

MTA Doktora Pályázat

Doktori Értekezés Tézisei

A halak táplálékfogyasztását befolyásoló tényezők: a faji hovatartozás, a testméret, a szezonális és az élőhely szerepe

Specziár András

MTA Ökológiai Kutatóközpont
Balatoni Limnológiai Intézet

Tihany
2019

Bevezetés és célkitűzés

A föld gerinces fajainak közel fele, mintegy 33000 faj a halak közé tartozik (Froese & Pauly 2018). A halak megtalálhatóak szinte minden vízi élőhelyen, leszámítva a legextrémabb környezeti feltételekkel rendelkezőket, így ökológiai szerepük kiterjedt és jelentős. Ugyanakkor, a halaknak fontos szerepe van az emberi táplálkozásban is, az emberiség által fogyasztott állati fehérjének nagyjából 15.7%-a e forrásból származik (FAO 2010). Emellett, kedvtelési célú horgászatuk révén a halak jelentős szerepet töltenek be az emberek kikapcsolódásában, amely tevékenység a kedveltebb célterületeken jelentős turisztikai bevételeket és így megélhetést is biztosíthat a helyi lakosság számára (Arlinghaus *et al.* 2015).

A halak óriási fajdiverzitása anyagforgalmi funkcionalitásuk sokrétűségében is megmutatkozik; a halak minden egyes trofikus szinten képviseltetik magukat, a növényevőktől a csúcs ragadozóig, illetve a lebontókig (Wootton 1998). Változatos morfológiai és viselkedésszerű adottságaik, és élőhelyi toleranciájuk révén mindezen trofikus funkciókat a halak széles körben tudják képviselni a vízi ökoszisztémákon belül. Ráadásul, számos halfaj táplálkozása nagyfokú rugalmasságot mutat, így a funkcionalitás egyedenként, illetve térben és időben is sokrétű lehet (Wootton 1998, Bolnick *et al.* 2011). A halak étrendjének nagyfokú változatossága tehát jelentős mértékben hozzájárul a vízi közösségek és táplálékhálózatok sokféleségéhez, szerveződésének komplexitásához. Mindebből következően a halegyüttesek szerkezete és eloszlása alapvetően befolyásolja a vízi ökoszisztémák anyagforgalmi folyamatait és ezen keresztül a közösség más élőlénycsoportjainak életfeltételeit is. A halállományban bekövetkező változások, legyenek azok akár természetes folyamatok, vagy emberi beavatkozások (halászat, idegen fajok betelepítése, környezetkárosítás) következményei, gyakran vezethetnek a teljes táplálkozási hálózat egyensúlyi állapotának megváltozásához (Power 1990, McIntyre *et al.* 2007, Thrush *et al.* 2016). Ennél fogva, a halak táplálkozás ökológiájának megismerése nélkülözhetetlen a vízi ökoszisztémákat jellemző folyamatok megértéséhez és modellezéséhez (Gaichas *et al.* 2009, Fulton 2010).

A halak általános táplálkozási szokásainak és pillanatnyi táplálékának ismeretére a gyakorlatban is támaszkodunk. A halak tápláléka fontos indikációs értékkel bír az adott faj életkörülményeit (Gliwicz *et al.* 2006), sőt esetenként a teljes befogadó vízi ökoszisztéma állapotát illetően (Bunnell *et al.* 2015, Brosset *et al.* 2016). A halak táplálkozására vonatkozó ismereteink gyakorlati jelentőségét példázza, hogy ezekre alapozva sikerült széles körben visszafordítani bizonyos típusú édesvizeink erőteljes eutrofizációját (Drenner & Hambright 1999). Negatív példaként említhetők ugyanakkor, a táplálkozás ökológiai ismeretek hiányában, vagy figyelmen kívül hagyásával végzett haltelepítések (Vander Zanden *et al.* 1999, Matsuzaki *et al.* 2013) és túlzott mértékű halászat (Jackson *et al.* 2001) következményei. De e tudás nélkül nem létezhetne a modern akvakultúra és általában a halgazdálkodás sem. Az adott faj táplálkozás ökológiájának és a környezetben megtalálható táplálékkészletnek ismeretében modellezhető, többek között, a halgazdálkodás során fenntartható állománysűrűség, hasznosítási intenzitás és a járulékos környezeti hatás (Pikitch *et al.* 2004, Links 2010), illetve intenzív rendszereknél a takarmányozási szükséglet (Egna & Boyd 1997, Hixson 2014). A konzerváció- és restaurációs ökológiának szintén fontos részei a táplálkozás biológiai ismeretek (Tyus 2011, Teichert *et al.* 2017).

