A magyarországi ürgeállományok (*Spermophilus citellus*) filogeográfiai és populációgenetikai szerkezetének feltárása

készült

a LIFE13NAT/HU/000183 számú, „A kerecsensólyom és a parlagi sas táplálékbázisának megőrzése a Kárpát-medencében” című LIFE+NATURE projekt A2 akciója keretében

írta: Dr. Sramkó Gábor

szerkesztette: Dr. Németh Attila

2017

Bevezetés

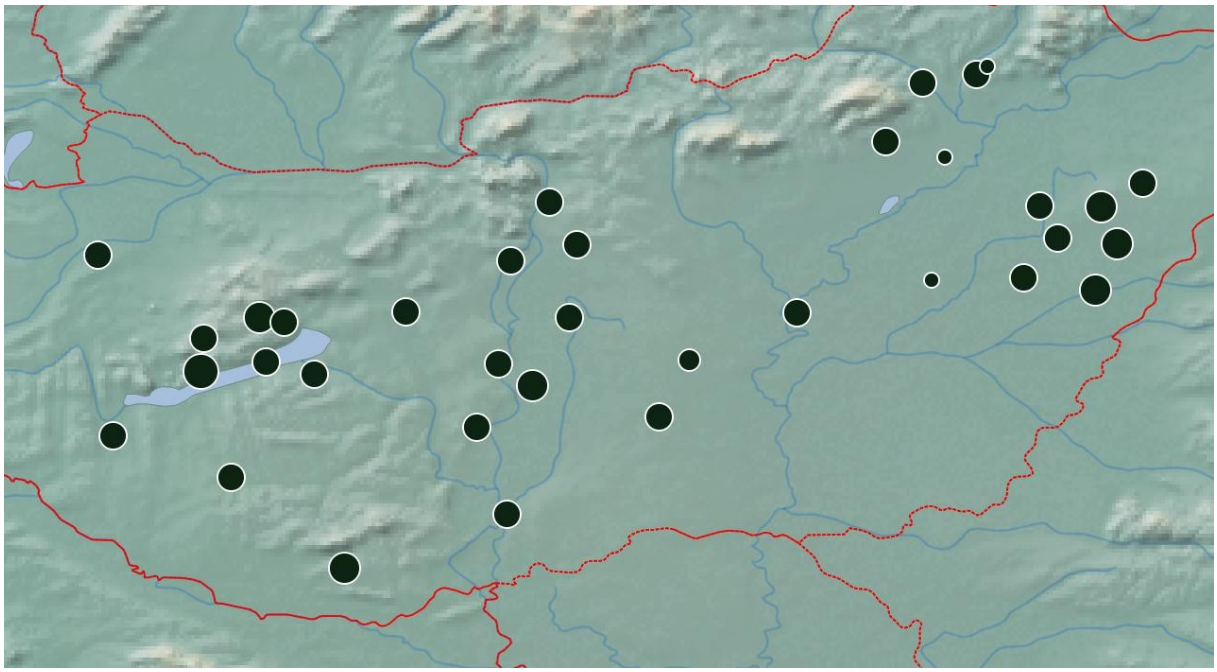
A közönséges ürge (*Spermophilus citellus*) hazánk fokozottan védett rágcsálója, amely fontos táplálékbázisa olyan féltve őrzött ragadózó madarainknak, mint a kerecsensólyom és a parlagi sas. A faj természetvédelmi jelentősége nemcsak hazánkban, hanem Európai Uniós szinten is kiemelkedő, amit mi sem mutat jobban, minthogy szerepel az élőhely-védelmi irányelv (43/92/EGK) II. függelékében.

A hazai ürgepopulációk genetikai felmérése ezért óriási jelentőségű, amely megalapozza a hazai állományok természetvédelmi kezelését mind a stratégiai kérdésekben, mind pedig az egyes állományokat érintő napi szintű döntések meghozatala során. Sajnos az említett vizsgálatokat legfeljebb bizonyos állományok tekintetében végezték el, de átfogó képpel nem rendelkeztünk a hazai ürgeállomány genetikai jellemzőire vonatkozóan. Ezért e régóta, fájóan hiányzó adatok pótlására irányuló vizsgálatokat végezte el a Raptors Prey LIFE projekt. A vizsgálatok széleskörű terepi mintagyűjtésre alapultak, melynek célja az ország ürgeállományának mind teljesebb lefedése földrajz és ökológiai értelemben valamint a lehető legnagyobb mintanagyság elérése kellően részletes eredmények érdekében. A begyűjtött mintákon elvégzett genetikai vizsgálatok két részre oszlottak; míg az ún. *filogeográfiai vizsgálat* az alábbi kérdések megválaszolására alkalmas: Milyen a hazai ürgepopulációk közötti földrajzi - genetikai (filogeográfiai) viszony? Milyen rokonsági csoportok mutathatók ki?; addig az ún. *populációgenetikai vizsgálat* az alábbi kérdések megválaszolására szolgál: Milyen a hazai ürgepopulációk genetikai szerkezete, illetve mely populáció-típusok (pl. természetes maradvány, természetes betelepített, reptéri), milyen mértékben veszélyeztetettek populációgenetikai szempontból (beltenyésztés, sodródás, stb.)?.

Genetikai vizsgálat filogeográfiai módszerrel

Alkalmazott módszerek

A vizsgálatok során a mitokondriumban kódolt két DNS-régió, a citokróm-B (CytB) gén szekvenciáit és az ún. kontroll régió (CR) szekvenciáit hasonlítottuk össze. A citokróm-B egy olyan gént kódoló DNS-régió, amely kifejezetten gyorsan evolválódik a rágcsálókban, az evolúciója neutrális, így gyakran alkalmazzák filogenetikai és filogeográfiai vizsgálatokban . Ráadásul közönséges ürge esetében is kifejezetten ezt a régiót használták a jelenleg ismert európai léptékű kép megrajzolásához , így lehetőséget teremt a projekt keretében gyűjtött minták európai képbe illesztésére. A kontroll régió az előbbinél is gyorsabban evolválódó DNS-régió, melyről gének nem íródnak át (az ún. D-hurok rész), így sok strukturális mutációt (is) tartalmaz.



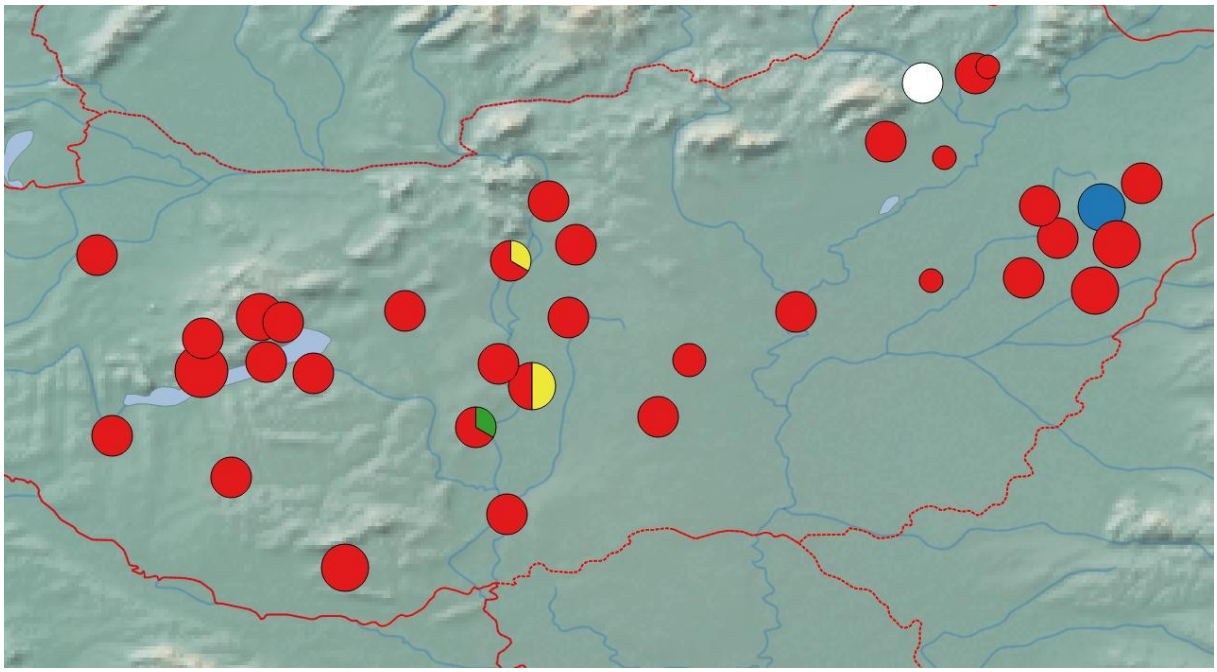
1. ábra: A fiolgeográfiai vizsgálathoz felhasznált minták származási helyei. A körök nagysága arányos a populációnkénti minták számával (populációnként 1–5).

A két kiválasztott DNS-régiót (CytB és CR) a GenBank-ba feltöltött teljes mitokondrion szekvenciákon alapuló önállóan, (*de novo*) kifejlesztett primerek segítségével vizsgáltuk. A primerekkel elvégezett polimeráz láncreakciót (PCR) követően meghatároztuk az egyes gének bázis sorrendjét (szekvenálás). A kapott eredményeket a faj vonatkozásában rendelkezésre álló korábbi vizsgálati eredmények tükrében értékeltük.

Eredmények

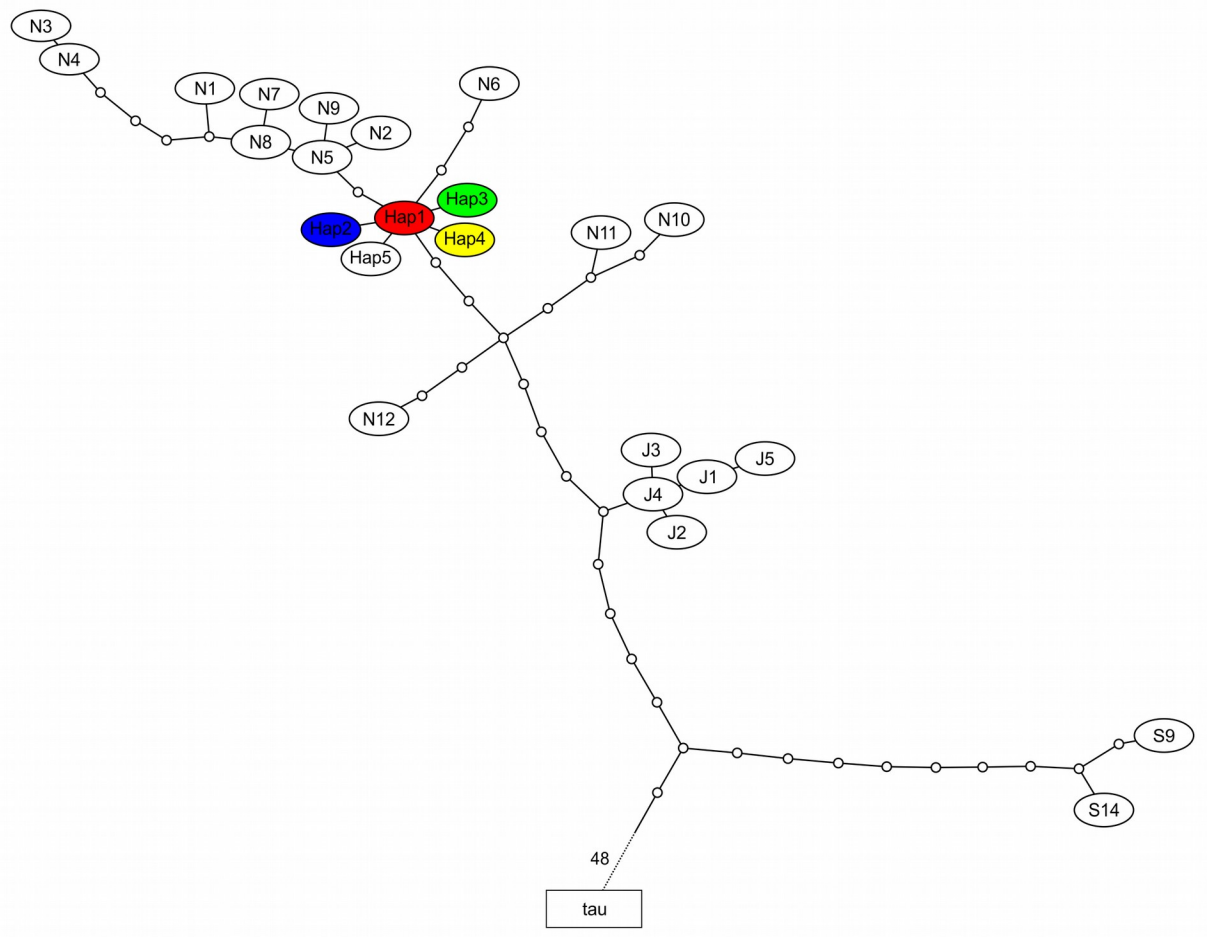
Citokróm-B

A DNS-szekvenálással összesen 1157 bázispárnyi (bp-nyi) DNS-szekvenciát nyertünk. Az illesztett szekvenciák analízise öt CytB haplotípus jelenlétét mutatta, melyek közül az egyik messze a legnagyobb számban fordult elő, mely földrajzilag is dominálta az ország területét.



