

MTA Doktori értekezés tézisei

**A süllő (*Sander lucioperca* L.) domesztikációja során fellépő
viselkedési és genetikai változások vizsgálata**

Dr. Molnár Tamás

Kaposvár

2025

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés.....	3
1.1. A dolgozatban ismertetett vizsgálatok célkitűzései	4
2. Anyag és módszer	4
2.1. Kísérleti rendszer.....	4
2.2. Kísérleti halak	4
2.3. Adatgyűjtés, statisztikai értékelés	5
2.3.1. Tápra szoktatás sikere és a személyiségtípus, valamint a testméret összefüggése	5
2.3.2. Élőhal-predációs vizsgálatok.....	6
2.3.2.1. Élőhal-predáció és a tápfogyasztási hajlam összefüggése	6
2.3.2.2. Élőhal-predáció során a prédaméret preferenciája	7
2.3.3. Takarmányfogyasztás és táplálkozási hierarchia	8
2.3.4. Genetikai vizsgálatok (az állománymenedzsment hatása és a pelletált takarmányra szoktatás hatása).....	9
3. Eredmények.....	11
3.1. A halak viselkedésének változása az intenzív tartás során	11
3.2. Élőzsákmány-predációs vizsgálatok	12
3.2.1. A felfedező magatartás, a pelletfogyasztásra való hajlam és a predációs gyakorlat hatása a süllő zsákmányszerzési teljesítményére	12
3.2.2. A zsákmányméret-preferencia vizsgálata.....	13
3.3. Takarmányfogyasztás és táplálkozási hierarchia	15
3.4. Az állománymenedzsment hatása a genetikai összetételre	16
3.5. A pelletált takarmányra szoktatás hatása a genetikai összetételre	19
4. Új tudományos eredmények.....	24
5. A dolgozat elkészítéséhez felhasznált saját közlemények jegyzéke	25

1. Bevezetés

A modern akvakultúra a mezőgazdaság rendkívül dinamikusan fejlődő ágazata, mely dinamizmus az új fajok tenyésztésbe való bevezetésétől, valamint a jobb termeléshez szükséges eszközök és módszerek fejlesztésétől jelentősen függ. A sügérfélék az egyik legfontosabb család az édesvízi akvakultúra diverzifikációs szempontjából. A süllő (*Sander lucioperca* L.) egy nagytestű, ökológiai és gazdasági szempontból is nagy jelentőséggel bíró sügérféle. A három eurázsiai süllőfaj közül Közép-Európában és Nyugat-Ázsiában rendelkezik a legnagyobb élőhelyi elterjedési területtel, és az európai országokba is betelepítették. A süllő kulcsszerepet játszik az európai vízi ökoszisztémákban (FAO, 2025), és értékes erőforrásokat biztosít a recirkulációs akvakultúra-rendszerekben (RAS) történő tenyésztéshez is. A süllőt a domesztikáció negyedik szintjének tipikus példaként határozzák meg, mivel az elmúlt 20-25 év domesztikációs erőfeszítéseinek eredményeképpen teljes életciklusa fogságban, vadon élő inputok nélkül zárul. Bár F3-F4 generációs tenyészállatok állnak rendelkezésre a recirkulációs rendszerben való tenyésztéséhez, legjobb tudásunk szerint a fajra vonatkozóan eddig nem indult szelektív tenyésztési program.

A házasítás még szelekciós programok hiányában is jelentős szelekciós hatást gyakorol ezekre az állományokra, azonban a folyamatról nem rendelkezünk elegendő ismerettel. A süllő intenzív termeléséhez a természetben élő prédát (halat) fogyasztó faj természetes táplálkozási viselkedését egy tanult magatartásra (pelletált takarmány fogyasztása) kell megváltoztassuk. Erre azonban nem minden egyed alkalmas, így az átszoktatás során jelentős kiesések adódnak. Korábbi vizsgálatok kimutatták, hogy az állatoknál (az emberhez hasonlóan) a viselkedésformák együttes megjelenése „személyiséget” alakít ki, mely eltérő környezetben eltérően reagál a hatásokra. A táplálkozási viselkedés és a felfedező viselkedés együttes kezelésével (annak fenotípusos és genotípusos alakulásának együttes vizsgálatával) ismereteket kaphatunk a viselkedés adaptív jellegéről, az intenzív nevelés alatt kialakított mesterséges környezetben is. Ez egyfelől az állatjóléti szempontoknak való jobb megfelelést is segít kialakítani, másrésztől lehetőséget biztosít a domesztikáció folyamatának megértésére, illetve a faj domesztikációja során hatékony szelekciós eljárások kidolgozására is.

A domesztikáció következménye, hogy a házasított típus viselkedése megváltozik, és így a természetes környezetben a tulajdonságai nem szükségszerűen adaptívak. Mivel a süllő obligát halragadozó, így esetében a zsákmányszerzési viselkedés változása, természetes viszonyok mellett, az egyedek túlélési esélyeit jelentősen ronthatja. Másrésztől azonban az új tulajdonságok az intenzív körülmények közt az egyedek eltérő mértékű termeléséhez vezethetnek, az alternatív táplálékszerzési stratégiák megjelenésével. A takarmányfogyasztás egyedi különbségeinek mérése csoportokban tartott halakon nem elterjedt, jelentős munkaigénye és nehéz technikai kivitelezhetősége miatt, azonban lehetőséget biztosít a nagyobb takarmányfogyasztású és jobb takarmányértékesítésű egyedek kiválogatására. Emellett a csoporton belüli takarmányfogyasztás mérése lehetőséget ad a csoporton belüli táplálkozási hierarchia felderítésére is, mely jelentősen befolyásolhatja a termelést a mesterséges körülmények közt.

A süllő esetében a genetikai vizsgálatok elsősorban populációk genetikai diverzitásának felmérésére és azok összehasonlítására szorítkoztak. Genomikai jellegű kutatások az elmúlt öt évben jelentek meg, ennek oka, hogy a vizsgálatokhoz szükséges jó minőségű teljes genom csak 2019 óta áll rendelkezésre. Bár az azóta eltelt időszakban születtek a domesztikáció hatását felmérő genetikai vizsgálatok, a viselkedés változásával kapcsolatban ilyen munkát még nem ismerünk. A dolgozatban végzett genetikai vizsgálatok még a teljes genom megjelenését megelőzően születtek, így módszertanukat tekintve még nem a legkorszerűbbek, azonban így is rámutatnak számos, a domesztikációs folyamat eredményeképpen kialakuló genetikai változásra.

1.1. A dolgozatban ismertetett vizsgálatok célkitűzései

A projekt fő hipotézise az, hogy a domesztikáció folyamata szelekciós tényezőként hat, és a pelletált takarmányra való átszokás (tanulási folyamat) összefüggésben van az egyedek felfedező viselkedésével és aktivitásával, és az ezek által együttesen kialakuló személyiségtípussal. Az eltérő személyiségtípusok intenzív viszonyok közt eltérő termelésre képesek, valamint a pelletált takarmány felvételéhez eltérő módon alkalmazkodott egyedeknél az élő haltáplálék elejtésének képessége is eltérően alakul. További hipotézis volt, hogy az intenzív termelési körülmények között, a táplálkozási hierarchia befolyásolja az egyedi termelési paramétereket. Feltételeztük továbbá, hogy a genetikai diverzitás befolyásolja az intenzív rendszerhez való alkalmazkodást ezen belül a pelletált takarmányra való átszokás képességét.

A hipotézisek igazolása érdekében a következő vizsgálatokat végeztem el:

1. A halak személyiségének etológiai vizsgálata:
Összefüggés keresése
 - a felfedező viselkedés és a pelletált takarmányra való áttérés képessége,
 - a viselkedés- (személyiség-) típus és az élő zsákmányhalakon végzett predáció,
 - a táplálkozási hierarchia és az egyedi termelési paraméterek között.
2. Az eltérő termelési módszerrel (természetes vízi, tavi, intenzív) nevelt süllőcsoportok genetikai szerkezetének vizsgálata.
3. A pelletált takarmány fogyasztásának képessége alapján kialakult, különböző süllőcsoportok genetikai szerkezetének vizsgálata.

2. Anyag és módszer

2.1. Kísérleti rendszer

A vizsgálatok a MATE Kaposvári Campusának (korábban Kaposvári Egyetem) hallaboratóriumában készültek. A tápra szoktatás nyolc darab egyenként 300 literes (100 cm x 60 cm x 50 cm) akváriumban történt, melyek egyedileg voltak levegőztetve, továbbá egy egyszerű egyedi biofilterrel és UV-szűrővel voltak ellátva.

A kísérleti egység harminc darab 65 literes (60 cm x 30 cm x 30 cm), levegőztetett akváriumot tartalmazott, amelyek egy recirkulációs rendszer részei voltak. A rendszer teljes térfogata 2500 liter volt, mely egy egyszerű bioszűrőegységhez volt csatlakoztatva. A napi vízcsera mértéke a teljes térfogat kb. 10%-a volt. A vízáramlási sebességet 1,5 liter/percre állítottam be, a hőmérsékletet pedig $21,0 \pm 0,5$ °C-on tartottam.

2.2. Kísérleti halak

A viselkedésvizsgálatokban résztvevő süllőivadékokat a BO-FA Halgazdaságból (BO-FA Fish Kft., Attala, Magyarország) vásároltam. A tenyészhalatokat hormonálisan kezelték és fejték, a megtermékenyített ikrákat keltették; az ivadéknevelést hagyományos technológia alapján előkészített előnevelő tavakban végezték. Az ivadékokat 35 napos korukban szállítottam be a kísérlet helyszínére, ahol pelletált takarmányra szoktattam. A vizsgálatok alatt Scretting Alterna 1P (2,5 mm, nyersfehérje: 47%, nyerszsír: 20%, nyersrost: 3%), illetve Alterna 2P (4 mm nyersfehérje: 45%, nyerszsír: 20%, nyersrost: 3%) takarmányt ettettem.

A vadon élő halak úszó mintáit a Balatonból gyűjtöttem horgászok fogásaiból (hat helyről: Keszthely, Tihany, Balatonfüred, Balatonboglár, Balatonakali és Siófok, a minták száma összesen $n = 46$ volt), a 2016–2017-es időszakban. A BO-FA Halgazdaság (BO-FA Fish Kft., Attala, Magyarország) a 2016-os tenyészőidőszakban a keltető állományából (tenyészállomány $n = 40$ és ivadék $n = 44$) szolgáltatott mintákat. A tenyészállományt 2005 óta tartják fenn mesterséges

szaporítással. Az állomány kb. 70-80 egyed tartalmaz, amelyekből évente 40-50 egyedet választanak ki szaporításra (morfológiai jellemzők alapján). A tenyészhalak veszteségeit a gazdaságban tenyésztett egyedekkel pótolják, ami a tenyészállományban átfedő generációkat eredményez. A kísérlet során az azévi összes szaporított tenyészhalból mintát vettem (tenyészállomány), amelyek ivadékait több előnevelték, és az előnevelt ivadékot a fent leírt módszer alapján tápra szoktattam, majd megmintáztam („utódminta”).

2.3. Adatgyűjtés, statisztikai értékelés

2.3.1. Tápra szoktatás sikere és a személyiség típus, valamint a testméret összefüggése

Táplálkozási csoportok kialakítása

Az átszoktatás három hete alatt minden hal esetében ugyanazt a takarmányozási rendszert alkalmaztam. A pelletált takarmányt elfogadó egyedek azonosítása és elkülönítése három napon történt. Az etetési kísérlet 7., 14. és 21. napján csak pelletet kínáltam a halak számára, amíg a pelletált táplálékot elfogadó egyedek jóllakottak nem lettek. A pelletfogyasztást a has eltérő megjelenéséről (sárgás színű, megnövekedett, szögletes forma) lehetett felismerni. A pelletet elfogadó halakat elválasztottam és külön akváriumokban csoportosítottam: a „korai elválasztók” (7. nap), „normál elválasztók” (14. nap) vagy „késői elválasztók” (21. nap) csoportjába. A pelletet három hét alatt el nem fogadó halakat a „pelletet nem fogyasztók” csoportjába soroltam. A nem elválasztott halak csak *Tubifexet* kaptak később táplálékként. A háromhetes folyamat alatt a tartályokat naponta kétszer ellenőriztem a kannibál egyedek felderítése érdekében, amelyeket azonnal elkülönítettem, és további kezelési csoportként (kannibál) használtam. A kannibál egyedek azonosítása a dupla méretű gyomor vagy a kannibál egyed szájából, a lenyelt halak kilógó farkának észlelése alapján történt.