Habár ma már a hagyományos mikroszkópos béltartalom elemzés (Hyslop 1980) mellett molekuláris módszerek (Vander Zanden *et al.* 1999) is segítik a halak táplálékának megismerését, anyagforgalmi modelljeinket még mindig nagyban korlátozzák a halak táplálkozására vonatkozó ismereteink hiányosságai. Napjaink egyik aktuális kérdésköre a halak táplálkozását jellemző nagyfokú egyedi variabilitás, annak háttere, populációs és ökoszisztéma szintű következményei (Werner & Hall 1976, Power 1990, Bolnick *et al.* 2003, Persson *et al.* 2007, Bolnick *et al.* 2011, Miller & Rudolf 2011, van Leeuwen *et al.* 2013, Nakazawa 2015).

Az értekezés célja a halak táplálkozását befolyásoló tényezőkkel foglalkozó kutatásaim eredményeinek bemutatása.

Az értekezés 1. fejezetében a halak táplálékfogyasztását és annak hőmérsékletfüggését (szezonálisát) vizsgálom öt, gyakori pontyféle példáján a Balatonban, a következő részfeladatokra tagoltan: (i)

modellezem a bélürülés dinamikáját és meghatározom az exponenciális bélürülési ráta hőmérséklet függését; (ii) meghatározom a napi táplálékfogyasztást a hőmérséklet függvényében; valamint (iii) az éves táplálékfogyasztást.

A 2. fejezetben elemzem a halak egyedfejlődését jellemző, több nagyságrendnyi tömeg gyarapodáshoz kapcsolódó táplálkozási mintázatok a Balaton 15 halfajánál. Így vizsgálom: (i) fajonként a táplálék összetételét a testméret függvényében a teljes élettartamra vonatkozóan; (ii) leírom a méretfüggő folyamatok hatását a fajok belüli táplálékmegosztásra; (iii) meghatározom a táplálkozási szempontból elkülönülő mérettartományokat és definiálom az egyedfejlődéshez köthető táplálékváltások idejét (testméretet); (iv) jellemzem a méretfüggő folyamatok hatását a fajok közötti táplálékmegosztásra releváns fajpárok példáján; valamint (v) feltárom a balatoni halegyüttes 15 halfaja által képviselt méretstrukturált táplálkozási gild rendszert.

A 3. fejezetben a halfogyasztó fogassüllőnél (*Sander lucioperca*) és kősüllőnél (*S. volgensis*) részletesebben is megvizsgálom az egyedfejlődést kísérő táplálékváltásokat a ragadozó-préda méretviszony alakulásának szempontjából. Elemzem (i) miként alakul a növekedés során a ragadozó-préda méretviszony és (ii) a ragadozó préda preferenciája egy, a faji összetételét és méreteloszlását tekintve komplex táplálékbázis mellett, a Balatonban.

A 4. fejezetben az értekezésben szereplő többi halfajtól jelentősen eltérő életmenetű (eleven szülés és rövid életidő) halfaj, a keleti szünnyogirtó fogasponty (*Gambusia holbrooki*) táplálkozását jellemző mintázatok elemzem egy extrém élőhelyen, a Hévízi-tóban. E vizsgálat során arra voltam kíváncsi, hogy (i) e behurcolt faj milyen táplálékforrást hasznosít és, hogy (ii) az egyedek táplálkozásában mutatkozó eltérések mely tényezőkkel hozhatóak összefüggésbe.

Végül, az 5. fejezetben kísérletet teszek, hogy feltárjam a Balaton halegyüttesén belül mutatkozó táplálkozási variabilitásáért felelős tényezők közül néhánynak a viszonylagos jelentőségét. Így vizsgálom a faji hovatartozás, a testméret, az élőhely, a tó terület, az évszak és az évek közötti eltérések hozzájárulását a halak táplálékának teljes variabilitásához.

Anyag és módszer

Az **1. fejezetben** vizsgáltam a bodorka (*Rutilus rutilus*), a dévérkeszeg (*Abramis brama*), a karika keszeg (*Blicca bjoerkna*), az ezüst kárász (*Carassius gibelio*) és a ponty (*Cyprinus carpio*) bélürülését 2.9-26.3 °C vízhőmérsékleten (T), a Balatonból elektromos halászgéppel kifogott, frissen táplálkozott és a tápláléktól a továbbiakban elzárt halakon. A bélürülés időbeni lefutását a leggyakoribb, lineáris, négyzetgyökös és exponenciális modellekkel jellemeztem (Jobling 1986). A fajokénti teljes adathalmazokra szintén illesztettem Andersen (1999) vízhőmérsékletet is magában foglaló modelljét. Regresszióval értékeltem az egyes modellekből származtatott bélürülési ráta (R) vízhőmérséklet függését. Nyolc alkalommal, 8.7-25.8 °C vízhőmérsékleten, 3 óránkénti kopolyúhálós gyűjtések alapján, vizsgáltam a halak napi bélteltségét a Balatonban. A napi táplálékfelvételt (C ; g száraz tömeg 100 g nedves haltömeg⁻¹ nap⁻¹) az Eggers (1977) és az Elliott & Persson (1978) modellek alapján becsültem a bélteltség és az exponenciális bélürülési ráta alapján. Az éves táplálékfelvételt az Elliott-Persson modellből kapott napi táplálékfelvétel értékek és a vízhőmérséklet kapcsolatát leíró függvényeknek a sokéves napi átlag vízhőmérsékletek menti integrálásával számoltam.