2. ábra: A CytB haplotípusok földrajzi eloszlása. A kördiagramok mérete arányos a populációnként vizsgált egyedek számával, míg a populáción belüli variabilitást a diagramon belüli eltérő színek jelzik.

A haplotípusok közötti filogeográfiai viszonyt parszimónia-alapú hálózat-építéssel tártuk fel úgy, hogy a korábban publikált európai képbe (Krystufek *et al.,* 2009) illesztettük a most talált haplotípusokat (3. ábra). Ezeket a haplotípusokat – az uralkodó Hap1 kivételével – eddig nem jelezték a környező országokban végzett felmérések során, azaz ezeket kifejezetten magyarországi haplotípusoknak lehet tekinteni.

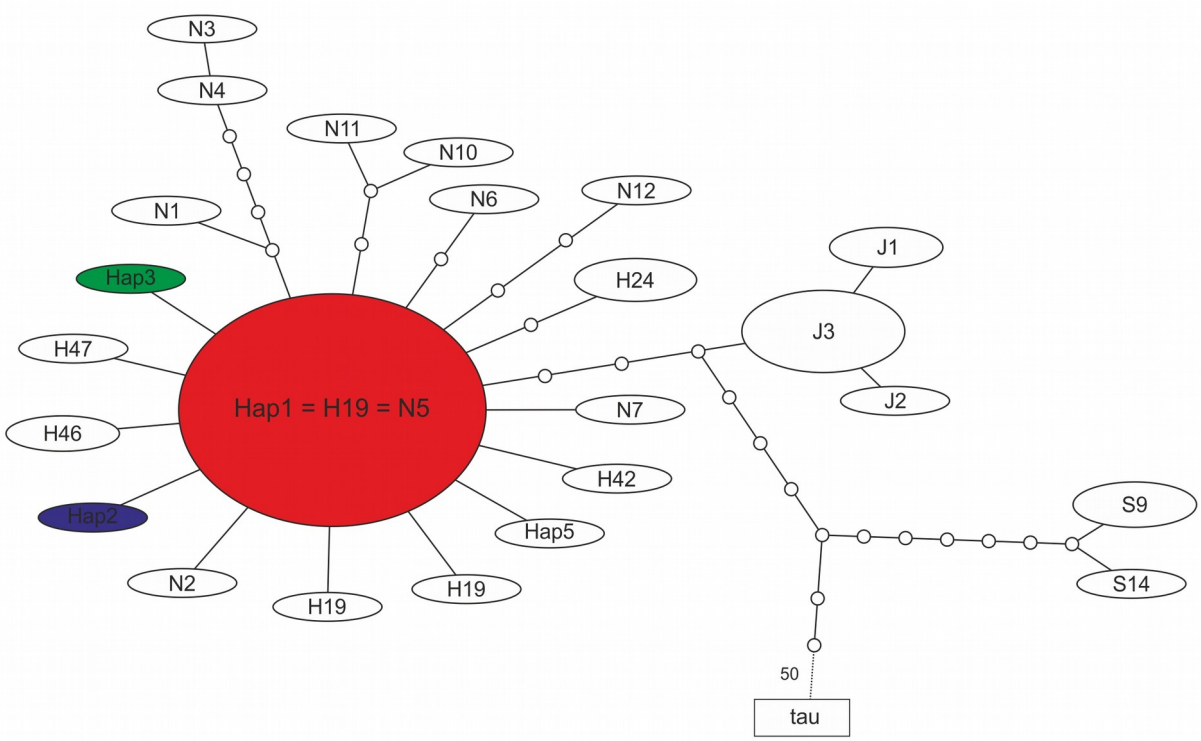


3. ábra: A CytB haplotípusok közötti filogenetikai viszony parszimónia-alapú haplotípus hálózatban. A kis körök ún. elméleti haplotípusokat jelenítenek meg, melyek vagy nem kerültek mintázásra, vagy kipusztultak, és egyúttal a haplotípusok közötti mutációs lépéseket is megjelenítik. Az N, J és S jelű haplotípusok szekvenciái Krystufek *és mtársai* (2009) munkájából származnak, és az ott közölt kódolást veszik át. A külcsoport – *Spermophilus taurensis* – szekvenciája olyan távoli, hogy a mutációs lépések nem kis körökkel, hanem számmal kerültek megadásra.

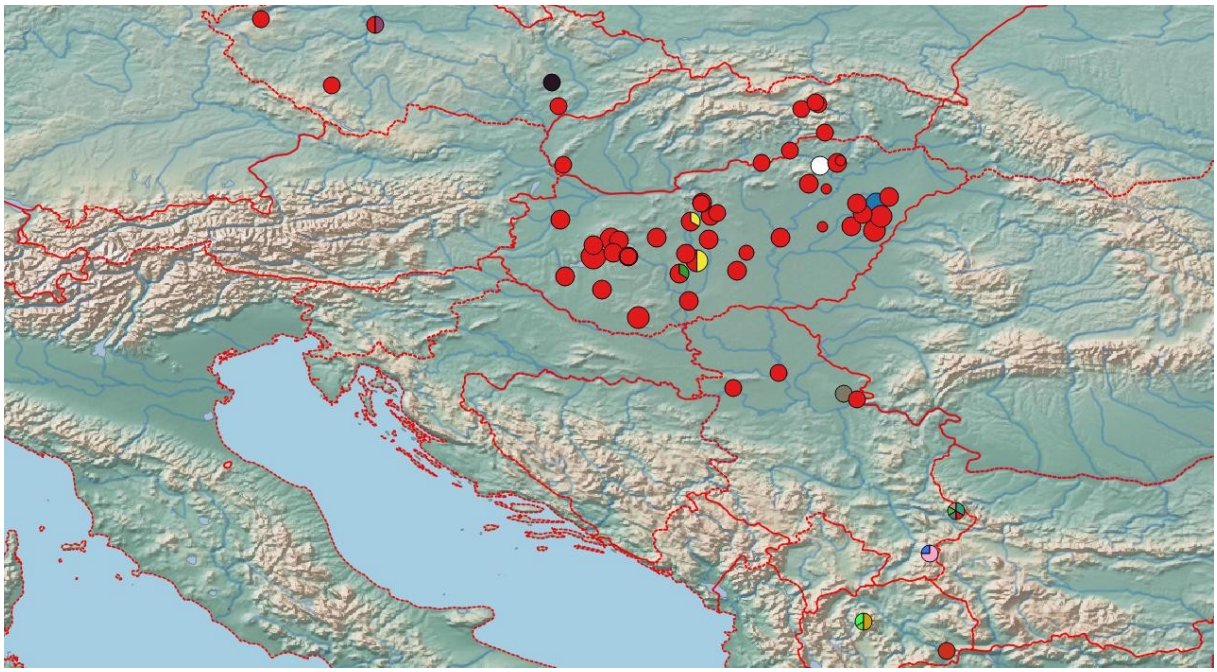
Végezetül – mivel a CytB egy kódoló régió – , hogy világosabban láthassuk a talált haplotípusok közötti különbség mértékét, a DNS-bázis szekvenciák fehérje-szekvenciákká történő *in silico* transzlációját is elvégeztük. Ezek illesztése azt mutatja, hogy a Hap2 és a Hap4 tér el a legelterjedtebb Hap1 haplotípus fehérje-szekvenciájától – azaz ez a két haplotípus nem csak DNS-szekvenciájában, hanem a transzlálódó fehérje szekvenciája tekintetében is eltér a legelterjedtebb (fő) haplotípustól. A Hap2 haplotípus a józsai állomány fixálódott haplotípusa, míg a Hap4 két Duna-menti állományban (Solt és Tököl) jelenik meg.

Európai kitekintés

A leginkább átfogó képet a közönséges ürge filogeográfiai viszonyairól Říčanová *és mtársai*. munkája nyújtja, amiben azonban nem a teljes CytB régiót szekvenálták meg, hanem egy 924 bp hosszú részletet. Ez azt jelentette, hogy amikor illesztettük a hazai szekvenciákkal, kénytelen voltunk levágni a saját mintákból kb. 200 bp-nyi szekvenciát a szekvenciák elejéről és végéről. Ez természetesen információ-vesztéssel járt, azaz a minták közti felbontás kissé csökkent (4. ábra), ugyanakkor így lehetővé vált a hazai minták és a rendelkezésre álló legrészletesebb európai vizsgálat eredményeinek összehasonlítása (4. és 5. ábra).



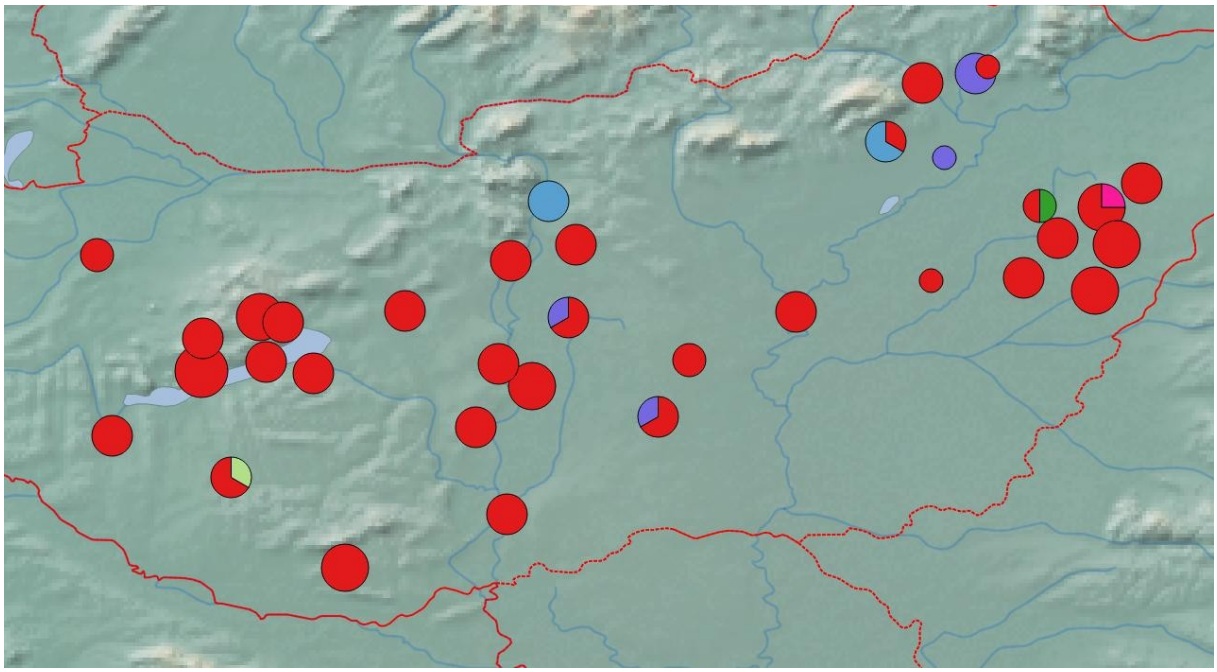
4. ábra: A hazai minták és Říčanová *és mtársai* mintáinak egyesítésével kapott, parszimónia-alapú haplotípus hálózat. A kis körök ún. elméleti haplotípusokat jelenítenek meg, melyek vagy nem kerültek mintázásra, vagy kipusztultak, és egyúttal a haplotípusok közötti mutációs lépéseket is megjelenítik. Az N, J és S jelű haplotípusok szekvenciái Krystufek *és mtársai* (2009) munkájából származnak, míg a H jelölésűek Říčanová *és mtársai*. munkájából származnak, és az ott közölt kódolást veszik át. A külcsoport – *Spermophilus taurensis* – szekvenciája olyan távoli, hogy a mutációs lépések nem kis körökkel, hanem számmal kerültek megadásra. A hazánkban feltárt Hap1-es haplotípus megegyezik a Říčanová *és mtársai* (2013) által jelzett H19-es haplotípussal.



5. ábra: A hazai minták és Říčanová *és mtársai* mintáinak egyesítésével kirajzolható genetikai szerkezet az európai ürge északi leszármazási vonalán. A piros haplotípus a hazánkban is uralkodó Hap1-es haplotípust jelöli, amellyel megegyezik a fenti munkában H19-essel jelölt haplotípus (ezért azonos a színkódja). Emellett a színkódolás a hazai minták tekintetében azonos a fentebbi ábrákon használttal. Az egyéb színek a fenti munkában jelzett ritka haplotípusokat jelölik.

