

Szent István Egyetem

**Az ezüstkárász (*Carassius gibelio* BLOCH, 1782)
szaporodási sajátosságai**

doktori (Ph.D.) értekezés

Tóth Balázs
2007

A doktori iskola

megnevezése: Állattenyésztés-tudományi Doktori Iskola

tudományága: Mezőgazdaság-tudomány

vezetője: Dr. Horváth László
egyetemi tanár, MTA doktora
Szent István Egyetem,
Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Környezet- és Tájgazdálkodási Intézet
Halgazdálkodási Tanszék

Témavezető: Dr. Váradi László
egyetemi docens
Szent István Egyetem,
Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Környezet- és Tájgazdálkodási Intézet
Halgazdálkodási Tanszék

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

TARTALOMJEGYZÉK	1
1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS	3
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	5
2.1. Az ezüstkárász rendszertani besorolása és nevezéktana.....	5
2.2. Az ezüstkárász leírása.....	7
2.3. Az ezüstkárász Duna vízrendszerében történő megjelenése.....	9
2.3.1. Az ezüstkárász elterjedése.....	9
2.3.2. Hím ezüstkárász egyedek megjelenése hazánkban.....	14
2.3.3. Hím ezüstkárász egyedek megjelenése a Duna vízrendszerén kívüli élőhelyeken.....	16
2.4. Az ezüstkárász általános biológiája.....	18
2.4.1. Élőhely, táplálkozás.....	18
2.4.2. A környezeti tényezőkkel szembeni tűrőképesség.....	19
2.5. Az ezüstkárász hasznosítása, gazdasági megítélése.....	21
2.6. Az ezüstkárász szaporodási formái.....	23
2.6.1. Kétszülős szaporodás.....	23
2.6.2. Ginogenezis.....	24
2.6.3. Citogenetikai vizsgálatok.....	26
2.7. Az ezüstkárász ginogenetikus szaporodásának evolúciós jelentősége.....	31
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	37
3.1. Az állatok begyűjtése és szaporítása.....	37
3.2. Keresztezési stratégia.....	38
3.3. Vörösvérsejtmag analízis.....	38
3.4. Kromoszómaszám meghatározás.....	39
3.5. RAPD-vizsgálat.....	40
4. EREDMÉNYEK	41
4.1. Természetes vizekből származó egyedek vizsgálata.....	41
4.2. Mesterséges szaporításból származó egyedek vizsgálata.....	45
4.2.1. Keresztezési vizsgálatok.....	45
4.2.2. Kromoszóma-vizsgálatok.....	47
4.2.3. RAPD-analízis.....	54
4.3. Új tudományos eredmények.....	59
5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	61
6. ÖSSZEFOGLALÁS	69
7. SUMMARY	71
IRODALOMJEGYZÉK	73
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	81

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS

Földünk felszínének földtörténeti alakulása, aktuális klimazonális elrendeződése meghatározza azt a flóra- és faunaképet, amelyet természetes körülmények között megfigyelhetünk. Ennek leírásával és részletezésével foglalkozik a növény- és állatföldrajz. E tudományterületek neves hazai művelői a múlt század végén és századunk első felében részletes és pontos feldolgozását adták megfigyeléseiknek. A hazai faunavizsgálatok eredményei nem csupán tudományos, hanem gyakorlati szempontból is értékesek. A kutatások eredményeinek ismerete nélkülözhetetlen a természetvédelmi, vagy gazdasági döntések meghozatalakor, olyan esetekben, amikor az emberi tevékenység hatással van a természetes környezetre.

Magyarországon a zoológia első neves művelői a XIX. század végén és a XX. század első felében részletes faunisztikai kutatásokat végeztek. A hazai populációk, illetve ezek egymáshoz való viszonyának vizsgálata alapvetően feltételezte az egyes fajok pontos leírását, ami a fajok morfológiai és anatómiai vizsgálatával történt. E munkák többsége történelmünknek abban az időszakában folyt, amikor a trianoni határok még nem osztották meg a Kárpát-medencét. Értékük még akkor is magas, ha feldolgozásaik nem a jelenlegi rendszertani besorolások és nomenklatúrák figyelembevételével készültek.

A múlt századot megelőzően az európai halfauna változásait elsősorban természeti tényezők befolyásolták. Különösen igaz ez a Duna középső medencéjének vízrajzi egységeiben, amelyek a XVII. század végéig sokkal szorosabb kapcsolatban álltak egymással, mint az azt követő időkben, különösen napjainkban. A XX. század második felében – néhány esetben már ezt megelőzően is – olyan változások mentek végbe a hazai faunában, amelyek emberi tevékenységre vezethetők vissza. A változások egy része nem szándékos beavatkozás következménye, azonban szép számmal tudunk olyan esetekről, amikor tudatosan telepítettek idegen faunaelemeket Európába, illetve hazánkba (VÁSÁRHELYI 1958). Ezek a betelepítések elsősorban gazdasági megfontolásból történtek. Azok a változások, amelyek alapján értékelhetővé válik az új faunaelemek hatása az eredeti környezetre csak néhány év, vagy évtized elteltével mutatkoznak meg. Ezek megítélése eltérő lehet aszerint, hogy gazdasági, ökológiai vagy egyéb szempontok alapján vizsgáljuk a betelepülést, illetve betelepítés következményeit.

A XIX. században került sor az első olyan tudatos betelepítésre, amelynek kövekeztében Európában nem őshonos halfajok jelentek meg. Ennek során került át a Duna vízrendszerébe néhány észak-amerikai eredetű halfaj. A XX. század második felében került sor több távolkeleti halfaj – közöttük az ezüstkárász (*Carassius gibelio* BLOCH 1782)– betelepítésére. A faj betelepítése gazdasági megfontolásból történt, azonban nem váltotta be a hozzá fűzött reményeket.

Betelepítésekor azt feltételezték, hogy a faj ellenálló a tavaszi virémiával szemben. A betelepítés célja az volt, hogy a tógazdaságban esetlegesen fellépő tavaszi virémia esetén az elmaradó pontyhozamot az ezüstkárász pótolja. A későbbiek során azonban kiderült, hogy ez a betegség az ezüstkárász állományokban is nagy pusztítást végez. Ma az ezüstkárászt tógazdaságainkban gyomhalként, természetes vizeinkben pedig két ritka őshonos fajunk, a széles kárász (*Carassius carassius*) és a compó (*Tinca tinca*) versenytársaként tartjuk számon.

Az ezüstkárász magyarországi megjelenése és szaporodásbiológiája számos kérdést vet fel. Korábbi megfigyelések szerint a kialakult populációk kizárólag nőstény egyedekből álltak. Általánossá vált az a nézet, hogy a szaporodás mechanizmusát tekintve a ginogenezis jelenségével állunk szemben. A vonatkozó külföldi irodalom és az újabb hazai megfigyelések alapján azonban ez a megállapítás revízióra, kiegészítésre szorul.

A fentiek nyomán kezdtem el vizsgálni genetikai módszerekkel az ezüstkárász hazai állományait a faj szaporodásbiológiai sajátosságainak megismerése céljából. Célkitűzéseim az alábbiak voltak:

- Az ezüstkárász Duna vízrendszerében való megjelenésének bemutatása.
- Foglalkoztam a faj hazai természetvédelmi és gazdasági megítélésével.
- Magyarázatot kerestem arra a kérdésre, hogy milyen tényezők játszanak szerepet az ezüstkárász elterjedésében és egyes élőhelyeken tapasztalható tömeges elszaporodásában, illetve időnként tapasztalt pusztulásában.
- A korábban kizárólag nőstény egyedekből álló populációkban hím egyedek jelentek meg. Vizsgáltam azt, hogy milyen tényezők játszhatnak szerepet a hímek megjelenésében.

Céljaim elérésének érdekében a következő vizsgálatokat végeztem el:

- A vörösvérsejtmagban megtalálható DNS mennyiségének összehasonlítása több, különböző élőhelyről gyűjtött ezüstkárász egyedből vörösvérsejtmag-terület vizsgálattal.
- Keresztezési kísérletek: diploid és triploid ezüstkárász nőstények ukráinak idegen és saját fajú hímeiktől származó spermával történő megtermékenyítése.
- A keresztezési kísérletekből keletkezett F1 nemzedék kromoszómaszámának és RAPD mintázatának vizsgálata.
- Esetleges spontán triploidizáció vizsgálata a diploid ezüstkárász-nőstények más fajjal történő keresztezése eredményekét.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. Az ezüstkárász rendszertani besorolása és nevezéktana

altörzs: Gerincesek - *Vertebrata*

főosztály: Állkapcsosak - *Gnathostomata*

osztály: Sugarasúszójú halak - *Actinopterygii*

alosztály: újúsósok - *Neopterygii*

osztág: Csontshalak - *Teleostei*

rend: pontyalakúak - *Cypriniformes*

család: Pontyfélék - *Cyprinidae*

nem: kárász - *Carassius*

faj: ezüstkárász (*Carassius gibelio* BLOCH 1782)

A rendszertani besorolást HARKA és SALLAI (2004) alapján végeztem el.

Az irodalmi források több szinonim, illetve félreérthető elnevezést használnak az ezüstkárász megjelölésére, illetve előfordul, hogy a széles kárász (*Carassius carassius* L. 1758) változatait írják le ezüstkárászként. Linné két különböző kárászfajt írt le *Cyprinus carassius* és *Cyprinus auratus* néven. Az előbbi élőhelyeként Európát, az utóbbi esetén pedig Kínát és Japánt jelöli meg (HENSEL 1971). Feltételezhető, hogy a *Cyprinus carassius* a széles kárással, a *Cyprinus auratus* pedig az aranyhállal (*Carassius auratus* L. 1758) azonos. Az ezüstkárászt BLOCH írta le 1782-ben *Cyprinus gibelio* néven. A *Carassius gibelio* elnevezéssel a hazai irodalomban először HECKEL (1847) munkájában találkozhatunk. BERG (1932) a *Carassius gibelio*-ként számon tartott fajt az aranyhállal azonosította, és annak alfajaként *Carassius auratus gibelio* néven írta le. HENSEL (1971) az aranyhalat és az ezüstkárász közötti különbséget nem tartja elegendőnek ahhoz, hogy a kettőt akár alfaji szinten is megkülönböztessük, ezért javasolja az eddig külön nyilvántartott alfajokra egységesen a *Carassius auratus* nevet. LELEK (1987) HENSEL (1971) véleményéhez csatlakozik, továbbá felhívja a figyelmet arra a tényre, hogy az aranyhalat már lényegesen korábban betelepítették Európába, és nem zárható ki az, hogy az állományokból példányok megszöktek, vagy akár szándékos telepítés útján természetes vizekbe juthattak. HENSEL 1971-ben megjelent munkája után több szerző – elfogadva az abban leírtakat – nem tett különbséget az ezüstkárász és az aranyhalat között, hanem a kettőt egy fajként *Carassius auratus* néven említi (GUTI 1993, HARKA 1997, PINTÉR 2002). Az ezüstkárász és az aranyhalat nevezéktanát tovább bonyolítja, hogy egyes szerzők az aranyhalat tudományos neveként a *Carassius auratus gibelio*

BLOCH elnevezést (JANIC és PAVLOVIC1987), illetve *Carassius carassius* elnevezést (PENÁZ és DULMAA 1987) jelölik meg.

KALOUS et al. (2004) a triploid forma hibrid eredetét feltételezi, és javasolja, hogy az ezüstkárász nevezéktana korlátozódjon a diploid formára. A szerzők az ezüstkárász megjelölésére a *Carassius gibelio* elnevezést ajánlják.

Az alábbiakban összefoglalom az ezüstkárász elnevezésére használt szinonimákat. A "Fishbase" adatbázis KOTTELAT (1997) munkája alapján a következőket írja le:

Carassius gibelio BLOCH 1782 - jelenleg elfogadott név.

Carassius vulgaris kolenty DOBOWSKY 1977

Carassius auratus gibelio BLOCH 1782

Carassius bucephalus HECKEL 1837

Cyprinus amarus KOCH 1840

Carassius ellipticus HECKEL 1848

Carassius vulgaris ventrosus WALECKI 1863

Carassius auratus gibelio vovkii JOHANSEN 1945

A fentiek alapján megállapítottam, hogy az ezüstkárász nevezéktana nem egyértelmű, több szinonim elnevezés létezik. A továbbiakban az alábbi elnevezéseket használom.

– ezüstkárász (*Carassius gibelio*)

– aranyhal (*Carassius auratus*)

– széles kárász (*Carassius carassius*)

2.2. Az ezüstkárász leírása

Az ezüstkárász (1. kép) teste zömök, oldalról lapított, feje viszonylag kicsi, de a kopolyúfedőknél vastos. Szája csúcsba nyíló, a szájhasíték oldalról nézve egyenes. Szeme viszonylag nagy, orra elég hosszú, kevésbé lekerekített, mint a széles kárászé (2. kép). A homlok széles, enyhén domború, mindig szélesebb a szem átmérőjénél. A mell- és a hasúszó rövid, a hátúszó hosszú és magas. (BERINKEY 1966). A széles kárásztól a legegyszerűbben úgy lehet megkülönböztetni, hogy míg az ezüstkárász esetén a hátúszó széle egyenes vagy homorú, addig a széles kárásznál ez minden esetben domború (HARKA és SALLAI 2004). További határozóbélyeg, hogy az ezüstkárász hashártyája – a széles kárással ellentétben – pigmentált, sötét színű (PINTÉR 2002).

1. táblázat: Az ezüstkárász morfológiai jellemzői (BERINKEY 1966)

a fej hossza a standardhossz arányában	26,7 - 31,5 %
a fej szélessége a standardhossz arányában	17,0 - 22,8%
a fej magassága a standardhossz arányában	21,9 - 25,3%
a szem átmérője a fejhossz arányában	20,7 - 24,2%
a preorbitális távolság a fejhossz arányában	27,0 - 29,3%
a postorbitális távolság a fejhossz arányában	47,4 - 52,7%
az interorbitális távolság a fejhossz arányában	38,1 – 42,2%
a mellúszó hossza a standardhossz arányában	19,3 – 20,4%
a hasúszó hossza a standardhossz arányában	21,2 – 23,6%
a hátúszó alapjának hossza a standardhossz arányában	33,4 – 39,0%
a hátúszó magassága a standardhossz arányában	17,8 – 22,7%
a praedorsalis távolság a standardhossz arányában	49,8 – 56,0 %
a praeventralis távolság a standardhossz arányában	45,1 – 49,6 %
a farokalatti úszó alapja a standardhossz arányában	10,0 – 12,7 %
a farokalatti úszó magassága a standardhossz arányában	14,0 – 18,9 %
a praeanalís távolság a standardhossz arányában	73,5 – 76,9 %



1. kép: Az ezüstkárász



2. kép: A széles kárász

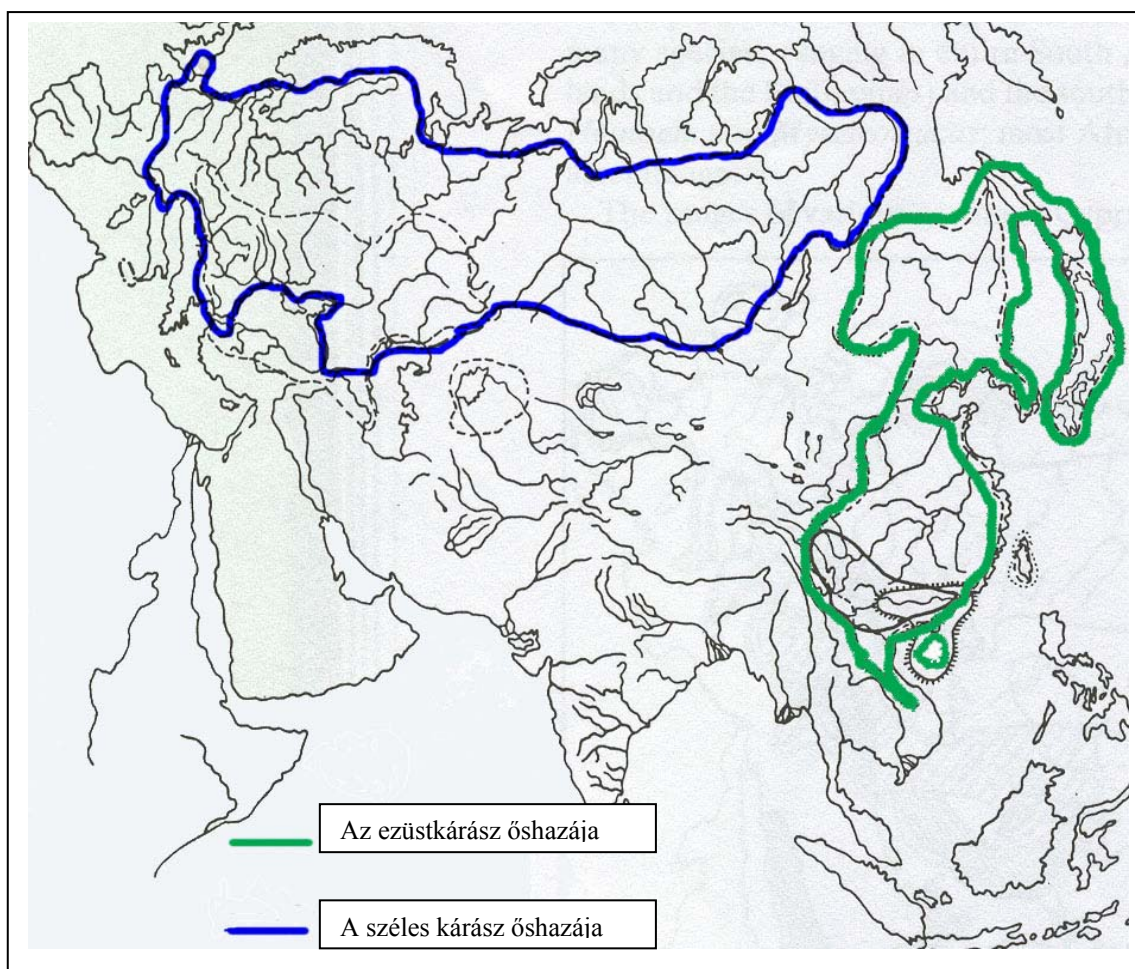
A hátúszó eleje a hasúszók tövével egyvonalban, vagy azok mögött kezdődik. A hátúszó első sugara bognártüske, amelynek hátulsó oldalán ritkán elhelyezett fogak vannak (BERINKEY 1966). A bognártüske fogazottságának jellege határozóbélyeg. A széles kárász bognártüskéjének fogazottsága sűrűbb, de a fogak kisebbek, mint az ezüstkárász esetén (BERINKEY 1966, PINTÉR 2002, HARKA és SALLAI 2004). Faroknyele rövid és magas, a farokúszó hosszú, enyhén kimetszett. Pikkelyei nagyok, vastagok, erősen ülnek. Az oldalvonal teljes, enyhén hajlott, csaknem egyenes. Színezete a hátán sötét zöldeskék, oldala és hasa barnássárga, aranyos csillogású. Úszói sötétszürkék (BERINKEY 1966). A színezettséggel kapcsolatban szükséges megemlíteni, hogy az

az élőhelyi adottságtól függően változatosságot mutat, barnás vizekben az ezüstkárász színe hasonlít a széles kárászéhoz (HARKA és SALLAI 2004).

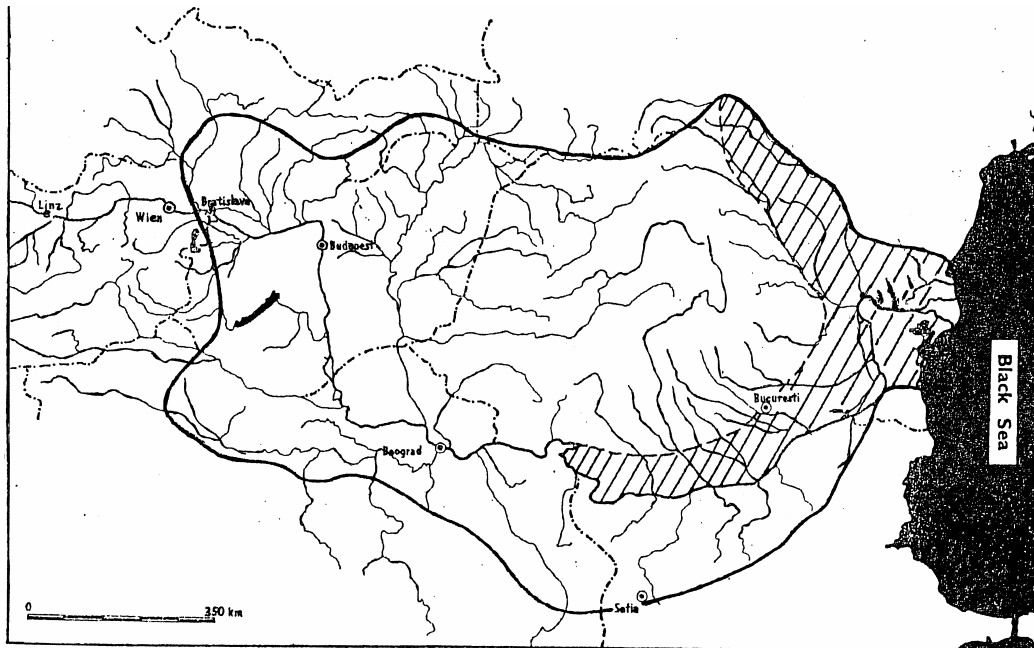
2.3. Az ezüstkárász Duna vízrendszerében történő megjelenése

2.3.1. Az ezüstkárász elterjedése

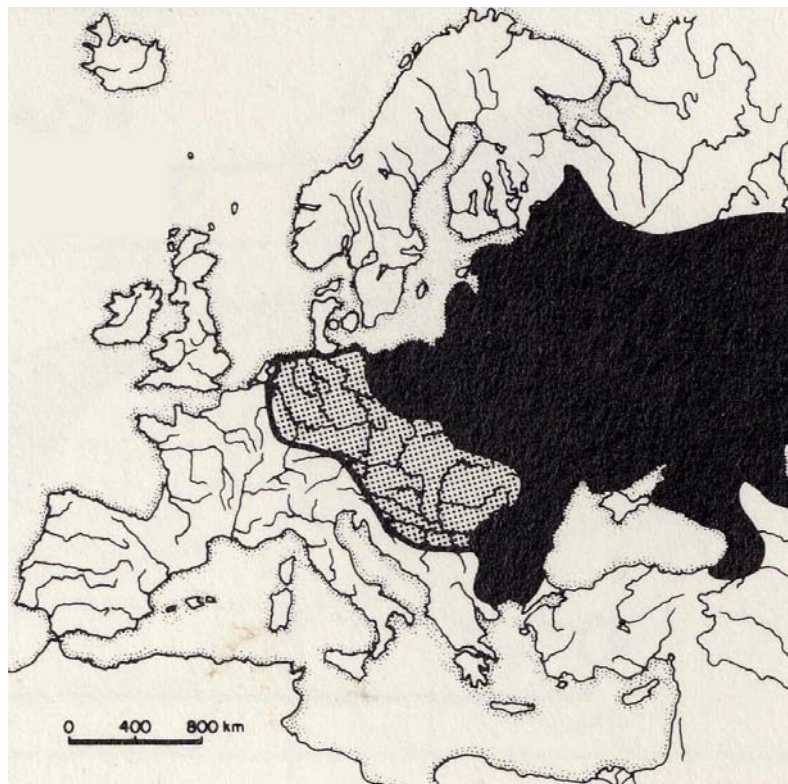
Őshazája Kelet-Ázsia (1. ábra) (BANARESCU 1990). Az ezüstkárász Ázsiából került Európába. Előfordul Kelet-Ázsiában, az Amur vízrendszerében, Szibériában és az Aral-tó vidékén, illetve Európában. Elterjedésének nyugati határát jelenleg pontosan nem ismerjük. (PINTÉR 2002). BANARESCU (2002) szerint az ezüstkárász a Duna vízrendszerén nem tekinthető őshonos fajnak.



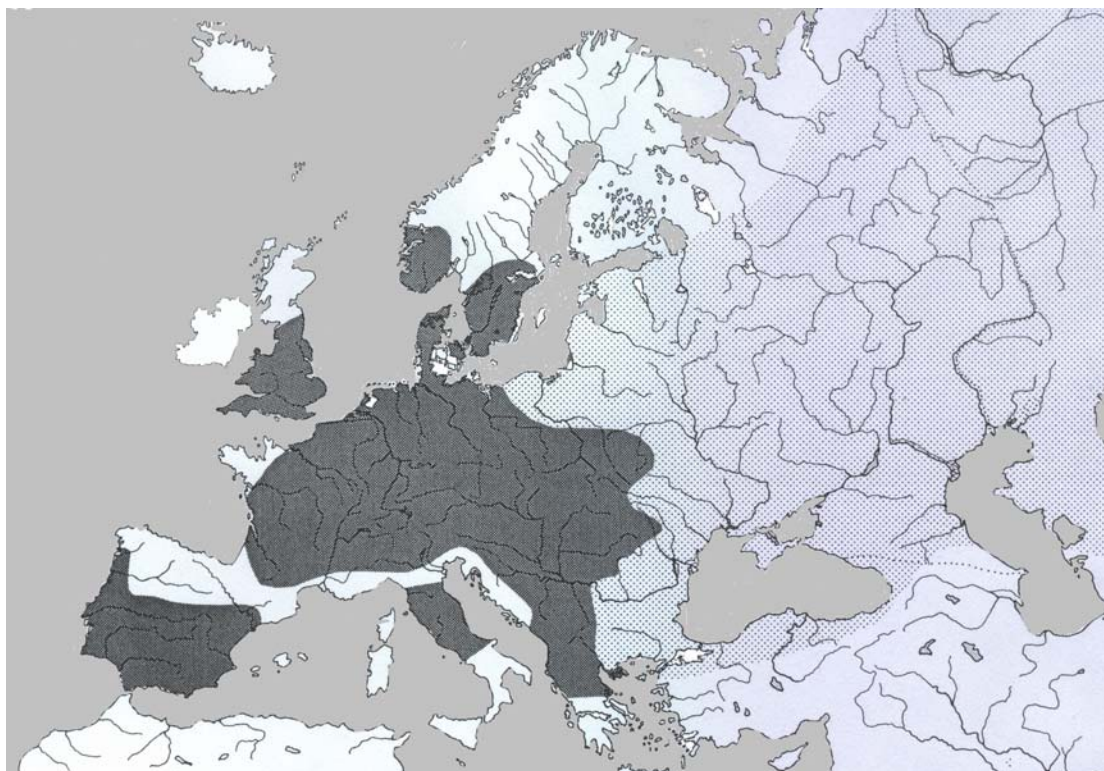
1. ábra: A széles kárász és az ezüstkárász őshazája (BANARESCU 1990).