A **2. fejezetben** a bodorka, a vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*), a balin (*Aspius aspius*), a küsz (*Alburnus alburnus*), a karika keszeg, a dévérkeszeg, a garda (*Pelecus cultratus*), az ezüstkárász, a ponty, a folyami géb (*Neogobius fluviatilis*), a naphal (*Lepomis gibbosus*), a vágódurbincs (*Gymnocephalus cernuus*), a sügér (*Perca fluviatilis*), a fogassüllő és a kőszüllő, lehetőség szerint a teljes élettartamot reprezentáló, gyűjtéséhez komplex mintavételi megközelítést alkalmaztunk, a tő meghatározó élőhelyeire kiterjedően. A gyűjtésekhez sokpaneles kopolyúhálót (14 panel, 5-80 mm szembőség), 2 mm szembőségű vontatott hálót, akkumulátoros halászgépet és 1 mm szembőségű kézi szákot használtunk. A táplálékot a bél- illetve gyomortartalomból határoztuk meg. A táplálékalkotókat 24 forráskategóriába soroltuk és arányukat egyedenként tömegszázalékban fejeztük ki. Az egyes táplálékalkotók arányát közvetlen tömegméréssel, testméret összefüggéseken alapuló tömegrekonstrukcióval és közvetett,

térfogat alapú tömegbecsléssel (Hyslop 1980) kalkuláltuk. A statisztikai elemzésekhez a halakat az 5-800 mm testhossz tartományon belül 18 progresszív méretcsoportba soroltuk. A táplálékátfedést a Czekanowski-féle hasonlósági indexszel fejeztük ki. A táplálkozási gildek azonosítását két lépésben, klaszterelemzéssel (UPGMA) végeztük. Fajonként meghatároztuk a táplálkozás szempontjából elkülönülő életszakaszokat, majd az azonos táplálkozási életszakaszba tartozó méretcsoportokat összevonva készítettük el az együttes szintű elemzést. A táplálékátfedési mintázatok és a klaszterfák értékelését Jakšić & Medel (1990) eljárása alapján végeztük, az RA2 null hipotézist alapul véve. Az elkülönített táplálkozási életszakaszok és gildek elkülönülését ANOSIM teszttel ellenőriztük. Az egyes táplálékkomponensek szerepét a gild struktúra alakításában diszkriminancia elemzéssel értékeltük.

A **3. fejezethez** a fogassüllöket és a kőszüllöket a 2. fejezetben bemutatottak szerint gyűjtöttük a Balaton nyíltvizén, 2007 és 2009 között. Az elfogyasztott prédahalakat a ragadozók gyomorából határoztam. Mértém a ragadozók standard testhosszát (L , mm), tömegét (M , g: gyomortartalom nélkül) és szájnyílását (G , mm), valamint a prédahalak testhosszát, testmagasságát (D , mm) és tömegét. Szükség esetén, a préda testmagasságát és tömegét a Balatonra érvényes, fajonkénti L – D és L – M összefüggések alapján rekonstruáltam. A táplálékhalak faj- és méretcsoport szerinti relatív mennyiségét kopolyúhálós adataink (Specziár *et al.* 2009, 2013) vízmélység és mintaterület szerinti súlyozott átlagaként határoztam meg (Lauridsen *et al.* 2008, Specziár 2010). Az elérhető táplálékkészletet, a $D_{\text{préda}} \times G_{\text{ragadozó}}^{-1}$ érték maximumában határoztam meg. Lineáris, hatvány és polinomiális modellek Akaike súlyok (w) szerinti szelektálásával vizsgáltam a préda testhosszának, testmagasságának és tömegének alakulását a ragadozó testhosszának függvényében, illetve, a préda és a ragadozó tömegének viszonyát. A két ragadozófaj közti illetén eltéréseket ANCOVA segítségével teszteltem. A ragadozók prédapreferenciáját az Ivlev (1961) szelektivitási index (E) alapján jellemeztem, úgy, hogy az index érték nullától (a ragadozó neutrális viszonyulása az adott prédához) való eltérését az adatok 10000-szeri újrakeverésével előállított referencia eloszlás 95%-os konfidencia tartománya alapján értékelttem (Afeworki *et al.* 2011).