A felfedező viselkedés vizsgálata: újtárgy-teszt, új környezetben

A 90-110 napos korú (24 korán elválasztott, 24 normál elválasztott, 24 későn elválasztott, 14 kannibál és 70 nem elválasztott) halak standard testhosszát megmértem, majd a halakat egyenként tesztmedencékbe (50 cm x 30 cm x 30 cm) helyeztem. A 24 órás hozzászoktatást követően beindítottam az akvárium fölé 1 méteres távolságban állványon rögzített videokamerát (Sony HDR-XR), majd műanyag tapadó talphoz rögzített kis méretű sárga Lego blokkot (LEGO 6176 DUPLO Basic Brick) helyeztem a tartály közepére új tárgyként. Ezt követően 30 percig rögzítettem a halak viselkedését. A videók kiértékelése során rögzítettem az új tárgyhoz való közeledések számát, a tárgytól való legközelebbi távolságot, amit a próbálkozások során elért és a legközelebbi távolság elérésének látenciáját. A távolság mérését az akvárium alaplapja alá helyezett fekete-fehér, 1x1 centiméteres beosztású, négyzethálós mintázat segítette. A vizsgálat egyszerre több egyeddel párhuzamosan készült, a kísérleti akváriumok oldalfala feketére volt festve, ezáltal biztosítva az akváriumon belül az egyedek nyugalmát. Egy felvételezés során az összes táplálkozási csoportból azonos számban kerültek egyedek felvételezésre, véletlenszerű sorrendben. A videók kiértékelését ugyanaz a személy végezte.

Statisztikai értékelés

A Shapiro–Wilk-teszt szerint az adatok nem normális eloszlásúak voltak, ezért nem-paraméteres statisztikát alkalmaztam. K-means klaszteranalízist ($k = 3$, iterációs szám = 10) végeztem az újtárgy-teszt során mért változókon, hogy az egyedeket felfedező, átlagos vagy visszahúzódnak kategóriákba soroljam. A klaszterek eloszlását az öt táplálkozási csoportban (kannibál, korai, normál, késői és nem elválasztott) Kruskal–Wallis-tesztel és *post hoc* Mann–Whitney U tesztel elemeztem. Bonferroni-korrekciót alkalmaztam az öt csoport minden többszörös összehasonlításánál, a kritikus P-értéket 0,01-re állítva (0,05 osztva 5-tel). A statisztikai elemzéseket az SPSS Statistics 11.5 programmal végeztem.

2.3.2. Élőhal-predációs vizsgálatok

2.3.2.1. Élőhal-predáció és a tápfogyasztási hajlam összefüggése

Az átszoktatási kísérlet alatt előzőleg újtárgy-teszten átesett süllőivadékokból összesen 36 egyedből két alcsoportot alakítottam ki: az első csoportban 18 olyan egyed volt, amelyik pelletet fogyasztott, míg a másik csoportban 18 olyan, amelyik nem volt hajlandó a pellet elfogyasztására. A kanibál egyedeket kizártam a vizsgálatból.

Az élőhaletetési tesztek megelőző 12 órával a halakat egyenként helyeztem át a tesztakváriumba. Minden egyes egyed esetében öt egymást követő predációs tesztet végeztem, és a tesztek között 12 órás szüneteket alkalmaztam a motiváció (éhség) fenntartása érdekében. A két csoportból származó állatokat párhuzamosan, véletlenszerű sorrendben teszteltem, a tesztakváriumokat véletlenszerűen használtam a csoportoknál.

A tesztakvárium (90 cm x 35 cm x 35 cm) három oldalát feketére festettem. Az akváriumban kisméretű, sötét, szemcsés kavics és egy műnövény volt. Az akvárium egy nem áttetsző üveglappal két részre lett elválasztva: egy 70 cm x 35 cm x 35 cm és egy 20 cm x 35 cm x 35 cm egységre. A nagyobb részbe került a vizsgált süllő, míg a kisebb részbe három nem ivarérett (nem színezett) rózsás díszmárna (*Pethia conchonius*) halat helyeztem el zsákmányként, melyek standard hossza 20 mm volt. A rózsás díszmárnákat erre a célra tenyésztettem, és minden egyes munkamenetben új (naiv) egyedeket használtam. A vizsgálat a választóüveg eltávolításával kezdődött, és sikeres predációs kísérlettel zárult, vagy ennek hiányában 60 perc elteltével befejeződött. A tesztelt süllők viselkedését Sony HDR-XR kamerával rögzítettem. A kísérlet során a 36 halnak összesen 180 felvételét elemeztem. A videofelvételeket manuálisan elemeztem a PMB 5.2-es verziójú szoftver videóvágás funkciójával. Minden hal esetében ugyanaz a személy detektálta a viselkedési eseményeket, és a videóazonosító nem tartalmazott semmilyen információt a kezelési csoportokra vonatkozóan. A videó kiértékelése során a következő változókat rögzítettem:

1. a zsákmány észlelésének idejét,
2. az első támadás idejét,
3. a sikeres ragadozás idejét (másodpercben mérve), valamint sikeres vadászat esetén a megragadás típusát (fej, test vagy farok megfogása).

A zsákmány észlelését akkor rögzítettem, amikor a süllő a zsákmány irányába fordult, az első támadást akkor, amikor a hal először kezdett el úszni a zsákmány felé, a sikeres zsákmányszerzést pedig akkor, amikor a zsákmányt elfogta (és végül elfogyasztotta). Az időpontok alapján kiszámítottam:

- az észlelés látenciáját ($L_{\text{det}} = T_{\text{észlelés}} - T_{\text{kísérlet megkezdése}}$),
- az első támadás látenciáját ($L_{\text{fa}} = T_{\text{első támadás}} - T_{\text{kísérlet megkezdése}}$),
- és a ragadozás látenciáját ($L_{\text{pred}} = T_{\text{predáció}} - T_{\text{kísérlet megkezdése}}$).

Élőhal-predáció és a tápfogyasztási hajlam összefüggésének statisztikai értékelése

A Shapiro–Wilk-teszt szerint adataink nem voltak normál eloszlásúak, ezért nem-paraméteres statisztikát alkalmaztam. A sikeres predációs kísérletek eloszlását, valamint a predációs módszerek csoportokon belüli és az öt tesztben történő összehasonlításait chi-négyzet-tesztekkel elemeztem. A ragadozó sikeressége és az első támadás látenciája, valamint a ragadozás látenciája közötti korrelációt Spearman-korrelációval számoltam. A felfedező viselkedés paraméterei (T_{min} , D_{min} és gyakoriság) a táplálkozási hajlandóság (hajlandóság a pellet elfogyasztására) és a gyakorlat (öt egymást követő kísérlet) hatását az összesen 180 predációs tesztben mért felderítés, első támadás és ragadozás látenciáján végzett Cox-féle *Proportional Hazards* regressziós modell segítségével elemeztem. A statisztikai elemzéseket az SPSS 17.0 szoftverrel végeztem.

2.3.2.2. Élőhal-predáció során a prédaméret preferenciája

Az előzsákmányszerzés-vizsgálatok második kísérletében úgy választottam ki a tápot fogyasztó egyedeket, hogy az állomány átlagos méretét reprezentálják, és a lehető legkisebb szórást érjük el, hogy a kísérlet során a vizsgált egyedek mérete ne befolyásolja a predátor– préda arány (PPR) értékét. A halak standard hosszát és súlyát megmértem, miután szegfűszegolajjal (10 csepp 10 liter vízben) elaltattam őket. A kísérlet kezdetén a 38 darab süllő átlagos standard hossza $90,6 \pm 4,8$ mm, átlagos testtömege pedig $11,1 \pm 1,8$ g volt.

Az élő halak táplálkozási viselkedését az előző kísérletben lévővel megegyező 110 literes akváriumban vizsgáltam, azonos körülmények mellett. A három különböző méretű zsákmányhalat (nem ivarérett rózsás díszmárnát, minden méretből egy-egy egyed) a vizsgálat előtt az elválasztott kisebbik részbe helyeztem, és a vizsgálat a válaszfal eltávolításával kezdődött. A süllőt a vizsgálat előtt 12 órával helyeztem a medencébe, hogy akklimatizálódjon a környezethez. Minden egyes süllőt négy zsákmányszerzési tesztnek vettem alá, a tesztek között 12 órás időközökkel, hogy biztosítsuk a motivációt (éhségérzetet). A vizsgálatot sikeres predáció (a süllő csak egy zsákmányt ehetett meg) vagy 60 perc elteltével fejeztem be.

Három zsákmányméret-kategóriát használtam: 10 mm, 20 mm és 30 mm standard testhossz a kis, közepes és nagy kategóriákban. A kategóriákat a süllő átlagos szájníylásának meghatározása alapján képeztem a $G = 0,127 L_{\text{standard}} + 0,891$ egyenlet szerint (Specziár, 2011). A süllők átlagos szájhosszát 12,4 mm-nek határoztam meg a 90,65 mm-es átlagos standard testhosszból. A zsákmányhalak 50 példányának mérése után a testhossz–magasság arány $0,42 \pm 0,03$ volt, amely alapján a maximális zsákmányhossz 29,52 mm volt, a süllők 12,4 mm-es szájmérete mellett. A 10 és 20 mm hosszúság mellett a zsákmány magassága 4,2 mm, illetve 8,4 mm volt. A közepes kategória megfelelt a szakirodalomban megadott preferált PPR-értéknek (0,22), míg a kis és nagy kategóriák PPR-értéke 0,11, illetve 0,33 volt.

A vizsgálat során videófelvevételek készültek a süllők viselkedéséről (Sony HDR-XR kamera). A felvételekből kiértékeltem a sikeres ragadozás látenciáját, az elejtett zsákmány méretét, az addig tett kísérletek számát és a zsákmány méretét minden egyes kísérletnél. Összesen 152 felvételt elemeztem (négy kísérlet 38 süllőre). A videófelvevételeket minden egyes hal esetében ugyanaz a személy elemezte a PMB 5.2 verziójú szoftver segítségével.

Élőhal-predáció során a prédaméret preferenciájának statisztikai értékelése

A táplálékszerző viselkedés típusainak meghatározására főkomponens-analízist (varimax rotációval) alkalmaztam. Az analízist a vizsgálatok során megfigyelt három méretkategória mindegyikére vonatkozó próbálkozások számán végeztem el. A faktorpontszámok és a próbálkozások száma közötti kapcsolatot regresszióanalízissel határoztam meg. Az első faktor faktorpontszámai alapján a táplálékkeresési teszteket kétlépéses (Two-Step) klaszteranalízis segítségével osztályoztam (az iterációk száma 15 volt). Az ismételt tesztek hatását (zsákmányszerzési gyakorlat) általános lineáris modell (GLM) segítségével vizsgáltam, ahol a táplálékkeresési klaszterek fix faktorként, az egyedazonosító pedig véletlen faktorként szerepelt. A modell a két tényező kölcsönhatását is tartalmazta. A táplálékkereső klaszterek (típusok) hatását tovább elemeztem egy Cox-féle *Proportional Hazard* regressziós modell segítségével, amelyet az összes 152, illetve a 72 sikeres zsákmányszerző tesztben mért ragadozás látenciáján végeztem el. A sikerességi arányt és a próbálkozások számának eloszlását a különböző zsákmányméret és táplálékkereső klaszterek között a chi-négyzet teszttel hasonlítottam össze. Bonferroni-korrekciónál alkalmaztam a próbálkozások számának összehasonlítására a három zsákmányméret között $P = 0,016$ szignifikancia szinten. A statisztikai elemzéseket az SPSS 17.0 szoftverrel végeztem.

