



A lápi póc (*Umbra krameri*) magyarországi állományainak populációgenetikai vizsgálata

Population genetic structure of European mudminnow (*Umbra krameri*) stocks in Hungary

Takács P.¹, Erős T.¹, Specziár A.¹, Sály P.¹, Vitál Z.¹, Ferincz Á.², Szabolcsi Z.³, Molnár T.⁴, Csoma E.⁵, Bíró P.¹

¹MTA ÖK, Balatoni Limnológiai Intézet, Tihany

²Szent István Egyetem, Halgazdálkodási Tanszék, Gödöllő

³ISZKI, Budapesti Orvostudományi Intézet, Budapest

⁴Kaposvári Egyetem, Természetvédelmi és Környezetgazdálkodási Tanszék, Kaposvár

⁵Debreceni Egyetem, Orvosi Mikrobiológiai Intézet, Debrecen

Kulcsszavak: izoláció, habitatdegradáció, mikroszatellit, evolúciós, konzervációs és kezelési egységek

Keywords: isolation, habitat degradation, microsattellite, evolutionary significant, conservation and management units

Abstract

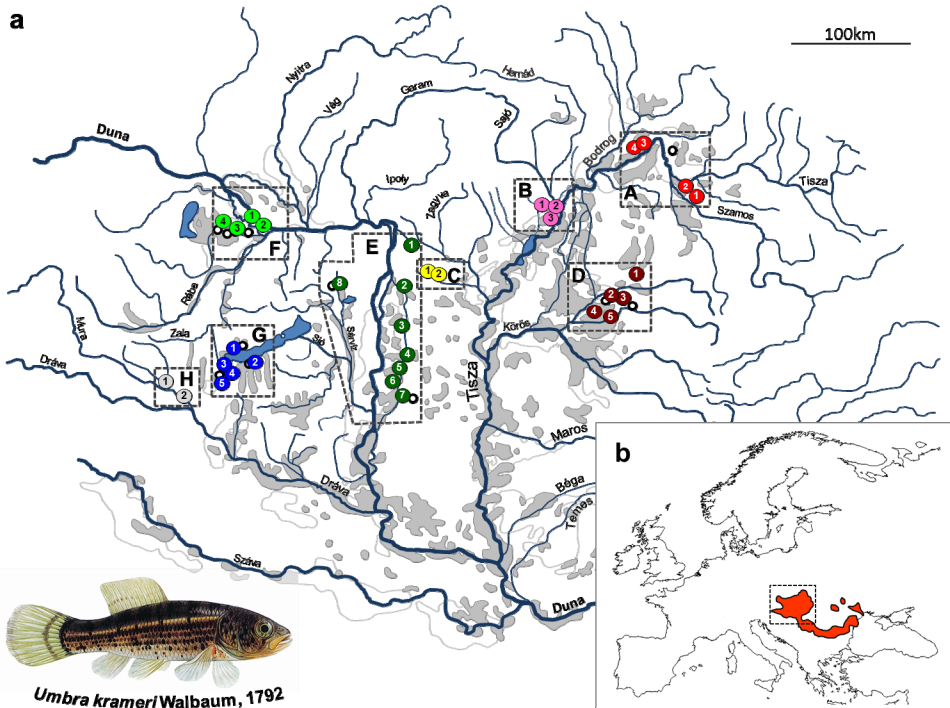
The Middle-Danubian endemic fish species European mudminnow (*Umbra krameri*) is characterised by isolated populations living in mainly artificial habitats in the centre of its range, in the Carpathian Basin. For their long term preservation, reliable information needed about the structure of stocks and the level of isolation. The recent distribution pattern, the population genetic structure within and among regions were investigated to designate the Evolutionary Significant-, Conservation- and Management Units (ESU, CU, MU) and to explore the conservation biological value of the small/vanishing populations. The analysis of genetic data given by 8 microsatellite loci studied of 404 mudminnow specimens originated from 8 regions, resulted a pronounced population structure, where strictly limited gene flow was detected among regions, and various strength of connections within regions. As the results of hierarchical Structure analyses two ESUs were supposed in the Carpathian Basin which could be corresponded to the Danube and Tisza catchments. Our results recommend designating the borders of CUs in an 80-90kms of range. Instead of the 33 populations the 16 clusters were supposed as management units (MU). Further investigations are needed in the whole range of this species to ascertain the usability of our data for conservation processes.

Kivonat

A lápi póc hosszú távú megőrzése szempontjából alapvető fontosságú a recens elterjedés mintázatának, illetve a még meglévő állományok populációgenetikai adottságainak (pl.: beltenyésztettség, izoláció mértékének) ismerete. A 2011 és 2013 között elvégzett faunisztikai vizsgálataink során az ország 8 régiójában, több mint negyven mintavételi helyről mutattuk ki a faj jelenlétét. Felmérések során a Hanságból és a Tápíó-mentéről újból sikerült kimutatni, viszont a Felső-Tisza vidékén, elsősorban az amurgéb előretörése miatt a lápi póc állományainak erőteljes visszaszorulását tapasztaltuk. A populációgenetikai vizsgálatokat 33 populációból származó 404 pócegyed szövetmintáján nyolc mikroszatellit marker elemzésével végeztük el. Eredményeink szerint az állományokat régiók között és legtöbb esetben a régiókon belül is nagymértékű izoláció jellemzi. A Kárpát-medence belső területein élő pócállományok legalább két evolúciósan szignifikáns egységre oszthatók, melyek jó közelítéssel a Duna, illetve a Tisza vízgyűjtőjével azonosíthatók. Ezekben belül egy-egy konzervációs egység területe körülbelül 80 kilométer sugarú körnek feleltethető meg. Az esetleges áttelepítéseket tehát egy ilyen körzeten belül szabad elvégezni, mert így még nem sérül a talált természetközeli genetikai struktúra. A talált állományokat 16 nagyobb kezelési egységbe soroltuk, melyek a hosszú távú megőrzés alapegységeinek tekinthetők.

Bevezetés

A magyarországi halfauna természetvédelmi szempontból egyik legértékesebb tagja a fokozottan védett lápi póc (*Umbra krameri*). A közép- és alsó- dunai területeken endemikus halfaj elterjedési területének központi részét a Kárpát-medence belső területei adják (Kottelat & Freyhof 2007, Kuehne & Olden 2014), melyet hasonlóan a legtöbb európai síksághoz az ember erőteljesen átalakított. A folyószabályozások (Botár & Károlyi 1971) és a mezőgazdasági termelési struktúra változása miatt (Dankó 1979) a faj természetes élőhelyeinek a pangó vizes, lápos területek kiterjedése erőteljesen csökkent (Tockner et al. 2009, Nagy 2013). Ezen változások miatt a faj állományai legtöbbször másodlagos élőhelyekre (pl.: öntöző és lecsapoló csatornákbá) szorultak vissza (Sallai 2005), erőteljesebbé váló izolációjuk miatt a köztük lévő génáramlás is limitálódhatott.



1. ábra. (a) A vizsgált Kárpát-medencei lápi póc populációk lelőhelyei. Azonos színnel jelöltük az azonos régióba tartozó mintahelyeket. Az üres körök: vizsgálatunk során talált egyéb lápi póc lelőhelyek. A világos- és sötétszürke színnel jelöltük a folyószabályozások megkezdése előtt időszakosan vagy állandóan vízzel borított területeket. További információk a szövegben, illetve az 1. táblázatban. (b) a lápi póc elterjedési területe, szaggatott vonallal jelöltük a Kárpát-medence belső területeinek elhelyezkedését

Figure 1. (a) River network of the Carpathian Basin, with 33 sampling sites representing eight sampling regions. Sites indicated by different colours belong to different regions. Open circles indicate further known (but not analysed) stocks. Periodically and permanently flooded areas before the beginning of river regulation works (in the mid. 19th century) are indicated by light and dark grey patches respectively. For detailed information see text and Table 1. (b) Distribution area of European mudminnow (red coloured area) and the location of Carpathian Basin in Europe is indicated by a dotted rectangle

Az említett tényezők mellett az elmúlt húsz évben éppen a lápi póc által is preferált dús növényzeti borítású, állóvízű, vagy lassú vízáramlású élőhelyeket kolonizáló (Harka et al.