Kontroll régió

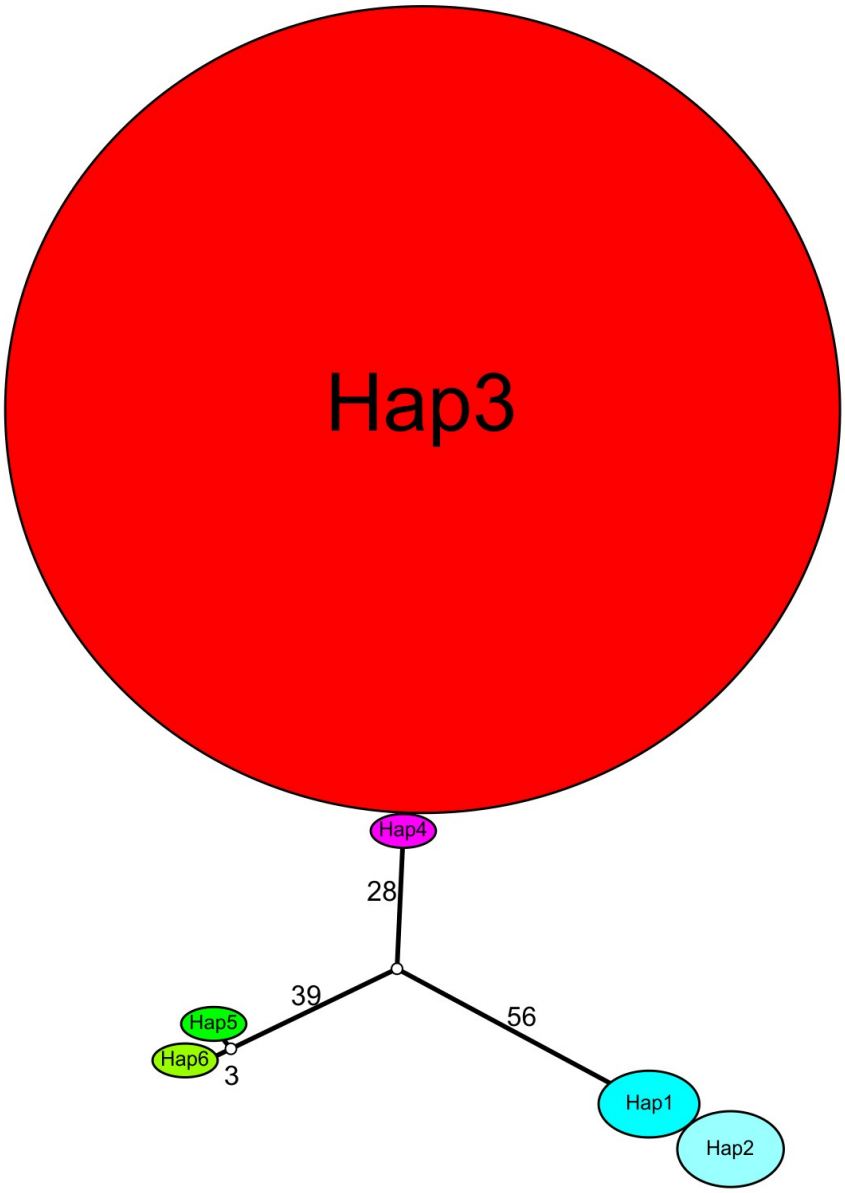
A DNS-szekvenálás során összesen 742–774 bp-nyi DNS-szekvenciát nyertünk, melyek illesztett hossza 784 bp volt. Az illesztett szekvenciák analízise hat CR haplotípus jelenlétét fedte fel. Ezek közül az egyik – akárcsak a CytB esetében – messze a legnagyobb számban fordult elő, mely földrajzilag is dominálta az ország területét (6. ábra).



6. ábra: A CR haplotípusok földrajzi eloszlása. A kördiagramok mérete arányos a populációnként vizsgált egyedek számával, míg a populáción belüli variabilitást a diagramon belüli eltérő színek jelzik.

Meglepő, hogy bizonyos populációk között azonos CR haplotípusok fixálódtak: pl. a Hap2 jellemző mind a megyaszói, mind a monoki populációra, míg a Hap1 jelenik meg a tardi és a dunakeszi populációkban. A Hap2 kisebb arányban megjelenik a bugaci és a kunpeszéri állományban is. Ezeken kívül csupán úgy jelennek meg CR haplotípusok, hogy azok általában egy-egy egyedben vannak jelen.

A CR haplotípusok (7. ábra) három nagy filogenetikai csoportba tartoztak, melyek között nagy genetikai távolság van. Igaz, a csoportokon belül az egyes haplotípusok csupán néhány mutációnyi távolságra vannak egymástól (általában egy, maximum három).



7. ábra: A CR haplotípusok közötti filogenetikai viszony parszimónia-alapú haplotípus hálózatban. A kis körök ún. elméleti haplotípusokat jelenítenek meg, melyek vagy nem kerültek mintázásra, vagy kipusztultak, és egyúttal a haplotípusok közötti mutációs lépéseket is megjelenítik. A megtalált haplotípusokat megjelenítő diagramok mérete arányos az oda tartozó minták számával.

Eredmények megvitatása

A mitokondriális DNS vizsgálata révén feltárható volt Magyarország ürgepopulációinak filogeográfiai szerkezete, mely meglehetősen egységes képet mutat. Mind a citokróm-B, mind pedig a kontroll régió tekintetében egy-egy haplotípus uralja az ország területét (CytB: Hap1; CR: Hap3). Ezek közül a citokróm-B haplotípusok beilleszthetőek voltak a Kyrstufek *és mtársai* (2009) által publikált európai képbe. Mely szerint a közönséges ürgének két jól elkülönült leszármazási vonala figyelhető meg, egy déli, amely durván Törökország európai

részére korlátozódik, és egy északi, mely az área többi részén jellemző. A magyarországi haplotípusok az ürge leszármazási vonalai közül északi csoportba tartoznak, és filogenetikai értelemben a dobrudzsai és bulgár, valamint a cseh és vajdasági haplotípusok közé ékelődnek. A hazai haplotípusok legközelebbi rokonságot az ausztriai haplotípussal mutatnak (Gündüz *et al.* 2009), és elemzésünk szerint a hazai központi (fő) haplotípus (Hap1) ennek őseként fogható fel. Azaz a hazai haplotípusok az osztrák mintával együtt egy központi leszármazási vonalat reprezentálnak, mely kissé elkülönül a többi területen található haplotípusoktól, ugyanakkor beleilleszkedik a korábban feltárt földrajzi képbe, mely a Balkán felőli előrenyomulást valószínűsít. Ez az ősi haplotípus megegyezik a Říčanová *és mtársai*. (2013) által jelzett, nagy elterjedésű haplotípussal is, igaz, mivel itt csökkent a felbontás (a szekvenciák kényszerű csonkolása miatt, lásd „Európai kitekintés" alfejezetben), ez nem feltétlenül ugyanazt a haplotípust jelöli.

A hazai haplotípusok filogenetikai viszonya tipikus „csillag alakú" szerkezetet mutat: a nagy frekvenciával előforduló, központi (fő) haplotípus mellett, tőle egy-egy mutációnyi genetikai távolságra lévő szatellit-haplotípusokat figyelhetünk meg. Ez a szerkezet közelmúltbeli radiációra utal, amely gyakran nem párosul speciációs eseményekkel – azaz véletlenszerű mutációs változásokat valószínűsít. Mindezt erősíti, hogy az öt feltárt haplotípus közül három azonos fehérje-szekvenciát mutat, azaz a változások nem jelennek meg a fehérjék szintjén. Annál érdekesebb viszont a fehérje szinten megjelenő mutáció a Hap2 esetében, mely a józsai populációban fixálódott is. Ez a fixálódás akár a mutáció adaptív értékét is jelentheti, noha erre kicsi esély van. Valószínűbb ugyanis, hogy a józsai példa is beleillik abba az egységes szerkezetbe ahol az egyes egyedi haplotípusok csak véletlenszerű mutációt jeleznek.

Az egyes populációk mitokondriális haplotípus diverzitása alacsony; a legtöbb populációt a központi haplotípus uralja, és csak itt-ott jelennek meg ritkább haplotípusok. Ez arra utal, hogy a hazai populációk egységesek filogeográfiai értelemben, és az egyedek a populációk között gyakran kicserélődnek (van/volt a közelmúltban génáramlás), azaz a filogenetikai közelmúltban nem volt jelentős izoláció a populációk között. Nagy valószínűséggel a Pannon-medence populációi egységes meta-populációt alkottak addig, amíg az emberi tekékenység fel nem szabdalta a faj sztyeppei élőhelyeit. Éppenséggel a bizonyos haplotípus tekintetében fixálódott populációk (Szirmabesenyő, Józsa) akár palacknyak-hatás után is létrejöhettek, hiszen az elterjedt, központi haplotípustól csupán egy mutációban különböznek. Azaz ha a populáció egyedszáma jelentősen lecsökkent, és csupán pár egyedből futott az egyedszám újra fel, akkor egy kis genetikai távolságra lévő haplotípus könnyen fixálódhatott a populációban. Ezt az elképzelést valószínűsíti az, hogy fixálódott populációk szigetszerűen jelentkeznek az áreában, és a közelben lévő populációkban ugyanezek a haplotípusok általában nem jelennek meg (azokat a központi haplotípus uralja). Szót kell még ejteni a solti és tököli állományban megjelenő Hap4-ről is, mely összeköti ezeket a Duna-menti populációkat. Ez esetleg lehet közelmúltbeli génáramlás tanúja, de akár homoplázia (azaz véletlen hatására bekövetkező

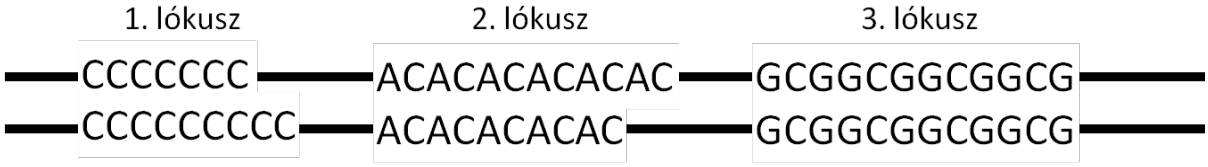
azonos változás) eredménye is lehet.
Mindezt nagyban erősíti az európai kép is, ahol a hazánkban is uralkodóként megtalált haplotípus (Hap1 = H19) uralja az északi leszármazási sorba tartozó mintákat Csehországtól Macedóniáig. A ritka haplotípusok, melyek ennek a szatellitjei, pedig szinte véletlenszerűen bukkannak fel itt-ott az áreán, helyenként egy-egy populációban fixálódva is.
A fenti képet támasztja alá a kontroll régióban talált szerkezet is. Itt is egy nagyon elterjedt haplotípus (Hap3) uralja a hazai populációkat, igaz, a többi haplotípus-csoport itt jelentős genetikai távolságra van ettől a fő-haplotípustól. Ennek a jelentős genetikai távolságnak a magyarázata a kontroll régió molekuláris evolúciós tulajdonságában van, mivel ez nem egy kódoló régió, benne viszonylag könnyen keletkeznek mutációk, melyek akár jelentős genetikai távolságra is sodródhatnak egymástól.
A mitokondriális gének alapján tehát egységes, a közelmúltig tartó génáramlást mutató metapopulációs szerkezet figyelhető meg. Mindez összevág Ben Slimen *és mtársai*. mikroszatelliteken alapuló vizsgálatával, akik populációgenetikai módszerekkel mutatták ki a Pannon populációk egységes szerkezetét, igaz, jóval limitáltabb mintaszámmal dolgozva. Azonban a fenti egységes kép mellett sem zárható ki, hogy a megfigyelt mintázat(ok) kialakításában az elmúlt mintegy négy évtized során végrehajtott, természetvédelmi célú, ám sokszor teljességgel kontrollálatlan ürgetelepítései is szerepet játszottak.

Genetikai vizsgálat populációgenetikai módszerrel

Elméleti alapok

A mikroszatellitek (más néven SSR-ek) olyan ismétlődő DNS-szakaszok, melyek 1–4(–6) bázis tandem (azaz egymás után következő) ismétlődéséből állnak (pl. CCCCCCC, vagy ACACACACACAC, vagy GCGGCGGCGGCG, stb. – a fenti szakaszok rövidítve: $(C)_7$, $(AC)_6$, $(GCG)_5$). A mikroszatelliteket körülvevő régió, angol neve flanking region, nagy jelentőségű, mert ide tervezhetők azok a DNS-primerek, amelyekkel ezen régiók célzott felszaporítása megtörténhet PCR-ben. Fontos, hogy ez a körülvevő régió ne legyen változékony, mert ide kerülnek a primerek. Az SSR régióknak több olyan tulajdonsága van, melyek együttesen ideálissá teszik alkalmazásukat populációk genetikai variabilitásának becslésében. Ezek: (i) nagy mennyiségben és elszórtan találhatók meg mind a sejtmagi, mind pedig a plasztidiális genomban – roppant ritkák a mitokondriális genomban; (ii) molekuláris evolúciójukat általában nem befolyásolja a szelekció, mert neutrális régiókban fordulnak elő; (iii) ismétlődő szerkezetükből kifolyólag jelentősen ki vannak téve véletlen mutálódásnak, azaz mutációs rátájuk roppant magas, ezért nagyon polimorfak; (iv) kodomináns markerek, azaz vizsgálatukkal mind a domináns mind pedig a recesszív szekvencia-változat megismerhető (részletesebben l. alább). Ugyanakkor a mikroszatellitek, melyek napjainkban a populációgenetikai vizsgálatok fő eszközei, egyik – ha nem a legnagyobb – hátránya, hogy legtöbbször csak abban a fajban, amiben kifejlesztették, működnek, azaz szaporíthatók fel PCR-reakcióban.