2. ábra: Az ezüstkárász európai elterjedése 1970-ben (csíkozott terület) és 1980-ban (vonallal körülhatárolt terület) (HOLCÍK 1980).



3. ábra: Az ezüstkárász európai előfordulása az 1970-es évek elején (BANARESCU et al. 1971). A fekete színnel fedett területeken a faj előfordulása bizonyított, a pontokkal jelzett területen valószínű.



4. ábra: Az ezüstkárász európai előfordulása az 1980-as évek második felében (LELEK, 1987).

A Duna hazai szakaszán az 1970-es évek közepén jelent meg az ezüstkárász (TÓTH 1975). BANARESCU et al. (1971) ekkor már a Duna teljes vízgyűjtőjén valószínűsítette előfordulását (3. ábra). Az 1980-as évek második felében már csaknem egész Európa területén elterjedt a faj (LELEK 1987) (4. ábra). Elterjedésének északi határát a szerző a Skandináv-félsziget déli részén húzza meg, jelzi hiányát Skóciából, Írországból és Spanyolország északi hegyeiből, továbbá szigetszerű előfordulásáról számol be Olaszországban.

Az ezüstkárász Duna vízrendszerében való megjelenésének körülményei nem tisztáztak, a témát tárgyaló leírásokban több ellentmondást fedezhetünk fel. A „Magyarország édesvízi halainak rendszeres átnézete” című fordítás szerint több kárász faj is szerepel Magyarország halfaunájában (HECKEL 1847). A közönséges kárászon kívül (*Carassius vulgaris* NILSSON), ami a leírás alapján a széles kárásznak felel meg, még három kárászfajt említ: a kövi kárászt (*Carassius gibelio* NILSSON), a körkörös kárászt (*Carassius ellipticus* HECKEL) és a nagyfejű kárászt (*Carassius bucephalus* HECKEL). Míg KRIESCH (1868) szerint „ezen nemnek több fajtát különböztették meg eddig a tudósok, de szorgos kutatások kiderítették, hogy Közép-Európában a kárásznak csak egyetlen faja él”, addig KENESSEY (1868) külön fajként kezeli a kövi kárászt (*Carassius gibelio* NILSSON). HERMANN (1887) leírást ad az általa kövi kárásznak (*Carassius gibelio* NILSSON) nevezett fajról, de a szerző azt is megjegyzi, hogy nézete szerint a kövi kárász a széles kárásznak egy „fajváltozata”. Az eltérő morfológiai paramétereket azzal magyarázza, hogy a HECKEL (1847)

által megjelölt előfordulási helyek között számos folyóvíz található (Duna, Tisza, Dráva, Rába, Maros, Szamos, Vág, Száva), és a folyóvizekben élő fajok az állóvizekben élőkhöz képest mindig nyújtottabb alakúak, ami az úszással járó erő kifejtés módosító hatása. A morfológiai változatosság tényét támasztja alá az, hogy a széles kárász túlnépesedett populációiban gyakori a hosszú, kis testű egyed, amelynek fejhosszúsága viszonylag nagy. (HOLOPAINEN et al. 1996). Ez a jelenség az ezüstkárász esetén is megfigyelhető (3. kép).



3. kép: Az ezüstkárász két formaváltozata. A rosszabb táplálkozási viszonyok között élő nyurgább (felül), a jobban táplált magasabb hátú változat (alul).

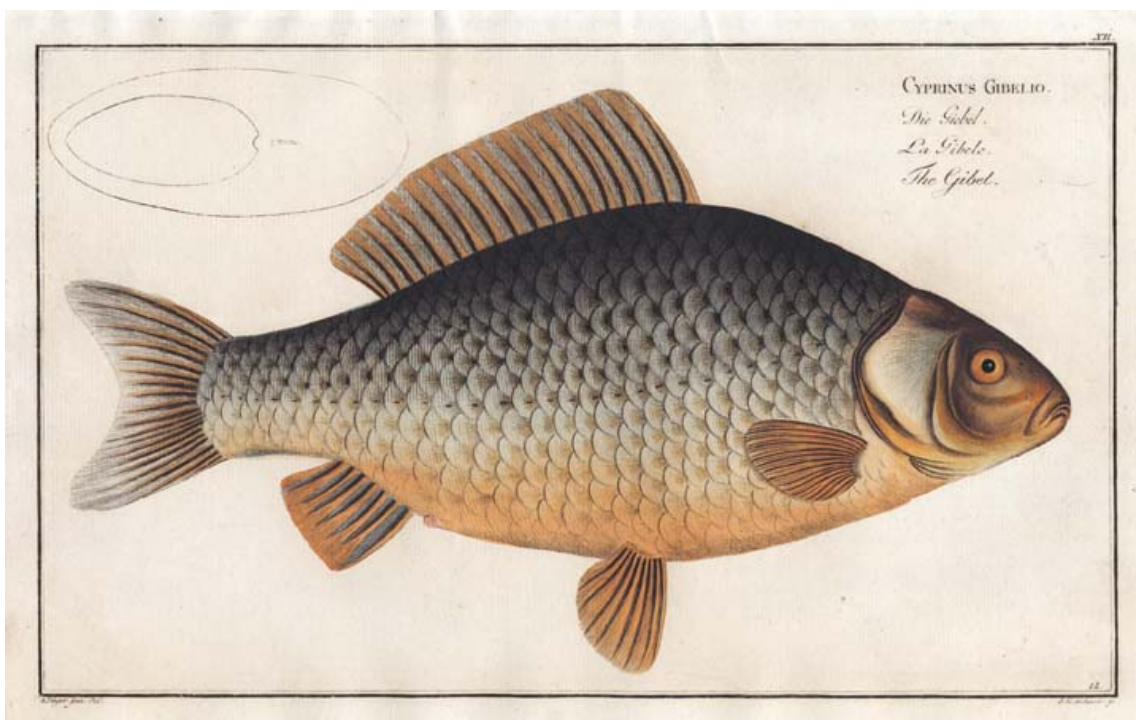
BREHM (1905) „Az állatok világa” című munkájában a kövi kárászt szintén a széles kárász egy változataként említi meg. FISCHER (1931) a gazdaságilag fontosabb halaink között csak a széles kárászt említi, de más, a nemhez tartozó faj előfordulására nem utal. HANKÓ (1931) szintén nem tesz említést arról, hogy a széles kárászon kívül más *Carassius* nembe tartozó faj lenne hazánk vizeiben. FEKETE (1955) már említi az ezüstkárászt, mint „hazánkban meghonosítás alatt álló” halat. ANTALFI és TÖLG (1971) a széles kárász ismertetésénél leírják, hogy testforma szerint megkülönböztetnek tavi kárászt, mely magas hátú, illetve kőkárászt, melynek háta alig domborodik, és rendszerint csak pár dekagrammos tömeget ér el. BERINKEY (1966) külön említi az ezüstkárászt és a széles kárászt, változatokról nem tesz említést. BOTTA (1985) leírja, hogy a fajt 1954-ben tudatosan telepítették be hazánkba, de valószínűnek tartja, hogy azelőtt szórványosan már előfordult. Tekintettel arra, hogy Bulgáriába már korábban betelepítették, nem zárhatjuk ki annak a valószínűségét, hogy onnan természetes vándorlás útján is bejuthatott hazánk területére.

Magyarországra az első szállítmány ezüstkárászt 1954-ben hozták be. A 300 telepítésre szánt nőstény egyed Bulgáriából származott (PINTÉR 1980). A Halászat című szaklap 1954. I./1. évf. 6. oldalán a hírek között olvashatjuk, hogy május 8-án Szófiából megérkeztek a betelepítésre

szánt ezüstkárászok, amelyeket a repülőtérről egyenesen a Haltenyésztési Kutatóintézetbe vittek. A hír szerint eddig ilyen hal nem fordult elő Magyarországon (SZALAY 1954).

Az aranyhalat a XVII. században Portugálián keresztül telepítették be Európába (HORN és ZSILINSZKI 1988). Feljegyzésekből tudjuk, hogy Madam Pompadour számára ajándékoztak már aranyhalat az 1700-as évek közepe felé, azonban általánosan ismertté csak sikeres szaporítása után válhatott, ami először 1782-ben történt Hollandiában (HENSEL 1971). A szerző szerint az Európából származó korábbi észlelési adatok valójában nem tévesen határozott széles kárász észlelések voltak, hanem elvadult aranyhalak szórványos észlelései, amelyek morfológiai sajátosságait tekintve jól megkülönböztethetőek a széles kárásztól, azonban nem különíthetőek el az ezüstkárász egyik ($2n/3n$) formájától sem.

KALOUS et al. (2004) igazolták, hogy a BLOCH (1782) által leírt *Cyprinus gibelio* nem ugyanaz a faj, amelyet ma ezüstkárászként tartunk számon, illetve a Berlieni Természettudományi Múzeumban Bloch gyűjteményében szereplő *Carassius gibelio* határozása téves, és az egyed egyértelműen széles kárász.



5. ábra: *Cyprinus Gibelio* - Bloch eredeti, kézzel színezett rézkarca (BLOCH, 1782).

Az 5. ábrán Bloch eredeti rajza látható. Ezen megfigyelhetjük, hogy a hátúszó széle inkább domborúan lekerekített, ami a széles kárász sajátossága. Az ezüstkárász esetén a hátúszó egyenes lefutású vagy homorú. Ugyanakkor az oldalvonal pikkelyeinek száma alapján ellentétes

következtetésre juthatunk. Az 5. ábrán látható rajzon az oldalvonal pikkelyszáma 31. A széles kárász esetében ez 32-35, az ezüstkárász esetében pedig 28-33 (HARKA és SALLAI 2004).

BALON (1967) úgy véli, hogy a faj természetes úton került be az ázsiai folyók vízrendszeréből a Duna vízrendszerébe. Feltételezése szerint a legutolsó posztglaciális időjárási optimumának időszakában jelent meg egyrészt Kelet-Ázsia északi folyamaiban, egyidejűleg pedig kezdett terjedni nyugat felé, amit később a folyók közti összeköttetések megszűnése után is segített a faj speciális szaporodási adottsága. A szerző megjegyzi ugyanakkor, hogy vélhetően ez a faj került be legutoljára természetes úton a Duna vízrendszerébe. Figyelembe véve az ezüstkárász tág tűrőképességét és azt, hogy a ginogenetikus szaporodás következtében igen gyors terjeszkedésre képes (PINTÉR 2002), nem zárhatjuk ki, hogy szélsőséges körülmények között is képes a természetes migrációra. BÍRÓ (1995) és GYÖRE (1999) hazánkban őshonos halfajként tartja számon. GUTI (1993) a magyar halfauna természetvédelmi minősítésére javasolt rendszerében az ezüstkárászt sem a betelepített, sem a bevándorlók között nem említi.

A 2. és 3. ábrán látható, hogy az ezüstkárász gyorsan terjed, ám HOLCIK (1980) több sikertelen telepítési akcióra hivatkozva azt állítja, hogy az ezüstkárász Duna vízrendszerében való terjeszkedésében nem játszhatott szerepet a telepítés. A faj a XX. sz. második felében gyorsan elszaporodott és néhány élőhelyen állománya tömegessé vált. KUKARADZE és MARIJAS. (1975) az al-dunai ezüstkárász állomány gyors megnövekedéséről számol be. Leírásuk szerint a szovjet szektor halfogásának 58,5%-át az ezüstkárász teszi ki. A szerzők a Duna vízrendszerében található ezüstkárászokat két csoportra osztják: az őshonos, lassan növekedő és a jövevény, gyorsan növekedő csoportokra. Hazánk területén a faj legnagyobb gradációját a Kis-Balatonon figyelték meg, ahol az ezüstkárász biomasszában megadott mennyisége 90g/m^2 volt (PAULOVITS et al. 1998). A gyors terjedésben és a nagymértékű elszaporodásban valószínűleg szerepe volt természetes vizeink szabályozásának – gyakran a ragadozó fajok állományainak rovására –, az ezüstkárász tág tolerancia intervallumának és a ginogenezis lehetőségének, amelyek együttesen előnyös versenyhelyzetbe hozták az ezüstkárászt.

2.3.2. Hím ezüstkárász egyedek megjelenése hazánkban

Magyarországra 1954-ben csak nőstény egyedek kerültek be, míg 1977-ben nőstényekből és hímekből álló változatot is hoztak be hazánkba. (BERCSÉNYI 1997). Természetes vizeinkben 1993 előtt hivatalosan kizárólag ginogenezissel szaporodó nőstény egyedek állományait ismertük hazánk területén. A hím ezüstkárászok megjelenéséről szóló első hivatalos közlés 1993-ben jelent meg.

PÉNZES és TÖLG (1993) a Középtiszai Állami Gazdaság begécsi halastavaiból származó ezüstkárászok között több hím példányt találtak, de a szerzők cikkükben megemlítik, hogy a jelenség a gyakorlatban már ismert. A Dunán az 1980-as évek elején figyeltek meg először hím példányokat (RÉVFALVI és MADÁR dunai halászok, személyes közlés). Az 2. táblázat az 1980-as évek végén és az 1990-es években megfigyelt hím állatok arányát mutatja be (PÉNZES és TÖLG 1994). A 3. táblázat a Tisza-tó ezüstkárász állományának hím arányát mutatja be HARKA személyes közlése alapján.

2. táblázat: Ezüstkárász hímek megjelenése a hazai vizekben (PÉNZES és TÖLG 1994).

Adatközlő	Az adatközlés éve	hímek aránya	hímek százalékos aránya
Harka Ákos	1987 Tisza tó	3/16	18,75%
Guelmino János	1993 Tisza-Palics csatorna	-	26%
Herke Zsolt	1993 Gaja-patak	-	3-7%
Horeczki Tibor	1994 Sáregres horgásztó	3/11	27,27 %
Molnár Tibor	1994 Mosoni-Duna	7/74	9,45%
Koczán Csaba	1994 Kis-Balaton	3/50	6%
-	1993 Rába Győr mellett	2/11	18,18%

3. táblázat: A Tisza-tavon fogott ezüstkárászok ivararánya az 1990-es években (HARKA személyes közlés).

év	hímek aránya	hímek százalékos aránya
1992	3/16	18,75%
1993	2/16	12,5%
1994	3/16	18,75%
1995	6/50	12%
1996	5/31	16,12%
1997	9/91	9,89%
1998	26/127	20,47%
1999	29/116	25%

A hímek hazai megjelenésének okát tekintve több elképzelés ismert. Röviden összefoglalva ezek a következők:

- BERINKEY (1966) az ezüstkárász szaporodásával kapcsolatban azt írja, hogy „a hímek 2 éves korukban átalakulnak nőstényekké, és ezután úgy szaporodnak, hogy az ikrát a *Cyprinidae* család más fajaihoz tartozó hímek termékenyítik meg (ún. ginogenezis)”. A hímek átalakulásával kapcsolatos elképzelésre találunk utalást JÁSZFALUSI (1959) leírásában, amely szerint a 15 cm alatti példányok között 50%-ban van hím, a 15 cm feletti példányok mind nőstények. A szerző szerint a hímek a kétnyaras kort elérve – miután az ikrákat megtermékenyítették – átalakulnak nőstényekké. A nőstény egyedek hímekké, illetve hermafroditákká való átalakulásának lehetőségéről számol be GORIJUNOVA (1960).
- A hímek a természetes vizeinkbe kikerülő aranyhalak visszavadult állományának tagjai, kizárólag diploidok (HORVÁTH személyes közlés).
- 1977-ben 20 hím és 20 nőstény ezüstkárász egyedet hoztak Magyarországra vizsgálat céljából, majd a kihelyezett kísérleti állomány – és utódaik – természetes úton elszaporodtak, és így hím egyedek kerültek természetes vizeinkbe (BERCSÉNYI 1997).
- Triploid ezüstkárász nőstény és a *Carassius* nembe tartozó diploid hím egyed szaporításából származó utódok között hím egyedek is előfordulnak (JIANG et al. 1983, FAN és SHEN 1990, ZHOU et al. 2000/a).

2.3.3. Hím ezüstkárász egyedek megjelenése a Duna vízrendszerén kívüli élőhelyeken

A nemzetközi irodalom is nagy figyelmet fordított a *Carassius* nem ginogenetikus populációira és a populációkban a hímek megjelenésére. ZHOU et al. (2000/a) szerint a hímek aránya természetes populációkban általában 20 % körüli. PENÁZ et al. (1979) nyomán összefoglaló táblázatot (4. táblázat) mutatunk be néhány ezüstkárász populáció, illetve néhány rokon alfaj hím-nőstény előfordulását illetően különböző élőhelyeken.

A 4. táblázatban megfigyelhető, hogy a Don folyóban élő triploid ezüstkárász populációban hím egyedek is megjelentek. A *Carassius auratus langsdorffi* alfaj esetén az Isikari folyóban fordult elő triploid hím. Ukrajna területén tetraploid hím egyedet is megfigyeltek (BORON személyes közlés).

4. táblázat: A ginogenetikus *Carassius*-fajok populációiban a hím és nőstény egyedek előfordulása, illetve az egyedek kromoszómaszáma nemzetközi irodalmi adatok alapján (PENÁZ et al. 1979).

<i>Carassius auratus gibelio</i>	élőhely	ivar	ploiditás és kromoszóma szám
	Volma halastó	♀♂	2n=94
	Volma halastó	♀	3n=141
	Dyje	♀	3n=160
	Don	♀♂	3n=130-180
<i>Carassius auratus auratus</i>			2n=100
		♀♂	2n=100
<i>Carassius auratus</i> (aranyhal változatok)			2n=104
			2n=100
			2n=96-104
			2n=104
<i>Carassius auratus langsdorfii</i>	Naka folyó	♀♂	2n - vörösvérsejtmag vizsgálat alapján
	Naka folyó	♀	3n - vörösvérsejtmag vizsgálat alapján
	Kanto körzet	♀	3n =156
	Kanto körzet	♀	4n=206
	Chiba körzet	♀	4n=206
	Biwa-tó	♀	3n=156
	Biwa-tó	♀	3n
	Ishikari folyó	♀♂	2n=100
	Ishikari folyó	♀♂	2n=100
	Ishikari folyó	1 pld. ♂	3n=165
	Miyazaki körzet	1 pld. ♀	3n=157
	Biwa-tó	♀♂	2n=100
	Biwa-tó	♀	3n =150
	Mikata-tó	♀♂	2n=100
	Mikata-tó	♀	3n=150
<i>Carassius auratus cuvieri</i>	Biwa-tó	♀♂	2n=100
	Biwa-tó	♀♂	2n=100
	Mikata-tó	♀♂	2n=100
	Mikata-tó	♀	3n=153
	-	♀	2n=100
	-	♀♂	2n=100
<i>Carassius auratus grandolucis</i>	Suwa-tó	♀♂	2n=100
	Biwa-tó	♀♂	2n=100
		♀♂	2n=100
	Biwa-tó	♀♂	2n=100
<i>Carassius auratus buergeri</i>	Suwa-tó	♀♂	2n=100
	Suwa-tó	♀♂	2n=100
	Hokkaido körzet	♀	3n=156
			4n=206

2.4. Az ezüstkárász általános biológiája

2.4.1. Élőhely, táplálkozás

Az ezüstkárász élőhelye a lassú folyók, csatornák, holtágak és halastavak, víztározók. Az eutróf jellegű vizeket előnyben részesíti, az igazi mocsarakban – ellentétben a széles kárással – nem telepszik meg (PINTÉR 2002). A szerző arra is felhívja a figyelmet, hogy vizeink rohamos eutrofizációja egyre inkább növeli az ezüstkárász életterét.

Mindenevő, főbb táplálékai közé tartoznak a kisebb gerinctelen állatok, növényi hajtások és magvak, szerves törmelék (HARKA és SALLAI 2004). Hazánkban az ezüstkárász táplálkozását illetően SPECIÁR et al. (1999) végeztek részletes vizsgálatot. A balatoni ezüstkárászok táplálkozási szokásainak szezonálisitását mutatták ki, ugyanakkor a parttól távolabb fogott egyedek béltartalmának vizsgálatánál jelentős mennyiségű halivadék került elő (18%). A szerzők vizsgálataik alapján arra az általános következtetésre jutottak, hogy az ezüstkárász a Balatonban táplálékát a fenék közelében szűrőgetve szerzi, az üledék túrása nem általánosítható. Az ezüstkárász növekedésének mértékét illetően PINTÉR (2002) közöl adatokat (5. táblázat).

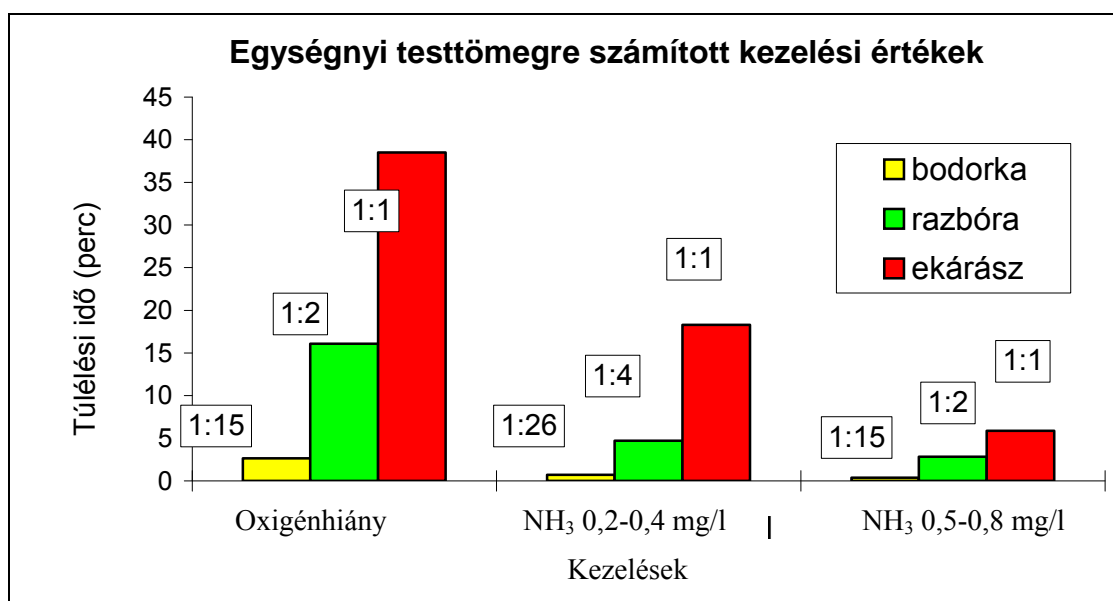
5. táblázat: Az ezüstkárász egyes korosztályaihoz tartozó testhossz és testtömeg értékek (PINTÉR 2002).

korosztály	testhossz (mm)	testtömeg (g)
0+	64	7
1+	106	35
2+	157	120
3+	201	258
4+	237	431
5+	267	632
6+	287	788

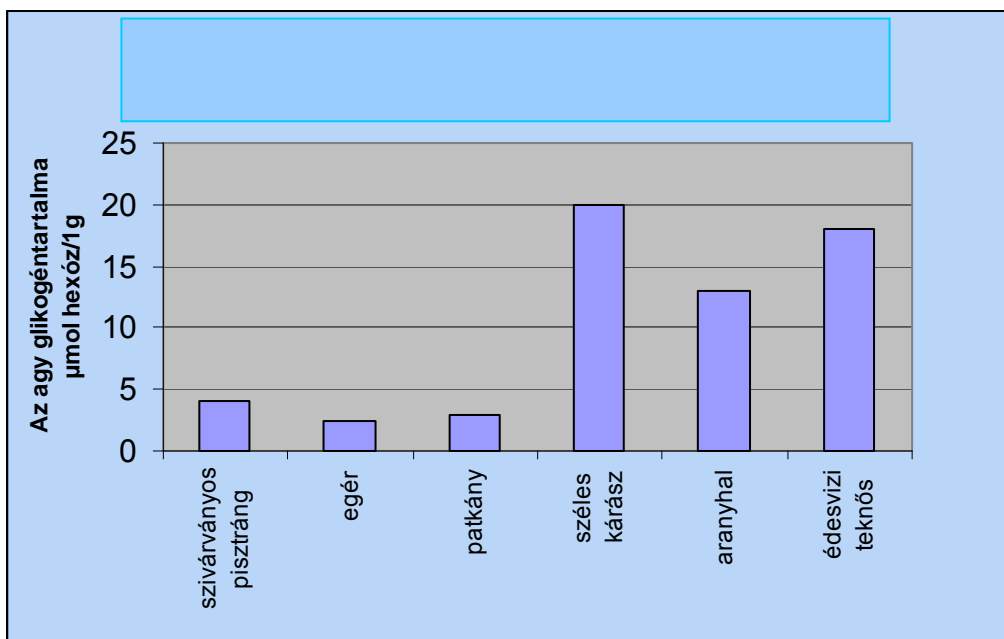
Magyarország vizeiben az 1 kg-nál nagyobb példányok ritkák. A legnagyobb ismert hazai ezüstkárász a Zagyva egyik holtágából került elő 1992-ben. Súlya 3,55 kg volt (PINTÉR 2002).