2001), agresszíven terjedő amurgéb (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) jelentősen visszaszorította a lápi póc Tisza vízgyűjtőn élő állományait. Az adventív faj terjedése nem állt meg, emberi közreműködéssel (feltételezésünk szerint fertőzött halgazdaságokból származó halszállítmányokkal) lépi át a vízgyűjtők határait, majd az új vízgyűjtőn spontán terjedve kolonizálja a számára alkalmas élőhelyeket (Reshetnikov 2013).

Az utóbbi évtizedben felismerve a póc állományokat veszélyeztető problémákat a faj kontrollált körülmények közötti szaporítási és nevelés metodikájának (Müller et al 2011), valamint a hosszú távú megőrzését szolgáló mintaprogram (Bajomi et al. 2013, Tatár et al. 2015) kidolgozása is megtörtént. Emellett történtek próbálkozások, degradációs hatások miatt veszélyeztetett póc állományok megfelelő körülményeket biztosító élőhelyekre való áttelepítésére is (Ambrus & Sallai 2014), ugyanakkor a teljes Kárpát-medencei lápi póc állományt érintő, azok populációgenetikai adottságait feltáró alapfelmérésre ezidáig nem került sor. Nem álltak rendelkezésre információk az egyes állományok izolációjának mértékéről és veszélyeztetettségi állapotáról (pl.: a beltenyésztettség foka), illetve arról sem, hogy az esetleges áttelepítéseket, vagy élőhelyrekonstrukciós munkák utáni át-, vagy betelepítéseket hogyan érdemes kivitelezni (Sarrazin & Barbault 1996). Mivel a lápi póc magyarországi elterjedéséről szóló utolsó összefoglaló munka is tíz éves (Sallai 2005) a populációgenetikai vizsgálatok mellett a munkánk céljaul tűztük ki a faj recens elterjedési mintázatának feltárását is. A faunisztikai felméréseink során, többnyire nagyobb méretű állományoknak otthont adó élőhelyek környékén számos esetben találtunk kis egyedszámú ($N < 5$) állományokat. Így további kérdésként merült fel, hogy ezek a kis egyedszámú, többnyire nehezen halászható, vagy degradált élőhelyekről előkerülő állományok mennyire tekinthetők értékesnek a faj hosszú távú megőrzésének szempontjából? Vajon egy nagyobb, -metapopulációs- rendszer marginális állományai, vagy a többitől elszigetelt, különálló populációként kezelendők? Felmérés sorozatunk és populációgenetikai vizsgálataink segítségével tehát egyrészt feltárjuk a faj magyarországi recens elterjedés mintázatát, illetve definiálni szeretnénk a faj Kárpát-medencei állományainak hosszú távú megőrzése szempontból fontos evolúciósan szignifikáns (Evolutionarily Significant Unit -ESU), konzervációs (Conservation Unit - CU) és kezelési (Management Unit - MU) egységeit (Moritz 1994, Funk et al. 2012, Palsbøll et al. 2007)

Anyag és módszer

A faunisztikai vizsgálatok mintavételi helyeit a rendelkezésre álló irodalmi adatok áttekintése (Bíró & Paulovits 1995, Keresztessy 1995, Harka 1999, Sallai 2005), illetve a vizsgált területeken járatos szakemberek tanácsai alapján jelöltük ki. A genetikai vizsgálatokhoz a szövetmintákat a faunisztikai felmérések során fogott egyedek szolgáltatták. A faunisztikai vizsgálatokat és így a szövetminták begyűjtését is 2011 és 2013 között elektromos halászgéppel (Hans Grassl IG200-2B) végeztük el.

Mivel a lápi póc Magyarországon fokozottan védett (tehát szövetmintáik begyűjtése és tárolása is engedélyköteles tevékenység), illetve mivel a felmérések jó részét védett területen végeztük, ezért a vizsgálat sorozat kivitelezéséhez az illetékes országos hatóság engedélyét kértük. A faunisztikai és genetikai vizsgálatok elvégzésére az OKTVF 14/881/5/2011 és 14/678-9/2012 iktatószámú határozataiban adott engedélyt. A faunisztikai vizsgálatok során megfogott egyedek közül az állomány nagyságától függően 5-20 darabot szegfűszegolajjal elkábítottuk. Szövetmintáikat (a farokuszony vagy a farokalatti úszó egy kb. 2 mm²-es darabját) a helyszínen 96%-os etilalkoholban konzerváltuk, és a további felhasználásig -20°C-on tároltuk. A halakat ezután tiszta vízbe helyeztük, és miután visszanyerték mozgáskészségüket eredeti élőhelyükön bocsátottuk őket szabadon.

A DNS izolálást 10-20 mg uszonyszövetből DNeasy Blood and Tissue kit használatával a gyártó instrukciói alapján (Qiagen, Germany) végeztük el. A kivont DNS minőségét és mennyiségét NanoDrop 2000c Spektrofotométerrel (Thermo Scientific, USA) ellenőriztük. A populációgenetikai vizsgálatokhoz 9 mikroszatellit markert teszteltünk (Winkler & Weiss

2009), multiplex PCR reakciókkal, vizsgálataink során végül 8 markert használtunk fel. Minden primerpár használhatóságát és a multiplex PCR reakciók megbízhatóságát is egyenként, azonos körülmények között, és azonos reagensek felhasználásával előzetesen teszteltük. 50 ng DNS mintát amplifikáltunk Type-it Microsatellite PCR Kit (Qiagen, USA) segítségével. A primerek detektálását ABI 3130 szekvenátorral (Applied Biosystems, USA), az elektroferogramok elemzését Peak Scanner v1.0 szoftverrel végeztük el.

1. táblázat. Az egyes mintahelyek és a begyűjtött állományok legfontosabb adatai. N: elemzett egyedszám, MAN: átlagos allélszám, I: Shannon Információs Index, Ho: megfigyelt heterozigócia, He: várt heterozigócia, F: a fixációs index, P: az egyes állományok Hardy-Weinberg egyensúlytól való eltéréseinek valószínűsége

Table 1. Name, localization, code, geographical position of sampling sites. N: number of specimens. MAN: mean allele number; I: Shannon's Information Index; Ho: observed heterozygosity; He: expected heterozygosity; F: fixation index; P: probability of the Hardy-Weinberg equilibrium test