A **4. fejezet** vizsgálataihoz a szűnyogirtó fogaspontyokat kéziszákkal gyűjtöttem a Hévízi-tó három területéről és két élőhely típusáról, magából a tóból és a partvédő palánkokon kívül eső, 1-2 négyzetméteres lápos gödröcskékből, szezonálisan, nyolc alkalommal. A táplálék összetételét a bétartalomból határoztam meg Hyslop (1980) közvetett térfogat becslési eljárása szerint. A halak nemek szerinti eloszlásának eltérését a várt 1:1 aránytól élőhelyenkénti χ^2 -teszttel, míg a halak méretében mutatkozó élőhelyi és szezonális eltéréseket páronkénti t -teszttel vizsgáltam. A táplálék mintavételi időpont (szezonálitás), tó terület, élőhely, nem és testméret szerinti variabilitását diszkriminancia elemzéssel (DA) és kanonikus korrespondencia analízissel (CCA) értékeltem.

Az **5. fejezet** elemzéseibe minden olyan, 1995 és 2007 közötti időszakból származó adatunkat bevontuk, amelyek a táplálékkategóriákat és a magyarázó változókat illetően közös nevezőre hozhatóak voltak. A minták lefedték 15 halfaj (8756 egyed), többségében a teljes táplálkozó élettartamot felölelő mérettartományát, reprezentálták a táplálkozás szempontjából aktív évszakokat (tavasz, nyár és ősz), a Balaton három (Keszthelyi-, Szemesi- és Siófoki-) medencéjét és legfontosabb élőhelyeit (nyíltvíz, a parttól 2 km-nél távolabbi területek; növényzetmentes, partközeli területek; nádasok; partvédő kövezések és mólók; kikötői vízterek). A gyűjtések és a táplálék meghatározása a 2. fejezetben bemutatott módon történt. A táplálék összetételét a 2. fejezetnél is alkalmazott 24 részletesebb és az ezekből származtatott 9 átfogóbb forráskategória szerint írtuk le, a nagy és a kis felbontású táplálékelemzéshez. A faji hatást, a gyűjtési hely (tó medence és élőhely) és idő (év és évszak), valamint a testhossz szerepét a táplálék teljes variabilitását illetően CCA-val és variancia felosztással vizsgáltuk. Az elemzéseket a halegyüttes szintjén és fajonként is elvégeztük, külön a nagy és a kis felbontású táplálék összetétel adatokra. A táplálék variabilitás komponenseinek fajokon átívelő trendjeit hierarchikus klaszterelemzéssel (Euklideszi távolságok, UPGMA) és főkomponens elemzéssel (PCA) értékeltük.

Eredmények és megvitatásuk

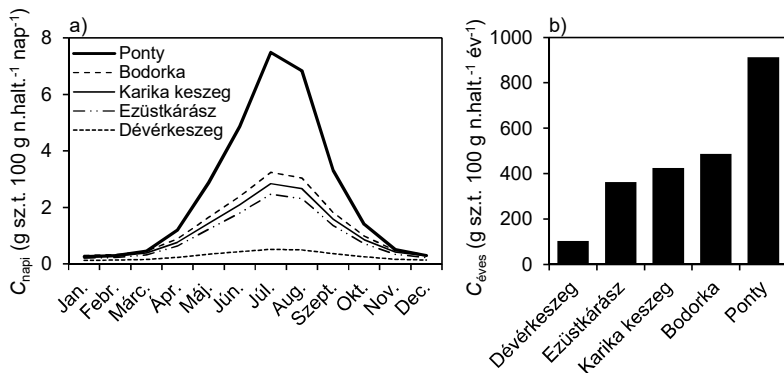
1. A vízhőmérséklet (szezonális) hatása a pontyfélék táplálékfogyasztására

A dévérkeszeg, a karika keszeg, a bodorka és az ezüstkárász bélürülésének időbeni lefutását az egyedi vizsgálatok többségénél az exponenciális modell közelítette legjobban, de e modell a többi esetben is jó illeszkedést mutatott. E fajok bélürülésének exponenciális karakterisztikáját támasztja alá az adatok összességére illesztett általános modell görbe paramétere is, amely az exponenciális kapcsolatot jelentő $B=1$ értékhez közeli, fajtól függően 0.81 és 1.24 közötti értéket vett fel. Így, tekintettel a korábbi eredményekre is (Persson 1982, Krasznopjor 1989), valószínűnek tűnik, hogy a pontyfélékre általánosan is jellemző lehet a bélürülés exponenciális lefolyása. A bélürülés sebességét jellemző exponenciális bélürülési ráta szintén exponenciálisan nőtt a vízhőmérséklettel a vizsgált 2.9-26.3 °C tartományban, ezen négy fajnál. Viszont, a kevés balatoni adat miatt, a pontynál Garcia & Adelman (1985) exponenciális összefüggésére támaszkodtam a továbbiakban.

