míg a többi vad állományban a női egyedek aránya kevesebb volt, mint 50% (6. táblázat).

**6. táblázat:** Ikrás egyedek és dunai haplo-, és genotípussal rendelkező sebes pisztrángok aránya a vizsgált populációkban. Az ivararányt az *sdY* marker, a dunai vonal arányát a PCR-RFLP markerek alapján állapítottam meg. A hazai állományokon belüli minimum és maximum értékeket kiemeltem. N: mintaszám, Nf: Ikrás egyedek aránya, CR mtDNS: Dunai mitokondriális haplotípussal rendelkező egyedek aránya, Nf CR-da: Dunai mitokondriális haplotípussal rendelkező ikrás egyedek aránya az összes vizsgált egyed közt, LDH-da: Dunai LDH alléllal rendelkező egyedek aránya, SL-da: Dunai SL alléllal rendelkező egyedek aránya, n.a.: nincs adat.

Populáció	N	Nf (%)	CR mtDNS (%)	Nf CR-da (%)	LDH-da (%)	SL-da (%)
LF1	401	n.a.	0,25	<b>0,0</b>	37,0	22,1
LF2	243	49,0	49,2	25,9	<b>9,9</b>	33,9
SZV	75	51,0	22,7	9,3	21,3	22,7
BA	25	26,1	8,7	4,4	31,3	<b>34,1</b>
JO	33	36,4	9,1	3,0	10,6	17,2
KE	24	50,0	4,2	<b>0,0</b>	41,7	29,2
AK	50	44,0	34,0	16,0	19,0	18,0
KO	14	35,7	<b>64,3</b>	<b>28,6</b>	<b>42,9</b>	3,6
BI	9	22,2	<b>0,0</b>	<b>0,0</b>	22,2	<b>0,0</b>
SRB	14	42,9	100,0	42,9	100,0	100,0

### 4.2. Sebes pisztráng vérvonalak aránya a vizsgált populációkban

#### 4.2.1. Mitokondriális DNS variáciája

A mitokondriális DNS kontroll régiójának PCR-RFLP alapú vizsgálta igazolta a szerb kontroll populáció tiszta dunai eredetét ezen a lókuszon, azonban minden magyarországi populáció esetén az atlanti vonal jelenlétét, sőt a legtöbb hazai állományban az atlanti vonal túlsúlyát tapasztaltam (51-100%). Ez alól kivétel a Kölöntés-patak, ahol az egyedek 64%-ában találtam dunai haplotípust. A mitokondriális DNS öröklődése kizárólag a női ivarhoz kötött, az összes egyed közt

a dunai haplotípussal rendelkező ikrások aránya 0-29% közt változott a hazai populációkban, legmagasabb mennyiségben a Kölöntés-patakban (KO, 28,6%) és az LF2 tenyészállományban (25,9%) figyelhető meg, míg a Kemence- és Bittva-patak esetén, illetve az LF1 tenyészállományban egy dunai mitokondriális haplotípust hordozó ikrás egyed sem találtam (**6. táblázat**).

A CR mtDNS szekvenenciaanalízise során törekedtem a populációk legalább 10%-ának vizsgálatára, így összesen 205 egyed mitokondriális kontroll régiójának 753 bázispár hosszúságú szakasztát hasonlítottam össze. Az illesztés során 11 polimorf helyet és 9 különböző haplotípust azonosítottam (**7. táblázat**). A leírt haplotípusok szekvenciái MG751088 - MG751096 azonosítószámmal elérhetőek az NCBI adatbázisában. Az NCBI Nucleotide adatbázisában tárolt sebes pisztráng haplotípusok alapján az általam azonosított változatok közül három az atlanti, hat pedig a dunai vonalhoz tartozik.

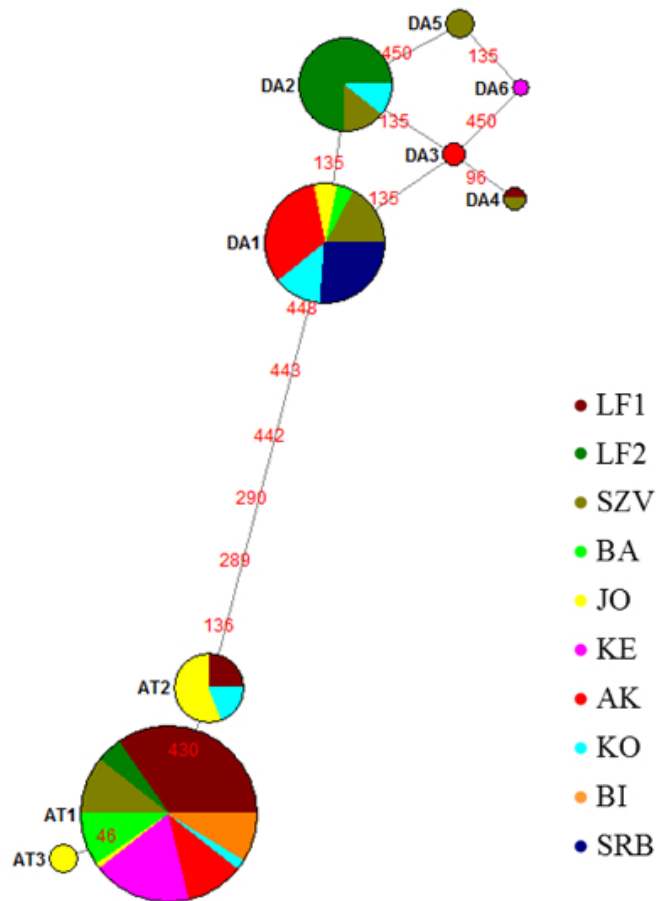
**7. táblázat:** A különböző CR mtDNS haplotípusok közötti nukleotid eltérések és pozíciójuk.

Da: dunai haplotípus; At: Atlanti haplotípus.

Nukleotid pozíció (bp)	46	96	135	136	289	290	430	442	443	448	450
<b>Da1</b>	G	A	A	G	T	C	C	A	C	T	T
<b>Da2</b>	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>Da3</b>	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>Da4</b>	.	C	G	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>Da5</b>	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	C
<b>Da6</b>	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	C
<b>At1</b>	.	.	.	T	C	T	T	G	G	C	.
<b>At2</b>	.	.	.	T	C	T	.	G	G	C	.
<b>At3</b>	A	.	.	T	C	T	T	G	G	C	.

A haplotípus diverzitások alapján készített median-joining network analízis két fő haplocsoportot különített el: az atlantit és a dunait (**12. ábra**). Az atlanti csoport tartalmazza az összes atlanti, míg a dunai az összes dunai haplotípust. A PCR-RFLP és a szekvenenciaelemzések eredményei között egyik egyednél sem volt ellentmondás. A Kemence-patak egyetlen egyedében talált Da6 haplotípust ezidáig nem írták le másik populációkban, azonban a network analízis alapján szintén a dunai csoportba sorolandó. A körök mérete a mintahalmazon belüli haplotípusok gyakoriságával, míg az egyes pontokat összekötő vonalak hossza a haplotípusok között lévő mutációs lépések számával arányos. A haplotípusok közti evolúciós divergenciát a **8. táblázat** tartalmazza. A dunai haplocsoporton belül 0,0021 és az atlanti haplocsoporton belül 0,0017 a divergencia mértéke. A két csoportot 6 mutációs lépés választja el és a köztük lévő divergencia mértéke 0,0112. Az atlanti klaszteren belül az At2 és At3 haplotípus nem kapcsolódik egymáshoz közvetlenül, valószínűleg először az At2 haplotípus létezett, amiből kialakult az At1, majd az At3

variáció. A dunai klaszterben a Da1 haplotípusból ágaznak ki a Da2 és Da3 variációk, majd ezek ágaznak tovább a többi haplotípusra. Az újonnan talált Da6 haplotípus egy-egy mutációs lépésre található a Da3 és Da5 haplotípusoktól (eltérése 0,0013), míg a többi haplotípustól két mutációs lépés választja el (eltérésük 0,0027).



**12. ábra:** Median joining network analízis a vizsgált sebes pisztráng populációk CR mtDNS haplotípus diverzitása alapján. A piros számok a mutáció szekvencián belüli helyzetére utalnak, a körök mérete a mintahalmazon belüli haplotípusok gyakoriságát reprezentálja.

**8. táblázat:** A haplotípusok közötti evolúciós divergencia becslése, ami a szekvenciák közötti bázisszubsztitúciók számát mutatja be Tamura 3-paraméteres modell alkalmazásával.

	Da1	Da2	Da3	Da4	Da5	Da6	At1	At2
Da2	0,001	0						
Da3	0,001	0,001	0					
Da4	0,003	0,003	0,001	0				
Da5	0,003	0,001	0,003	0,004	0			
Da6	0,003	0,003	0,001	0,003	0,001	0		
At1	0,009	0,011	0,011	0,012	0,012	0,012	0	
At2	0,008	0,009	0,009	0,011	0,011	0,011	0,001	0
At3	0,011	0,012	0,012	0,013	0,013	0,013	0,001	0,003

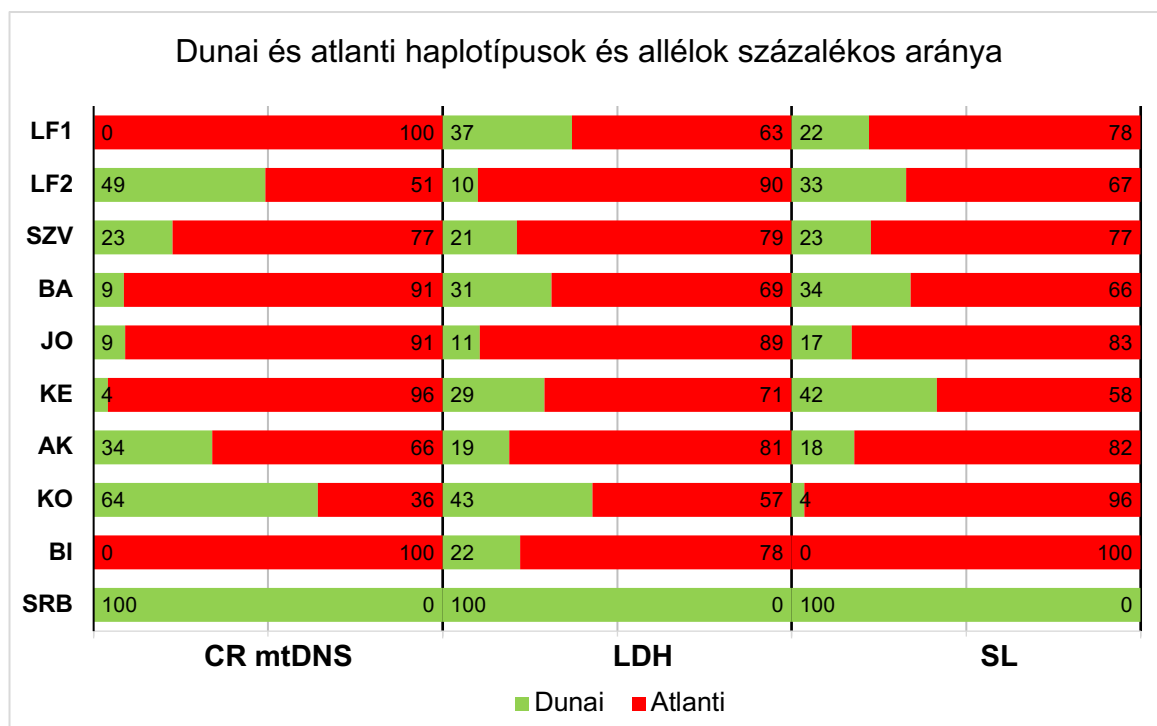
A szerb populációra jellemző Da1, a leggyakoribb dunai haplotípus, a szerben kívül a hazai vad populációkban és az szilvásváradai tenyészállományban sikerült kimutatni. A Da2 haplotípust csak három populációban, két tenyészállományban és a Kőöntés-patakban detektáltam. A Da3 változat csak az Apátkúti-patakra jellemző, míg a Da4 és a Da5 haplotípus csak a tenyészállományokban volt kimutatható. A leggyakoribb atlanti haplotípus (At1) a szerb kontroll kivételével minden populációban megjelent. Az At2 haplotípust az LF1 tenyészállományban és két vad populációban azonosítottam, míg az At3 haplotípus csak a Jósva-patakra volt jellemző. A szerb kontroll populációban és a Bittva-patakban csak egy-egy haplotípus jelent meg, így ezen állományok diverzitása 0, a többi populáció diverzitása 0,100 és 0,758 közt mozog. A teljes mintahalmaz haplotípus diverzitása ( $H_d$ ) 0,67 és nukleotid diverzitása ( $\pi$ ) 0,005 (**9. táblázat**). A mitokondriális DNS kontroll régiójának haplotípus vizsgálata és a network analízis feltárta a vonalak keveredését vagy az atlanti vonal túlsúlyát az összes hazai populációban, és különbséget mutatott ki az LF1 és LF2 tenyészállományok genetikai összetétele közt.

**9. táblázat:** Azonosított CR mtDNS haplotípusok száma a tenyésztett és vadon élő pisztrángállományokban. A táblázatban a legkorábban leírt és általam is azonosított haplotípusok NCBI azonosítója szerepel, illetve a vizsgálatom során újonnan leírt haplotípust (Da6, MG751095) vastag betűvel emeltem ki. N: minta mérete, Da: dunai haplotípusok; At: Atlanti haplotípusok; Hd: Haplotípus diverzitás;  $\pi$ : nukleotid diverzitás

Populáció	N	Da1	Da2	Da3	Da4	Da5	<b>Da6</b>	At1	At2	At3	Hd	$\pi$
		AY185568	AY185573	AY185570	HQ848372	HQ848373	<b>MG751095</b>	EF530480	EF530476	AY185577		
LF1	41				1			36	4		0,224	0,001
LF2	26		21					5			0,323	0,003
SZV	27	8	4		1	3		11			0,738	0,006
BA	12	2						10			0,303	0,003
JO	16	3						1	9	3	0,650	0,004
KE	20						<b>1</b>	19			0,100	0,001
AK	28	15		2				11			0,574	0,003
KO	14	6	3					2	3		0,758	0,005
BI	9							9			0,000	0,000
SRB	12	12									0,000	0,000
<b>Összesen</b>	<b>205</b>	<b>46</b>	<b>28</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>104</b>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>0,670</b>	<b>0,005</b>

#### 4.2.2. Sejtmagi DNS variáciája

A sejtmagi genom vérvonal vizsgálatához az LDH és SL lókuszok PCR-RFLP analízisét végeztem el minden populációban. A CR mtDNS-hez hasonlóan ezek a lókuszok is igazolták a szerb kontroll populáció tiszta dunai eredetét, és jelentős különbségekkel, de minden magyarországi populáció esetén az atlanti vonal túlsúlyát tapasztaltam (LDH: 57-90%, SL: 66-100%) (6. táblázat és 13. ábra). Érdekeség, hogy a vad állományok közt a Bittva-patakban az SL és CR mtDNS lókusz esetén nem találtam dunai allélt, azonban az LDH lókusz esetén a dunai allélok aránya elérte a 22%-ot. A Kőöntés-patakban találtam a dunai allélok legnagyobb arányát az LDH (43%) és CR mtDNS (64%) lókuszokban, azonban az SL marker esetén a dunai allélok mennyisége nem éri el a 4%-ot. Jelentős különbségeket találtam a két lillafüredi tenyészállomány genetikai összetételében ezen lókuszok vizsgálata során is. A hazai állományok közt sem a mitokondriális, sem a sejtmagi PCR-RFLP lókuszok esetén nem találtam tisztán dunai egyedet.



**13. ábra:** Dunai és atlanti alléllal/haplotípussal rendelkező sebes pisztrángok aránya a vizsgált populációkban a három PCR-RFLP lókusz vizsgálata alapján

### 4.3. A sebes pisztráng állományok populációgenetikai állapota a sejtmagi markerek vizsgálata alapján

#### 4.3.1. Az állományok populáción belüli genetikai diverzitása

A sejtmagi markerek egyes populációkban mért polimorf információs tartalmát a **10. táblázat**, és a mikroszatellit markerek populációkra jellemző allélméreteit a **11. táblázat** foglalja össze. A

mikroszatellit lókuszekben kimutatott allélok száma és gyakorisága a **M2.2. melléklet M1. táblázatában** találhatóak. A két allélos PCR-RFLP lókuszek alacsony és közepes polimorfizmust mutattak a vizsgált populációkban (PIC=0,07-0,37), illetve a szerb kontroll populációban és a Bittva-patakban előforduló homozigóta egyedek miatt az SL és LDH lókuszek polimorf információs tartalma nulla. Ezzel szemben a mikroszatellit lókuszek különböző mértékű polimorfizmust mutattak. Az összes megjelenő allélszámot és a populációnkénti PIC értéket figyelembe véve, a kevés alléllal rendelkező BFRO002 mikroszatellit lókuszmérsékelt polimorfizmust mutatott (PIC=0,07-0,53), míg a többi mikroszatellit lókuszmérsékelt polimorfizmust tapasztaltam minden populációban (átlag PIC=0,57-0,86). A legnagyobb PIC értéket (0,95) az OMM1064 lókuszon mértem (**10. táblázat**).

Az egyes lókuszekon leggyakrabban előforduló allélméreték átlagosan 18-24%-ban jelentek meg, azonban az OMM1064 lókuszmérsékelt allélmérete csak 9%-ban, a BFRO002 lókuszmérsékelt pedig 72%-ban fordult elő a teljes vizsgálati halmazban (**M2.2. melléklet M1. táblázata**). A BFRO002 lókuszmérsékelt jellemző allélmérete 110-124 bp, az OMM1064 lókuszmérsékelt 158-364 bp, az Ssa408uos lókuszmérsékelt 208-309 bp, SsoSL417 lókuszmérsékelt 161-194 bp és az SsoSL438 lókuszmérsékelt 99-116 bp volt (**11. táblázat**). Általánosságban a nagyobb mintaszámú állományok, nagyobb lókuszmérsékelttel rendelkeztek. Az egyes populációkra jellemző privát allélok minden állományban megjelentek. Változó gyakorisággal (0,001-0,332) összesen 42 privát allélt találtam, ami az összes allél 30%-a és ezek főként az OMM1064 és az Ssa408uos lókuszekhez kapcsolódtak. A legtöbb (11 db) privát allélt a két lillafüredi tenyészállományban találtam, de a legnagyobb arányban az izoláltabb Bittva- (6 és 16%) és Kölöntés-patakban (23 és 32%) fordultak elő (**12. táblázat**).

**10. táblázat:** A sejtmagi markerek polimorf információs tartalma (PIC) a vizsgált sebes pisztráng populációkban. Piros: PIC=0; narancs: 0<PIC<0,2; sárga: 0,2<PIC<0,5; zöld: PIC>0,5

	LDH	SL	BFRO002	OMM1064	Ssa408uos	SsoSL417	SsoSL438
LF1	0,36	0,28	0,41	0,92	0,89	0,82	0,69
LF2	0,17	0,34	0,33	0,93	0,88	0,77	0,65
SZV	0,28	0,29	0,33	0,95	0,88	0,79	0,70
BA	0,34	0,35	0,53	0,91	0,86	0,85	0,68
JO	0,17	0,24	0,14	0,93	0,86	0,77	0,60
KE	0,33	0,37	0,35	0,79	0,78	0,55	0,63
AK	0,26	0,25	0,21	0,88	0,71	0,80	0,62
KO	0,37	0,07	0,29	0,80	0,83	0,83	0,19
BI	0,29	0,00	0,37	0,74	0,74	0,69	0,64
SRB	0,00	0,00	0,07	0,78	0,67	0,71	0,32
Átlag	0,26	0,22	0,30	0,86	0,81	0,76	0,57

**11. táblázat:** A vizsgált populációkra jellemző mikroszatellit allélméreték (bp) és számok (db)

	BFRO002		OMM1064		Ssa408uos		SsoSL417		SsoSL438	
	Jellemző méret	Allél szám	Jellemző méret	Allél szám	Jellemző méret	Allél szám	Jellemző méret	Allél szám	Jellemző méret	Allél szám
<b>LF1</b>	110-124 bp	5 db	158-346 bp	42 db	205-262 bp	17 db	169-190 bp	11 db	93-110 bp	9 db
<b>LF2</b>	116-124 bp	3 db	168-337 bp	43 db	205-303 bp	29 db	171-192 bp	9 db	101-116 bp	9 db
<b>SZV</b>	116-124 bp	3 db	168-331 bp	36 db	208-301 bp	18 db	171-194 bp	9 db	99-114 bp	7 db
<b>BA</b>	113-124 bp	4 db	168-261 bp	17 db	205-284 bp	13 db	161-194 bp	9 db	103-114 bp	5 db
<b>JO</b>	116-124 bp	3 db	172-316 bp	23 db	205-273 db	15 db	161-194 bp	9 db	103-116 bp	6 db
<b>KE</b>	116-120 bp	2 db	162-265 bp	10 db	205-258 bp	9 db	171-194 bp	4 db	106-112 bp	4 db
<b>AK</b>	116-124 bp	3 db	160-253 bp	14 db	208-276 bp	9 db	171-192 bp	8 db	103-112 bp	5 db
<b>KO</b>	116-124 bp	3 db	174-320 bp	10 db	205-289 bp	8 db	171-192 bp	8 db	103-112 bp	3 db
<b>BI</b>	116-120 bp	2 db	202-247 bp	6 db	211-262 bp	7 db	171-192 bp	5 db	99-112 bp	2 db
<b>SRB</b>	120-124 bp	2 db	168-284 bp	11 db	231-309 bp	8 db	175-192 bp	6 db	99-110 bp	2 db

**12. táblázat:** A mikroszatellit lókuszok egyes populációkra jellemző privát allélméretei (bp) és az adott populáción belüli gyakoriságuk (0-1 közti érték lehet, 1=100%)

Populáció	Lókusz	Allélméret	Gyakoriság	Populáció	Lókusz	Allélméret	Gyakoriság	
<b>LF1</b>	BFRO002	110	0,004	<b>SZV</b>	OMM1064	331	0,007	
		OMM1064	158			0,001	<b>BI</b>	OMM1064
		164	0,006	Ssa408uos	245	0,056		
		216	0,003	SsoSL417	196	0,056		
		234	0,001	<b>JO</b>	OMM1064	250	0,061	
		239	0,001				272	0,015
		263	0,001				277	0,030
		346	0,003				316	0,106
		SsoSL417	169		0,001	Ssa408uos	253	0,045
	<b>LF2</b>	OMM1064	186	0,123			260	0,015
225			0,009			273	0,015	
		286	0,003	<b>KE</b>	OMM1064	162	0,045	
		296	0,003		<b>AK</b>	OMM1064	166	0,104
		337	0,003				224	0,052
		Ssa408uos	213	0,002	<b>KO</b>	OMM1064	174	0,321
			225	0,007		Ssa408uos	289	0,231
			269	0,002	<b>BA</b>	OMM1064	252	0,020
			281	0,002		Ssa408uos	284	0,020
			285	0,002	<b>SRB</b>	OMM1064	206	0,036
		303	0,002	Ssa408uos		309	0,250	

A vizsgált állományok összevont populációgenetikai analízisének eredményei a **13. táblázatban**, a markerenként adatok a **M2.2. melléklet M2. táblázatában** találhatóak. A két nukleáris PCR-RFLP lókusz közös vizsgálat során az átlag allélszám (Nma) a homozigóta szerb kontroll populáció kivételével minden állományban 2 volt. A minta méretétől függő



allélgazdagság ( $A_r$ ) értéke 1,000 és 2,000 között mozgott az egyes populációkban, míg az allélgyakoriságokkal korrigált effektív allélszám ( $N_{eff}$ ) értéke 1,000 és 1,825 között változott. A legmagasabb várt ( $H_e=0,459$ ) és tényleges ( $H_o=0,708$ ) heterozigotizáció értékeit a Kemence-patakban mértem, ahol a populáción belüli variancia komponens értéke ( $F_{IS}=-0,561$ ) is nagymértékű heterozigotizációra utalt. A Kemence-patak mellett még az LF1 állományban tapasztaltam a Hardy-Weinberg egyensúlytól való szignifikáns eltérést ( $p<0,01$ ), ami mindkét esetben az SL lókuszon mért heterozigotizáció többletéből eredt.

A mikroszatellit lókuszon mért átlagos allélszámok 3,75 és 18,60, az allélgazdagság értékei 4,805 és 7,276, illetve az effektív allélszámok 2,118 és 7,446 között mozogtak a közös analízis során. Mindhárom mutató esetén a legalacsonyabb értékeket a szerb kontroll populáció mellett a hazai Bittva-patakban tapasztaltam, ami az alacsonyabb egyedesszámmal magyarázható. A mikroszatellit lókuszon összevont elemzése alapján mindegyik vizsgált populáció Hardy-Weinberg egyensúlyban van, azonban a lókuszt külön vizsgálva heterozigotizáció többletet mértem az LF2 (BFRO002,  $F_{IS}=-0,111$ ,  $p<0,05$ , Ssa408uos,  $F_{IS}=-0,070$ ,  $p<0,001$ ) állományban, illetve heterozigotizáció hiányt tapasztaltam a Jósva-patak (BFRO002,  $F_{IS}=0,377$ ,  $p<0,05$ ) és az LF1 (SsoSL417,  $F_{IS}=0,083$ ,  $p<0,01$ ) állomány esetén (**M2. táblázat**). Ezzel összefüggően, a null allélok valószínűségét csak az LF1 populációban, az SsoSL417 lókuszon esetén mutattam ki.