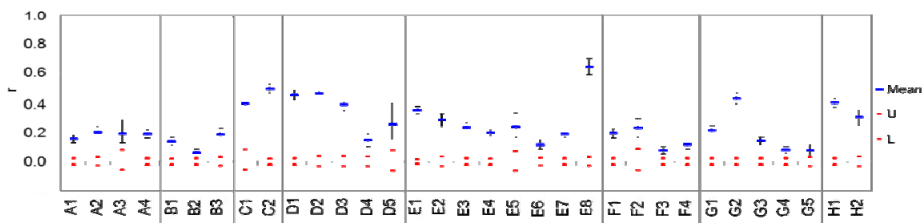
	régió/ region	víztér/ waterbody	kód/ code	koordináták/ coordinates	N	MAN	I	Ho	He	F	P
Tisza vízgyűjtője	Felső-Tisza	Göggő-Szenke	A1	N47.96629 E22.60042	14	7.25	1.63	0.76	0.73	-0.03	0.95
		Öreg-Túr	A2	N48.03644 E22.52039	12	6.25	1.48	0.72	0.69	-0.04	0.65
		Bélyi-csatorna	A3	N48.37069 E22.00521	5	4.50	1.29	0.83	0.67	-0.24	1.00
		Ricsei-csatorna	A4	N48.33958 E21.97172	15	7.00	1.53	0.71	0.70	-0.02	0.34
	Borsodi-mezőség	Hejő	B1	N47.91033 E20.90809	15	9.00	1.83	0.80	0.75	-0.06	0.95
		Hejő	B2	N47.86618 E21.00431	15	10.00	1.97	0.76	0.78	0.09	0.22
		Rigós-ér	B3	N47.80835 E20.97225	10	5.88	1.48	0.71	0.70	-0.04	0.15
	Tápió-mente	Felső-Tápió	C1	N47.38396 E19.71634	5	3.00	0.86	0.58	0.49	-0.18	0.98
		Felső-Tápió	C2	N47.35976 E19.75206	15	3.38	0.83	0.48	0.46	-0.05	0.99
	Bihari-sík	Pocsaji-láp	D1	N47.30103 E21.85952	15	3.00	0.87	0.50	0.51	0.03	0.23
Kis-Körös		D2	N47.21176 E21.64530	10	3.67	0.83	0.44	0.44	0.00	0.29	
Ölyvös-ér		D3	N47.17127 E21.72658	10	4.25	0.99	0.49	0.50	0.02	0.61	
Kutas-ér		D4	N47.06114 E21.46210	10	7.25	1.66	0.79	0.73	-0.08	0.35	
Csente-Szakáli-alsó-csat.		D5	N47.01788 E21.59800	5	4.50	1.26	0.65	0.63	-0.02	0.45	
Duna vízgyűjtője	Közép-Magyarország	Szód-Rákos-patak	E1	N47.62597 E19.29635	20	4.88	1.02	0.51	0.53	0.04	0.06
		Öreg-turjános	E2	N47.29726 E19.20590	10	5.00	1.31	0.64	0.66	0.01	0.54
		Adacsi-csatorna	E3	N46.93606 E19.32020	15	5.75	1.35	0.63	0.65	0.00	0.07
		Kolon-tavi-övcsatorna	E4	N46.75006 E19.30508	15	7.00	1.53	0.76	0.70	-0.10	0.62
		Szőlőaljai-csatorna	E5	N46.64870 E19.23308	5	4.38	1.20	0.73	0.63	-0.17	0.99
		Székesi-csatorna	E6	N46.50555 E19.05487	12	7.25	1.69	0.79	0.77	-0.02	0.81
		Karasica-főcsatorna	E7	N46.44800 E19.10021	15	7.13	1.61	0.79	0.74	-0.07	0.73
		Császárvíz-övárok	E8	N47.36556 E18.48591	10	2.75	0.80	0.69	0.49	-0.36	0.02
	ÉNy-Magyarország	Örmökő-Laposai-csatorna	F1	N47.74231 E17.62207	15	6.88	1.54	0.69	0.70	0.00	0.49
		Bácsai-csatorna	F2	N47.74036 E17.65363	5	4.50	1.31	0.85	0.68	-0.25	1.00
Balaton-régió	Lébénymiklósi-csatorna	F3	N47.74922 E17.36127	15	8.25	1.75	0.82	0.77	-0.08	0.43	
	Bordacs-Császárréti-csat.	F4	N47.78628 E17.26714	15	7.00	1.64	0.79	0.76	-0.03	0.18	
	Lesence	G1	N46.80347 E17.40451	15	6.00	1.37	0.69	0.65	-0.07	0.63	
	Ordacsehi-berek	G2	N46.75207 E17.60159	15	4.38	1.05	0.52	0.53	0.04	0.01	
	Kis-balatoni kubikgödör	G3	N46.69515 E17.24623	15	7.25	1.52	0.68	0.67	0.00	0.89	
	Marótvölgyi-vízfolyás	G4	N46.58907 E17.28098	15	7.25	1.69	0.79	0.76	-0.03	0.92	
	Zala-Somogy-határárok	G5	N46.53436 E17.22207	11	7.13	1.64	0.76	0.75	-0.04	0.51	
Mura-régió	Kerka-malomárok	H1	N46.51676 E16.57354	15	4.25	1.00	0.49	0.52	0.07	0.62	
	Holt-Mura	H2	N46.38936 E16.77413	10	5.00	1.22	0.63	0.59	-0.06	0.97	

Az elektroferogramokból nyert adatsorok elemzését, az alapvető populációgenetikai számolásokat GenAlEx 6.5 (Peakall & Smouse 2012) és GENEPOP 4.2.2 (Rousset 2008) statisztikai program segítségével végeztük el. Minden vizsgált állományra kiszámoltuk az átlagos allélgazdagságot (MAN), a Shannon Információs indexet (I), megfigyelt (Ho) és várt (He) heterozigócia mértékét, a fixációs indexet (F), a Hardy-Weinberg (HW) egyensúlytól való eltérések számát, illetve a Fisher féle egzakt tesztek eredményeit. Mivel az összes lókuszon előfordultak null allélok, ezért a páronkénti Fst értékeket FreeNA szoftver segítségével korrigáltuk (Chapuis & Estoup 2007). Az egyes egyedek páronkénti hasonlóságát Lynch & Ritland (1999) módszerével számoltuk. A kapott egyedi szintű félmátrixot intrapopulációs értékekké GenAlEx 6.5 szoftverrel (999 perm., 1000 boot.)

konvertáltuk. A populációk közti genetikai távolságokat Cavalli-Sforza és Edwards (1967) módszerével számoltuk és főkoordináta analízissel ábrázoltuk. Az AMOVA számolásokat, beleértve az állományok páronkénti összevetését is GenALEx 6.5 szoftverrel végeztük, 9999 ismétléssel. Az állományok struktúrátságát hierarchikus Bayesian módszerrel elemeztük (Pritchard et al. 2010, Vähä et al. 2007) $K=1$ és 20 között tízszeres ismétléssel (100000-es burn in periódussal, 100000-es MCMC iterációval). A legvalószínűbb csoport számot (K) Evanno (Evanno et al. 2005) módszerével STRUCTURE HARVESTER (Dent & van Holt 2012) szoftver segítségével kalkuláltuk. A tízszeres ismétlések eredményeit CLUMPP 1.1.2. (Jakobsson & Rosenberg 2007) szoftverrel kombináltuk. Az előzetes csoportosítás tesztelését vízgyűjtő, régió és populáció szinten Bayes-i keresztvalidációval (Rannala & Mountain 1997) GeneClass2 szoftver (Piry et al. 2004) használatával végeztük. A keresztvalidációs elemzéseket a hierarchikus STRUCTURE analízis eredményeként kapott csoportosításokon is elvégeztük. Az egyes régiók és csoportok közötti migráció mértékét MIGRATION-N 3.2.15 szoftverrel számoltuk (Beerli & Felsenstein 1999, 2001). Az állományok térbeli struktúrátságát az egyes gyűjtőhelyek koordinátáiból, illetve genetikai távolság-értékeiből számolt félmátrixok összevetésével, Mantel tesztel elemeztük, (Mantel 1967) ezerszeres ismétléssel. A térbeli autokorreláció számolásokat GenALEx 6.5 szoftverrel (Peakall et al. 2003) végeztük, úgy hogy egy-egy távolságkategóriába megközelítőleg hasonló elemszám kerüljön (Diniz-Filho & De Campos Telles 2002).