2.4.2. A környezeti tényezőkkel szembeni tűrőképesség

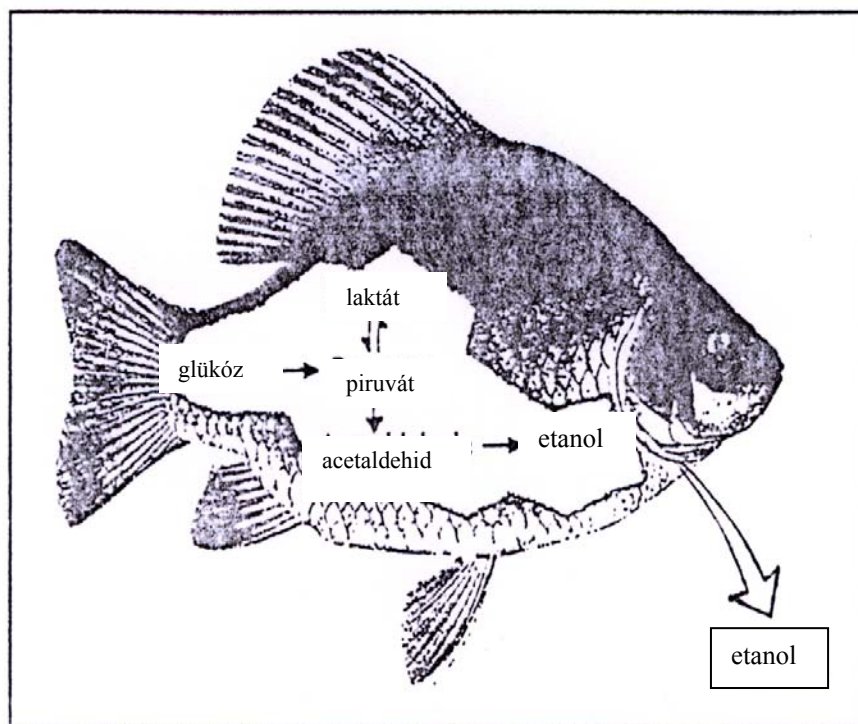
Az ezüstkárász tág torelancia-intervallummal rendelkező faj. Különösen a víz oldott oxigéntartalmának vonatkozásában mutatkozik ez meg. KOVÁCS (1999) az ezüstkárász – más halfajokhoz viszonyított – oxigénhiány- és ammónia-tűrőképességét vizsgálta. Eredményeit a 6. ábra szemlélteti. Kutatásai alapján a szerző megállapította, hogy az ezüstkárász a vizsgált tényezők vonatkozásában nagyobb tűrőképességgel rendelkezik, ami természetes környezetben előnyösebb versenyhelyzetet jelenthet számára. A *Carassius* nemhez tartozó összes faj alacsony oxigénigénye a következő élettani sajátosságoknak köszönheti: többszörös glikogénraktárral rendelkezik, májának 30%-át glikogénraktárként használja. Összehasonlítva a többi gerinccsel, az agyban is nagyobb a glikogén mennyisége (7. ábra). Oxigénhiányos környezetben a vér glükózsintje, illetve a vér áramlásának sebessége megváltozik. Ilyen körülmények között a terminális oxidáció elmaradásával a glikolízisben keletkező ATP az állat szervezete számára elegendő energiát nyújt a túléléshez. Az oxigénhiányos környezetben történő lebontási folyamat végső produktumaként etanol keletkezik, ami a kopolyún keresztül távozik a szervezetből (8. ábra). Ezzel elkerülik az egyébként bekövetkező acidózist (LUTZ és NILSON 1994).



6. ábra: Az ezüstkárász, a razbóra (*Pseudorasbora parva*,) és a bodorka (*Rutilus rutilus*) tűrőképességének összehasonlítása oxigénhiány, illetve különböző koncentrációjú NH₃-terhelés esetén (KOVÁCS 1999).



7. ábra: Az agy glikogéntartalma különböző állatfajok esetén (µmol hexóz/ 1g) (LUTZ és NILSON 1994).



8. ábra: A *Carassius* nem tagjainak szervezetében történő lebontási folyamatok vázlata oxigénhiányos környezetben (LUTZ és NILSON 1994).

Az oxigénhiányos környezetben való túlélési időket vizsgálta LUTZ és NILSON (1994) különböző fajok esetén. A vizsgálat eredményeként két elkülönülő csoportot mutatott ki. Az anoxia-

toleráns széles kárász a testhőmérséklet függvényében 10 000 és 100 000 perc közötti, míg a szivárványos pisztráng, illetve a törpeharcsa ugyanilyen feltételek mellett 10 és 100 perc közötti túlélési időt mutatott.

2.5. Az ezüstkárász hasznosítása, gazdasági megítélése

Betelepítésének időpontjában elterjedt nézet volt, hogy az ezüstkárász nem érzékeny a tavaszi virémiára. Később ennek az ellenkezője igazolódott (HORVÁTH személyes közlés). CSÁKÁNY 1958-ban felhívta a figyelmet a telepítés esetleges negatív következményeire és jelzi, hogy az ezüstkárász Bulgáriában egyes vizek leggyakoribb hala lett. TAHY (1976) szerint az ezüstkárász kizárólag extenzív körülmények között nevelhető gazdaságosan. SZOVÁTAY (1978) az ezüstkárász tenyésztésének megszüntetését, és a szaporítás törvényi eszközökkel való tiltását javasolta.

A faj megítélése napjainkban kettős. „Az ezüstkárász néha aranyat ér”, olvashatjuk a 2000. októberi Sporthorgász újság címlapján. A horgásztársadalom egy mondatban összefoglalt véleményét a halászatban és a természetvédelemben dolgozó szakemberek nem osztják. Elterjedt nézet, hogy az ezüstkárász tógazdaságokban a ponty (*Cyprinus carpio* L.) táplálékkonkurens. Természetes vizekben végzett vizsgálatok ugyan ezt nem igazolták (SPECZIÁR et al. 1999, CSÁKÁNY 1958), de a tógazdasági megfigyelések szerint a gyomhalak – így az ezüstkárász – takarmányfogyasztása, gazdasági halainkkal történő versengése nem elenyésző. Különösen nagymértékben jelentkezik ez ivadékkorban, a planktonfogyasztás időszakában. A tógazdaságban ezért az ezüstkárászt „gyomhalként” tartják nyilván (HORVÁTH személyes közlés). A gazdaságokban minden évben több mint 400 t gyomhal kerül lehalászásra. Ez a nemkivánt haltömeg lényegében három halfajból tevődik össze: ezüstkárászból, kínai razbórából (*Pseudorasbora parva*) és törpeharcsából (*Ameiurus nebulosus*). Az ezüstkárász mennyisége az összes gyomhal mennyiségéhez képest kb 60 %. A hazai tógazdaságok 80 %-a esetén az ezüstkárász komoly gazdasági problémát jelent, mintegy 41 % esetén az ezüstkárász „hozam” eléri a 10 kg/ha-t. Figyelemre méltó ugyanakkor, hogy a gazdaságok 76 %-a a lehalászott ezüstkárász egy kis részét értékesíteni képes (CSORBAI személyes közlés).

A természetesvízi halászok az ezüstkárászt nem mindenhol tekintik gyomhalnak, hiszen – bár piaci értéke csekély – helyenként és alkalmanként nagy mennyiségben fogják, és olyankor jelentősebb gazdasági tételt jelent (RÉVFALVI személyes közlés).

A természetvédelem alapvetően a hazai fauna őshonos, vagy ritka elemeinek védelmét tartja szem előtt, így az ezüstkárász megítélése nem kedvező. Egy adott közösségben a természetes

folyamatok következtében jelenlévő fajok egymással kialakított kapcsolata hosszú idő alatt alakult ki, ezért a versengés miatti állandó változás sebessége is lassú volt. Az egyes versenytársak meglehetősen közel álltak egymáshoz, kicsi volt az esélye annak, hogy olyan faj alakuljon ki, amely elsöprő győzelmet arat az erőforrásokért folytatott küzdelemben. Az ilyen életközösségek közötti áttelepítés, tehát az idegen fajok behurcolása ezt a stabilitást szüntette meg. Olyan – nem a rendszerben létrejött – faunaelemek kerültek be vizeinkbe, amelyek sajátosságaiknál fogva vagy nem tudtak megtelepedni, vagy elsöprő győzelmet arattak a hasonló niche-t elfoglaló (a rendszer szempontjából őshonos) fajok felett. Az ezüstkárász versenytársa lehet több fajnak is, így szélsőséges esetben a rendszer elemeinek száma csökken, ami annak stabilitására is kedvezőtlenül hat. (BANARESCU 2002, KUKARADZE és MARIJAS 1975, GORIJUNOVA 1960). Az új faj megjelenése nemcsak a kompetitor halfajokra lehet hatással, hanem más szerveződési szintű élőlényekre is.

Az ezüstkárász jelenlétének a halállományra gyakorolt közvetlen hatásait az alábbiakban mutatjuk be:

1. Táplálékkonkurencia: Szűkös táplálékviszonyok mellett a nagy tömegben jelenlévő, és igen tág tolerancia-intervallummal rendelkező ezüstkárász egyedek sikeresebbek a táplálék megszerzésében (PATAKINÉ és TÓTH 2006).

2. Más fajok ivadékainak pusztítása: Az ezüstkárász ivadékfogyasztása a Balatonban igazolt (SPECIÁR et al. 1999). Ennek jelentősége a körülményektől és a jelenlévő ezüstkárász populáció nagyságától függően változhat. Különösen nagy veszélyt ott jelenthet, ahol a többi faj egyedszáma – valamilyen, az ezüstkárászra kevésbé ható kedvezőtlen körülmény (pl. hosszabban tartó oxigénhiány) hatására – drasztikusan csökken, majd a körülmények javulása után az "éledező" populációk ívásából keletkező ivadékot az ezüstkárászok tizedelik. Kisebb, a környezeti változásokra érzékenyebb tavakban várható ilyen szituáció (PATAKINÉ és TÓTH 2006).

3. Ivari parazitizmus: A korán ívó ezüstkárász nőstények összeívnak más fajok hímjeivel. Ezek a hímek kisebb intenzitással vesznek részt a saját fajuk utódnemzésében. Az egyes klónvonalak ívási idejében különbségek lehetnek (ZHOU et al. 2000/b), így több, különböző időszakban ívó faj esetében is jelentkezhet a hatás. Az ivari parazitizmus veszélye fokozott abban az esetben, ha az ezüstkárász állománya az adott élőhelyen kiemelkedően megnő (PATAKINÉ és TÓTH 2006).

Az ezüstkárász jelenleg tapasztalható természetvédelmi károkozása a széles kárász erőteljes megritkulásában mutatkozik, mivel annak kompetitora (BANARESCU 2002, KUKARADZE és MARIJAS 1975, GORIJUNOVA 1960). A széles kárász veszélyeztetettségi státusza: "R" azaz rare (=ritka) (GUTI, 1993). Azokon az élőhelyeken, ahol a széles kárász és az ezüstkárász együtt él, a széles kárász ezüstkárászhoz viszonyított aránya 5-10 % (TÓTH nem publikált adatok).

A ezüstkárász megítélése természetvédelmi szempontból kedvezőtlen, ugyanakkor a gyakorlat szerint védett madaraink vándorlási időszakban való mesterséges táplálásában szerepe lehet. Tekintettel arra, hogy tógazdaságokban lehalászás idején az ezüstkárász igen nagy mennyiségben gyomhalként jelentkezik, viszonylag olcsón beszerezhető, így ha lehetőség van rá, madárvonulási időszakban a nemzeti park igazgatóságok madarak etetésének céljából helyezik ki természetvédelmi területeken olyan zárt tavakba, ahonnan nem juthat ki természetes vizekbe (általában időszakos vízállások, belvizek) (FÜRI személyes közlés).

2.6. Az ezüstkárász szaporodási formái

Az ezüstkárász ivarérettségét 2-3 éves korban éri el, a nőstények 100-400 ezer db, kb. 1,5 mm átmérőjű ikrát raknak le május és július között (PINTÉR 2002), azonban megfigyelések szerint még augusztusban is képesek az íváásra (BERINKEY 1966). SHARAF et al. (1997) a Keszthelyi-öbölben végzett vizsgálatait azt igazolták, hogy az ezüstkárász legintenzívebb ívása júniusban zajlik. Ívási környezetként elsősorban növényi aljzatot választanak, a fitofil szaporodási „guild”-be tartoznak, azonban szélsőséges körülmények között az ívási szubsztrát tekintetében nem válogatósak. Az ivadék gyorsan fejlődik.

Szaporodásbiológiája speciális sajátosságokkal rendelkezik. A kétivarú populációk hagyományosan, kétszülős szaporodással, a csak nőstény egyedekből álló populációk ginogenezissel szaporodnak (PINTÉR 2002).

2.6.1. Kétszülős szaporodás

Az kétszülős szaporodás ivarsejtképződése során a diploid sejtben a kromoszómák duplikációja rendben megtörténik, majd a rekombinációt követően az első meiotikus osztódás során az első poláros test kiválik. A második meiotikus osztódás során a második poláros test kiválásával egyidőben keletkezett női pronukleusz haploid. (9. ábra, diploid *Carassius*). Az ikra megtermékenyítését követően a diploid zigótából 50-50% eséllyel fejlődik hím vagy nőstény egyed (HORVÁTH és ORBÁN 1995).

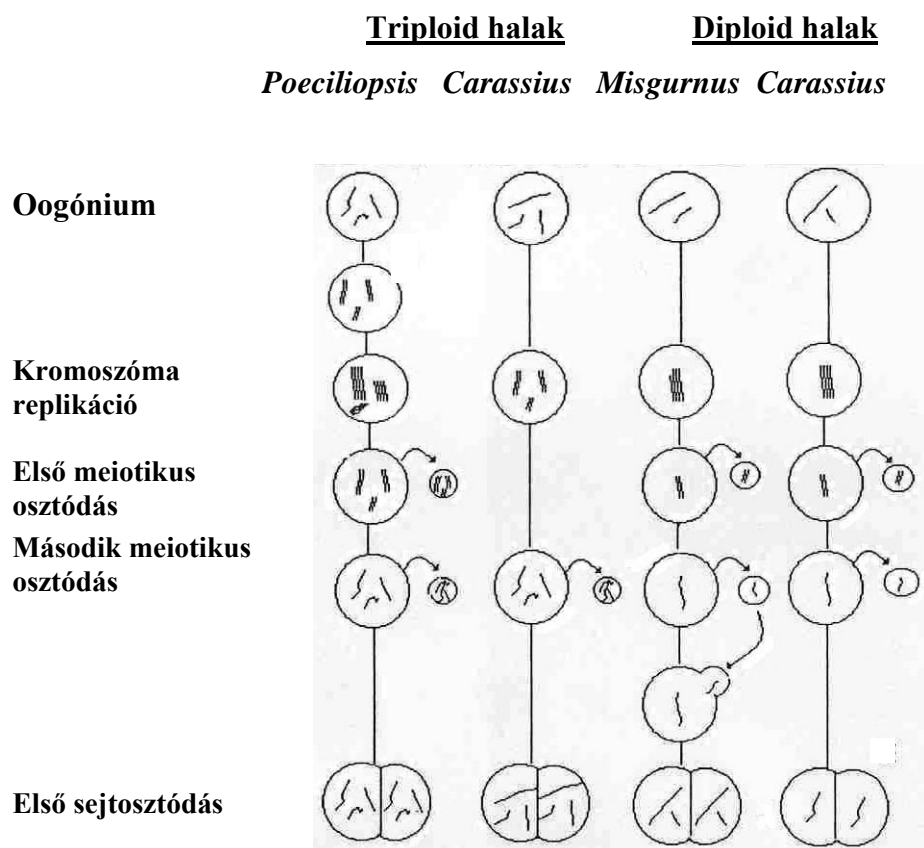
2.6.2. Ginogenezis

A ginogenezis a tágabb értelemben vett partenogenezis egyik formája. A szigorú értelemben használt partenogenezis szót a gyakorlatban kizárólag a szűznemzés jelenségére használjuk, amely során a zigóta fejlődése az apai genom jelenléte nélkül indul be (BEUKEBOOM és VRIJENHOEK 1998). Az első ismert ginogenetikai hal az amazon molly (*Poecilia formosa*) volt (MONACO et al. 1984). Azóta megközelítőleg 50 egyivarú fajt írtak le a gerincesek közül, amelyek populációiban csak nőstény egyedek élnek. Ezek a fajok hibridogenezissel vagy ginogenezissel szaporodnak, (BEUKEBOOM és VRIJENHOEK 1998), ahol a meiosis (HORVÁTH és ORBÁN 1995) és a szingámia jelenségével nem találkozhatunk. Az 6. táblázat a spermiumfüggő partenogenetikai szaporodási lehetőségeket mutatja be BEUKEBOOM és VRIJENHOEK (1998) munkája alapján.

6. táblázat: A különféle spermiumfüggő partenogenezis-típusok definíciói (BEUKEBOOM és VRIJENHOEK 1998).

kifejezés	definíció
<i>Androgenézis</i>	Az ikra genetikai anyagának sugárzással történő megsemmisítése után az apai genom ikrába való bejuttatása, majd a termékenyített ikra sokkolása, melynek következtében a bejuttatott apai genom megkettőződik. A született diploid androgenetikai utódok így kizárólag az apai ivarsejtből származó homozigóta genommal rendelkeznek.
<i>Pszudogám partenogenezis</i>	Az ikra termékenyítését követően az apai genom beindítja az ikra fejlődését, de genetikai anyaga nem vesz részt az utód kialakításában.
<i>Ginogenezis</i>	A pszudogám partenogenezisnek az a formája, amikor az ikra fejlődését más faj (általában rokon faj) spermája indítja be, de a sperma genetikai anyaga az első mitotikus osztódás időszakában már nincs jelen, korábban eliminálódik.
<i>Hibridogenezis</i>	Az interspecifikus hibridek félig klonális szaporodásmódja, amely során az ivarsejtben kizárólag az anyai genom jelenik meg. Az apai genom az oogenezis során kizáródik, a hibrid jelleg a fajok újabb párosodásával marad fenn.
<i>Pszudofertilizáció</i> <i>Pszudogámia</i> <i>Kriptoparteno- genezis</i>	A pszudogám partenogenezis szinonimái.

A partenogenezissel szaporodó fajok természetes körülmények között a testi sejtekben található DNS-mennyiséggel azonos DNS-tartalmú ikrát raknak. A 9. ábrán mutatom be a természetes ginogenezis lehetőségeit halakon, összehasonlítva a kétszülős szaporodással.



9. ábra: Ivarsejtképződés a triploid ginogenetikus *Poeciliopsis* és *Carassius*, a diploid ginogenetikus *Misgurnus*, illetve a diploid *Carassius* kétszülős szaporodása esetén (HORVÁTH és ORBÁN 1995).

A triploid *Poeciliopsis* nemnél a kromoszómák duplikációja kétszer történik meg (az ivarsejt képződését megelőzi egy premeiotikus endomitózis), majd ez után az ivarsejt kialakulása a kétivarú populációkhoz hasonlóan történik, tehát az első és a második meiotikus osztódás rendben lezajlik, és az ivarsejt triploid lesz. A triploid ginogenetikus ezüstkárász ivarsejtjeinek kialakulása során a kromoszómák duplikálódnak, majd az első meiotikus osztódás elmaradásának következtében az első poláros test nem válik ki, tehát a számfelező osztódás során a sejtől két triploid sejt alakul ki: a második poláros test és női pronukleusz, így a triploid ezüstkárász ikrájának DNS-mennyisége megegyezik a testi sejtek DNS-mennyiségével.

A *Misgurnus* nem esetén megfigyelt diploid ginogenezis során az ivarsejt képződése a kétivarú diploid populációkhoz hasonlóan történik meg, azonban a második poláros test nem válik

ki, így az ikra diploid lesz. A diploid ezüstkárász ivarsejtképződése számfelező osztódással történik, így az ivarsejt haploid lesz. A ginogenezissel képződött ikra fejlődését más fajok hímvarsejtje indítja be, de annak genetikai anyaga nem épül be az ivadék DNS-állományába, ennek következményeként az összes ivadék nőnemű lesz, és genetikai állományuk meg fog egyezni az anya genetikai állományával. Az utódok így az anya és egymás klónjainak tekinthetők (HORVÁTH és ORBÁN 1995).

A hibridogenezis jelensége szintén ismert a halak esetében. A hibridogenezis során a hibrid eredetű fajok ivarsejtképződésekor a számfelező osztódás megtörténik ugyan, de az ivarsejtben minden esetben csak az anyai genom kerül be, az apai genom az oogenezis során kizáródik. Ez azt jelenti, hogy az anyai genom klonálisan öröklődik. A populációk szaporodása során a hibrid jelleg alapvetően az apai genomtól függ. Erre a jelenségre a halak esetében a legismertebb példa a *Poeciliposis monacha-lucida* faj, amely két faj a *P. monacha* és a *P. lucida* hibridjeként alakult ki, és populációi kizárólag nőstény egyedekből állnak. A *monacha* genom klonálisan öröklődik, a *lucida* genom pedig generációnként újra belekerül az utódokba (KALLMAN 1984).

2.6.3. Citogenetikai vizsgálatok

FAN és SHEN (1990) összefoglalják a *Carassius* nem egyes fajainak, alfajainak szaporodási mechanizmusáról rendelkezésre álló információkat. Ezek szerint a következő háromféle populáció ismeretes: diploid $2n=100$ kromoszómával rendelkező kétivarú populáció, amely a legtöbb gerinceshez hasonlóan szaporodik, triploid $3n=150$ kromoszómával rendelkező, illetve tetraploid $4n=200$ kromoszómával rendelkező egyivarú populációk, amelyek ginogenezissel szaporodnak. Hazánkban ezek közül az előző két típus található meg (TÓTH et al. 2000).

FISTER és SOLDATOVIC (1989) felhívják a figyelmet arra a jelenségre, hogy az egyes vizsgált ezüstkárász-populációk kromoszómaszáma eltéréseket mutat az adott ploiditási szinten belül is. Az általa vizsgált 30 egyed kromoszómaszáma $3n=158$ volt. A munkájában felsorolt irodalmi adatok szerint az egyes szerzők által közölt adatok különböznek, és a szerző azt állítja, hogy egy faj egy ploiditási szinthez tartozó kromoszómaszáma nem mutathat ekkora variációt. Az alábbi táblázatban mutatjuk be a szerző által összefoglalt adatokat alfajok szerint csoportosítva. (7. táblázat)

7. táblázat: A *Carassius auratus* alfajainak kromoszómaszáma. m: metacentrikus, sm: szubmetacentrikus, a: akrocentrikus, NF: kromoszómakarok száma FISTER és SOLDATOVIC (1989) nyomán

Kromoszómaszám	Kariotípus (párok)	NF
<i>Carassius auratus gibelio</i> BLOCH		
2n=104	23m- sm+29a	150
2n=100±4	31-32m- sm+18-21a	165–166
2n=94	-	-
2n=100	24m- sm+26a	148
2n=104	-	-
2n=100	30m- sm+20a	160
2n=100	12m+17sm+20a+XY	160
2n=98	24m-sm+25a	146
2n=100	26m- sm+24a	152
3n=141	-	-
3n=150	-	-
3n=160	23m+41sm, st+16a	-
3n=152	-	-
3n=160	-	-
3n=158	18m+27sm+34a	-
3n=166	16m+20sm+9st+ 38t	238
<i>Carassius auratus auratus</i>		
2n=104	10m+42sm, st	-
2n=104	23m+8st+21a	-
2n=100	6m+18sm+26a	-
2n=100	10m+20sm+20a	-
<i>Carassius auratus langsdorfii</i>		
2n=100	10m+20sm+20a	160
2n=100	10m+20sm+20a	-
3n=150	-	-
3n=156	17m+31sm+30a	-
3n=157	32m+59sm+62a+4 mikrokromoszómák	-
3n=165	32m+59sm+62a+9 mikrokromoszómák	-
4n=206	22m+41sm, st+40a	-

A fenti táblázatot áttekintve megállapíthatjuk, hogy az ezüstkárász, illetve néhány rokon alfaj esetén a fajspecifikus kromoszómaszám pontos meghatározása nem lehetséges. Megállapítható

továbbá, hogy a triploid ezüstkárász különböző klónvonalainak kromoszómaszámai nem vezethetők vissza a haploid genom ($n=50$) többszörösére, tehát a triploid klónvonalak nem autopoliplidok (FISTER és SOLDATOVIC 1989). MURAKAMI és FUJITANI (1997) speciális DNS szekvencia (Cal3nDr) vizsgálat során kimutatta, hogy a *Carassius auratus langsdorfii* diploid változataiban ez a szekvencia nem található meg, azonban a poliplid formákban igen, ami szintén az allopoliplidia jelenségét támasztja alá. FAN és SHEN (1990) ezzel szemben az ezüstkárászt az aranyhal egy autopoliplid utódpopulációjának tekintik.