2.3.3. Takarmányfogyasztás és táplálkozási hierarchia

A halak egyedi jelölése és elhelyezése

A sikeres átszoktatást követően a halakat egyedileg jelöltem egy, a faroknyélre közvetlenül az úszó mögé erősített, színes, műanyag jelölővel. A jelölő a felerősítést követően nem befolyásolta a hal mozgását, táplálkozását, azonban bármely oldalról jól leolvasható volt. A kísérletbe beállított egyedeket a jelöléssel egy időben egyedileg 0,01 g pontossággal lemértem. A mérést és jelölést megelőzően a halak szegfűszegolajjal (10 csepp/10 liter víz) bódítva lettek a stressz csökkentése érdekében.

A mérést és a jelölést követően a halakat a kísérleti rendszer akváriumaiba telepítettem 4 egyed/akvárium sűrűséggel. A telepítés során közel azonos méretű egyedeket helyeztem el egy-egy akváriumba. A feltelepített halak átlagos tömege $14,76 \pm 5,60$ g volt.

Az egyedi takarmányfogyasztás mérése, növekedési paraméterek számítása

A feltelepítést követően a halak egy 20 napos etetési kísérletben vettek részt. A vizsgálat során egyedi szinten mértem a takarmányfogyasztást. Ez gyakorlatban a halak által a napi két etetés alatt elfogyasztott pelletszemek számának rögzítésével történt. Az etetés során minden akváriumba szemként dobáltam be a pelletet, és az elfogyasztását követően rögzítettem, melyik egyed ette meg. Előzőleg megmértem 100 pelletet 10 ismétlésben, és így meghatároztam az átlagos pellettömeget, mely 0,07g volt. Az táplálkozások alatt az összesen elfogyasztott szemek számának és az átlagos pellettömegnek a szorzata eredményezte az egyedi takarmányfogyasztást. Azonban, kivéve a hierarchiacsoportok reggeli és délutáni étkezéseinek összehasonlítását, a napi egyedi takarmányfelvételt a két napi étkezés összegeként határoztam meg. A további adatfeldolgozáshoz összesen 20 napi étkezési adatot használtam egyedenként.

Az egyedi testtömeg- és takarmányfogyasztási adatok alapján a következő termelési paramétereket számítottam ki:

- Testtömeg-gyarapodás (g), BWG = BWF – BWI
- Specifikus növekedési ráta (%/nap), SGR = $[(\ln BWF - \ln BWI) \times d^{-1}] \times 100$
- Takarmányértékesítési hányados (g/g), FCR = FI/ BWG
- Variációs együttható, CV = σ/μ

ahol BWF a végső testtömeg, BWI a kezdeti testtömeg, d a napok száma; σ a szórás; μ a testtömeg vagy a takarmányfogyasztás számtani átlaga.

Ezenkívül a reziduális takarmányfelvételt (RFI) (De Verdal és mtsai., 2017 szerint) az állat által elfogyasztott takarmány és az állat becsült takarmányfogyasztása közötti különbségként határoztam meg, mely utóbbit egy regressziós modell alapján becsültem meg, figyelembe véve a fenntartáshoz és a növekedéshez szükséges takarmányszükségletet mint független változókat:

$$RFI = FI - \beta_0 - \beta_1 \times BW^{0,8} - \beta_2 \times BWG$$

ahol FI a takarmányfelvétel, β_0 a regressziós intercept, β_1 az állat takarmányfelvételének a metabolikus testtömegre vonatkozó részleges regressziós együtthatója, $BW^{0,8}$ a metabolikus testtömeg, β_2 az állat takarmányfelvételének a testtömeggyarapodásra vonatkozó részleges regressziós együtthatója.

A táplálkozási hierarchia megállapítása

Az etetések során az egyedek által ténylegesen elfogyasztott táplálék alapján meghatároztam az akváriumban az összes egyed által az etetés alatt elfogyasztott takarmány mennyiségét, majd az egyed által elfogyasztott mennyiséget elosztottam ezzel az összes mennyiséggel, ami megadta a megosztott táplálék arányát (shared meal, SM).

A táplálkozási rangsor (táplálkozási hierarchia) időbeli stabilitását a megosztott táplálék arány alapján a Kendall-féle konkordancia-koefficiens segítségével vizsgáltam.

Az egyedek megosztott-táplálék-aránya alapján egymintás Wilcoxon-rangsorpróbával vizsgáltam, hogy az egyedek mediánja eltér-e az elméleti 25%-os értéktől, és három csoportot képeztem:

domináns (szignifikánsan magasabb SM-mediánnal), köztes (szignifikánsan nem eltérő SM-mediánnal) és alárendelt (szignifikánsan alacsonyabb SM-mediánnal).

Statisztikai értékelés

A reziduális takarmányfelvétel regressziós modelljét lineáris regresszióval számítottam ki. Az átlagos kumulatív napi takarmányfelvétel időbeli változásait ismételt méréses ANOVA-elemzéssel elemeztem. A modell dimenziói a következők voltak: függő változó: átlagos kumulatív takarmányfelvétel, idő mint fix hatás (szintek száma: 19), egyed (azonosítószáma), mint véletlen hatás. A véletlen hatás kovariancia-struktúrája variancia-komponensek, a fix hatás kovariancia-struktúrája Huynh–Feldt volt. A becsült marginális átlagok páronkénti összehasonlítását Bonferroni-korrekcióval végeztem. Lineáris regressziót becsültem a napi egyedi takarmányfelvétel variációs együtthatójára és a napok számára. A kísérlethez szükséges minimális egymást követő étkezésszám kiszámításához a teljes takarmányfelvétel (az összes étkezés során elfogyasztott mennyiség) és az egymást követő étkezések (1-től 19-ig terjedő szám) takarmányfelvétele közötti Spearman-korrelációkat becsültem. Az egyéni takarmányfelvétel ismételtetésének becsüléséhez kiszámítottam az intraclass korrelációs együtthatót (ICC) a teljes időszakra vonatkozóan. Ezenkívül kiszámítottam az ICC-ket egy adott számú egymást követő étkezésre (1-től 19-ig terjedő tartományban), hogy megjelenítsem a különböző takarmányozási kísérletek hosszúsága során az egyedek közötti tartós különbségek által magyarázott teljes fenotípusos variancia arányát.

A megosztott táplálék aránya alapján meghatározott táplálkozási rang (táplálkozási hierarchia) időbeli stabilitását Kendall-féle konkordancia-együtthatóval vizsgáltam. A kezdeti testtömeg és a Kendall-féle W-érték közötti korrelációt Spearman-féle korrelációval elemeztem. A CV_{SM} és az átlagos SM közötti korrelációt Spearman-korrelációval elemeztem. A csoportok átlagos SM-jét és CV_{SM} -jét, valamint a hierarchiacsoportok közötti mért paraméterek (takarmányfelvétel, testtömeggyarapodás, SGR, FCR) különbségeit független mintákra alkalmazott Kruskal–Wallis-teszt segítségével hasonlítottam össze, Bonferroni-korrekciót használva a páronkénti összehasonlításokhoz. A csoportok közötti túlélési különbségeket túléléselemzéssel (Kaplan–Meier-módszer, log-rank teszt statisztikája) vizsgáltam. A statisztikai adatelemzéshez és az eredmények grafikus ábrázolásához az IBM SPSS 25 szoftvert használtam.

2.3.4. Genetikai vizsgálatok (az állománymenedzsment hatása és a pelletált takarmányra szoktatás hatása)

DNS-kivonás és mikroszatellit-analízis

Az úszómintákat 96%-os etanolban gyűjtöttem, és a feldolgozásig mélyhűtőben (-80°C) tároltam. A genomi DNS-t DNeasy Blood and Tissue kitékkel (Qiagen, Hilden, Németország) vontam ki a gyártó extrakciós protokollját követve. A DNS minőségét és mennyiségét a Maestro Nano Drop MN-913 spektrofotométerrel (MaestroGen, Tajvan) ellenőriztem. A minta DNS-koncentrációját 50 ng/ml-re egyenlítetttem ki.

Az állománymenedzsment hatását célzó vizsgálatban 15 mikroszatellit DNS-markert (MSL1, MSL2, MSL3, MSL5, MSL6, MSL9, Svi-4, Svi-6, Svi-L7, Svi-L8, Svi-, Pfla-L3, Pfla-L8, Za138, Za199) használtam az összes egyed genotípusának meghatározásához. A markereket három multiplex-PCR során amplifikáltam NED, PET, VIC és FAM végjelölt primerekkel. A pelletált takarmányra szoktatás hatását célzó vizsgálatban további három markert (Pfla-L9, Za038, Za144) használtam még a vizsgálatban. A markereket négy multiplex-PCR során amplifikáltam NED, PET, VIC és FAM végjelölt primerekkel, melyek közül az első három megegyezik az első vizsgálatban leírt multiplexekkel, míg az új multiplexben a három új markert használtam.

A multiplex-PCR-reakciók termékeit pooloztam, és a Genescan 600 LIZ belső méretstandarddal (Applied Biosystems, Foster City, Kalifornia) együtt futtattam a 3500 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, Foster City, Kalifornia) készülékkel. A futtatások után a PCR-fragmentumok

méretét a GeneMapper 4.0 verziójú szoftverrel (Applied Biosystems, Foster City, Kalifornia) határoztam meg.

Statisztikai értékelés

A nullallélek jelenlétének felderítését az egyes lókuszokban és a korrekciót (Monte Carlo szimulációs (bootstrap) módszerrel) a MICRO-CHECKER 2.2.3 verziójával értékelttem. Az allélek számát (N_a), a megfigyelt és a korrigált heterozigotizást (H_o és uH_e) és a F_{IS} -t a GenAlEx 6.5 szoftverrel számoltam ki. Az allélgazdagságot (AR) és az egyedi allélgazdagságot (AR_p) a HP-RARE 1.0 szoftverrel rarefaction eljárással becsültem. A H_o és F_{IS} értékeit a populációk közötti összehasonlítás során súlyozott átlagok segítségével standardizáltam a populációméretekre. A genetikai variabilitás mutatóinak összehasonlítását Mann–Withney U-próbával végeztem Bonferroni-korrekcióval (0,016-os szignifikanciaszint mellett). A megfigyelt és a várható heterozigotizás vizsgálata valamennyi lókuszon, a Hardy–Weinberg-egyensúlytól (HWE) való eltérések vizsgálata Markov-lánc egzakt teszt alkalmazásával minden egyes lókuszra minden egyes populációban, valamint a linkage disequilibrium vizsgálata minden egyes lókuszpárra minden egyes populációban, minden egyes lókuszra és populációra a GENEPOP internetes programmal történt. A multilókusz heterozigotizás egyéni szintjeit [az egyedek heterozigóta – 1 vagy homozigóta – 0 pontozásával és az összes lókuszra átlagolva] szintén összehasonlítottam a három csoport között Mann–Whitney U-próbával, Bonferroni-korrekcióval (0,016-os szignifikanciaszint mellett).

A molekuláris varianciaanalízis (AMOVA) elvégzésére, valamint a páronkénti F_{ST} -értékek és azok szignifikanciájának kiszámítására a GenAlEx 6.5 szoftvert használtam. A STRUCTURE szoftverben beépített Bayes-féle algoritmust használtam a populáció szerkezetének megállapítására. A K legvalószínűbb klaszterszám becsléséhez a STRUCTURE Harvester (első kísérletben) és a STRUCTURE Selector (második kísérletben) szoftverek segítségével adtam meg a posztterior valószínűségeket és a ΔK -értékeket. Az UPGMA-fát (első kísérlet) és a Neighbour-Joining-fát (második kísérlet) a genotípusos távolságok alapján a MEGA6.06 szoftverrel készítettem el. A mikroszatellit-adatokon a főkomponensek diszkriminancia-analízisét (DAPC) R környezetben (3.4.0) végeztem el az ADGENET 2.0.1. csomaggal. Az állományok effektív populációméretét (N_e) a NeEstimator 2.1 programban számoltam ki a linkage disequilibrium módszerrel mindhárom populációra, valamint temporális módszerrel a tenyésztés- és az utódállományok között. A populáció méretének közelmúltbeli, jelentős csökkenését is vizsgáltam a BOTTLENECK 1.2.02 segítségével.

A szelekció jelének kimutatására három módszert (szoftvert) alkalmaztam: LOSITAN, BayeScan v2.01 és InRH. A pelletált tápra való átszokás hatását célzó vizsgálatban a LOSITAN helyett az Arlequin 3.5.2 programot használtam, mely által használt modell azonos az előzőleg a LOSITAN-ban használt modellel.