Eredmények

Halfaunisztikai felméréseink során a 2011 és 2013 közötti periódusban Magyarország területén több mint 40 helyről sikerült kimutatnunk a lápi póc jelenlétét (1. ábra). A genetikai vizsgálatokat az ország 8 régiójában fekvő összesen 33 lápi póc állományból származó 404 egyed szövetmintáján végeztük el (1. ábra, 1. táblázat). Általánosságban elmondható, hogy a területről kimutatott állományok legnagyobb része másodlagos élőhelyekről (pl.: a vizenyős területek lecsapolására létrehozott csatornák) került elő. Számos mintavételi helyről a fokozott mintavételi intenzitás ellenére is csak egy vagy néhány egyed jelenlétét tudtuk kimutatni.



2. ábra. Az állományalkotó egyedek átlagos hasonlóságai (Lynch & Ritland hasonlóság) Az U és L értékek a 95%-os konfidencia értékeket jelölik (999 perm., 1000 boot.). Az egyes populációk esetén az átlag (Mean) mellett az állományokon belüli legnagyobb és legkisebb hasonlósági értékeket is jelöltük. Az egyes régiókba tartozó mintahelyeket szürke vonalakkal választottuk el. A mintahelyek kódjai megfelelnek az 1. táblázatban felsoroltaknak

Figure 2. Correlogram representing the mean within population pairwise similarities using Lynch & Ritland estimator. Upper (U) and lower (L) confidence limits bound the 95% CI about the null hypothesis of 'No Difference' across the populations using 999 random permutations, and for estimates of r by bootstrapping 1,000 pairwise comparisons. For each distance class whiskers represent the highest and lowest values within a dataset. Regions are separated by vertical grey lines. Codes of sites correspond to Table 1

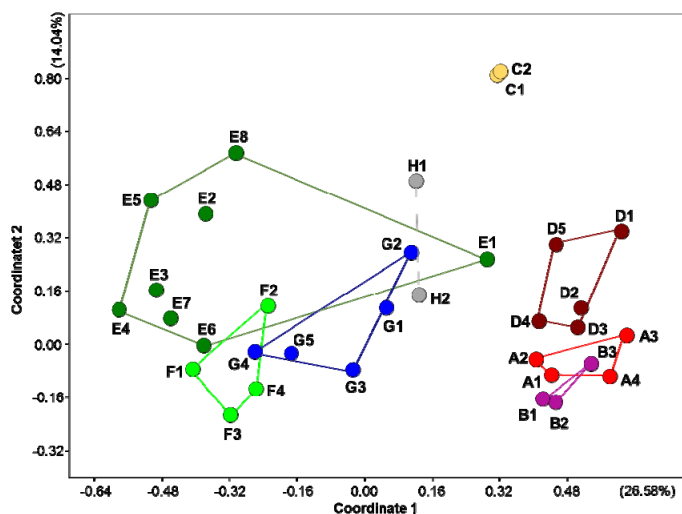
A vizsgálatok során a 8 mikroszatellit markeren összesen 136 allélt mutattunk ki. A lókuszonkénti allélszám 6 és 25 között változott (átlag: 17,6). Ha az elemzett mintákat egy nagy metapopulációként kezeltük, akkor az nem mutatott H-W egyensúlyt ($F_{is} > 0.08$). Így

elmondható, hogy a vizsgált állományok genetikai strukturáltságot mutatnak. Ha viszont populációs bontásban végeztük el ugyanezt az analízist, a vizsgált 33 populáció közül csak két állomány (E8, G2) nem mutatott H-W egyensúlyt (1. táblázat). Ez alapján tehát feltételezhetjük, hogy a vizsgált állományokon belül nincs mélyebb strukturáltság.

A felmért populációk genetikai diverzitása tág határok között mozgott. Az átlagos allélgazdagság (MAR) 2,75 és 10, a megfigyelt heterozigócia (H_o) 0,44 és 0,85, a Shannon Információs Index (I) 0,8 és 1,97 között változott.

A kimutatott allélok közül 13 bizonyult unikálisnak egy bizonyos állományra, de nem találtunk egyedi allélt egyetlen alacsony egyedszámú ($N=5$) állománynál sem. Az állományok páronkénti összevetése a legtöbb esetben szignifikáns elkülönülést adott, kivéve az A3-4, B1-2, C1-2, F1-2 és G4-5 összevetésben. Az AMOVA eredményei alapján elmondható, hogy a variancia legnagyobb részéért (79%) az egyedek közti különbségek, 13%-ért a populációs, míg 8%-ért a regionális szintű különbségek felelősek. A vizsgált állományok régiók között ($F_{rt}=0,0682$, $p<0,001$) és azokon belül is szignifikánsan elkülönülnek ($F_{sr}=0,1302$, $p<0,001$). Illetve erőteljes populációs strukturáltságot ($F_{st}=0,1896$, $p<0,001$) valamint a teljes állományt tekintve beltenyészetttséget ($F_{it}=0,1708$, $p<0,001$) mutatnak. Ugyanakkor populációs szinten nem volt jellemző a beltenyészetttség ($F_{is}=-0,013$, $p>0,05$).

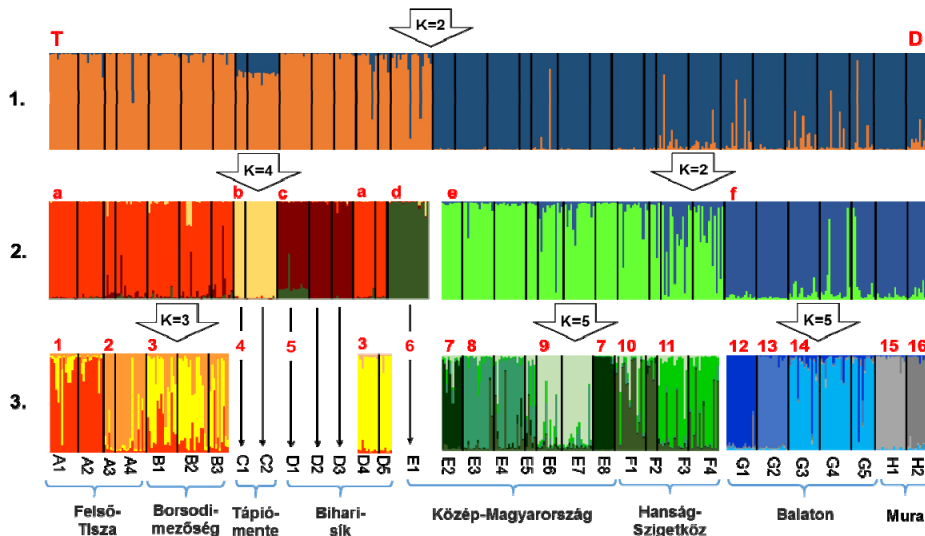
Az állományokon belüli átlagos hasonlóság értékei 0.063 és 0.651 között változtak (2. ábra). Az értékek negatív szignifikáns korrelációt mutattak az állományok H_o és I értékeivel (Spearman's rho: -0.7681 , $p<0.01$, és -0.956 , $p<0.001$), tehát az állományok beltenyészetttségével. Majd minden régióban található kiugróan magas „belső hasonlósági” értékkel jellemezhető állományokat, bár kiugróan eltérő regionális mintázatokat nem tudtunk kimutatni.