A mikroszatellitek elemzése során az ismétlődések száma alapján képezzük az allélokat (8. ábra) úgy, hogy adott hosszúságú szakaszt tekintünk egy-egy allélnak. Magát a szakasz hosszát úgy állapítjuk meg, hogy vagy nagy felbontású gélen futtatjuk és a létrához hasonlítva megadjuk a hosszukat, vagy pedig fluorescenszen jelölt termékeket genetikai analizátoron futtatunk, ahol a szoftver hasonlítja össze a jelet a méretet mutató létrával – mivel utóbbi jóval pontosabb genotipizálást tesz lehetővé, ezért napjainkban ennek a használata vált általánossá.



8. ábra: A mikorszatellit lókuszok értelmezése egy sematikus kromoszóma-páron. Az 1. lókuszon két, eltérő allélt találunk: $(C)_7$ és $(C)_9$, így ezen a lókuszon az egyed heterozigóta; a 2. lókuszon szintén két eltérő allélt találunk: $(AC)_6$ és $(AC)_5$, így ezen a lókuszon is heterozigóta a vizsgált egyed; míg a 3. lókuszon csak egyféle allél van $(GCG)_4$, így ezen a lókuszon az egyed homozigóta. A körülvevő régiót (flanking region) folytonos vonal jelzi.

Mivel ezekre a DNS-régiókra erőteljes hatással vannak az olyan általános populációgenetikai folyamatok, mint a sodródás, beltenyésztés, alaptó hatás, stb. kiválóan alkalmasak a fenti folyamatok hatására bekövetkezett genetikai változások detektálására. Pl. ha egy populáció erősen izolálódott és hosszan tartó beltenyésztés (azaz számos egymást követő nemzedékben a populáción belül történő kereszteződés a jellemző), akkor a mikorszatellit lókuszokon jelentős heterozigóta hiányt ill. alacsony genetikai diverzitást fogunk tapasztalni. Ez azt is jelenti, hogy az ilyen populáció genetikailag kevésbé változatos, és a legtöbb egyed közeli rokonságban áll egymással, így a populáció kipusztulásának is nagyobb a valószínűsége. Ennek ellentéte, ha nagyon változatos allél-összetétel jellemzi a populációt, amiben sokféle allélt és sok heterozigótát találunk, mely genetikailag gazdag populációra utal.
A gyakorlatban fluorescensz festékkel jelölt primerekkel PCR-reakcióban felszaporítjuk a mikroszatellitet tartalmazó genetikai régiót, majd a terméket genetikai analizátoron futtatjuk. A gép által leolvasott fragment-méreteket leolvasva genotipizáljuk az egyedeket, azaz egyedenként leolvassuk az adott lókuszhoz tartozó méretet. Ebből képezzük azt a kiindulási mátrixot, amellyel a populációgenetikai analíziseket különféle szoftverekkel elvégezzük.
Az adatok elemzésének egyik első lépése a vizsgált lókuszokon a Hardy-Weinberg-egyensúly (HWe) meglétének tesztelése. A mikroszatellitek ugyanis ún. neutrális markerek, azaz – elméletileg – molekuláris evolúciójukat nem befolyásolja a (molekuláris) szelekció, és emiatt a bennük bekövetkező változások véletlenszerűen mennek végbe. Ezek a változások pedig tükrözik az élőlény evolúciós múltját, mikorszatellitek esetében a mikroevolúciós folyamatait (azaz a populációgenetikai múltját). Amennyiben egy lókusz esetén a HWe fennáll, akkor itt ez azt jelenti, hogy elméletileg jól tükrözi az élőlény populációgenetikai múltját, és bátran használható a populáció neutrális jellemzésére. Ehhez képest gyakran tapasztalni, hogy bizonyos lókuszok eltérnek a HWe-tól – azaz az ott található allélgyakoriságok eltérnek az HWe elméletéből adódótól – ami mögött több tényező is állhat. Az egyik, hogy arra az adott lókuszra valamilyen szelekciós nyomás hat, és ez okozza az allélek elméleti alapon várt eloszlásától az eltérést (magyarán az az adott lókusz nem tekinthető neutrális markernek). A gyakoribb eset, hogy a mintákkal van valami baj; pl. olyan egyedek lettek begyűjtve, amelyek közeli rokonok (pl. egy növény adott magszórásából származó testvérek), vagy valamilyen drasztikus populációdinamikai folyamat ment végbe (a populáció jelentős részének pusztulása, vagy felhígítása), esetleg valamilyen külső okból fakadó, erős asszortatív szaporodás (azaz azonos genotípusú egyedek hosszan tartó kereszteződése, ami a heterozigóták eltűnéséhez vezethet). Ennek az a gyakorlati jelentősége, hogy olyan lókuszokon lehet megbízható *populációk közötti* összehasonlítást végezni, amely Hardy-

Weinberg-egyensúlyban van.

Eredmények

A laboratóriumi munka során a 25 populáció egyedeiből Říčanová *és mtársai*. útmutatása alapján három multiplex PCR-ben összesen kilenc lókuszt szaporítottunk fel.

Hardy-Weinberg-egyensúly, genotipizálási problémák és null-allélek tesztelése

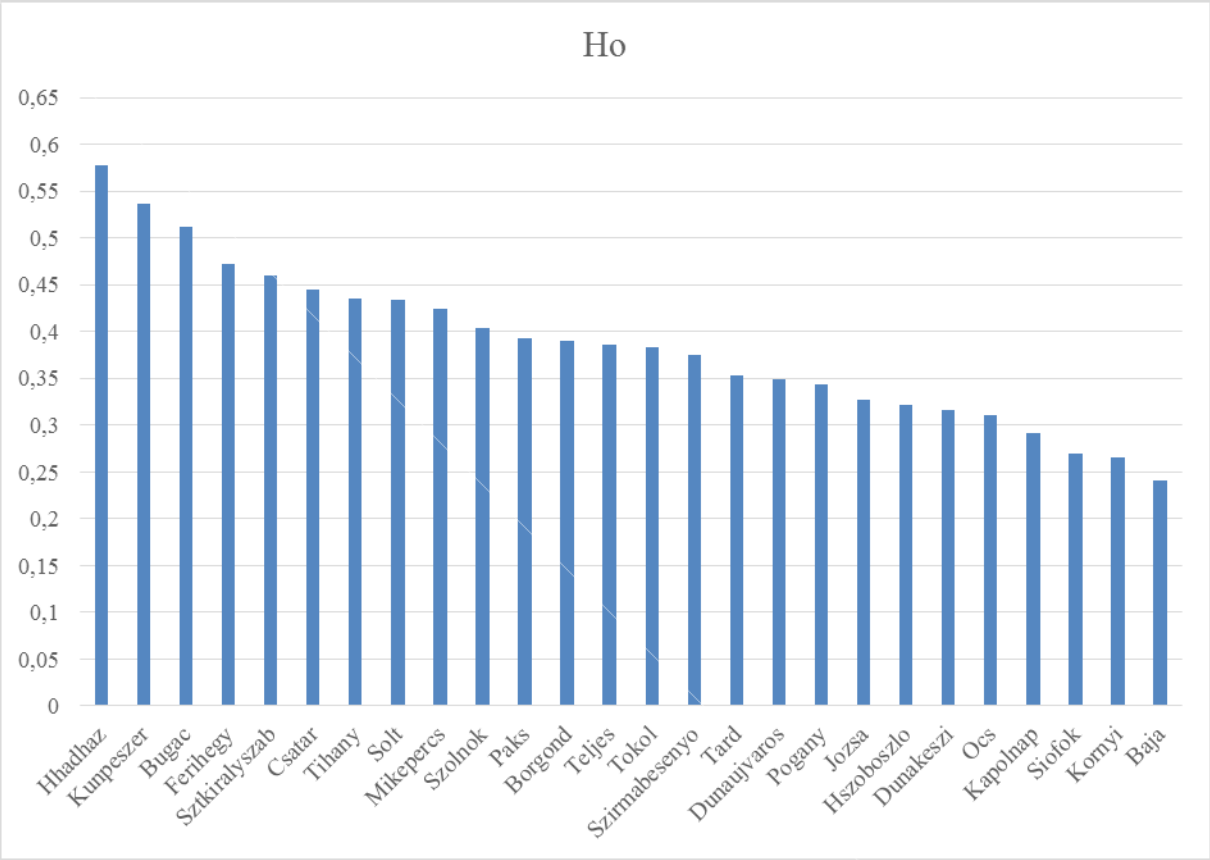
A Micro-Checker program semelyik populációban nem talált shuttering band-re, nagy allél-távolságra utaló jelet. A populációk mintegy fele Hardy-Weinberg-egyensúlyt mutatott minden lókuszon, 11 populációban csak egy lókusz volt ettől eltérés (null-allélek esetleges jelenléte miatt), míg kettő olyan populáció volt, ahol két lókuszon volt eltérés a HWe-tól (3. táblázat). Azaz a lókuszaink javarészt alkalmasak a populációgenetikai karakterizálásra, mert a jórészt HWe-t mutatnak. Feltűnő az ssu15 lókusz visszatérő kivétele, ami elképzelhető, hogy szelekció alatt lévő lókusz. Ezen eredmények alapján kijelenthető, hogy a vizsgált kilenc lókusz jól reprezentálja a populációkat, így alkalmas a populációgenetikai struktúra feltárására.

Rövid név	HWe vagy null-allélok	Szöveges értékelés
Baja	ssu13	A populáció feltehetőleg HWe-ban van, egy lókuszon lehetnek null-allélok.
Borgond	HWE	A populáció vélhetőleg HWe-ban van.
Bugac	HWE	A populáció vélhetőleg HWe-ban van.
Csatar	HWE	A populáció vélhetőleg HWe-ban van.
Dunakeszi	ssu15	A populáció feltehetőleg HWe-ban van, egy lókuszon lehetnek null-allélok.
Dunaujvaros	ssu15	A populáció feltehetőleg HWe-ban van, egy lókuszon lehetnek null-allélok.
Ferihegy	ssu15	A populáció feltehetőleg HWe-ban van, egy lókuszon lehetnek null-allélok.
Hhadhaz	HWE	A populáció vélhetőleg HWe-ban van.
Hszoboszlo	HWE	A populáció vélhetőleg HWe-ban van.
Jozsa	HWE	A populáció vélhetőleg HWe-ban van.
Kapolnap	MS41	A populáció feltehetőleg HWe-ban van, egy lókuszon lehetnek null-allélok.
Kornyi	IGS1	A populáció feltehetőleg HWe-ban van, egy lókuszon lehetnek null-allélok.
Kunpeszer	ssu15	A populáció feltehetőleg HWe-ban van, egy lókuszon lehetnek null-allélok.
Mikepercs	ssu15	A populáció feltehetőleg HWe-ban van, egy lókuszon lehetnek null-allélok.
Ocs	IGS1, ssu15	A populáció feltehetőleg HWe-ban van, két lókuszon lehetnek null-allélok.
Paks	HWE	A populáció vélhetőleg HWe-ban van.
Pogany	ssu8	A populáció feltehetőleg HWe-ban van, egy lókuszon lehetnek null-allélok.

