



## Az eurázsiai sügér (*Perca fluviatilis*) filogeográfiai mintázatai: a Kárpát-medence mint evolúciós központ és jégkorszaki refugium

## Phylogeographic patterns of the Eurasian perch (*Perca fluviatilis*): the Carpathian Basin as an evolutionary center and glacial refugium

Takács Péter<sup>1</sup>, Bánó Bálint<sup>1</sup>, Pallos Réka<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> HUN-REN Balatoni Limnológiai Kutatóintézet, Tihany

<sup>2</sup> Állatorvostudományi Doktori Iskola, Állatorvostudományi Egyetem, Budapest

**Kulcsszavak:** sügér, filogeográfia, SNP, mitokondriális DNS, Kárpát-medence

**Keywords:** perch, phylogeography, SNP, mitochondrial DNA, Carpathian Basin

### Abstract

This paper presents a Hungarian-language synthesis of a recent pan-continental phylogenomic study (Lichman et al. 2026) of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), with particular emphasis on the interpretation of results relevant to the Carpathian Basin and the Middle Danube drainage. The original study analysed 382 individuals from 188 sampling locations across Europe and Western Siberia using whole mitochondrial genome sequencing and nuclear SNP genotyping.

Five deeply divergent mitochondrial lineages and three major nuclear genetic clusters were identified. The Carpathian Basin and the Danube drainage form a distinct genetic unit, characterized by strong differentiation and association with one of the most divergent mitochondrial lineages (Lineage 5). Genome-wide analyses revealed pronounced population structuring and limited gene flow in this region, in contrast to elevated genetic diversity observed in Northern Europe, particularly in the Baltic Sea basin, where secondary contact among lineages occurs. In light of these patterns, the Middle Danube drainage—and in particular the Carpathian Basin—emerges as a key region in shaping the current phylogeographic structure of Eurasian perch. Its strong genetic differentiation and association with one of the most divergent mitochondrial lineages indicate a long-term role in both the persistence and diversification of lineages, underscoring its importance as a glacial refugium and evolutionary center.

### Bevezetés

A fajok genetikai diverzitásának és térbeli szerkezetének vizsgálata alapvető fontosságú az evolúciós folyamatok és a jelenlegi elterjedési mintázatok megértésében. A pleisztocén glaciális ciklusok jelentős hatással voltak az európai élővilágra, és a klasszikus modellek szerint a fajok a jégkorszakok idején déli refugiumokba húzódtak vissza, majd a jég visszahúzódását követően észak felé terjeszkedtek (Hewitt 1999; Taberlet et al. 1998).

Az utóbbi évek kutatásai azonban rámutattak arra, hogy ez a modell túlzottan leegyszerűsítő, és számos faj esetében több refugium, valamint másodlagos kapcsolat és keveredés is szerepet játszott a genetikai szerkezet kialakulásában (Schmitt 2007; Schmitt & Varga 2012).