3. ábra. Az egyes populációk genetikai távolságából képzett távolságmátrix PCoA analízisének plotja (Freena-INA nullallél korrekció után számolt Cavalli-Sforza and Edwards távolságok). Az egyes tengelyeken ábrázolt variancia hányad értéke zárójelben olvasható. Az egyes populációk szín- és számkódja megegyezik az 1. ábrán és az 1. táblázatban feltüntetettel A: Felső-Tisza, B: Borsodi-mezőség, C: Tápió-mente, D: Bihari-sík, E: Közép-Magyarország, F: ÉNy-Magyarország, G: Balaton-régió, H: Mura-régió

Figure 3. PCoA plot of pairwise population genetic distances (Cavalli-Sforza and Edwards estimator after Freena-INA null allele correction). Percentage variances represented by axes are shown in parentheses. Codes and colours of sites correspond to Table 1 and Figure 1. (Letter codes: A: Upper-Tisza region, B: Borsodi-mezőség region, C: Tápió-mente region, D: Bihari-sík region, E: Mid-Hungarian region, F: ÉNy-Magyarország, G: Balaton region, H: Mura region)

Az állományok genetikai távolság-értékeiből képzett PCoA plot „x” tengelyén a dunai és tiszai vízgyűjtőn található állományok erőteljes elkülönülése figyelhető meg (3. ábra). Ugyanakkor a tiszai állományok, a Tápió-menti állományok kivételével nagyobb mértékű hasonlóságot mutattak, mint a dunai vízgyűjtőn található populációk. A Duna-menti síkságon található populációk közül a Sződ-Rákos-patak állománya inkább a tiszai állományokkal mutat hasonlóságot. A genetikai távolságok elemzésének eredményeit a hierarchikus STRUCTURE analízis (4. ábra) eredményei is alátámasztják, hiszen a Sződ-Rákos-patak állományát (E1) az első körben a tiszai állományok közé sorolja. A második szinten az analízis a tiszai állományokat 5, a dunai állományokat 2 nagyobb csoportra osztja. A harmadik szinten az elemzés a vizsgált 33 populációt 16 egymástól többé-kevésbé elkülönülő klaszterbe sorolja. A Bayesi keresztvalidációs statisztika 98.3%, 89.6%, illetve 71.8%-ban találta elfogadhatónak a vizsgált 404 egyed vízgyűjtő, régió és populációs szintű besorolását. A legtöbb átsorolást egymáshoz közel fekvő, vízrajzilag kapcsolt populációk között tapasztaltunk. Ugyanakkor régiótól függetlenül, hét vizsgált állomány (D1, E1, E2, G1, G2, H1, H2) bizonyult zártnak. Vízgyűjtők között összesen 3 egyedet sorolt át az analízis (0,7%), régióon belül a tiszai vízgyűjtőn az egyedek 3,2%-át, a dunai vízgyűjtőn az egyedek 5,2%-át sorolta más régióba. A legnagyobb arányú regionális átsorolást (4,9 és 10%) a közép-magyarországi régió (E) és Szigetköz-Hanság (F) állományai között tapasztaltuk. A hierarchikus STRUCTURE analízis eredményeként kapott csoportosításokat az első szinten (2 klaszter) 97.8%-ban, a második szinten (4+2 klaszter) 96%-ban, a harmadik szinten (6+10 klaszter) 94,6%-ban találta helytállóknak.



4. ábra. A hierarchikus STRUCTURE analízis eredményei. Az egyes vékony függőleges vonalak egy-egy elemzett egyednek felelnek meg. Az azonos színű vonalak/egyedek azonos csoportba/klaszterbe tartoznak. A nyilakban szereplő számok a Structure Harvesterrel az adott szinten meghatározott legvalószínűbb csoport (K) számot jelölik. A mintahelyek kódjai megegyeznek az 1. táblázatban szereplőkkel. A különböző hierarchikus szintek felett feltüntetett (piros színű) betű- és számkódok megegyeznek az 5. ábrán feltüntetettekkel

Figure 4. Estimated population structure as inferred by three rounds of hierarchical STRUCTURE analyses. Each individual is represented by a thin vertical line, which is partitioned into K-coloured segments representing individual's estimated membership fractions in K clusters. Black lines separate individuals from different sampling sites. The most probable K for analyzed samples given in arrows is based on the results of Structure Harvester. Codes of sampling sites correspond to Table 1. Upper (red) codes represented on the three hierarchical levels correspond to the codes used on Figure 5

A migrációs számolások eredményei elhanyagolható mértékű vándorlást mutattak az egyes régiók között, az érték 0,594 és 1,602 egyed/generáció között mozgott. A hierarchikus STRUCTURE analízis által meghatározott 1. hierarchikus szinten (amely többé-kevésbé a két nagy vízgyűjtővel egyeztethető meg) a dunai vízgyűjtő állományai 3,2 egyedet fogadtak a tiszai vízgyűjtő felől, illetve innen 2,9 egyed került át generációnként a másik nagy vízgyűjtőre. A 2. szinten (4+2 klaszter) a tiszai vízgyűjtőn található négy nagyobb klaszter között a vándorlás mértéke 0,76 és 1,52 egyed/generáció között változott. A dunai vízgyűjtőn található két nagy klaszter között a vándorlás nem érte el az 1 egyed/generáció mértéket, tehát ezek az állományok erőteljesen izoláltak tekinthetők (5. ábra). A harmadik hierarchikus szinten a tiszai vízgyűjtőn található „a” klaszteren belül a generációnkénti vándorlás mértéke 0,698 és 1,519 egyed között változott. Ugyancsak alacsony migrációs rátákat számoltunk mindkét dunai vízgyűjtőn fekvő klaszter esetében („e” klaszter - min.: 0,529, max.: 1,552 egyed/generáció, „f” klaszter - min.: 0,566, max.: 1,509 egyed/generáció). Az állományok térbeli helyzetének és genetikai hasonlóságának összefüggéseit a teljes állományra és nagy vízgyűjtőként is kiszámoltuk. Míg a Mantel teszt a teljes állományra nézve nem adott szignifikáns korrelációt az állományok genetikai és földrajzi távolságai között ($R^2=0,0038$, $p=0,196$), addig a két nagy részvízgyűjtőt külön kezelve mindkét esetben szignifikáns összefüggést kaptunk (tiszai vízgyűjtő: $R^2=0,1761$, $p=0,008$; dunai vízgyűjtő $R^2=0,062$, $p=0,003$). A teljes adatbázison elvégzett térbeli autokorreláció számítások szerint az állományok legnagyobb távolsága, ahol még valamilyen szintű hasonlóságot mutatnak, körülbelül 320-340km-re tehető. Ugyanakkor hasonló elemszámú távolságkategóriákat képezve, a két részvízgyűjtőt külön-külön értékelve, és az állományok a tiszai vízgyűjtőn 80,6 illetve a dunai vízgyűjtőn 86,7 km-es távolságon belül mutattak statisztikailag igazolható hasonlóságot (6. ábra).