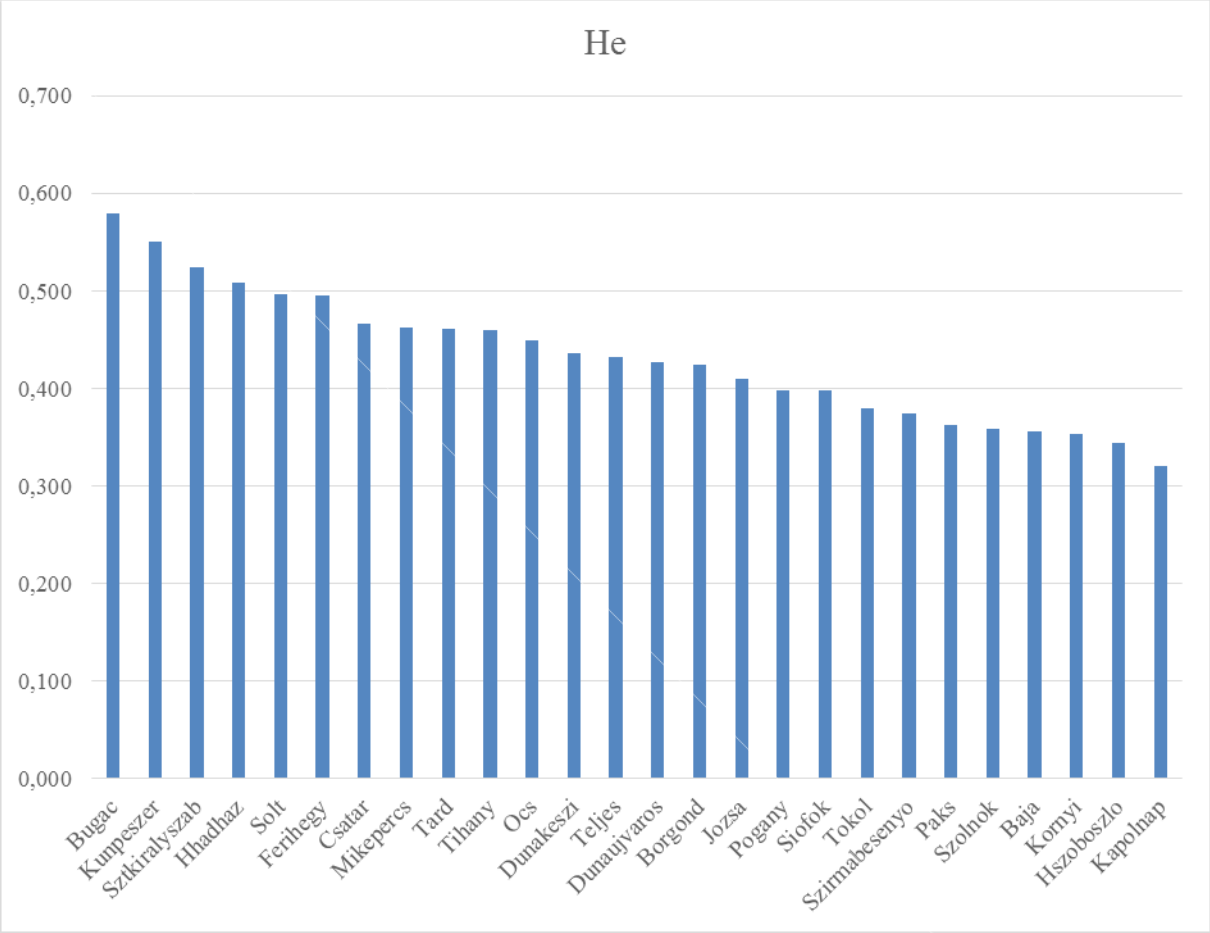
Siofok	ssu15	A populáció feltehetőleg HWe-ban van, egy lókuszon lehetnek null-allélok.
Solt	IGS1	A populáció feltehetőleg HWe-ban van, egy lókuszon lehetnek null-allélok.
Szirmabesenyo	HWE	A populáció vélhetőleg HWe-ban van.
Szolnok	HWE	A populáció vélhetőleg HWe-ban van.
Sztkiralyszab	HWE	A populáció vélhetőleg HWe-ban van.
Tard	ssu13, ssu15	A populáció feltehetőleg HWe-ban van, két lókuszon lehetnek null-allélok.
Tihany	HWE	A populáció vélhetőleg HWe-ban van.
Tokol	HWE	A populáció vélhetőleg HWe-ban van.

Genetikai diverzitás

Az egyes populációk genetikai diverzitása abszolút értékek tekintetében magas volt, az aritmetikai átlaga, azaz a teljes genetikai diverzitás: Ho=0.385 (9. ábra), He=0.432 (10. ábra).



9. ábra: A vizsgált populációk genetikai diverzitása az észlelt herterozigóciával (Ho) kifejezve.



10. ábra: A vizsgált populációk genetikai diverzitása a várható herterozigóciával (He) kifejezve.

Ezek az értékek jól egybevethetőek a korábbi szakirodalmi forrásokban a magyar populációkra kapott értékekkel; Říčanová *és mtársai*. öt hazai populációban He=0.484 értéket jelez, míg Ben Slimen *és mtársai* (2012) öt hazai populációjában ezek az értékek: Ho=0.399, He=0.445.

Ha abszolút értékben vesszük, akkor a hazai adatok magasnak tűnő értékek, ám ha filogenetikai kontextusba helyezzük, egész más megállapításra jutunk. Az észak-amerikai *Spermophilus brunneus* két csoportja esetében az értékek: He=0.58±0.03 és 0.43±0.09; illetve a *S. suslicus* esetében: He=0.71±0.01 és 0.43±0.11. Ezek az értékek Ben Slimen *és mtársai* (2012) számítása alapján szignifikánsan magasabbak, mint a *S. citellus* esetén tipikusnak tekinthető, addig közölt genetikai diverzitási értékek. Ha továbbá figyelembe vesszük meta-analízisét, amiben azt találták, hogy méhlepényes emlősök esetén a genetikai diverzitás értéke He <0.502, legyengült (challanged) populációra, és csak He>0.677 utal egészséges populációra, akkor világos, hogy az eddig jelzett értékek az európai ürge esetében – egy relatív skálán – inkább alacsony-közepes genetikai diverzitási értékekként kezelendő. A korábban ennél a fajnál talált genetikai diverzitási értékeket Azt látjuk, hogy egyik hazai populáció sem éri el az egészséges méhlepényes

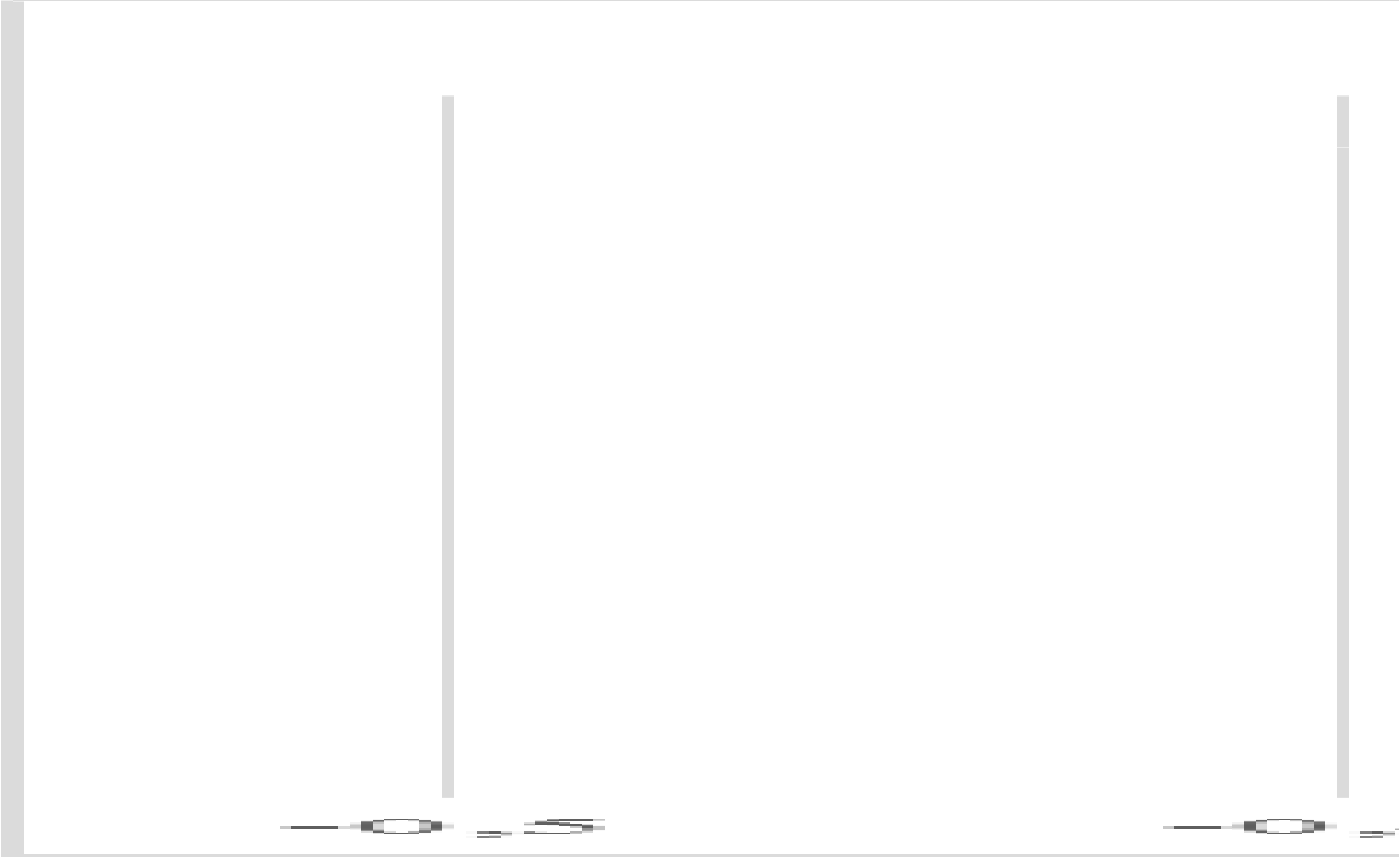
populáció határértékének tekintett He>0.677 értéket. Mindazonáltal a bugaci, kunpeszéri, szentkirályszabadjai és hajdúhadházi állományok ezen skálán is jelentős genetikai diverzitással bírnak (He>0.502). A ferihegyi állományokban tapasztalt magas Ho érték is jelentős genetikai diverzitás jelenlétére utal. A skála másik végén a kápolnapusztai, hajdúszoboszlói, kornyi-tavi, bajai, szolnoki és paksi állományok vannak, amihez társul még a siófoki állomány is. Ezen esetekben a genetikai diverzitás kifejezetten alacsonynak tekinthető.

Populációs palacknyak-esemény

A BottleNeck program több statisztikát is számolt, amelyek közül kis populációk esetében a Wilcoxon sign-rank-teszt az, amely bármekkora mintanagyság esetén, és akár négy polimorf lókusznál is kimutatja a közelmúltbeli palacknyak-eseményt . Mivel a mikroszatellitek molekuláris evolúcióját két mutációs modellel jellemezhetjük – az ún. IAM- és az SMM-modellekkel – amelyek között van valahol az aktuális modell, ezért mindkét modell esetén számolt mintastatisztikát bemutatjuk. Ha a – kevésbé valószínű – SMM-modellt vesszük alapul, akkor a csatári és a bugaci állomány mutatja szignifikáns ($p<0.05$) jelét közelmúltbeli palacknyak-eseménynek. Ha a – szakirodalom szerint a mikorszatellitekre jobban jellemző – IAM-modellt fogadjuk el helyesnek, akkor jóval több populáció esetén látunk szignifikáns (* – $p<0.05$; ** – $p<0.01$) heterozigóta előnyt (ami közelmúltbeli palacknyak-esemény jele): Hajdúhadház*, Öcs*, Paks*, Debrecen-Józsa*, Tard*, Káplnapuszta*, Dunaújváros*, Tihany*, Kunpeszér**, Siófok**, Ferihegy**, Solt**, Csatar**, Bugac**.

Beltenyésztettség

Annak a mérőszáma, hogy egy populáció mennyire beltenyésztett – azaz, hogy mennyivel nagyobb az esély a közel-rokonok szaporodására – a Wright-féle F-statisztika F_{IS} értéke szolgál mérőszámul. Ez az érték akkor 0, ha a populációban a HWe-nak megfelelő, körülbelül azonos arányban vannak hetorozigóták és homozigóták. Ha ettől +1 irányba tér a populáció, akkor a homozigóták aránya nagyobb (beltenyésztettség áll fenn) egészen a +1-es értékig, ahol minden egyed homozigóta. Ha negatív előjelű az eltérés, akkor a heterozigóták aránya nagyobb az elméleti egyensúlyhoz képest (egészen –1-ig, ami minden egyed heterozigóta voltára utal). Ennek fényében értelmezhető a vizsgált populációk beltenyésztettsége (11. ábra).

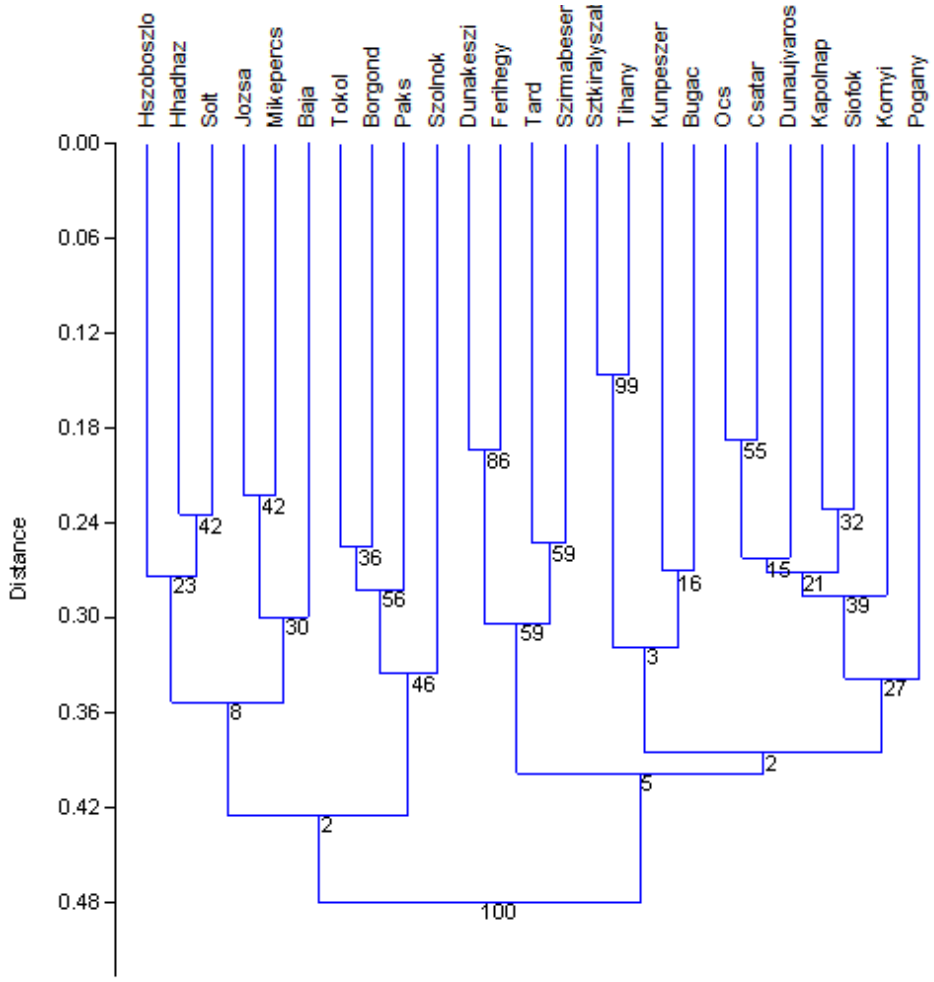


11. ábra: Beltenyésztettség a vizsgált populációkban az F_{IS} értékkel kifejezve. A szignifikáns eltéréseket * jelzi (az általános konvencióknak megfelelően: * $p<0.05$; ** $p<0.01$; *** $p<0.001$).