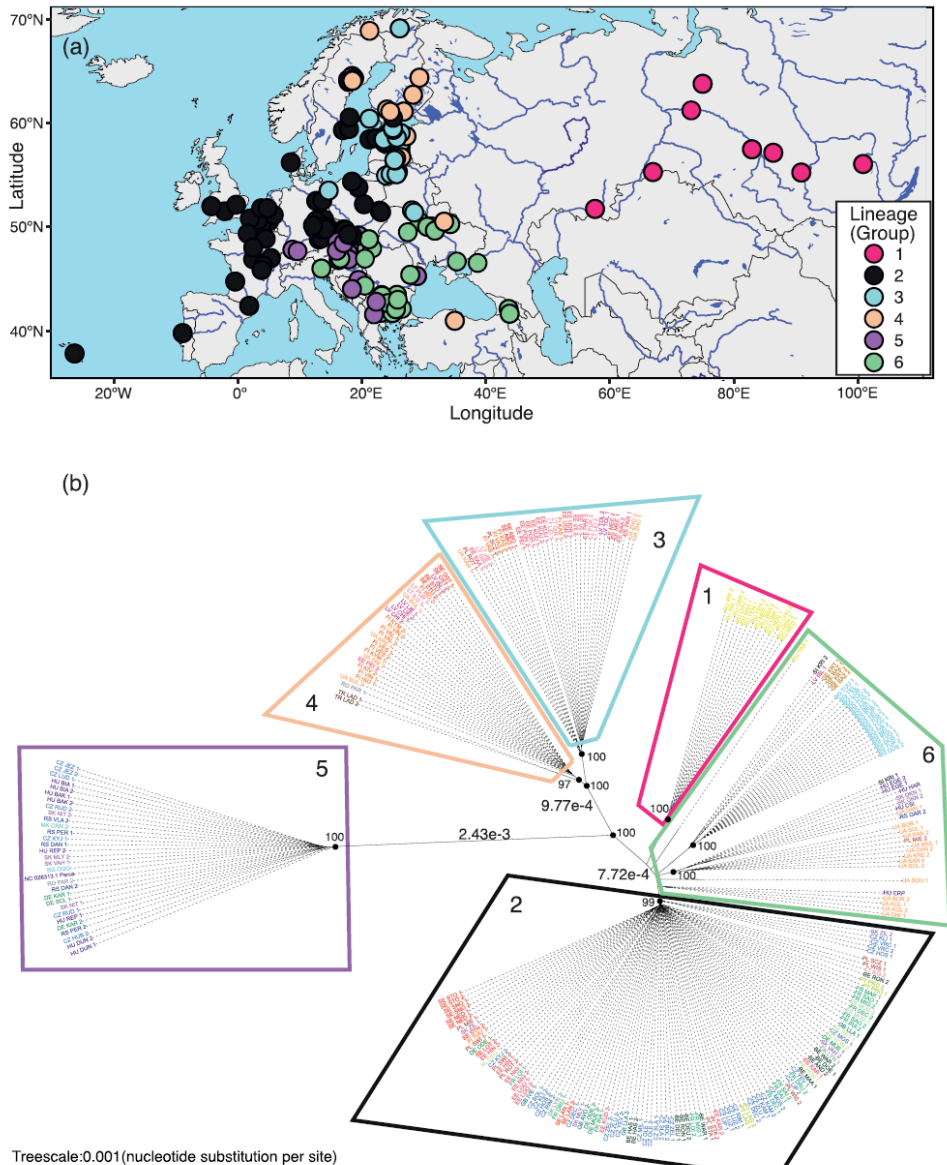
Az eurázsiai sügér (*Perca fluviatilis* Linnaeus 1758) széles elterjedése és ökológiai toleranciája miatt kiváló modellfaj a filogeográfiai folyamatok vizsgálatára. Korábbi vizsgálatok több mitokondriális leszármazási vonalat és regionális genetikai különbségeket azonosítottak, azonban ezek gyakran korlátozott földrajzi lefedettséggel készültek (Nesbø et al. 1999).

Egy, a közelmúltban megjelent nagyléptékű filogenomikai vizsgálat már a faj teljes elterjedési területét lefedve nyújtott átfogó képet genetikai szerkezetéről (Lichman et al. 2026). Jelen anyag célja ennek a vizsgálatnak az eredményeit közérthető formában bemutatni, emellett különös figyelmet fordítunk a Közép-Dunai vízrendszer – ezen belül a Kárpát-medence területéről származó állományok – filogenetikai viszonyainak

ismertetésére, mivel ez a régió meghatározó szerepet játszott a jelenlegi genetikai mintázatok kialakulásában.

### Anyag és módszer

Az elemzés alapját egy nagyléptékű, nemzetközi együttműködésben létrehozott adatbázis képezte, amely 382 *Perca fluviatilis* egyed genetikai adatait tartalmazta 188 mintavételi helyről, lefedve a faj Azori-szigetektől Mongóliáig terjedő teljes elterjedési területét (Lichman et al. 2026).