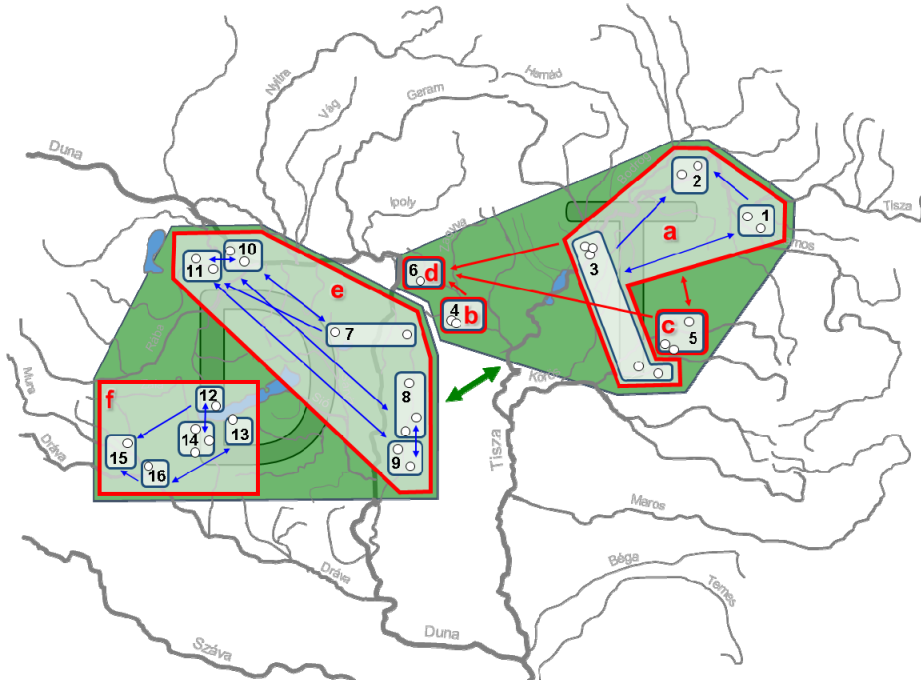
Értékelés

A faunisztikai felmérések eredményei szerint a lápi póc a Kárpát-medence belső területein még viszonylag sok helyen megtalálható és bizonyos területeken nagy állományai élnek. Habár a legutóbbi összefoglaló mű (Sallai 2005) a Hanság a Szigetköz, illetve a Tápíó-vidékről csak történeti adatokat citál, faunisztikai felméréseink során sikerült újra kimutatnunk nevezett területekről a lápi póc állományait. A legnagyobb változást az eddig közöltekhöz képest a Felső-Tisza vidékén tapasztaltuk, ahol elsősorban a kelet-ázsiai eredetű amurgéb előretörése miatt a lápi póc állományainak erőteljes visszaszorulását tapasztaltuk. Napjainkban az ország észak-nyugati részén található részvízgyűjtők (Hanság és Rába vízgyűjtője) kivételével a Kárpát-medence teljes belső területe fertőzött tekinthető (Erős et al. 2008, Jakab 2012, Takács et al. 2013, Takács et al. 2015), így az amurgéb mára szinte a medence belső területein élő összes pócállományt veszélyezteti. Véleményünk szerint a lápi póc állományainak hosszútávú megőrzésére csak az azt veszélyeztető adventív faj állományainak kontrollálásával kivitelezhető.

A genetikai vizsgálatok eredményei alapján elmondható, hogy a lápi póc magyarországi állományai nagymértékű genetikai diverzitást mutatnak, ugyanakkor regionálisan és populációs szinten is erőteljesen struktúráltak. Szinte mindegyik régióban találtunk izolált és erősen beltenyésztett állományokat. Ez alól talán csak a Borsodi-mezőségben és a Felső-Tisza vidékéről előkerült állományok képeznek kivételt, melyek esetében a viszonylag nagymértékű csoportokon belüli és azok közötti genetikai diverzitás azzal magyarázható, hogy az átjárás kevésbé limitált az itteni állományok között (tiszai árvizek hatása) mint az ország más területein és ez jelenleg még (!) ellensúlyozza az amurgéb gradációja által kiváltott lokális állománycsökkenések negatív hatásait.

A hierarchikus STRUCTURE analízis három szintjén kapott csoportosítások jól megfeleltethetők egy-egy konzervációbiológiai kategóriának. Az elemzés első szintjén kapott, többé-kevésbé a dunai és tiszai vízgyűjtővel azonosítható két nagy klaszter Kárpát-medencei póc állományok két nagy evolúciósan szignifikáns egységre (ESU) való tagolódását jelzik. Ezt alátámasztani látszik, hogy az állományok között 320-340km-es

távolságon túl már nem lehet a térbeli autokorrelációt kimutatni. Viszont bizonyos állományok (pl.: A1-H1) ennél jóval távolabb fekszenek egymástól.



5. ábra. A hierarchikus STRUCTURE analízis által meghatározott csoportok földrajzi elhelyezkedése és az egységscsoportok közti migrációk irányai. A zöld területeken belül elhelyezkedő állományok egy ESU-ba tartoznak. A piros és kék vonalakkal határolt területeken belüli populációk azonos konzervációs (CU) illetve kezelési egységbe (MU) tartoznak. A karikák az egyes populációk földrajzi helyzetét jelzik. Az egyes klaszterek kódjai megegyeznek a 4. ábrán felsoroltakkal. Az adott klaszterek színének megfelelő nyilak a klaszterek közti 1 egyed/generációt meghaladó migráció irányát mutatják

Figure 5. Migration within and among different clusters designated by hierarchical STRUCTURE analyses. Sites in green areas belong to the same evolutionarily significant units (ESU-s) by the 1st level of hierarchical STRUCTURE analysis. Sites framed by red and blue lines belong to the same conservation units (CU-s) and management units (MU-s) designated on the 2nd and 3rd level by STRUCTURE analyses respectively. Direction of arrows show between cluster migrations, where the migration rate >1 individual per generation. Arrow colouring corresponds to hierarchical levels. Open circles show sampling sites. Codes of clusters correspond to Figure 4

Az egyetlen kivételt a klaszterbe való besorolásnál a Sződ-Rákos-patak póc állománya mutatja. Ugyanis ezt az állományt több féle elemzés is a tiszai ESU-ba sorolja. Az állomány egy olyan patakszakaszon él, amely a földtörténeti közelmúltban a Tápiói vízgyűjtőjéhez tartozott (Leél-Őssy 1953, Ruszkiczay-Rüdiger et al. 2007) így nagy valószínűséggel kijelenthető, hogy nem betelepített, hanem egy ősi állományról lehet szó. A Tápióban és a Sződ-Rákos-patakban élő állományok kivételével a tiszai állományok nagymértékű hasonlóságot mutatnak, amely tény egyértelműen a terület vízrajzi adottságaival (gyakori elöntések és az állományok között időről időre létrejövő kapcsolat a régió csatornahálózaton belül) magyarázható. A STRUCTURE analízis 2. szinten a tiszai és dunai ESU-kat négy, illetve két nagyobb klaszterre osztja, amelyek a konzervációs egységeknek (CU) feleltethetők meg. Az ESU-kon belül elvégzett térbeli autokorrelációs számítások nagy

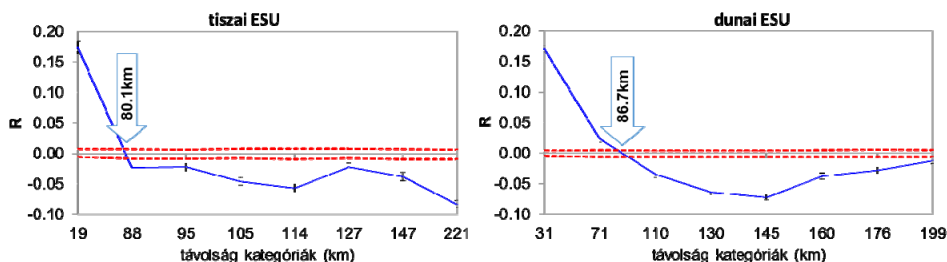
közelítéssel egybeesnek ezek határaival. Tehát egy-egy tervezett áttelepítést csak ezeken az egységeken belül (eredményeink alapján egy-egy egység körülbelül 80-85km-es sugarú körnek felel meg) érdemes elvégezni, mert így még nem sérül a vizsgálataink során feltárt természet közeli genetikai struktúra. Az elemzés a harmadik szinten összesen 16 egységet különített el, amelyekben az egyes állományok között nem található jelentősebb barrier. Ezeket a klasztereket tekinthetjük a mintázott állományok helyett a kezelés egységeinek (MU). A Balatoni vízgyűjtőn mintázott állományok eredményeink alapján három nagyobb metapopulációs egységbe sorolhatók. Egy egységet alkotnak a Kis-Balaton és az oda torkolló vízfolyások póc állományai. A Tapolcai-medencében, illetve a déli berkekben található állományok viszont egy-egy különálló kezelési egységet alkotnak. Ez az eredmény feltételezi, hogy a Balaton, amely a vizsgált három területet vízrajzilag összekapcsolja nem nyújt megfelelő környezeti körülményeket ahhoz, hogy a génáramlás közöttük folyamatos legyen. Az (G2) Ordacsehi-berkekben élő póc állomány beltenyészetttségének mértéke felhívja a figyelmet a berekterületek vízgyűjtőn belüli nagymértékű elszigeteltségére.