**13. táblázat:** A vizsgált sebes pisztráng állományok populációgenetikai elemzése a két nukleáris PCR-RFLP és öt mikroszatellit (MS) lókuszon alkalmazásával. N: mintaszám,  $N_{ma}$ : átlagos allélszám,  $N_{eff}$ : effektív allélszám,  $A_r$ : Allél gazdagság,  $H_e$ : várt heterozigotizáció,  $H_o$ : megfigyelt heterozigotizáció,  $F_{IS}$ : beltenyészettességi koefficiens, HWE: Hardy-Weinberg egyensúlytól való eltérés szignifikanciája, NA=nincs adat, ns=nem szignifikáns, \*\*  $p<0,01$ ; \*\*\*  $p<0,001$ )

Populáció	N	Marker	$N_{ma}$	$N_{eff}$	$A_r$	$H_e$	$H_o$	$F_{IS}$	HWE
LF 1	401	PCR-RFLP	2	1,699	1,995	0,406	0,441	-0,088	**
		MS lókuszon	16,20	6,917	6,901	0,772	0,783	-0,014	ns
LF 2	243	PCR-RFLP	2	1,515	1,927	0,314	0,306	0,026	ns
		MS lókuszon	18,60	7,004	6,848	0,740	0,781	-0,055	ns
SZV	75	PCR-RFLP	2	1,523	1,992	0,345	0,373	-0,081	ns
		MS lókuszon	10,25	6,271	7,276	0,762	0,765	-0,003	ns
BA	25	PCR-RFLP	2	1,785	2,000	0,449	0,521	-0,163	ns
		MS lókuszon	10,50	7,145	7,102	0,812	0,884	-0,091	ns
JO	33	PCR-RFLP	2	1,316	1,944	0,241	0,277	-0,157	ns
		MS lókuszon	12,25	7,446	6,866	0,691	0,680	0,016	ns
KE	24	PCR-RFLP	2	1,825	2,000	0,459	0,708	-0,561	***
		MS lókuszon	6,75	3,764	4,815	0,685	0,692	-0,010	ns

Populáció	N	Marker	Nma	Neff	Ar	He	Ho	F <sub>is</sub>	HWE
AK	50	PCR-RFLP	2	1,432	1,983	0,305	0,290	0,048	ns
		MS lókus	8,25	4,841	5,613	0,676	0,671	0,007	ns
KO	14	PCR-RFLP	2	1,517	1,882	0,290	0,321	-0,114	ns
		MS lókus	5,75	3,993	5,772	0,629	0,685	-0,093	ns
BI	9	PCR-RFLP	1,5	1,264	1,500	0,183	0,222	-0,231	ns
		MS lókus	4,75	3,415	5,000	0,732	0,711	0,030	ns
SRB	14	PCR-RFLP	1	1,000	1,000	0,000	0,000	NA	NA
		MS lókus	3,75	2,118	4,805	0,565	0,571	-0,012	ns

#### 4.3.2. A vizsgált populációk közti genetikai diverzitás mértéke

A populációk közti varianciakomponens ( $F_{ST}$ ) adatait a **14. táblázat** tartalmazza. A nukleáris PCR-RFLP markerek esetén a szerb kontroll populáció szignifikánsan eltért a többi populációtól ( $F_{ST}=0,558-0,920$ ,  $p<0,001$ ). A magyar populációk közt közepes és nagymértékű szignifikáns genetikai divergenciát találtam ( $F_{ST}=0,027-0,231$ ,  $p<0,05$ ), és a Bittva-, Kölöntés és Kemence-patakok voltak a leginkább eltérő populációk ( $F_{ST}=0,116-0,231$ ). A mikroszatellit lókusok elemzése minden populáció közt szignifikáns genetikai eltérést jelzett ( $p<0,001$ ). A párosított  $F_{ST}$ -értékek a magyar populációk között közepes genetikai különbségre utaltak ( $F_{ST}=0,042-0,217$ ), és nagymértékű eltérést mutattak a magyar populációk és a szerb kontroll állomány között ( $F_{ST}=0,222-0,369$ ). Az átlagos  $F_{ST}$ -érték az összes populáció esetén  $0,110 \pm 0,039$  volt. A szerb kontroll mellett a legnagyobb különbségeket szintén a Bittva- és a Kölöntés-patakok esetén mértem.

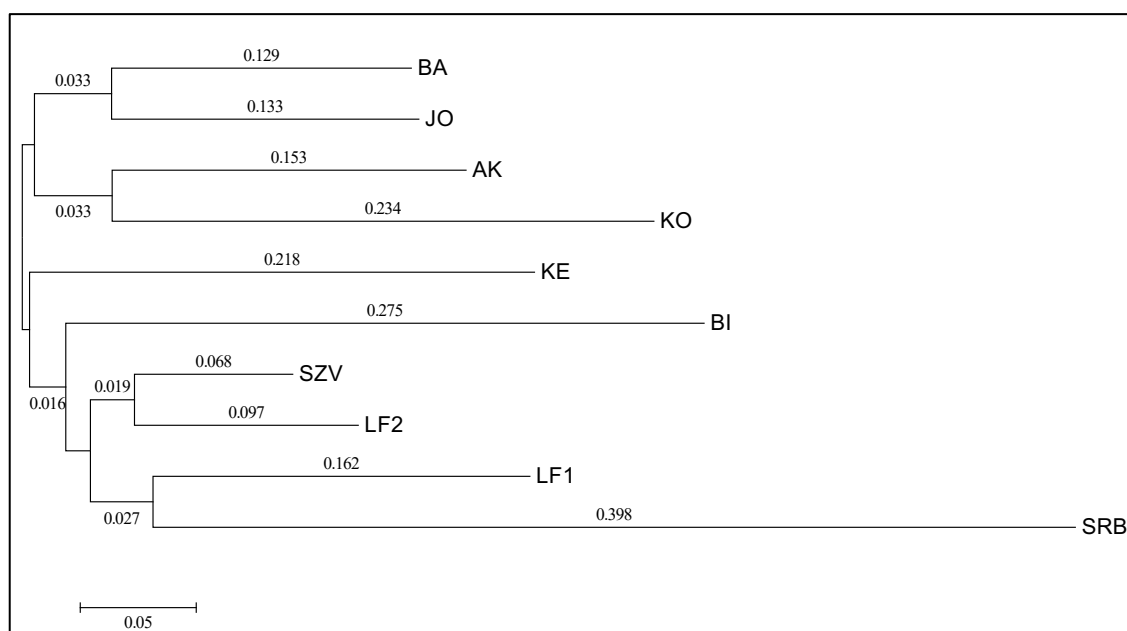
**14. táblázat:** A vizsgált sebes pisztráng populációk páronkénti  $F_{ST}$  eltérései és szignifikanciájuk a mikroszatellit (átló alatt) és a nukleáris PCR-RFLP (átló felett) adatok alapján. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ . A minimum és maximum értékeket a hazai populációkon belül félkövérrel, a teljes mintahalmazon belül félkövérrel és aláhúzással jelöltem.

	LF1	LF2	SZV	BA	JO	KE	AK	KO	BI	SRB
LF1		0.104***	0.027*	0.011	0.078**	0.043	0.037*	0.029	0.059	0.558***
LF2	0.075***		0.034**	0.055	0.036	0.052	0.045*	<b>0.231***</b>	0.153*	0.675***
SZV	0.060***	0.047***		0.018	0.013	0.044	0.004	0.094	0.048	0.674***
BA	0.085***	0.086***	0.063***		0.086*	0.007	0.042	0.102	0.119	0.615***
JO	0.076***	0.106***	<b>0.042***</b>	0.082***		0.116**	<b>0.001</b>	0.180*	0.061	0.814***
KE	0.132***	0.099***	0.100***	0.081***	0.154***		0.076	0.162***	0.178***	0.592***
AK	0.130***	0.075***	0.067***	0.089***	0.105***	0.136***		0.096	0.024	0.733***
KO	0.162***	0.156***	0.125***	0.119***	0.126***	0.156***	0.131***		0.047	0.812***
BI	0.108***	0.125***	0.098***	0.096***	0.125***	0.157***	0.184***	<b>0.217***</b>		<b>0.920***</b>
SRB	0.222***	0.247***	0.235***	0.234***	0.321***	0.287***	0.293***	<b>0.369***</b>	0.255***	

A mikroszatellit lókuszok allélfrekvenciái alapján meghatároztam a populációk közti Nei-féle ( $D_a$ ) genetikai távolságokat (Nei et al., 1983) (**15.táblázat**), és elkészítettem a populációk filogenetikai fáját (Neighbor-joining, NJ) (**14. ábra**). Az eredmények alapján szintén a szerb kontroll állomány tért el a legjobban a többi populációtól ( $D_a=0,537-0,682$ ), és a hazai populációk közt a legnagyobb genetikai távolságot is ugyanott mértem ( $D_a=0,582$ ), ahol a legnagyobb genetikai differenciáltságot is tapasztaltam ( $F_{st}=0,217$ ): a Bittva- és a Kölöntés-patak populációi közt, és szintén ez a két populáció mutatta a legnagyobb genetikai távolságot a többi populációtól. Ezen kívül a dendrogram megmutatta a hazai természetes vízfolyások és a tenyészállományok közti genetikai különbséget, azonban a populációk közti genetikai távolság, az  $F_{ST}$ -hez hasonlóan mérsékelt ( $D_a=0,165-0,582$ ) volt.

**15. táblázat:** A vizsgált sebes pisztráng populációk páronkénti Nei-féle ( $D_a$ ) genetikai távolsága A minimum és maximum értékeket a hazai populációkon belül félkövérrel, a teljes mintahalmazon belül félkövérrel és aláhúzva jelöltem.

	LF1	LF2	SZV	BA	JO	KE	AK	KO	BI
<b>LF2</b>	0,268								
<b>SZV</b>	0,272	<b>0,165</b>							
<b>BA</b>	0,376	0,348	0,301						
<b>JO</b>	0,349	0,369	0,226	0,262					
<b>KE</b>	0,472	0,344	0,344	0,340	0,451				
<b>AK</b>	0,456	0,309	0,270	0,336	0,358	0,392			
<b>KO</b>	0,502	0,422	0,360	0,472	0,398	0,504	0,386		
<b>BI</b>	0,477	0,395	0,407	0,452	0,438	0,497	0,530	<b>0,582</b>	
<b>SRB</b>	0,560	0,558	0,537	0,632	0,694	0,679	0,589	0,657	<b>0,682</b>

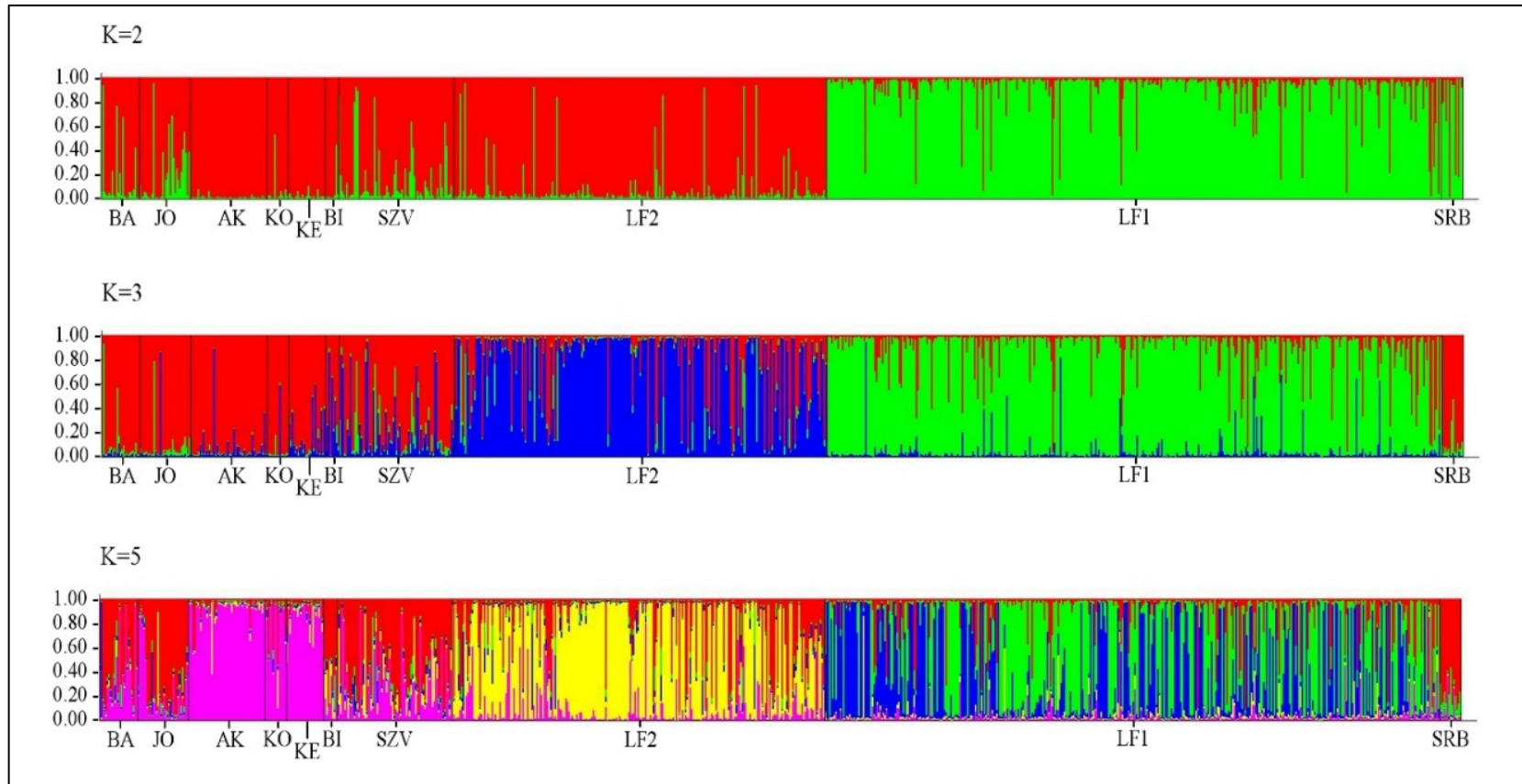


**14. ábra:** Neighbor-joining filogenetikai fa a mikroszatellit lókuszok allélfrekvenciáiból számolt  $D_a$ -távolságok alapján (Nei et al., 1983). A számok a csomóponttól mért távolságokat mutatják.

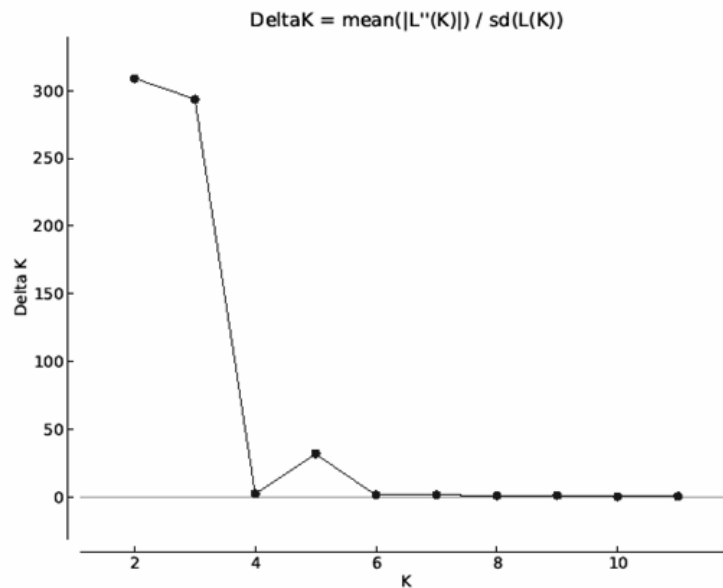
A teljes mintahalmaz genetikai összetételének vizsgálatához az egyedek mikroszatellit analízise alapján STRUCTURE szoftver segítségével meghatároztam az állományok genetikai szerkezetét földrajzi hozzárendelés nélkül, különböző klaszterek jelenlétét feltételezve. A STRUCTURE Harvester programcsomaggal végzett elemzés nem adott egyértelmű  $\Delta K$  eredményt, feltárva a mintahalmaz 2, 3 és 5 lehetséges klaszterét, azaz a 10 mintavételi helyről származó minták genetikailag 2, 3, vagy 5 külön csoportba sorolhatóak be (**15. és 16. ábra**). A klaszterszámok legnagyobb valószínűsége 2-nél volt, míg a legkisebb az 5-ös értéknél. Az eredmények tükrözik a Nei-féle genetikai távolságok alapján készített dendrogram elrendezését (**14. ábra**), azonban egyetlen klaszter sem korlátozódott egy populációra. Minden esetben a két lillafüredi (LF1 és LF2) tenyészállomány egyedei különböző klaszterekbe estek, illetve 3 és 5 klaszter esetén a többi populációtól is elkülönültek. A szilvásváradai tenyészállományban (SZV) lévő egyedek klaszterekhez való hozzárendelési valószínűsége átmeneti csoportot mutat a másik két tenyészállomány és a vad populációk között. A szerb kontroll csoport 5 klaszterhez rendelés esetén válik el a legjobban a többi populációtól, azonban nem alkot külön klasztert. A populációkat egyben vizsgálva az Apátkúti-patak egyedei közt figyelhető meg a legkisebb variancia.

A genetikai távolságok alapján PCA elemzést (Principal Component Analysis vagy főkomponens analízis) is végeztem, melynek eredménye a STRUCTURE analízishez hasonló összetételt, de strukturáltabb klaszterezést mutatott (**17. ábra**). Az egyedeket a tengelyek három fő csoportra osztják, amiből egyet főként az LF1 tenyészállomány alkot, egy pedig legfőképp a szerb populáció egyedeiből áll. A harmadik nagyobb csoport főként a függőleges tengely mentén helyezkedik el és a többi állomány átfedő egyedei alkotják, melyekből a STRUCTURE elemzéshez hasonlóan kiválnak az Apátkúti- és a Kölöntés-patak egyedei.

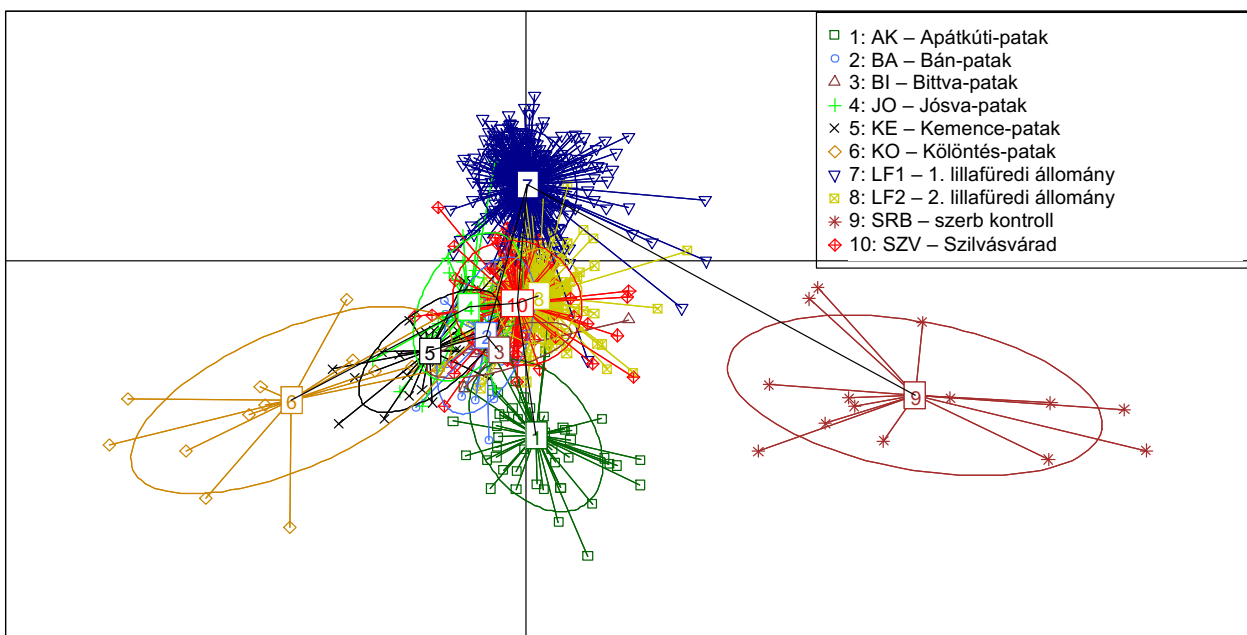
Mindkét szerkezeti elemzés a populációk közötti mérsékelt szétválásra utalt, amit az AMOVA elemzés eredményei is alátámasztottak. Az AMOVA vizsgálat a populációk közti alacsony varianciára utalt (a teljes variancia 10%-a, szabadsági fok=9), míg a teljes variancia 90%-a a populációkon belül található (szabadsági fok=1775), ami főként az egyedeken belüli varianciához kapcsolódik (a teljes variancia 81% -a, szabadsági fok=888), és csak alacsony variancia figyelhető meg az egyedek között (9%, szabadsági fok= 878).



**15. ábra:** A teljes mintahalmaz lehetséges genetikai szerkezete  $K = 2, 3$  és  $5$  klaszterekre bontva. Az egyedek klaszterekhez való hozzárendelését STRUCTURE szoftverrel készítettem el a mikroszatellit lókuszok eredményeit felhasználva, előzetes földrajzi csoportosítás nélkül. Az y tengelyen az adott egyed klaszterekhez való hozzárendelésének valószínűsége látható.



**16. ábra:** A STRUCTURE HARVESTER programmal számított  $\Delta K$  függvény grafikonja, melynek x-tengelye a vizsgált klaszterszámokat jeleníti meg, y-tengelye a  $\Delta K$  értékeket. Tesztelt értékek:  $K = 1-12$ .



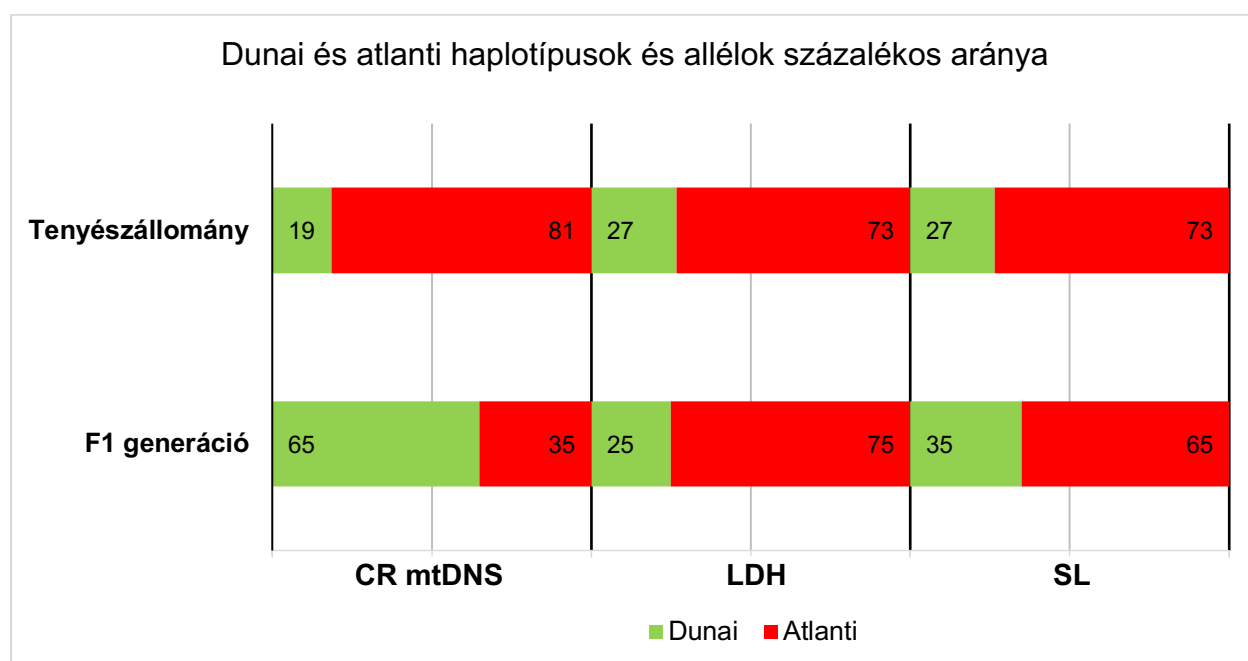
**17. ábra:** A vizsgált állományok főkomponens analízise (PCA) a mikroszatellit lókuszok eredményei alapján

#### 4.4. Genetikai markerekre alapozott tenyésztési rendszer kialakítása

A lillafüredi állományok (LF1 és LF2) PCR-RFLP és a mikroszatellit lókuszok eredményeit az **M2.3.melléklet, M3. táblázata** tartalmazza. A markerekre alapozott szaporítás során a két lillafüredi állományt egyben kezeltem (644 egyed). A sejtmagi allélok alapján létrehozott pontozási rendszerben az egyedek átlagos pontszáma 3 volt, a minimum érték 0 és a maximum

érték 9 volt. Összesen 93 db dunai mitokondriális haplotípussal rendelkező ikrás egyedét találtam. A 2014. novemberében szaporított F1 generáció, 31 egyedének PCR-RFLP és a mikroszatellit lókusztól való vizsgálata során kapott eredményeket a **18. ábra** és a **M2.3. melléklet, M4. táblázata** tartalmazza.

A három PCR-RFLP lókusztól való vizsgálata során a CR mtDNS-en a dunai haplotípus aránya nagymértékben (19-ről 65%-ra) növekedett, az SL lókusztól való vizsgálata során szintén megfigyelhető egy kismértékű (27-ről 35%-ra) dunai allél növekedés, azonban az LDH lókusztól való vizsgálata során nem tapasztaltam a dunai allélok feldúsulását (**18. ábra**). A mikroszatellit lókusztól való vizsgálata során az allélok vonal szerinti besorolása nem egyértelmű a sok új allél miatt, azonban összességében elmondható, hogy az F1 generációban minden lókusztól való vizsgálata során az irodalomban fellelhető dunai allélok magas aránya figyelhető meg (pl. SsoSL438 lókusztól való vizsgálata során) (**M2.3. melléklet, M4. táblázat**).



**18. ábra:** Dunai és atlanti alléllal/haplotípussal rendelkező sebes pisztrángok aránya a lillafüredi tenyészállományban (n=644) és az genetikai markerek alapján szaporított F1 generációban (n=31), a három PCR-RFLP lókusztól való vizsgálata alapján

## 5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

### 5.1. A hazai sebes pisztráng állományok evolúciós vonal szerinti csoportosítása

Munkám során felmértem hat hazai és egy külföldi természetes vízfolyás és három sebes pisztráng tenyészállomány genetikai összetételét, nyolc DNS marker alkalmazásával. A vizsgált markerek alkalmazhatóságát számos korábbi vizsgálat bizonyította a genetikai összetétel hatékony elemzése szempontjából, azonban figyelembe kell venni a génsodródás eltérő hatását az egyes markerek esetén, amit az alacsony mintaszámok is befolyásolhatnak (Hansen et al., 2000; Henry & Ferguson, 1985; Horreo et al., 2015; Marić, Snoj, et al., 2006). A minták elemszámai nagyban függttek a mintavétel körülményeitől, a hidrogeográfiai jellemzőktől vagy a halak mennyiségétől az adott vízfolyásban. Például a Bittva-patakot csak három ponton tudtuk mintázni (mindegyiket 100 méteres szakaszon), egymástól néhány km-re, illetve további populációk esetén is a minták mennyisége viszonylag alacsony volt, különösképp a Kölöntés-patakban és a szerb kontrollcsoportban.

A hazai pisztráng állományok eredetéről nagyon kevés információ áll rendelkezésre, és az ismeretek többsége anekdotikus információkból származik. Ennek oka, hogy az I. világháború előtt főként a mai Szlovákiában, Ukrajnában és Romániában található magasabb hegyvidéki pisztrángos vizeket részesítették előnyben, és csak az 1920-as évek után nőtt meg az érdeklődés a mai Magyarország alacsony hegláncainak pisztrángos vizei iránt. A lillafüredi pisztrángtelepet 1932-ben alapították, és az első ikrák az osztrák Traismauerből és szlovákiai Znióvárjáról (Kláštor pod Znievom) érkeztek 1933-ban. Ebből és a környező patakokból származó egyedek szaporításából származik a hazai patakokba telepített halak többsége, többek közt a Bán- és Jósva-patakokban is dokumentálták ezen halak leszármazottjait (Hoitsy, 2002). A szilvásváradi sebes pisztráng tenyészállomány eredetileg a Szalajka-patakban természetesen is előforduló egyedekből származott, azonban további alakulásáról hivatalos adatokkal nem rendelkezünk.