ABRAMENKO és KRAVCHENKO (1998) diploid és triploid populációk DNS-mennyiségét hasonlította össze kromoszómaszám-vizsgálattal és vörösvérsejtmag-terület vizsgálatával. Megállapította, hogy a vizsgált állatok genetikai anyagának mennyisége sem kromoszómaszám, sem pedig vörösvérsejtmag területnagyság alapján nem egységes. A diploid ($2n$) populációk $100\pm 12-14$, a triploid ($3n$) nőtények 160 ± 20 és a triploid hímek $130\pm 12-14$ db kromoszómával rendelkezhetnek. A vörösvérsejtmag területnagyságának ABRAMENKO és KRAVCHENKO (1998) által mért százalékos megoszlását a 8. táblázatban mutatjuk be.

8. táblázat: A diploid és triploid egyedek egymáshoz viszonyított %-os DNS-mennyisége a ploiditási szint függvényében (ABRAMENKO és KRAVCHENKO 1998)

	2n	3n
százalékos megoszlás (%)	37,037 - 66,66	74,074 - 100

Triploid ezüstkárász nőtény és *Carassius* nembe tartozó diploid hím egyed szaporításából származó utódok között hím egyedek is előfordulnak (JIANG et al. 1983, FAN és SHEN 1990, ZHOU et al. 2000/a). JIANG et al. (1983) szaporítási kísérleteinek eredményeit a 9. táblázatban mutatjuk be.

9. táblázat: Hím egyedek előfordulása triploid ezüstkárász nőtény utódai között. (JIANG et al. 1983)

termékenyítő hím	ezüstkárász	aranyhal	aranyhal (piros változat)	ponty
hím előfordulási arány az utódok között (%)	18,2	15,6	2,5	0

Az ezüstkárász speciális szaporodását részletesebben FAN és SHEN (1990) munkája tárgyalja. A szerzők korábbi vizsgálataik alapján felhívják a figyelmet arra, hogy a ginogenetikus populációk két különféle módon képesek az utódnemzésre. Amennyiben a triploid nőstények ikráit ezüstkárász hím spermájával termékenyítik, az utódok között 15%-ban hím egyedek jelennek meg. Abban az esetben, ha az ikrát más faj hímjeinek spermájával termékenyítik meg, az utódok kizárólag nőstények lesznek. Az ezüstkárász tehát – bár képes a ginogenezisre – nem feltétlenül ginogenezissel szaporodik. A jelenség magyarázatára a következő hipotézist vázolják fel: a triploid ezüstkárász két különböző típusú ikrát képes létrehozni átlagos környezeti tényezők között.

1. „G” (gynogenetic) típusú ikra, amely ginogenetikus utódnemzésre ad lehetőséget idegen faj spermájával történő termékenyülés esetén. Az ilyen típusú ikrák az összes ikra 50-90%-át teszi ki.
2. A „B” (bisexual) típusú ikra, amely a kétszülős szaporodást teszi lehetővé ezüstkárász hímmel történő ivás esetén.

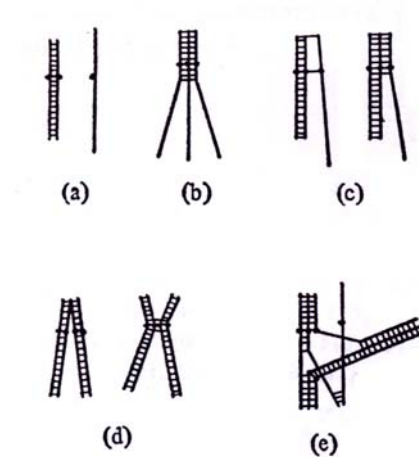
Hipotézisüket konkrét vizsgálatokkal nem támasztják alá, azonban JIANG et al. (1983), illetve FAN és SHEN (1990) munkáját értékelve tényszerű közlésként fogadható el, hogy az ezüstkárász nem teljes mértékben ginogenetikus faj, szaporodása során a kétszülős szaporodás kimutatható.

FAN és LIU (1990) a hímek megjelenését azzal magyarázza, hogy a triploid ezüstkárászok korábban ginogenezissel szaporodtak, de evolúciójuk során az ivarsejtképződés folyamatában bekövetkezett változások eredményeként diploidként viselkednek, azaz ivarsejtjeik számfelező osztódással jönnek létre. Ebben az esetben azonban a hím: nőstény arány a kétszülős szaporodás során tapasztalhatóak szerint 50: 50 % lenne. GUI et al. (1991) triploid ezüstkárász ováriumból származó mintákon vizsgálta a kromoszómák viselkedését a meiotikus osztódás során. A kromoszómák párosodásának véletlenszerűségéből, illetve rendszertelenségéből arra a következtetésre jutottak, hogy a triploid ginogenezis során keletkező ivarsejtek nem képesek a számfelező osztódásra (10. ábra). Felhívják azonban a figyelmet arra, hogy a vizsgált 97 ivarsejt között nemcsak triploid (3n), hanem hypotriploid (3n-; kromoszómaszám 100-150), hypodiploid (2n-; kromoszómaszám < 100), néhány diploid (2n; kromoszómaszám 100), hexaploid (6n; kromoszómaszám 300) és dodekaploid (12n, kromoszómaszám 600) sejtek is voltak. (10. táblázat)

10. táblázat: Triploid ezüstkárász ivarsejtjeinek ploeditási foka GUI és mtsai (1991) szerint.

ploiditás	2n-	2n	3n-	3n	6n	12n	összes
metafázisok száma	19	2	7	52	14	3	97
százalékos megoszlás (%)	19,6	2,1	7,2	53,6	14,4	3,1	100

A hexaploid és a dodekaploid sejtek megjelenését a premeiotikus endomitózis jelenségével magyarázzák. A *Poeciliopsis* nem poliploid ginogenezise során ezt a jelenséget már leírták természetes populációnál (CIMINO 1972, HORVÁTH és ORBÁN 1995). A szerzők kérdésként vetik fel, hogy vajon ezek a magas ploeditási szintű sejtek az ezüstkárász esetén képesek-e a meiózusra, amellyel egy egészen új ivarsejtképződési mechanizmust ismernénk meg. További kérdés, hogy a természetesen képződött triploid ezüstkárászoknál is lezajlik-e ez a jelenség.



10. ábra: Triploid ivarsejt képződésekor a homológ kromoszómák párosodásának lehetséges esetei (GUI et al. 1991).

Amennyiben a magas ploeditási szintű ($6n$, $12n$) sejtekből keletkeznének ivarsejtek normál meiózis révén, azok vagy triploidok (a hexaploidból), vagy hexaploidok (a dodekaploidból) lennének. Nem zárhatjuk ki, hogy a premeiotikus endomitózis jelentőséggel bír a poliploid populációk evolúciójában. A diploid, hypodiploid és hypotriploid sejtek lehetséges sorsát a szerzők nem tárgyalják.

A triploid ezüstkárász kétszülős szaporodását első ízben ZHOU et al. (2000/a) igazolták. RAPD markerekkel vizsgáltak két klónvonal keresztezéséből származó utódokat. Bizonyították, hogy az utódnemzedékben megjelentek az apai genom részletei, továbbá az utódok az anyától örökölt genomról veszítettek. Vizsgálataik során kimutattak új fragmenteket is az utódokban, amelyek sem az apai, sem az anyai genomban nem voltak megtalálhatók. Ez utóbbi felismerést a szerzők a szomatikus rekombináció jelenségével magyarázzák. Jelezzük, hogy a vizsgálati egyedek hímjeinek

2.7. Az ezüstkárász ginogenetikus szaporodásának evolúciós jelentősége

A partenogenezis evolúciós jelentősége elsősorban a poliploid genommal rendelkező egyedek speciális szaporodási lehetőségének megteremtése, így az adott génstruktúra hosszabb ideig való fenntartása. Ez által a poliploid genom stabilizálódása következik be, klónvonalak alakulnak ki, amelyek anyjuknak és egymásnak tökéletes másolatai. Az adott körülményekhez alkalmazkodott stabil poliploid genom az adott élőhelyen több generáción keresztül is biztosíthatja a populáció túlélését. A körülmények megváltozásakor a poliploid genom által hordozott tulajdonságoktól függően az adott partenogenetikus populáció lehet kiugróan sikeres, vagy életképtelen. Több, különböző klónvonalból álló populáció esetén a mutációk következtében meghatározó genetikai különbségek lehetnek a klónvonalak között (WILLIAMS, 1984/a), ami populáció szinten az alkalmazkodóképességet kedvezően befolyásolja.

A partenogenezis legnagyobb evolúciót is befolyásoló szerepe az, hogy a partenogenezisre képes fajok migrációja esetén elegendő egyetlen egyed az élőhely benépesítésére (VÁRADI személyes közlése).

A poliploidizáció nagy jelentőséggel bír a halak evolúciója során (LEGGATT és IWAMA 2003). ALVES et al. (2001) összefüggést feltételez a poliploidizáció, a hibridizáció és az ivartalan szaporodás kialakulása között. A poliploid genommal rendelkező halak evolúciós sikerét ezek a tényezők együttesen határozzák meg.

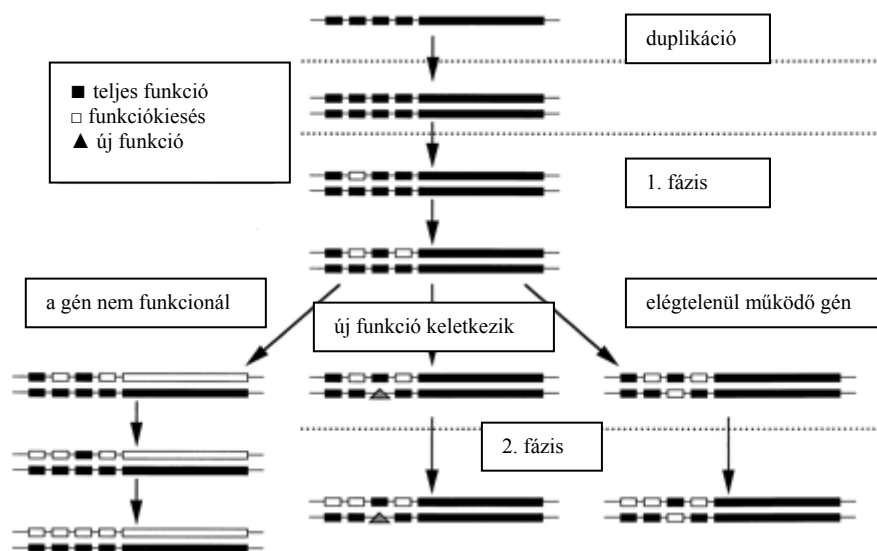
A poliploid génkészlet az eredeti diploid kromoszómaszám megsokszorozódásával alakul ki. Amennyiben a poliploid genom a diploid genomra vezethető vissza **autopoliploidjáról**, ha azonban a poliploid genom interspecifikus hibridizáció következtében jött létre **allopoliploidjáról** beszélünk.

A poliploidia elsődleges evolúciós jelentősége, hogy allopoliploidia esetén a hibridállapot előnyeit a heterozigócia fenntartásával állandósítja.

Egyensúlyi populációban a Hardy-Weinberg-törvény alapján az öt lehetséges genotípus egy tetraploid egyedben: AAAA, AAAa, AAaa, Aaaa, aaaa; gyakoriságai sorrendben: p^4 , $4p^3q$, $6p^2q^2$, $4pq^3$, q^4 . A maximális heterozigóta – homozigóta arány azonos allélgyakoriság esetén 7:1, míg diploidokban ez az arány 1:1. Azonos szelekciós nyomás és allélgyakoriság esetén egy tetraploid populáció fele olyan gyorsan változik, mint a diploid egyedekből álló populáció, így a poliploidia stabilizáló, kiegyensúlyozó szereppel rendelkezik (MOHAY 1981). A kromoszómaszám (kapcsolódási csoportok) növekedése, és a gének kettőnél több genomban való ismétlődése új kombinációk, új pozícióeffektusok és episztatikus génkölsönhatások létrejöttére, vagyis a genetikai variabilitás fokozódására ad módot. Új adaptív génkomplexű poliploidok létrejötte a szimpatrikus fajképződés első lépése lehet (MOHAY 1981). A poliploidok evolúciója – másodlagos

módosulásokkal – tovább is juthat. Újabb mutációk következhetnek be. Poliploid egyedben a több allél jelenléte miatt kisebb a mutáció sikertelenségének a kockázata (VÁRADI személyes közlés). A mutációk a genom variabilitását növelik. Hosszabb szakaszok mutációja akár a kromoszómák szegregációjával is együttjárhat, így a poliploid kromoszómaszámból már nem is tudunk következtetni az eredeti diploid genom nagyságára. Poliploidoknál a nagy DNS-mennyiség miatt előfordulhat, hogy egyes génekre nézve redundáns információ keletkezik. Ennek kiküszöbölése DNS-vesztéssel, akár kromoszómaszám csökkenéssel történhet. Ennek jelenségét GUI et al. (1991) is leírja.

FORCE et al. (1999) a génpárok duplikációját követő mutációs lehetőségeket tárgyalja a gének szabályozó régióiban (11. ábra). Ezek szerint három különböző lehetőség áll fenn. A gén nem funkcionál, új funkció keletkezik, illetve a gén működik, de elégtelenül.



11. ábra: A genom duplikációját követő mutációs lehetőségek bemutatása

A poliploid genomban az egyes tulajdonságokat meghatározó allélok gyakran alakulnak át oly módon, hogy az eredetileg egy enzimet kódoló allélok a poliploidizációt követően funkciójukban eltérnek. Ezek a funkciók ugyan átfedéssel rendelkezhetnek, azonban az egyes enzimek kialakulásában ennek komoly szerepe lehetett az evolúció során. Néhány, több gén által meghatározott enzim esetén az egyes gének homológiát mutatnak, és a mai állapot visszavezethető a poliploidizáció következtében lehetővé vált géndifferenciálódás jelenségére. Az emberi hemoglobin sajátosságait például nyolc különböző lokuszon található gén kódolja, ám ezek visszavezethetők egyetlen lokuszra és egyetlen génre, amely megközelítőleg 500 millió évvel

ezelőtt a gerincesek szervezetében funkcionált (ALLENDORF és THORGAARD 1984). A ponty esetén kimutatták, hogy a sejtosztódási folyamatot kontrolláló c-myc gén a tetraploidizáció óta duplán van jelen, és a két elkülönült gén funkciója között kimutatható különbség van (FUTAMI et al. 2005). MEYER és VAN DE PEER (2005) a halakban történt genomduplikációnak nagy jelentőséget tulajdonítanak az evolúciós siker szempontjából. A szerzők leírják, hogy a duplikálódott gének közül sok eltűnt, azonban néhány közülük új funkciót tölt be. LEGGATT és IWAMA (2003) szerint a poliploid halak előnyösebb versenyhelyzetét okozhatja a nagy heterozigotizáció, a duplikált gének funkciójának elkülönülési lehetősége és a génexpresszivitás esetleges fokozódása. Az új génfunkciók új fajok kialakulásához vezethetnek (PALA és COELHO 2005).

A partenogenetikus szaporodású populációkban a poliploid formában stabilizálódott genom változékonyságát kizárólag a mutáció jelentheti, így az adott populáció vélhetően egy adott környékhez specializálódott. A specializáció rövid távon előnyös, azonban hosszú távon hátrányos következményekkel járhat. Tekintettel azonban arra, hogy a poliploid ginogenetikus, vagy hibridogenetikus populációk többsége különböző klónvonalakból áll, az egyes klónvonalak közötti heterogenitás alapvetően meghatározó a populáció sikerének és alkalmazkodóképességének szempontjából.

A fentiek szerint tehát a poliploidia evolúcióban betöltött szerepe a következőkben foglalható össze:

1. A hibridek túlélési sikerét növelő heterozigotizáció stabilizálódik.
2. Azonos szelekciós nyomás és allélgyakoriság esetén egy tetraploid populáció fele olyan gyorsan változik, mint a diploid egyedekből álló populáció, így a poliploidia stabilizáló, kiegyensúlyozó szereppel rendelkezik.
3. A poliploid genomban bekövetkezett mutációk kisebb kockázattal járnak, mivel az adott gén vonatkozásában a diploidokhoz képest több allél van jelen, tehát a nem, vagy hiányosan működő gén funkcióját a többi el tudja látni. (Ha pl. a komplett génexpresszióhoz két allél működése szükséges, az egyik allél hátrányos mutációját követően a komplett génexpressziót a többi, tetraploid egyed esetén 3 allél biztosítja). A hátrányos mutációk tehát a fenotípusban nem minden esetben jelentkeznek, így kisebb eséllyel vezetnek az egyed vagy a populáció sikertelenségéhez. Ugyanakkor az adott körülmények között sikeresnek nevezhető mutációk megjelenhetnek a fenotípusban, és azok az egyed túlélési esélyét növelhetik.
4. A kialakult genetikai struktúrák lassúbb változása által a poliploidizáció a genetikai információátvitelét hosszabb távú lehetőségét biztosítja. (MOHAY 1981)

25 millió évvel ezelőtt természetes genomduplikáció folyamata zajlott le a pontyfélékben (FORCE et al. 1999, ALLENDORF és THORGAARD 1984). Ez a folyamat az eredetileg 25 pár

kromoszómából álló genomot megduplázza, így a folyamat eredményeként a pontyfélék 50 pár kromoszómával rendelkeznek. Ez gyakorlatilag tetraploid genom létrejöttét jelenti, amelyben minden egyes gén vonatkozásában 4 allél van jelen. Mivel két allél elegendő a túléléshez, a másik két allél szabadon mutálhat, amely mutációk az alkalmazkodóképességet befolyásolhatják (ALLENDORF és THORGAARD 1984). Az ezüstkárász esetén ezt az ősi tetraploidizációs folyamatot egy spontán triploidizáció is követte (HORVÁTH és ORBÁN 1995). A triploid ezüstkárász elméletileg hexaploid ($6n$) genommal rendelkezik (LEGGATT és IWAMA 2003), amelyben az egyes mutációk valószínűsége igen nagy. GENG et al. (2005) vizsgálatai alapján az ezüstkárász esetén öt ekvivalens haploid genom meglétét írja le. A nagy egyedszámban jelenlévő poliploid ezüstkárászok esetén a mutációs valószínűség nagy, így hosszabb távon több különböző klónvonal alakulhat ki. A poliploidia ezáltal a faj alkalmazkodóképességét kedvezően befolyásolhatja. A partenogenezissel szaporodó populációknál ugyanakkor igen nagy az utódok genetikai hasonlósága, így elméletileg a partenogenezis evolúciós szempontból hosszú távon nem tekinthető sikeresnek (BEUKEBOOM és VRIJENHOEK 1989). NAGY (1978) szerint egy ginogenetikus klónvonal homogenitása megegyezik a 12 generáción keresztül végzett testvérkeresztezésből származó állomány homogenitásával. ZHOU et al. (2000/b), továbbá YANG et al. (2001) az ezüstkárász intraklonális és interklonális diverzitását vizsgálta. Eredményeik egyértelműen igazolták az intraklonális homogenitást és az interklonális heterogenitást. Hasonló következtetésre jutott OHARA et al. (1998) a *Carassius langsdorfii* fajon végzett DNS polimorfizmus vizsgálatai során, amikor az egyes klónvonalak között viszonylag nagy, a klónvonalakon belül pedig igen kis diverzitást talált. A klónvonalakon belül található diverzitás mutáció, illetve rekombináció következtében alakulhat ki (WILLIAMS 1984/a). FENG et al. (1992) a rokon *Carassius auratus langsdorfii* fajnál igazolták a triploid ginogenetikus ivarsejtképződés során a rekombináció jelenségét. A ginogenetikus szaporodású populációkban tapasztalható homogenitás mértékére utalnak DONG et al. 1996-ban végzett DNS-vizsgálatai, mely szerint a Monobe folyóból származó 32 vizsgált triploid nőstény ginbuna (*Carassius auratus langsdorfii*) 7 klónvonalra volt visszavezethető. Egy populáció alkalmazkodóképességének szempontjából meghatározó a genetikai sokféleség, a ginogenezissel szaporodó populációk túlélésének szempontjából tehát elsődleges jelentőségű a populációban található klónvonalak száma, és a klónvonalak közötti genetikai különbség, ami a populáció genetikai diverzitását mutatja.

A partenogenetikus populációk genetikai diverzitása lényegesen kisebb, mint a kétivarú populációké. A következő táblázatban néhány partenogenetikus szaporodású halfaj populációin végzett vizsgálat eredményeinek összefoglalóját látjuk WILLIAMS (1984/b) munkája nyomán (11. táblázat).

11. táblázat: Néhány partenogenetikus szaporodású halfaj populációinak genetikai sokfélesége (WILLIAMS 1984/b)

Faj és a vizsgált populáció élőhelye	Klónvonalak száma (vizsgált egyedek száma)	Diverzitás D (annak a valószínűsége, hogy a populációból két véletlenszerűen kiválasztott egyed különböző klónvonalhoz tartozik).
<i>Poeciliopsis monancho-occidentalis</i>		
Concepcion-folyó	1 (24)	0
Sonora-folyó	1 (56)	0
Matape-folyó	1 (11)	0
Moctezuma-folyó	1 (7)	0
Mayo-folyó Navajoai szakasza	3 (62)	0,61+-0,08
Mayo-folyó Tabeoi szakasza	3 (60)	0,37 +-0,13
Mayo Rancho Guamuchil- i szakasza	3 (47)	0,32 +-0,15
<i>Poeciliopsis monancho-lucida</i>		
Arroyo Cuchujaqui	4 (18)	0,69 +-0,17
San Pedro	6 (12)	0,85 +-0,15
Arroyo Jaguari	2 (369)	0,45 +-0,03
El Cajon	1 (48)	0
<i>Poecilia formosa</i>		
Olmito Texas	2 (63)	0,49 +-0,06

A rendelkezésre álló adatokból látható, hogy a partenogenetikus szaporodású populációk esetén rendkívüli mértékű eltérés található a populáción belüli klónvonalak számának tekintetében. ZHOU et al. (2000/b) szerint az ezüstkárász a különböző klónvonalai között különbségek tapasztalhatók a kromoszómaszámban, a testalkatban, a növekedésben, az ívási időben és a szérumfehérjék fenotípusában.

A klónvonalakból álló populációk alkalmazkodóképességének és túlélési esélyének Williams (1984/c) három elképzelhető mechanizmusát tárgyalja.

1. Amikor partenogenetikus faj alakul ki, feltehetőleg egyetlen klónvonalból áll, vagy kis számú testvér-klónvonalakból, és a későbbi mutációk következtében alakulnak ki új klónvonalak. Ahogy a

klónvonalak száma nő, úgy csökken az egy klónvonalhoz tartozó egyedszám. Ez a folyamat állandó dinamikus változást mutat, amelyet alapvetően az egyes klónvonalak élőhelyhez való alkalmazkodási képessége vagy szükségszerű kihalása szabályoz.

2. Klónvonalak ismétlődő hibridogenezissel is kialakulhatnak, és genetikai diverzitásuk az eredeti populáció diverzitásával van összefüggésben.

3. A harmadik köztes elképzelés hibridizációval létrejött populációkat feltételez. A klónvonalak sokféleségét arra vezeti vissza, hogy a hibrid egyedek tágabb tűrésűek, mindkét szülői niche-t el tudják foglalni, és a belőlük levezethető partenogenetikus klónvonalak alkalmazkodóképessége is ehhez mérhető. Ezt más néven heterózishatásnak mondjuk, amelynek lényege, hogy a különböző genetikai állományú szülők keresztezéséből (fajta-, fajkeresztezesek) származó F1 nemzedékben a szülőknél rátermettebb egyedek fordulhatnak elő (VÁRADI 2000). Tekintettel arra, hogy a hibridizációval létrejött klónvonal egyedei partenogenetikus szaporodás esetén genetikailag kivétel nélkül az F1 nemzedékkel egyeznek meg, ezt az előnyt a klónvonal hosszú időn keresztül fenntarthatja. A korábban leírtak alapján azonban ez az okfejtés önmagában nem helytálló, mivel az így kialakult hibridek csak adott – kialakulásuk pillanatában meglévő – niche-ek betöltésére alkalmasak, a környezet változásaihoz mutáció, illetve egyéb, a genetikai változatosság kialakítására irányuló folyamatok nélkül nem tudnának alkalmazkodni.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. Az állatok begyűjtése és szaporítása

Az állatokat a következő nyolc élőhelyről gyűjtöttem be:

1. Börgöndi-tó (Dinnyési Fertő Természetvédelmi Terület)
2. Kajtor-csatorna közvetlenül a Velencei-tó alatt
3. A Duna paksi szakasza
4. Babati I. tó
5. Babati II. tó
6. Babati VIII. tó
7. Babati IX. tó
8. Isaszegi I. tó

Az állatokat elektromos halászgéppel fogtam, a gép típusa: Lendvai Tr.H.F.B. Az Isaszegitől gyűjtött állatokat használtam fel a mesterséges szaporításhoz. Az állatokat 500 l-es akváriumokban helyeztem el a laboratóriumban 20-22 C° hőmérsékleten.

A nyolc különböző élőhelyről származó ezüstkárászok ivarát ivási időszakban határoztam meg oly módon, hogy az állat hasát óvatosan nyomkodva ivarterméket nyertem, amelyből megállapítható volt az egyed neme.

Két hét után az akváriumok vizének hőmérsékletét lassan 24-25 C°-ra növeltem, és a sikeres szaporítás érdekében hormonkezelést alkalmaztam. Az nőtény egyedek testtömegkilogrammonként 0,35 mg pontyhipofízist kaptak előadagként, majd 12 óra múlva az állatokat testtömegkilogrammonként 3 mg pontyhipofízissel kezeltem (főadag). A hímek esetén – mivel ivási időszakban szaporítottam – hormonkezelés nem volt szükséges. 12 óra eltelte után az ikrát műanyag tálakba fejttem. A hímivarsejteket pipetta segítségével juttattam az ikrára. Az ikra ragadóságának elkerülésére termékenyítőoldatot alkalmaztam (3 g karbamid, 4 g konyhasó 1000 ml desztillált vízben). A megtermékenyített ikrát Zügger-üvegekbe helyeztem és 22 C°-on inkubálva a kelés 50-52 óra után történt meg.