1. ábra: (a) A filogenetikai vizsgálatokra felhasznált sügerek gyűjtési helyei. Ahol a különböző színek az öt, egymástól markánsan elkülönülő mtDNS-leszármazási vonalhoz (1–5), valamint a 6-os csoporthoz tartozó egyedek mintavételi helyeit jelölik. A b panelen a sügér 270 egyedének mtDNS-alapú filogenetikai kapcsolatait bemutató, a KM410088.1 sz. referenciagenom bevonásával készült maximum likelihood (ML) módszerrel rekonstruált, gyökér nélküli fát mutatjuk be. (Forrás: Lichman et al. 2026)

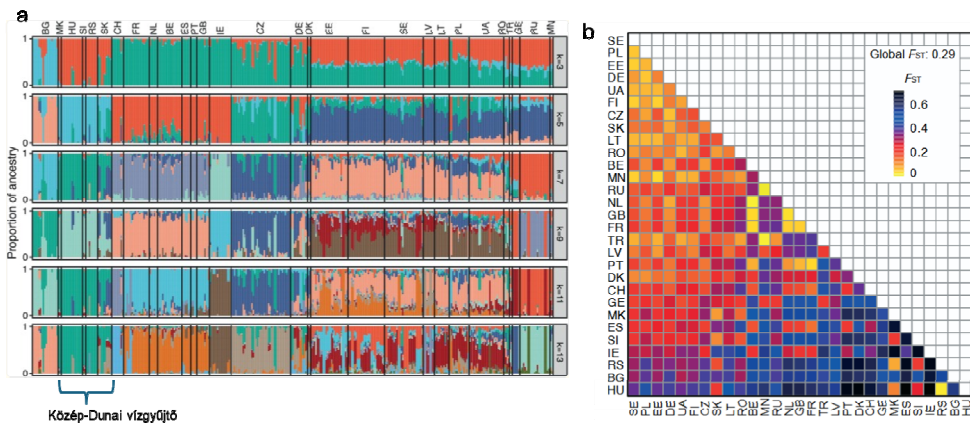
A vizsgálat során kombinált filogenomikai megközelítést alkalmaztunk. A mélyebb evolúciós kapcsolatok feltárásához teljes mitokondriális genom szekvenciákat elemeztünk, míg a populációk közötti genetikai szerkezet, diverzitás és keveredési mintázatok jellemzéséhez több ezer nukleáris SNP marker adatait használtuk fel.

A mitokondriális DNS alapú filogenetikai kapcsolatok rekonstrukciója maximum likelihood módszerrel történt (Minh et al. 2020). A nukleáris SNP adatok elemzése során többváltozós statisztikai módszereket, populációgenetikai mutatókat (FST), valamint klaszterezési eljárásokat (Structure analízis, admixture method) alkalmaztunk (Jombart 2008; Alexander et al. 2009).

Az állományok genetikai diverzitását a megfigyelt heterozigotitás (Ho) értékeivel jellemeztük, e tényező földrajzi mintázatát inverz távolság súlyozású (IDW) interpolációval mutatjuk be. A genetikai és földrajzi távolság közötti kapcsolatot izoláció-távolság szerint (IBD) elemzéssel vizsgáltuk.