A vizsgálataim feltárták a tenyészállományok kevert eredetét, valamint a természetes állományokon belül az atlanti és dunai vonal genetikai keveredését. A mintavételi helyszínek a Duna vízgyűjtőjébe esnek, így főként a dunai vonalra jellemző allélok megjelenését vártam, azonban minden hazai helyszínen nagy arányban találtam atlanti haplotípusokat és allélokat. Az általam megfigyelt atlanti haplotípusokat már több európai populációban is kimutatták (pl. At1 és At2: Cortey et al., 2009; At3: Duftner et al., 2003). Főként az Atlanti-medencére jellemzőek (pl. Spanyolországban, Norvégiában és Izlandon is megtalálhatóak), azonban a Duna vízgyűjtőjének nyugati részén, és kevert természetes állományokban is megjelentek, többek közt például Ausztriában, Csehországban, Szlovákiában és Olaszországban (Cortey et al., 2009; Duftner et al., 2003; Fruciano et al., 2014; Gratton et al., 2014; Kohout et al., 2012; Meraner et al., 2007). A



vizsgált mintahalmazban megfigyelhető dunai haplotípusok egy részét korábban csak Ausztria és Szlovákia természetes populációiban írták le (Da1, Da2, Da3: Duftner et al., 2003; Kohout et al., 2012), illetve két haplotípust (Da4 és Da5), melyek a magyar állományokon belül csak a tenyészetekben jelentek meg, e vizsgálat előtt szintén csak szlovák patakokban mutattak ki (Kohout et al., 2012). A Da6 haplotípust ezidáig nem írták le, azonban a network analízis alapján a dunai vonalhoz tartozik. Ezen haplotípus előfordulása a Kemence-patak egyetlen egyedére korlátozódott, azonban a privát haplotípus tisztázásához a populáció további egyedeinek vizsgálata szükséges.

Eredményeimhez hasonlóan, a sebes pisztráng különböző mitokondriális vonalainak introgresszív hibridizációját a Duna vízgyűjtőjében több helyen is kimutatták. Csehország és Szlovákia területén, 25 természetes és öt tenyészállomány, 638 egyedének vizsgálata során megállapították, az atlanti vonal túlsúlyát (66-95%) a Duna vízgyűjtőjében, ami egyértelműen az atlanti forrásból származó telepítések következtében alakult ki (Kohout et al., 2012). Ausztriában 117 helyszínen 2568 egyed vizsgálta során feltárták a különböző sebes pisztráng populációk genetikai összetételét: a Duna bajorországi szakaszán az atlanti mitokondriális vonal dominál (74-100%), majd a folyásirány szerint lefelé haladva a dunai haplotípus növekvő százalékát tapasztalták (24-70%). A tiszta dunai állományok az Alpokban található, izolált vízfolyásokra korlátozódtak, míg a Duna felső szakaszán, az Alpoktól észak-északkeletre, a két vízgyűjtő határán, az atlanti vonal utolsó jégkorszak alatti, természetes megjelenését is dokumentálták. Ezzel szemben az Alpoktól dél-délkeletre az atlanti vonal megjelenése egyértelműen a telepítésekből és az azt követő introgresszióból ered (Lerceteau-Köhler et al., 2013; Schenekar et al., 2014). Az atlanti vonal dunai vízgyűjtőben való természetes előfordulásáról korlátozott információk állnak rendelkezésre, illetve ezidáig csak a vízgyűjtők határán írták le ezt a jelenséget, ezen felül a Duna osztrák és szlovák területén leírt atlanti haplotípusok és allélok aránya a hazai populációkban mérthez hasonlóan alakultak, így magyarországi megjelenésük is a telepítésekhez kapcsolható. Feljegyzések alapján a hazai tenyészállományok részben kevert eredetűek, a hazai vizekből befogott, őshonos sebes pisztráng egyedek és az atlanti eredetű, osztrák, német vagy dán állományokból származó egyedek párosításából erednek. Ezt a tenyésztési stratégiát az utóbbi egyedek jobb gazdasági teljesítményével magyarították (Horreo et al., 2015). Ezen állományokból származó utódokkal 1933 és 2004 között rendszeresen telepítették a hazai természetes vízfolyásokat, ezen felül pedig a magyarországi horgászegyesületek saját területeiket különböző forrásokból származó sebes pisztráng egyedekkel telepítették, melyek együttesen járultak hozzá a vonalak további hibridizációjához.

Magyarországon jelenleg nem létezik olyan szabályozás, amely a fajok szintjét meghaladó, nem őshonos populációkkal rendelkező természetes vízfolyások telepítésére vonatkozna. Habár a

telepítés az autochton (őshonos) populációk fontos természetvédelmi tevékenysége lehet (Taylor, 1991), a hibridizáció rosszabb fitnesszt és az őshonos fajok genetikai keveredését okozhatja (Allendorf et al., 2001). Ideális esetben a telepítést csak a helyi állományból származó egyedek felhasználásával, illetve az egyedek támogató tenyésztésével kellene végezni. Ez a stratégia széles körben elterjedt a lazacfélék megőrzésében (Berrebi et al., 2000; Verspoor et al., 2007; Horreo et al., 2008; Gil et al., 2016). A vonalak keveredése, a kis populációméret és a kevés ivarérett egyed miatt a vizsgált állományok esetén ez nem lehetséges megoldás. Elméletileg, ha Magyarországon találnánk egy olyan populációt, amiben nem tapasztalható a vonalak keveredése, akkor javasoljuk az adott populáció védelmét, és a telepítések elvégzését ebből a populációból származó egyedekkel. Azonban a jelenlegi természetes populációk esetén ez a módszer nem javasolt, mivel egyik állomány sem képvisel egyedi értéket, de populációgenetikailag egészségesek.

Másik megoldás lehet, a dunai génhányad feldúsítása marker asszociált szelekció révén, majd ezen egyedekkel végzett telepítés annak érdekében, hogy minél többet meg tudjunk őrizni a hazánkban kialakult sebes pisztráng genetikai háttéréből, jóllehet ez a módszer tisztán dunai állomány visszaállítására nem ad lehetőséget (Baric et al., 2010; Weiss, 2005). Az általunk kialakított tenyésztési rendszerrel az F1 generációban sikeresen növeltük a dunai haplotípus és allélok arányát a vizsgált lókuszon a lillafüredi tenyészállomány anyaállományát felhasználva, azonban ügyelni kell az állomány megfelelő fitnesszére, a teljesítmény leromlásának és a beltenyésztség kialakulásának elkerülésére (Guimaraes et al., 2007).

## **5.2. A hazai sebes pisztráng állományok populációgenetikai állapota**

A sejtmagi markerek populációgenetikai analízise kimutatta, hogy az vizsgált állományok Hardy-Weinberg egyensúlyban vannak. Csak a lillafüredi tenyészetek és Jósva- és Kemence-patak esetén tapasztaltam a megfigyelt heterozigóták számának szignifikáns eltérést az SL és néhány mikorszatellit lókuszon. A csökkent genetikai variancia egyes populációkban a beltenyésztségre, múltbéli palacknyak-hatásra utalhat, illetve a szerb állomány esetén az izoláció következménye, míg a magas genetikai sokféleség génáramlás hatására alakulhat ki. A tényleges populációméret is befolyásolja a genetikai sokféleség mintázatát. Az alacsony tényleges populáció nagyságú állományok várhatóan alacsonyabb genetikai sokféleséggel rendelkeznek az erősebb genetikai sodródás miatt. Ezenkívül az alacsonyabb diverzitás azt sugallhatja, hogy a közelmúltban kevés egyed alkotta a populációt (Pecsenye, 2006; Freeland et al., 2012). Az említett folyamatok összefügghetnek különböző antropogén hatásokkal is (pl. populációk mesterséges keveredésével), illetve az eredmények utalhatnak a természetes populációk telepítése után maradt, de rosszabb teljesítményű, beltenyészített egyedek jelenlétére is (Ferguson, 2007; Weiss &

Schmutz, 1999). Az *sdY* ivari marker eredményei alapján az ivarok aránya a tenyészállományokban és a Kemence-patakban egyforma, míg a többi vízfolyásban az ikrás egyedek kevesebb, mint 50%-ban fordultak elő. Fontos megjegyezni, hogy ezeket az eredményeket befolyásolhatja a kis populációméret és az abból fakadó alacsonyabb mintaszám is.

A vizsgált állományok közti genetikai keveredést az evolúciós vonalakon túl, a populációgenetikai mutatókkal is igazoltam. Az  $F_{ST}$  értékek alapján a magyarországi állományok többsége közt mérsékelt vagy közepes különbséget tapasztaltam, ami a területi elszigeteltség miatt a mesterséges telepítések hatására bekövetkező hibridizációra utalhat (Vähä & Primmer, 2006). Ezt az elméletet a mikroszatellit lókuszok AMOVA elemzése is megerősítette, ami a populációk között alacsony, míg a populációkon belüli magas fokú diverzitásra utalt. A genetikai keveredés részleteit tárták fel a network, klaszter- és főkomponens-analízis eredményei, melyek szintén antropogén eredetű hibridizációra utalhatnak. A STRUCTURE Harvester program nem tudta egyértelműen meghatározni a genetikai klaszterek számát, azonban a különböző analízisek eredményei öt klaszter jelenlétét valószínűsítik. A STRUCTURE analízisben létrejött genetikai csoportok hasonlóan helyezkednek el a populációkon belül, mint a mitokondriális haplotípusok a network analízis során. Ezt az összetételt a PCA elemzés is megerősítette, ami szintén öt genetikai csoportot különített el, miközben az egyének besorolása egyértelműbb volt, mint a STRUCTURE analízisben, ezért javaslom a két elemzés együttes használatát. A természetes vízfolyások és a szilvásváradai tenyészállomány közti átfedés egyértelmű volt, csak a földrajzilag elkülönülő és tisztán dunai, szerb kontroll csoport mutatott nagymértékű eltérést az elemzések során. A hazai állományok vizsgálata során jól látható, hogy a genetikai klaszterek nem kapcsolódnak a földrajzi elhelyezkedésükhöz. Kizárólag a Jósva- és Bán-patakok populáció esetén figyelhető meg enyhe földrajzi és genetikai kapcsolat, azonban ezen populációk is egy klaszterbe kerültek a többi vad állománnyal, amelyek közt viszont genetikai különbségek is megfigyelhetők. A vad állományokra jellemző klaszterek összetett genetikai felépítése az antropogén hatásokon túl, annak az eredménye lehet, hogy az idegen egyedek a telepítések, esetleg természetes vándorlások során szaporodtak az adott vízfolyásban eredetileg élő egyedekkel, amelyek genetikai összetétele a sajátos környezeti feltételekhez már igazodott (Keller et al., 2011).

A keveredések ellenére minden hazai populációban megtalálhatók az ősi genetikai háttér elemei, amelyekre a viszonylag nagyszámú privát allél mennyisége utal. Privát allélok minden populációban találtam, de a frekvenciák alacsonyak voltak, legnagyobb arányban a Bittva- és Kölöntés-patakokban sikerült kimutatni egyedi allélok, ami arra utal, hogy az izolált, kis populációk fontosak lehetnek a genetikai sokféleség megőrzésében, ahogy azt Norvégiában és Romániában kimutatták (Linløkken et al., 2014; Popa et al., 2019). Azonban nem találtam olyan egyedet melyben nem tapasztalható a vonalak keveredése. A „tisza” egyedek azonosítására az

elemzett egyedek és populációk számának növelésével lenne lehetőség (Hansen & Mensberg, 2009).

Eredményeim alapján az európai állományokhoz hasonlóan a telepítések hatására kialakuló genetikai keveredések figyelhetőek meg a hazai sebes pisztráng állományok esetén. Az egyedi populációk értékének elvesztése mellett a nem őshonos halakkal történő hibridizáció hatására, a vadon élő egyedek csökkent fitnessét figyelhető meg (Muhlfeld et al., 2009; Pinter et al., 2019). A fenntartható halgazdálkodás szempontjából a sebes pisztráng tenyésztése és telepítése során az alábbi szempontokat javaslom figyelembe venni:

- Meg kell határozni, hogy szükséges-e a telepítés a meglévő vadállomány mellett. Ha lehetséges, kiegészítő állomány helyett támogató tenyésztést kell előnyben részesíteni.
- Kerülni kell a különböző vízgyűjtők közötti átvezetéseket és a különböző eredetű pisztrángok keverését.
- A halaknak olyan vízgyűjtőből vagy régióból kell származniuk, ahová kihelyezik őket. Figyelembe kell venni a hidrogeográfiai, a helyi környezeti viszonyokat és a genetikai elemzések eredményeit.
- Génmegőrzési célból tartott tenyészállományok egyedeit nem szabad sok generáción keresztül tenyészteni vadon élő, helyi halakkal történő vérfrissítés nélkül a genetikai sodródás és a genetikai variabilitás csökkenésének megakadályozása érdekében.
- A génmegőrzési célból tenyésztett egyedeket a természetes környezethez hasonló körülmények között kell nevelni a háziasítás és a szelekció hatásának csökkentése érdekében.
- El kell kerülni az erősen háziasított és más területekről származó egyedek telepítését.
- A mesterséges szaporítás technikáit optimalizálni kell a populációk genetikai változatosságának megőrzése érdekében.

## 6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

Az elvégzett munkám alapján a következő új tudományos eredményeket értem el:

1. Elvégeztem hat hazai és egy külföldi természetes vízfolyás és három sebes pisztráng tenyészállomány első, átfogó genetikai vizsgálatát és összehasonlítását. Megállapítottam, hogy a hazai állományok genetikai összetétele átfed, csak a szerb populáció különíthető el egyértelműen.

2. Nyolc DNS marker alkalmazásával elvégeztem a sebes pisztráng jellemző evolúciós vonalainak elkülönítését a vizsgált állományokban. A hazai állományok esetén az atlanti és dunai vonal keveredését mutattam ki, míg a szerb populációban csak a dunai vonalra jellemző allélokot találtam.

3. Kimutattam egy új dunai haplotípust a mitokondriális DNS kontroll régiójában a Kemence-patak egyedei közt.

4. Leírtam a vizsgált populációkra jellemző mikroszatellit allélméreteket és privát allélokot.

5. A különböző lazacfélékben leírt, Y kromoszómához kötött, ivari marker alkalmazásával felmértem a vizsgált állományok ivari összetételét. Megállapítottam, hogy a tenyészállományokban a két ivar aránya egyenlő, míg a természetes vízfolyásokban a hím ivar túlsúlyát tapasztaltam.

6. Sikeresen létrehoztam a DNS-markerekre alapozott tenyésztési rendszert a lillafüredi sebes pisztráng állományban.

## 7. ÖSSZEFOGLALÁS

Az európai sebes pisztráng populációk mitokondriális DNS kontroll régiójának elemzése alapján, öt fő evolúciós vonal (atlanti, dunai, mediterrán, adriai, márvány) különíthető el, amelyek többnyire a fő vízgyűjtő területekhez kapcsolódtak, azonban a vonalak nagymértékű, főleg antropogén eredetű keveredését figyelték meg. Magyarország hidrogeográfiai adottságai miatt a természetes populációk elméletileg a dunai vonalhoz tartoznának, azonban ezt genetikai vizsgálatok nem igazolták.

Vizsgálataim során kilenc DNS markert (mitokondriális szekvencia, mikroszatellitek, nukleáris PCR-RFLP markerek és ivari marker) alkalmaztam hat hazai, egy szerb természetes sebes pisztráng állomány és három tenyészállomány genetikai összetételének és populációgenetikai állapotának felmérésére.

A mitokondriális DNS kontroll régió és két sejtmagi PCR-RFLP marker eredményei alapján az atlanti és a dunai vonalak keveredése és az atlanti haplotípus túlsúlya (51-100%) figyelhető meg minden hazai populációban, ami a múlt században lezajlott állomány beszerzések és telepítések következménye, ez alól kivétel a tisztán dunai eredetű, szerb kontroll állomány. A magyar populációkban egy új dunai haplotípust azonosítottam. Az ivar-specifikus marker azonos ivararányt mutatott ki a tenyészállományokban és a Kemence-patakban, míg más természetes vízfolyásokban az ikrás egyedek aránya 50% alatt volt. A mikroszatellit lókuszok közül négy magas polimorfizmust mutatott, egy (BFRO002) pedig az alacsonyabb polimorfitás mellett alkalmas volt a dunai és atlanti vonalak elkülönítésére. A mikroszatellit allélok gyakorisága alapján végzett klaszter- és főkomponens-analízis genetikailag átfedő állományokra utalt, azonban a populációk még mindig különböznek egymástól, amire a nagyszámú privát allélok mennyisége (összes allél 30%-a) is utal. Az állományok többnyire Hardy-Weinberg egyensúlyban vannak, az eltérések a kis populációméret miatt, a telepítések vagy a beltenyésztettség hatására alakulhattak ki. A PCR-RFLP és mikroszatellit markerekkel végzett vizsgálatok az emberi beavatkozás jelentős mértékű hatását igazolták a magyar populációk esetében.

A mesterséges telepítés és az egyedek vándorlása jelentős genetikai hatással lehet a vadon élő pisztrángpopulációk genetikai összetételére. Jelenleg Magyarországon nincsenek iránymutatások vagy általános gyakorlatok a kis patakok telepítésére, azonban a populációk genetikai hátterét figyelembe kell venni a természetvédelmi intézkedések kidolgozása során.

## 8. SUMMARY

Analyses of control region sequences of mitochondrial DNA of European brown trout populations have revealed five main evolutionary lineages (Atlantic, Danubian, Mediterranean, Adriatic, Marbled) which were mostly related to the main drainage areas, however hybridization among lineages from anthropogenic sources has been reported. Due to the hydrogeography of Hungary, wild populations should theoretically belong to the Danubian lineage, but, this has not been verified by genetic studies.

In my study multiple molecular marker sets (mitochondrial sequence, microsatellites, PCR-RFLP of nuclear markers and a sex marker) were used to investigate the genetic composition and population genetics of the brown trout populations in broodstocks of two hatcheries and six wild streams in Hungary and one in Serbia.

Due to the stocking in the last centuries, the admixture of Atlantic and Danubian lineages and the excess of Atlantic haplotypes (51-100%) in these populations, except the Serbian wild population with pure Danubian origin, was observed by control region sequences of mitochondrial DNA and PCR-RFLP markers in nuclear genome. One unpublished Danubian haplotype was found in the Hungarian populations. The sex-specific marker revealed equal sex ratio in the broodstocks and Kemence stream, whereas in other wild streams the proportion of female individuals were less than 50%. Four of the microsatellite loci were highly polymorphic, and due to the lower polymorphism one of them (BFRO002) was able to distinguish the lineages. Structure and principal component analyses based on the alleles of microsatellite loci also revealed overlapping populations, however, the populations were still significantly different from each other which was also confirmed by the numerous private alleles (30% of all alleles). The populations were mostly in Hardy-Weinberg equilibrium, the deviations can be caused by small population size, stocking or inbreeding. The analysis of PCR-RFLP and microsatellite loci revealed anthropogenic influence in all Hungarian populations.

Stocking and migration can have a significant genetic impact on trout populations of wild streams, however there are no guidelines or common practices for stocking of small streams in Hungary, and thus the genetic background of these populations should be considered when developing conservation actions.





## 9. MELLÉKLETEK

### M1. Irodalomjegyzék

- Ahmadian, A., Gharizadeh, B., Gustafsson, A. C., Sterky, F., Nyrén, P., Uhlén, M., & Lundeberg, J. (2000). Single-nucleotide polymorphism analysis by pyrosequencing. *Analytical Biochemistry*. <https://doi.org/10.1006/abio.2000.4493>
- Alemdag, M., Ozturk, R. C., Sahin, S. A., & Altinok, I. (2019). Karyotypes of danubian lineage brown trout and their hybrids. *Caryologia*. <https://doi.org/10.13128/caryologia-160>
- Allendorf, F. W., Leary, R. F., Spruell, P., & Wenburg, J. K. (2001). The problems with hybrids: Setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution*, *16*(11), 613–622. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02290-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02290-X)
- Allendorf, F. W., & Thorgaard, G. H. (1984). Tetraploidy and the Evolution of Salmonid Fishes. In *Evolutionary Genetics of Fishes*. [https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4652-4\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4652-4_1)
- Almodóvar, A., Nicola, G. G., Elvira, B., & García-Marín, J. L. (2006). Introgression variability among Iberian brown trout Evolutionary Significant Units: The influence of local management and environmental features. *Freshwater Biology*, *51*(6), 1175–1187. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01556.x>
- Andersson, A., Jansson, E., Wennerström, L., Chiriboga, F., Arnyasi, M., Kent, M. P., Ryman, N., & Laikre, L. (2017). Complex genetic diversity patterns of cryptic, sympatric brown trout (*Salmo trutta*) populations in tiny mountain lakes. *Conservation Genetics*. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-0972-4>
- Aurelle, D., & Berrebi, P. (1998). Microsatellite markers and management of brown trout *Salmo trutta fario* populations in southwestern France. *Genetics Selection Evolution*, *30*, S75. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-30-S1-S75>
- Aykanat, T., Johnston, S. E., Orell, P., Niemelä, E., Erkinaro, J., & Primmer, C. R. (2015). Low but significant genetic differentiation underlies biologically meaningful phenotypic divergence in a large Atlantic salmon population. *Molecular Ecology*, *24*(20), 5158–5174. <https://doi.org/10.1111/mec.13383>
- Baird, N. A., Etter, P. D., Atwood, T. S., Currey, M. C., Shiver, A. L., Lewis, Z. A., Selker, E. U., Cresko, W. A., & Johnson, E. A. (2008). Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003376>
- Bandelt, H. J., Forster, P., & Röhl, A. (1999). Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, *16*(1), 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Bardakci, F., Degerli, N., Ozdemir, O., & Basibuyuk, H. H. (2006). Phylogeography of the Turkish

- brown trout *Salmo trutta* L.: Mitochondrial DNA PCR-RFLP variation. *Journal of Fish Biology*, 68(SUPPL. 1), 36–55. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00948.x>
- Baric, S., Riedl, A., Meraner, A., Medgyesy, N., Lackner, R., Pelster, B., & Dalla Via, J. (2010). Alpine headwater streams as reservoirs of remnant populations of the Danubian clade of brown trout. *Freshwater Biology*, 55(4), 866–880. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02318.x>
- Behnke, R. J. (1986). Brown trout. *Trout*, 27, 42–47.
- Bernatchez, L. (2001). The Evolutionary History of Brown Trout (*Salmo Trutta* L.) Inferred From Phylogeographic, Nested Clade, and Mismatch Analyses of Mitochondrial DNA Variation. *Evolution*, 55(2), 351–379.
- Bernatchez, L., & Danzmann, R. G. (1993). Congruence in control-region sequence and restriction-site variation in mitochondrial DNA of Brook Charr (*Salvelinus fontinalis* Mitchill)1. *Molecular Biology and Evolution*, 10(5), 1002–1014. [http://www.bio.ulaval.ca/louisbernatchez/pdf/\(018\)Bernatchez\\_MBE\\_93.pdf](http://www.bio.ulaval.ca/louisbernatchez/pdf/(018)Bernatchez_MBE_93.pdf)
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1992.tb00172.x>
- Berrebi, P., Povz, M., Jesensek, D., Cattaneo-Berrebi, G., & Crivelli, A. J. (2000). The genetic diversity of native, stocked and hybrid populations of marble trout in the Soca river, Slovenia. *Heredity*, 85(3), 277–287. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2000.00753.x>
- Berthelot, C., Brunet, F., Chalopin, D., Juanchich, A., Bernard, M., Noël, B., Bento, P., Da Silva, C., Labadie, K., Alberti, A., Aury, J.-M., Louis, A., Dehais, P., Bardou, P., Montfort, J., Klopp, C., Cabau, C., Gaspin, C., Thorgaard, G. H., ... Guiguen, Y. (2014). The rainbow trout genome provides novel insights into evolution after whole-genome duplication in vertebrates. *Nature Communications*, 5, 3657. <https://doi.org/10.1038/ncomms4657>
- Beuzen, N. D., Stear, M. J., & Chang, K. C. (2000). Molecular markers and their use in animal breeding. *Veterinary Journal (London, England: 1997)*, 160(1), 42–52. <https://doi.org/10.1053/tvj.2000.0468>
- Birky, C. W., Fuerst, P., & Maruyama, T. (1989). Organelle gene diversity under migration, mutation, and drift: Equilibrium expectations, approach to equilibrium, effects of heteroplasmic cells, and comparison to nuclear genes. *Genetics*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1973.tb00101.x>
- Blears, M. J., De Grandis, S. A., Lee, H., & Trevors, J. T. (1998). Amplified fragment length polymorphism (AFLP): A review of the procedure and its applications. In *Journal of*

- Industrial Microbiology and Biotechnology*. <https://doi.org/10.1038/sj.jim.2900537>
- Bogataj, K. (2010). *Genetic analysis of native brown trout (Salmo trutta) populations in Slovenia*.
- Botstein, D., White, R. L., Skolnick, M., & Davis, R. W. (1980). Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. In *American Journal of Human Genetics*. <https://doi.org/10.17348/era.9.0.151-162>
- Brown, W. M. (1985). The Mitochondrial Genome of Animals. In *Molecular Evolutionary Genetics*. [https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4988-4\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4988-4_2)
- Bruford, M. W., & Wayne, R. K. (1993). Microsatellites and their application to population genetic studies. *Current Opinion in Genetics and Development*. [https://doi.org/10.1016/0959-437X\(93\)90017-J](https://doi.org/10.1016/0959-437X(93)90017-J)
- Cariello, N. F., Scott, J. K., Kat, A. G., Thilly, W. G., & Keohavong, P. (1988). Resolution of a missense mutant in human genomic DNA by denaturing gradient gel electrophoresis and direct sequencing using in vitro DNA amplification: HPRT(Munich). *American Journal of Human Genetics*.
- Carney, M., Taggart, J. B., & Høyheim, B. (2000). Characterization of microsatellite and minisatellite loci in Atlantic salmon ( *Salmo salar* L .) and cross-species amplification in other salmonids. *Molecular Ecology*, 9, 2175–2178.
- Chee, M., Yang, R., Hubbell, E., Berno, A., Huang, X. C., Stern, D., Winkler, J., Lockhart, D. J., Morris, M. S., & Fodor, S. P. A. (1996). Accessing genetic information with high-density DNA arrays. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.274.5287.610>
- Çiftci, Y., & Okumuş, İ. (2002). Fish population genetics and applications of molecular markers to fisheries and aquaculture: I-basic principles of fish population genetics. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2(2002), 145–155.
- Cormack, R. M., Hartl, D. L., & Clark, A. G. (1990). Principles of Population Genetics. *Biometrics*. <https://doi.org/10.2307/2531471>
- Cortey, M., Vera, M., Pla, C., & García-Marín, J. L. (2009). Northern and Southern expansions of Atlantic brown trout (*Salmo trutta*) populations during the Pleistocene. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97(4), 904–917. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01220.x>
- Cotton, R. G. H. (1993). Current methods of mutation detection. *Mutation Research - Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*. [https://doi.org/10.1016/0027-5107\(93\)90060-S](https://doi.org/10.1016/0027-5107(93)90060-S)
- Crespi, B. J., & Fulton, M. J. (2004). Molecular systematics of Salmonidae: Combined nuclear data yields a robust phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(2), 658–679. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.08.012>
- Danzmann, R. G., Cairney, M., Davidson, W. S., Ferguson, M. M., Gharbi, K., Guyomard, R.,

- Holm, L. E., Leder, E., Okamoto, N., Ozaki, A., Rexroad, C. E., Sakamoto, T., Taggart, J. B., & Woram, R. A. (2005). A comparative analysis of the rainbow trout genome with 2 other species of fish (Arctic charr and Atlantic salmon) within the tetraploid derivative Salmonidae family (subfamily: Salmoninae). *Genome*. <https://doi.org/10.1139/g05-067>
- Dodgson, J. B., Cheng, H. H., & Okimoto, R. (1997). DNA Marker Technology: A Revolution in Animal Genetics. *Poultry Science*. <https://doi.org/10.1093/ps/76.8.1108>
- Duftner, N., Weiss, S., Medgyesy, N., & Sturmbauer, C. (2003). Enhanced phylogeographic information about Austrian brown trout populations derived from complete mitochondrial control region sequences. *Journal of Fish Biology*, 62, 427–435. <https://doi.org/10.1046/j.0022-1112.2003.00038.x>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Eze, F. (2019). Marker-assisted Selection in Fish: A Review. *Asian Journal of Fisheries and Aquatic Research*. <https://doi.org/10.9734/ajfar/2019/v3i430038>
- FAO. (2019). Fisheries and Aquaculture Statistics 2017. *FAO Yearbook*. <https://doi.org/10.1109/BMEI.2010.5639447>
- FAO. (2020a). The state of world fisheries and aquaculture 2020, sustainability in action. In *Food Agriculture Organisation, Rome*.
- FAO. (2020b). The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. In *The State of World Fisheries and Aquaculture 2020*. <https://doi.org/10.4060/ca9229en>
- Felip, A., Martínez-Rodríguez, G., Piferrer, F., Carrillo, M., & Zanuy, S. (2000). AFLP analysis confirms exclusive maternal genomic contribution of meiogynogenetic sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Marine Biotechnology*. <https://doi.org/10.1007/s101260000000>
- Ferguson, A. (2007). Genetic impacts of stocking on indigenous brown trout populations. In *Environment Agency*.
- Ferguson, A., & Fleming, C. C. (1983). Evolutionary and taxonomic significance of protein variation in the brown trout (*Salmo trutta*) and other salmonid fishes. In *Oxford G. S. & R. Rollinson, Eds. Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance Academic Press London*, 86–99.
- Ford, M. (1998). Testing Models of Migration and Isolation Among Populations of Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Evolution*, 52(2), 539–557.