3. Eredmények

3.1. A halak viselkedésének változása az intenzív tartás során

Tápra szoktatás sikere és a személyiségtípus összefüggése

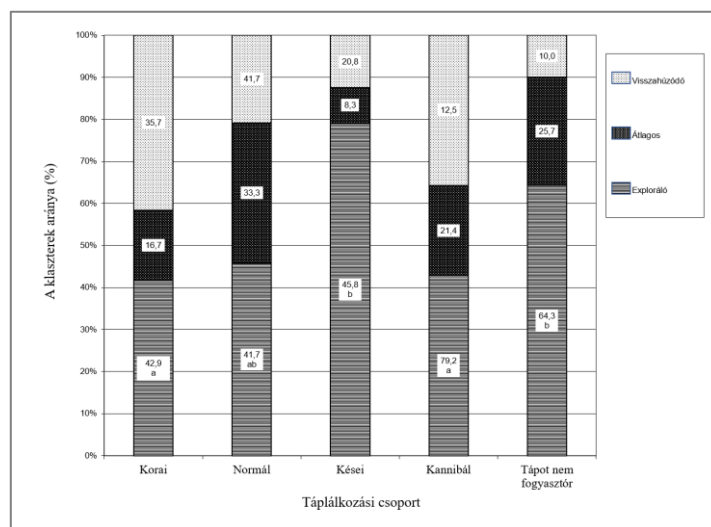
Az újtárgy-teszt változói között a táplálkozási csoportok szerint egyértelmű tendenciák mutatkoztak. Az új tárgytól való legközelebbi távolság, a legközelebbi megközelítés rövid látenciája és a megközelítések nagy száma alapján a felfedezés alacsonyabb szintűnek tűnik a korán elválasztott csoportban és magasnak azokban a csoportokban, amelyek később vagy soha nem fogadták el a pelletet. A kannibál halak hasonlóan viselkedtek, mint a korán elválasztott csoport. A csoportokon belüli nagyfokú szórás és az adatok nem normális eloszlása miatt a szignifikancia mintázata összetett (1. táblázat).

1. táblázat. A táplálkozási csoportok közötti különbségek a felfedező viselkedés mért változóiban

Kezelési csoport	Korai	Normál	Kései	Kannibál	Tápot nem fogyasztó
Látencia (min)	18,4 ± 11,3 ^{ab}	16,5 ± 9,7 ^{ab}	10,6 ± 7,3 ^a	21,7 ± 10,2 ^b	13,2 ± 8,8 ^a
Legkisebb távolság (cm)	13,5 ± 9,4	10,9 ± 5,7	8,9 ± 6,6	12,8 ± 8,4	8,9 ± 5,8
Próbálkozások száma	2,3 ± 2,8 ^a	1,7 ± 1,9 ^a	4,8 ± 3,9 ^b	2,5 ± 2,7 ^{ab}	4,7 ± 3,5 ^b

A különböző betűkkel jelölt értékek szignifikánsan különböznek egymástól $P < 0,01$ értéken.

Mindhárom változót bevonva klaszterelemzést végeztem a csoportokon belül, csökkentve az adatok komplexitását három klaszterre, amelyek a magasabb, átlagos vagy alacsonyabb explorációjú (exploratív, átlagos vagy visszahúzó) egyedet különítették el. A takarmányozási típus szignifikáns kapcsolatban állt a csoportok közötti felfedezési szintek arányával (Kruskal–Wallis; $\chi^2(4) = 13,326$; $P < 0,05$). A *poszt-hoc* Mann–Whitney U-teszt kimutatta, hogy a kannibál és a korai elválasztású csoportok szignifikánsan kevesebb felfedező egyedet tartalmaztak, mint a késői és a tápot nem fogyasztó csoportok, míg a normál csoport köztes értéket foglalt el (1. ábra).



1. ábra. A három viselkedési klaszterbe sorolt fiatal süllők aránya az etetési csoportokban

Tápra szoktatás sikere és a növekedés összefüggése

A pelletált eledel tápértéke magasabb, mint a *Tubifexé*, ezért a pelletet korábban elfogadó halak gyorsabban növekedtek. A korán elválasztott halak ($104,8 \pm 6,5$ mm) testhossza szignifikánsan nagyobb volt a későn elválasztott csoporthoz képest ($78,9 \pm 8,3$ mm), amely különbözött a nem elválasztott halakétól ($91,1 \pm 13,6$ mm) is. A normál ($85,0 \pm 8,0$ mm) és a kannibál ($85,2 \pm 9,1$ mm) csoportok közepes méretet mutattak.

3.2. Élőzsákmány-predációs vizsgálatok

3.2.1. A felfedező magatartás, a pelletfogyasztásra való hajlam és a predációs gyakorlat hatása a süllő zsákmányszerzési teljesítményére

A felfedező viselkedés jellemzése

Az újtárgy-teszt során megállapítottam, hogy felderítésének frekvenciája szignifikánsan magasabb volt a pelletet nem fogyasztó csoportban (Mann–Whitney $U = 96$, $P = 0,034$), annak ellenére, hogy sem a látencia (Mann–Whitney $U = 141,5$, $P = 0,515$), sem a távolság (Mann–Whitney $U = 131,0$, $P = 0,323$) a legközelebbi megközelítésben sem különbözött szignifikánsan a két csoport (pelletet nem fogyasztó (PNF) és a pelletet fogyasztó [PF]) között, mindazonáltal a PNF-halak valamivel gyorsabban fedezték fel az új tárgyat.

A ragadozás sikere az egymást követő élőzsákmánytesztekben

Összesen 21 sikeres ragadozó egyedet észleltem, amelyek közül 11 a PNF-csoportba, 10 a PF-csoportba tartozott. A 21 egyed összesen 47 zsákmányállatot fogyasztott el. Nem találtam szignifikáns különbséget a PNF- és a PF-csoportokban a sikeres ragadozások száma között (90 kísérletből 27 volt a PNF- és 20 a PF-csoportban; $\chi^2 = 1,411$, $df = 1$, $P = 0,234$). A ragadozás sikere korrelációt mutatott az első támadás látenciájával ($r = -0,598$, $P < 0,001$, $n = 180$) és a ragadozás látenciájával ($r = -0,985$, $P < 0,001$, $n = 180$). A sikeres egyedek közül 10 (6 a PF-ben és 4 a PNF-ben) csak egyszer zsákmányolt, míg 3 (2 a PF-ben és 1 a PNF-ben) kétszer, 4 (4 a PNF-ben) háromszor, 1 (1 a PNF-ben) négyszer, 3 (2 a PF-ben és 1 a PNF-ben) egyed pedig ötször.

A zsákmány észlelésének látenciáját befolyásoló tényezők

A zsákmány észlelésének látenciájára vonatkozóan, a felfedező viselkedést mérő újtárgy-teszt két paraméterének, a minimális távolságnak ($P = 0,014$) és az annak eléréséhez szükséges látenciának ($P = 0,024$) szignifikáns hatását találtam, de ezek kockázati aránya egy körül mozgott, ami csak kis hatást jelez. Emellett a ragadozási gyakorlat (az élő zsákmánnyal való találkozások száma) is szignifikáns ($P = 0,013$) hatással volt a zsákmány felismerésére. A zsákmány észlelésének átlagos látenciája az első három egymást követő vizsgálatban jelentősen csökkent ($594,5 \pm 924,9$ s, $514,5 \pm 784,4$ s, illetve $349,4 \pm 609,7$ s az első, második és harmadik vizsgálatban). A negyedik és az ötödik vizsgálat értékei ($297,8 \pm 345,9$ s és $280,6 \pm 467,1$ s) azonban hasonlóak voltak a harmadik vizsgálatban mért értékhez. A pelletfogyasztásra való alkalmasság szignifikanciája marginális volt ($P = 0,055$), ami a PNF-csoportban alacsonyabb látenciát eredményezett a PF-csoport-hoz képest ($\text{Exp}(B) = 0,727$).

Az első támadás látenciáját befolyásoló tényezők

A zsákmány észlelésének látenciájával ellentétben az első támadás látenciáját csak az exploráció frekvenciája befolyásolta marginális ($P = 0,053$) szignifikanciaszinttel, a minimális távolság és annak látenciája nem. Emellett a paramétert szignifikánsan befolyásolta a pelletfogyasztásra való hajlam ($P = 0,005$) és az észlelés látenciájához hasonlóan a zsákmányszerzési gyakorlat ($P < 0,001$).

A PNF-csoport esetében a látencia alacsonyabbnak bizonyult a PF-csoportéhoz képest (kockázati arány = 0,572, $P = 0,005$; átlagértékek: $1913,1 \pm 1495,6$ s a PF-ben, $n = 90$ és $1546,1 \pm 1470,5$ s a PNF-ben, $n = 90$).

A ragadozási gyakorlat az első támadás látenciájának jelentős csökkenését eredményezte. A változás az első négy egymást követő kísérletben volt szignifikáns ($2408,1 \pm 1485,0$ s, $2096,6 \pm 1497,5$ s, $1625,9 \pm 1500,4$ s és $1500,5 \pm 1322,7$ s az első, második, harmadik és negyedik kísérletben). Az ötödik tesztben mért látenciaérték ugyan alacsonyabb volt ($1016,9 \pm 1308,4$ s), de nem különbözött szignifikánsan a negyedik tesztben mért értéktől.

A sikeres ragadozás látenciáját befolyásoló tényezők

A sikeres predáció látenciáját kísérletemben egyik kezelés sem befolyásolta, a teljes modell nem volt szignifikáns ($P = 0,385$).

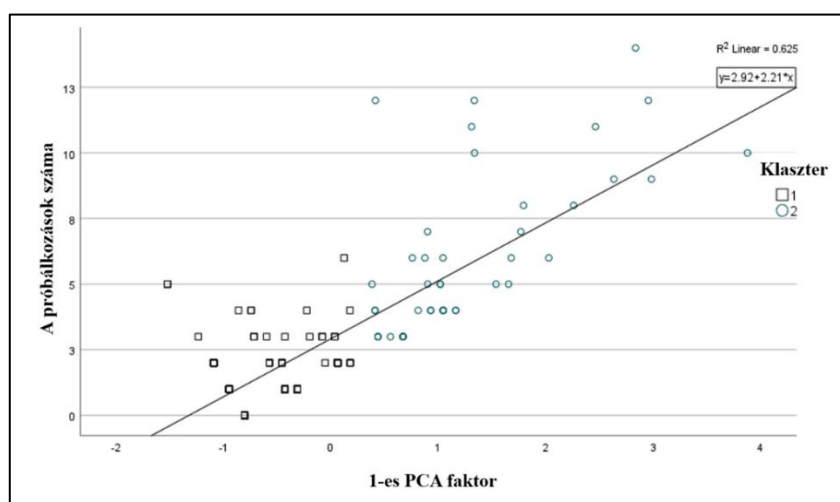
A ragadozás típusa a kísérleti csoportokban

A sikeres ragadozás domináns típusa a farokkal való fogás volt (negyvenszer a farok, négyszer a test és háromszor a fej megragadása történt). Az öt támadás során alkalmazott módszerek eloszlása nem különbözött (Pearson $\chi^2 = 5,804$, $P = 0,669$); a fogási módszerek eloszlása azonban marginálisan különbözött a PF- és NPF-csoportok között (Pearson $\chi^2 = 5,922$, $P = 0,052$), amit a test megragadásának teljes hiánya okozott a PNF-csoportban.