3.2. Keresztezési stratégia

A következő párosításokat hajtottam végre:

1. diploid ezüstkárász nőstény × diploid ezüstkárász hím
2. triploid ezüstkárász nőstény × diploid ezüstkárász hím
3. diploid ezüstkárász nőstény × széles kárász hím
4. diploid ezüstkárász nőstény × ponty hím
5. diploid ezüstkárász nőstény × aranyhal hím
6. diploid ezüstkárász nőstény × rózsás díszmárna (*Barbus conchoni* HAMILTON 1822) hím
7. triploid ezüstkárász nőstény × aranyhal hím
8. triploid ezüstkárász nőstény × ponty hím
9. triploid ezüstkárász nőstény × széles kárász hím
10. triploid ezüstkárász nőstény × rózsás díszmárna hím

Minden kezelést háromszor ismételtünk ugyanolyan körülmények között. A kromoszóma-vizsgálatokhoz véletlenszerűen minden kezelésből 5 egyedet választottam ki, így az azonos kezelésekből $3 \times 5 = 15$ egyedet vizsgáltam.

3.3. Vörösvérsejtmag analízis

A különböző élőhelyekről befogott egyedek vörösvérsejtmag méretének vizsgálatát KAVUMPURATH és PANDIAN (1990) módszere alapján végeztem el a következők szerint. A vérmintát a farki vénából (*vena caudalis*) vettem. A mintát a vér megalvadásának megelőzése érdekében 3%-os KCl-oldattal kevertem. A sejtmag megfestése fluoreszcensz festék, propidium-jodid (SIGMA, p 4170) segítségével történt a tárgylemezen. 20 µl oldatot 1 ml desztillált vízzel keverve a tárgylemezre csöppentettem, majd 15 percig szobahőmérsékleten tartottam. A festés után a tárgylemezt desztillált vízzel lemostam, glicerinnal kezeltem (50% glicerin foszfát pufferben), és fedőlemezrel lefedtem. A tárgylemezt fluoreszcensz mikroszkóp segítségével vizsgáltam (ZEISS, Axioscop 2 plus, Jena). A megfestett nukleuszok területnagyságát a CYTOSOFT 2.0 program segítségével határoztam meg, a statisztikai analízist az ANOVA STATGRAPHICS program segítségével végeztem. Összesen 122 egyedet vizsgáltam. Egyedenként 50 sejtmag analízisét végeztem el.

3.4. Kromoszómaszám meghatározás

Kromoszómaszám-meghatározást végeztem a szaporításra szánt egyedeknél (három diploid, három triploid ezüstkárász nőstény, három ponty hím, három széles kárász hím, három ezüstkárász hím, három rózsás díszmárna hím), illetve a szaporításból származó utódokon; kezelésként 3 x 5 =15 egyeden.

Az úszómintákat 70%-os etanollal fertőtlenítettem, majd steril tripszin-PBS-oldatba (0,25% tripszin, SIGMA, T 4799) helyeztem. Steril szikével 2×2 mm-es darabokra vágtam, és további 7-10 percre a tripszinben hagytam (szobahőmérsékleten). A tripszines kezelésre azért van szükség, hogy az alkoholos lemosás után keletkezett elhalt felszíni réteget a tripszin leeméssze. Ezután az úszódarabkákat steril szövettenyésztő edénybe helyeztem, megközelítőleg egyenlő távolságra egymástól. A két óra alatt letapadt szövetdarabkákat lassan feltöltöttem 15% FCS-t (SIGMA, F 7524) és Hepes-t (SIGMA, H 0763) tartalmazó TC-199-es szövettenyésztő tápoldattal (SIGMA, M 5017).

Négy hét alatt a fibroblaszt az edény alját befedte. Ekkor egy csepp 0,05%-os kolhicin oldatot (SIGMA, C 9754) juttattam minden szövettenyésztő edénybe. Két órás kolhicinkezelés után az edényből a tápoldatot 10 ml-es centrifugacsőbe töltöttem, és az edény aljára tapadt fibroblaszt sejtréteget szuszpendáltam (28 C°-on 7-10 perc, 0,025 % tripszint használva).

A sejtsuszpenziót tartalmazó tápoldatot centrifugacsőbe töltöttem, majd 7 percig centrifugáltam 1500-as fordulatszámmon.

A felülúszó eltávolítása után az üledéket 5 ml hipotóniás oldatban (0,35%-os KCl oldat) felsuszpendáltam, majd 5 percig szobahőmérsékleten tartottam.

Ezután ismét centrifugáltam, majd a szuszpenzióhoz óvatos rázogató mellett hozzátöltöttem a fixálót (3 rész metanol és 1 rész 99,5%-os ecetsav). 20 múlva ismét centrifugáltam, majd a fixálást kétszer megismételtem.

A szuszpenzióból vett mintát szobahőmérsékleten nedves lemezre csöppentettem. Levegőn történő száradás után a lemezeket 7 percig friss 2,4 %-os Giemsa-oldattal (Finomvegyszer Szöv., Budapest) festettem, amelyet a következők szerint készítettem:

A foszfátpuffer összetétele:

A-oldat: 12,5 g Na₂HPO₄×12H₂O, 500 ml-re feltöltve desztillált vízzel

B-oldat: 4,76 g KH₂PO₄, 500 ml-re feltöltve desztillált vízzel

munkaoldat: 20 ml A, 20 ml B, 1 ml Giemsa-oldat, pH=7.0

A lemezeket desztillált vizes öblítés után szobahőmérsékleten szárítottam, majd mikroszkóp alatt (LEITZ Neoplan) 1200x-os nagyítás mellett vizsgáltam.

Minden mintából két lemezt készítettem, és lemezenként 50 metafázist vizsgáltam.

3.5. RAPD-vizsgálat

A DNS kivonása a proteolízist követő kisózással történt. A RAPD polimeráz láncreakciót DyNAzyme (Finnzymes) polimerázzal és 10 nukleotidból álló random primerekkel 15 µl-es reakcióelegyben végeztem el GeneAmp PCR System 9700 (Applied Biosystems) készülékkel. A PCR-protokoll a következő volt: 4 perc első denaturáció (95 C°), 45 ciklus 15 mp denaturáció (95 C°), 1 perc primerkötés (36 C°) és 2 perc polimerizáció (72 C°), végül 9 perc befejező polimerizáció (72 C°). A képződött DNS-fragmenteket 1,5 %-os agaróz gélen szeparáltam és a kapott mintázatokat Bio 1D++ (Vilber-Lourmat) géldokumentációs rendszerrel értékeltem. Előzetes vizsgálatok során 40 primert próbáltam ki. A RAPD-vizsgálatot a 6 leginformatívabb primerrel végeztem el:

1. 2. primer, szekvencia: 5'-d[GTTTCGCTCC]-3'
2. 3. primer, szekvencia: 5'-d[GTAGACCCGT]-3'
3. 4. primer, szekvencia: 5'-d[AAGAGCCCGT]-3'
4. 5. primer, szekvencia: 5'-d[AACGCGCAAC]-3'
5. 6. primer, szekvencia: 5'-d [CCCGTCAGCA] -3'
6. AB1 primer, szekvencia: 5'-d [CCGTCGGTAG] -3'

Az értékelés során kizárólag az intenzív fragmenteket vettem figyelembe, ami biztosította, hogy az esetleges DNS töménységbeli különbségekből, vagy egyéb okokból származó amplifikációs különbségek ne okozzanak zavart. A fenti ismérveknek megfelelő intenzitással megjelenő fragmentek egyöntetűen jelentkeztek az utódokban. Tapasztalataim szerint a RAPD reprodukálhatósága jó, különösen az egyszerre, ugyanazon személy által, ugyanabban a laboratóriumban párhuzamosan folytatott analízisekben, amelyeknél a különbségek következetesen jelentkeznek.

4. EREDMÉNYEK

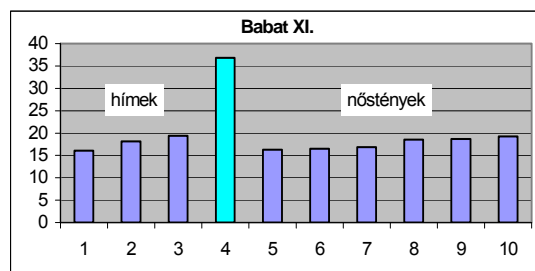
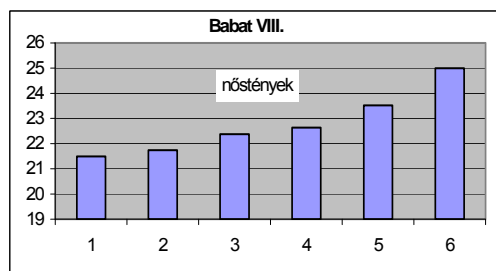
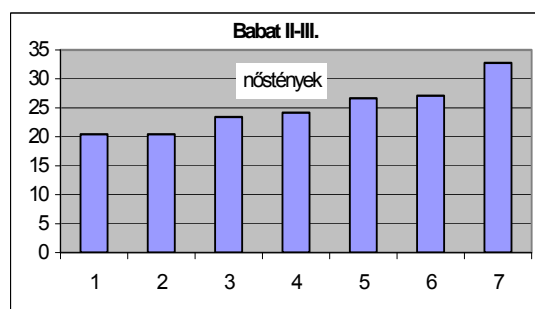
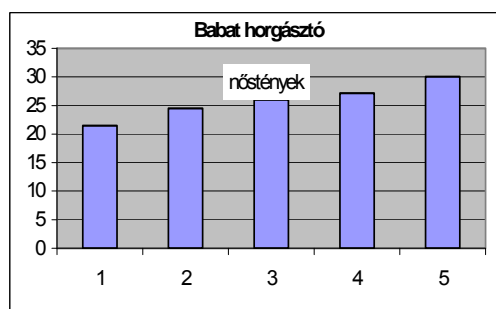
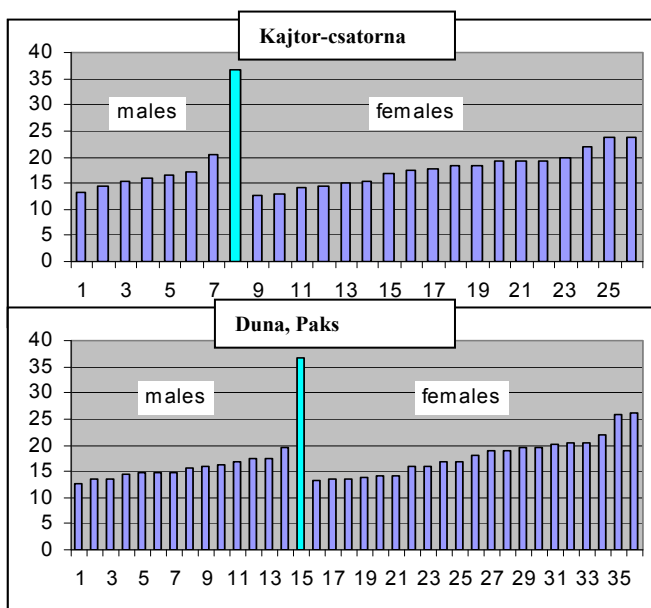
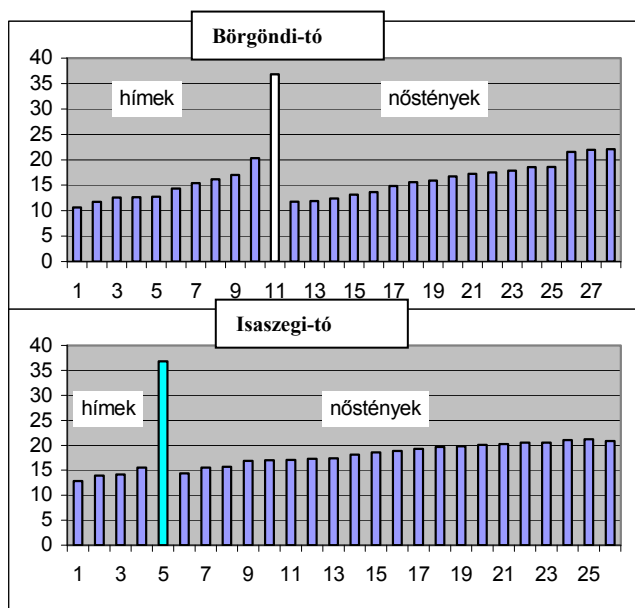
4.1. Természetes vizekből származó egyedek vizsgálata

A vizsgált 139 egyed ivar szerint a következő megoszlást mutatta: 38 hím, 101 nőstény (12. táblázat)

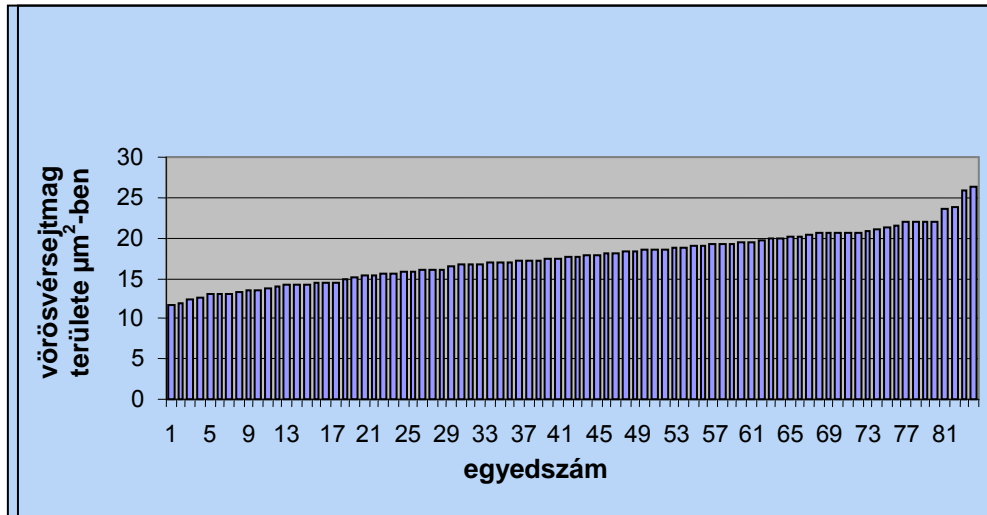
12. táblázat: Az általam vizsgált egyedek ivararánya

Élőhely	Hímek aránya	Hímek százalékos aránya
Börgöndi-tó	10/27	37,7%
Kajtor-csatorna	7/25	28 %
Duna Paksnál	14/35	40%
Babati I. tó	0/5	0
Babati II	0/7	0
Babat VIII	0/6	0
Babat XI.	3/9	33,3 %
Isaszegi I. tó	4/25	16%
összesen	38/139	27,33 %

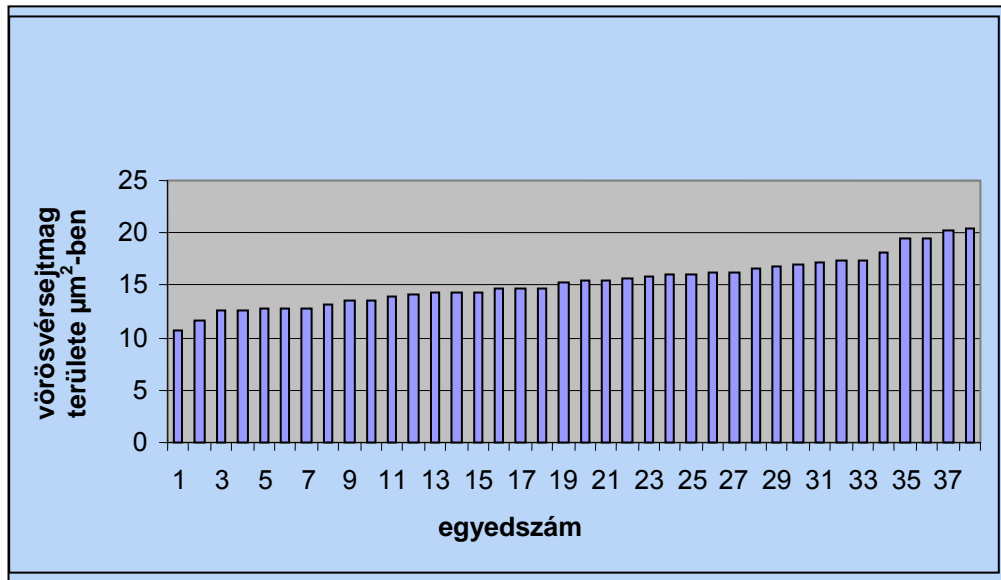
Az vörösvérsejtmag-vizsgálat során gyűjtött 139 mintából 122 adott értékelhető eredményt. A vizsgált egyedek vörösvérsejtmag nagyságának gyakorisági eloszlása a 14. ábrán látható. Az eritrociták sejtmagterülete 10,66 és 26,2 μm^2 között változott (40,68-100% egyedenként). Az átlag területnagyságok a hímeknél $15,35 \pm 2,33 \mu\text{m}^2$, a nőstények esetében $17,66 \pm 3,16 \mu\text{m}^2$ voltak. A statisztikai analízis szerint a hímek és a nőstények között a DNS-mennyiség szignifikáns különbséget mutatott ($P < 0,0001$) feltehetően azért, mert a nőstények között több triploid egyed fordult elő. Eredményeimet a 12. ábrán mutatom be.



12. ábra: A vizsgált egyedek vörösvérsejt mag területnagysága az egyes élőhelyeken. Az x tengelyen az egyedek, az y tengelyen pedig a vörösvérsejt mag területnagysága látható μm^2 -ben. A világos színű oszlop a hím és a nőstény egyedek csoportját választja külön.



13/a.



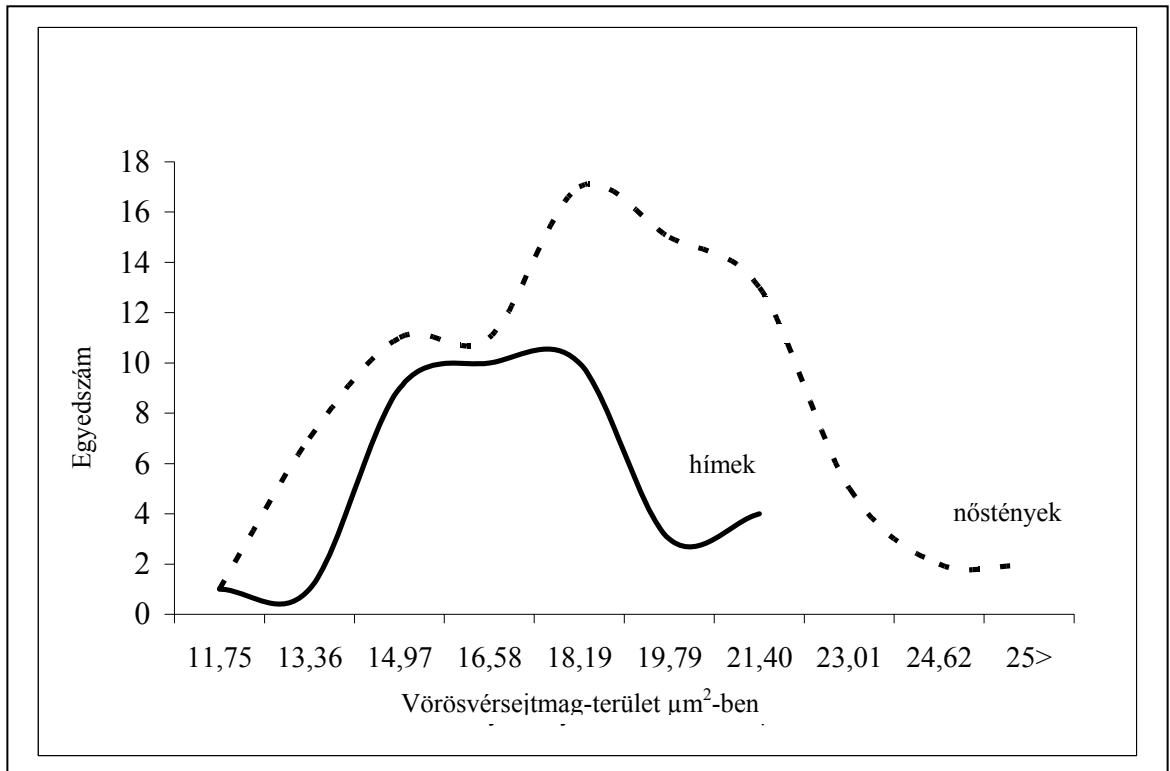
13/b.

13. ábra: A vörösvérsejtmag területek nagysága nőstény (a) és hím (b) állatok esetén

Figyelemre méltó, hogy a 13/b. ábrán bemutatott hímek között volt négy olyan egyed (73,96%, 74,16%, 77,44 %, 78,8%), amelyek a jelzett százalékos megoszlás szerint jelentősen, és további egy, amely (69,19%,) kisebb mértékben meghaladta a diploid csoport DNS mennyiségének szintjét (66,6%, lásd 8. táblázat). Ez a tény felhívja a figyelmet arra, hogy Magyarország területén is lehetnek a hímek között olyan egyedek, amelyek diploid genomra jellemző DNS mennyiségnél többel rendelkeznek.

Korábbi kromoszómaszám vizsgálataim szerint mozaikos hím egyed előfordult hazánkban. (TÓTH 1998) Mivel azonban az itt bemutatott hímeknél kromoszómaszám vizsgálatot nem

végeztem, nem dönthető el egyértelműen, hogy az általam tapasztalt viszonylag nagy DNS-mennyiség az adott öt hím egyedben erre a jelenségre vezethető vissza.



14. ábra: A vörösvérsejtmag-területek gyakoriság-eloszlása a vizsgált egyedeknél.

4.2. Mesterséges szaporításból származó egyedek vizsgálata

4.2.1. Keresztezési vizsgálatok

A keresztezési vizsgálatokhoz gyűjtött nőstények kromoszómaszámának meghatározása után kiválasztottam három triploid és három diploid egyedet. Kromoszómaszámuk a következő volt:

Triploid nőstények:

EK98: 156

EK1: 156

Q: 156

Diploid nőstények:

EK3: 100

EK4: 100

EK105: 100

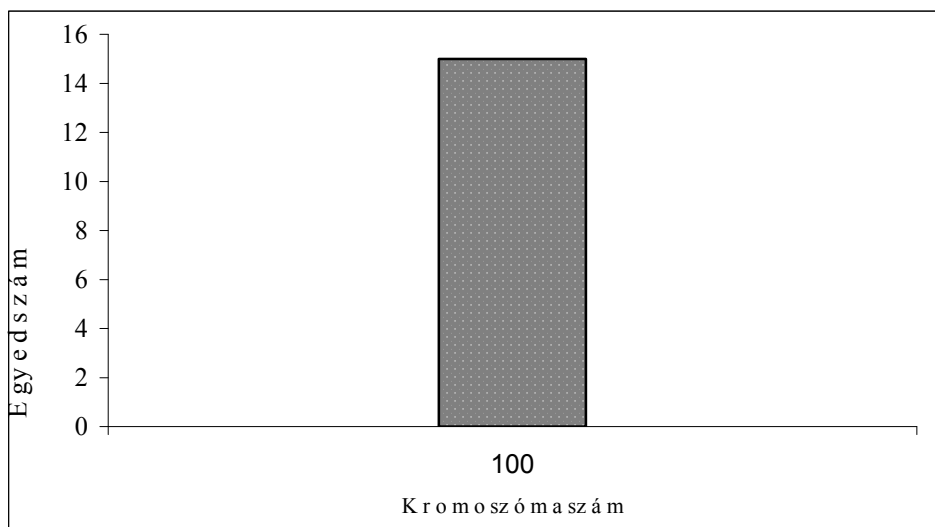
Mesterséges szaporítási kísérleteim során a 13. táblázatban bemutatott kelési százalékokat állapítottam meg. A rózsás díszmárna és triploid ezüstkárász keresztezésből származó két sikeresen kelt utódcsoport fejlődés közben elpusztult, mindössze három egyedet sikerült megmenteni. Ennek feltehetőleg fertőzés volt az oka. A két csoportot – bár külön medencében került elhelyezésre – azonos rendszer táplálta vízzel. A három megmaradt egyed kromoszómaszámát vizsgáltam.