<https://doi.org/10.2307/2411089>

- Freeland, J. R., Kirk, H., & Petersen, S. (2012). Molecular Ecology: Second Edition. In *Molecular Ecology: Second Edition*. <https://doi.org/10.1002/9780470979365>
- Fruciano, C., Pappalardo, A. M., Tigano, C., & Ferrito, V. (2014). Phylogeographical relationships of Sicilian brown trout and the effects of genetic introgression on morphospace occupation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 112(3), 387–398. <https://doi.org/10.1111/bij.12279>
- García-Marín, J. L., & Pla, C. (1996). Origins and relationships of native populations of *Salmo trutta* (brown trout) in Spain. *Heredity*, 77(November 1995), 313–323. <https://doi.org/10.1038/hdy.1996.145>
- Gharbi, K., Gautier, A., Danzmann, R. G., Gharbi, S., Sakamoto, T., Høyheim, B., Taggart, J. B., Cairney, M., Powell, R., Krieg, F., Okamoto, N., Ferguson, M. M., Holm, L. E., & Guyomard, R. (2006). A linkage map for brown trout (*Salmo trutta*): Chromosome homeologies and comparative genome organization with other salmonid fish. *Genetics*, 172(4), 2405–2419. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.048330>
- Gharbi, K., Gautier, A., Danzmann, R. G., Gharbi, S., Sakamoto, T., Høyheim, B., Taggart, J. B., Cairney, M., Powell, R., Krieg, F., Okamoto, N., Ferguson, M. M., Holm, L. E., & Guyomard, R. (2006). A linkage map for brown trout (*Salmo trutta*): Chromosome homeologies and comparative genome organization with other salmonid fish. *Genetics*. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.048330>
- Gil, J., Labonne, J., & Caudron, A. (2016). Evaluation of strategies to conserve and restore intraspecific biodiversity of brown trout: outcomes from genetic monitoring in the French Alps. In *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. <https://doi.org/10.1007/s11160-015-9405-y>
- Giuffra, E., Bernatchez, L., & Guyomard, R. (1994). Mitochondrial control region and protein-coding genes sequence variation among phenotypic forms of brown trout *Salmo trutta* from northern Italy. *Molecular Ecology*, 3(2), 161–171. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1994.tb00117.x>
- Goudet, J. (2001). *FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3)*. Updated from Goudet (1995) by J. Goudet. (p. Available at <http://www.unil.ch/izea/software/fst>).
- Gratton, P., Allegrucci, G., Sbordoni, V., & Gandolfi, A. (2014). The evolutionary jigsaw puzzle of the surviving trout (*salmo trutta* l. complex) diversity in the Italian region. a multilocus Bayesian approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 79(1), 292–304. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.06.022>
- Guimaraes, E. P., Ruane, J., Scherf, B. D., Sonnino, A., & Dargie, J. D. (2007). Marker-assisted

selection : current status and future perspectives in crops, livestock, forestry and fish. *Food and Agriculture Organization of the United Nations*. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.2009.00834.x>

Guo, S. W., & Thompson, E. A. (1992). Performing the Exact Test of Hardy-Weinberg Proportion for Multiple Alleles. *Biometrics*. <https://doi.org/10.2307/2532296>

Hacia, J. G., Fan, J. B., Ryder, O., Jin, L., Edgemon, K., Ghandour, G., Mayer, R. A., Sun, B., Hsie, L., Robbins, C. M., Brody, L. C., Wang, D., Lander, E. S., Lipshutz, R., Fodor, S. P. A., & Collins, F. S. (1999). Determination of ancestral alleles for human single-nucleotide polymorphisms using high-density oligonucleotide arrays. *Nature Genetics*. <https://doi.org/10.1038/9674>

Hallerman, E. M., Dunham, R. A., & Smitherman, R. O. (1986). Selection or Drift—Isozyme Allele Frequency Changes among Channel Catfish Selected for Rapid Growth. *Transactions of the American Fisheries Society*. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1986\)115<60:sodafc>2.0.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1986)115<60:sodafc>2.0.co;2)

Hamilton, K. E., Ferguson, A., Taggart, J. B., Tomasson, T., Walker, A., & Fahy, E. (1989). Post-glacial colonization of brown trout, *Salmo trutta* L.: Ldh-5 as a phylogeographic marker locus. *Journal of Fish Biology*, 35(February 2016), 651–664. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03017.x>

Hansen, M. M., & Mensberg, K.-L. D. (2009). Admixture analysis of stocked brown trout populations using mapped microsatellite DNA markers: indigenous trout persist in introgressed populations. *Biology Letters*, 5(June), 656–659. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0214>

Hansen, M. M., Ruzzante, D. E., Nielsen, E. E., & Mensberg, K. L. D. (2000). Microsatellite and mitochondrial DNA polymorphism reveals life-history dependent interbreeding between hatchery and wild brown trout (*Salmo trutta* L.). *Molecular Ecology*, 9(5), 583–594. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2000.00898.x>

Harding, R. M., Boyce, A. J., & Clegg, J. B. (1992). The evolution of tandemly repetitive DNA: Recombination rules. *Genetics*.

Harka, Á., & Sallai, Z. (2004). *Magyarország halfaunája*. Nimfea T. E.

Hartl, D. L., & Clark, A. G. (1997). Principles of Population Genetics. 3rd edition. In *BioEssays*. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1521-1878\(199812\)20:12<1055::aid-bies14>3.0.co;2-x](https://doi.org/10.1002/(sici)1521-1878(199812)20:12<1055::aid-bies14>3.0.co;2-x)

Hattori, R. S., Murai, Y., Oura, M., Masuda, S., Majhi, S. K., Sakamoto, T., Fernandino, J. I., Somoza, G. M., Yokota, M., & Struśsmann, C. A. (2012). A Y-linked anti-Müllerian hormone duplication takes over a critical role in sex determination. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.

<https://doi.org/10.1073/pnas.1018392109>

- Henry, T., & Ferguson, A. (1985). Kinetic studies on the lactate dehydrogenase (LDH-5) isozymes of brown trout, *Salmo trutta* L. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part B: Biochemistry And*, 82(1), 95–98. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(85\)90134-8](https://doi.org/10.1016/0305-0491(85)90134-8)
- Herman, O. (1887). *A magyar halászat könyve i-II*. K. M. Természettudományi Társulat.
- Hoitsy, G. (2002). *A pisztráng tenyésztése és horgászata* (K. Pintér (ed.)). '96 Stúdió Kft.
- Horreo, J. L., Abad, D., Dopico, E., Oberlin, M., & Garcia-Vazquez, E. (2015). Expansion of non-native brown trout in South Europe may be inadvertently driven by stocking: Molecular and social survey in the North Iberian Narcea River. *International Journal of Molecular Sciences*, 16(7), 15546–15559. <https://doi.org/10.3390/ijms160715546>
- Horreo, J. L., Machado-Schiaffino, G., Griffiths, A., Bright, D., Stevens, J., & Garcia-Vazquez, E. (2008). Identification of differential broodstock contribution affecting genetic variability in hatchery stocks of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 280(1–4), 89–93. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.05.004>
- Horváth, Á., Hoitsy, G., Kovács, B., Kánainé Sipos, D., Ósz, Á., Bogataj, K., & Urbányi, B. (2014). The effect of domestication on a brown trout (*Salmo trutta m fario*) broodstock in Hungary. *Aquaculture International*, 22(1). <https://doi.org/10.1007/s10499-013-9665-2>
- Horváth, L., Hancz, C., Kiss, I., Mézes, M., Orbán, L., Ördög, V., Szabó, T., Szűcs, I., Urbányi, B., & Váradi, L. (2000). *Halbiológia és haltenyésztés*. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- Hosoya, S., Hirase, S., Kikuchi, K., Nanjo, K., Nakamura, Y., Kohno, H., & Sano, M. (2019). Random PCR-based genotyping by sequencing technology GRAS-Di (genotyping by random amplicon sequencing, direct) reveals genetic structure of mangrove fishes. *Molecular Ecology Resources*. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13025>
- Hughes, C. R., & Queller, D. C. (1993). Detection of highly polymorphic microsatellite loci in a species with little allozyme polymorphism. *Molecular Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1993.tb00102.x>
- Hunter, R. L., & Markert, G. L. (1957). Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.125.3261.1294-a>
- Johns, G. C., & Avise, J. C. (1998). A comparative summary of genetic distances in the vertebrates from the mitochondrial cytochrome b gene. *Molecular Biology and Evolution*. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025875>
- Jombart, T., Ahmed, I., Calboli, F., Cori, A., Reiners, T. E., Solymos, P., & Jombart, M. T. (2008). Package ‘ade4genet.’ *Bioinformatics Application Note*, 24(11), 1403–1405. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>

- Jug, T., Berrebi, P., & Snoj, A. (2005). Distribution of non-native trout in Slovenia and their introgression with native trout populations as observed through microsatellite DNA analysis. *Biological Conservation*, *123*(3), 381–388. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.11.022>
- Kalayci, G., Ozturk, R. C., Capkin, E., & Altinok, I. (2018). Genetic and molecular evidence that brown trout *Salmo trutta* belonging to the Danubian lineage are a single biological species. *Journal of Fish Biology*. <https://doi.org/10.1111/jfb.13777>
- Kamiya, T., Kai, W., Tasumi, S., Oka, A., Matsunaga, T., Mizuno, N., Fujita, M., Suetake, H., Suzuki, S., Hosoya, S., Tohari, S., Brenner, S., Miyadai, T., Venkatesh, B., Suzuki, Y., & Kikuchi, K. (2012). A trans-species missense SNP in *Amhr2* is associated with sex determination in the tiger Pufferfish, *Takifugu rubripes* (Fugu). *PLoS Genetics*. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002798>
- Karsi, A., Patterson, A., Feng, J., & Liu, Z. (2002). Translational machinery of channel catfish: I. A transcriptomic approach to the analysis of 32 40S ribosomal protein genes and their expression. *Gene*. [https://doi.org/10.1016/S0378-1119\(02\)00595-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1119(02)00595-4)
- Keller, I., Taverna, A., & Seehausen, O. (2011). Evidence of neutral and adaptive genetic divergence between European trout populations sampled along altitudinal gradients. *Molecular Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05067.x>
- Kitano, T., Matsuoka, N., & Saitou, N. (1997). Phylogenetic relationship of the genus *Oncorhynchus* species inferred from nuclear and mitochondrial markers. *Genes Genet. Syst*, *72*, 25–34. <https://doi.org/10.1266/ggs.72.25>
- Kohout, J., Jaškova, I., Papoušek, I., Šedivá, A., & Šlechta, V. (2012). Effects of stocking on the genetic structure of brown trout, *Salmo trutta*, in Central Europe inferred from mitochondrial and nuclear DNA markers. *Fisheries Management and Ecology*, *19*, 252–263.
- Koop, B. F., Von Schalburg, K. R., Leong, J., Walker, N., Lieph, R., Cooper, G. A., Robb, A., Beetz-Sargent, M., Holt, R. A., Moore, R., Brahmbhatt, S., Rosner, J., Rexroad, C. E., McGowan, C. R., & Davidson, W. S. (2008). A salmonid EST genomic study: Genes, duplications, phylogeny and microarrays. *BMC Genomics*. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-9-545>
- Kottelat, M., & Freyhof, J. (2007). Handbook of European freshwater fishes. In *Copeia*.
- Lande, R., & Thompson, R. (1990). Efficiency of marker-assisted selection in the improvement of quantitative traits. *Genetics*.
- Langella, O. (2002). *Populations*, 1.2.30. Copyright (C) 1999, Olivier Langella, CNRS UPR9034. (p. Available at <http://bioinformatics.org/~tryphon/po>).
- Lányi, G., & Lányi, G. (2002). *Magyar horgász enciklopédia*. Totem Plusz Könyvkiadó Kft.
- Lecaudey, L. A., Schliwen, U. K., Osinov, A. G., Taylor, E. B., Bernatchez, L., & Weiss, S. J.



- (2018). Inferring phylogenetic structure, hybridization and divergence times within Salmoninae (Teleostei: Salmonidae) using RAD-sequencing. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.02.022>
- Leitwein, M., Guinand, B., Pouzadoux, J., Desmarais, E., Berrebi, P., & Gagnaire, P. A. (2017). A dense brown trout (*Salmo trutta*) linkage map reveals recent chromosomal rearrangements in the *Salmo* genus and the impact of selection on linked neutral diversity. *G3: Genes, Genomes, Genetics*. <https://doi.org/10.1534/g3.116.038497>
- Lemey, P., Salemi, M., & Vandamme, A. M. (2009). The Phylogenetic handbook: a practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing. *Choice Reviews Online*. <https://doi.org/10.5860/choice.47-1986>
- Lerceteau-Köhler, E., & Weiss, S. (2006). Development of a multiplex PCR microsatellite assay in brown trout *Salmo trutta*, and its potential application for the genus. *Aquaculture*, 258(1–4), 641–645. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.04.028>
- Lerceteau-Köhler, E., Schlieven, U., Kopun, T., & Weiss, S. (2013). Genetic variation in brown trout *Salmo trutta* across the Danube, Rhine, and Elbe headwaters: a failure of the phylogeographic paradigm? *BMC Evolutionary Biology*, 13, 176. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-176>
- Li, F., Sun, Y., Chen, J., Jiang, X., & Zou, S. M. (2016). The complete mitochondrial genome of *Salmo trutta fario linnaeus* (Salmoniformes, Salmoninae). *Mitochondrial DNA Part B: Resources*. <https://doi.org/10.1080/23802359.2016.1192501>
- Librado, P., & Rozas, J. (2009). DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25(11), 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
- Lien, S., Koop, B. F., Sandve, S. R., Miller, J. R., Kent, M. P., Nome, T., Hvidsten, T. R., Leong, J. S., Minkley, D. R., Zimin, A., Grammes, F., Grove, H., Gjuvsland, A., Walenz, B., Hermansen, R. A., Von Schalburg, K., Rondeau, E. B., Di Genova, A., Samy, J. K. A., ... Davidson, W. S. (2016). The Atlantic salmon genome provides insights into rediploidization. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature17164>
- Liew, W. C., & Orbán, L. (2014). Zebrafish sex: A complicated affair. *Briefings in Functional Genomics*. <https://doi.org/10.1093/bfpg/elt041>
- Linløkken, A. N., Johansen, W., & Wilson, R. (2014). Genetic structure of brown trout, *Salmo trutta*, populations from differently sized tributaries of Lake Mjøsa in south-east Norway. *Fisheries Management and Ecology*. <https://doi.org/10.1111/fme.12101>
- Linløkken, A. N., Haugen, T. O., Kent, M. P., & Lien, S. (2017). Genetic differences between wild and hatchery-bred brown trout (*Salmo trutta* L.) in single nucleotide polymorphisms linked

- to selective traits. *Ecology and Evolution*, 7(13). <https://doi.org/10.1002/ece3.3070>
- Litt, M., & Luty, J. A. (1989). A hypervariable microsatellite revealed by in vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. *American Journal of Human Genetics*.
- Liu, Z. J., & Cordes, J. F. (2004). DNA marker technologies and their applications in aquaculture genetics. *Aquaculture*, 238(1–4), 1–37. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.05.027>
- Liu, Z., Li, P., Argue, B. J., & Dunham, R. A. (1998). Inheritance of RAPD markers in channel catfish (*Ictalurus punctatus*), blue catfish (*I. furcatus*), and their F1, F2 and backcross hybrids. *Animal Genetics*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2052.1998.00284.x>
- Liu, Z., Li, P., Kocabas, A., Karsi, A., & Ju, Z. (2001). Microsatellite-containing genes from the channel catfish brain: Evidence of trinucleotide repeat expansion in the coding region of nucleotide excision repair gene RAD23B. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. <https://doi.org/10.1006/bbrc.2001.5978>
- Macqueen, D. J., & Johnston, I. A. (2014). A well-constrained estimate for the timing of the salmonid whole genome duplication reveals major decoupling from species diversification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2881>
- Mank, J. E., & Avise, J. C. (2009). Evolutionary diversity and turn-over of sex determination in teleost fishes. In *Sexual Development*. <https://doi.org/10.1159/000223071>
- Marić, S., Simonović, P., & Razpet, A. (2010). Genetic characterization of broodstock brown trout from Bled fish-farm, Slovenia. *Periodicum Biologorum*, 112(2), 145–148.
- Marić, S., Snoj, A., Nikolić, V., & Simonović, P. (2006). Genetic differentiation of trout (*Salmo* spp.) populations in Serbia ascertained using RFLP technique on PCR amplified control region of mitochondrial DNA. *Acta Veterinaria*, 56(5–6), 423–430. <https://doi.org/10.2298/AVB0606423M>
- Marić, S., Sušnik, S., Simonović, P., & Snoj, A. (2006). Phylogeographic study of brown trout from Serbia, based on mitochondrial DNA control region analysis. *Genetics Selection Evolution*, 38(4), 411–430. <https://doi.org/10.1051/gse:2006012\rg05001> [pii]
- Maroso, F., Hillen, J. E. J., Pardo, B. G., Gkagkavouzis, K., Coscia, I., Hermida, M., Franch, R., Hellemans, B., Van Houdt, J., Simionati, B., Taggart, J. B., Nielsen, E. E., Maes, G., Ciavaglia, S. A., Webster, L. M. I., Volckaert, F. A. M., Martinez, P., Bargelloni, L., & Ogden, R. (2018). Performance and precision of double digestion RAD (ddRAD) genotyping in large multiplexed datasets of marine fish species. *Marine Genomics*. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2018.02.002>
- Matsuda, M., Nagahama, Y., Shinomiya, A., Sato, T., Matsuda, C., Kobayashi, T., Morrey, C. E.,

- Shibata, N., Asakawa, S., Shimizu, N., Hori, H., Hamaguchi, S., & Sakaizumi, M. (2002). DMY is a Y-specific DM-domain gene required for male development in the medaka fish. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature751>
- McGoldrick, D. J., & Hedgecock, D. (1997). Fixation, segregation and linkage of allozyme loci in inbred families of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg): Implications for the causes of inbreeding depression. *Genetics*.
- McMeel, O. M., Hoey, E. M., & Ferguson, A. (2001). Partial nucleotide sequences, and routine typing by polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism, of the brown trout (*Salmo trutta*) lactate dehydrogenase, LDH-C1\*90 and\*100 alleles. *Molecular Ecology*, *10*(1), 29–34. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01166.x>
- Meraner, A., Baric, S., Pelster, B., & Dalla Via, J. (2007). Trout (*Salmo trutta*) mitochondrial DNA polymorphism in the centre of the marble trout distribution area. *Hydrobiologia*, *579*(1), 337–349. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0479-3>
- Morán, P., Pendás, A. M., & García-Vázquez, E. (1996). Mitochondrial DNA variation in wild and hatchery brown trout (*Salmo trutta* L.) populations from Spain. *Aquaculture*, *141*, 59–65.
- Muhlfeld, C. C., Kalinowski, S. T., McMahon, T. E., Taper, M. L., Painter, S., Leary, R. F., & Allendorf, F. W. (2009). Hybridization rapidly reduces fitness of a native trout in the wild. *Biology Letters*, *5*(3), 328–331. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0033>
- Myosho, T., Otake, H., Masuyama, H., Matsuda, M., Kuroki, Y., Fujiyama, A., Naruse, K., Hamaguchi, S., & Sakaizumi, M. (2012). Tracing the emergence of a novel sex-determining gene in medaka, *Oryzias luzonensis*. *Genetics*. <https://doi.org/10.1534/genetics.111.137497>
- Naish, K. a, Phillips, R. B., Briec, M. S. O., Newton, L. R., Elz, A. E., & Park, L. K. (2013). Comparative genome mapping between Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and rainbow trout (*O. mykiss*) based on homologous microsatellite loci. *G3 (Bethesda, Md.)*, *3*(12), 2281–2288. <https://doi.org/10.1534/g3.113.008003>
- Nei, M. (1987). *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330750317>
- Nei, M., Tajima, F., & Tateno, Y. (1983). Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. II. Gene frequency data. *Journal of Molecular Evolution*, *19*(2), 153–170. <https://doi.org/10.1007/BF02300753>
- Nelson, J. S. (2006). Fishes of the World, 4th Edition. In *Fish and Fisheries* (Vol. 7).
- Norden, C. R. (1961). Comparative Osteology of Representative Salmonid Fishes, with Particular Reference to the Grayling (*Thymallus arcticus*) and its Phylogeny. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, *18*(5), 679–791. <https://doi.org/10.1139/f61-052>

- Nurmi, J., Kiviniemi, M., Kujanpää, M., Sjöroos, M., Ilonen, J., & Lövgren, T. (2001). High-throughput genetic analysis using time-resolved fluorometry and closed-tube detection. *Analytical Biochemistry*. <https://doi.org/10.1006/abio.2001.5434>
- O'Connell, M., & Wright, J. M. (1997). Microsatellite DNA in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. <https://doi.org/10.1023/A:1018443912945>
- Ohno, S., Wolf, U., & Atkin, N. B. (1968). Evolution from fish to mammals by gene duplication. *Hereditas*. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1968.tb02169.x>
- Okumuş, İ., & Çiftci, Y. (2003). Fish Population Genetics and Molecular Markers: II-Molecular Markers and Their Applications in Fisheries and Aquaculture. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Osinov, A. (1984). Zoogeographical origins of brown trout, *Salmo trutta* (Salmonidae): data from biochemical genetic markers. *Journal of Ichthyology*, 24, 10–23.
- Ozaki, A., Araki, K., Okamoto, H., Okauchi, M., Mushiake, K., Yoshida, K., & Okamoto, N. (2012). Progress of DNA marker-assisted breeding in maricultured finfish. In *Bulletin of Fisheries Research Agency*.
- Park, L. K., & Moran, P. (1994). Developments in molecular genetic techniques in fisheries. In *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. <https://doi.org/10.1007/BF00042906>
- Park, S. D. E. (2001). Trypanotolerance in West African Cattle and the Population Genetics Effects of Selection. In *Trinity College*.
- Partis, L., & Wells, R. J. (1996). Identification of fish species using random amplified polymorphic DNA (RAPD). *Molecular and Cellular Probes*. <https://doi.org/10.1006/mcpr.1996.0060>
- 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. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Pecsenye, K. (2006). *Populációgenetika*. Pars Kft.
- Pérez-Espona, S. (2017). Conservation genetics in the European Union – Biases, gaps and future directions. *Biological Conservation*. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.01.020>
- Pérez, T., Albornoz, J., & Domínguez, A. (1998). An evaluation of RAPD fragment reproducibility and nature. *Molecular Ecology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00484.x>
- Phillips, R. B., & Oakley, T. H. (1997). Phylogenetic Relationships among the Salmoninae Based on Nuclear and Mitochondrial DNA Sequences. In *Molecular Systematics of Fishes* (pp. 145–162). <https://doi.org/10.1016/B978-012417540-2/50011-7>
- Phillips, R., & Ráb, P. (2001). Chromosome evolution in the salmonidae (pisces): An update. *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2000.tb00057.x>
- Pintér, K. (2015). *Magyarország halai. Biológiájuk és hasznosításuk* (Negyedik.). Mezőgazda

Kiadó.

- Pinter, K., Epifanio, J., & Unfer, G. (2019). Release of hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*) as a threat to wild populations? A case study from Austria. *Fisheries Research*. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.05.013>
- Poompuang, S., & Hallerman, E. M. (1997). Toward detection of quantitative trait loci and marker-assisted selection in fish. *Reviews in Fisheries Science*. <https://doi.org/10.1080/10641269709388600>
- Popa, G. O., Dudu, A., Bănăduc, D., Curtean-Bănăduc, A., Burcea, A., Ureche, D., Nechifor, R., Georgescu, S. E., & Costache, M. (2019). Genetic analysis of populations of brown trout (*Salmo trutta* L.) from the Romanian Carpathians. *Aquatic Living Resources*. <https://doi.org/10.1051/alr/2019021>
- Presa, P., & Guyomard, R. (1998). Brown trout microsatellite variation: Preliminary data. *CIHEAM-IAMZ, Saragoza*, 169–179.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945–959. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01758.x>
- Pustovrh, G., Snoj, A., & Bajec, S. S. (2011). A set of SNPs enabling identification of trouts and their hybrids in *Salmo* genus. *Conservation Genetics Resources*, 3(1), 147–150. <https://doi.org/10.1007/s12686-010-9310-6>
- Pustovrh, G., Snoj, A., & Bajec, S. S. (2014). Molecular phylogeny of *Salmo* of the western Balkans, based upon multiple nuclear loci. *Genetics, Selection, Evolution: GSE*, 46(1), 7. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-46-7>
- Rambaut, A. (2009). *FigTree, version 1.3.1*. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- Reiczigel, J., Harnos, A., & Solymosi, N. (2010). *Biostatistika nem statisztikusoknak*. Pars Kft.
- Rexroad, C. E., Coleman, R. L., Hershberger, W. K., Killefer, J., & Iii, C. E. R. (2002). Rapid communication : Thirty-eight polymorphic microsatellite markers for mapping in rainbow trout The online version of this article , along with updated information and services , is located on the World Wide Web at : Rapid communication : Thirty-eight. *Journal of Animal Science*, 80, 541–542.
- Rice, W. E. R. (1989). Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43, 223–225. <https://doi.org/10.2307/2409177>
- Roques, S., Chancerel, E., Boury, C., Pierre, M., & Acolas, M. L. (2019). From microsatellites to single nucleotide polymorphisms for the genetic monitoring of a critically endangered sturgeon. *Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1002/ece3.5268>
- Ryman, N., Allendorf, F. W., & Ståhl, G. (1979). Reproductive Isolation with Little Genetic

Divergence in Sympatric Populations of Brown Trout (*Salmo trutta*). *Genetics*, 92(1), 247–262.