Ennek megfelelően szignifikáns beltenyésztettség áll fenn az alábbi populációk esetében: Baja**, Siófok***, Öcs***, Dunakeszi***, Kornyi-tó***, Tard**, Debrecen-Józsa**, Dunaújváros**, Pogány*, Bugac*, Szentkirályszabadja*, Solt*.

Genetikai távolság

Noha szorosan nem kapcsolódik a tárgyhoz, elkészítettük a vizsgált populációk közti Nei-féle genetikai távolságon alapuló genetikai távolságmátrixát. Ez azt fejezi ki, hogy a genetikai térben egymáshoz képest milyen távolságra találhatók a populációk. Ennek Chord-féle távolságon alapuló kluszter-analízise (12. ábra) fényt derít a vizsgált populációk közötti rokonsági viszonyokra.

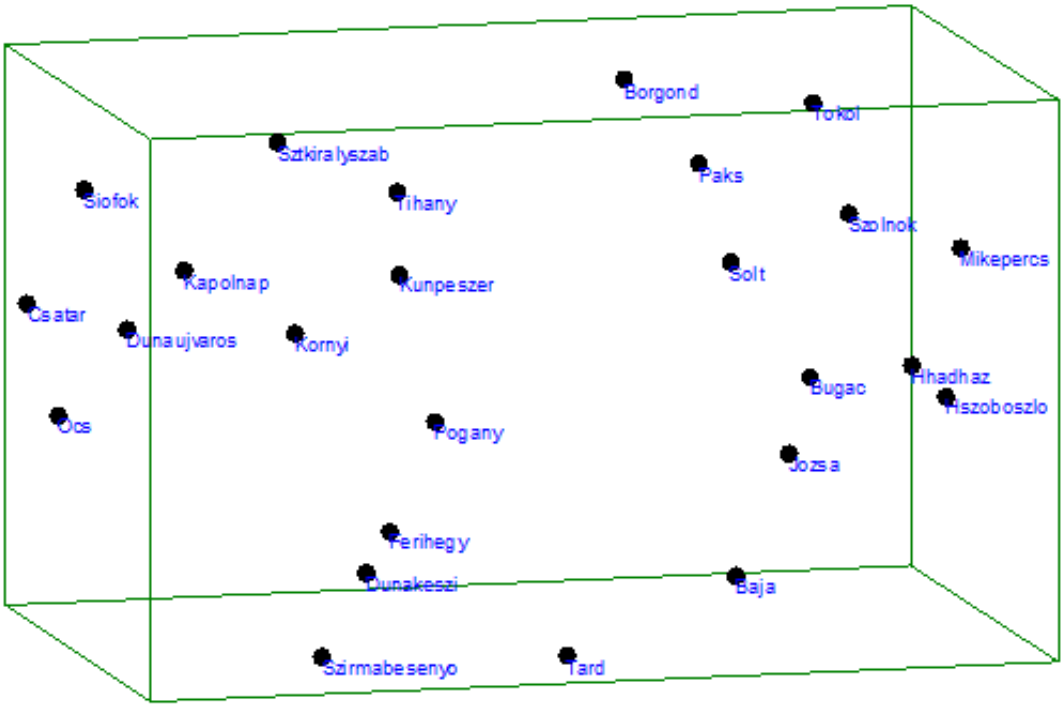


12. ábra: A Nei-féle genetikai távolságon alapuló klaszter-analízis eredményeképp kapott dendrogram. Az egyes ágak melletti értékek az adott ág statisztikai támogatottságát jelzik 1000 bootstrap ismétlés után.

A 12. ábra dendrogramján feltűnő, hogy alacsony statisztikai támogatottságú ágakat találunk—ez azt jelenti, hogy a struktúra nem stabil, és a populációk alapvetően közel állnak egymáshoz, a közöttük talált összefüggés sok esetben nem feltétlenül tér el a véletlenszerűen kapott szerkezettől. A populációgenetikai jellemzők alapján három elágazás támogatott a fenti fán: az első a minták két nagy csoportra válása (bootstrap érték: bs=100), mely nagyjából a tiszántúli és duna-tisza-közi állományokat választja el a dunántúliaktól (igaz, itt is találunk pl. borsodi-mezőségi állományokat). A másik két elágazás populáció-párok egymáshoz tartozását valószínűsíti: az egyik a ferihegyi és dunakeszi állomány közeli rokonsága (bs=86), míg a másik a szentkirályszabadjai és a tihanyi állomány közeli rokonsága (bs=99). Ez utóbbi jól ismert, hogy a tihanyi állomány a szentkirályszabadjaiból lett telepítve, így ez valójában nem meglepő összefüggés.

Genetikai differenciálódás

A vizsgált populációk közötti genetikai differenciáltság mérésére, azaz arra, hogy a populációink mennyire távolodtak el egy egykori ősi, „alapítópopuláció” populációgenetikai felépítésétől a genetikai térben – a Wright-féle F-statisztika F_{ST} értéke szolgál. Ennek a populáció-páronkénti mátrixából főkoordináta analízissel (PCoA) képezhetünk vizuálisan értelmezhető csoportosítást (13. ábra).

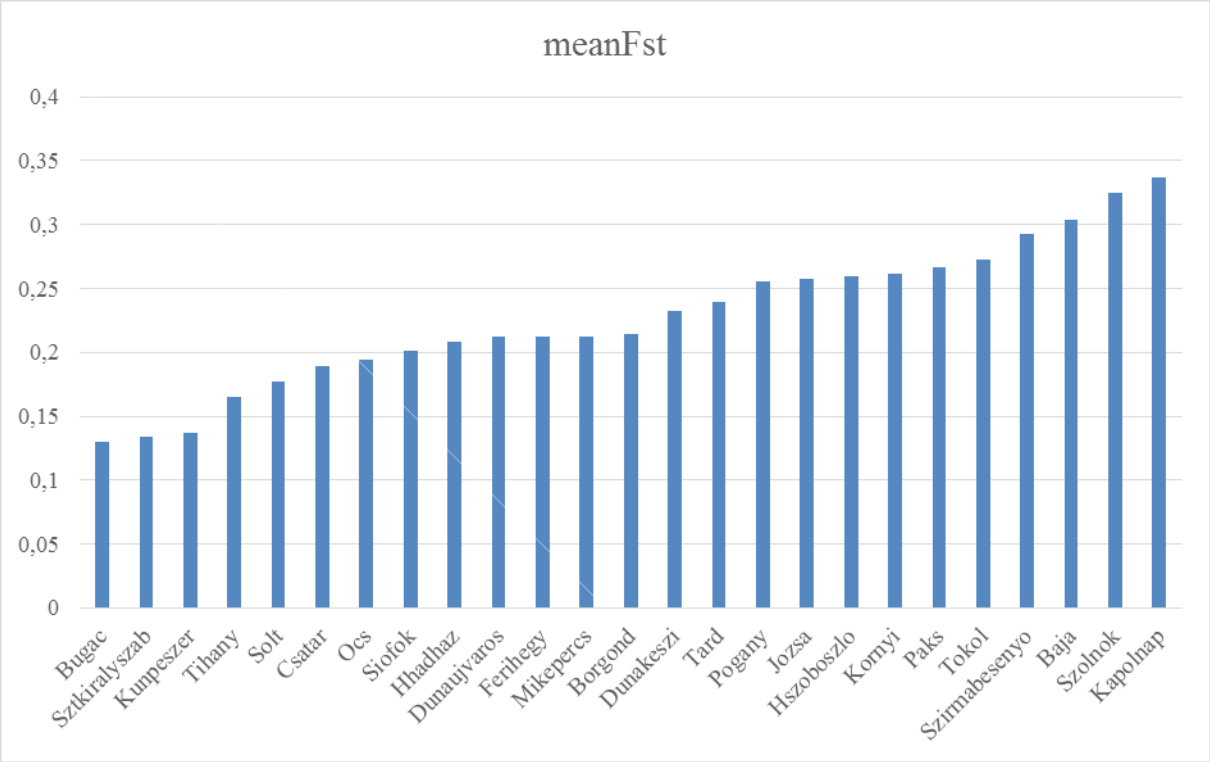


13. ábra: Az F_{ST}-értékekből képzett PCoA (Chord-távolság) első három tengelye mentén képzett pontfelhő (az egyes tengelyek a teljes variancia x=38.79%, y=18.62%, ill. z=11.88%-át írják le).

Ezen az ábrán is feltűnő a populációk két fő csoportra válása az első tengely (x) mentén, melynek elválasztó tengelye kb. a Duna-vonala (igaz, itt is jelentős eltérések vannak, melyeket akár az eddigi természetvédelmi célú áttelepítésekkel is magyarázhatunk). Feltűnő a hajdúhadházi és a hajdúszoboszlói populációk közötti kicsi genetikai differenciáció, mely akár közelmúltbeli génáramlásra is utalhat. Szintén jelentős a dunakeszi és ferihegyi állományok kis differenciációja egymástól.

Tanulságos még a teljes adatsor esetén tapasztalható F_{ST} érték, mely a populációk egymáshoz képesti teljes genetikai differenciációját méri. Ez esetünkban F_{ST}= 0.232***, ami összevethető a korábbi értékekkel: Říčanová *és mtársai*. öt hazai populációban F_{ST}=0.150 értéket jelez, míg Ben Slimen *és mtársai*. (2012) öt hazai populációjában F_{ST}=0.155. Érdekes, hogyha Říčanová *és mtársai*. munkájában figyelembe vesszük az öt hazai populáció mellett az összes, általa a „keleti” csoportba sorolt populációt is

(amelyek javarészt K- és ÉK-Szlovákiából származnak), akkor az átlag F_{ST}=0.232, éppen megegyezik a most mért értékkel.
További érdekesség az adott populáció eltérése az összes többitől, melyet az adott populációra jellemző F_{ST} értékek számtani átlagából számolhatunk ki (14. ábra)—ez Ben Slimen *és mtársai*. (2012) véleménye szerint arányos az adott populáció genetikai sodródásának mértékével.



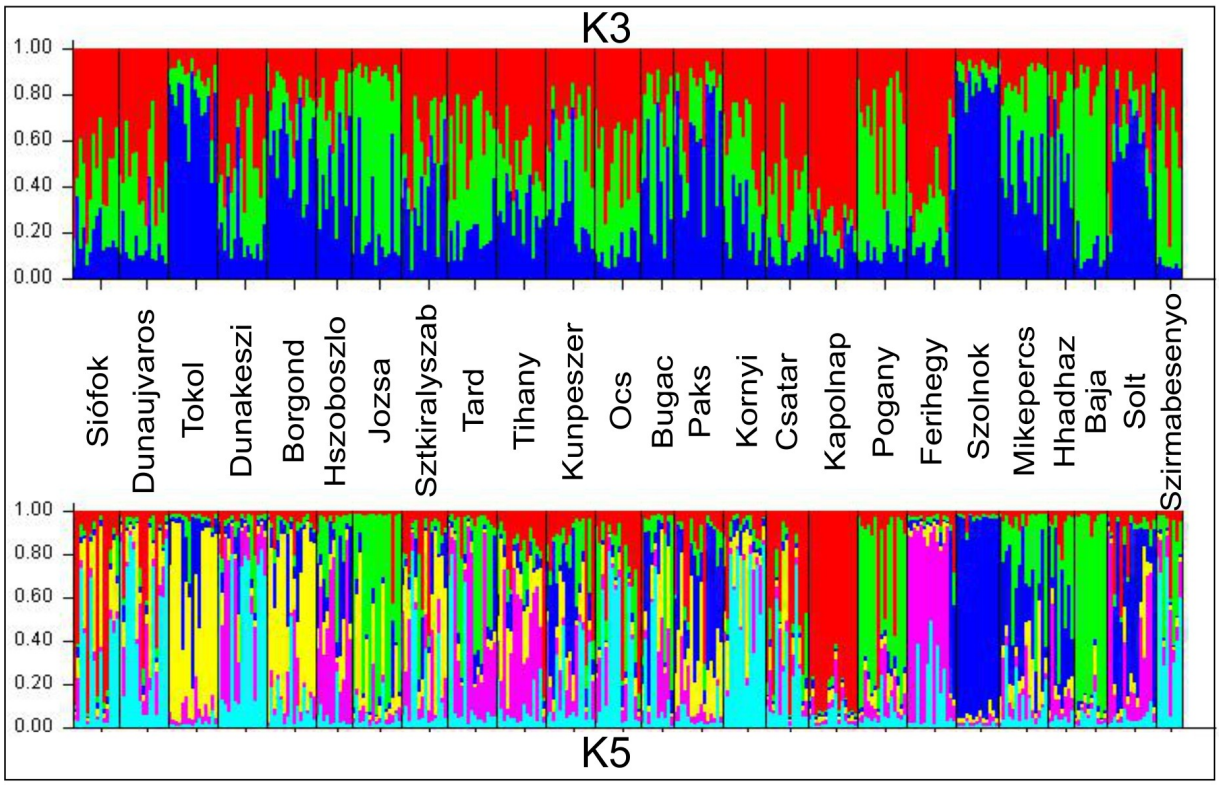
14. ábra: Az adott populáció sodródásának mértékével arányos „átlag F_{ST}" értékek az egyes populációk esetében.