13. táblázat: A különböző keresztezések során számolt kelési százalékok (átlagértékek)

Nőstény	hím	Kelési%
Ek98 (triploid)	diploid ezüstkárász	98
Ek98 (triploid)	széles kárász	90
Ek98 (triploid)	ponty	95
Ek98 (triploid)	aranyhal	82
Ek98 (triploid)	rózsás díszmárna	0
Ek1 (triploid)	diploid ezüstkárász	90
Ek1 (triploid)	rózsás díszmárna	50
Ek1 (triploid)	aranyhal	90
Ek1 (triploid)	széles kárász	85
Ek1 (triploid)	ponty	90
Q (triploid)	diploid ezüstkárász	97
Q (triploid)	aranyhal	95
Q (triploid)	rózsás díszmárna	43
Q (triploid)	széles kárász	92
Q (triploid)	ponty	96
Ek4 (diploid)	ponty	89
Ek4 (diploid)	ezüstkárász	92
Ek4 (diploid)	aranyhal	92
Ek4 (diploid)	rózsás díszmárna	53
Ek4 (diploid)	széles kárász	90
EK3 (diploid)	diploid ezüstkárász	95
EK3 (diploid)	ponty	95
EK3 (diploid)	aranyhal	89
EK3 (diploid)	széles kárász	94
EK3 (diploid)	rózsás díszmárna	0
EK105 (diploid)	diploid ezüstkárász	95
EK105 (diploid)	ponty	95
EK105 (diploid)	aranyhal	96
EK105 (diploid)	széles kárász	90
EK105 (diploid)	rózsás díszmárna	42

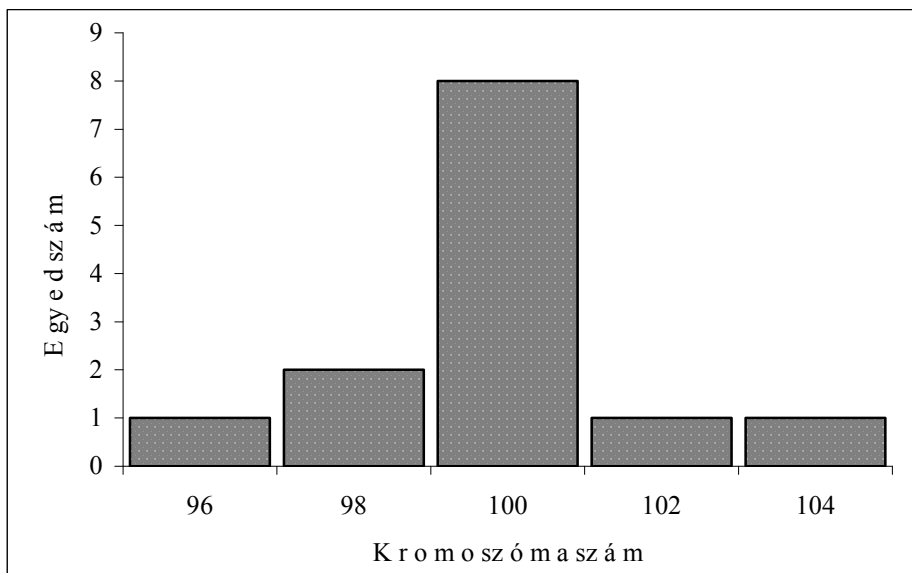
4.2.2. Kromoszóma-vizsgálatok

A szaporításból származó utódcsoportokból véletlenszerűen 15-15 egyedet választottam ki. A diploid ezüstkárász és rózsás díszmárna keresztezése során a három kezelés közül az egyikben nem volt kelés, így a kiválasztott 15 egyed a másik két csoportból véletlenszerűen történt kiválasztásra. Minden típusú keresztezésből 15 egyedet vizsgáltam. A triploid ezüstkárász és a rózsás díszmárna keresztezéséből származó utódok közül azonban 15 helyett csak 3 egyed vizsgálatára volt lehetőségem. A kromoszóma-preparátumok készítése során összesen 6 mintát technikai negatívnak minősítettem. A különböző keresztezésekből származó utódok kromoszómaszámának gyakorisági-eloszlása a 15. és 16. ábrán látható (összesen 132 egyed).

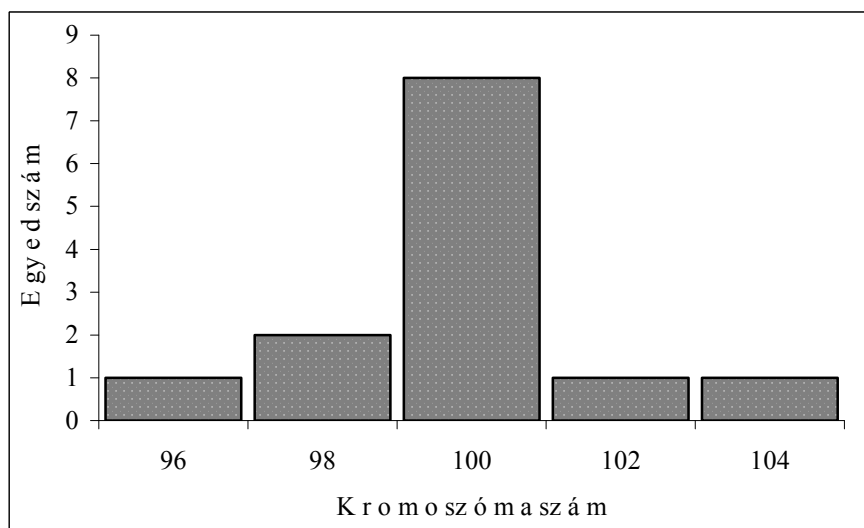


15/a. ábra: diploid ezüstkárász ♀ x diploid ezüstkárász ♂

A diploid ezüstkárász hímek és nőstények utódai minden esetben diploidok voltak, kromoszómaszámuk: $2n=100$ (15/a. ábra).

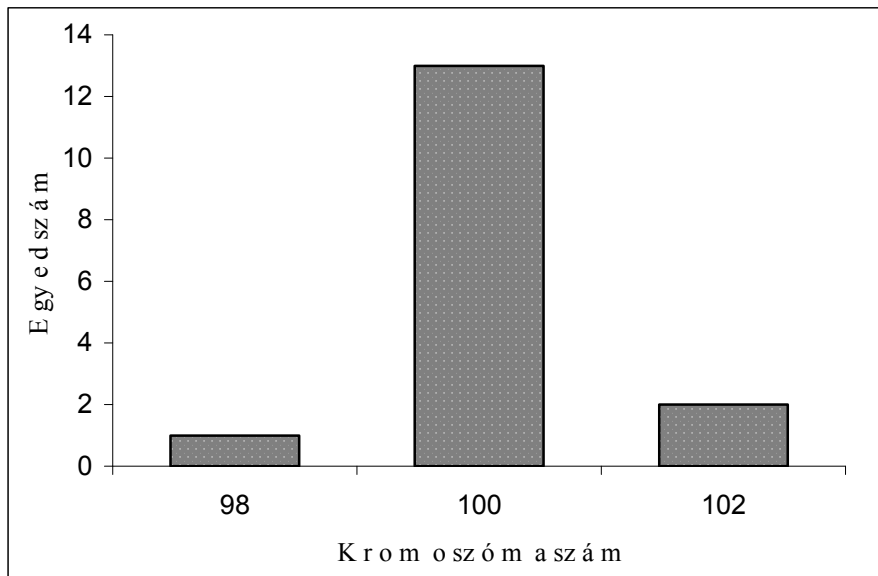


15/b. ábra: diploid ezüstkárász ♀ x széles kárász ♂



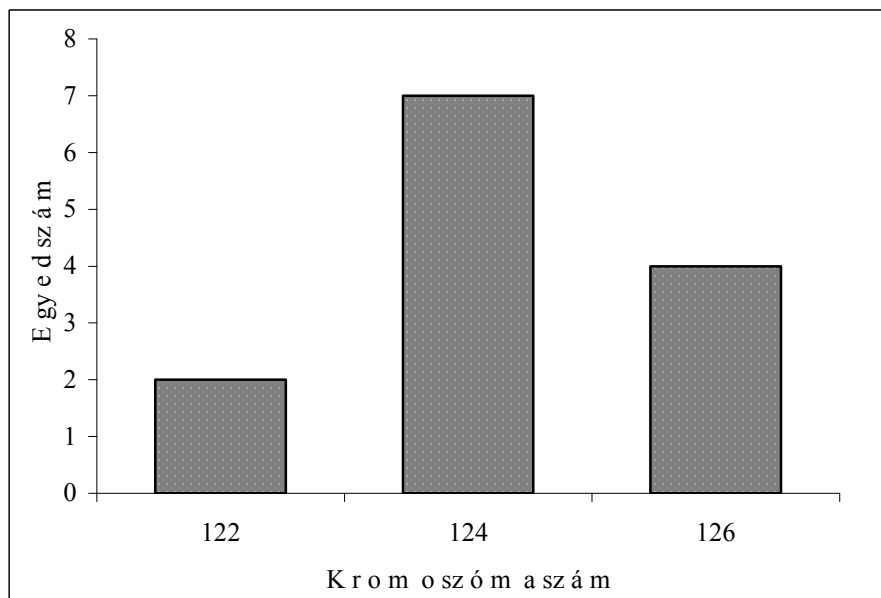
15/c. ábra: diploid ezüstkárász ♀ x ponty ♂

A ponty hím és a széles kárász hím diploid ezüstkárással történő keresztezéséből származó utódok kromoszómaszáma $2n=96-104$ között változott (15/b., 15/c. ábrák).



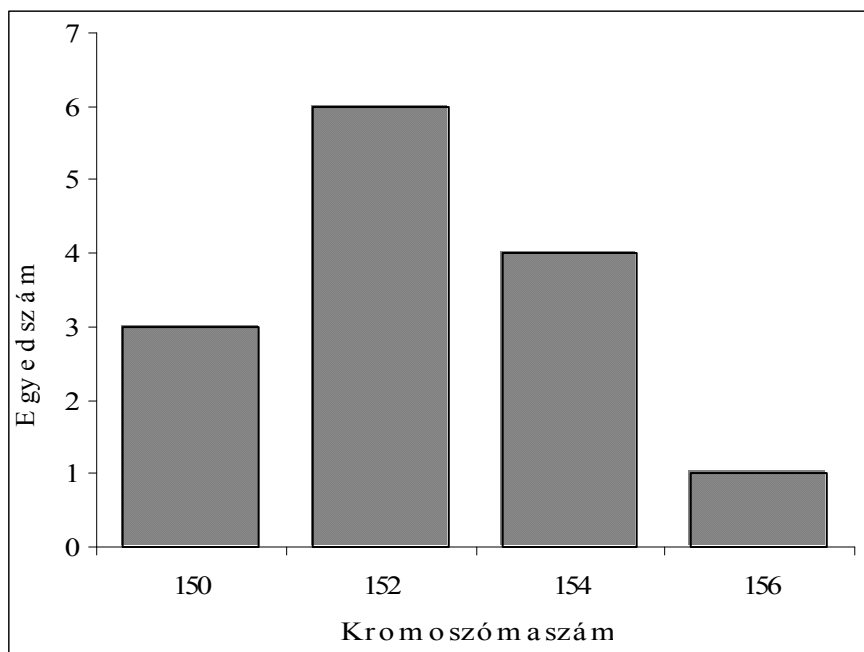
15/d. ábra: diploid ezüstkárász♀ x aranyhal ♂

Az aranyhal hím és a diploid ezüstkárász nőstény utódainak kromoszómaszáma: $2n=98-102$ (15/d. ábra).



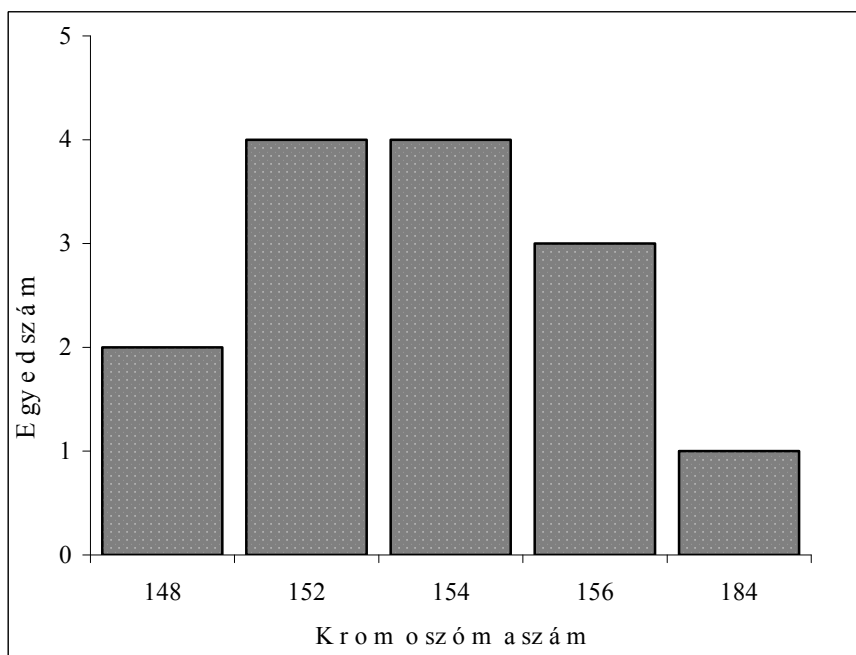
15/e. ábra: diploid ezüstkárász♀ x rósás díszmárna ♂

A rósás díszmárna hím és a diploid ezüstkárász nőstény keresztezéséből származó csoport 122-126 kromoszómával rendelkezett. Valószínűleg interspecifikus triploid hibridekről van szó. A rósás díszmárna kromoszómaszáma: $2n=46$ (14/e. ábra).



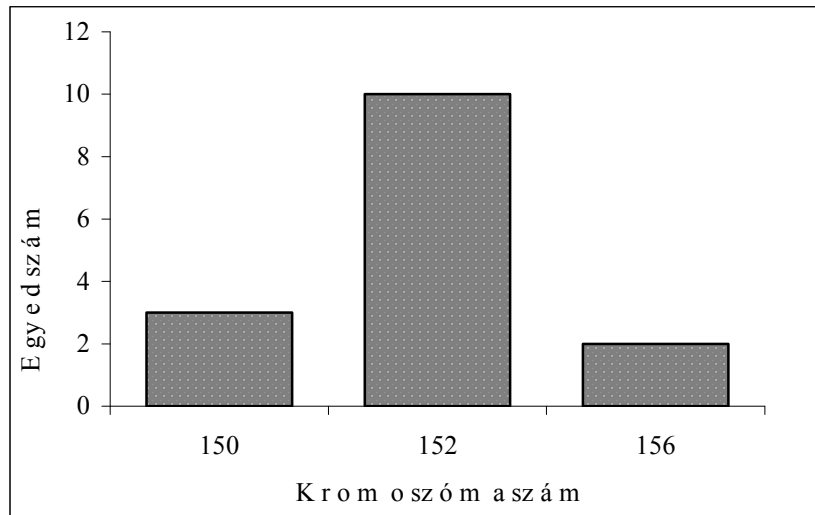
16/a. ábra: triploid ezüstkárász ♀ x diploid ezüstkárász ♂

A triploid ezüstkárász nőstények és a diploid ezüstkárász hímek keresztezéséből származó utódpopuláció kromoszómaszáma $3n=150-156$ volt (16/a. ábra).

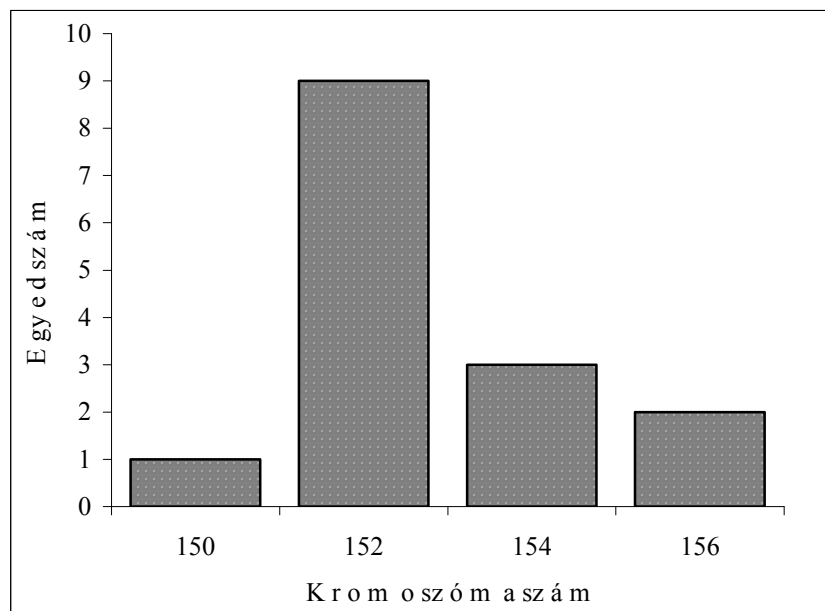


16/b. ábra: triploid ezüstkárász ♀ x aranyhal ♂

Az aranyhállal történt keresztezésből származó utódok között egy egyedet találtam, amelynek kromoszómaszáma 184 és 200 között változott. Az elvégzett RAPD vizsgálat azt mutatta, hogy ebben az ivadékcsoportban nem csak ez az egyed, hanem több is bizonyítottan hordoz apai genetikai anyagot. Itt tehát kétszülős szaporodás következett be (16/b. ábra).



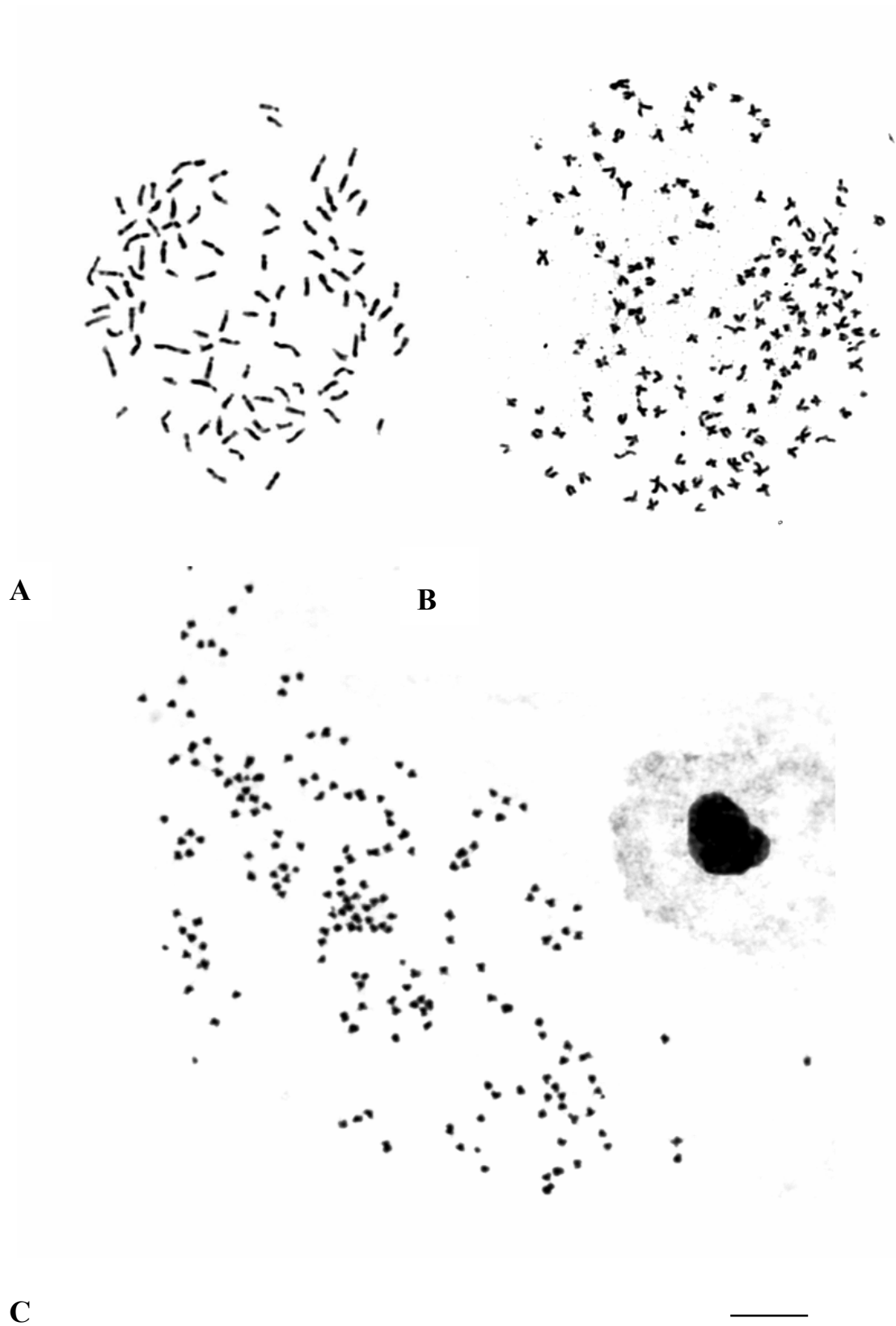
16/c. ábra: triploid ezüstkárász♀ x ponty ♂



16/d. ábra: triploid ezüstkárász♀ x széles kárász ♂

A triploid ezüstkárász nőstények keresztezése a ponty és a széles kárász hímekkel ginogenetikus utódok születését eredményezte. Az utódok kromoszómaszáma $3n=150-156$ db közé esett (16/c., 16/d. ábrák).

A triploid ezüstkárász nőstény és a rózsás díszmárna hím utódok fertőzés következtében elpusztultak, a megmaradt három egyed kromoszómaszáma 148, 156 és 156 volt.



4. kép: **A:** diploid ezüstkárász sejtosztódásának metafázisa ($2n=100$), **B:** Triploid ezüstkárász sejtosztódásának metafázisa ($3n=150$), **C:** A triploid ezüstkárász nőstény x aranyhal keresztezésből származó utód sejtosztódásának metafázisa ($3n=184$).

4.2.3 RAPD-analízis

Öt primert használtam a diploid ezüstkárász anyák és diploid széles kárász, illetve ponty hímek utódainak értékelésekor. Az öt primer 39 jól azonosítható sávot eredményezett, amelyekből 29 volt polimorf. A diploid keresztezésekből származó utódok interspecifikus hibridek, amelyekben megtalálhatók az apai és az anyai fragmentek (14. táblázat, 5. kép).

Hat primert használtam a triploid ezüstkárász anyák és a diploid ponty, széles kárász, és ezüstkárász utódainak elemzéséhez. A hat primer jól azonosítható 42 sávja minden utódban látszott. Az utódok fragmentmintázata egyértelműen az anyai mintázatot mutatta, kizárva annak a lehetőségét, hogy az utódok genomja idegen géneket tartalmazott volna. Új – az anyai genomból nem kimutatott – fragmentet nem találtam. Az elemzés egyértelműen bizonyítja, hogy a triploid nőténnytől származó utódok triploid klónoknak tekinthetők. Az irodalmi adatokkal ellentétben az ezüstkárász hímmel való termékenyítésből származó utódok is klónoknak bizonyultak. Az azonos fragmentek megjelenése igazolja továbbá a RAPD-módszer ismételhetőségét (16. táblázat, 6. kép). Az aranyhal hímmel termékenyített triploid ezüstkárász nőtény utódai eredményeim alapján nem tekinthetők klónoknak. Az aranyhal-specifikus fragmentek megjelentek három különböző utódban, amelyek így egymástól eltérő mintázatot mutattak. A vizsgálathoz használt hat primer 48 jól azonosítható sávja közül 23 volt polimorf (15. táblázat, 7. kép).

14. táblázat: Diploid ezüstkárász nőstény × ponty hím keresztezéséből származó interspecifikus hibridek (mindkét szülő fajspecifikus RAPD fragmentjei megjelentek az utódokban).

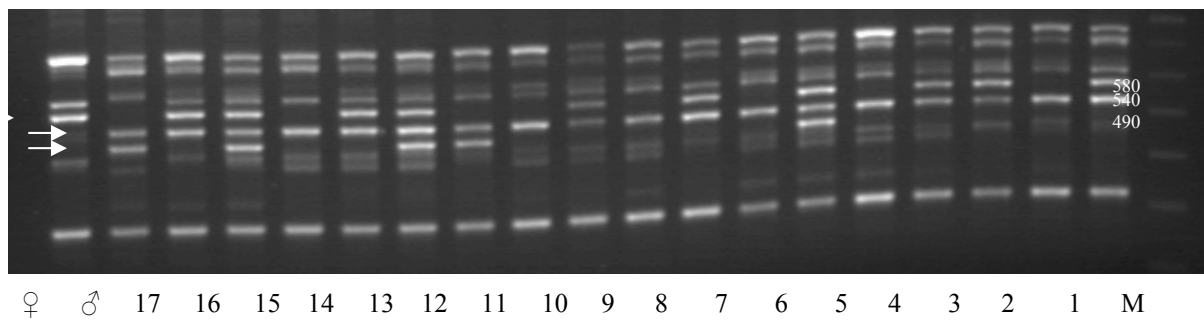
	anyaspecifikus fragmentek (bp)	apaspecifikus fragmentek (bp)	megjelent (egyedek száma)	nem jelent meg (egyedek száma)	szegregációarány
2 primer	800		5	11	0,2941
3 primer	580		10	7	0,5882
		540	17	0	1
		490	4	13	0,2352
4 primer		1230	17	0	1
	950		12	5	0,7058
		870	8	9	0,4705
		740	17	0	1
	680		8	9	0,4705
		540	17	0	1
		470	17	0	1
5 primer		1210	4	13	0,2352
	1200		5	12	0,2941
		1080	17	0	1
		700	17	0	1
		300	17	0	1
AB1 primer	1070		12	5	0,7058
	880		9	8	0,5294
	620		17	0	1
		590	17	0	1
		460	8	9	0,4705

15. táblázat: A triploid ezüstkárász nőstény × aranyhal hím utódainak elemzésekor aranyhal specifikus fragmentek jelentek meg az utódok mintázatában.