Sahoo, P. K., Singh, L., Sharma, L., Kumar, R., Singh, V. K., Ali, S., Singh, A. K., & Barat, A. (2016). The complete mitogenome of brown trout (*Salmo trutta fario*) and its phylogeny. *Mitochondrial DNA Part A: DNA Mapping, Sequencing, and Analysis*, 27(6), 4563–4565. <https://doi.org/10.3109/19401736.2015.1101565>

Sakamoto, T., Danzmann, R. G., Gharbi, K., Howard, P., Ozaki, A., Khoo, S. K., Woram, R. A., Okamoto, N., Ferguson, M. M., Holm, L. E., Guyomard, R., & Hoyheim, B. (2000). A microsatellite linkage map of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) characterized by large sex-specific differences in recombination rates. *Genetics*.

Scheneekar, T., Lerceteau-Köhler, E., & Weiss, S. (2014). Fine-scale phylogeographic contact zone in Austrian brown trout *Salmo trutta* reveals multiple waves of post-glacial colonization and a pre-dominance of natural versus anthropogenic admixture. *Conservation Genetics*, 15(3), 561–572. <https://doi.org/10.1007/s10592-013-0561-0>

Schmidt, D. A., Campbell, N. R., Govindarajulu, P., Larsen, K. W., & Russello, M. A. (2020). Genotyping-in-Thousands by sequencing (GT-seq) panel development and application to minimally invasive DNA samples to support studies in molecular ecology. *Molecular Ecology Resources*. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13090>

Shimizu, M., Kosaka, N., Shimada, T., Nagahata, T., Iwasaki, H., Nagai, H., Shiba, T., & Emi, M. (2002). Universal fluorescent labeling (UFL) method for automated microsatellite analysis. *DNA Research*, 9(5), 173–178. <https://doi.org/10.1093/dnares/9.5.173>

Slatkin, M. (1995). A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics*.

Slettan, A., Olsaker, I., & Lie, Ø. (1995). Atlantic salmon, *Salmo salar*, microsatellites at the SSOSL25, SSOSL85, SSOSL311, SSOSL417 loci. *Animal Genetics*, 26, 281–282.

Slettan, A., Olsaker, I., & Lie, Ø. (1996). Polymorphic Atlantic salmon, *Salmo salar* L., microsatellites at the SSOSL438, SSOSL439 and SSOSL444 loci. In *Animal genetics* (Vol. 27, pp. 57–58).

Snoj, A., Glamuzina, B., Razpet, A., Zablocki, J., Bogut, I., Lerceteau-Köhler, E., Pojskić, N., & Sušnik, S. (2010). Resolving taxonomic uncertainties using molecular systematics: *Salmo dentex* and the Balkan trout community. *Hydrobiologia*, 651(1), 199–212. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0297-5>

Snoj, A., Marčeta, B., Sušnik, S., Melkič, E., Meglič, V., & Dovč, P. (2002). The taxonomic status of thesea trout' from the north Adriatic Sea, as revealed by mitochondrial and nuclear DNA analysis. *Journal of Biogeography*, 1970, 1179–1185.

<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2699.2002.00735.x/full>

- Snoj, A., Marić, S., Bajec, S. S., Berrebi, P., Janjani, S., & Schöffmann, J. (2011). Phylogeographic structure and demographic patterns of brown trout in North-West Africa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *61*(1), 203–211. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.05.011>
- Snoj, Ales, Marić, S., Berrebi, P., Crivelli, A. J., Shumka, S., & Susnik, S. (2009). Genetic architecture of trout from Albania as revealed by mtDNA control region variation. *Genetics, Selection, Evolution : GSE*, *41*, 22. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-41-22>
- Stearley, R. F., & Smith, G. R. (1993). Phylogeny of Pacific Trouts and Salmon (Oncorhynchus) and Genera of the Family Salmonidae. *Transactions of the American Fisheries Society*, *122*(1), 1–33. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1993\)122](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1993)122)
- Suárez, J., Bautista, J. M., Almodóvar, A., & Machordom, A. (2001). Evolution of the mitochondrial control region in Palaearctic brown trout (*Salmo trutta*) populations: The biogeographical role of the Iberian Peninsula. *Heredity*, *87*(2), 198–206. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00905.x>
- Sušnik, S., Snoj, A., Pohar, J., & Dovč, P. (1997). The microsatellite marker (BFRO 002) characteristic for Merent geographically remote brown trout, *Salmo trutta* L., populations. *Anima*, *28*, 372.
- Sušnik, S., Sivka, U., & Snoj, A. (2008). A set of nuclear DNA markers diagnostic for marble trout, *Salmo marmoratus*. *Aquaculture*, *285*(1–4), 260–263. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.08.009>
- Sušnik, S., Snoj, A., & Dovč, P. (2001). Evolutionary distinctness of grayling (*Thymallus thymallus*) inhabiting the Adriatic river system, as based on mtDNA variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, *74*, 375–385. <https://doi.org/10.1006/bijl.2001.0583>
- Sutherland, B. J. G., Gosselin, T., Normandeau, E., Lamothe, M., Isabel, N., Audet, C., & Bernatchez, L. (2016). Salmonid chromosome evolution as revealed by a novel method for comparing radseq linkagemaps. *Genome Biology and Evolution*. <https://doi.org/10.1093/gbe/evw262>
- Suyama, Y., & Matsuki, Y. (2015). MIG-seq: An effective PCR-based method for genome-wide single-nucleotide polymorphism genotyping using the next-generation sequencing platform. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/srep16963>
- Suzuki, Y., Orita, M., Shiraishi, M., Hayashi, K., & Sekiya, T. (1990). Detection of ras gene mutations in human lung cancers by single-strand conformation polymorphism analysis of polymerase chain reaction products. *Oncogene*.
- Svardson, G. (1945). Chromosome Studies on Salmonidae. *Rep. Swedish State Inst. Freshwater Fish. Res.*, *23*, 1–151. <https://doi.org/10.1086/281501>

- Tachida, H., & Iizuka, M. (1992). Persistence of repeated sequences that evolve by replication slippage. *Genetics*.
- Tamura, K. (1992). Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G+C-content biases. *Molecular Biology and Evolution*, 9(4), 678–687.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., & Kumar, S. (2011). MEGA 5. *Molecular Biology and Evolution*.
- Tautz, D. (1989). Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic Acids Research*. <https://doi.org/10.1093/nar/17.16.6463>
- Taylor, E. B. (1991). A review of local adaptation in Salmonidae, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. In *Aquaculture* (Vol. 98, Issues 1–3, pp. 185–207). [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(91\)90383-i](https://doi.org/10.1016/0044-8486(91)90383-i)
- Thornton, P. K. (2010). Livestock production: Recent trends, future prospects. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0134>
- Tóth, G., Gáspári, Z., & Jurka, J. (2000). Microsatellites in different eukaryotic genomes: Surveys and analysis. *Genome Research*. <https://doi.org/10.1101/gr.10.7.967>
- Vähä, J. P., & Primmer, C. R. (2006). Efficiency of model-based Bayesian methods for detecting hybrid individuals under different hybridization scenarios and with different numbers of loci. *Molecular Ecology*, 15(1), 63–72. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02773.x>
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P. M., & Shipley, P. (2004). MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, 4(3), 535–538. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Vandeputte, M., Rossignol, M. N., & Pincet, C. (2011). From theory to practice: Empirical evaluation of the assignment power of marker sets for pedigree analysis in fish breeding. *Aquaculture*, 314(1–4), 80–86. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.01.043>
- Vera, M., Martínez, P., & Bouza, C. (2018). Stocking impact, population structure and conservation of wild brown trout populations in inner Galicia (NW Spain), an unstable hydrologic region. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. <https://doi.org/10.1002/aqc.2856>
- Verspoor, E., Stradmeyer, L., & Nielsen, J. (2007). The Atlantic Salmon: Genetics, Conservation and Management. In *The Atlantic Salmon: Genetics, Conservation and Management*. <https://doi.org/10.1002/9780470995846>
- Vignal, A., Milan, D., SanCristobal, M., & Eggen, A. (2002). A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics. In *Genetics Selection Evolution*.



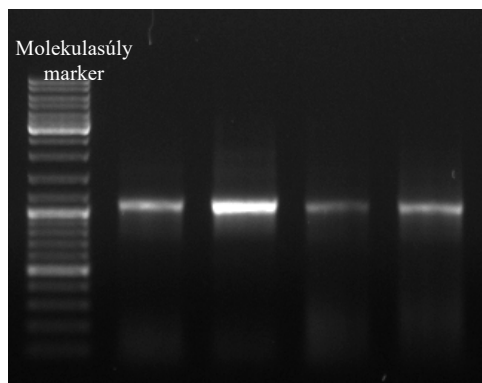
<https://doi.org/10.1051/gse:2002009>

- Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., Lee, T. Van De, Hornes, M., Friters, A., Pot, J., Paleman, J., Kuiper, M., & Zabeau, M. (1995). AFLP: A new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research*. <https://doi.org/10.1093/nar/23.21.4407>
- Wang, S., Hard, J. J., & Utter, F. (2002). Genetic variation and fitness in salmonids. In *Conservation Genetics* (Vol. 3, Issue 3, pp. 321–333). <https://doi.org/10.1023/A:1019925910992>
- Weber, J. L., & Wong, C. (1993). Mutation of human short tandem repeats. *Human Molecular Genetics*. <https://doi.org/10.1093/hmg/2.8.1123>
- Weir, B., & Cockerham, C. C. (1984). Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure Author ( s ): B . S . Weir and C . Clark Cockerham. *Evolution*.
- Weiss, S. (2005). Keynote address: Conservation genetics of freshwater organisms. *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture*, 376–377, 571–583. <https://doi.org/10.1051/kmae:2005016>
- Weiss, S., Antunes, A., Schlötterer, C., & Alexandrino, P. (2000). Mitochondrial haplotype diversity among Portuguese brown trout *Salmo trutta* L. populations: Relevance to the post-Pleistocene recolonization of northern Europe. *Molecular Ecology*, 9(6), 691–698. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2000.00910.x>
- Weiss, S., Schlötterer, C., Waidbacher, H., & Jungwirth, M. (2001). Haplotype (mtDNA) diversity of brown trout *Salmo trutta* in tributaries of the Austrian Danube: Massive introgression of Atlantic basin fish - By man or nature? *Molecular Ecology*, 10(5), 1241–1246. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01261.x>
- Weiss, S., & Schmutz, S. (1999). Response of resident brown trout , *Salmo trutta* L . , and rainbow trout , *Oncorhynchus mykiss* ( Walbaum ) , to the stocking of hatchery-reared brown trout. *Fisheries Management and Ecology*, 6, 365–375. [http://www.uni-graz.at/steven.weiss/docs/5\\_1999.pdf](http://www.uni-graz.at/steven.weiss/docs/5_1999.pdf)
- Williams, J. G. K., Kubelik, A. R., Livak, K. J., Rafalski, J. A., & Tingey, S. V. (1990). DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*. <https://doi.org/10.1093/nar/18.22.6531>
- Wilson, A. C., Cann, R. L., Carr, S. M., George, M., Gyllensten, U. B., Helm-Bychowski, K. M., Higuchi, R. G., Palumbi, S. R., Prager, E. M., Sage, R. D., & Stoneking, M. (1985). Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics. *Biological Journal of the Linnean Society*. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1985.tb02048.x>
- Wirgin, I. I., & Waldman, J. R. (1994). What DNA Can Do for You. *Fisheries*. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1994\)019<0016:wcdcfy>2.0.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1994)019<0016:wcdcfy>2.0.co;2)

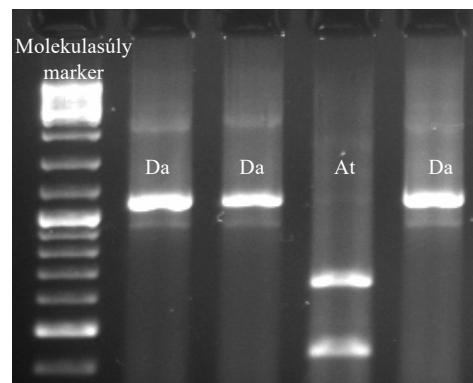
- Woram, R. A., McGowan, C., Stout, J. A., Gharbi, K., Ferguson, M. M., Hoyheim, B., Davidson, E. A., Davidson, W. S., Rexroad, C., & Danzmann, R. G. (2004). A genetic linkage map for Arctic char (*Salvelinus alpinus*): Evidence for higher recombination rates and segregation distortion in hybrid versus pure strain mapping parents. *Genome*. <https://doi.org/10.1139/g03-127>
- Wright, S. (1949). The Genetical Structure of Populations And Developmental Time. *Genetics*.
- Yano, A., Guyomard, R., Nicol, B., Jouanno, E., Quillet, E., Klopp, C., Cabau, C., Bouchez, O., Fostier, A., & Guiguen, Y. (2012). An immune-related gene evolved into the master sex-determining gene in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Current Biology*, *22*(15), 1423–1428. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.05.045>
- Yano, A., Nicol, B., Jouanno, E., Quillet, E., Fostier, A., Guyomard, R., & Guiguen, Y. (2013). The sexually dimorphic on the Y-chromosome gene (sdY) is a conserved male-specific Y-chromosome sequence in many salmonids. *Evolutionary Applications*, *6*(3), 486–496. <https://doi.org/10.1111/eva.12032>
- Young, W. P., Ostberg, C. O., Keim, P., & Thorgaard, G. H. (2001). Genetic characterization of hybridization and introgression between anadromous rainbow trout (*oncorhynchus mykiss irideus*) and coastal cutthroat trout (*o. clarki clarki*). *Molecular Ecology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01247.x>
- Yue, G. H., & Wang, L. (2017). Current status of genome sequencing and its applications in aquaculture. In *Aquaculture*. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.10.036>
- Yue, G., Li, Y., Chen, F., Cho, S., Lim, L. C., & Orban, L. (2002). Comparison of three DNA marker systems for assessing genetic diversity in Asian arowana (*Scleropages formosus*). *Electrophoresis*. [https://doi.org/10.1002/1522-2683\(200204\)23:7/8<1025::AID-ELPS1025>3.0.CO;2-Y](https://doi.org/10.1002/1522-2683(200204)23:7/8<1025::AID-ELPS1025>3.0.CO;2-Y)
- Yue, Gen Hua. (2014). Recent advances of genome mapping and marker-assisted selection in aquaculture. *Fish and Fisheries*. <https://doi.org/10.1111/faf.12020>

## M2. Markerek adatai

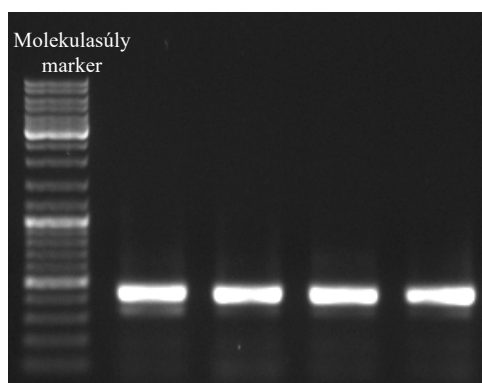
### M2.1. Vizsgált lokuszok agaróz gél- és kapilláris elektroforézis képei (példák)



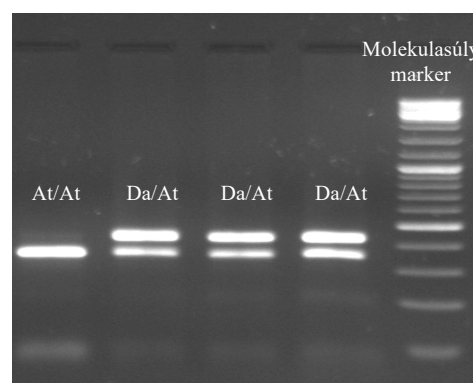
M1. ábra: CRmtDNS PCR (Apátkút 1-4)



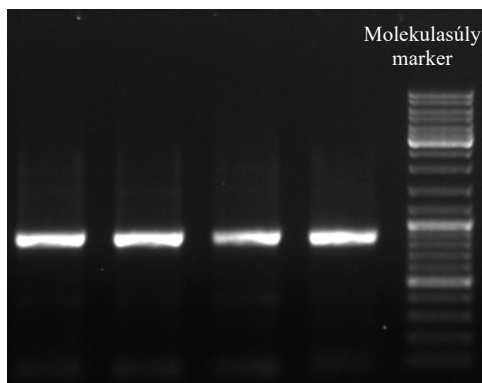
M2. ábra: CRmtDNS PCR emésztés (Apátkút 1-4)



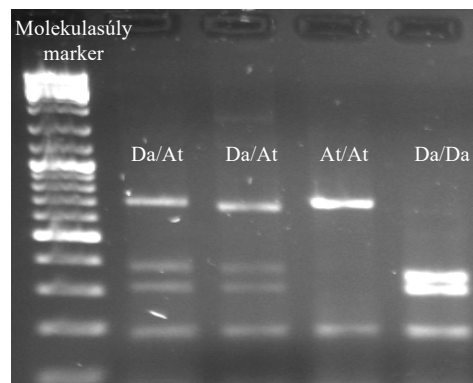
M3. ábra: LDH PCR (Bittva 6-9)



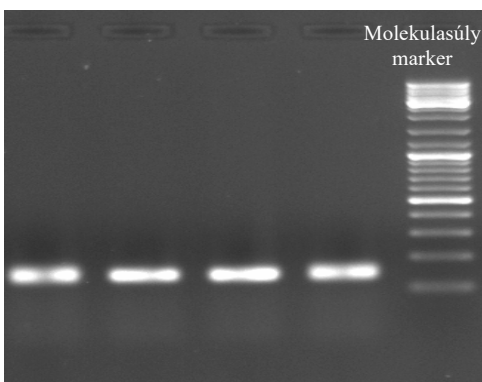
M4. ábra: LDH PCR emésztés (Bittva 6-9)



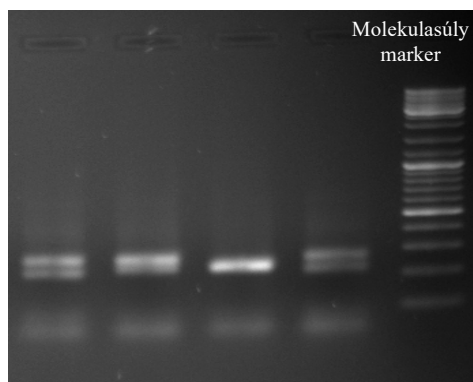
M5. ábra: SL PCR (Apátkút 1-4)



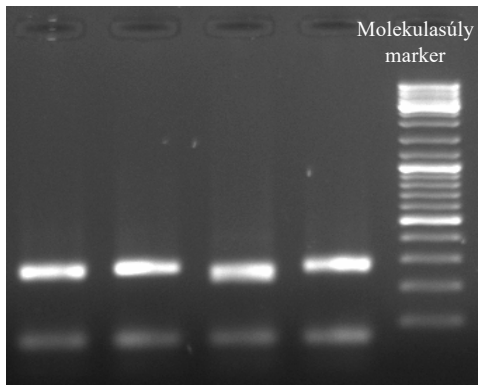
M6. ábra: SL PCR emésztés (Apátkút 1-4)



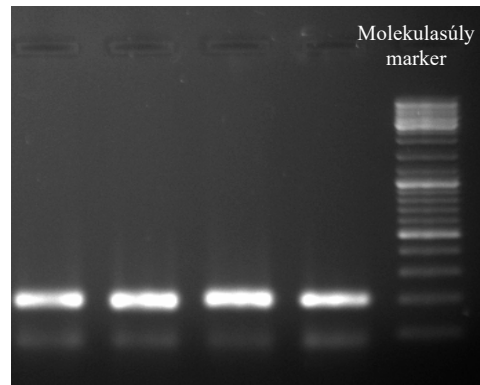
M7. ábra: BFRO002 PCR (Bittva 6-9)



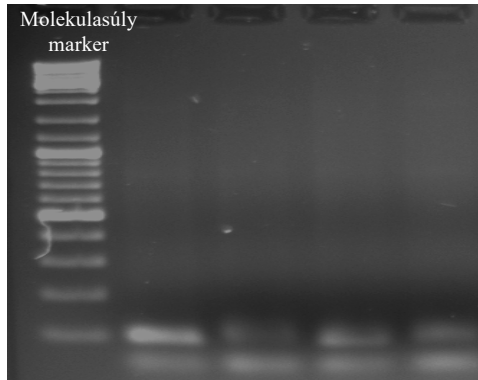
M8. ábra: OMM1064 PCR (Bittva 6-9)



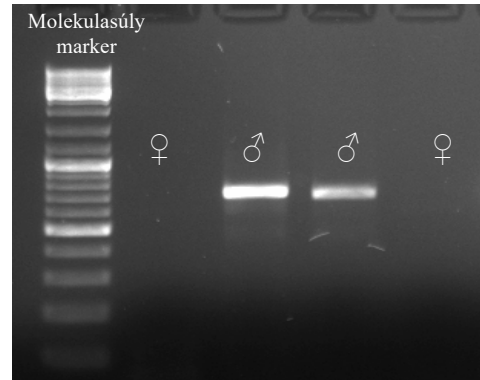
M9: Ssa408uos PCR (Bittva 6-9)



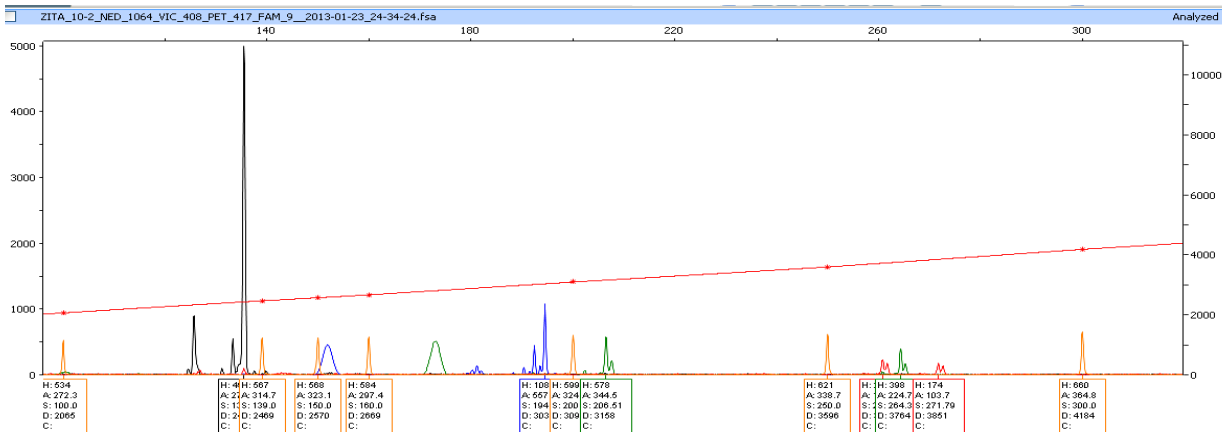
M10. ábra: SsoSL417 PCR (Bittva 6-9)



M11. ábra: SsoSL438 PCR (Bittva 1-4)



M12. ábra: sdY marker PCR (Boncolt halak 1-4)



M13. ábra: A KE 9-es minta fratmentanalízis képe GeneMapper szoftverrel

Fekete: BFRO002 / NED; zöld: OMM1064 / VIC; piros: Ssa408uos / PET; kék: SsoSL417 / FAM; narancssárga: GS500LIZ molekulasúly marker.

## M2.2. Sejtmagi markerek populációgenetikai eredményei

**M1 táblázat:** A mikroszatellit lókuszekben kimutatott allélok száma (bp) és gyakorisága (0-1 közti érték lehet, 1=100%) lókuszonként. A leggyakoribb allélt félkövérrel kiemeltem.