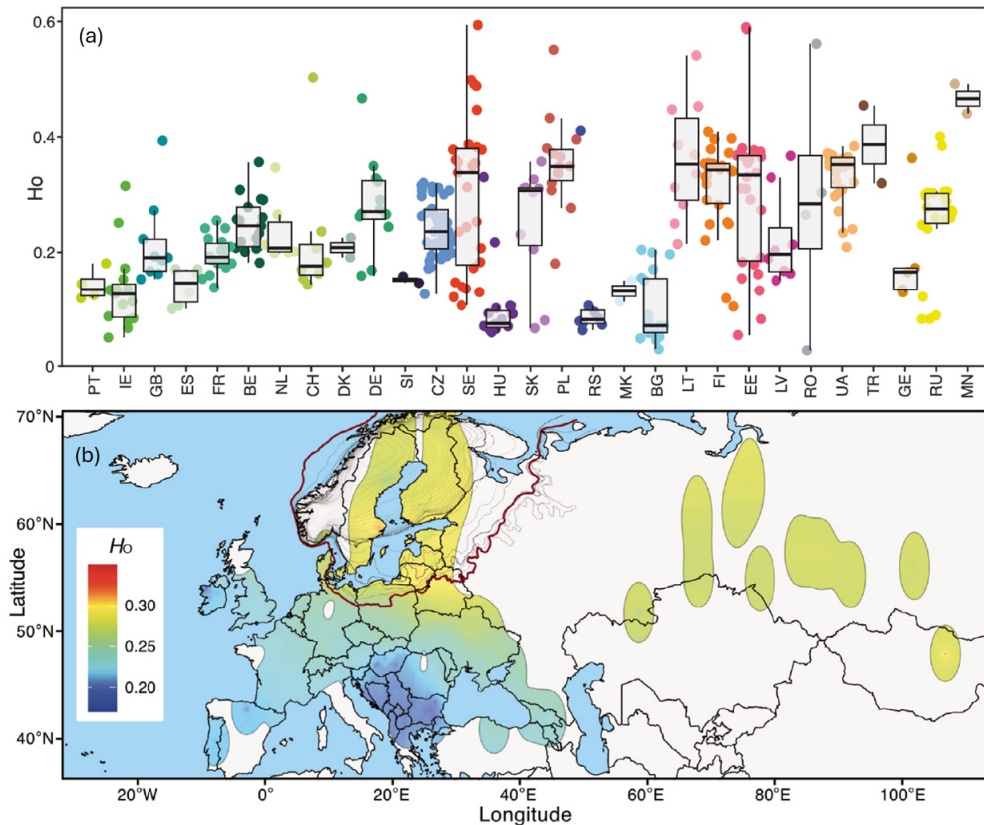
### Eredmények és értékelés

A mitokondriális genomok elemzése öt, egymástól erőteljesen elkülönülő leszármazási vonalat azonosított (1 ábra), valamint egy további, földrajzilag elkülönülő, de filogenetikailag kevésbé stabil csoportot (Group 6). A leszármazási vonalak közötti jelentős genetikai távolság hosszú evolúciós elkülönülésre utal. Különösen kiemelkedő az 5-ös vonal, amely a filogenetikai rekonstrukció alapján korán elvált a többi ágtól (1b ábra), és elsősorban a Kárpát-medence és a Duna vízrendszerének területén fordul elő.



2. ábra: (a) A *Perca fluviatilis* 363 egyedének származási (ancestry) összetételére vonatkozó becslés 2297 nukleáris SNP alapján, ADMIXTURE elemzéssel, különböző klaszterszámok ( $K = 3, 5, 7, 9, 11, 13$ ) mellett. (b) Az egyes országokból származó sügérállományok SNP array adatainak páronkénti  $F_{ST}$  értékei. Az ábrázolt értékeket az országok közötti összes páronkénti populációsintű becslés átlagát jelentik, páros mintákkal rendelkező populációk alapján ( $n = 169$ ) országkódok: BE, Belgium; BG, Bulgaria; CH, Switzerland; CZ, the Czech Republic; DE, Germany; DK, Denmark; EE, Estonia; ES, Spain; FI, Finland; FR, France; GB, England; GE, Georgia; HU, Hungary; IE, Ireland; LT, Lithuania; LV, Latvia; MK, North Macedonia; MN, Mongolia; NL, the Netherlands; PL, Poland; PT, Portugal; RO, Romania; RS, Serbia; RU, Russia; SE, Sweden; SI, Slovenia; SK, Slovakia; TR, Turkey; UA, Ukraine. (Forrás: Lichman et al. 2026)

A nukleáris SNP adatok három fő genetikai régiót különítettek el Európában: nyugat-európai, észak-európai (Baltikum–Fennoskandia), valamint közép–délkelet-európai csoportokat. A Kárpát-medencei populációk egyértelműen az utóbbi klaszterhez tartoznak, és jól elkülönülnek a többi régiótól (2. ábra), amit a populációk közötti genetikai differenciáltság mintázatai is alátámasztanak. Ez eltérő posztglaciális kolonizációs útvonalakra és forráspopulációkra utal.