Az elfogadottabb Elliott-Persson modell alapján becsült napi táplálékfeltétel értékek jelentős eltéréseket mutattak a vizsgált öt halfaj között (ANOVA, $F_{4;32}=6.35$, $P<0.001$). A 8.7-25.8 °C hőmérséklet tartományban a napi táplálékfelvétel a dévérkeszegnél a 0.23-0.69, a karika keszegnél a 0.55-3.61, a bodorkánál a 0.69-4.65, az ezüstkárásznál a 0.38-3.16, míg a pontynál a 0.50-9.74 g sz.t. 100 g n.halt.⁻¹ nap⁻¹ intervallumon belül alakult. Az egyszerűbb Eggers modell becslései ezekhez képest mindössze -4.3 - +7.3% eltéréseket mutattak. A két modell eredményei egyik faj esetében sem különböztek szignifikánsan (ANOVA, $F_{1;8-14}<0.001$, $P>0.98$). Ugyanakkor, a becslések standard hibája jóval kisebb volt az Eggers modellnél, a becsült táplálékfelvétel értékek 25-47%-a, szemben az Elliott-Persson modell 22-138%-nyi hibaértékével. Ezen eredmények jó összhangban vannak Boisclair & Marchand (1993) korábbi megfigyeléseivel és erősítik azon vélekedést miszerint az Eggers modell statisztikai szempontból előnyösebb. Ugyanakkor, a viszonylagosan magas standard hibák rámutatnak a terepen végzett táplálékfelvétel becslések bizonytalanságára is. E

bizonytalanság, többek között, a halak táplálkozási ritmusában mutatkozó egyedi eltérésekből is adódik.

A halak táplálékfogyasztása rendszerint nő a vízhőmérséklettel, legalábbis az adott fajra jellemző kritikus hőmérsékletig (Jobling 1994). E kapcsolat a balatoni pontyféléknél szintén exponenciálisnak bizonyult: dévérkeszeg: $C_{\text{napi}} = 0.122 \times e^{0.064 \times T}$; karika keszeg: $C_{\text{napi}} = 0.234 \times e^{0.110 \times T}$; bodorka: $C_{\text{napi}} = 0.273 \times e^{0.109 \times T}$; ezüstkárász: $C_{\text{napi}} = 0.190 \times e^{0.113 \times T}$; és ponty: $C_{\text{napi}} = 0.227 \times e^{0.154 \times T}$. A leírt összefüggések jó alapul szolgálhatnak a Balatonon és más, hasonló táplálékbázissal rendelkező vízterületeken a napi és éves táplálékfelvétel becsléséhez (1.a ábra).



1. ábra. Pontyfélék napi táplálékfelvételének (C_{napi}) szezonális alakulása (a) és éves táplálékfelvétele ($C_{\text{éves}}$) a Balatonban. (b)

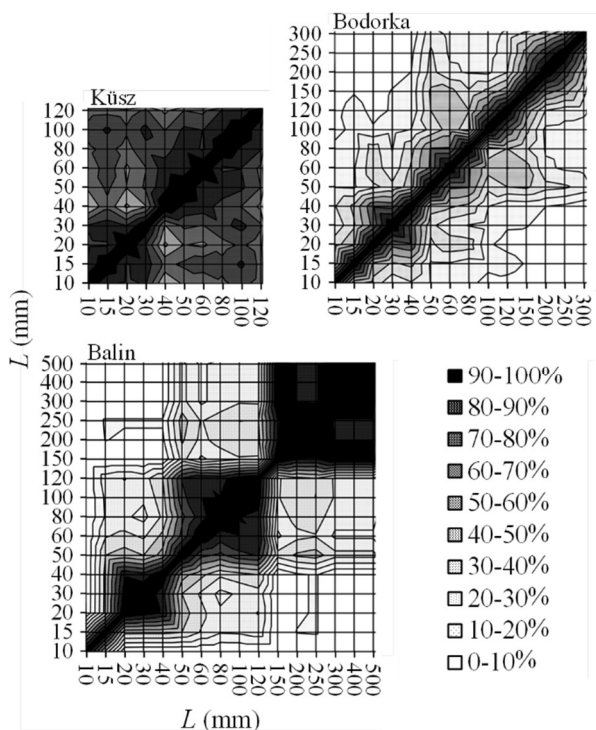
A száraz tömegben mért éves táplálékfelvétel a dévérkeszegnél a populáció élő biomasszájának 104%-a, a karika keszegnél 424%-a, a bodorkánál 487%-a, az ezüstkárásznál 363%-a és a pontynál 913%-a, feltételezve, hogy a populációk biomasszája éven belül állandó (1.b ábra). Mint látható, az egyes fajok éves táplálékfogyasztása jelentősen eltérő, többek között, táplálékigényük, táplálékellátottságuk és a táplálékuk minőségének különbözősége miatt. Megállapítható azonban, hogy a Balatonban jó növekedést mutató fajok (bodorka, ponty; Specziár 2010) táplálékfelvétele is intenzívebb itt, mint más vízterületeken általában, míg a Balatonban gyenge növekedést mutató dévérkeszeg becsült táplálékfelvétele alacsony ugyanilyen összevetésben (Specziár 2002).