<b>BFRO002</b> (allélszám=5 db)		<b>OMM1064</b> (allélszám=72 db)		<b>Ssa408uos</b> (allélszám=38 db)		<b>SsoSL417</b> (allélszám=15 db)		<b>SsoSL438</b> (allélszám=12 db)	
Allél	Gyakoriság	Allél	Gyakoriság	Allél	Gyakoriság	Allél	Gyakoriság	Allél	Gyakoriság
110	0,002	158	0,001	205	0,059	161	0,002	93	0,001
113	0,027	160	0,006	208	0,017	169	0,001	97	0,050
<b>116</b>	<b>0,721</b>	162	0,001	211	0,012	171	0,104	99	0,043
120	0,220	164	0,003	213	0,001	173	0,097	101	0,011
124	0,030	166	0,006	215	0,026	175	0,173	103	0,189
		168	0,017	219	0,063	<b>177</b>	<b>0,207</b>	105	0,231
		<b>172</b>	<b>0,091</b>	223	0,060	179	0,022	106	0,055
		174	0,006	225	0,002	181	0,149	108	0,073
		176	0,036	227	0,054	184	0,052	<b>110</b>	<b>0,236</b>
		178	0,013	231	0,017	186	0,005	112	0,104
		179	0,008	233	0,018	188	0,061	114	0,004
		182	0,016	235	0,071	190	0,104	116	0,002
		184	0,006	236	0,007	192	0,016		
		185	0,004	237	0,001	194	0,005		
		186	0,026	<b>239</b>	<b>0,179</b>	196	0,001		
		187	0,018	243	0,052				
		192	0,004	245	0,001				
		197	0,053	247	0,092				
		201	0,003	250	0,056				
		202	0,002	253	0,002				
		204	0,004	255	0,034				
		206	0,001	258	0,087				
		208	0,066	260	0,001				
		210	0,019	262	0,030				
		212	0,018	266	0,004				
		214	0,016	269	0,001				
		215	0,016	272	0,026				
		216	0,001	273	0,001				
		217	0,009	274	0,007				
		218	0,007	276	0,001				
		219	0,011	281	0,001				
		222	0,009	284	0,001				
		224	0,003	285	0,001				
		225	0,002	289	0,004				
		227	0,016	296	0,001				
		228	0,041	301	0,009				
		230	0,008	303	0,001				
		232	0,083	309	0,004				
		234	0,001						
		236	0,012						

<b>BFRO002</b> (allélszám=5 db)	<b>OMM1064</b> (allélszám=72 db)	<b>Ssa408uos</b> (allélszám=38 db)	<b>SsoSL417</b> (allélszám=15 db)	<b>SsoSL438</b> (allélszám=12 db)
<b>Allél Gyakoriság</b>	<b>Allél Gyakoriság</b>	<b>Allél Gyakoriság</b>	<b>Allél Gyakoriság</b>	<b>Allél Gyakoriság</b>
	238	0,013		
	239	0,001		
	240	0,013		
	243	0,030		
	245	0,016		
	247	0,029		
	250	0,003		
	251	0,005		
	252	0,001		
	253	0,057		
	255	0,025		
	258	0,001		
	261	0,050		
	263	0,001		
	265	0,003		
	267	0,041		
	269	0,002		
	271	0,004		
	272	0,001		
	274	0,001		
	277	0,001		
	278	0,004		
	281	0,011		
	284	0,001		
	286	0,001		
	288	0,015		
	296	0,001		
	316	0,004		
	320	0,004		
	331	0,001		
	337	0,001		
	346	0,001		

**M2. táblázat:** A vizsgált sebes pisztráng állományok populációgenetikai elemzése a két nukleáris PCR-RFLP és öt mikroszatellit (MS) lókuszt alkalmazásával. (Pop: Populáció, N: vizsgált minták mennyisége, Na: allélszám, Nma: átlagos allélszám, Neff: effektív allélszám, Ar: Allél gazdagság, He: várt heterozigotizáció, Ho: megfigyelt heterozigotizáció, Fis: beltenyésztettség koefficiens, HWE: Hardy-Weinberg egyensúlytól való eltérés szignifikanciája, NA=nincs adat, ns=nem szignifikáns, \* p<0,05; \*\* p<0,01; \*\*\* p<0,001)

Pop	Lókuszt	N	Na	Nma	Neff	Ar	He	Ho	Fis	HWE	
LF 1	<b>MS Total</b>	<b>401</b>	<b>84</b>	<b>16,20</b>	<b>6,917</b>	<b>6,901</b>	<b>0,772</b>	<b>0,783</b>	<b>-0,014</b>	<b>ns</b>	
	<i>BFRO002</i>		5		1,859	2,940	0,463	0,514	-0,110	ns	
	<i>OMM1064</i>		42		13,028	10,761	0,924	0,933	-0,009	ns	
	<i>Ssa408uos</i>		17		10,141	9,185	0,903	0,950	-0,052	ns	
	<i>SsoSL417</i>		11		6,148	6,798	0,838	0,769	0,083	**	
	<i>SsoSL438</i>		9		3,708	4,823	0,732	0,747	-0,021	ns	
	<b>PCR-RFLP Total</b>	<b>401</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>1,699</b>	<b>1,995</b>	<b>0,406</b>	<b>0,441</b>	<b>-0,088</b>	<b>**</b>	
	<i>LDH-C1</i>		2		1,874	2,000	0,467	0,476	-0,020	ns	
	<i>SL</i>		2		1,524	1,989	0,344	0,407	-0,180	***	
	LF 2	<b>MS Total</b>	<b>243</b>	<b>93</b>	<b>18,60</b>	<b>7,004</b>	<b>6,848</b>	<b>0,740</b>	<b>0,781</b>	<b>-0,055</b>	<b>ns</b>
		<i>BFRO002</i>		3		1,583	2,537	0,369	0,410	-0,111	*
<i>OMM1064</i>			43		16,030	11,958	0,941	0,934	0,007	ns	
<i>Ssa408uos</i>			29		9,186	9,395	0,893	0,956	-0,070	***	
<i>SsoSL417</i>			9		4,922	5,733	0,799	0,819	-0,025	ns	
<i>SsoSL438</i>			9		3,298	4,615	0,698	0,784	-0,123	ns	
<b>PCR-RFLP Total</b>		<b>243</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>1,515</b>	<b>1,927</b>	<b>0,314</b>	<b>0,306</b>	<b>0,026</b>	<b>ns</b>	
<i>LDH-C1</i>			2		1,218	1,853	0,179	0,182	-0,016	ns	
<i>SL</i>			2		1,812	2,000	0,449	0,430	0,043	ns	
SZV		<b>MS Total</b>	<b>75</b>	<b>73</b>	<b>10,25</b>	<b>6,271</b>	<b>7,276</b>	<b>0,762</b>	<b>0,765</b>	<b>-0,003</b>	<b>ns</b>
		<i>BFRO002</i>		3		1,615	2,539	0,384	0,397	-0,036	ns
	<i>OMM1064</i>		36		22,866	13,528	0,963	0,960	0,003	ns	
	<i>Ssa408uos</i>		18		9,321	9,297	0,899	0,933	-0,039	ns	
	<i>SsoSL417</i>		9		5,329	6,075	0,818	0,787	0,038	ns	
	<i>SsoSL438</i>		7		3,868	4,940	0,748	0,746	0,003	ns	
	<b>PCR-RFLP Total</b>	<b>75</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>1,523</b>	<b>1,992</b>	<b>0,345</b>	<b>0,373</b>	<b>-0,081</b>	<b>ns</b>	
	<i>LDH-C1</i>		2		1,505	1,990	0,338	0,400	-0,185	ns	
	<i>SL</i>		2		1,540	1,993	0,353	0,347	0,018	ns	

Pop	Lókusz	N	Na	Nma	Neff	Ar	He	Ho	F <sub>IS</sub>	HWE	
BA	<b>MS Total</b>	<b>25</b>	<b>48</b>	<b>10,50</b>	<b>7,145</b>	<b>7,102</b>	<b>0,812</b>	<b>0,884</b>	<b>-0,091</b>	<b>ns</b>	
	<i>BFRO002</i>		4		2,456	3,339	0,605	0,680	-0,127	ns	
	<i>OMM1064</i>		17		11,574	10,915	0,932	0,920	0,013	ns	
	<i>Ssa408uos</i>		13		7,862	8,963	0,891	0,920	-0,034	ns	
	<i>SsoSL417</i>		9		7,297	7,608	0,882	0,957	-0,086	ns	
	<i>SsoSL438</i>		5		3,682	4,687	0,750	0,941	-0,264	ns	
	<b>PCR-RFLP Total</b>	<b>25</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>1,785</b>	<b>2,000</b>	<b>0,449</b>	<b>0,521</b>	<b>-0,163</b>	<b>ns</b>	
	<i>LDH-C1</i>		2		1,753	2,000	0,439	0,542	-0,241	ns	
	<i>SL</i>		2		1,816	2,000	0,460	0,500	-0,090	ns	
	JO	<b>MS Total</b>	<b>33</b>	<b>56</b>	<b>12,25</b>	<b>7,446</b>	<b>6,866</b>	<b>0,691</b>	<b>0,680</b>	<b>0,016</b>	<b>ns</b>
		<i>BFRO002</i>		3		1,167	2,096	0,145	0,091	0,377	*
<i>OMM1064</i>			23		16,133	12,424	0,952	0,939	0,014	ns	
<i>Ssa408uos</i>			15		8,037	8,966	0,889	0,849	0,046	ns	
<i>SsoSL417</i>			9		4,796	6,466	0,804	0,781	0,029	ns	
<i>SsoSL438</i>			6		2,859	4,377	0,665	0,739	-0,115	ns	
<b>PCR-RFLP Total</b>		<b>33</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>1,316</b>	<b>1,944</b>	<b>0,241</b>	<b>0,278</b>	<b>-0,157</b>	<b>ns</b>	
<i>LDH-C1</i>			2		1,234	1,905	0,193	0,212	-0,103	ns	
<i>SL</i>			2		1,398	1,982	0,289	0,344	-0,192	ns	
KE		<b>MS Total</b>	<b>24</b>	<b>29</b>	<b>6,75</b>	<b>3,764</b>	<b>4,815</b>	<b>0,685</b>	<b>0,692</b>	<b>-0,010</b>	<b>ns</b>
		<i>BFRO002</i>		2		1,800	2,000	0,454	0,500	-0,104	ns
	<i>OMM1064</i>		10		5,176	7,318	0,826	0,773	0,065	ns	
	<i>Ssa408uos</i>		9		5,038	7,191	0,819	0,826	-0,008	ns	
	<i>SsoSL417</i>		4		2,606	3,682	0,629	0,542	0,142	ns	
	<i>SsoSL438</i>		4		3,143	3,886	0,698	0,818	-0,178	ns	
	<b>PCR-RFLP Total</b>	<b>24</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>1,825</b>	<b>2,000</b>	<b>0,459</b>	<b>0,708</b>	<b>-0,561</b>	<b>***</b>	
	<i>LDH-C1</i>		2		1,704	2,000	0,422	0,583	-0,394	ns	
	<i>SL</i>		2		1,946	2,000	0,497	0,833	-0,704	***	
	AK	<b>MS Total</b>	<b>50</b>	<b>39</b>	<b>8,250</b>	<b>4,841</b>	<b>5,613</b>	<b>0,676</b>	<b>0,671</b>	<b>0,007</b>	<b>ns</b>
		<i>BFRO002</i>		3		1,278	2,362	0,220	0,240	-0,093	ns
<i>OMM1064</i>			14		8,982	8,973	0,898	0,896	0,002	ns	
<i>Ssa408uos</i>			9		3,783	6,343	0,744	0,745	-0,002	ns	
<i>SsoSL417</i>			8		5,782	6,229	0,836	0,833	0,003	ns	
<i>SsoSL438</i>			5		3,073	4,160	0,681	0,640	0,061	ns	
<b>PCR-RFLP Total</b>		<b>50</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>1,432</b>	<b>1,983</b>	<b>0,305</b>	<b>0,290</b>	<b>0,048</b>	<b>ns</b>	
<i>LDH-C1</i>			2		1,445	1,985	0,311	0,260	0,165	ns	
<i>SL</i>			2		1,419	1,981	0,298	0,320	-0,074	ns	



Pop	Lókusz	N	Na	Nma	Neff	Ar	He	Ho	F <sub>IS</sub>	HWE
<b>KO</b>	<b>MS Total</b>	<b>14</b>	<b>32</b>	<b>5,750</b>	<b>3,993</b>	<b>5,772</b>	<b>0,629</b>	<b>0,685</b>	<b>-0,093</b>	<b>ns</b>
	<i>BFRO002</i>		3		1,446	2,844	0,320	0,357	-0,121	ns
	<i>OMM1064</i>		10		5,444	8,021	0,847	0,929	-0,101	ns
	<i>Ssa408uos</i>		8		6,500	7,471	0,880	0,923	-0,051	ns
	<i>SsoSL417</i>		8		6,480	8,000	0,895	1,000	-0,125	ns
	<i>SsoSL438</i>		3		1,244	2,524	0,204	0,214	-0,054	ns
	<b>PCR-RFLP Total</b>	<b>14</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>1,517</b>	<b>1,882</b>	<b>0,290</b>	<b>0,321</b>	<b>-0,114</b>	<b>ns</b>
	<i>LDH-C1</i>		2		1,960	2,000	0,508	0,571	-0,130	ns
	<i>SL</i>		2		1,074	1,643	0,071	0,071	0,000	ns
<b>BI</b>	<b>MS Total</b>	<b>9</b>	<b>25</b>	<b>4,750</b>	<b>3,415</b>	<b>5,000</b>	<b>0,732</b>	<b>0,711</b>	<b>0,030</b>	<b>ns</b>
	<i>BFRO002</i>		2		1,976	2,000	0,523	0,667	-0,297	ns
	<i>OMM1064</i>		6		4,500	6,000	0,824	0,889	-0,085	ns
	<i>Ssa408uos</i>		7		4,378	7,000	0,817	0,667	0,193	ns
	<i>SsoSL417</i>		5		3,767	5,000	0,778	0,667	0,150	ns
	<i>SsoSL438</i>		5		3,115	5,000	0,719	0,667	0,077	ns
	<b>PCR-RFLP Total</b>	<b>9</b>	<b>3</b>	<b>1,5</b>	<b>1,264</b>	<b>1,500</b>	<b>0,183</b>	<b>0,222</b>	<b>-0,231</b>	<b>ns</b>
	<i>LDH-C1</i>		2		1,528	2,000	0,366	0,444	-0,231	ns
	<i>SL</i>		1		1,000	1,000	0,000	0,000	NA	NA
<b>SRB</b>	<b>MS Total</b>	<b>14</b>	<b>29</b>	<b>3,750</b>	<b>2,118</b>	<b>4,805</b>	<b>0,565</b>	<b>0,571</b>	<b>-0,012</b>	<b>ns</b>
	<i>BFRO002</i>		2		1,074	1,643	0,071	0,071	0,000	ns
	<i>OMM1064</i>		11		4,900	8,572	0,825	0,643	0,228	ns
	<i>Ssa408uos</i>		8		3,409	6,333	0,733	0,786	-0,075	ns
	<i>SsoSL417</i>		6		3,920	5,477	0,773	0,929	-0,211	ns
	<i>SsoSL438</i>		2		1,690	2,000	0,423	0,429	-0,013	ns
	<b>PCR-RFLP Total</b>	<b>14</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>1,000</b>	<b>1,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>NA</b>	<b>NA</b>
	<i>LDH-C1</i>		1		1,000	1,000	0,000	0,000	NA	NA
	<i>SL</i>		1		1,000	1,000	0,000	0,000	NA	NA

### M2.3. Genetikai markerekre alapozott tenyésztési rendszer a lillafüredi tenyészállományban

**M3. táblázat:** A lillafüredi LF1 és LF2 állományok genetikai felmérése (a tenyésztési rendszerben egyben kezeletük), és a haplotípusok/allélok evolúciós vonal szerinti besorolásai.

Zöld: dunai, piros: atlanti, sárga: közös, kék: új allél. ID: minta, ND: nincs adat.

ID	CR mtDNS	LDH	SL	BFRO 002	OMM 1064	Ssa408 uos	SsoSL 417	SsoSL 438	Ivar	Ritka allélok száma	Dunai allélok száma	Összes nukleáris dunai allél	Ikrás dunai mtDN	Genetikai azonosító
L4	100	100 100	100 100	116 120	176 182	223 258	175 175	103 105		0	2	2	0	L4_2
L5	100	200 200	100 200	116 116	208 261	219 227	175 175	ND ND		0	3	3	0	L5_3
L6	100	100 200	100 100	116 116	261 197	208 247	175 175	97 103		0	3	3	0	L6_3
L7	100	100 100	100 100	116 116	267 172	235 233	188 181	ND ND		0	1	1	0	L7_1
L8	100	200 200	100 100	116 120	176 228	233 258	175 175	103 105		0	4	4	0	L8_4
L9	100	100 200	100 100	116 116	243 228	243 205	175 173	ND ND		0	2	2	0	L9_2
L13	100	200 200	100 100	116 116	208 261	239 247	175 181	103 105		0	5	5	0	L13_5
L14	100	100 200	100 100	116 116	267 176	255 233	175 175	ND ND		0	2	2	0	L14_2
L15	100	200 200	100 100	116 120	228 261	227 247	175 175	97 103		0	5	5	0	L15_5
L17	100	100 200	100 200	116 116	182 227	227 247	175 177	103 105		0	4	4	0	L17_4
L20	100	100 200	100 100	116 120	172 247	247 258	177 186	103 105		0	5	5	0	L20_5
L21	100	100 100	100 100	116 120	197 228	247 227	175 175	ND ND		0	2	2	0	L21_2
L22	100	100 200	100 100	116 120	172 267	243 235	188 181	ND ND	2	0	3	3	0	L22_3
L27	100	200 200	100 100	116 120	197 228	219 227	175 177	103 105		0	4	4	0	L27_4
L28	100	100 200	100 100	116 116	172 261	239 247	177 181	103 103	2	0	4	4	0	L28_4
L29	100	200 200	100 100	116 116	208 261	219 239	175 190	105 105		0	3	3	0	L29_3
L30	100	200 200	100 100	116 116	261 228	227 205	181 177	ND ND		0	2	2	0	L30_2
L31	100	100 200	100 100	116 116	197 208	239 247	175 190	103 105		0	4	4	0	L31_4
L33	100	200 200	100 100	116 120	228 261	227 247	175 177	103 103	2	0	6	6	0	L33_6
L35	100	100 200	100 100	116 116	208 261	219 239	175 190	103 105		0	3	3	0	L35_3
L39	100	100 200	100 100	120 116	228 197	227 219	175 175	ND ND		0	2	2	0	L39_2
L40	100	100 100	100 200	116 116	172 227	258 247	188 190	103 105		0	3	3	0	L40_3
L41	100	200 200	100 100	113 116	172 222	235 223	ND ND	ND ND		0	3	3	0	L41_3
L43	100	100 200	100 100	116 116	261 197	247 227	175 175	ND ND		0	2	2	0	L43_2
L44	100	100 100	100 100	116 116	197 178	247 227	177 177	ND ND		0	1	1	0	L44_1
L46	100	100 200	100 200	116 116	214 228	ND ND	173 181	105 108		0	2	2	0	L46_2
L47	100	200 200	100 200	116 120	172 232	227 258	175 177	103 105		0	4	4	0	L47_4
L48	100	100 200	100 100	116 116	172 261	219 239	177 190	103 105		0	2	2	0	L48_2
L50	100	100 200	100 100	116 116	232 261	247 239	175 173	ND ND		0	2	2	0	L50_2
L51	100	100 200	100 100	116 116	172 172	219 258	175 175	103 105		0	2	2	0	L51_2
L52	100	200 200	100 100	116 116	243 267	205 235	177 188	99 103		0	5	5	0	L52_5
L53	100	100 100	100 200	113 116	267 243	ND ND	175 171	ND ND		0	2	2	0	L53_2
L54	100	100 100	100 100	116 116	172 146	227 208	ND ND	ND ND	1	0	1	0	0	L54_1
L55	100	100 100	100 100	116 120	215 232	205 255	175 175	103 105		0	3	3	0	L55_3
L56	100	200 200	100 100	116 116	172 261	219 239	177 181	ND ND		0	2	2	0	L56_2
L57	100	100 200	100 200	116 120	172 197	258 262	175 181	97 103		0	4	4	0	L57_4
L59	100	100 200	100 100	116 116	172 172	247 239	181 177	ND ND		0	2	2	0	L59_2
L60	100	100 200	100 200	116 116	182 197	250 227	ND ND	103 105		0	3	3	0	L60_3
L61	100	100 100	100 100	116 116	172 197	ND ND	190 177	ND ND		0	0	0	0	L61_0
L63	100	100 100	100 100	113 120	182 232	258 219	181 175	ND ND		0	1	1	0	L63_1
L65	100	100 200	100 100	120 116	228 214	227 208	184 175	ND ND		0	2	2	0	L65_2
L68	100	100 100	100 100	116 120	197 232	219 239	173 177	103 105		0	2	2	0	L68_2
L70	100	100 200	100 200	120 116	227 172	239 205	177 175	ND ND		0	3	3	0	L70_3
L72	100	100 100	100 100	116 120	182 197	215 219	179 181	105 105		0	2	2	0	L72_2
L73	100	100 200	100 200	113 120	176 182	227 211	181 175	103 105		0	3	3	0	L73_3
L74	100	100 100	100 100	116 116	261 197	247 227	175 175	ND ND		0	1	1	0	L74_1
L75	100	100 100	100 100	120 116	261 228	247 235	ND ND	ND ND		0	2	2	0	L75_2
L77	100	100 100	100 200	120 116	ND ND	239 205	177 175	ND ND		0	1	1	0	L77_1
L79	100	100 200	100 100	116 116	214 232	ND ND	184 175	ND ND		0	1	1	0	L79_1
L80	100	100 100	100 200	116 116	197 228	219 239	173 177	105 105		0	0	0	0	L80_0
L82	100	100 200	100 100	116 116	176 172	233 233	190 175	ND ND		0	1	1	0	L82_1
L85	100	100 200	100 200	116 113	255 222	243 247	175 188	103 103		0	6	6	0	L85_6
L86	100	100 200	100 100	116 116	172 197	215 258	173 175	99 103		0	2	2	0	L86_2
L87	100	100 100	100 200	120 116	210 172	235 223	190 188	ND ND		0	1	1	0	L87_1



ID	CR mtDNS	LDH	SL	BFRO 002	OMM 1064	Ssa408 uos	SsoSL 417	SsoSL 438	Ivar	Ritka allélok száma	Dunai allélok száma	Összes nukleáris dunai allél	Ikrás dunai mtDN	Genetikai azonosító
L167	100	100 200	100 200	116 113	176 176	239 235	179 173	ND ND		0	2	2	0	L167_2
L170	100	100 100	100 100	120 120	208 243	215 239	175 188	97 105		0	4	4	0	L170_4
L171	100	100 200	100 200	116 120	182 208	239 223	177 177	ND ND		0	3	3	0	L171_3
L172	100	100 200	100 200	116 120	232 267	205 223	175 188	103 105		0	4	4	0	L172_4
L173	100	200 200	100 100	116 120	208 247	205 239	173 188	103 103		0	7	7	0	L173_7
L174	100	100 200	100 100	116 116	172 222	223 243	181 188	99 105		0	2	2	0	L174_2
L175	100	100 100	100 100	116 116	228 247	219 239	177 179	97 99		0	2	2	0	L175_2
L176	100	100 100	100 100	116 120	176 182	205 239	173 175	103 103		0	3	3	0	L176_3
L177	100	100 100	100 100	116 116	232 247	227 239	188 188	97 105		0	1	1	0	L177_1
L178	100	100 100	100 200	116 120	212 267	219 223	179 188	103 105		1	4	5	0	L178_5
L179	100	100 100	100 200	116 120	172 247	215 247	188 188	97 105		0	3	3	0	L179_3
L180	100	100 100	100 200	116 116	232 267	235 247	177 177	99 103		0	3	3	0	L180_3
L181	100	100 100	100 200	116 120	228 267	243 243	179 188	103 105		0	4	4	0	L181_4
L182	100	100 200	100 100	116 116	176 243	205 239	173 181	103 103		0	4	4	0	L182_4
L183	100	100 200	100 200	116 116	172 208	223 239	177 179	103 105		0	4	4	0	L183_4
L184	100	100 100	100 100	116 116	222 228	223 235	177 179	99 105		0	2	2	0	L184_2
L185	100	100 100	100 100	116 120	172 227	215 235	188 188	99 105		0	2	2	0	L185_2
L186	100	200 200	100 200	116 120	172 261	239 223	188 175	108 110		0	5	5	0	L186_5
L187	100	100 200	100 100	116 120	185 208	205 239	173 175	97 97		0	3	3	0	L187_3
L188	100	100 200	100 100	116 116	172 267	223 250	188 188	99 99		0	3	3	0	L188_3
L189	100	100 100	100 100	116 120	164 232	205 243	175 184	103 105		0	2	2	0	L189_2
L190	100	100 200	100 200	120 120	182 182	ND ND	188 188	ND ND		0	3	3	0	L190_3
L191	100	100 200	100 200	116 120	228 232	223 239	175 179	105 105		0	3	3	0	L191_3
L192	100	100 200	100 200	116 116	172 176	215 247	175 177	99 103		0	3	3	0	L192_3
L193	100	100 100	100 100	116 116	208 228	239 219	179 173	97 105		0	2	2	0	L193_2
L194	100	100 200	100 100	116 120	243 243	239 247	173 181	103 105		0	6	6	0	L194_6
L195	100	100 200	100 100	116 120	243 243	239 247	173 181	103 105		0	6	6	0	L195_6
L196	100	100 200	100 100	116 116	208 232	205 223	173 188	103 105		0	3	3	0	L196_3
L197	100	100 100	100 100	116 116	208 243	227 243	173 173	103 106		0	3	3	0	L197_3
L198	100	100 100	100 100	116 116	228 232	235 205	179 177	ND ND		0	1	1	0	L198_1
L199	100	100 200	100 100	116 116	208 247	239 239	177 177	97 105		0	3	3	0	L199_3
L200	100	100 200	100 100	116 116	208 243	227 243	188 190	103 106		0	4	4	0	L200_4
L201	100	100 200	100 200	116 120	187 251	ND ND	ND ND	103 106		1	4	5	0	L201_5
L202	100	100 200	100 200	120 116	267 245	ND ND	177 188	ND ND		0	3	3	0	L202_3
L203	100	100 100	100 100	116 116	185 243	247 239	173 173	ND ND		0	2	2	0	L203_2
L204	100	100 200	100 100	116 116	208 232	243 205	188 188	ND ND		0	2	2	0	L204_2
L205	100	100 200	100 200	116 120	228 243	239 219	179 173	97 103		0	5	5	0	L205_5
L206	100	100 200	100 200	116 116	245 228	ND ND	173 177	ND ND		0	1	1	0	L206_1
L207	100	100 100	100 100	116 120	182 243	239 205	173 173	ND ND		0	2	2	0	L207_2
L208	100	100 100	100 100	116 116	172 185	219 227	173 179	97 97		0	1	1	0	L208_1
L209	100	200 200	100 100	116 120	176 247	227 239	175 190	97 105		0	4	4	0	L209_4
L210	100	100 200	200 200	116 116	172 208	219 239	177 181	97 105		0	2	2	0	L210_2
L211	100	100 200	100 200	116 116	172 176	219 247	173 179	97 106		0	3	3	0	L211_3
L212	100	100 100	100 200	120 120	172 232	215 243	179 188	97 99		0	3	3	0	L212_3
L213	100	100 200	100 200	116 116	172 176	247 235	179 175	ND ND		0	3	3	0	L213_3
L214	100	100 200	200 200	116 120	176 247	205 227	173 190	97 105		0	3	3	0	L214_3
L215	100	200 200	100 100	116 116	172 230	215 250	177 188	99 103		0	5	5	0	L215_5
L216	100	200 200	100 100	116 116	176 222	250 239	179 175	ND ND		0	5	5	0	L216_5
L217	100	200 200	100 200	116 116	172 176	239 215	190 179	99 105		0	3	3	0	L217_3
L218	100	100 100	100 100	116 116	172 232	243 247	173 179	103 103		0	4	4	0	L218_4
L219	100	100 100	100 100	116 120	267 267	223 235	188 188	103 105		0	4	4	0	L219_4
L220	100	100 200	100 100	116 116	228 247	235 239	179 181	99 99		0	3	3	0	L220_3
L221	100	200 200	100 100	116 120	232 261	239 247	173 177	103 105		0	5	5	0	L221_5
L222	100	100 200	100 200	113 116	197 243	219 205	188 177	103 105		0	3	3	0	L222_3
L223	100	100 100	200 200	116 116	208 232	239 215	179 173	ND ND		0	2	2	0	L223_2
L224	100	100 200	100 200	113 116	176 243	235 239	173 177	105 105		0	2	2	0	L224_2
L225	100	100 200	100 200	116 120	176 228	247 219	188 173	97 106		0	3	3	0	L225_3
L226	100	100 200	100 200	116 120	182 253	247 215	188 171	ND ND		0	3	3	0	L226_3
L227	100	200 200	100 200	116 116	178 208	247 258	175 175	97 103		0	5	5	0	L227_5
L228	100	100 200	100 100	116 120	172 228	223 219	188 181	ND ND		0	2	2	0	L228_2
L229	100	100 100	100 200	116 116	197 208	255 258	173 190	97 105		0	1	1	0	L229_1