A metapopulációs struktúra meglétét támasztja alá az a tény is, hogy a vizsgálataink során talált kis egyedszámú állományokból nem tudtuk kimutatni privát allélok jelenlétét. Így valószínűsíthető, hogy inkább egy nagyobb, széttagoltabb metapopuláció marginális helyzetű állományai lehetnek, mint különálló populációk maradványai. Ezek az eredmények arra is rámutatnak, hogy ezeknek a kisebb egyedszámú állományoknak a megmentésére csak akkor szükséges kiemelt figyelmet fordítani, ha a populációgenetikai vizsgálatok eredményei arra utalnak (pl.: privát allélok megléte), hogy az állomány eltűnése nagymértékű genetikai diverzitás csökkenést okozna.

A populációgenetikai vizsgálatok eredményei több esetben erőteljes hasonlóságot mutattak egymástól távol fekvő, illetve vízrajzilag nem kapcsolt állományok között. Nagy hasonlóságot mutattak például a közép-magyarországi illetve az ország északnyugati (szigetközi és hansági) állományai, a balatoni és a Dráva vízgyűjtő állományai, valamint az Ócsai (E2) és Császárvíz-övärokból (E8) előkerült állományok, illetve a Borsodi-mezőségben és a Bihari-sík nyugati részén (D4, D5) élő állományok. Az első esetben az áttelepített állomány származási helye, nagysága, és az áttelepítés időpontja is ismert (Ambrus & Sallai 2014), bár a Duna, mint ahogyan az már számos gerinces és gerinctelen faj esetében bizonyosodott (Hewitt 1999, Bij de Vaate et al. 2002), vándorlási útvonalként jelentős szerepet játszhat a hasonlóság kialakulásában. A balatoni és a drávai vízrendszerek és így a bennük élő lápi póc állományok elszeparálódása csak a földtörténeti közelmúltban, a Balaton medencéinek süllyedése miatt indulhattak meg, de ezek a folyamatok a mai napig sem fejeződtek be (Gábris & Mari 2007). Hasonló okokkal magyarázható Bihari-sík délnyugati részén fekvő két állomány és a Borsodi-mezőség állományainak hasonlósága is. A szabályozások megkezdése előtt a területek között a szinte folyamatos elárasztás miatt lehetett permanens kapcsolat, amely feltételezhetően a területen kiépített csatornarendszeren keresztül napjainkban is fennáll. Ezt támasztja alá, hogy a lápi póc a Keleti-főcsatornából is előkerült (Kovács 1995). Ugyanakkor az E2-es és E8-as állományok közötti jelentős mértékű hasonlóságot földrajzi izoláltságuk miatt inkább mesterséges hatásoknak (ú.m.: az ócsai Öreg-turjánosban élő, régóta ismert állományból való áttelepítés) tulajdonítjuk. Ezt a feltételezést támasztja alá az a tény, hogy a Vértes déli előterében található területen Császárvíz-övärokban talált kis egyedszámú, és erősen beltenyészett állomány első említése csak a 2000-es évek elejére datálható (Harka & Sallai 2004) ugyanakkor a néhány évvel korábban megjelent összefoglaló művében Harka (1996) még nem említi.

Összességében tehát elmondható, hogy ennek a fokozottan védett, habitat specialista halfajnak még genetikailag változatos és helyenként nagy egyedszámú állományait találhatjuk a Kárpát-medence belső területein. De az immáron másfél évszázada tartó élőhelydegradációs hatások és az utóbbi évtizedekben megjelenő invazív amurgéb kompetíciója miatt az egymástól többnyire erőteljesen elszeparált állományai egyre inkább veszélyeztetettek mondhatók. Az állományok helyzete a közeljövőben rosszabbodhat, mivel

a klímaváltozás kiváltotta egyre gyakoribb száraz periódusok miatt az állományok izoláltsága és tagoltsága növekedni a populációk mérete viszont valószínűleg csökkenni fog.



6. ábra. Az egyes hasonló elemszámú távolságkategóriákba sorolt mintahelyek genetikai hasonlóságának autokorrelációs koefficiensei („R”) a tiszai és dunai evolúciósan szignifikáns egységekben (ESU). A Vörös szaggatott vonallal a 95%-os konfidenciaszintet jelöltük (999 perm., 1000 boot.). Az egyes kategóriák átlagos adatai mellett a legkisebb és legnagyobb értékeket is feltüntettük. A korrelációs koefficiensek értékei a tiszai vízgyűjtőn 80,1 km-nél, a dunai vízgyűjtőn 86,7 pontnál metszik az „x” tengelyt

Figure 6. Correlogram showing the autocorrelation coefficients as a function of distance classes („R”) - designed by similar number of pairwise comparisons for each class - for the Tisza and Danube drainage (ESU) respectively. Red dotted lines show upper and lower confidence limits bound the 95% CI about the null hypothesis of 'No Difference' across the populations using 999 random permutations, and for estimates of „R” by bootstrapping 1,000 pairwise comparisons for each distance class. Whiskers represent the highest and lowest values within a dataset. Intercept values for the „x” axes are 80.1 and 86.7 kms for the Tisza and Danube drainage respectively

A várható negatív irányú változásokat figyelembe véve, a faj hosszabb távú megmaradásának biztosítására a teljes elterjedési területet érintő, koordinált cselekvési terv kidolgozására van szükség.

Köszönetnyilvánítás

Köszönetünket fejezzük ki, Antal László, Keresztessy Katalin és Sallai Zoltán kollégáinknak a mintagyűjtésben nyújtott segítségükért. Munkánkat az OTKA (CNK 80140) és az Európai Szociális Alap (TÁMOP-4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0038) pályázatai támogatták.

Irodalom

- Ambrus A., Sallai Z. (2014): A lápi póc (*Umbra krameri* Walbaum, 1792) elterjedése és megőrzése a Fertő-Hanság Nemzeti Park Igazgatóság működési területén. *Pisces Hungarici* 8: 97–100.
- Bajomi, B., Tatár, S., Tóth, B., Demény, F., Müllerné-Trenovszki, M., Urbányi, B., et al. (2013): Captive-breeding, re-introduction and supplementation of the European mudminnow in Hungary. pp 15–20. In: Soorae, P. S. (ed.): *Global Re-introduction Perspectives: 2013. Further case studies from around the globe*. Gland, Switzerland: IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group and Abu Dhabi, UAE: Environment Agency-Abu Dhabi. xiv + 282 pp.
- Beerli, P., Felsenstein, J. (1999): Maximum-likelihood estimation of migration rates and effective population numbers in two populations using a coalescent approach. *Genetics* 152: 763–773.
- Beerli, P., Felsenstein, J. (2001): Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 4563–4568.
- Bij de Vaate, A., Jazdzewski, K., Ketelaars, H. A., Gollasch, S., Van der Velde, G. (2002): Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59/7: 1159–1174.