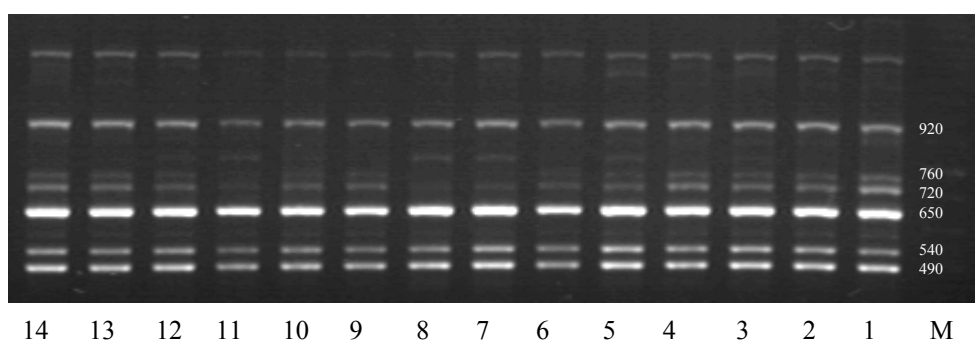
	aranyhal specifikus fragmentek (bp)	megjelent (egyedek száma)	nem jelent meg (egyedek száma)	apai fragmentek aránya
2 primer	700	2	9	0,1818
	640	1	11	0,0909
3 primer	-	-	-	-
4 primer	620	3	8	0,2727
	570	1	10	0,0909
	790	0	11	0
5 primer	720	1	10	0,0909
	840	0	11	0
	610	0	11	0
6 primer	1300	0	11	0
AB1 primer	-	-	-	-
apai fragmentek (%)				8

16. táblázat: A széles kárász hím és a triploid ezüstkárász nőstény utódainak mintázata alapján az utódok triploid klónoknak tekinthetők.

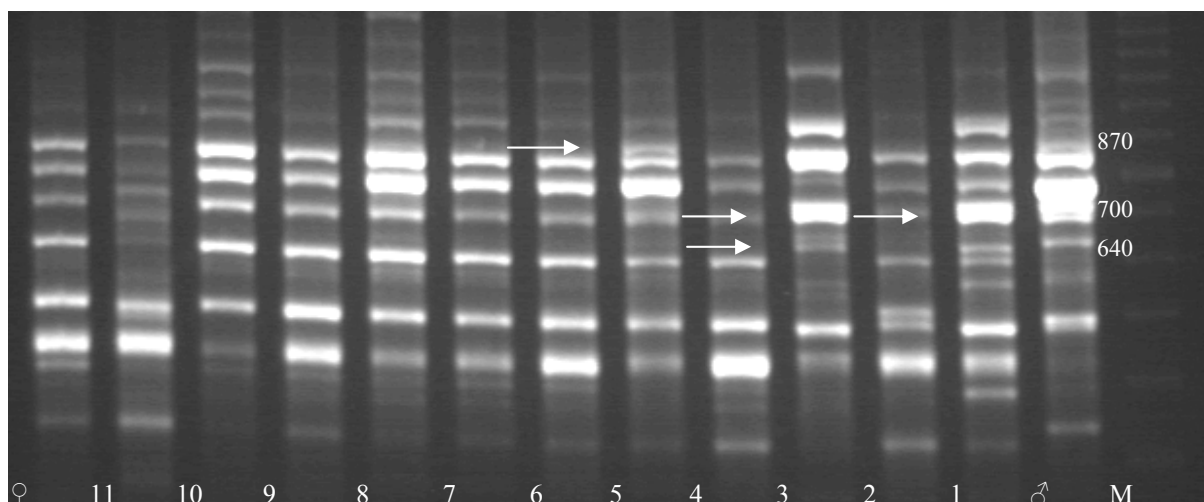
	fragmentek (bp)	megjelent (egyedek száma)	nem jelent meg (egyedek száma)	
2 primer	820	13	0	
	790	13	0	
	590	13	0	
3 primer	920	14	0	
	760	14	0	
	720	14	0	
	650	14	0	
	540	14	0	
	490	14	0	
	900	14	0	
4 primer	820	14	0	
	640	14	0	
	610	14	0	
	500	14	0	
	1410	14	0	
5 primer	1400	14	0	
	1500	14	0	
	950	14	0	
	880	14	0	
	740	14	0	
	700	14	0	
	560	14	0	
	440	14	0	
	380	14	0	
	6 primer	1100	14	0
		1080	14	0
		1020	14	0
		870	14	0
800		14	0	
740		14	0	
700		14	0	
620		14	0	
540		14	0	
510		14	0	
AB1 primer	1000	14	0	
	890	14	0	
	780	14	0	
	620	14	0	
	480	14	0	
	410	14	0	
	360	14	0	
	310	14	0	



5. kép: RAPD-mintázat a diploid ezüstkárász nőstény × ponty hím keresztezéséből (3. primer)
 A nyilak mutatják az anya- és az apaspecifikus fragmenteket (M:a fragment mérete).



6. kép: A triploid ezüstkárász nőstény × széles kárász utódainak RAPD-mintázata
 (3. primer, M: a fragment mérete).



7. kép: Triploid ezüstkárász nőstény × aranyhal hím keresztezéséből származó utódok RAPD-mintázata (2. primer). A fehér nyilak az aranyhal-specifikus fragmenteket jelölik (M: fragment mérete).

4.3. Új tudományos eredmények

1. Új adatokat írtam le az ezüstkárász faj esetén tapasztalható eltérő kromoszómaszámok kialakulásának, illetve a faj rendkívüli alkalmazkodóképességének magyarázatához. Triploid ezüstkárász nőstény és aranyhal keresztezés során elsőként mutattam ki az aranyhal genomját az utódokban, így igazoltam az aranyhal és a triploid ezüstkárász kétszülős szaporodásának lehetőségét. Diploid ezüstkárász és rózsás díszmárna szaporítása során igazoltam annak lehetőségét, hogy az ezüstkárásztól távolabb eső fajjal történő kereszteződése eredményezhet triploidizációt, így interspecifikus triploid egyedek jöhetnek létre, tehát a triploid állományok lehetnek allopoliploidok.
2. A vonatkozó irodalomban található adatok szerint az ezüstkárász hímmel termékenyített triploid nőstényben megjelennek az apai genomrészek. Ezt az adatot kiegészítettem azzal a megfigyeléssel, hogy ez a jelenség nem minden esetben mutatkozik meg, azaz a triploid ezüstkárász nőstények saját faj hímeivel termékenyítve is szaporodhatnak ginogenetikusan.
3. Vörösvérsejtmag vizsgálatokkal igazoltam, hogy hazánk területén előfordul olyan hím, amelynek DNS mennyisége a diploid genom DNS mennyiségét meghaladja.
4. Kromoszómaszám-vizsgálataimmal igazoltam, hogy az irodalmi adatok szerint tapasztalható kromoszómaszám különbség okai között szerepelhet a hibridizáció, illetve a triploid állatok kétszülős szaporodása.
5. A hazai ezüstkárász állományok genetikai vizsgálatához meghatároztam a hat leginformatívabb RAPD primert.

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

Az ezüstkárásznak jelenleg három változatát ismerjük: a diploid, a triploid és a tetraploid formákat. Mindhárom forma megtalálható Ázsia és Európa területén is. Figyelembe véve a faj európai megtelepedésével kapcsolatos fentebb idézett irodalmak ellentmondásait, a diploid változat eredete nem tisztázható megnyugtató módon. A rendelkezésre álló források alapján azonban valószínűnek tekintem, hogy az 1977-ben betelepített diploid egyedek, illetve a korábban már meghonosított aranyhal elvadult egyedek elterjedéséről van szó.

Nemzetközi irodalmi adatok alapján (JIANG et al. 1983, ABRAMENKO és KRAVCHENKO 1998) várhatjuk, hogy a triploid populációkban is előfordulnak hímek. A vörösvérsejtmag-terület meghatározása során öt olyan hím egyedet találtam, amelynek DNS-mennyisége meghaladta diploid állatok DNS-mennyiségét, azonban kromoszóma vizsgálatok nélkül nem állíthatom, hogy azok valóban triploidok voltak. A vörösvérsejtmag vizsgálatok alapján feltehetően ABRAMENKO és KRAVCHENKO (1998) leírásának megfelelően kromoszómaszámuk 100 és 150 között volt. Mozaikos hím egyed természetes előfordulását már korábban megfigyeltem (TÓTH 1998).

A kapott eredmények értékelése ABRAMENKO és KRAVCHENKO (1998) vizsgálatai szerint történt. Saját vizsgálataim során nem tudtam csoportokat elkülöníteni, azonban eredményeim szerint a százalékos megoszlás szélső értékei összhangban voltak ABRAMENKO és KRAVCHENKO (1998) megállapításával (12. táblázat).

12. táblázat: Saját vizsgálati eredményem összehasonlítása a vonatkozó irodalmi adatokkal.

	2n-3n
ABRAMENKO és KRAVCHENKO (1998)	37,03 % - 100%
Saját vizsgálat	40,65%-100%

Szaporítási vizsgálataim során igazoltam több szerző (OJIMA et al. 1975, PINTÉR 2002, STRANAI 1999, GOLOVINSKAYA et al. 1965, RECOUBRATSKY et al. 1995) állítását, amely szerint a diploid ezüstkárász ponttyal és széles kárással életképes diploid hibridet hoz létre. (8. kép)



8. kép: Saját vizsgálatból származó diploid ezüstkárász nőstény és széles kárász hibridje.

A citogenetikai vizsgálatok során nem igazolódott az a feltevés, hogy a ponty, illetve a széles kárász fajokkal való hibridizáció poliploid egyedek eredményez. Poliploid egyed esetünkben egy, az ezüstkárásztól rendszertanilag lényegesen távolabb eső rózsás díszmárna hímmel való keresztezés során jött létre. Mesterséges megtermékenyítéskor tapasztalt jelenség, hogy a második poláros test visszamaradását vagy újrafúzióját előidézheti az, hogy idegen faj spermájával megtermékenyítünk, így az eredmény interspecifikus triploid hibrid (HORVÁTH személyes közlés). Természetes körülmények között az ezüstkárász találkozhat tőle távol eső fajok hímjeivel, pl. a márnával (*Barbus barbus* LINNAE 1758) (HOLCIK 1980), így interspecifikus triploid hibridek természetes körülmények között is keletkezhetnek. Triploid egyed létrejöttét OJIMA et al. (1975) szerint a következőképpen is elképzelhető: ponty és az ezüstkárász diploid hibridjeinek ponttyal történő visszakeresztezése esetén az utódok között kis mennyiségben triploid egyedek fordulnak elő. Bármelyik esetet tekintem, allopoliploidról beszélünk, mivel a többletgenom más fajtól származik. Ez a triploid ezüstkárász allopoliploid mivoltát támasztja alá, tehát a triploid ezüstkárász vélhetően hibridizáció eredményeként jött létre, amely összhangban van FISTER és SOLDATOVIC (1989), MURAKAMI és FUJITANI (1997), KALOUS et al. (2004) leírásával, továbbá HORVÁTH (2003) szóbeli megállapításával. Nem osztom tehát FAN és LIU (1990) nézetét, miszerint az ezüstkárász szükségszerűen autopoliploid. Ugyanakkor meg kell említeni, hogy NAGY (1978) szerint a természetben találkozhattunk a spontán ginogenezis jelenségével, ami elméletileg autopoliploid állatok kialakulását eredményezheti. Tetraploid és diploid egyedek

párosodása szintén olyan triploid ezüstkárász egyedek kialakulásához vezethet, amelyek autopoliploidok. Magyarország területén eddig tetraploid egyedet nem figyeltem meg.

Figyelembe véve, hogy a diploid ezüstkárász kereszteződik a ponttyal, és fertilis F1 utódokat képez (OJIMA et al. 1975), feltételezhetjük, hogy az F2 generációban a diploid egyedek között több olyan egyed lehet, amely kromoszómaszámát az F1 generáció hibrid jellege meghatározza. A ponty, illetve a többi potenciálisan számításba jöhető faj haploid kromoszómaszáma meghatározó a diploid hibridek, illetve azok utódainak kromoszómaszámát illetően. Ez részben magyarázhatja azt, hogy miért találtam a diploid (2n) egyedek esetén is különböző kromoszómaszámú egyedeket (2n=96-104). Amennyiben triploid (3n) ezüstkárász nőtényt ezüstkárász, illetve aranyhal hímmel párosítotunk, akkor – ellentétben a többi pontyféle hímjével – hím egyedek is lesznek az utódnemzedékben (JIANG et al. 1983, ZHOU et al. 2000/a), illetve az apa genetikai állományának részei megtalálhatók az utódokban (ZHOU et al. 2000/a, TÓTH et al. 2005). Ez részben magyarázza a nemzetközi irodalom által említett klónvonalak közötti kromoszómaszámbeli különbségeket, továbbá magyarázhatja ABRAMENKO és KRAVCHENKO (1998), illetve a saját vizsgálataim során mutatkozó diploid (2n) genomnál több DNS-mennyiséggel rendelkező hímek jelenlétét. Vizsgálataim során igazolódott, hogy aranyhal hímmel történő termékenyítésből származó utódok között van olyan egyed, amelynek kromoszómaszáma (184) lényegesen eltér az anya kromoszómaszámától (156). A kromoszómaszám további változását eredményezheti a kromoszómavesztés (GUI et al. 1991, MILLER 1997), aminek eredményeként ginogenetikus szaporodásmód esetén is igaz, hogy az utód és az anya között kromoszómaszámbeli különbség alakulhat ki, így a klonális öröklődés nem teljes. ZHOU (2000/a) két különböző klónvonal keresztezése során azt tapasztalta, hogy az utódokban megjelennek az apai genom részletei, ugyanakkor az anyai genom nem minden részlete található meg, ami valószínűleg kromoszóma-vesztés eredménye. A kromoszómavesztés jelenségével saját vizsgálataim során is találkoztam. Néhány esetben azt tapasztaltam, hogy az utódok között van olyan egyed, amelynek kromoszómaszáma kisebb, mint az anyáé. Ennek a jelenségnek is szerepe lehet a természetes populációkban található kromoszómaszám változatosságban (17. táblázat).

Poliploid egyedek hősokkal is létrehozhatók (BERCSÉNYI et al. 1998). Igazolt jelenség továbbá (DONG et al. 1996), hogy a triploid ezüstkárász ponty hímmel való termékenyítése hősökké hatással kombinálva tetraploid interspecifikus hibrid létrejöttéhez vezethet. Magyarország kisvízfolyásain helyenként találkozhatunk a hőszennyezés jelenségével. Ezekre általában jellemző a rendszertelenség és az időszakosság. Nem zárható ki, hogy az ívási időszakban bekövetkező hőszennyezések hatást gyakorolhatnak a fejlődő ikrára, ami az adott élőhelyen különböző DNS-mennyiséggel rendelkező egyedek előfordulásához vezethet.

17. táblázat: Triploid ezüstkárász egyedek különböző kromoszómaszámai
(FISTER és SOLDATOVIC 1989)

triploid kromoszómaszám
150
141
165–166
148
160
160
146
152
130-180

A triploid ezüstkárász nőstény és a ponty, széles kárász és rózsás díszmárna hímek keresztezése során RAPD-analízissel igazoltam, hogy az utódok ginogenetikus úton jönnek létre, az apai genom nem vesz részt az utód kialakításában. A saját keresztezési vizsgálataim szerint ugyanakkor az ezüstkárász hímmel való termékenyítésből származó utódokból sem sikerült kimutatni az apai genom részleteit, ami ellentmond több szerző (JIANG 1983), (ZHOU et al. 2000/a) állításának. Ez valószínűleg azzal magyarázható, hogy a triploid ezüstkárász nőstény és a diploid hím képes a kétszülős szaporodásra, azonban az nem minden esetben következik be. Kiemelendő ugyanakkor, hogy az aranyhal és az ezüstkárász hímekkel történő párosítás esetén a jelenség egyaránt bekövetkezhet.

Korábbi ismereteink szerint a triploid ezüstkárász ginogenezissel szaporodik természetes körülmények között (KOBAYASHI et al. 1970, LIU et al. 1978, UEDA és OJIMA 1978), és az utódok minden esetben klónok. Tudjuk azonban, hogy ez a populáció alkalmazkodásához szükséges változatosság kialakulásával nem jár együtt, így elméletileg a ginogenetikus populációk nem képesek a gyors környezeti változásokat tolerálni. A legújabb adatok, illetve saját vizsgálataim alapján azonban feltételezhető, hogy az ezüstkárász esetében a ginogenezis mellett a kétszülős szaporodás lehetősége is biztosított. Valószínű, hogy a ginogenezis inkább a faj terjedését, és az élőhelyen való gyors megtelepedését segíti, a kétszülős szaporodás pedig amellet, hogy lehetővé teszi az élőhelyhez történő gyors alkalmazkodást, a túlélési sikerhez elengedhetetlen genetikai variációt is létrehozhatja. ZHOU et al. (2000/a) vizsgálatai alapján kijelenthető, hogy a különböző klónvonalak között különbségek tapasztalhatók a kromoszómaszámban, a testalkatban, a

növekedésben, az ivási időben és a szérumfehérjék fenotípusában, tehát az interklonális heterogenitás a fenotípusban jelentkezik, ami részben az előbbieken leírt kétszülős szaporodás jelenségével magyarázható. A triploid ezüstkárász-populációk alkalmazkodóképességének szempontjából a klónvonalak közötti különbség alapvető jelentőségű. Erre a különbségre a populáció gyorsan szert tehet, hiszen az adott élőhelyhez adaptálódott gének egy részét véletlenszerűen egyetlen kétszülős szaporodás is biztosíthatja. Ez kiemelt jelentőségű tény a gyors alkalmazkodóképesség szempontjából. Evolúciós sikerüket a hibridogenezissel szaporodó fajokéhoz hasonlóan értékelhetjük. A hibridogének "genetikai paraziták" (BEUKBOOM és VRIJENHOEK 1989), amelyek az adaptációs képességet készen kapják a szülő fajoktól. Az egyik legismertebb példa a *Poeciliopsis monacha-occidentalis* faj. A déli, Mexikóban élő populáció intoleráns a hideg vízhőmérsékletre. Az északi változat azonban egy generáción belül hidegtűrővé vált, mivel a helyi *Poeciliopsis occidentalis* genomból a hidegtűrésért felelős gének átkerültek utódaikba (BEUKBOOM és VRIJENHOEK 1989).

FENG et al. (1992) a rokon *Carassius auratus langsdorfii* fajnál igazolta a triploid ginogenetikus ivarsejtképződés során a rekombináció jelenségét. A rekombináció mértéke az ezüstkárász esetén GUI et al. (1991) vizsgálatai alapján megkérdőjelezhető. További kérdésként merül fel, hogy a ginogenetikus ikra képződése során zajló rekombináció elegendő változatosságot eredményez-e a populáció hosszú távú túléléséhez. WILLIAMS (1984/c) szerint a partenogenezis során bekövetkező rekombináció kizárólag a heterozigócia és a homozigócia kérdését érintik, azonban amennyiben GUI et al. (1991) megállapításai helytállóak és a homológ párosodás a 10. ábrán bemutatott, véletlenszerű, kaotikus módon zajlik, akkor feltételezhető, hogy a rekombináció sem az eddig leírt törvényszerűségeknek megfelelő módon zajlik. A szerző a rekombináció lehetőségét nem tárgyalja. A ginogenetikus utódok között a rekombináció okozta különbséget saját RAPD vizsgálataim, illetve az irodalomban található RAPD-vizsgálatok nem mutatják ki. Ennek oka valószínűleg az, hogy a rekombináció mértéke olyan alacsony, hogy a RAPD módszer ezt nem érzékeli, tehát valószínű, hogy a FENG et al. (1992) által leírt ginogenetikus rekombináció önmagában nem okozhat olyan mértékű varianciát az egyes klónvonalak között, ami a populáció túlélőképességének szempontjából értékelhető volna, így a túlélési sikerhez szükséges változatosság inkább a hibrid jelleg és a kétszülős szaporodás együttes eredménye. ZHOU et al. (2000/a) az ezüstkárász fajon végzett vizsgálataik alapján beszámolnak a RAPD által is kimutatható szomatikus rekombinációról, azonban a jelenséget a triploid ezüstkárászok kétszülős szaporodása esetén tapasztalták.

A rendelkezésre álló irodalom és a saját vizsgálataim alapján az ezüstkárász szaporodási mechanizmusa a következőként írható le: a váltivarú populációban diploid nőstényekből taxonómiaiilag távolabb eső fajjal történő hibridizáció következményeként, vagy spontán diploid

ginogenetikus ikraképződéssel triploid utódok keletkezhetnek. A poliploidizáció és a hibridizáció gyakran jár együtt csak nőstény egyedekből álló populációk létrejöttével (ALVES et al. 2001). A triploid nőstény egyedek kétféleképpen tudnak szaporodni. Egyfelől képesek a kétszülős szaporodásra ezüstkárász vagy aranyhal hímmel, másfelől képesek a triploid ginogenetikus utódnemzésre más fajok hímjével. Az adott élőhelyen így diploid ($2n$) és triploid ($3n$) populációk élnek. A diploidok váltivarúak, a triploidok pedig – kevés kivétellel – csak nőstények.

A **ginogenezis** során más faj spermája termékenyíti meg az ikrát, az utódok tökéletesen az anyai tulajdonságokat örökítik, az idegen faj hímjének genetikai anyaga nem vesz részt a szaporodásban. Az ilyen utódok – a kismértékű rekombinációtól eltekintve – egymásnak is klónjai. Az utódképződés során a rekombináció nem vezet érzékelhető genetikai változatossághoz, az adott klónvonal alkalmazkodóképessége lényegesen kisebb, mint a kétszülős szaporodásból származó utódoknak (BEUKEBOOM és VRIJENHOEK 1989). A ginogenetikus utódok számukra optimális környezetben egy niche-t elfoglalhatnak, azonban a környezeti tényezők változása esetén az egyedek közötti szelekció helyett az egész klónvonal szelekciója következik be. Szélsőséges esetben ez akár okozhat tömeges ezüstkárász-pusztulást is. Az ezüstkárász ginogenetikus állományainak alkalmazkodóképességét tehát az interklonális heterogenitás mértéke határozza meg.

A **kétszülős szaporodás** során a triploid ikrát ezüstkárász, vagy aranyhal híme termékenyíti meg, a hím genetikai anyaga, vagy annak egy része bejut az utódba (feltehetően utódonként különböző mértékben), így az utódok nem 150, hanem több kromoszómával rendelkezhetnek. Ezek között az egyedek között már hímek is megjelenhetnek, amelyek kromoszómaszám tekintetében vagy mozaikosak (ABRAMENKO és KRAVCHENKO 1998, TÓTH 1998), vagy triploidok (ABRAMENKO és KRAVCHENKO 1998). A kétszülős szaporodás során tehát új klónvonalak kialakulása válik lehetővé, amelyek az adott élőhelyen a ginogenetikus szaporodási lehetőséggel is rendelkező triploid állomány alkalmazkodóképességét nagymértékben növelik.

A fent leírt folyamat az adott körülményekhez alkalmazkodva folyamatosan zajlik. Az újonnan kialakult klónvonalak alkalmazkodóképessége függ a poliploiditást kialakító hibridizációban kapott génektől, és a kétszülős szaporodáskor kapott kromoszómákon található génektől.

A fentiekhez hasonló jelenséget figyeltek meg LAMATSCH et al. (2002) az amazon molly (*Poecilia formosa*), továbbá ALVES et al. (2001) a *Leuciscus alburnoides* fajoknál. A két eset között különbség volt a mozaikos egyedek jelenlétében (*Poecilia*), illetve hiányában (*Leuciscus*). Ezt a szerzők a szaporodási komplex kialakulásának idejével hozzák összefüggésbe. A mozaikos egyedek jelenléte a komplex fiatal jellegére utal, míg annak hiánya a stabilizálódást tükrözi. Ennek alapján az ezüstkárász $2n-3n$ és az aranyhal által alakított szaporodási komplex viszonylag fiatal, mivel mozaikos egyedek megfigyelhetők állományaikban.

Az irodalomban található adatok, illetve saját vizsgálataim alapján megállapítom, hogy a *Carassius* genus alkalmas a halak evolúciós folyamatainak tanulmányozására.

A diploid ezüstkárász X rózsás díszmárna interspecifikus triploid hibrid tovább-szaporításával szükségesnek tartom vizsgálni, hogy a hibridek képesek-e a triploid ginogenezis folyamatára. Ezzel arra is választ kapnánk, hogy a természetes vizeinkben található 100-nál több, de 150-nél kevesebb kromoszómával rendelkező egyedek képesek-e az utódnemzésre.

Az aranyhalat már az 1700-as években behozták Európába, egyes szerzők az ezüstkárász megjelenését természetes migrációval hozzák összefüggésbe, és a korábbi észlelések során leírt egyedeket az ezüstkárász természetes bevándorlásának bizonyítékaként kezelik. Nyitott kérdés, hogy amennyiben az ezüstkárász vagy az aranyhal visszavadult formája valóban megtalálható volt már a XX. század előtt is, akkor miért nem volt képes a jelenleg tapasztalt mértékű gradációra. Javasolom ezért az ezüstkárász mennyiségi arányainak összehasonlítását az emberi hatásokkal különböző mértékben terhelt vízgyűjtő területeken. Ehhez, az emberi hatások leírása és értékelése mellett átfogó céltudatos faunisztikai vizsgálatokra is szükség van.

A széles kárász életképes diplid hibridet hoz létre a diploid ezüstkárással. Ez az F1 nemzedék esetleges introgressziója útján az őshonos *széles kárász állomány genetikai megváltozásához vezet*, mivel az F2 F3 stb. nemzedékekben az ezüstkárász genomjának részletei megtalálhatók lesznek. Azokon a természetes élőhelyeken, ahol az ezüstkárász és a széles kárász együtt él javasolom az ezüstkárász radikális ritkítását annak érdekében, hogy az őshonos széles kárász állományunk genetikai állománya tiszta maradjon. Ennek inkább kisebb, zárt tavakban van realitása, ám valószínűleg ott is állandó fenntartási feladatot jelent.

A széles kárász iránti kereslet a horgásztavak üzemeltetőinek körében igen magas. Javasolom, hogy szaporítás céljából kizárólag olyan helyről származó széles kárászt használjunk fel, ahol nem élt mellette ezüstkárász.