ID	CR mtDNS	LDH	SL	BFRO 002	OMM 1064	Ssa408 uos	SsoSL 417	SsoSL 438	Ivar	Ritka allélok száma	Dunai allélok száma	Összes nukleáris dunai allél	Ikrás dunai mtDN	Genetikai azonosító
L291	100	100 200	100 200	116 116	176 185	227 239	173 173	97 103		0	2	2	0	L291_2
L292	100	100 100	100 100	116 120	208 267	223 247	181 188	97 105	2	0	4	4	0	L292_4
L293	100	100 200	100 200	116 120	179 232	235 247	175 181	99 103		0	5	5	0	L293_5
L294	100	100 100	100 200	116 116	179 172	235 219	188 177	ND ND		0	1	1	0	L294_1
L295	100	100 200	100 100	116 120	228 261	227 247	175 177	103 103		0	5	5	0	L295_5
L296	100	100 200	100 100	116 116	197 227	243 258	173 177	105 105		0	2	2	0	L296_2
L297	100	100 200	100 100	110 110	164 211	227 233	175 186	103 105		3	3	6	0	L297_6
L298	100	100 200	100 200	113 116	197 243	219 250	177 190	105 105		0	3	3	0	L298_3
L299	100	100 100	100 100	116 116	172 197	227 233	175 175	103 105		1	2	3	0	L299_3
L300	100	100 100	100 200	116 116	232 261	219 239	173 175	105 105		0	0	0	0	L300_0
L301	100	100 200	100 200	116 116	160 172	223 243	179 188	103 105		1	3	4	0	L301_4
L302	100	100 200	100 100	116 116	172 179	205 235	177 188	99 103		0	3	3	0	L302_3
L303	100	100 100	100 200	120 120	232 232	215 250	173 188	ND ND		0	3	3	0	L303_3
L304	100	100 100	100 200	116 120	228 232	235 205	190 175	103 108		0	3	3	0	L304_3
L305	100	100 200	100 100	113 116	267 210	247 235	184 175	ND ND		0	3	3	0	L305_3
L306	100	100 200	100 200	113 116	243 197	ND ND	175 175	ND ND		0	2	2	0	L306_2
L307	100	100 200	100 200	116 116	267 227	243 227	184 173	ND ND		0	3	3	0	L307_3
L308	100	100 100	100 100	116 116	176 232	219 235	179 184	105 105	2	0	1	1	0	L308_1
L309	100	100 100	100 200	116 120	217 172	258 215	181 175	ND ND		1	1	2	0	L309_2
L310	100	100 200	100 200	116 116	172 232	255 239	190 173	ND ND	1	0	1	1	0	L310_1
L311	100	100 100	100 100	120 116	182 208	262 258	175 175	ND ND	1	0	3	3	0	L311_3
L312	100	100 200	100 200	120 120	178 185	258 258	175 177	103 103		0	5	5	0	L312_5
L313	100	100 200	100 100	120 116	172 267	223 219	177 175	ND ND	2	0	3	3	0	L313_3
L314	100	100 100	100 100	116 116	261 208	239 215	175 173	105 105		0	1	1	0	L314_1
L315	100	100 200	100 200	120 116	172 179	239 205	181 181	103 105		0	4	4	0	L315_4
L316	100	100 100	100 100	120 116	172 224	227 255	181 190	99 101	1	1	2	3	0	L316_3
L317	100	200 200	100 100	120 116	ND ND	ND ND	188 173	97 103		0	4	4	0	L317_4
L318	100	100 200	100 100	120 116	267 232	219 205	ND ND	103 105		0	4	4	0	L318_4
L319	100	100 200	100 100	116 113	182 232	239 205	181 177	ND ND	1	0	1	1	0	L319_1
L320	100	100 100	100 100	116 127	288 172	239 247	190 190	105 105		0	1	1	0	L320_1
L321	100	100 100	100 100	116 116	176 208	ND ND	184 175	ND ND		0	1	1	0	L321_1
L322	100	100 200	100 200	120 120	232 261	258 247	177 175	97 103		0	5	5	0	L322_5
L323	100	100 100	100 200	116 120	232 227	233 205	188 175	ND ND		0	2	2	0	L323_2
L324	100	100 100	100 100	116 127	172 288	247 247	190 190	ND ND		0	2	2	0	L324_2
L325	100	100 100	100 100	116 124	172 172	247 205	190 190	ND ND		0	2	2	0	L325_2
L326	100	100 100	100 100	116 116	222 243	227 205	188 177	ND ND		0	2	2	0	L326_2
L327	100	100 100	100 100	116 120	232 232	250 227	177 173	ND ND		0	2	2	0	L327_2
L328	100	100 200	100 200	116 120	281 172	243 239	190 181	ND ND		1	2	3	0	L328_3
L329	100	100 100	100 100	116 116	232 185	ND ND	190 175	ND ND	1	0	0	0	0	L329_0
L330	100	100 100	100 200	113 120	208 232	235 205	175 175	ND ND		0	2	2	0	L330_2
L331	100	200 200	100 100	116 116	232 197	239 219	177 173	ND ND		0	2	2	0	L331_2
L332	100	100 200	100 100	120 116	208 197	258 255	177 173	ND ND	1	0	3	3	0	L332_3
L333	100	100 100	100 200	120 120	ND ND	239 205	ND ND	ND ND		0	2	2	0	L333_2
L334	100	100 100	200 200	116 116	253 255	239 239	175 181	97 97		0	1	1	0	L334_1
L335	100	100 100	100 100	127 116	172 288	247 247	175 173	ND ND		0	2	2	0	L335_2
L336	100	100 100	100 100	116 116	197 232	235 219	173 173	ND ND		0	0	0	0	L336_0
L337	100	100 200	100 100	120 116	197 208	ND ND	190 177	ND ND		0	3	3	0	L337_3
L338	100	100 100	100 200	113 116	214 232	235 239	175 179	97 101		0	1	1	0	L338_1
L339	100	100 200	100 100	113 116	208 267	ND ND	ND ND	ND ND		0	3	3	0	L339_3
L340	100	100 200	200 200	116 116	232 172	239 215	190 181	ND ND		0	1	1	0	L340_1
L341	100	100 200	100 100	113 116	197 243	219 239	177 179	97 105		0	3	3	0	L341_3
L342	100	200 200	100 100	116 120	261 232	227 219	175 175	ND ND		0	3	3	0	L342_3
L343	100	100 200	100 200	116 120	172 243	223 219	ND ND	ND ND		0	3	3	0	L343_3
L344	100	100 200	100 100	116 120	232 197	247 235	177 173	ND ND		0	3	3	0	L344_3
L345	100	100 100	100 200	116 116	208 232	239 235	188 173	ND ND		0	1	1	0	L345_1
L346	100	100 200	100 200	116 120	172 232	205 247	177 177	ND ND	1	0	3	3	0	L346_3
L347	100	200 200	100 200	116 116	243 267	227 235	173 188	ND ND		0	4	4	0	L347_4
L348	100	100 200	100 100	113 116	178 208	205 258	175 175	103 103		0	4	4	0	L348_4
L349	100	100 100	100 200	120 116	168 232	223 205	181 175	ND ND		0	1	1	0	L349_1
L350	100	100 100	100 100	127 116	288 232	ND ND	190 181	ND ND		0	0	0	0	L350_0
L351	100	100 200	100 200	116 116	182 172	239 215	188 188	ND ND		0	1	1	0	L351_1

ID	CR mtDNS	LDH	SL	BFRO 002	OMM 1064	Ssa408 uos	SsoSL 417	SsoSL 438	Ivar	Ritka allélok száma	Dunai allélok száma	Összes nukleáris dunai allél	Ikrás dunai mtDN	Genetikai azonosító
L352	100	100 200	100 200	116 120	228 267	ND ND	ND ND	ND ND		0	3	3	0	L352_3
L353	100	100 200	100 100	116 116	258 172	233 219	ND ND	ND ND	1	1	1	2	0	L353_2
L354	100	100 200	100 200	120 120	228 243	258 247	177 175	ND ND	0	5	5	0	0	L354_5
L355	100	100 200	100 200	116 120	182 243	250 227	175 173	ND ND	0	4	4	0	0	L355_4
L356	100	100 100	100 100	116 116	172 172	227 219	181 177	ND ND	0	0	0	0	0	L356_0
L357	100	100 200	100 100	116 120	232 232	247 205	181 181	ND ND	0	3	3	0	0	L357_3
L358	100	100 100	100 100	116 116	176 179	223 205	181 181	101 101	0	1	1	0	0	L358_1
L359	100	100 100	100 100	116 120	228 261	247 239	177 173	ND ND	0	2	2	0	0	L359_2
L360	100	100 100	100 100	116 116	197 208	250 247	177 175	ND ND	0	3	3	0	0	L360_3
L361	100	200 200	100 100	120 120	228 232	ND ND	177 175	23 101	1	4	5	0	0	L361_5
L362	100	200 200	100 200	120 116	197 232	247 239	190 177	ND ND	0	4	4	0	0	L362_4
L363	100	100 100	100 100	113 116	208 232	247 239	173 173	101 101	0	2	2	0	0	L363_2
L364	100	100 100	100 200	124 116	172 255	ND ND	ND ND	ND ND	0	2	2	0	0	L364_2
L365	100	100 200	100 200	116 116	227 261	250 247	177 177	ND ND	0	4	4	0	0	L365_4
L366	100	100 100	100 200	116 120	172 267	243 223	188 179	ND ND	0	3	3	0	0	L366_3
L367	100	100 100	100 100	120 116	232 267	235 205	ND ND	101 101	0	2	2	0	0	L367_2
L368	100	100 100	100 200	120 120	261 232	258 247	175 175	ND ND	0	3	3	0	0	L368_3
L369	100	100 100	100 100	116 120	168 232	239 205	184 173	ND ND	0	1	1	0	0	L369_1
L370	100	100 200	100 100	120 120	232 228	247 205	181 175	ND ND	0	4	4	0	0	L370_4
L371	100	100 200	100 100	116 116	243 267	223 205	188 188	ND ND	0	3	3	0	0	L371_3
L372	100	100 100	100 200	116 116	208 232	239 250	175 184	99 105	0	2	2	0	0	L372_2
L373	100	100 200	100 100	116 116	168 232	205 239	181 188	103 105	0	2	2	0	0	L373_2
L374	100	100 200	100 200	116 116	228 267	223 243	179 188	103 105	0	4	4	0	0	L374_4
L375	100	100 100	100 200	116 120	172 232	233 215	188 181	ND ND	0	1	1	0	0	L375_1
L376	100	100 100	100 100	116 120	228 261	219 227	175 175	103 105	0	2	2	0	0	L376_2
L377	100	100 100	100 100	113 116	208 267	219 247	173 175	97 105	0	3	3	0	0	L377_3
L378	100	100 200	100 100	116 120	176 267	219 239	173 179	97 105	0	4	4	0	0	L378_4
L379	100	100 200	100 200	116 120	197 232	235 247	177 190	103 105	0	4	4	0	0	L379_4
L380	100	100 200	100 100	116 120	227 261	250 247	177 175	97 103	0	6	6	0	0	L380_6
L381	100	100 200	100 100	116 113	267 232	247 235	184 175	ND ND	0	3	3	0	0	L381_3
L382	100	100 200	100 200	116 116	227 172	258 258	190 175	ND ND	0	2	2	0	0	L382_2
L383	100	100 100	100 100	127 116	288 172	247 247	190 190	ND ND	0	2	2	0	0	L383_2
L384	100	100 200	100 200	116 116	227 172	239 205	190 181	ND ND	0	2	2	0	0	L384_2
L385	100	100 100	100 200	120 116	261 232	258 205	175 175	ND ND	0	1	1	0	0	L385_1
L386	100	100 100	100 100	ND ND	210 176	247 219	184 175	ND ND	0	1	1	0	0	L386_1
L387	100	100 100	100 200	120 116	232 197	247 227	175 175	ND ND	0	2	2	0	0	L387_2
L388	100	100 100	100 200	116 116	208 197	239 219	190 177	ND ND	0	1	1	0	0	L388_1
L389	100	100 200	100 100	120 116	267 232	247 235	184 175	ND ND	0	4	4	0	0	L389_4
L390	100	100 200	100 200	116 116	197 172	227 215	175 173	ND ND	0	1	1	0	0	L390_1
L391	100	100 200	100 200	116 116	210 172	247 235	188 175	ND ND	0	2	2	0	0	L391_2
L392	100	100 200	100 200	116 113	267 232	219 205	175 173	ND ND	0	2	2	0	0	L392_2
L393	100	100 200	100 200	116 116	320 253	247 205	190 177	ND ND	1	2	3	0	0	L393_3
L394	100	100 200	200 200	120 116	182 172	239 233	190 188	ND ND	0	2	2	0	0	L394_2
L395	100	100 100	100 100	120 116	ND ND	227 219	175 175	ND ND	0	1	1	0	0	L395_1
L396	100	100 100	100 100	120 116	267 210	235 205	184 175	ND ND	0	2	2	0	0	L396_2
L397	100	100 200	100 200	116 116	197 182	258 215	175 173	ND ND	0	1	1	0	0	L397_1
L398	100	100 100	100 200	116 113	ND ND	235 219	177 173	ND ND	0	0	0	0	0	L398_0
L399	100	100 100	100 200	116 116	208 197	258 243	177 173	ND ND	0	1	1	0	0	L399_1
L400	100	200 200	100 200	116 116	261 232	239 219	175 173	ND ND	0	2	2	0	0	L400_2
L401	100	100 100	100 100	120 116	232 215	239 205	175 175	ND ND	0	2	2	0	0	L401_2
L402	100	100 200	100 200	116 116	261 232	239 219	190 177	ND ND	0	1	1	0	0	L402_1
L403	100	100 100	100 200	120 116	ND ND	239 215	190 181	ND ND	0	1	1	0	0	L403_1
L404	100	100 100	100 100	116 113	267 176	235 235	184 179	ND ND	0	2	2	0	0	L404_2
L405	100	100 200	100 200	120 116	228 197	247 239	190 190	ND ND	0	3	3	0	0	L405_3
L406	100	100 200	100 200	116 113	210 176	235 205	175 173	ND ND	0	1	1	0	0	L406_1
L407	100	100 200	100 200	120 116	232 172	255 205	175 173	ND ND	0	2	2	0	0	L407_2
L408	100	100 100	100 200	120 116	232 210	247 205	181 181	ND ND	0	2	2	0	0	L408_2
L409	100	100 200	100 200	120 116	178 172	227 215	188 177	ND ND	0	2	2	0	0	L409_2
L410	100	100 200	100 200	120 116	210 176	219 205	175 173	ND ND	0	2	2	0	0	L410_2
L411	100	100 200	100 200	116 113	261 232	258 205	177 175	ND ND	0	1	1	0	0	L411_1
L412	100	100 200	100 200	116 116	ND ND	235 219	188 179	ND ND	0	2	2	0	0	L412_2

ID	CR mtDNS	LDH	SL	BFRO 002	OMM 1064	Ssa408 uos	SsoSL 417	SsoSL 438	Ivar	Ritka allélok száma	Dunai allélok száma	Összes nukleáris dunai allél	Ikrás dunai mtDN	Genetikai azonosító
L413	100	200 200	100 200	116 113	255 227	243 243	188 177	ND ND		0	4	4	0	L413_4
L414	100	100 100	100 100	120 116	288 228	258 239	190 175	ND ND		0	1	1	0	L414_1
L415	100	100 100	100 100	116 116	176 172	235 208	184 175	ND ND		0	0	0	0	L415_0
L416	100	200 200	100 200	116 116	261 210	247 235	177 175	ND ND		0	3	3	0	L416_3
L417	100	100 100	100 100	116 116	261 197	247 227	177 177	ND ND		0	1	1	0	L417_1
L418	100	100 100	100 200	116 113	267 232	250 223	188 173	ND ND		0	2	2	0	L418_2
L419	100	200 200	100 200	120 116	243 176	250 215	189 177	ND ND		0	5	5	0	L419_5
L420	100	100 200	100 200	116 116	227 197	255 247	177 173	ND ND		0	3	3	0	L420_3
L421	100	100 100	100 100	127 116	288 232	239 205	190 181	ND ND		0	0	0	0	L421_0
L422	100	100 100	100 100	116 116	261 197	227 219	175 175	ND ND		0	0	0	0	L422_0
L423	100	100 100	100 100	116 113	267 210	247 219	184 175	ND ND		0	2	2	0	L423_2
L424	100	100 100	100 100	116 116	247 232	258 233	186 175	ND ND		1	1	2	0	L424_2
L425	100	100 100	100 200	120 116	215 210	235 205	175 175	ND ND		0	2	2	0	L425_2
L426	100	100 100	100 100	120 116	210 176	235 205	184 175	ND ND		0	1	1	0	L426_1
L427	100	100 200	100 200	116 116	267 172	239 235	190 188	ND ND		0	2	2	0	L427_2
L428	100	100 200	100 100	116 116	261 261	247 208	177 175	ND ND		0	2	2	0	L428_2
L429	100	200 200	100 100	116 116	232 197	239 219	190 177	ND ND		0	2	2	0	L429_2
L430	100	200 200	200 200	120 116	261 176	258 239	179 175	ND ND		0	4	4	0	L430_4
L431	100	100 200	100 100	120 116	ND ND	ND ND	177 175	ND ND		0	2	2	0	L431_2
L432	100	100 200	100 100	116 116	ND ND	247 215	190 188	ND ND		0	2	2	0	L432_2
L433	100	100 200	100 100	116 116	197 197	243 215	173 173	ND ND		0	1	1	0	L433_1
L434	100	100 200	100 200	116 113	232 215	247 239	184 175	ND ND		0	3	3	0	L434_3
L435	100	100 200	100 100	116 116	247 172	247 239	190 181	ND ND		0	3	3	0	L435_3
L436	100	200 200	100 200	120 116	243 172	223 205	188 188	ND ND		0	4	4	0	L436_4
L437	100	100 100	100 100	120 116	210 176	247 235	175 173	ND ND		0	2	2	0	L437_2
L438	100	200 200	100 200	120 116	247 172	ND ND	186 177	ND ND		1	4	5	0	L438_5
L439	100	100 200	100 200	127 116	ND ND	247 205	190 188	ND ND		0	2	2	0	L439_2
L440	100	100 200	100 200	116 116	179 172	247 223	188 181	ND ND		0	3	3	0	L440_3
L441	100	100 100	100 100	116 113	267 210	247 219	184 175	ND ND		0	2	2	0	L441_2
L442	100	100 100	100 100	120 116	267 232	247 219	175 173	ND ND		0	3	3	0	L442_3
L443	100	100 100	100 200	120 116	ND ND	247 233	190 181	ND ND		0	2	2	0	L443_2
L444	100	100 200	100 100	120 116	267 176	235 235	184 177	ND ND		0	3	3	0	L444_3
L445	100	100 200	100 100	116 116	261 172	247 239	190 177	ND ND		0	2	2	0	L445_2
L446	100	100 200	100 100	120 116	210 176	219 205	175 173	ND ND		0	2	2	0	L446_2
L447	100	100 100	100 100	127 116	217 208	247 239	181 175	ND ND		1	2	3	0	L447_3
L448	100	100 200	100 100	120 116	253 253	239 231	184 177	ND ND		0	3	3	0	L448_3
L449	100	200 200	100 100	120 113	232 210	247 235	181 181	ND ND		0	4	4	0	L449_4
L450	100	100 200	100 200	127 116	288 179	239 205	190 181	ND ND		0	2	2	0	L450_2
L451	100	100 100	100 100	120 116	247 232	239 215	190 181	ND ND		0	2	2	0	L451_2
L452	100	100 200	100 200	120 116	232 227	233 205	188 188	ND ND		0	3	3	0	L452_3
L453	100	100 200	100 100	116 116	255 247	255 239	177 173	ND ND		0	3	3	0	L453_3
L454	100	100 100	100 200	120 116	222 172	247 205	175 173	ND ND		0	3	3	0	L454_3
L518	200	100 100	100 100	ND ND	ND ND	272 258	177 173	105 110	1	0	1	1	0	L518_1
L519	100	100 100	100 100	ND ND	288 192	243 239	181 177	105 112	2	1	0	1	0	L519_1
L520	100	100 100	200 200	ND ND	ND ND	258 250	177 171	105 110	2	0	2	2	0	L520_2
L521	100	100 100	100 200	116 120	245 186	243 239	ND ND	105 105	1	0	1	1	0	L521_1
L522	100	100 200	100 100	ND ND	236 222	258 235	190 177	105 105	1	1	2	3	0	L522_3
L523	100	100 200	100 100	ND ND	296 288	255 239	ND ND	105 112	1	1	1	2	0	L523_2
L524	100	100 200	100 100	120 124	278 192	235 223	ND ND	105 106	2	1	4	5	0	L524_5
L525	200	100 200	100 100	116 124	278 261	239 235	175 175	105 105	2	0	3	3	10	L525_3+10
L526	100	100 100	100 100	ND ND	ND ND	258 239	181 171	105 110	2	0	1	1	0	L526_1
L527	200	100 100	100 200	116 120	ND ND	ND ND	190 181	108 110	1	0	3	3	0	L527_3
L528	100	100 100	100 100	ND ND	337 197	ND ND	190 181	110 110	2	1	2	3	0	L528_3
L529	100	100 200	200 200	116 120	ND ND	ND ND	177 175	110 110	1	0	4	4	0	L529_4
L530	100	100 100	100 100	ND ND	255 253	235 233	177 171	ND ND	1	0	1	1	0	L530_1
L531	200	100 100	100 200	ND ND	ND ND	223 219	181 177	110 110	1	0	2	2	0	L531_2
L532	200	100 100	200 200	ND ND	ND ND	258 223	181 177	105 110	1	0	1	1	0	L532_1
L533	200	100 100	100 200	ND ND	ND ND	258 223	181 171	105 110	2	0	1	1	10	L533_1+10
L534	100	100 100	100 100	116 120	288 186	258 250	171 171	105 108	2	0	3	3	0	L534_3
L535	100	100 100	100 200	116 124	ND ND	301 250	ND ND	105 108	2	0	3	3	0	L535_3



ID	CR mtDNS	LDH	SL	BFRO 002	OMM 1064	Ssa408 uos	SsoSL 417	SsoSL 438	Ivar	Ritka allélok száma	Dunai allélok száma	Összes nukleáris dunai allél	Ikrás dunai mtDN	Genetikai azonosító
L536	100	100 100	100 100	ND ND	261 184	301 266	181 181	110 110	1	0	3	3	0	L536_3
L537	100	100 200	100 100	ND ND	253 284	239 223	181 181	105 108	2	1	2	3	0	L537_3
L538	100	100 100	100 100	116 120	253 232	258 250	177 171	105 108	2	0	3	3	0	L538_3
L540	200	100 100	100 200	116 120	ND ND	258 223	177 173	105 110		0	2	2	10	L540_2+10
L541	100	100 100	100 100	ND ND	ND ND	301 239	175 171	105 110	2	0	1	1	0	L541_1
L542	200	100 100	100 100	116 124	ND ND	258 250	173 171	108 110	1	0	4	4	0	L542_4
L543	200	100 100	100 200	ND ND	ND ND	239 223	173 171	105 110	2	0	1	1	10	L543_1+10
L544	100	100 200	100 200	116 116	232 232	239 239	ND ND	105 112	1	0	1	1	0	L544_1
L545	100	100 100	100 200	ND ND	232 286	258 258	171 171	105 108	2	1	1	2	0	L545_2
L546	100	100 100	200 200	116 116	ND ND	239 239	171 171	105 110	1	0	1	1	0	L546_1
L547	200	100 100	100 200	120 116	ND ND	272 258	190 171	105 110	1	0	2	2	0	L547_2
L548	200	100 100	100 200	116 116	ND ND	258 250	181 173	105 108	2	0	2	2	10	L548_2+10
L549	100	100 100	100 100	120 120	245 186	255 235	190 177	105 110	2	0	3	3	0	L549_3
L550	100	100 100	100 100	116 116	ND ND	262 258	177 177	105 110	1	0	2	2	0	L550_2
L551	100	100 100	100 100	ND ND	255 172	301 250	190 173	108 110	2	0	4	4	0	L551_4
L552	200	100 100	100 200	116 116	ND ND	258 250	181 171	105 108	1	0	2	2	0	L552_2
L553	100	100 200	100 100	116 116	ND ND	262 250	181 181	108 110	2	0	5	5	0	L553_5
L554	100	100 100	100 200	116 116	ND ND	258 239	171 171	110 112	1	0	1	1	0	L554_1
L555	100	100 200	200 200	124 116	ND ND	239 235	192 177	105 110	1	1	3	4	0	L555_4
L556	100	100 200	100 200	116 116	ND ND	258 233	181 171	105 110	1	0	2	2	0	L556_2
L557	200	100 100	100 100	ND ND	288 178	301 239	181 181	105 110	2	0	1	1	10	L557_1+10
L558	100	100 100	100 100	116 120	ND ND	ND ND	ND ND	108 110	1	0	3	3	0	L558_3
L559	100	100 100	100 100	116 116	255 186	262 239	184 177	105 105	2	0	2	2	0	L559_2
L560	100	100 100	100 200	ND ND	ND ND	258 250	177 171	105 108	1	0	2	2	0	L560_2
L561	100	100 100	100 100	124 116	271 255	262 258	184 171	105 105	1	1	3	4	0	L561_4
L562	200	100 100	100 200	116 116	ND ND	239 231	190 171	110 110	2	0	3	3	10	L562_3+10
L563	200	100 100	200 200	120 116	ND ND	258 223	181 177	105 105	2	0	1	1	10	L563_1+10
L564	100	100 200	100 200	116 116	278 168	239 227	190 177	108 110	1	0	4	4	0	L564_4
L565	100	100 100	100 100	120 116	288 253	258 250	177 171	105 108	1	0	3	3	0	L565_3
L567	100	100 100	100 100	116 116	288 186	258 250	190 177	ND ND	2	0	1	1	0	L567_1
L568	200	100 100	100 100	120 116	ND ND	223 219	181 177	110 110	2	0	3	3	10	L568_3+10
L569	200	100 100	100 200	116 116	ND ND	272 258	177 171	105 110	2	0	1	1	10	L569_1+10
L570	100	100 100	200 200	116 116	ND ND	258 239	177 171	105 110	2	0	1	1	0	L570_1
L571	100	100 200	100 100	116 116	ND ND	233 227	ND ND	105 105	2	0	1	1	0	L571_1
L572	200	100 100	100 100	120 116	ND ND	250 223	190 177	108 110	1	0	4	4	0	L572_4
L573	200	100 100	100 200	120 116	ND ND	272 239	181 171	105 110	2	0	2	2	10	L573_2+10
L574	100	100 200	100 200	116 116	ND ND	296 258	192 181	105 110	1	2	2	4	0	L574_4
L575	100	100 100	100 200	116 116	ND ND	258 250	171 171	105 110	1	0	2	2	0	L575_2
L576	100	100 200	100 100	124 116	278 221	258 235	181 177	105 108	1	1	5	6	0	L576_6
L577	200	100 100	200 200	ND ND	ND ND	239 223	190 181	110 110	1	0	2	2	0	L577_2
L578	100	100 100	100 200	116 116	ND ND	258 239	171 171	105 108	1	0	1	1	0	L578_1
L579	100	100 200	100 200	120 116	ND ND	247 239	177 177	110 110	2	0	5	5	0	L579_5
L580	100	100 100	100 100	116 116	197 178	250 208	192 177	108 108	1	1	3	4	0	L580_4
L581	100	100 200	100 100	116 116	245 186	237 231	177 173	106 112	2	1	2	3	0	L581_3
L582	200	100 200	100 200	116 116	178 172	301 239	181 181	105 110	2	0	2	2	10	L582_2+10
L583	100	100 200	100 200	116 116	201 176	301 227	177 175	105 112	2	1	1	2	0	L583_2
L584	100	100 100	100 100	116 116	ND ND	239 208	ND ND	108 110	1	0	2	2	0	L584_2
L585	200	100 100	100 100	ND ND	ND ND	239 223	173 171	105 110	1	0	1	1	0	L585_1
L586	100	100 200	100 100	120 116	178 172	239 231	175 173	105 110	1	0	4	4	0	L586_4
L587	200	100 100	200 200	116 116	ND ND	272 258	181 177	105 110		0	1	1	10	L587_1+10
L588	200	100 200	100 100	120 116	ND ND	239 223	181 177	110 110	1	0	4	4	0	L588_4
L589	100	100 200	100 100	116 116	ND ND	258 255	175 171	105 110	1	0	2	2	0	L589_2
L590	200	100 100	100 200	116 116	ND ND	269 239	177 177	105 110	1	1	1	2	0	L590_2
L591	200	100 100	200 200	116 116	ND ND	239 223	181 177	105 110	1	0	1	1	0	L591_1
L592	100	100 100	100 200	116 116	ND ND	272 233	177 177	110 110	2	0	2	2	0	L592_2
L593	200	100 100	100 100	116 116	ND ND	239 223	181 177	110 110	2	0	2	2	10	L593_2+10
L594	200	100 100	100 100	116 116	ND ND	272 239	190 177	105 112		0	0	0	10	L594_0+10
L595	200	100 100	100 200	120 116	255 228	258 239	190 181	105 112	1	0	2	2	0	L595_2
L596	200	100 100	100 100	120 116	ND ND	272 239	181 177	105 110	1	0	2	2	0	L596_2
L597	200	100 100	100 200	116 116	ND ND	239 223	177 177	105 110	1	0	1	1	0	L597_1