3.2.2. A zsákmányméret-preferencia vizsgálata

A méretpreferencia-klaszterek és azok hatása a zsákmányszerző viselkedés mintázatára

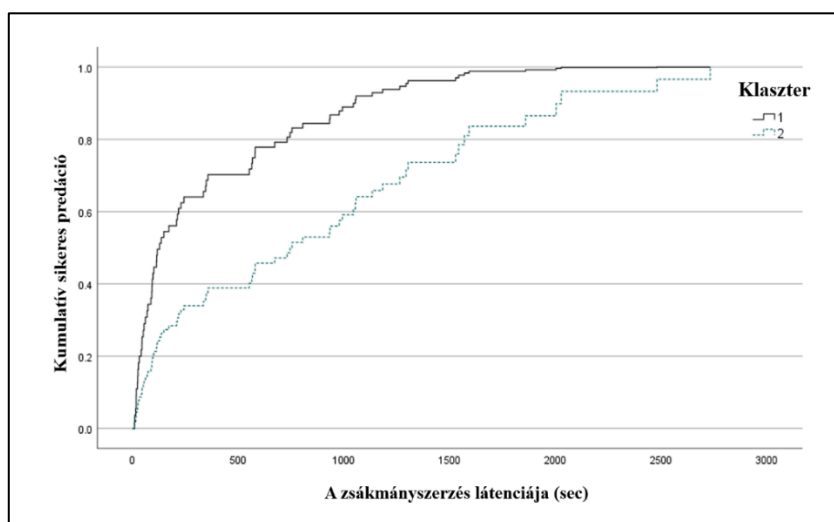
Az összesen 152 (a kis, közepes és nagy táplálékhal kategóriákon belül változó számmal végzett zsákmányszerzési kísérlet) teszt eredményein végzett faktoranalízis két faktort azonosított, amelyek a teljes variancia 75,9%-át fedték le. Az első faktort (amely a variancia 38,9%-át fedte le) túlnyomórészt a nagy zsákmány (a komponens-együtthatók $-0,182$, $0,424$ és $0,830$ a kis, közepes és nagy zsákmány esetében), míg a második faktort a kis zsákmány (a komponens-együtthatók $0,884$, $0,339$ és $-0,231$ a kis, közepes és nagy zsákmány esetében) elejtése határozta meg. Az első faktor és a kísérletek száma korrelációt mutatott ($r = 0,791$, $P < 0,001$). Ezért a 152 kísérletet a faktorértékek alapján két klaszterbe soroltam (kétlépcsős klaszteranalízis, centroidok: 1. klaszter: $-0,543 \pm 0,407$; 2. klaszter: $1,252 \pm 0,817$). A 152 táplálékkereső tesztből 106 (69,7%) az 1. klaszterbe, míg 46 (30,3%) a 2. klaszterbe tartozott, utóbbiak túlnyomórészt közepes-nagy zsákmány-állatokkal táplálkoztak. A próbálkozások száma a 2. klaszterben volt magasabb (2. ábra).



2. ábra. A tesztek eloszlása a táplálékkeresőviselkedés-típusok szerint, az egyes zsákmányméret-kategóriákban végzett próbálkozások száma alapján

A GLM-eredmények azt mutatják, hogy az ismételt próbáknak nem volt szignifikáns hatása ($P = 0,803$) a ragadozás látenciájára, de a táplálékszerző klaszterek hatása ($P < 0,001$), valamint az ismételt próbák és a klaszterek kölcsönhatása ($P = 0,001$) szignifikáns volt.

A nagy prédahalak aránya a ragadozási kísérletekben nemcsak a kísérletek számát, hanem a ragadozás látenciáját is befolyásolja. A nagy préda hatása nem szignifikáns mind a 152 kísérlet esetében, amelyek a végül sikertelen kísérleteket is tartalmazzák (Cox-regresszió: összességében: $\chi^2 = 3,182$, $df = 1$, $P = 0,074$; klaszterek száma: Wald $\chi^2 = 3,135$, $df = 1$, $P = 0,077$, $\text{ExpB} = 0,653$). A sikeres zsákmányszerzést eredményező kísérletek ($n = 72$) esetében azonban a közép-nagy zsákmányra tett zsákmányszerzési kísérlet szignifikánsan megnövelte a zsákmányszerzésig eltelt látenciát (1. klaszter: $n = 43$, átlag = 354,8 sec, SD = 472,8; 2. klaszter: $n = 29$, átlag = 911,2 sec, SD = 140,1), ami a táplálékszerző viselkedés eltérő időbeli mintázatát eredményezte (Cox-regresszió: összességében: $\chi^2 = 12,749$, $df = 1$, $P < 0,001$; klaszterszám: Wald $\chi^2 = 12,047$, $df = 1$, $P < 0,001$, $\text{ExpB} = 2,463$). A kis-közepes préda ragadozási tesztjében a ragadozási esemény körülbelül 500 másodperccel korábban következik be, mint a közepes-nagy préda ragadozási tesztjében (3. ábra).



3. ábra. Kumulatív eseménygörbék, amelyek a táplálékszerző klaszterek hatását mutatják annak valószínűségére, hogy a halak egy adott időpont előtt elejtették a zsákmányt a kísérleti teszt során

A táplálékszerző klaszterek és a zsákmányszerzés sikerének hatása a különböző méretű zsákmányra tett kísérletek számára a tesztek során

Az összesen 38 egyedből nyolc nem járt sikeres zsákmányszerzéssel egyik kísérletben sem. A tesztek sikerességi aránya szignifikánsan különbözött a két zsákmányszerző klaszter között ($\chi^2 = 6,458$, $df = 1$, $P = 0,011$). A 2. klaszterbe tartozó (közepes-nagy halakat kedvelő) tesztekben a tesztek 63,0%-a (29/46) vezetett sikeres zsákmányszerzéshez, míg az 1. klaszterbe sorolt tesztekben ez az arány csak 40,5% volt (43/106). A 72 sikeres kísérleten belül a három zsákmányméret-kategória eloszlása szignifikánsan különbözött a két klaszteren belül ($\chi^2 = 11,849$, $df = 1$, $P < 0,001$). Az eloszlás jelezte a klaszterek preferenciáját, de a közepes zsákmányon végzett fogások hasonlóak voltak mindkét klaszterben.

Ha a kísérleteket a végül elejtett zsákmány méretének függvényében vizsgáljuk, jelentős különbségeket találtam a gyakoriságok megoszlásában (a kis és közepes méretek között: $\chi^2 = 44,168$, $df = 1$, $P < 0,001$; kis és nagy méretek között: $\chi^2 = 34,323$, $df = 1$, $P < 0,001$; közepes és nagy méretek között: $\chi^2 = 30,987$, $df = 1$, $P < 0,001$). Továbbá az összes próbálkozás száma magasabb volt, amikor a nagyobb zsákmányt sikerült végül elfogni ($n = 113$), a különbség mind a kis zsákmány ($n = 79$) ($\chi^2 = 9,361$, $df = 1$, $P = 0,002$), mind a közepes zsákmány ($n = 77$)

($\chi^2 = 10,545$, $df = 1$, $P = 0,001$) esetében szignifikáns volt. A kis és közepes zsákmányra tett próbálkozások száma nem különbözött szignifikánsan ($\chi^2 = 0,036$, $df = 1$, $P = 0,849$). A végső zsákmánymérettől függetlenül vizsgálva a próbálkozások teljes száma is különbözött a három zsákmánykategória esetében: 67 (43 + 7 + 17), 110 (19 + 56 + 35) és 92 (17 + 14 + 61) a kis, közepes és nagy zsákmány esetében. A különbség azonban csak a kis és a közepes zsákmány között volt szignifikáns ($\chi^2 = 15,568$, $df = 1$, $P = 0,001$), a kis és a nagy zsákmány között pedig marginális ($\chi^2 = 5,579$, $df = 1$, $P = 0,018$) a Bonferroni-korrektúra után. Az összes próbálkozás száma hasonló volt a közepes és a nagy zsákmány között ($\chi^2 = 2,568$, $df = 1$, $P = 0,109$).

3.3. Takarmányfogyasztás és táplálkozási hierarchia

Egyéni takarmányfelvételi mérések

Az egész időszakra vonatkozó átlagos kumulatív fogyasztás az idő múlásával jelentősen ingadozott (ismételt mérés ANOVA $F = 7,024$, $df = 18$, $P = 0,001$). Az első két nap kumulatív takarmányfogyasztása jelentősen alacsonyabb volt, mint az azt követő időszakok átlagos kumulatív takarmányfogyasztása ($P = 0,001$). Ezenkívül az első öt ($P = 0,007$) és hat ($P = 0,039$) nap átlagos kumulatív takarmányfogyasztása jelentősen magasabb volt, mint az első három napé. Ezek azonban nem különböztek jelentősen a többi kumulatív takarmányfogyasztástól.

A teljes időszak alatt a napi átlagos pelletfogyasztás egyedenként 8,5 darab volt. Ez 595 mg takarmánynak felel meg; a standard hiba 32 mg volt, ami a becsült napi takarmányfelvétel 5,3%-a. Az átlagos takarmányfogyasztás bár mutatott ingadozásokat, tendenciális változás nem volt megfigyelhető az értékében a vizsgálati periódus alatt. Ezzel szemben, a takarmányfogyasztás variációs együtthatója a vizsgálati idővel egy növekvő tendenciát mutatott (lineáris regresszió, $R^2 = 0,281$, $P = 0,016$).

Az egymást követő táplálkozások kumulatív takarmányfelvétele és a teljes periódus alatt mért takarmányfelvétel közti Spearman-korreláció értéke a hetedik táplálkozást követően haladta meg a 0,95-ös értéket, mely alapján már az első hetet követően megfelelően becsülhető az egyedi takarmányfelvétel. Az ICC-vel becsült egyedi takarmányfelvétel-mérések ismételhetősége 0,514 volt ($CI_{95\%}$: 0,428 – 0,612, $P < 0,001$). Azonban a mérés ismételhetősége az ugyanezen paraméterekből számított intra-class korreláció alapján csak a 14 egymást követő táplálkozás után érte el és maradt 0,95 érték felett.

Táplálékmegosztás (shared meal, SM), táplálkozási hierarchia

A 18 akváriumból 13 esetben bizonyult szignifikánsnak a hierarchia kialakulása az akváriumon belül (átlagos Kendall's $W = 0,357$). A korreláció az induló tömeg variációs együtthatója és a Kendall's W -érték között nem volt szignifikáns ($r = -0,434$, $P = 0,066$, $n = 18$), így nem a mérete-eloszlás befolyásolta a táplálkozási dominancia kialakulását. A legjobb és a többi egyed közötti SM-arányban mutatkozó különbségek átlagosan 7,0 és 16,5 között voltak, de az akváriumokban nagy szórást mutattak.

A megosztott-táplálék-arány (SM) mediánjának az elméleti 0,25-ös értéktől való eltérése 72 egyedből 34-nél volt szignifikáns ($P < 0,05$, ebből 18 egyed domináns és 16 egyed alárendelt volt). A megosztott táplálék átlagos aránya mindhárom csoportban szignifikánsan különbözött ($P < 0,05$) ($0,340 \pm 0,05$, $0,241 \pm 0,01$, $0,170 \pm 0,01$, a domináns, a köztes és az alárendelt csoportban).

A táplálkozási hierarchia hatása a termelési mutatókra

A megmaradás tekintetében a táplálkozási hierarchia nem volt hatással. Összességében a megmaradás 91,7% volt. Bár az alárendelt egyedek megmaradása (81,3%) elmaradt a másik két csoport egyedeinek megmaradásától (94,4% és 94,7% a domináns és a köztes egyedek) a különbség egyik esetben sem volt szignifikáns ($\chi^2 = 2,678$, $df = 2$, $P = 0,262$).

A 20 napos etetési kísérlet alatt a halak növekedése átlagosan $12,16 \pm 6,00$ g míg az SGR átlagosan $1,39 \pm 0,38\%$ /nap volt. Az FCR alacsonynak bizonyult az $1,00 \pm 0,13$ g/g értékkel, de magas volt a változatossága ($CV\% = 13,13$), $0,67$ és $1,58$ g/g szélső értékek mellett. Az átlagos RFI a vártak megfelelően nulla volt, és a mind a metabolikus testtömeg (BW0,8) mind a testtömeg (BWG) szignifikánsnak bizonyult ($P < 0,001$). A becslő egyenlete az alábbi volt:

$$RFI = FI + 1,416 - 0,681 * BW^{0,8} - 0,608 * BWG.$$

A növekedési paraméterek közepes-erős korrelációt mutattak a takarmányfogyasztással (SGR $r = 0,430$, BWG $r = 0,959$; $P < 0,001$) és közepes negatív korrelációt a takarmányértékesítéssel (SGR $r = -0,662$, $P < 0,001$; BWG $r = 0,244$; $P = 0,048$). A takarmányértékesítésnél nem volt szignifikáns összefüggés a takarmányfelvétellel ($r = 0,012$; $P = 0,926$). Az RFI a takarmányfogyasztással ($r = 0,367$; $P = 0,002$) és a takarmányértékesítéssel ($r = 0,369$; $P = 0,002$), valamint a növekedési paraméterek közül az SGR-rel ($r = 0,357$; $P = 0,003$) mutatott összefüggést.