Ez a statisztika azt jelzi, hogy a kápolnapusztai, szolnoki, bajai és szirmabesenyői populáció távolodott el leginkább a többi populációtól.

Bayes-i klaszterezés („Structure analízis")

A vizsgált egyedek besorolása egy MCMC-szimuláció során képzett kluszterekbe (a közönségesen „Structure analízisnek" nevezett eljárás) talán a leghűebben tükrözi a vizsgált populációk közti genetikai csoportokat. Ennek során a szoftver az összes lehetséges csoportosítást elvégzi, majd az utólagos adatok alapján eldöntjük, hogy melyik csoportosítás a leghelyesebb. A mi adataink esetén – Evanno-módszerét használva – két lehetséges csoportosítást találunk: az egyik szerint a populációkat három fő klaszterbe soroljuk (K=3), illetve a másik, ha ötbe (K=5). Ezután a szoftver elkészíti a teljes

adatsorra az egyes egyedek besorolását a kapott legvalószínűbb klaszterekbe – egy adott egyedet bizonyos eséllyel besorolhat az összes kapott klaszterbe is, azaz ha nagyon heterogén a minta (kicsik a populációk közt a genetikai távolságok), akkor a besorolás nagyon heterogén lesz. Míg ha nagy eséllyel bizonyos csoportba sorolja az egyedeket, akkor jelentős a populáció-csoportok közötti genetikai különbség. A teljes adatsoron végzett elemzés eredményét a 15. ábra mutatja be.



15. ábra: A vizsgált populációk Structure-analízise K3 (fent) és K5 (alul) csoport feltételezése esetén.

A fenti analízis esetében látható, hogy az egyedeket K3 esetén sem tudta a szoftver egyértelműen fő klaszterekhez rendelni (ez alól kivételt képeznek a tököli, szolnoki, solti, józsai és hajdúhadházi állományok). Ez arra utal, hogy a populációk között ezeken a hierarchiai szinteken kis struktúra van, és jelenleg az egykor fennállt meta-populációs struktúra maradványaképp egy többé-kevésbé egységes populációgenetikai struktúra áll fenn. Ez az eredmény nagyban egybevág Ben Slimen *és mtársai* (2012) hét (ebből öt hazai) populáción végzett analízisével (lásd 3. ábrát az idézett műben).

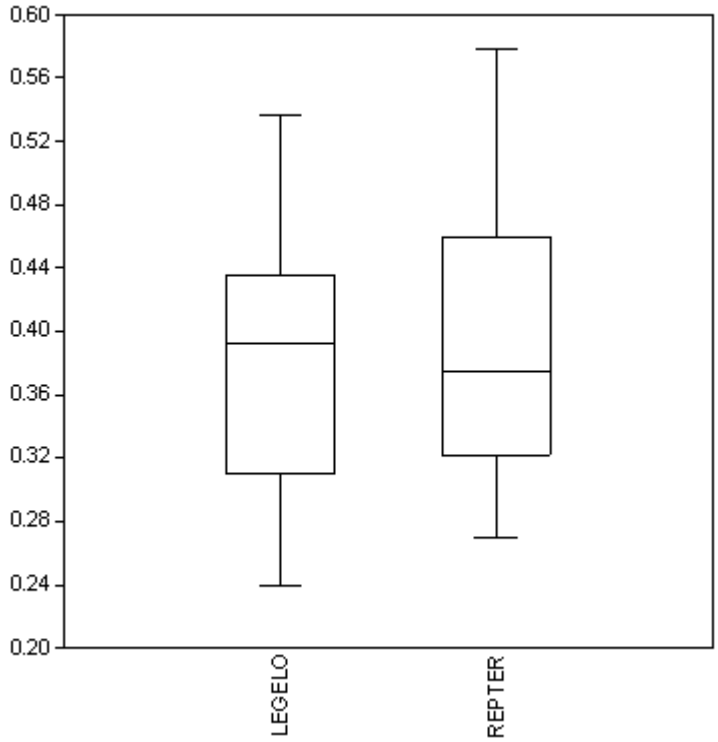
A populációk jellemzőinek összehasonlítása az élőhelyek szerint

A vizsgált populációk világosan besorolhatók aszerint, hogy természetes élőhelyen (azaz legelőn) találhatók, vagy mesterségesen fenntartott gyepen, emberi környezetben

(reptéren). A vizsgált populációk közül 13 található legelőn, míg 12 reptéren. Ez kitűnő összehasonlítást tesz lehetővé abban a tekintetben, hogy egyváltozós statisztikai analízis esetén a populációkat karakterizáló populációgenetikai jellemzők szignifikánsan eltérnek-e a két csoport között.

Genetikai diverzitás

Ha a vizsgált állományokat két csoportja osztjuk annak megfelelően, hogy melyik származik legelőről és melyik reptérről, akkor előbbi esetben a genetikai diverzitás átlag±szórás (medián) értéke Ho=0.382±0.09 (0.393), míg utóbbi esetben Ho=0.388±0.08 (0.379) (9. ábra). Mivel az értékek nem normál eloszlásúak (Shapiro-Wilk-teszt), ezért Mann-Whitney-teszttel hasonlíthatók össze. Ennek eredménye: Ub=76ns (p=0.936), nem szignifikáns. Azaz a két adatsor szignifikánsan nem különbözik egymástól, magyarán az egyik élőhely-típuson sem találunk magasabb genetikai diverzitást.

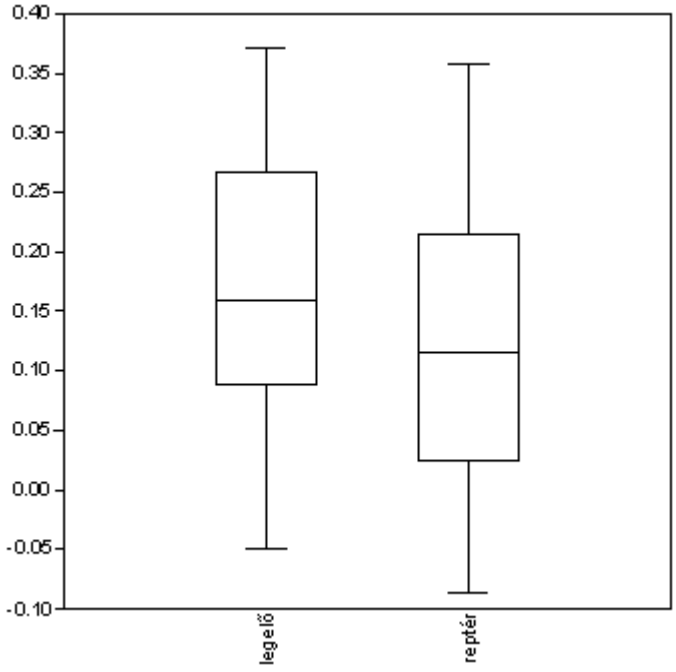


16. ábra: A vizsgált populációk genetikai diverzitásának eloszlása élőhely-típus szerint.

Beltenyésztettség

Vizsgálhatjuk a két élőhely-típust beltenyésztettség mértékében is. Ekkor a legelő esetén az átlagos F_{IS}=0.173±0.121 (0.16), míg a reptéren F_{IS}=0.121±0.134 (0.115) (10. ábra). Mivel a normalitást itt sem feltételezhetjük (Shapiro-Wilk-teszt), az adatsorokat Mann-Whitney-teszttel hasonlíthatjuk össze. Eszerint (Ub=60) a két adatsor egymástól nem

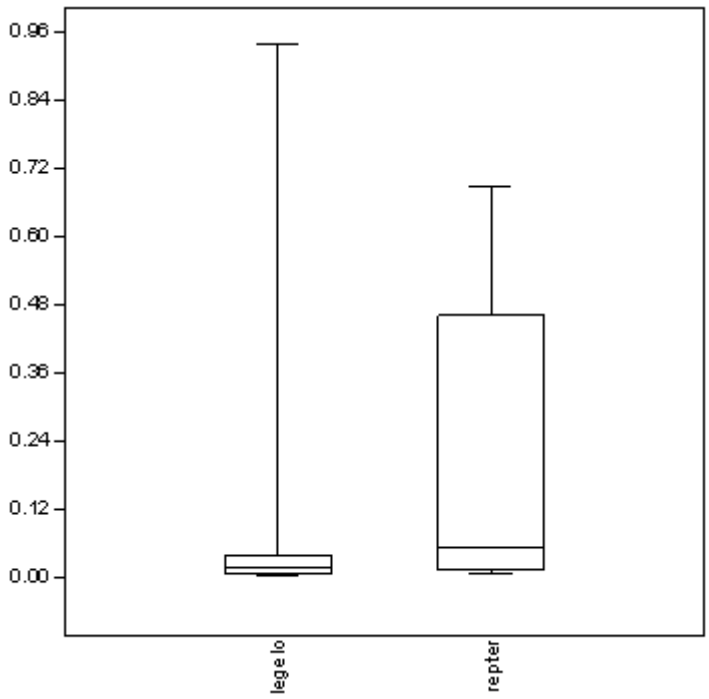
különbözik szignifikánsan (p=0.347). Magyarán az egyik élőhely-típuson sem találunk feltűnően eltérő beltenyésztettséget.



17. ábra: A vizsgált populációk beltenyésztettségének eloszlása élőhely-típus szerint.

Közelmúltbeli palacknyak-események

Érdekes összehasonlítást jelent, ha az IAM-et feltételezve a Wilcoxon sign-rank-teszt eredményeképp kapott értékeket hasonlítjuk össze a két élőhely-típus esetén – ez gyakorlatilag megadja, hogy mely populációk esetén valószínű a közelmúltbeli palacknyak-esemény (11. ábra). Itt sem találtunk normalitást, ezért nem-parametrikus próbával hasonlítottuk össze a két adatsort. A Mann-Whitney-teszt értéke (Ub=45.5) éppen nem szignifikáns (p=0.07). Ez azt jelenti, hogy ilyen mintaszám mellett nem zárhatjuk ki, hogy a két értékben jelentkező szembetűnő különbség (lásd 18. ábra) csupán a véletlennek tudható be. Ennek ellenére feltűnő, hogy a legelő esetén több esetben találunk szignifikáns jelét közelmúltbeli palacknyak-eseménynek, igaz, ennek magasabb itteni száma nem szignifikáns.



18. ábra: A vizsgált populációk palacknyak-eseményeit jelző értékek eloszlása élőhely-típus szerint.

Eredmények megvitatása

A részletesen megvizsgált 25 hazai ürgepopuláció alapján egy olyan kép rajzolódik ki, mely nagyban hasonlít az eddigi legrészletesebb, öt hazai populáció bevonásával készített elemzésben talált képre .

Genetikai diverzitás alapján jelentős heterozigótaságot találunk szinte mindegyik hazai állományban, azonban ez csak egy abszolút skálán magas érték; ahogy azt már Ben Slimen *és mtársai* kifejtették, sajnos ez az érték csak bizonyos esetekben (Bugac, Kunpeszér, Szentkirályszabadja, Ferihegy és Hajdúhadház) haladja meg legyengültnek tekinthető értéket—azaz a legtöbb hazai populáció legyengült („challanged”) állapotú. Nem mutatkozott különbség annak tekintetében, hogy az állományok természetes gyepről (élegelő) vagy reptérről származtak – ebben a tekintetben mindegy volt, hogy milyen állományt nézünk, a genetikai diverzitás azonos mértékű mindkét élőhely-típuson.

Közelmúltbeli populációs palacknyak-esemény a jelek szerint számos populáció esetében ment végbe (Hajdúhadház*, Öcs*, Paks*, Debrecen-Józsa*, Tard*, Káplnapuszta*, Dunaújváros*, Tihany*, Kunpeszér**, Siófok**, Ferihegy**, Solt**, Csatar**, Bugac**). Ezek közül érdemes kiemelni, hogy a mitokondriális génekre épülő filogeográfiai vizsgálataink során feltűnő volt a józsai állomány fixálódása egy ritka citokróm-B haplotípusra (Hap2-re). A populációgenetikai vizsgálatok szerint ez az állomány szignifikáns jelét mutatja populációs palacknyak-eseménynek, azaz – összhangban az ott közölt feltételezéssel – a benne megjelenő, filogenetikailag önálló haplotípus jelenléte egy populációs összeomlás utáni fixálódásra vall. Mindemellett nem mutatkozott szignifikáns

különbség a palacknyak-esemény bekövetkezte és az állomány élőhelyének típusa (legelő vagy reptér) között, noha a legelő esetében a vizsgált állományok között számszerűen gyakrabban jelentkezett palacknyak-esemény.