ID	CR mtDNS	LDH	SL	BFRO 002	OMM 1064	Ssa408 uos	SsoSL 417	SsoSL 438	Ivar	Ritka allélok száma	Dunai allélok száma	Összes nukleáris dunai allél	Ikrás dunai mtDN	Genetikai azonosító
L598	200	100 100	100 200	116 116	ND ND	272 239	177 171	105 110	1	0	1	1	0	L598_1
L599	100	100 100	100 200	116 116	288 253	258 239	171 171	105 108	1	0	1	1	0	L599_1
L600	200	100 100	100 200	116 116	ND ND	239 223	ND ND	105 110	2	0	1	1	10	L600_1+10
L601	100	100 100	100 100	120 116	288 253	258 258	190 171	105 108		0	2	2	0	L601_2
L602	100	100 100	100 100	124 116	255 182	262 258	184 171	105 110	1	0	4	4	0	L602_4
L603	100	100 100	100 200	116 116	ND ND	ND ND	ND ND	105 110	2	0	1	1	0	L603_1
L604	100	100 100	100 100	116 116	253 232	258 250	177 171	105 108	1	0	2	2	0	L604_2
L605	200	100 100	100 200	116 116	ND ND	258 223	173 171	105 110	1	0	1	1	0	L605_1
L606	100	100 100	100 100	124 116	255 172	262 258	190 173	105 105	1	0	3	3	0	L606_3
L607	200	100 100	100 100	120 116	271 232	258 223	173 171	105 110	1	1	2	3	0	L607_3
L608	100	100 100	100 200	120 116	288 253	258 250	177 171	105 108	1	0	3	3	0	L608_3
L609	200	100 100	200 200	116 116	ND ND	258 223	177 177	105 110	1	0	1	1	0	L609_1
L610	200	100 100	100 100	116 116	ND ND	239 223	177 171	105 110	2	0	1	1	10	L610_1+10
L611	100	100 100	100 100	116 116	ND ND	250 239	173 171	108 110	1	0	3	3	0	L611_3
L612	200	100 100	100 200	116 116	ND ND	239 223	177 171	105 110	2	0	1	1	10	L612_1+10
L613	200	100 100	100 200	116 116	ND ND	258 223	177 171	105 110	1	0	1	1	0	L613_1
L614	200	100 100	100 100	116 116	ND ND	258 223	177 171	105 110	1	0	1	1	0	L614_1
L615	200	100 100	100 100	116 116	ND ND	258 223	190 171	105 110		0	1	1	10	L615_1+10
L616	200	100 100	200 200	116 120	212 253	223 258	173 177	105 110		0	2	2	10	L616_2+10
L617	200	100 100	200 200	116 116	186 212	223 258	171 181	105 110	2	0	1	1	10	L617_1+10
L618	200	100 100	100 200	116 120	208 253	223 258	171 173	105 110	1	0	3	3	0	L618_3
L619	100	100 100	100 200	116 116	232 245	211 231	177 181	105 106	2	0	1	1	0	L619_1
L620	200	100 100	100 200	116 116	186 212	258 272	177 177	105 110	2	0	1	1	10	L620_1+10
L621	200	100 100	100 200	116 116	186 212	258 272	177 177	105 110	1	0	1	1	0	L621_1
L622	200	100 100	100 100	116 120	230 253	239 258	177 181	105 105	1	0	2	2	0	L622_2
L623	200	100 100	100 100	116 124	208 255	223 258	171 173	105 105	2	0	3	3	10	L623_3+10
L624	200	100 100	100 200	116 116	208 212	223 239	181 190	110 110	2	0	3	3	10	L624_3+10
L625	200	100 100	200 200	116 116	212 253	223 258	171 190	105 110	2	0	1	1	10	L625_1+10
L626	200	100 100	200 200	116 116	208 214	239 272	177 190	ND ND	2	0	1	1	10	L626_1+10
L627	200	100 100	100 200	116 120	186 208	258 272	171 173	105 110	2	0	3	3	10	L627_3+10
L628	200	100 100	100 200	116 116	208 228	223 239	181 190	110 110	2	0	3	3	10	L628_3+10
L629	200	100 100	100 200	116 120	212 253	239 272	173 177	105 110	2	0	2	2	10	L629_2+10
L630	200	100 100	200 200	116 116	186 212	258 272	177 181	105 110	2	0	1	1	10	L630_1+10
L631	200	100 100	200 200	116 116	186 212	239 272	173 177	105 110	2	0	1	1	10	L631_1+10
L632	100	100 100	100 200	116 116	186 208	239 239	171 181	105 110	2	0	2	2	0	L632_2
L633	200	100 100	100 200	116 120	186 208	258 272	171 173	105 110	2	0	3	3	10	L633_3+10
L634	100	100 100	100 100	116 116	168 210	239 258	ND ND	ND ND	2	0	0	0	0	L634_0
L635	100	100 100	100 100	116 116	ND ND	239 255	ND ND	105 112	1	0	0	0	0	L635_0
L636	200	100 100	100 100	116 116	168 172	239 301	171 181	105 110	1	0	1	1	0	L636_1
L637	100	100 100	100 100	116 116	168 228	239 258	175 181	105 110	2	0	1	1	0	L637_1
L638	100	100 200	100 100	116 120	208 245	239 243	177 181	110 110	2	0	5	5	0	L638_5
L639	100	100 100	100 200	116 116	197 201	250 258	177 177	105 108	2	1	2	3	0	L639_3
L640	100	100 200	100 200	116 120	ND ND	ND ND	ND ND	108 110	2	0	4	4	0	L640_4
L641	100	100 100	200 200	116 116	210 253	239 250	ND ND	105 108	1	0	2	2	0	L641_2
L642	200	100 100	100 100	116 120	208 253	258 272	177 181	105 110	2	0	3	3	10	L642_3+10
L643	100	100 100	100 200	116 116	197 253	258 272	177 181	105 110	2	0	1	1	0	L643_1
L644	200	100 100	100 200	116 116	208 214	239 272	181 190	110 110	2	0	3	3	10	L644_3+10
L645	100	100 200	100 100	116 120	187 253	205 239	175 175	112 112	2	1	2	3	0	L645_3
L646	100	100 100	100 100	116 120	253 288	250 258	177 190	105 108	2	0	3	3	0	L646_3
L647	200	100 100	100 200	116 120	186 210	258 272	ND ND	110 110	1	0	3	3	0	L647_3
L648	100	100 200	100 100	116 116	253 253	255 258	171 181	105 110	2	0	2	2	0	L648_2
L649	200	100 100	100 100	116 116	253 255	233 258	171 181	105 110	2	0	2	2	10	L649_2+10
L650	100	100 200	100 100	116 116	182 281	227 231	177 190	108 110	2	1	4	5	0	L650_5
L651	100	100 100	100 100	116 116	184 247	239 239	ND ND	101 105	2	0	1	1	0	L651_1
L652	100	100 100	100 200	116 124	ND ND	239 301	ND ND	105 110	2	0	2	2	0	L652_2
L653	200	100 100	100 100	116 116	186 232	239 258	ND ND	105 105	2	0	0	0	10	L653_0+10
L654	200	100 100	100 200	116 116	208 253	223 258	171 177	105 110	2	0	2	2	10	L654_2+10
L655	100	100 100	100 100	116 120	185 232	205 235	175 175	110 112	2	0	2	2	0	L655_2
L656	200	100 100	200 200	116 116	208 212	223 250	177 190	110 112	2	0	3	3	10	L656_3+10
L657	200	100 100	100 200	116 116	208 212	223 239	171 177	ND ND	2	0	1	1	10	L657_1+10
L658	100	100 100	100 100	116 124	255 271	258 262	173 190	105 105	2	1	3	4	0	L658_4

ID	CR mtDNS	LDH	SL	BFRO 002	OMM 1064	Ssa408 uos	SsoSL 417	SsoSL 438	Ivar	Ritka allélok száma	Dunai allélok száma	Összes nukleáris dunai allél	Ikrás dunai mtDN	Genetikai azonosító
L659	200	100 100	100 200	116 120	208 253	239 272	171 181	105 110	1	0	3	3	0	L659_3
L660	200	100 100	100 200	116 120	212 253	223 258	177 181	105 110	2	0	2	2	10	L660_2+10
L661	200	100 100	200 200	116 120	208 253	223 239	173 177	105 110	2	0	3	3	10	L661_3+10
L662	100	200 200	100 200	116 120	232 232	266 250	181 181	105 110	1	0	6	6	0	L662_6
L663	100	100 200	100 100	116 116	172 253	233 258	177 177	105 110	2	0	2	2	0	L663_2
L664	200	100 100	100 100	116 120	186 212	223 258	171 173	105 110	2	0	2	2	10	L664_2+10
L665	100	100 200	200 200	116 120	215 240	250 262	181 181	108 110	1	0	7	7	0	L665_7
L666	200	100 100	100 100	ND ND	186 208	223 258	171 177	105 105	1	0	1	1	0	L666_1
L667	100	100 200	100 100	116 116	178 288	243 243	ND ND	106 106	1	0	1	1	0	L667_1
L668	200	100 100	100 200	116 120	186 208	223 239	177 181	105 110	2	0	3	3	10	L668_3+10
L669	200	100 100	200 200	116 116	215 215	223 250	177 181	108 110	2	0	5	5	10	L669_5+10
L670	200	100 100	200 200	116 120	186 214	258 258	ND ND	105 110	2	0	2	2	10	L670_2+10
L671	100	100 200	100 100	116 116	225 232	231 243	173 177	106 110	1	1	3	4	0	L671_4
L672	100	100 100	100 200	116 116	215 245	243 250	175 181	105 108	1	0	3	3	0	L672_3
L673	200	100 100	100 100	116 116	208 208	239 272	177 190	110 110	2	0	4	4	10	L673_4+10
L674	200	100 100	100 100	116 116	184 261	208 215	181 192	105 105	2	0	0	0	10	L674_0+10
L675	100	100 100	100 100	116 120	ND ND	223 301	ND ND	108 108	1	0	3	3	0	L675_3
L676	200	100 100	100 200	116 120	186 230	239 258	171 171	105 105	2	0	2	2	10	L676_2+10
L677	200	100 100	100 200	116 116	208 253	258 272	171 173	105 110	2	0	2	2	10	L677_2+10
L678	100	100 200	100 100	116 120	232 232	250 266	181 181	105 110	1	0	5	5	0	L678_5
L679	100	100 100	100 200	116 116	186 208	239 258	171 181	105 110	2	0	2	2	0	L679_2
L680	200	100 100	100 200	116 116	212 228	239 272	177 181	110 110	2	0	2	2	10	L680_2+10
L681	200	100 100	200 200	116 120	186 208	258 272	171 181	105 110	1	0	3	3	0	L681_3
L682	100	200 200	100 200	116 124	227 281	227 239	175 175	105 110	1	1	5	6	0	L682_6
L683	200	100 100	100 100	116 116	186 212	223 227	171 181	105 110	2	0	1	1	10	L683_1+10
L684	200	100 200	100 200	116 120	172 178	243 301	171 181	106 110	2	0	3	3	10	L684_3+10
L685	100	100 200	100 100	116 116	176 232	205 239	177 181	110 110	1	0	3	3	0	L685_3
L686	100	100 100	100 100	116 120	186 232	239 250	171 190	105 108	2	0	3	3	0	L686_3
L687	100	100 100	200 200	116 116	215 253	239 258	177 181	105 110	1	0	2	2	0	L687_2
L688	100	100 200	100 200	116 116	168 184	223 301	181 181	101 108	2	0	2	2	0	L688_2
L689	100	100 100	100 100	116 120	186 236	250 262	177 190	105 110	2	1	4	5	0	L689_5
L690	200	100 100	100 200	116 120	208 253	258 272	171 181	105 110	2	0	3	3	10	L690_3+10
L691	100	100 100	100 100	116 116	184 230	243 266	ND ND	110 112	2	0	3	3	0	L691_3
L692	200	100 100	100 200	116 116	212 253	223 258	173 177	106 110	2	0	1	1	10	L692_1+10
L693	200	100 100	100 200	116 116	186 215	223 239	ND ND	105 110	2	0	2	2	10	L693_2+10
L694	100	100 100	100 100	116 120	208 253	233 272	171 181	110 110	2	0	4	4	0	L694_4
L695	100	100 100	100 100	116 120	208 208	233 272	177 181	110 110	2	0	5	5	0	L695_5
L696	100	100 100	100 100	116 124	168 228	239 258	175 181	108 110	2	0	3	3	0	L696_3
L697	200	100 100	100 200	116 116	212 253	223 239	177 181	110 110	2	0	2	2	10	L697_2+10
L698	200	100 100	100 200	116 116	212 253	223 258	171 177	105 110	2	0	1	1	10	L698_1+10
L699	100	100 100	100 200	120 120	197 269	250 272	177 181	110 116	2	2	4	6	0	L699_6
L700	100	100 100	100 200	116 116	225 232	211 231	171 190	106 112	2	1	1	2	0	L700_2
L701	100	100 100	100 200	ND ND	232 245	211 231	177 181	ND ND	1	0	1	1	0	L701_1
L702	200	100 100	100 200	116 120	186 212	223 239	173 177	ND ND	2	0	1	1	10	L702_1+10
L703	100	100 100	100 200	116 124	201 208	239 258	171 171	ND ND	1	1	2	3	0	L703_3
L704	100	100 100	100 200	120 120	197 269	243 250	177 181	ND ND	2	1	3	4	0	L704_4
L705	100	100 200	200 200	116 120	208 240	239 262	177 181	ND ND	1	0	4	4	0	L705_4
L706	100	100 200	100 100	116 116	225 231	258 281	177 177	ND ND	1	3	2	5	0	L706_5
L707	200	100 200	100 200	116 116	176 208	247 272	177 177	ND ND	2	0	3	3	10	L707_3+10
L708	100	100 200	100 100	116 124	197 222	235 243	175 181	ND ND	1	0	3	3	0	L708_3
L709	100	100 200	100 200	116 120	208 240	239 262	171 171	110 110	2	0	6	6	0	L709_6
L710	100	100 100	200 200	116 116	186 240	258 262	171 175	105 110	2	0	2	2	0	L710_2
L711	200	100 100	100 200	116 116	212 228	239 272	171 177	110 110	2	0	2	2	10	L711_2+10
L712	200	100 100	100 200	116 116	212 228	250 272	171 190	108 110	2	0	3	3	10	L712_3+10
L713	100	100 100	100 200	116 116	ND ND	ND ND	ND ND	105 108	1	0	1	1	0	L713_1
L714	200	100 100	100 200	116 116	208 212	250 272	177 181	108 110	2	0	4	4	10	L714_4+10
L715	200	100 100	100 200	116 116	186 212	239 272	171 181	105 110	2	0	1	1	10	L715_1+10
L716	100	100 200	100 100	116 116	232 232	239 239	175 181	105 105	2	0	1	1	0	L716_1
L717	200	100 100	100 200	116 120	186 212	258 272	177 181	105 110	2	0	2	2	10	L717_2+10
L718	100	100 100	100 200	116 116	ND ND	ND ND	ND ND	108 110	2	0	2	2	0	L718_2

ID	CR mtDNS	LDH	SL	BFRO 002	OMM 1064	Ssa408 uos	SsoSL 417	SsoSL 438	Ivar	Ritka allélok száma	Dunai allélok száma	Összes nukleáris dunai allél	Ikrás dunai mtDN	Genetikai azonosító
L719	100	100 100	100 100	ND ND	ND ND	ND ND	ND ND	108 110	2	0	2	2	0	L719_2
L720	100	100 100	100 100	116 120	186 232	243 262	171 190	105 108	2	0	3	3	0	L720_3
L721	100	100 100	100 100	116 120	176 253	231 274	175 181	106 110	2	0	3	3	0	L721_3
L722	100	100 100	100 100	116 120	ND ND	ND ND	171 177	105 108	2	0	2	2	0	L722_2
L723	100	100 100	100 100	116 116	255 255	ND ND	173 184	108 110	2	0	4	4	0	L723_4
L724	100	100 100	100 100	116 120	245 255	213 285	171 175	103 103	2	2	4	6	0	L724_6
L725	200	100 100	200 200	116 116	210 210	225 243	177 177	110 110	2	1	2	3	10	L725_3+10
L726	100	100 100	100 100	116 124	ND ND	ND ND	171 184	103 103	2	0	3	3	0	L726_3
L727	200	100 100	100 200	116 120	215 251	243 274	173 177	105 110	2	0	4	4	10	L727_4+10
L728	200	100 100	100 200	116 116	215 251	227 262	177 181	103 110	2	0	5	5	10	L728_5+10
L729	100	100 100	100 100	116 116	178 288	235 243	171 181	103 110	2	0	2	2	0	L729_2
L730	200	100 100	100 100	116 120	210 255	223 235	177 177	105 110	2	0	3	3	10	L730_3+10
L731	100	100 100	100 100	116 116	172 253	262 266	171 184	103 103	2	0	4	4	0	L731_4
L732	200	100 100	100 200	116 116	186 214	262 274	171 190	105 110	2	0	2	2	10	L732_2+10
L733	100	100 200	100 100	116 116	232 253	262 262	171 177	105 108	2	0	4	4	0	L733_4
L734	100	100 100	100 200	116 120	ND ND	ND ND	177 188	106 114	1	1	1	2	0	L734_2
L735	200	100 100	100 100	116 116	210 230	225 243	171 190	110 110	2	1	3	4	10	L735_4+10
L736	200	100 100	100 200	116 116	214 214	255 274	177 190	108 110	2	0	2	2	10	L736_2+10
L737	200	100 100	100 100	116 116	172 210	227 255	175 190	106 108	2	0	1	1	10	L737_1+10
L738	200	100 100	100 100	116 124	204 215	274 303	171 190	106 110	2	2	3	5	10	L738_5+10
L739	200	100 100	100 200	116 116	186 212	225 243	177 190	105 110	2	1	1	2	10	L739_2+10
L740	100	100 100	100 200	116 116	186 210	255 262	177 181	105 110	2	0	2	2	0	L740_2
L741	200	100 200	100 200	116 116	ND ND	227 243	171 190	103 112	2	0	2	2	10	L741_2+10
L742	200	100 200	100 200	ND ND	ND ND	ND ND	ND ND	103 110	2	0	3	3	10	L742_3+10
L743	200	100 100	100 200	116 116	ND ND	227 255	181 190	108 110	2	0	2	2	10	L743_2+10
L744	200	100 100	100 200	116 116	ND ND	262 274	171 173	103 110	2	0	3	3	10	L744_3+10
L745	200	100 100	100 100	116 116	210 253	ND ND	171 177	ND ND	2	0	0	0	10	L745_0+10
L746	100	100 100	100 100	116 120	186 288	255 262	171 190	103 108	2	0	4	4	0	L746_4
L747	100	100 100	100 200	116 120	ND ND	243 262	171 190	103 108	2	0	4	4	0	L747_4
L748	200	100 100	100 100	116 120	186 210	243 274	173 177	103 110	2	0	3	3	10	L748_3+10
L749	200	100 100	100 100	116 120	172 214	227 255	175 190	108 110	2	0	3	3	10	L749_3+10
L750	200	100 100	100 100	120 120	232 253	239 262	171 175	103 110	2	0	5	5	10	L750_5+10
L751	200	100 100	100 100	120 124	232 272	ND ND	171 181	ND ND	2	1	2	3	10	L751_3+10
L752	200	100 100	100 200	116 116	186 214	243 274	177 177	103 110	2	0	2	2	10	L752_2+10
L753	200	100 100	100 200	116 116	210 253	227 262	171 190	103 110	2	0	3	3	10	L753_3+10
L754	200	100 200	200 200	116 116	186 255	262 266	171 184	103 110	2	0	6	6	10	L754_6+10
L755	100	100 100	100 100	116 120	186 214	227 243	171 173	103 110	2	0	3	3	0	L755_3
L756	200	100 100	100 200	116 116	ND ND	255 262	171 177	103 108	2	0	3	3	10	L756_3+10
L757	200	100 100	100 100	116 120	232 251	243 255	171 190	103 108	2	0	4	4	10	L757_4+10
L758	100	100 100	200 200	116 116	186 214	243 274	173 177	103 110	2	0	2	2	0	L758_2
L759	100	100 100	100 200	116 116	210 253	227 262	171 181	103 110	2	0	3	3	0	L759_3
L760	200	100 100	100 100	116 120	172 176	239 250	177 177	110 112	1	0	3	3	0	L760_3
L761	100	100 100	100 200	116 116	214 251	262 274	173 177	103 110	2	0	4	4	0	L761_4

**M4. táblázat:** A dunai génhányad feldúsítására létrehozott genetikai markerekre alapozott tenyésztési rendszer alapján, 2014. novemberében szaporított F1 generáció eredménye. Zöld: dunai, piros: atlanti, sárga: közös, kék: új allél, keretezett cella: ritka allél (<5), ND: nincs adat.

Származás	Minta	CR mtDNS	LDH		SL		BFRO002		OMM1064		Ssa408uos		SsoSL417		SsoSL438	
LF-F1	1	200	100	100	100	200	116	120	230	261	227	231	ND	ND	103	110
LF-F1	2	200	100	100	100	200	116	116	187	187	227	243	171	190	105	105
LF-F1	3	200	100	100	100	200	116	120	230	261	227	231	177	181	110	110
LF-F1	4	200	200	100	100	200	116	116	172	215	227	227	171	188	110	110
LF-F1	5	200	100	100	100	100	116	120	253	261	227	227	171	181	103	110
LF-F1	6	200	100	100	100	200	116	120	253	261	227	262	171	175	110	110
LF-F1	7	200	100	100	100	100	116	116	ND	ND	276	276	171	177	105	110
LF-F1	8	200	100	100	100	100	116	116	185	253	276	276	171	177	110	110
LF-F1	9	200	100	100	100	200	116	120	232	261	231	255	181	190	103	110
LF-F1	10	200	100	100	100	100	116	116	187	261	219	243	181	190	105	105
LF-F1	11	200	100	100	100	100	120	120	215	261	223	231	175	181	110	110
LF-F1	12	200	100	100	100	100	116	116	185	215	211	276	ND	ND	105	110
LF-F1	13	200	100	100	100	100	116	120	215	261	243	262	171	175	105	110
LF-F1	14	200	100	100	100	100	116	120	215	232	231	243	177	181	105	110
LF-F1	15	200	100	100	100	100	116	120	187	261	227	298	171	181	110	110
LF-F1	16	200	100	100	200	200	116	116	215	253	235	262	171	173	105	110
LF-F1	17	100	100	100	100	200	116	116	230	242	235	259	181	190	110	112
LF-F1	18	100	200	100	100	100	116	116	215	245	243	276	173	177	110	112
LF-F1	19	200	100	100	100	200	116	120	210	230	235	262	171	190	103	110
LF-F1	20	200	100	100	100	100	116	120	187	210	243	276	173	190	103	103
LF-F1	21	200	100	100	100	100	116	120	187	215	243	262	173	177	103	103
LF-F1	22	200	200	100	100	200	116	120	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
LF-F1	23	200	100	100	100	100	116	116	187	253	262	276	171	177	105	110
LF-F1	24	200	100	100	100	200	116	116	187	253	262	276	171	190	105	110
LF-F1	25	200	100	100	100	100	116	120	187	210	243	276	177	181	110	110
LF-F1	26	200	100	100	100	200	116	120	230	253	235	262	171	181	103	110
LF-F1	27	100	200	100	100	100	116	120	230	245	243	243	181	190	110	110
LF-F1	28	200	200	100	200	200	113	116	187	261	262	262	171	175	105	110
LF-F1	29	200	200	100	100	200	120	120	210	261	259	262	ND	ND	103	110
LF-F1	30	100	200	200	100	200	116	120	172	269	227	239	188	188	112	116
LF-F1	31	100	200	200	200	200	116	120	212	245	227	239	181	188	112	116

## 10. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Ezúton szeretném megköszönni mindazoknak, akik támogattak és segítettek a kutatásaim elvégzésében és a dolgozatom elkészítésében:

- témavezetőimnek Dr. Horváth Ákosnak és Dr. Kovács Baláznak, a Halgazdálkodási Tanszék munkatársainak, az oktatást, irányítást, sok javítást és türelmet.
- Hoisty Györgynek és a Hoisty & Rieger Kft-nek, hogy lehetővé tették és segítették a lillafüredi tenyészállományok vizsgálatát és a tenyésztési rendszer létrehozását.
- Sáfrány Júliának, Sáfrány Lászlónak, és a Sáfrány Pisztrángtenyészet és Halfüstölde Bt-nek, hogy lehetővé tették és segítették a szilvászváradai tenyészállomány vizsgálatát.
- Dr. Kánainé Sipos Dórának, a laboratóriumi gyakorlatban nyújtott segítségét.
- Dr. Lefler Kinga Katalinnak, a halak boncolásában és szövettani vizsgálataiban nyújtott segítségét.
- Keszte Szilviának, Balogh Rékának, Dr. Kása Eszternek, Dr. Bernáth Gergelynek, Dr. Staszny Ádámnak, illetve minden kollégának és szakdolgozómnak, akik a mintagyűjtésben segítettek.
- Dr. Tóth Baláznak, a Duna-Ipoly Nemzeti Park munkatársának, hogy engedélyezte és elvégezte a mintavételt a nemzeti park fennhatósága alá tartozó területeken.
- Horváth Jenőnek és Palkó Csabának, az Őrségi Nemzeti Park munkatársainak, hogy engedélyezték és elvégezték a mintavételt a nemzeti park fennhatósága alá tartozó területeken.
- Dr. Nagy Lajosnak és Zábrák Károlynak a Balaton-felvidéki Nemzeti Park munkatársainak, hogy engedélyezték a mintavételt a nemzeti park fennhatósága alá tartozó területeken.
- Dr. Saša Marić-nak, a Belgrádi Egyetem munkatársának a szakmai segítségét, és hogy lehetővé tette a szerb minták vizsgálatát.
- Dr. Aleš Snoj-nak, Dr. Simona Sušnik-nak és Klavdija Bogataj-nak a Ljubljana-i Egyetem munkatársainak, a szakmai segítségét.
- a Regionális Egyetemi Tudásközpontban, a Halgazdálkodási Tanszéken és a Környezetbiztonsági és Környezettoxikológiai Tanszéken dolgozó valamennyi kollégának.
- az opponensek aprólékos és segítő munkáját, amivel dolgozatom minőségét növelték.

Az itt töltött idő alatt a közös munka mellett, rengeteg élményben volt részem, számos rendkívüli lehetőséget kaptam, miközben barátokká is váltunk.

Végül, de nem utolsó sorban szeretném megköszönni a családom végtelen türelmét, támogatását és folyamatos bátorítását, ami végig kísért a teljes időszakon.