A mért paraméterek közül a takarmányfogyasztás, a testtömeg-gyarapodás, az SGR és az FCR szignifikáns különbségeket mutatott a három csoport között (2. táblázat). A domináns egyedek takarmányfogyasztása szignifikánsan magasabb volt, mint az alárendelt egyedeké, ami szignifikánsan magasabb testtömeg-gyarapodást és SGR-t eredményezett. A köztes csoport takarmányfelvétele nem tért el a másik két csoporttól, de növekedése szignifikánsan alacsonyabb volt, mint a domináns csoporté. Az FCR tekintetében a domináns csoport értéke szignifikánsan jobb volt, mint a köztes csoporté, míg az alárendelt csoport értékei a másik két csoport értékei között voltak. Az RFI tekintetében az alárendelt csoport negatív értékeket mutatott, de a hierarchia nem volt szignifikáns hatással a mutatóra (2. táblázat).

2. táblázat. A növekedési paraméterek változásai a három hierarchia-csoportban

Paraméter	N	Kruskal–Wallis H	Szignifikancia	Csoport		
				alárendelt (átlag $\pm$ SD)	köztes (átlag $\pm$ SD)	domináns (átlag $\pm$ SD)
FI	72	8,354	0,015	$10,08 \pm 5,20^a$	$11,33 \pm 4,68^{ab}$	$14,49 \pm 5,63^b$
BWG	66	8,861	0,012	$10,21 \pm 5,29^a$	$11,03 \pm 4,73^a$	$16,03 \pm 7,39^b$
SGR	66	12,358	0,002	$1,27 \pm 0,27^a$	$1,31 \pm 0,31^a$	$1,68 \pm 0,46^b$
FCR	66	8,933	0,011	$1,01 \pm 0,14^{ab}$	$1,03 \pm 0,13^b$	$0,92 \pm 0,09^a$
RFI	66	0,219	0,896	$-0,229 \pm 1,52$	$0,080 \pm 0,92$	$0,005 \pm 1,76$

N – egyedszám, FI – takarmányfogyasztás, BWG – testtömeg-gyarapodás, SGR – specifikus növekedési ráta, FCR – takarmányértékesítési hányados, RFI – reziduális takarmányfelvétel, SD – szórás. A különböző betűkkel jelölt értékek szignifikánsan különböznek egymástól $P < 0,05$ értéken.

A napi takarmányfogyasztás reggel ($6,97 \pm 2,46$ g, $5,59 \pm 2,78$ g, $4,50 \pm 2,85$ g a domináns, a köztes és az alárendelt csoportban) és délután ($7,35 \pm 3,27$ g, $5,16 \pm 2,63$ g, $4,27 \pm 2,67$ g a domináns, a köztes és az alárendelt csoportban) nem különbözött szignifikánsan ($P = 0,667$). A csoportok közötti különbségek azonban mindkét táplálkozásnál szignifikánsak voltak ($P = 0,011$), így a domináns és az alárendelt egyedek között mind a reggeli ($P = 0,028$), mind az esti ($P = 0,012$) táplálkozásnál szignifikáns különbségek mutatkoztak.

3.4. Az állománymenedzsment hatása a genetikai összetételre

Genetikai diverzitás

A nullallélok jelenlétét csak a PflaL8 (minden populációban) és a SviL8 (a tenyész populációban) lókuszok esetében valószínűsítettem a homozigóták általános túlsúlya miatt. A PflaL8 lókuszt eltávolítottam a későbbi elemzésekből, de a SviL8 lókuszt megtartottam, mivel annak gyakorisága alacsony volt (6%). Az populációk genetikaidiverzitás-adatait a 3. táblázat tartalmazza.

3. táblázat. A vizsgálatban résztvevő állományok genetikai diverzitás paramétereit

Populáció	N	uH _e	H _o	F _{IS}	N _A	AR	AR _P
Balaton	46	0,70 ± 0,12	0,68 ± 0,16	0,020 ± 0,08	11,00 ± 4,26 ^a	10,47 ± 3,98 ^a	3,81 ± 2,01 ^a
Tenyész	40	0,72 ± 0,10	0,71 ± 0,10	-0,010 ± 0,10	7,50 ± 3,34 ^b	7,50 ± 3,34 ^b	0,43 ± 0,75 ^b
Ivadék	44	0,68 ± 0,11	0,70 ± 0,16	-0,036 ± 0,11	6,00 ± 1,46 ^b	5,9 ± 1,47 ^b	0,0 ± 0,0 ^c

N: egyedek száma, uH_e: korrigált várható heterozigotizáció, H_o: megfigyelt heterozigotizáció-értékek, F_{IS}: beltenyésztési együttható, N_A: átlagos allélszámok, AR: allélgazdagság, AR_P: privát allélgazdagság

A várakozásoknak megfelelően a vadon élő populációhoz képest csökkent a diverzitás a tenyésztés- és az utódállományokban. Az utódok még alacsonyabb diverzitást mutattak, mint a tenyészállomány, de a különbség csak a privát allélgazdagságban volt szignifikáns. A korrigált várható heterozigotizációs értékek (uH_e) magasak voltak (0,68 és 0,72 között mozgott), és a három vizsgált csoport között nem voltak szignifikáns különbségek. A megfigyelt heterozigotizációs értékek (H_o) szintén magasak voltak (0,68 és 0,71 között mozgott), és a három csoport közötti különbségek szintén nem voltak szignifikánsak. Az átlagos allélszámok (N_A) lokuszonként 6,00 és 11,00 között mozgottak. A vadon élő és a tenyészállomány (Z = -2,740, P = 0,006), valamint a vadon élő és az utódállomány (Z = -3,766, P = 0,001) közötti különbség szignifikáns volt. Az allélgazdagság (AR) adatai szignifikáns különbséget mutattak minden csoport között, de a Bonferroni-korrektúra után csak a vadon élő és a tenyészállomány (Z = -2,446, P = 0,014), valamint a vadon élő és az utódállomány (Z = -3,493, P = 0,001) összehasonlítása maradt szignifikáns, a tenyész- és az utódállomány között nem volt különbség (Z = -1,971, P = 0,049). A privát allélgazdagság (AR_P) esetében valamennyi populáció szignifikánsan különbözött (vad–tenyész állomány Z = -3,888, P = 0,001; vad–ivadék állomány Z = -4,545, P = 0,001 és tenyész–ivadék állomány Z = -4,015, P = 0,001). Az utódállomány nem mutatott egyedi allélokot, míg az átlagos AR_P 0,43 volt a tenyészállományban és 3,81 a vadon élő populációban. A következő lokuszok a HW-egyensúlytól egy-egy állományban eltérést mutattak: PflaL3 a tenyészállományban, MSL-1, MSL-5, MSL-6 és Svi-18 az utódállományban, MSL-9 és MSL-3 a vadon élő populációban. Az F_{IS} értékek általában alacsonyak voltak, és a vadon élő populáció kivételével negatív tartományban mozgottak, de a köztük lévő különbség nem volt szignifikáns. A multilokus-heterozigotizáció egyéni szintjeinek átlaga 9,67 (±1,49), 10,00 (±1,90) és 9,86 (±1,40) volt a vadon élő, az ivadék- és az utódállományban. Az állományok azonban nem különböztek jelentősen.

Számos bizonyíték támasztja alá azt a hipotézist, hogy a menedzsment megváltoztathatja a tényleges populációméretet. A *linkage disequilibrium* módszerrel becsült effektív populációméret értéke 1032,6 (CI_{95%} 306,5–végtelen), 62,5 (CI_{95%} 47,9–86,6) és 15,1 (CI_{95%} 12,9–17,7) egyed volt a vadon élő, a tenyész- és az utódállományban. A tenyész és az utódállományokon számított temporális módszer eredményeként az effektív populációméret 31,3 (CI_{95%} 23,0–89,9) egyed volt. Meglepő módon a BOTTLENECK-vizsgálatban a Wilcoxon-teszt eredményei a heterozigotizáció többletrel vonatkozóan csak a vadon élő (balatoni) populációban mutattak ki egy közelmúltbeli populációs palacknyakhatást (P = 0,00006). Szignifikáns heterozigotizáció-többlet volt kimutatható a drift-mutációk egyensúlyban várható 8,23 várható értékkel szemben, mind a 14 lokuszban.

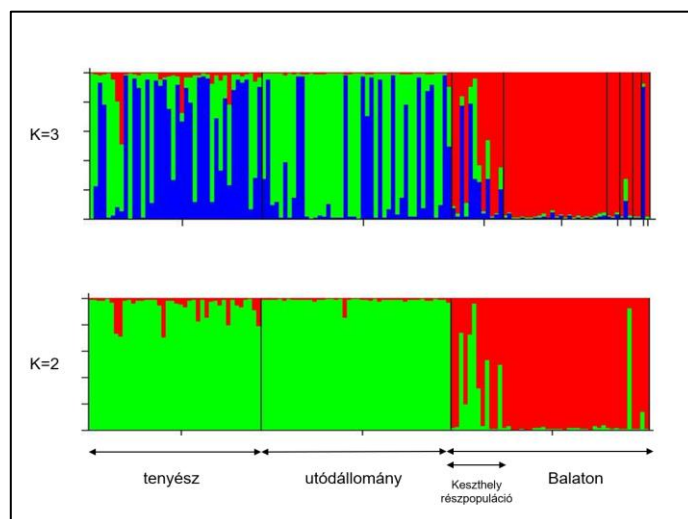
Genetikai struktúra

Az AMOVA-eredmények szerint a populációk között a varianciának csak 7,87%-a volt kimutatható, ami az állományok alacsony/közepes szintű differenciálódására utal. Ezt megerősítette a populációpárok közötti páronkénti F_{ST}-értékek szignifikanciája (P < 0,05) is. Alacsony F_{ST}-értéket (0,011) észleltem a tenyész- és az utódállomány között, míg a vadon élő és a tenyészállomány (0,089), valamint a vadon élő és az utódállomány (0,123) között közepes értékeket találtam.

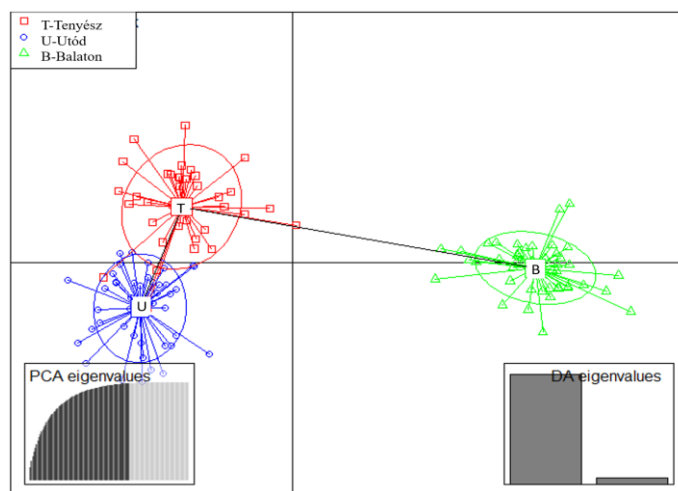
A három eredeti populáció létezését a struktúraelemzés is alátámasztotta, amelynek eredményeként a legvalószínűbb klaszterszám három volt (K = 3, átlagos LnP[K] = -6037,19; Delta K = 40,499), a számítás során az összes markert felhasználva (4. ábra). Ha csak semleges

markereket vontam be, a legvalószínűbb K értéke $K = 2$ -re változott (átlagos $\text{LnP}(K) = -4946,13$; $\Delta K = 71,640$) (4. ábra). Mind a $K = 3$ klaszterszám mellett, mind a $K = 2$ klaszter mellett jól látszik, hogy a tenyésztett állományok genetikai struktúrája nem az egész Balaton, hanem csak a Keszthelyi-öbölben élő állomány összetételével mutat hasonlóságot.