A beltenyésztettség is szignifikánsan jelentkezik egyes populációkban (Baja**, Siófok***, Öcs***, Dunakeszi***, Kornyi-tó***, Tard**, Debrecen-Józsa**, Dunaújváros**, Pogány*, Bugac*, Szentkirályszabadja*, Solt*). Ez sajnos arra utal, hogy az érintett populációkban megemelkedett a közel-rokon egyedek közötti szaporodás valószínűsége. Ezekben az esetekben felmerülhet a külső populációból történő „vérfrissítés" lehetősége. A különböző élőhely-típusok (legelő, repülőtér) esetében a beltenyésztettség tekintetében sem volt kimutatható különbség a minták között.

A hazai ürgeállományok mikroszatellita markerek alapján megállapított genetikai távolságai alapján, minden analízis arra utal, hogy – összhangban a filogeográfiai vizsgálatban és a már Ben Slimen *és mtársai*. által jelzettel – nincs jelentős struktúra a Pannon-medencén belüli populációk között. Ugyanakkor az egykori Duna vonalában fennálló elkülönülés sejthető az adatok mögött. Az egyes régiók és populációk közötti eredeti struktúrát, azonban felboríthatták mára a természetvédelmi célú, sajnos sokszor dokumentálatlan áttelepítések. Hogy a Duna két partja közötti elkülönülés mellett létezhetett-e egy további, a Tisza két partja közötti elkülönülés, azt a rendelkezésre álló adatok alapján sajnos nem lehetséges egyértelműen megállapítani.

Tanulságos ugyanakkor megvizsgálni néhány valamilyen szempontból kiemelten érdekes populáció egymáshoz való viszonyát (genetikai távolságát). Például a Szentkirályszabadjáról telepített két állomány (Tihany és Kápolnapuszta) helyzetét a genetikai térben. Míg a tihanyi állomány jól jelzi az egykori anyapopulációhoz való viszonyát, hiszen a genetikai távolságok alapján is az a legközelebbi rokona, valamint a genetikai differenciációja sem jelentős, addig a kápolnapusztai jelentősen eltávolodott az anyapopulációtól, mégpedig a régióban megfigyelhető egyéb állományok irányába (Kornyi-tó, Öcs, Siófok, stb.). Ez annak a jele, hogy történhetett génáramlás a régió más populáció(i)ból, például a – jelen vizsgálatba sajnos be nem vont – tőle 10 km-re lévő sármelléki állományból. Ez azt jelenti, hogy hacsak nincs extrémen izolált helyzet (mint amilyen a tihanyi) nem szabad feltételeznünk a génáramlás teljes hiányát, még a jelenlegihez hasonló, erősen átalakított antropogén tájban sem. Ugyanakkor a tihanyi állomány genetikai közelsége az anyapopulációhoz jól jelzi azt a tényt, amit a természetvédelmi szakemberek is rögzítettek, hogy a tihanyi állomány nagymértékben elszigetelt.

Ajánlások megfogalmazása

Mintavételi módszertan

Az genetikai vizsgálatok során egyértelműen kiderül, ami, mintegy módszertani ajánlásként is megfogalmazható, hogy a szilika-gélbe gyűjtött szövetmintákból több örökítőanyag (DNS) nyerhető ki. Ezáltal pedig az adott szövetminta többcélúan, többféle vizsgálatra (pl. filogeográfiai analízis és populációgenetikai karakterizálás) használható fel, hiszen több kiindulási anyagmennyiségünk van. Ezért javasolt, hogy a későbbiekben a (DNS felhasználásán alapuló) molekuláris biológiai vizsgálatok céljára gyűjtött (emlős) szövetminták szilika-gélben történő konzerválása.

Ritka haplotípusok megőrzése

A filogeográfiai módszerekkel lefolytatott genetikai vizsgálatok alapján úgy látszik, hogy a hazai ürge populációk egységes filogeográfiai képet mutatnak, azaz egy nagy Pannon meta-populációs egységnek tekinthetők, melyben legfeljebb helyi jelentőségű genetikai variabilitás figyelhető meg. Ezen eredmények alapján ürge egyedek adott régión belüli áttelepítése minden valószínűség szerint nem fogja felborítani a Pannon régióban természetesen kialakult képet. A ritka haplotípusok esetleges megőrzését illetően, a legvalószínűbb feltételezés, hogy ezek az evolúciós közelmúlt termékei, és amennyiben ez igaz nem jeleznek adaptív értékű izolációt. Ezért feltételezhető, hogy amennyiben a jelenlegi populációs struktúra fennmarad, hasonló ritka haplotípusok természetes folyamatok részeként meg-meg fognak jelenni, és – feltehetőleg – el is fognak veszni. A fenti gondolatmenet szerint a ritka haplotípusokat tartalmazó populációk izolált megőrzése nem kell, hogy természetvédelmi cél legyen. Ugyanakkor nem zárható ki teljesen, hogy a kapott egységes filogeográfiai kép, a közelmúltban végrehajtott, nagy mennyiségű és nagyléptékű, ám sajnos sokszor nem kellőképpen dokumentált ürge (át)telepítések eredményeként jött létre. Mindez további szempontok figyelembevételét teszi szükségessé (lásd alább).

Ürgetelepítések

A populációgenetikai módszerekkel lefolytatott vizsgálatok alapján egyértelműen ajánlások tehetők a hazai ürgepopulációk természetvédelmi kezelése számára. Meghatározhatók azok a populációk, amelyek jelen vizsgálat szerint le nem gyengült állományok, ezért forrásul szolgálhatnak az ürgék áttelepítéséhez. A dunántúli állományok esetében ez a szentkirályszabadjai állomány, a Duna-Tisza közén a ferihegyi és a kunpeszéri (szóba jöhet még a bugaci is), míg a tiszántúliaknál a hajdúhadházi állomány (szóba kerülhet még a mikepércsi is). Mindez azonban felveti a következő kérdést is, történetesen, hogy hová telepíthetünk a fenti állományokból? Az elvégzett vizsgálatok alapján azt gondolhatnánk, hogy nem valószínű azt feltételezni, hogy jelentős filogeográfiai struktúra van a Pannon

állományokon belül (sőt, akár dubrudzsai kitekintésben, lásd Ben Slimen *et al*. 2012). Így elméletileg szinte bármit bárhová telepíthetnénk. Azonban a vizsgált állományok esetében is látszik annyi struktúra, hogy a dunántúli és tiszántúli állományok külön csoportba sorolhatók. Ugyan van néhány kivétel, de ezekről sajnos okkal feltételezhetjük, hogy a már tudatos áttelepítések hatását jelezik. A bugaci és kunpeszéri állományok beékelődése a Balaton-felvidéki állományok közé pedig akár a Duna-Tisza közi állományok egykori elkülönülését is felvetheti. Visszatérve a ritka mitokondriális haplotípusok váratlan helyeken történő felbukkanásának kérdéseire, több esetben világosan látszik, hogy ezek nem dokumentált, de még visszanyomozható korábbi áttelepítési akciók genetikai nyomai. Ezért összességében megállapítható, hogy a főbb régiók (Dunántúl, Tiszántúl, Duna-Tisza köze) ürgeállományainak elkülönülését a továbbiakban is erősen javasolt fenntartani, az ismert feltűnő kivételek (nem a régióikhoz hasonlító genetikai jellemzőkkel bíró populációk) ellenére is. Így a ritka mitokondriális haplotípusok fenntartása nem feltétlenül kell, hogy természetvédelmi cél legyen - legalább is a jelen vizsgálatokból erre vonatkozó ajánlást következtetésszerűen nem lehet megfogalmazni - a regionális különbségek fenntartása (melyek egyik jele lehet a régióra jellemző ritka haplotípus) fontos, amit a régiókon belüli telepítésekkel célszerű szavatolni.

„Vérfrissítés” céljából történő telepítés

A beltenyésztettség alapján „bajban” lévő populációk esetében adódhatna a javaslat, miszerint – figyelembe véve a magasabb genetikai diverzitási értéket és a genetikai távolságot – az alábbi populációkból lenne célszerű „vérfrissíteni”: Baját Soltról, Siófokot Szentkirályszabadjáról, Öcsöt Szentkirályszabadjáról, Dunakeszit Ferihegyről, a Kornyi-tavit Szentkirályszabadjáról, Tardot Ferihegyről, Debrecen-Józsát Hajdúhadházról (vagy Mikepércsről), Dunaújvárost Szentkirályszabadjáról valamint Pogányt Szentkirályszabadjáról. Ezzel elképzelhető, hogy javítható lenne a beltenyésztett állományok fintessze, miközben fenntartjuk azt a roppant kismértékű földrajzi elkülönülést, amit az adatokban látunk. Ugyanakkor az a tény, hogy számos magas genetikai diverzitású populáció (pl. hajdúhadházi, kunpeszéri, bugaci) átesett a múltban palacknyak-eseményen azt mutatja, hogy kedvező környezeti feltételek esetén nem csak, hogy képesek „viszatérni” az állományok lecsökkent egyedszámú állapotból, de ezek után még magas genetikai sokféleséget is képesek kialakítani. Mindez arra utal, hogy az ideális környezeti feltételek biztosítása nagyobb jelentőségű a faj állományai számára, mint az adott állomány genetikai állapota (genetikailag diverz vagy éppenséggelk beltenyésztett). Vagyis egy bajban lévő (csökkenő) állomány esetén az ideális feltételek biztosítása (veszélyezsztető tényezők elhárítása) nagyobb jelentőségű és fontosabb az állomány megmentése céljából, mint a „vérfrissítés” célú betelepítés. Figyelembe véve a

meglévő állományra való „rátelepítés” okozta további, állategészségügyi kockázatokat, összességében nem javasolt a „vérfrissítés” célú telepítés.

Füves repterek jelentősége

Az, hogy statisztikailag ugyan nem igazolható módon, de szembetűnően gyakrabban ment végbe palacknyak-esemény a legelőn élő állományok esetében mint a repterek lévőknél, arra utalhat, hogy a stabilan rövid füvű, erősen antropogén élőhelyen stabilabb ürgeállományok lehetnek (vagy legalább is hosszabb távon garantált a zavartalan fennmaradásuk). Azaz egyértelműen fontosnak tűnik a hazai állomány számára ez az antropogén, stabilan alacsony füvű élőhely. Mindez a reptéri élőhelyek fontosságára hívja fel a figyelmet a faj hosszú távú hazai fennmaradása szempontjából.

Konklúzió

Összességében úgy tűnik, hogy a hazai állományok egy egykori, a közelmúltig fennálló, egységes meta-populációs szerkezetű, nagy Pannon állomány maradványai, amelyben belül csak nagyon kismértékű térbeli strukturálódás (tagolódás) fordul elő, jellemzően a nagy folyók jelenléte okozta izolációra visszavezethetően. Ezt a struktúrát, többé-kevésbé, de detektálható módon, még ma is őrzi a hazai ürgeállomány. Fontos tanulság továbbá, hogy a faj – biológiai tulajdonságából fakadóan – képes a genetikai megújulásra.

Idézett szakirodalom

Avise, J.C. 2004. Molecular markers, natural history, and evolution, 2nd ed. Sinauer Associates Publisher, Sunderland.

Ben Slimen, H., Gedeon, C.I., Hoffmann, I.E., & Suchentrunk, F. 2012. Dwindling genetic diversity in European ground squirrels? *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 77:13-21.

Cornuet, J.M. & Luikart, G. 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144: 2001–2014.

Gündüz, İ., Jaarola, M., Tez, C., Yeniyurt, C., Polly, P.D., & Searle, J.B. 2007. Multigenic and morphometric differentiation of ground squirrels (Spermophilus, Scuiridae, Rodentia) in Turkey, with a description of a new species. *Molec. Phylogenet. Evol.* 43:916-935.

Krystufek, B., Bryja, J., & Buzan, E.V. 2009. Mitochondrial phylogeography of the European ground squirrel, *Spermophilus citellus*, yields evidence on refugia for steppic taxa in the southern Balkans. *Heredity* 103:129–135.

Reed, D.H. & Frankham, R. 2003. Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* 17: 230-237.

Říčanová, Š., Bryja, J., Cosson, J.-F., Gedeon, C., Choleva, L., Ambros, M. & Sedláček, F. 2011 Depleted genetic variation of the European ground squirrel in Central Europe in both microsatellites and the major histocompatibility complex gene: implications for conservation. *Conservation Genetics* 12: 1115-1129.

Říčanová, Š., Koshev, Y., Říčan, O., Ćosić, N., Ćirović, D., Sedláček, F., & Bryja, J. 2013. Multilocus phylogeography of the European ground squirrel: cryptic interglacial refugia of continental climate in Europe. *Molec. Ecol.* 22:4256-4269.