- Bíró P., Paulovits G. (1995): Distribution and status of *Umbra krameri* Walbaum, 1792, in the drainage of Lake Balaton, Hungary (Pisces: Umbridae). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B für Botanik und Zoologie* 97B: 470–477.
- Botár I., Károlyi Zs. (1971): *A Tisza szabályozása I.* (Regulation works on the River Tisza I) Series of Hydraulic Engineering History in Hungary 3., Budapest, pp. 65.
- Cavalli-Sforza, L. L., Edwards, A. W. F. (1967): Phylogenetic analysis. Models and estimation procedures. *The American Journal of Human Genetics* 19(3 Pt 1): 233–257.
- Chapuis, M. P., Estoup, A. (2007): Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution* 24: 621–631.
- Dankó I. (1979): A Berettyó-völgy középkori települési, közlekedési és árucsereszonyai. *A Hajdú-Bihar Megyei Levéltár évkönyve* 6: 5–18.
- Dent, E. A., von Holdt, B. M. (2012): STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4: 359–361.
- Diniz-Filho, J. A. F., De Campos Telles, M.P. (2002): Spatial autocorrelation analysis and the identification of operational units for conservation in continuous populations. *Conservation Biology* 16: 924–935.
- Erős T., Takács P., Sály P., Specziár A., György Á. I., Bíró P. (2008): Az amurgéb (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) megjelenése a Balaton vízgyűjtőjén. *Halászat* 101/2: 75–77.
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J. (2005): Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611–2620.
- Funk, W. C., McKay, J. K., Hohenlohe, P. A., Allendorf, F. W. (2012): Harnessing genomics for delineating conservation units. *Trends in Ecology & Evolution* 27/9: 489–496.
- Gábris Gy., Mari L. (2007): A Zala folyó lefejezése - The Pleistocene beheading of the Zala River (West Hungary). *Földrajzi Értesítő* 56/1-2: 39–50
- Harka Á. (1997): *Halaink*. Budapest, pp. 175.
- Harka Á. (1999): Adatok a lápi póc (*Umbra krameri*) újabb magyarországi lelőhelyeiről. *Halászat* 92/3: 119–120.
- Harka Á., Sallai Z., Koščo J. (2001): Az amurgéb (*Perccottus glenii*) terjedése a Tisza vízrendszerében. *A Puszta* 18: 49–56
- Harka Á., Sallai Z. (2004): *Magyarország halfaunája* (Fishfauna of Hungary). Nimfea Természetvédelmi Egyesület, Szarvas, pp. 269.
- Hewitt, G. M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68/1-2: 87–112.
- Jakab T. (2012): Amurgéb (*Perccottus glenii*) az Ér hazai szakaszán. *Halászat* 105/3: 15.
- Jakobsson, M., Rosenberg, N. A. (2007): CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics* 23: 1801–1806.
- Keresztessy, K. (1995): Recent fish faunistic investigations in Hungary with special reference to *Umbra krameri* Walbaum, 1972. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B für Botanik und Zoologie* 97B: 458–465.
- Kottelat, M., Freyhof, J. (2007): *Handbook of European freshwater fishes*. Publications Kottelat, Cornol, Switzerland, pp. 646.
- Kovács B. (1995): Lápi póc (*Umbra krameri*) első adata a Keleti-főcsatornából. *Calandrella* 9: 95.
- Kuehne, L. M., Olden, J. D. (2014): Ecology and Conservation of Mudminnow Species Worldwide. *Fisheries* 39/8: 341–351.
- Leél-Őssy S. (1953): A Rákospatak geomorfológiája. *Földrajzi Értesítő* 2/1: 70–86.
- Lynch, M., Ritland, K. (1999): Estimation of pairwise relatedness with molecular markers. *Genetics* 152: 1753–1766.
- Mantel, N. (1967): The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209–220.
- Moritz, C. (1994): Defining 'Evolutionarily Significant Units' for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 373–375.
- Müller T., Balován B., Tatár S., Müllerné-Trenovszki M., Urbányi B., Demény F. (2011): A lápi póc (*Umbra krameri*) szaporítása és nevelése a természetes állományok fenntartása és megerősítése érdekében. *Pisces Hungarici* 5: 15–20.

- Nagy L. (2013): Az előtött öblözetek a mai Magyarország területén. In: Szlávik L. (ed.): *XXXI. MHT Vándorgyűlés Kiadványa. Gödöllő, Magyarország, 2013. 07. 03–2013. 07. 05.* Budapest: Magyar Hidrológiai Társaság, Paper 17. ISBN: 963-8172-31-0.
- Palsbøll, P. J., Berube, M., Allendorf, F. W. (2007): Identification of management units using population genetic data. *Trends in Ecology & Evolution* 22/1: 11–16.
- Peakall, R., Ruibal, M., Lindenmayer, D. B. (2003): Spatial autocorrelation analysis offers new insights into gene flow in the Australian bush rat, *Rattus fuscipes*. *Evolution* 57: 1182–1195.
- Peakall, R., Smouse, P. E. (2012): GenALEX 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics* 28: 2537–2539.
- Piry, S., Alapetite, A., Cornuet, J. M., Paetkau, D., Baudouin, L., Estoup, A. (2004): GeneClass2: A Software for Genetic Assignment and First-Generation Migrant Detection. *Journal of Heredity* 95: 536–539.
- Pritchard, J. K., Wen, X., Falush, D. (2010): *Documentation for STRUCTURE software: version 2.3.*
- Rannala, B., Mountain, J. L. (1997): Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 9197–9221.
- Reshetnikov, A. N. (2013): Spatio-temporal dynamics of the expansion of rotan *Perccottus glenii* from West-Ukrainian centre of distribution and consequences for European freshwater ecosystems. *Aquatic Invasions* 8/2: 193–206.
- Rousset, F. (2008): Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8: 103–106.
- Ruszkiczay-Rüdiger Zs., Fodor L., Horváth E., Telbisz T. (2007): Folyóvízi, eolikus és neotektonikai hatások szerepe a Gödöllői-dombság felszínfejlődésében - DEM-alapú morfológiai vizsgálat. *Földrajzi Közlemények* 131/4: 319–342.
- Sallai Z. (2005): A lápi póc (*Umbra krameri*) magyarországi elterjedése, élőhelyi körülményeinek és növekedési ütemének vizsgálata a kiskunsági Kolon-tóban. *A Puszta* 1(22): 113–172.
- Sarrazin, F., Barbault, R. (1996): Reintroduction: challenges and lessons for basic ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 474–478.
- Takács P., Vitál Z. (2012): Amurgéb (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) a Duna mentén. *Halászat* 105/4: 6.
- Takács P., Czeglédi I., Ferincz Á. (2015): Amurgéb (*Perccottus glenii*) a Dráva vízgyűjtőjéről. *Halászat* 108/1: 15.
- Tatár S., Bajomi B., Tóth B., Demény F., Trenovszki M., Urbányi B., et al. (2015): Integrating reintroduction biology and restoration ecology: habitat reconstruction for marshland fishes. *Oryx* (in press)
- Tockner, K., Robinson, C. T., Uehlinger, U. (2009): *Rivers of Europe*. Amsterdam, Elsevier, pp. 700.
- Vähä, J. P., Erkinaro, J., Niemela, E., Primmer, C. R. (2007): Life-history and habitat features influence the within-river genetic structure of Atlantic salmon. *Molecular Ecology* 16: 2638–2654.
- Winkler, K. A., Weiss, S. (2009): Nine new tetranucleotide microsatellite DNA markers for the European mudminnow *Umbra krameri*. *Conservation Genetics* 10/4: 1155–1157.

Authors:

Péter TAKÁCS (takacs.peter@okologia.mta.hu), Tibor ERŐS, András SPECZIÁR, Péter SÁLY, Zoltán VITÁL, Árpád FERINCZ, Zoltán SZABOLCSI, Tamás MOLNÁR, Eszter CSOMA, Péter BÍRÓ