A DAPC-elemzés a STRUCTURE-eredményekkel összhangban három csoportba sorolta a mintákat származásuk szerint, alátámasztva egy távolabbi (vadon élő) és két részben átfedő (tenyészállat- és utód-) csoport jelenlétét. Nem volt különbség az összes marker használata, illetve csak a semleges markerek alapján megjelenített DAPC-diagramok között. (5. ábra).



4. ábra. A Bayes-féle STRUCTURE-klasztrezés eredményei, a STRUCTURE segítségével meghatározott három, illetve kettő genetikai klaszter eloszlása a vizsgált állományok egyedeiben



5. ábra. A DAPC-analízis eredményének ábrázolása

Genetikai szelekció

A 14 lókuszból három a módszerek legalább egyikében kiugrónak minősült, a különböző módszerek a LOSITAN, a BayeScan és az InRH esetében 1, 1, illetve 2 markert azonosítottak. A kiugró értékek közül azonban csak egy (MSL-9) volt közös a módszertanilag különböző kiugró értékeket felismerő módszerek közül legalább kettőnél (4. táblázat).

4. táblázat. A LOSITAN, a BayeScan és az LnRH által azonosított szelekció alatt álló lókuszok

Locus	Lositan			BayeScan			LnRH		
	Het	F _{ST}	P	Prob	Log ₁₀ (PO)	q-value	T/U	B/T	B/U
Msl-1	0,77	0,133	0,972	0,09	−0,96	0,67	1,83	1,67	2,35*
Msl-3	0,69	0,098	0,844	0,08	−1,02	0,69	−1,28	0,91	0,34
Msl-5	0,91	0,051	0,823	0,14	−0,76	0,61	−0,55	0,67	0,41
Msl-6	0,80	0,022	0,277	0,58	0,14	0,22	−0,45	0,24	0,04
Msl-9	0,81	0,158	0,997*	0,04	−1,34	0,75	0,72	−2,07*	−1,67
Msl-2	0,72	0,068	0,736	0,12	−0,82	0,64	−0,87	0,67	0,27
Svi-18	0,79	0,019	0,248	0,22	−0,53	0,46	−0,03	0,77	0,72
Svi-4	0,77	0,110	0,946	0,03	−1,40	0,77	0,63	−1,45	−1,12
Svi-6	0,83	0,061	0,743	0,03	−1,40	0,78	−0,81	−0,36	−0,68
Svil-L7	0,63	0,008	0,188	0,97	1,52*	0,02	−1,18	−0,23	−0,71
PflaL3	0,66	0,058	0,674	0,05	−1,21	0,72	−0,60	−1,01	−1,21
SviL8	0,84	0,126	0,981	0,36	−0,23	0,36	0,56	0,65	0,85
Za138	0,86	0,097	0,966	0,22	−0,53	0,52	1,95	−0,76	0,08
Za199	0,51	0,018	0,270	0,05	−1,27	0,73	0,44	0,43	0,60

LOSITAN: Het: várható heterozigotizás; F_{ST}: F_{ST}-érték; Prob: valószínűség; BayeScan: Prob: a szelekciót is tartalmazó modell utólagos valószínűsége; Log₁₀(PO): a Posterior Odds logaritmus, q-érték: a szelekciót is tartalmazó modell q-értéke. LnRH: a T/U – tenyészállat és utód; B/T – vad és tenyészállat; B/U – vad és utód; A *-gal jelölt vastagon kiemelt lókuszok kiugrónak minősültek.

A pozitív szelekció az MSL-9 esetében a kis méretű allélok elvesztését eredményezte. A szelekció alatt álló lókusz tenyésztett populációk genetikai elkülönülésében játszott szerepének azonosítása érdekében az F_{ST}-értékeket a feltételezett semleges és a feltételezett kiugró lókusz külön-külön történő felhasználásával újraszámoltam. A kiugró marker kizárása az F_{ST}-értékek kiszámítása során valamennyi populációpár esetében enyhén csökkent értékeket eredményezett (0,083, 0,111 és 0,009 a vad–tenyész, vad–utód és tenyész–utód állománypárok között). Az AMOVA eredményei azt mutatták, hogy a teljes varianciának csak 7,13%-a volt a populációk között. Ha csak a kiugró lókuszt használtam a populációs differenciálódás számításában, a becsült variancia 15,83%-a a populációk között volt, és az F_{ST}-értékek jelentősen megnöttek minden populációpár esetében (0,168, 0,269 és 0,030 a vad–tenyész, vad–utód és tenyész–utód állománypárok között), ami azt jelzi, hogy ez a marker felelős a genetikai differenciálódás egy jelentős részéért.

3.5. A pelletált takarmányra szoktatás hatása a genetikai összetételre

Genetikai diverzitás

Az eredeti állomány és a három részállomány diverzitásadatait a 5. táblázat tartalmazza. A heterozigotizás-adatok esetében sem a megfigyelt, sem a várt heterozigotizás nem tért el a csoportok közt. A beltenyésztettség együttható (F_{IS}) mind az eredeti, mind a részpopulációkban alacsony negatív értéket mutatott és nem tért el a csoportok közt. Az átlagos allélszám a pelletet nem

fogyasztó csoportban szignifikánsan magasabbnak mutatkozott a kannibálcsoport értékéhez képest (mely valószínűleg a kisebb egyedszámnak köszönhető), míg a pelletet fogyasztók csoportjának értéke a kettő közt volt. Az effektív allélszám esetében ez a különbség már nem volt megfigyelhető, az értékek nem tértek el szignifikánsan egymástól. Az allélgazdagság sem mutatott szignifikáns eltéréseket a csoportok közt. Az egyedi allélgazdagság ezzel szemben statisztikailag is igazolható különbségeket mutatott: a legmagasabb a pelletet nem fogyasztó csoportnál volt, és a másik két csoport szignifikánsan alacsonyabbnak bizonyult.

5. táblázat. A három részpopuláció és a teljes eredeti populáció genetikaidiverzitás-adatai (átlag $\pm$ SD)

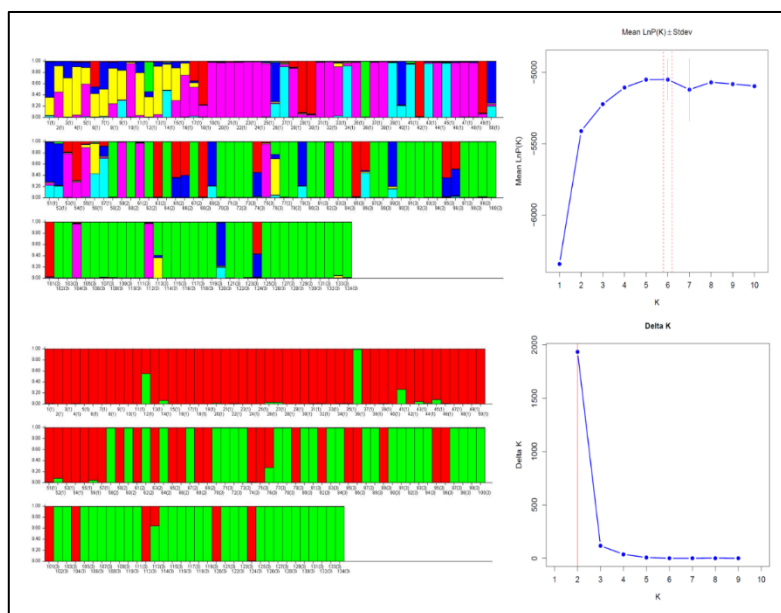
	N	uH_e	H_o	F_{IS}	N_A	N_e	AR	AR_p
PNF	57	$0,63 \pm 0,12$	$0,68 \pm 0,16$	$-0,085 \pm 0,13$	$5,61 \pm 1,41^a$	$3,00 \pm 1,00$	$4,40 \pm 0,85$	$0,56 \pm 0,54^a$
K	12	$0,67 \pm 0,12$	$0,67 \pm 0,19$	$-0,050 \pm 0,21$	$4,44 \pm 1,09^b$	$3,10 \pm 1,04$	$4,44 \pm 1,09$	$0,12 \pm 0,18^b$
PF	65	$0,59 \pm 0,17$	$0,66 \pm 0,26$	$-0,079 \pm 0,23$	$5,50 \pm 1,50^{ab}$	$2,78 \pm 0,87$	$4,10 \pm 0,92$	$0,23 \pm 0,30^b$
T	134	$0,63 \pm 0,14$	$0,67 \pm 0,20$	$-0,071 \pm 0,19$	$5,18 \pm 1,42$	$2,96 \pm 0,96$	$6,33 \pm 1,57$	–

PNF: pelletet nem fogyasztó, K: kannibál, PF: pelletet fogyasztó, T: eredeti teljes állomány, N: vizsgált egyedszám, uH_e : korrigált várt heterozigotizás; H_o : megfigyelt heterozigotizás; N_A : átlagos allélszám; AR: allélgazdagság, AR_p : privátallél-gazdagság, F_{IS} : beltenyészettségi hányados. Az eltérő betűjellel ellátott értékek szignifikánsan különböznek egymástól ($P < 0,05$)

Genetikai struktúra

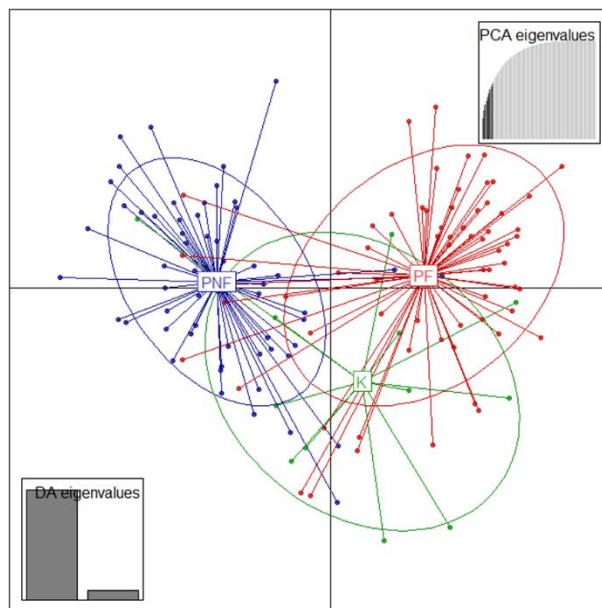
Az AMOVA-eredmények szerint a csoportok között a varianciának a 7,37%-a volt kimutatható. A csoportok közötti páronkénti F_{ST} -értékek minden esetben szignifikánsnak ($P < 0,05$) bizonyultak: a legmagasabb 0,098 értéket a PNF- és PF-csoportok között észleltem, míg PNF- és K-csoportok (0,038), valamint a PF- és K-csoportok közt (0,024) alacsonyabb értékeket találtam. Elmondható, hogy a PF- és a PNF-csoportok egy alacsony közepes differenciációt mutattak.

Ezt az elkülönülést a STRUCTURE-analízis is alátámasztotta. Az LnPK-módszer alapján a legvalószínűbb klaszterszám $K = 6$ volt, azonban az Evanno és mtsai., (2005) módszere által használt ΔK -érték alapján a $K = 2$ a valószínű szám, a számítás során az összes markert felhasználva (6. ábra). Mindkét esetben látható, hogy a PF-csoport nagyrészt egy klasztert tartalmazva egységes genetikai összetételű.



6. ábra. A Bayes-féle STRUCTURE-klaszterezés eredményei (a STRUCTURE-analízis segítségével meghatározott három (LnPk-módszer), illetve kettő (ΔK -módszer) genetikai klasztereloszlása a vizsgált állományok egyedeiben)

A DAPC-elemzés a STRUCTURE-eredményekkel összhangban a PF- és a PNF-csoportokat elkülönítette, míg a kannibálcsoport a két másik csoporttal részben átfedést mutatott (7. ábra).