2. A halak egyedfejlődését kísérő táplálékváltások és hatásuk a fajon belüli és fajok közötti táplálékmegosztásra a Balatonban

Kimutattuk, hogy az egyedfejlődést kísérő táplálékváltások a halfajok többségénél megfigyelhetők a Balatonban, függetlenül az adott fajra jellemző mérettartománytól és életmódtól. A klaszterelemzés minden faj esetében alátámasztotta a táplálkozás egyirányú, monoton változását a növekedés során; az egyes méretcsoportok a klaszterfán belül is sorba rendeződtek. A 15 vizsgált halfajból 13 esetében a növekedést jellemző táplálkozási trendek mentén 2-4 életszakaszt lehetett elkülöníteni, amely elkülönülést ANOSIM teszt is igazolta (átfogó $R=0.771-0.999$, $P \leq 0.001-0.017$). Nem találtam lényegi táplálékváltást a küsznél és a pontynál. A küsz egész élete során főként planktonikus rákokkal táplálkozik a Balatonban, így táplálékának változásai vizsgálataink érzékenységi küszöbén kívül maradtak. Míg a pontynál, amely döntően a telepítéseknek köszönhetően van jelen a Balatonban, a kisebb méretcsoportok jelenléte elenyésző. A táplálék összetétele alapján két életszakasz különült el az ezüstkárásznál, a vágódurbincsnál, a kőszüllőnél és a folyami gébnél, három életszakasz a vörösszárnýú keszegnél, a karika keszegnél, a dévérkeszegnél, a gardánál és a naphalnál, négy életszakasz a bodorkánál, a balinnál, a sügérnél és a fogassüllőnél.

Az egyedfejlődést jellemző táplálkozási trendek jelentős hatással vannak a fajon belüli táplálékmegosztásra. Grafikusan megjelenítve az egyes méretcsoportok tápláléka közötti hasonlóságot, látványos mintázatok rajzolódnak ki, elkülönítve a táplálékot nem váltó (ezt láthatjuk a Balatonban a pontynál és a küsznél), az elnyújtottan táplálékváltó (pl. a bodorka, a vörösszárnýú keszeg, a karika keszeg) és a határozottan táplálékváltó fajokat (pl. balin, fogassüllő, folyami géb és vágódurbincs) (2. ábra). A fajon belüli táplálékmegosztás szempontjából egyértelműen kedvezőek a növekedést kísérő táplálékváltások. Minél inkább változik egy faj tápláléka a növekedés során, annál kisebb az esélye, hogy a különböző méret(ill. kor)-csoportok között jelentősebb táplálékátfedés és abból eredő versengés alakulhasson ki (lásd még Ward *et al.* 2006). Ebből következik, hogy erősebb fajon belüli versengésre főként azon fajoknál számíthatunk, amelyeknél a növekedés során nem, vagy csak kis mértékben változik a táplálék. Az általunk vizsgált fajok

közül a ponty, a küsz és még talán a garda tekinthető ilyennek. Gyakorlati szempontból is fontos a ponty helyzete, hiszen a Balatonban e faj állományméretét egyértelműen mi határozzuk meg a telepítések és horgászfogások által. A ponty táplálékának döntő részét a *Dreissena* kagylófajok képezik, amelyek igen bőséges mennyiségben fordulnak elő a tóban (Balogh *et al.* 2008). Lévén a ponty növekedése a Balatonban a teljes előfordulási területére vonatkozó összevetésben is kimagasló (Specziár 2010, Specziár & Turcsányi 2018), így esetében, legalábbis a jelenlegi telepítési intenzitás mellett, érdemi fajon belüli konkurenciáról nem beszélhetünk.



2. ábra. Példák a fajon belüli táplálékmegosztásra (Czekanowski-féle hasonlósági index): küsz – nincs táplálékváltás, bodorka – a növekedéssel folyamatosan változó táplálék, és balin – ugrásszerű táplálékváltások.

A táplálékváltások erősen méretfüggővé teszik a fajok közötti táplálékmegosztást is, amelynek változatos mintázataira vonatkozóan az értekezésben mutatok be példákat. A tömörség kedvéért a továbbiakban itt csak az együttes szintjén megfigyelhető táplálék megosztási mintázatokra koncentrálok.