3. ábra: A vizsgált 184 *Perca fluviatilis* populáció megfigyelt heterozigotitás ( $H_o$ ) értékei országonként (a), valamint a  $H_o$  térbeli eloszlása inverz távolság súlyozású (IDW) interpolációval, WGS84 vetületben ábrázolva (b). Az (a) panel boxplotjai a kvartiliseket (25–75%), a mediánt, valamint az adatok szórását mutatják. A (b) panelen az izokronok a Fennoskandiai jégtaikaró visszahúzódását jelzik az utolsó glaciális maximum (LGM) után; a legkülső jégperemet (kb. 20 000 év BP) sötétvörös szín jelöli. (Forrás: Lichman et al. 2026)

A genetikai differenciáltság magas (globális  $F_{st} = 0,39$ ), ami erős populációs tagoltságot és korlátozott génáramlást jelez. Ez a mintázat különösen a közép- és délkelet-európai régióban kifejezett, míg az északi populációk között kisebb mértékű genetikai különbségek figyelhetők meg. Az ADMIXTURE analízis megerősítette a genetikai klaszterek elkülönülését, különösen a Kárpát-medencei és balkáni populációk esetében (2. ábra).

A genetikai diverzitás térbeli mintázata jelentősen eltér a klasszikus posztglaciális modellektől. A hagyományos elképzelések szerint a legnagyobb genetikai változatosság a déli refugiumokban található, míg az északi, a jégkorszak után benépesített területeken a diverzitás csökken (Hewitt 1996, 1999). Ezzel szemben a jelen vizsgálat azt mutatja, hogy a legmagasabb heterozigotitás értékek az északi régiókban, különösen a Balti-tenger térségében jelentkeznek, míg a déli populációk – köztük a balkáni és részben a Kárpát-medencei állományok – alacsonyabb diverzitást mutatnak (3. ábra). A regressziós elemzések szignifikáns, északi irányba növekvő diverzitási trendet jeleznek, ami arra utal,

hogy a jelenlegi mintázat kialakulásában a másodlagos kontaktus és a leszármazási vonalak keveredése kulcsszerepet játszott.

Az izoláció-távolság szerinti elemzés szignifikáns kapcsolatot mutatott a genetikai és földrajzi távolság között, ami általánosan korlátozott génáramlásra utal. Ez a jelenség különösen a Kárpát-medencei populációk esetében kifejezett, ahol a vízrendszerek szerkezete meghatározó szerepet játszik a populációk elkülönülésében.

A Kárpát-medencei és közép-dunai populációk a teljes európai rendszerben jól elkülönülő genetikai egységet alkotnak. Ezek az állományok döntően az 5-ös mitokondriális leszármazási vonalhoz tartoznak (1.b ábra), amely a faj egyik legősibb evolúciós ágának tekinthető. Emellett a régióban egy további genetikai csoport (Group 6) jelenléte is kimutatható (1.b ábra), ami arra utal, hogy a térség több leszármazási vonal találkozási zónájaként értelmezhető. A populációk közötti genetikai különbségek térbeli mintázata ezt az elkülönülést tovább erősíti (2.b ábra).

### Összegzés

A tanulmány jól példázza, hogy a modern genomikai módszerek miként képesek új megvilágításba helyezni egy széles elterjedésű faj evolúciós történetét. Az eurázsiai sügér esetében egyértelművé vált, hogy a jelenlegi genetikai mintázatok nem értelmezhetők egyszerű posztglaciális kolonizációs modellek alapján, hanem a jégkorszaki izoláció, a posztglaciális terjedés és a másodlagos kontaktus együttes hatásának eredményeként alakultak ki.