7. ábra. A DAPC-analízis eredményének ábrázolása

Genetikai szelekció

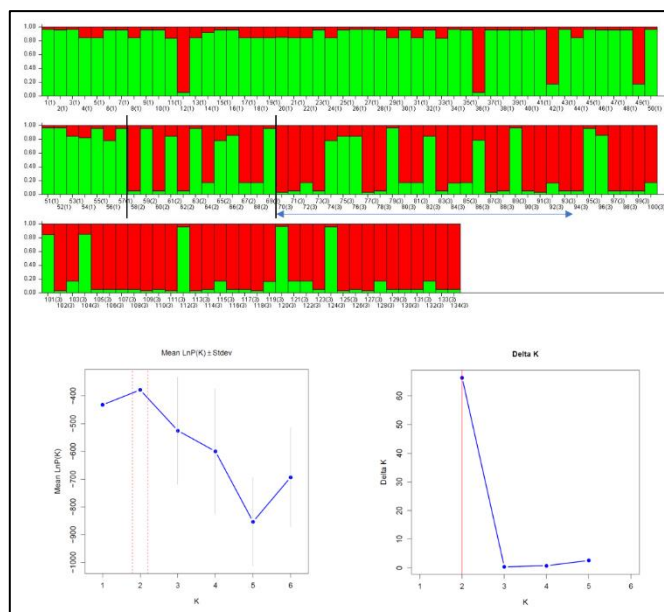
A 18 lókuszt közül három a módszerek legalább egyikében kiugrónak minősült, a különböző módszerek a Arlequin, a BayeScan és az InRH esetében 3, 1, illetve 0 markert azonosítottak. A kiugró értékek közül azonban csak egy (MSL-6) volt közös a módszertanilag különböző kiugró értékeket felismerő módszerek közül legalább kettőnél (6. táblázat).

Az MSL-6 és az Svi-6 markerek esetében a detektált szelekció nem okozott jelentős F_{ST} -értéket a csoportok közt. Az MSL-1 marker esetében azonban a magas heterozigotázis-érték mellett jelentős genetikai differenciálódás volt megfigyelhető a populációk közt, és mivel ez a marker a korábbi vizsgálatomban a szülő és tápra szoktatott ivadékcsoportok közt szintén szelekciót mutatott, megvizsgáltam az egyedek genetikai struktúráját, csak ennek a markernek a felhasználásával (8. ábra). A STRUCTURE-analízis ebben az esetben mind az LnPK-, mind a ΔK -módszer alapján két klaszterbe sorolta be az egyedeket. A klaszterek elkülönülése a mikroszatellit-marker fragmenthossza alapján történt: az első klaszter (zöld) a hosszú fragmenteket (144 bázis pár hosszútól), míg a második klaszter (piros) a rövid fragmenteket (140 bázispárig) tartalmazó egyedeket tartalmazta. Az első klaszter döntően a PNF-csoport tagjait tartalmazta, míg a második nagyrészt a PF-csoportot. A PNF-csoportban négy egyed került a második klaszterbe, míg a PF-csoportban 14 egyed lett az első klaszterbe besorolva. A kannibálcsoport azonos számban tartalmazta a két klasztert.

6. táblázat. Az Arlequin, a BayeScan és az LnRH által azonosított szelekció alatt álló lokuszok

Locus	Arlequin			BayeScan			LnRH		
	Het	F _{ST}	P	Prob	Log ₁₀ (PO)	q-value	PNF/PF	PNF/K	PF/K
MSL-1	0,81	0,176	0,044	0,06	−1,23	0,85	−0,82	−0,29	1,11
MSL-3	0,34	0,107	0,231	0,08	−1,08	0,71	0,61	−1,15	0,54
MSL-5	0,81	0,031	0,113	0,06	−1,17	0,81	−0,18	−0,90	1,08
MSL-6	0,74	0,009	0,036	0,88	0,85	0,12	0,15	0,92	−1,07
MSL-9	0,73	0,059	0,430	0,05	−1,32	0,88	0,30	0,81	−1,12
Msl-2	0,63	0,205	0,057	0,05	−1,29	0,87	−0,24	−0,86	1,10
Pfla-L8	0,73	0,040	0,253	0,06	−1,21	0,82	0,42	0,73	−1,14
Svi-18	0,63	0,060	0,499	0,04	−1,38	0,89	1,00	−0,01	−1,00
Svi-4	0,78	0,050	0,308	0,07	−1,11	0,75	−0,43	−0,71	1,14
Svi-6	0,71	0,010	0,046	0,08	−1,08	0,64	0,72	0,42	−1,14
Svil-L7	0,37	0,052	0,489	0,13	−0,84	0,50	1,14	−0,75	−0,39
PflaL3	0,57	0,033	0,272	0,07	−1,12	0,78	−0,52	−0,63	1,15
SviL8	0,78	0,153	0,088	0,05	−1,26	0,86	0,21	−1,09	0,88
Za138	0,67	0,049	0,377	0,05	−1,32	0,88	−0,38	−0,76	1,13
Za199	0,62	0,118	0,192	0,06	−1,24	0,86	−0,91	−0,15	1,07
PflaL9	0,67	0,085	0,346	0,06	−1,22	0,84	−0,43	−0,71	1,14
Za038	0,68	0,088	0,335	0,04	−1,36	0,89	0,49	−1,15	0,66
Za144	0,85	0,090	0,356	0,04	−1,33	0,89	0,55	−1,15	0,61

Oszlopcímek: Het – várható heterozigotizáció; F_{ST} – F_{ST}-érték; Prob – valószínűség; BayeScan: Prob – a szelekciót is tartalmazó modell utólagos valószínűsége; Log₁₀(PO) – a Posterior Odds logaritmus, q-érték – a szelekciót is tartalmazó modell q-értéke; LnRH:T/U – tenyészállat és utód; B/T – vad és tenyészállat; B/U – vad és utód. A vastagon kiemelt lokuszok kiugrónak minősültek.



8. ábra. A STRUCTURE-analízis eredménye az MSL-1 marker használatával

Az MSL-1 markerrel lefuttatva az AMOVA-analízis jelentős populációk közötti variációt mutatott ki ($F_{ST} = 0,177$, $P < 0,001$), és a szignifikáns ($P < 0,001$) populáció páronkénti F_{ST} -értékek alapján a PNF-csoport elkülönülése figyelhető meg mind a K ($F_{ST} = 0,132$) mind a PF-csoporttól ($F_{ST} = 0,213$) míg a PF- és a K-csoport esetében az érték alacsony ($F_{ST} = 0,019$).

Neutrális markerekkel számított egyedi heterozigotizáció és viselkedési plaszticitás

A neutrális markerekkel számított egyedi multilokus-heterozigotizáció értékei eltéréseket mutattak a viselkedés alapján (Kruskal–Wallis $H = 6,071$, $df = 2$, $P = 0,048$, 7. táblázat). A PNF-csoport mutatta a legmagasabb egyedi heterozigotizációt a három viselkedési csoport között, a tizenötből átlagosan 10,07 lokusz bizonyult heterozigotának, mely szignifikánsan magasabb volt a PF-csoport 9,46-os értékéhez képest a Bonnféroni-korrektúrák követően ($P = 0,041$). A kannibál- (K-) csoport értéke a két másik csoport közt helyezkedett el, azokról nem tért el szignifikánsan, és megfelelt a teljes kiinduló populációnál mért értéknek.

7. táblázat. Az egyedi multilokus-heterozigotizáció-értékek a vizsgált csoportokban

Csoport	N	Átlag	SD	95% Konfidencia-intervallum	
				alsó határ	felső határ
PNF	57	10,07	1,22	9,74	10,39
K	12	9,75	1,21	8,97	10,52
PF	65	9,46	1,32	9,13	9,78
T	134	9,74	1,29	9,52	9,96

PNF – pelletet nem fogyasztó, K – kannibál, PF – pelletet fogyasztó, T – eredeti teljes állomány, N – vizsgált egyed-szám

4. Új tudományos eredmények

1. Megállapítottam, hogy a süllő explorációs viselkedése befolyásolja a pelletált táplálékra való átállás idejét, a korán átálló, illetve kannibál egyedek a nem exploráló egyedek közül kerülnek ki, és a korai áttérés nagyobb testméretet eredményez náluk.
2. Megállapítottam, hogy sem a pelletfogyasztás hajlandósága, sem az explorációs viselkedés nem befolyásolja az élőhalon való zsákmányszerzés sikerét, azonban az előbbi erős hatással van az első támadás látenciájára, míg az exploráció a felismerés látenciájára, így a két tulajdonság zsákmányszerzésre kifejtett hatása független egymástól. A gyakorlat az első három-négy próbálkozás alatt javítja az egyedek felismerési és első támadási látenciáját.
3. Megállapítottam, hogy a pelletet fogyasztó süllőivadék élőhalzsákmányméret-preferenciája a 0,11–0,22 PPR-es (kis-közepes) méret a próbálkozások alapján, azonban a sikeres zsákmányszerzéseknél ez már nem mutatható ki. A nagyobb zsákmányméret hosszabb predációs látenciát eredményezett, így az intenzíven nevelt süllőivadék tanulásánál a kisebb méret előnyös.
4. Megállapítottam, hogy az egyedi takarmányfogyasztás megbízható méréséhez egy kéthetes periódus szükséges. Az egyedi takarmányértékesítés meghatározására az RFI az alkalmas mérőszám, mivel a többi zootechnikai paramétertől eltérően azt nem befolyásolta a kialakuló táplálkozási hierarchia.
5. Kimutattam, hogy a természetes populációhoz képest a tavi tenyészállomány alacsonyabb populációmérete még mindig nagy genetikai variabilitást eredményezett, mely elegendő a faj akvakultúra-termeléséhez, de genetikai kockázatot jelent a természetes vizek kiegészítése szempontjából. A genetikai diverzitás az utódpopulációban jelentősen csökkent, mely részben a nagyon alacsony effektív populációméretnek, részben szelekciónak köszönhető.
6. Megállapítottam, hogy a pelletet fogyasztó csoport genetikai diverzitása alacsonyabb a pelletet nem fogyasztó csoport diverzitásához képest, még a neutrális markerekkel számított, egyedi, multilókuszos heterozigotitás esetében is, mely alapján a pelletre szoktatás genomi szintű diverzitáscsökkenést okoz.
7. Elsőként leírtam egy markert, ahol a mikroszatellit-ismétlődés magas száma a viselkedés megjelenésének hiányához vezet (nem képes a pelletfogyasztásra). A marker képes a pelletfogyasztó és pelletet nem fogyasztó csoportok genetikai elkülönítésére ($F_{ST} = 0,213$), ami alapján a marker alkalmas lehet a tulajdonságra való molekuláris szelekció kialakítására.

5. A dolgozat elkészítéséhez felhasznált saját közlemények jegyzéke

- Molnár T.**, Csuvár A., Benedek I., Molnár M., & Kabai P. (2018). Domestication affects exploratory behaviour of pikeperch (*Sander lucioperca* L.) during the transition to pelleted food. *PLoS One*, 13: 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196118>
- Molnár T.**, Benedek I., Kovács B., Zsolnai A., & Lehoczky I. (2020). Genetic consequences of pond production of a pikeperch (*Sander lucioperca* L.) stock with natural origin: the effects of changed selection pressure and reduced population size. *PeerJ*, 8: Paper: e8745, <https://doi.org/10.7717/peerj.8745>
- Molnár T.**, Urbányi B., & Benedek I. (2023). Impact of exploration behavior, aptitude for pellet consumption, and the predation practice on the performance in consecutive live prey foraging tests in a piscivorous species. *Animal Cognition*, 26(3): 973–984. <https://doi.org/10.1007/s10071-023-01747-4>
- Benedek I., & **Molnár T.** (2023). Size preference of live fish prey in the pellet-consuming pikeperch. *Applied Sciences-Basel*, 13(4): Paper: 2259. <https://doi.org/10.3390/app13042259>
- Benedek I., Urbányi B., Kovács B., Lehoczky I., Zsolnai A., & **Molnár T.** (2025). Genetic variability related behavioral plasticity in pikeperch (*Sander lucioperca* L.) fingerlings. *Animals*, 15(15): 2229. <https://doi.org/10.3390/ani15152229>
- Molnár T.**, Beliczky G., Bognár A., Urbányi., & Benedek I. (2026). Variation in individual feed consumption rates of intensively reared pikeperch (*Sander lucioperca* L. 1758) under feeding hierarchy. *Aquaculture*, 612(1): 743119. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2025.743119>
- Molnár T.**, Marton Cs., Benedek I., & Urbányi B. (2025). A süllő (*Sander lucioperca* L.) domesztikációja és intenzív nevelése során fellépő változások : Irodalmi áttekintés. *Állattenyésztés és Takarmányozás*, 74(3): 193–205.