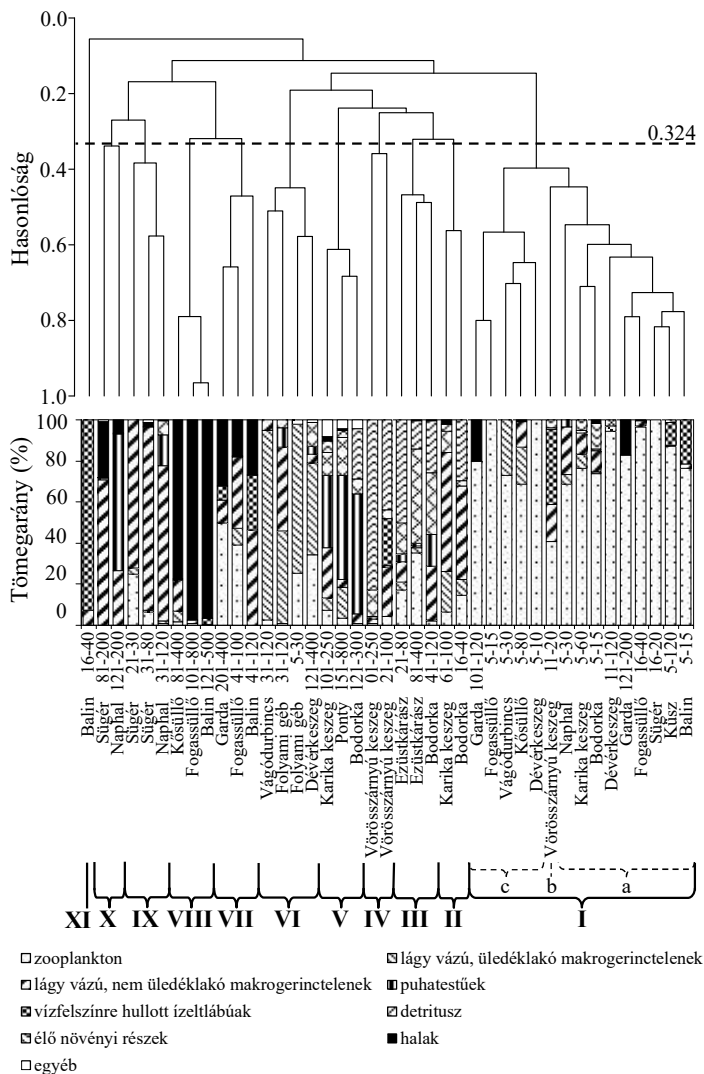
A klaszterelemzés a 15 halfaj, 41 táplálkozási szempontból elkülönülő életszakaszát 11 táplálkozási gildbe csoportosította (3. ábra). A gildék elkülönülését a diszkriminancia elemzés is megerősítette (Wilks' $\lambda < 0.001$, $F_{240;1377} = 21.75$, $P < 0.001$) és a diszkriminancia függvény a faj $\times$ méretcsoport egységek 96.7%-át helyesen sorolta be.

Gild I - zooplankton fogyasztók: 12 halfaj zooplankton fogyasztó életszakaszait foglalja magába. Ide sorolódnak a balin, a sügér, a fogassüllő, a bodorka, a karika keszeg, a vörösszárný keszeg, a kőüllő és a vágódurbincs legkisebb méretcsoportjai, a garda 200 mm és a dévérkeszeg 120 mm alatti egyedei, valamint a kűsz a teljes élete során. E nagy gilden belül három alcsoport körvonalazódik. Az Ia algild tagjai főként Cladocera rákokat fogyasztottak, az Ib algildbe tartozó halak táplálékában a Copepoda rákok voltak túlsúlyban, míg az Ic algildbe mindössze a vörösszárný keszeg 11-20 mm testhosszúági egyedei tartoztak köszönhetően annak, hogy a kistrákokon kívül jelentős (36.4%) arányban fogyasztottak vízfelszínre hullott ízeltlábúakat, főként árvaszúnyog imágókat.

Gild II - átmeneti, vegyes táplálkozású csoport: a 61-100 mm-es karika keszeget és a 16-40 mm-es bodorkát foglalja magában, amelyek fő tápláléka az árvaszúnyog báb (29.4-42.5%), kiegészülve a Cladocera rákokkal, üledéklakó árvaszúnyog lárvákkal, egyéb vízi gerinctelenekkel és a bodorkánál kovaalgákkal (28.0%).

Gild III - detritusz és kovaalga fogyasztók: a döntően detrituszt (14.9-45.9%) és kovaalgát (11.2-48.1%) fogyasztó, 20 mm-nél nagyobb ezüstkárászt és a 41-120 mm-es bodorkát tartalmazza.

Gild IV - makrofita és bevonatképző fonalas alga fogyasztók: a döntően élő növényi részekkel, fonalas algákkal (16.3-33.9%) és makrofitákkal (10.0-60.9%), táplálkozó, 20 mm-nél nagyobb vörösszárný keszeg tartozik e csoportba.



3. ábra. Tizenöt halfaj méretcsoportjainak (testhossz, mm) táplálkozási gildekbe (római számok) rendeződése a Balatonban. A klaszterfa (UPGMA, Czekanowski-féle index) kiértékelése Jaksic & Medel (1990) módszere szerint történt. Az oszlop diagramok a táplálék összetételét mutatják.