A genetikai adatok alapján Európában három fő genetikai régió különíthető el, amelyek eltérő kolonizációs útvonalakat és történeti folyamatokat tükröznek. A Balti-tenger térsége a genetikai diverzitás egyik fő hotspotjaként azonosítható, ami több leszármazási vonal találkozásának és keveredésének következménye, és ellentmond a klasszikus „déli refugium – északi diverzitáscsökkenés” modellnek.

Ezzel szemben a Kárpát-medence és a Duna vízrendszere jól elkülönülő genetikai egységet alkot. Az itt élő populációk döntően az egyik leginkább divergens mitokondriális leszármazási vonalhoz (Lineage 5) tartoznak, ami a régió hosszú távú refugium szerepére utal. A magas genetikai differenciáltság és az erős populációs tagoltság ugyanakkor azt jelzi, hogy a Kárpát-medence nem csupán menedékterület volt, hanem aktív evolúciós központ is, ahol jelentős genetikai diverzifikáció zajlott. Emellett a 6-os genetikai csoport jelenléte arra utal, hogy a térség több leszármazási vonal találkozási zónájaként is értelmezhető.

A populációk közötti genetikai különbségek kialakulásában meghatározó szerepet játszik a vízrendszer szerkezete. A Duna és mellékfolyói egyaránt működhetnek izolációs tényezőként és ökológiai folyosóként, így egyszerre korlátozzák és elősegítik a génáramlást.

Eredményeink alapján a Kárpát-medence kulcsszerepet játszott az eurázsiai sügér evolúciós történetében, és a térség populációi kiemelt genetikai jelentőséggel bírnak. Eredményeink mind természetvédelmi mind halgazdálkodási szempontból fontosak, ugyanis a nem megfelelő telepítési és állománykezelési gyakorlatok hosszú távon a faj Kárpát-medencei állományainak genetikai diverzitás csökkenéséhez és egyedi evolúciós vonalak eltűnéséhez vezethetnek. Ennek megfelelően indokolt a regionális genetikai sajátosságokat figyelembe vevő kezelési és védelmi stratégiák alkalmazása.

### Köszönetnyilvánítás

Készült az RRF-2.3.1-21-2022-00014 azonosítószámú „Éghajlatváltozás Multidiszciplináris Nemzeti Laboratórium létrehozása” elnevezésű projektben a Magyarország Helyreállítási és Ellenállóképességi Tervének keretében, az Európai Unió Helyreállítási és Ellenállóképességi Eszközének támogatásával

### Irodalom

- Alexander D.H., Novembre J., Lange K. (2009): Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Research* 19: 1655–1664.
- Hewitt G.M. (1996): Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247–276.
- Hewitt G.M. (2000): The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907–913.

- Hewitt G.M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87–112.
- Hewitt G.M. (2000): The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907–913.
- Jombart T. (2008): adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24: 1403–1405.
- Lichman V. et al. (2026): Pan-continental genomic analysis of Eurasian perch uncovers global diversity hotspots and postglacial recolonization patterns. *Ecology and Evolution* 16: e73502.
- Minh B.Q., Schmidt H.A., Chernomor O., Schrempf D., Woodhams M.D., von Haeseler A., Lanfear R. (2020): IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference. *Molecular Biology and Evolution* 37: 1530–1534.
- Nesbø C.L. et al. (1999): Phylogeography and population history of European perch (*Perca fluviatilis*). *Molecular Ecology* 8: 191–200.
- Schmitt T. (2007): Molecular biogeography of Europe: pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology* 4: 11.
- Schmitt T., Varga Z. (2012): Extra-Mediterranean refugia: the rule and not the exception? *Journal of Biogeography* 39: 2229–2242.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.G., Cosson J.F. (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453–464.
- Willing E.M., Dreyer C., van Oosterhout C. (2012): Estimates of genetic differentiation. *Molecular Ecology* 21: 106–119.

**Authors:**

Péter TAKÁCS (takacs.peter@blki.hu), Bálint BÁNÓ (bano.balint@blki.hu), Réka PALLOS (pallos.reka@blki.hu)