Az ezüstkárász kedvelt hal a horgászok körében, ezért – bár telepítését a többi invazív faj mellett jelenleg törvény tiltja – gyakori, hogy „vegyeskeszeg” megnevezéssel, vagy pedig a pontyszállítmánnyal együtt telepítésre kerül horgász vizekbe. Tekintettel a faj terjedésének és elszaporodásának káros következményeire javasolom, hogy a halászati jogszabályok alkotásánál, illetve a jogszabályok betartatása során az ezüstkárász külön elbírálásra kerüljön.

A tógazdaságokban lehalászott ezüstkárászt kizárólag madarak, és ragadozó halaink táplálékként hasznosítsuk zártrendszerű tógazdaságban vagy pedig olyan időszakos vízállásokban (pl. madárvonulási időszakban elárasztott belvizek), amelyek nincsenek összeköttetésben más víztérrel.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

A fajok kialakulásában és túlélési sikerében a környezeti tényezők és a genetikai háttér együttes, összehangolt változása játssza a fő szerepet. Napjainkban az ezüstkárász gyorsan terjed, és igen nagy alkalmazkodóképességről ad tanúbizonyságot. Dolgozatomban ennek lehetséges magyarázatait vizsgáltam. Irodalmi adatok alapján megállapítottam, hogy a ginogenetikus szaporodásmód lehetősége a faj gyors terjedését teszi lehetővé, alkalmazkodóképessége azonban több tényezőre vezethető vissza.

Vörösvérsejtmag-terület meghatározásának segítségével megállapítottam, hogy természetes vizeinkben a diploid, illetve a triploid állományok megtalálhatók, és az egyedek egymáshoz viszonyított DNS-mennyisége eltérést mutat, továbbá a hímek között is vannak a diploid genom DNS-mennyiségénél nagyobb DNS-mennyiséggel rendelkező egyedek. Ez a megállapítás nem különbözik az irodalmi feldolgozásban közölt vizsgálatok eredményeitől. Kromoszómaszám vizsgálattal igazoltam annak lehetőségét, hogy a diploid ezüstkárász távolabb eső fajjal történő kereszteződése eredményezhet poliploidizációt, így allopoliploid egyedek jöhetnek létre, amelyek fenotípusukat tekintve az ezüstkárásztól nem térnek el. Elsőként írtam le hazai vizekből olyan hímet, amely kromoszóma vizsgálatok alapján mozaikos jelleget mutatott.

Kromoszómaszám-vizsgálataim eredményeként magyarázatát adtam az ezüstkárász fajon belül található kromoszómaszámbeli különbségeknek.

RAPD-vizsgálataim során meghatároztam a hazai ezüstkárász állományok genetikai vizsgálatához szükséges 6 legalkalmasabb RAPD-primert. Triploid ezüstkárász nőstény és aranyhal keresztezése során elsőként mutattam ki az aranyhal genomját az utódokban, így genetikai vizsgálattal igazoltam az aranyhal és a triploid ezüstkárász kétszülős szaporodásának lehetőségét. Triploid ezüstkárász nőstény és diploid ezüstkárász hím szaporítása során megállapítottam, hogy az kétszülős szaporodás lehetősége ugyan irodalmi adatok alapján igazolt, de az nem minden esetben következik be.

A rendelkezésemre álló irodalmi és saját adatok alapján új információkat közöltem az ezüstkárász speciális szaporodási mechanizmusát illetően és rövid kitekintést nyújtottam más, hasonló módon szaporodó fajkomplexekre.

Az ezüstkárász alkalmazkodóképességének magyarázataként igazoltam a hibridizáció és a kétszülős szaporodás lehetőségét.

7. SUMMARY

Synchronous and simultaneous changes on environmental factors and genetic background play a key role in the development of species and the success of their survival. Silver crucian carp is a rapidly expanding species with great adaptability. Possible explanations of these changes are discussed in my study. According to literature data a conclusion was drawn that gynogenetic reproduction allows the rapid spreading of the species, however, its adaptability is a result of several other factors.

A sex ratio corresponding to literature data was found in the experimental stock. Experiments on erythrocyte nucleus size determination revealed that diploid and triploid stocks can be found in our natural waters, that there are differences in the amount of DNA in individuals and that individuals with a DNA-amount higher than that of the diploid genome can be found among the males as well. This observation corresponds to the results found in the literature. Analysis of chromosome numbers verified the possibility of polyploidization resulting from hybridization of the silver crucian carp with another species, thus, leading to the occurrence of allopolyploid individuals that do not differ phenotypically from the silver crucian carp. This is the first description of a male in Hungary that showed the signs of a mosaic according to the chromosome studies.

As a result of my chromosome studies an explanation was found for the differences in chromosome numbers within the species of the silver crucian carp.

The six most suitable RAPD-primers were determined for the genetic analysis of the Hungarian silver crucian carps stocks. Following the crossing of a triploid silver crucian carp female and a goldfish male, goldfish genome was detected in the progeny for the first time, thus, the possibility of sexual reproduction of goldfish and triploid silver crucian carp was proven. Following the spawning of a triploid silver crucian carp female and a diploid silver crucian carp male I have concluded that the possibility of sexual reproduction is verified according to the literature, however, it does not occur on every occasion.

According to my own data and the ones found in the literature new information was published concerning the specific reproduction process of the silver crucian carp and a brief overview of other similarly reproducing complexes of species was described.

The possibility of hybridization and sexual reproduction was verified as an explanation of the adaptability of the silver crucian carp.

1. melléklet

IRODALOMJEGYZÉK

- ABRAMENKO M. I., KRAVCHENKO O. V. (1998): Chromosome mosaicism in somatic cells of fish from genus *Carassius* (Pisces: Cyprinidae). In: REDI C.A. (Szerk.): *Cytogenet. Cell Genet.* 81 123. p.
- ALLENDORF F. W., THORGAARD G. H. (1984): Tetraploidy and the Evolution of Salmonid Fishes. In: Turner B.J. (szerk.): *Evolutionary Genetics of Fishes.* New York: Plenum Press., 42. p.
- ALVES M. J., COELHO M. M., COLLARES-PEREIRA M. J. (2001): Evolution in action through hybridisation and polyploidy in an Iberian freshwater fish: a genetic review. *Genetica*, 111. 375-385. p.
- ANTALFI A., TÖLG I. (1971): Halgazdasági abc. Budapest. Mezőgazdasági Kiadó 218. p.
- BALON K.E. (1967): A Duna halfaunájának kialakulása és jelenlegi helyzete és kísérlet a vízi létesítmények következtében várható további változások prognózisára (Vyvoj ichtyofanny Dunaja, jej sucanny stav a pokus o prognózu dalsich zmien po vystavbe vodnych diel). Bratislava: *Biologické Práce*, 13 (1) 5-99. p.
- BANARESCU P., BLANC M., GAUDET J.-L. HUREAU J.-C. (1971): European inland water fish. London: FAO Fishing News (Books) Ltd., 20 p.
- BANARESCU P. [1990]: Distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia. Weisbaden: Aula-Verl, (*Zoogeography of freshwaterers* (2)) 91-92. p.
- BANARESCU P. (2002): Rare and endangered fishes in the drainage area of the middle and lower Danube basin. Bucarest: *Rev.Roum.Biol.* 47 (1-2) 9-19. p.
- BERCSÉNYI M. (1997): Tulajdonságok öröklődése, 53-67. p. In: Szalay, F. (szerk.): *Halgazdálkodás.* Budapest: MOHOSZ, 54. p.
- BERCSÉNYI M., MAGYARI I., URBÁNYI B., ORBÁN L., HORVÁTH L. (1998): Hatching out goldfish from common carp eggs: interspecific androgenesis between two cyprinid species. *Genome.* 41 573-579. p.
- BERG L. S. (1932): Über *Carassius carssius* und *C. gibelio*. *Zoologischer Anzeiger.* 98 15-18. p
- BERINKEY L. (1966): Halak. Budapest: Akadémiai Kiadó, 139. p.
- BEUKEBOOM L. W., VRIJENHOEK R. C. (1998): Evolutionary genetics and ecology of sperm-dependent parthenogenesis. *Journal of Evolutionary Biology* 11 757. p.
- BÍRÓ P. (1995): A Balaton halállománya és halpusztulások. 79-102. p. In: HLAYAI J. (Szerk.): *Környezetvédelmi problémák a VEAB régióban.* Veszprém. Veszprémi Akadémiai Bizottság

- BLOCH M. E. (1782): Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands in Allgemeine Naturgeschichte der Fische 1782-1795. Berlin. I.K.
- BOTTA I. (1985): 88 színes oldal a hazai halakról. Budapest: Mezőgazdasági kiadó, 20. p.
- BREHM A. (1905): Az állatok világa. Budapest: Akadémiai kiadó, 254-256. p.
- CSÁKÁNY I. (1958): Különös új halunk – az ezüstkárász. *Halászat* 5 (12) 238. p.
- CIMINO M. C. (1972): Meiosis in Triploid All-Female Fish (*Poeciliopsis*, *Poeciliidae*). *Science*, 175. 1484-1486. p.
- DONG S., TANIGUCHI N., TSUJI S. (1996): Identification of Clones of Ginbuna *Carassius langsdorfii* by DNA Fingerprinting and Isozyme Pattern. *Nippon Suisan Gakkaishi* 62 (5) 747-753. p.
- FAN, Z., LIU G. (1990): The ploidy and reproductive mechanism of crucian carp, *Carassius auratus gibelio*. *Journal of Fish Biology*, 36 415-419. p.
- FAN Z., SHEN J. (1990): Studies on the Evolution of Bisexual Reproduction in Crucian Carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch). *Aquaculture*, 84 235-244. p.
- FEKETE I. (1955): Halászat. Budapest: Mezőgazdasági kiadó, 111. p.
- FENG Z., OSHIRO T., TAKASHIMA F. (1992): Chromosome synapsis and recombination during meiotic division in gynogenetic triploid ginbuna, *Carassius auratus langsdorfii*. *Japanese Journal of Ichthyology*, 39 (2) 151-155. p.
- FISHER F. (1931): A magyar halászat összefoglaló ismertetése, szerepe és jövője a mezőgazdasági termelésben és a vízgazdálkodásban. Budapest: Magyar Kir. Földművelési Minisztérium, 24. p.
- FISTER S., SOLDATOVIC B. (1989): Karyotype analysis of a gynogenetic population of *Carassius auratus gibelio* BLOCH (*Cyprinidae*) from Pancevacki rit. Beograd: *Acta Veterinaria*, 39 (5-6) 259-268. p.
- FORCE A., LYNCH M., PICKETT F. B., AMORES A., YAN Y. POSTLEHWAIT J. (1999): Preservation of duplicate genes by complementary, degenerative mutations. *Genetics*, 151. 1531-1545. p.
- FUTAMI K., ZHANG H., OKAMOTO N. (2005): Functional divergence of duplicated c-myc genes in a tetraploid fish, the common carp (*Cyprinus carpio*). *Gene*, 363 61-66. p.
- GENG F.-S., ZHOU L., GUI J.-F. (2005): Construction and characterization of a BAC library for *Carassius auratus gibelio*, a gynogenetic polyploid fish. *Animal Genetics*, 36 511-542. p.
- GOLOVINSKAYA K. A., ROMASOV D. D., CHERFAS N.B. (1965): Unisexual and bisexual crucian carp (*Carassius auratus gibelio* BLOCH) forms. *Voprosy Ihtyologii*. 5 614-629. p.
- GORIJUNOVA A. I. (1960): Az ezüstkárász szaporodása. *Voprosy Ihtyologii*. 15 106-110. p.

- GUI J.-F., LIANG S.-C., JIANG Y.-G. (1991): Meiotic chromosome behavior in female intersexes of artificial triploid transparent-colored crucian carp. *Science in China (Series B)*, 34 (11) 1342-1351. p.
- GUTI G. (1993): A magyar halfauna természetvédelmi minősítésére javasolt értékrendszer. *Halászat*, 86 (3) 141-144. p.
- GYÖRE K. (1999): Nemzeti biodiverzitás stratégia és akcióprogram. Szarvas: HAKI, 19. p.
- HANKÓ B. [1931]: Magyarország halainak eredete és elterjedése. [Debrecen: *Debreceni Tisza István Tudomány Egyetem Állattani Intézete*] 17-18. p. (Közlemények)
- HARKA Á. (1997): Halaink. Budapest: Természet- és Környezetvédő Tanárok Egyesülete, 175. p.
- HARKA Á., SALLAI Z. (2004): Magyarország halfaunája. Szarvas: Nimfea Természetvédelmi Egyesület, 144-146. p.
- HECKEL J. (1847): Magyarország édesvízi halainak rendszeres átnézete. (fordítás) Budapest: Akadémiai kiadó, 8-9. p.
- HENSEL K. (1971): Some notes on the systematic status of *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) with further record of this fish from the Danube river in Czechoslovakia. *Vestník Československe Spolecnosti Zoologicke* 35 (3) 186-198. p.
- HERMAN O. (1887): A magyar halászat könyve. Budapest: Természettudományi Könyvkiadó Vállalat, 691. p.
- HOLCÍK J. (1980): *Carassius auratus* (Pisces) in the Danube river. *Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemoslovaca*, 14 (11) 1-43. p.
- HOLOPAINEN I. J., AHO J., VORNANEN M., HUUSKONEN H. (1996): Phenotypic plasticity and predator effects on morphology and physiology of crucian carp in nature and in the laboratory. *Journal of Fish Biology*, 781-798. p.
- HORVÁTH L., ORBÁN L. (1995): Genome and gene manipulation in the common carp. *Aquaculture*, 129 157-181. p.
- HORN P., ZSILINSZKI S. (1988): Akvarisztika. Budapest: Natura kiadó, 175 p.
- JANIC M. PAVLOVIC M. (1987): Ovarium of goldfish (*Carassius auratus gibelio* Bloch) after treatment with LHRH and HCG and Oestradiol dipropionate. Beograd: *Acta Veterinaria*, 37 (5-6) 275-282. p.
- JÁSZFALUSI L. (1959): Holtágaink jövő hala az ezüstkárász. *Halászat*, 6 (11) 207. p.
- JIANG Y., LIANG S., CHEDN B., YU H., SHAN S., YANG D., LIN S., SHEN G. (1983): Biological effect of heterologous sperm on gynogenetic offspring in *carassius auratus gibelio*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 8 (1) 13. p.
- KALLMAN K. D. (1984): A new look at sex determination in Poeciliid fishes 151. p. In: Turner B. J. (szerk) *Evolutionary Genetics of Fishes*. New York: Plenum Press., 636. p.

- KALOUS L., BOHLEN J., RÁB P. (2004): What fish is *Carassius gibelio*: Taxonomic and nomenclatoric notes. *Proceedings of XI. European Congress of Ichthyology*. Tallinn, Estonia, September 6-10, 2004, Book of abstracts 26-27. p. ISBN 9985-4-0396-7.
- KAVUMPURATH S., PANDIAN T.J. (1990): Induction of triploidy on the zebrafish *Brachidanio rerio*. *Aquaculture and Fisheries Management* 21 299-306. p.
- KENESSEY A. (1868): Halaink és haltenyésztésünk. Budapest: Magyar Tudományos Akadémia.
- KOBAYASHI H., KAVASHIMA Y., TAKEUCKI N. (1970): Comparative chromosome studies in the genus *Carassius*, especially with a finding of polyploidy in the ginbuna. *Japanese Journal of Ichthyology*, 17 153-160. p.
- KOTTELAT M. (1997): European freshwater fishes. *Biologia*, 52 (5) 52. p.
- KOVÁCS N. (1999): Kiszoríthatják-e a betelepített halfajok az őshonos fajokat? Diplomadolgozat. Gödöllő: Gödöllői Agrártudományi Egyetem
- KRIESCH. (1868): Halaink és haltenyésztésünk. Budapest: Magyar Tudományos Akadémia.
- KUKARADZE A. M., MARIJAS L. F. I. (1975): Kiegészítés az al-dunai ezüstkárász (*Carassius gibelio* BLOCH) ökológiájához. *Voproszi Ihtyologii*, 15 (3) 92. p.
- LAMATSCH D. K., SCHMIDT M., SCHARTL M. (2002): A somatic mosaic of the gynogenetic Amazon molly. *Journal of Fish Biology*, 60 (6) 1417-1422. p.
- LEGGATT R. A., IWAMA G. K. (2003): Occurrence of polyploidy in the fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 13. 237-246. p.
- LELEK A. [1987]: Threatened Fishes of Europe. Weisbaden: Aula-Verlag 171-172. p. (The Freshwater Fishes of Europe. 9.)
- LIU S., SHEZAKI K., HASHIMOTO K., KOBAYASHI H. (1978): Simplified techniques for determination of ploidy in ginbuna, *Carassius auratus langsdorfii*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 44 601-606. p.
- LUTZ P. L., NILSON G. E. (1994): The brain without oxigen, Causes of failure and mechanisms for survival. Austin: R.G. Landes Company, 49-63. p.
- MEYER A., VAN DE PEER Y. (2005): From 2R to 3R: evidence for a fish-specific genome duplication (FSGD). *Bioesseys*, 27 (9) 937-945. p.
- MILLER O. J. (1997): Chromosome Changes in Cell Differentiation. *Genetics*, 146. 1-8. p.
- MOHAY J. (1981): Hibridizáció és poliploidia. 164-168. p. In: VIDA G. (szerk) Az evolúció genetikai alapjai. Budapest, Natura, 317. p.
- MONACO P. J., RASCH E. M., BALSANO J. S. (1984): Apomictic Reproduction in the Amazon Molly, *Poecilia formosa* and its triploid hybrids. 311. p. In: Bruce J. T. (szerk) *Evolutionary Genetics of Fishes*. New York: Plenum Press., p 636.

- MURAKAMI M., FUJITANI H. (1997): Polyploid-specific repetitive DNA sequences from triploid ginbuna (Japanese silver crucian carp, *Carassius auratus langsdorfii*). *Genes Genet. Syst.* 72 107-113. p.
- NAGY A. (1978): A ginogenezis halászati jelentősége. *Halászat* 24 (71) 135-137. p.
- OHARA K., DONG S., TANIGUCHI N. (1998): Identification and distribution of clonal lines detected by DNA polymorphism in silver crucian carp (*Carassius langsdorfii* collected from the Monobe and Niyodo rivers. *Japanese Journal of Ichthyology*, 45 (1) 21-27. p.
- OJIMA V., HAYASHI M., UENO K. (1975): Triploidy appeared in the back-cross offspring from funacarp. *Proceeding of Japan Academy of Sciences*, 51. 702-706. p.
- PALA I., COELHO MM. (2005): Contrasting views over a hybrid complex: Between speciation and evolutionary „dead-end” *Gene*, 347 (2) 283-394. p.
- PATAKINÉ VÁRKONYI E., TÓTH B. (2006): Cytogenetic studies and reproductive strategies of an invasive fish species, the silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch). 243-260. p. In: E. Pisano, C. Ozouf-Costaz, F. Foresti & B. G. Kapoor (Szerk.): *Fish Cytogenetics*. Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Ltd. 510. p.
- PAULOVITS G., TÁTRAI I., MÁTYÁS K., KORPONAI J., KOVÁCS N. (1998): Role of prussian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) in the nutrient cycle of the Kis-Balaton Reservoir. *International Review of Hydrobiology*, 83 467-470. p.
- PENÁZ M., RÁB P., PROKES M. (1979): Cytological analysis, gynogenesis and early development of *Carassius auratus gibelio*. *Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemoslovacae*, 13 (7) 1-33. p.
- PENÁZ M., DULMAA A. (1987): Morphology, population structure, reproduction and growth in mongolian populations of *Carassius auratus gibelio* (Pisces: Cyprinidae). *Folia Zoologica*, 36 (2) 161-173. p.
- PÉNZES B., TÖLG I. (1993): Hím ezüstkárász bizonyító példányok. *Halászat*, 86 (3) 134. p.
- PÉNZES B., TÖLG I. (1994) : Egyre több a hím ezüstkárász. *Halászat*, 87 (4) 178. p.
- PINTÉR K. (1980): Exotic fishes in Hungarian Waters: their importance in Fishery Utilization of natural water bodies and fish farming. *Fish. Mgmt*, 11 (4) 163-167. p.
- PINTÉR K. (2002): Magyarország halai. Budapest Akadémiai Kiadó, 116-118. p.
- RECOUBRATSKY A. V., EMELYANOVA O. V., CHERFAS N. B., PANKRATIEVA E. V. (1995): Selection of hybrids between crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) and common carp (*Cyprinus carpio* L.) for improvement of reproductive ability: successes and problems. *Aquaculture*, 137 271-284. p.

- SHARAF M S., HANY I., HÚSVÉTH F., (1997): Studies on the spawning cycle in the gibel (*Carassius auratus gibelio* L.) at Keszthelyi Bay. *Állattenyésztés és takarmányozás*, 46 (6) 499-506. p.
- SPECZIÁR A., BÍRÓ P., TÖLG L. (1999): Öt pontyféle tápláléka és táplálkozási stratégiája a Balaton főbb élőhelyein. *Halászat*, 92 124-132. p.
- STRANAI I. (1999): The find of natural hybrid of *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) × *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758). *Czech Journal of Animal Science*, 44 515-522. p.
- SZOVÁTAY GY. (1978): A tógazdaság szervezésének állategészségügyi szempontjai. *Halászat*, 24 (71) 21-23. p.
- SZALAY M., (1954): Új halfaj Magyarországon. *Halászat*, 1 (3) 16. p.
- TAHY B. (1976): Évközi felmérés. *Halászat*, 22 (69) 137. p.
- TÓTH B. (1998) Az ezüstkárász (*Carassius auratus gibelio* BLOCH) szaporodása mint új evolúciós stratégia (Hazai ökológiai, gazdasági és természetvédelmi problémái). Diplomadolgozat Gödöllő: Gödöllői Agrártudományi Egyetem
- TÓTH B., VÁRADI L., VÁRKONYI E., HIDAS, A. (2000): Silver crucian carp in the Danube river basin. *Tiscia Monograph Series*, 42 61-65. p.
- TÓTH B., VÁRKONYI E., HIDAS A., EDVINÉ MELEG E., VÁRADI L. (2005): Genetic analysis of offspring from intra- and interspecific crosses of *Carassius auratus gibelio* by chromosome and RAPD analysis. *Journal of Fish Biology*. 66 784-797. p.
- TÓTH J. (1975): A brief account on the presence of the silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* BLOCH 1873) in the hungarian section of the Danube. Budapest: *Annales Univ. Sci. Budapestensis Section Biologica*, 17. p.
- UEDA T., OJIMA Y. (1978): Differential chromosomal characteristic in the Funa subspecies (*Carassius*). *Proceeding of the Japan Academy*, 54B 283-288. p.
- VÁRADI L. (2000): Halgenetika. 123. p. In: Horváth L. (szerk.): *Halbiológia és haltenyésztés*. Mezőgazda kiadó, 439. p.
- VÁSÁRHELYI I. (1958): Jövevényhalak a Kárpát-medence faunájában. *Halászat*, 5 (12) 232. p.
- WILLIAMS S. M. (1984/a): Evolutionary Ecology of Unisexual Fishes 375. p. In: TURNER B. J. (szerk.): *Evolutionary Genetics of Fishes*. New York: Plenum Press., 636. p.
- WILLIAMS S. M. (1984/b): Evolutionary Ecology of Unisexual Fishes 377. p. In: TURNER B. J. (szerk.): *Evolutionary Genetics of Fishes*. New York: Plenum Press., 636. p.
- WILLIAMS S. M. (1984/c): Evolutionary Ecology of Unisexual Fishes 387-391. p. In: TURNER B. J. (szerk.): *Evolutionary Genetics of Fishes*. New York: Plenum Press., 636. p.

ZHOU L., WANG, Y., GUI J. F. (2000/a): Genetic Evidence for Gonochoristic Reproduction in Gynogenetic Silver Crucian Carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) as Revealed by RAPD Assays. *Journal of Molecular Evolution* 51 498-506. p.

ZHOU L., WANG Y., GUI J. F. (2000/b): Analysis of genetic heterogeneity among five gynogenetic clones of silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch, based on detection of RAPD molecular markers. *Cytogenetic and Cell Genetics*, 88 133-139. p.

YANG L., YANG S-T., WEI X. H., GUI J. F. (2001): Genetic diversity among different clones of the gynogenetic silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio*, revealed by transferrin and isozyme markers. *Biochemical Genetics*, 39 (5/6) 213-225. p.

2. melléklet

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Tisztelettel szeretnék köszönetet mondani külső konzulensemnek, **Dr. Várkonyi Eszternek**, aki munkám során mind a kísérletek megtervezésében, mind pedig a vizsgálati módszerek elsajátításában a legtöbb segítséget nyújtotta. Köszönöm belső konzulensemnek **Dr. Váradi Lászlónak** a téma választását, illetve a konkrét szakmai kérdéseket illető iránymutatásait. Köszönettel tartozom továbbá **Dr. Hidas Andrásnak** a RAPD vizsgálatokban nyújtott fáradhatatlan munkájáért, kollégáimnak és barátaimnak, **Hegyi Árpádnak** és **Béres Tibornak** a képes dokumentáció, illetve a szükséges technikai háttér biztosításáért, **Dr. Horváth Ákosnak** a nyelvi nehézségek leküzdésében nyújtott segítségéért. Végezetül szeretném megköszönni a Szent István Egyetem Halgazdálkodási Laboratóriumának, és vezetőségének, **Dr. Horváth Lászlónak** és **Dr. Urbányi Bélának**, hogy a vizsgálatokhoz szükséges szakmai segítségüket és a tanszék teljes infrastruktúráját számomra hozzáférhetővé tették.