Gild V - puhatestű fogyasztók: a jelentős arányban puhatestűekkel táplálkozó halakat foglalja magában, mint a 150 mm-nél nagyobb pontyot, a 120 mm feletti bodorkát és a 100 mm feletti karika keszeget.

Gild VI - üledéklakó árvaszúnyog lárvá fogyasztók: az üledéklakó árvaszúnyog lárvákat (37.1-77.6%) fogyasztó folyami gébet, a 120 mm-nél nagyobb dévérkeszeget és a 30 mm-nél nagyobb vágódurbincset tartalmazza.

Gild VII - fakultatív ragadozók: a halfogyasztásra áttérő félben lévő ragadozó halakat, mint a 200 mm feletti gardát, a 41-100 mm-es fogassüllőt és a 41-120 mm-es balint foglalja magában. E halak tápláléka a halakon kívül még számottevő mértékben tartalmaz nagyobb rákokat, mint *Limnomysis benedeni* és *Leptodora kindtii*, illetve a balin esetében árvaszúnyog imágókat.

Gild VIII - obligát ragadozók: a döntően halat fogyasztó 120 mm feletti balin, a 100 mm feletti fogassüllő és a 80 mm feletti kősüllő csoportja.

Gild IX - kisebb testű, lágyvázú, bevonatlakó szervezeteket fogyasztók: a 21-80 mm-es sügért és a 31-120 mm-es naphalat tartalmazza, amelyek közös tápláléka a növényzethez kötődő árvaszúnyog lárvák, a *L. benedeni*, valamint kisebb jelentőséggel az Amphipoda és Isopoda rákok.

Gild X - nagyobb testű, lágyvázú, bevonatlakó szervezeteket fogyasztók: a 80 mm feletti sügér és a 120 mm feletti naphal alkotja e csoportot, amelyek legfontosabb közös táplálékai a *Dikerogammarus* fajok (21.4-57.0%).

Gild XI - árvaszúnyog imágókat fogyasztók: mindössze a 16-40 mm-es balin került e csoportba, amely jelentős árvaszúnyog imágó fogyasztásával tűnik ki a halközösségből. E gild léte azonban csak időszakosnak tekinthető, feltehetően minden év május-júniusára korlátozódik.

A feltárt gildek a befoglalt halfajok és méretcsoportok számát illetően jelentősen különböztek. A legnagyobb gild a zooplankton fogyasztóké (gild I). Így, e gild kölcsönhatásai anyagforgalmi és közösségszerveződési szempontból is kiemelt fontosságúak lehetnek. A gild I tagja a tó három legnagyobb állománnyal rendelkező halfajának, a kűsznek, a gardának és

a dévérkeszegnek számos méretcsoportja mellett a fajok nagy többségének korai fejlődési stádiumai (fajtól függően egy hónapostól egy éves korig). Viszont a fiatal korcsoportok táplálkozási relációinak értékeléséhez nélkülözhetetlen a finomabb időskálát is figyelembe venni. Hiszen e halak a gild I-ben éves szinten csak nagyon kevés időt töltenek, ráadásul, az egyes fajok ívási idejében mutatkozó különbségek miatt azt is részben eltérő időben. Például, ívási idejük eltérésének köszönhetően a fogassüllő és a kőszüllő legkisebb méretcsoportjainak előfordulása időben szinte alig mutat átfedést és így a táplálékforrásért folyó versengésük is kisebb lehet, mint azt a jelen eredmények alapján feltételezhetnénk. Másfelől viszont, igen valószínű, hogy a küsz, az 1-3 éves garda és dévérkeszeg jelentősen befolyásolhatja a legtöbb balatoni halfaj ivadékának táplálkozási körülményeit. Ráadásul, az itt nem vizsgált fajok közül, az idegenhonos, nagy állománnyal rendelkező hibrid busák *Hypophthalmichthys molitrix* × *H. nobilis* táplálékuk összetétele alapján (Mozsár *et al.* 2017) szintén a gild I-be tartozhatnak és így feltehetően szintén jelentős hatással lehetnek az őshonos fajok ivadékainak táplálkozási feltételeire. Mindemellett, a gild I fő táplálékforrását jelentő zooplankton, más gildek tagjai is fogyasztják kiegészítő táplálékként. Ezek közül kiemelendők a gild VI-ba tartozó nagyobb dévérkeszegek, a gild VII-be tartozó gardák és a gild III-ba tartozó ezüstkárászok. A táplálkozási alternatívával nem rendelkező halivadék számára pedig mindezen, többségében nagyobb táplálkozási rugalmassággal rendelkező potenciális vetélytársak jelenléte különös veszélyeket rejthet.

Felmerül a kérdés, hogy a fentebb vázolt gild struktúrába beleilleszthető-e a Balaton többi, itt nem vizsgált halfaja? A rendelkezésre álló tapasztalatok alapján feltételezem, hogy többségében igen.

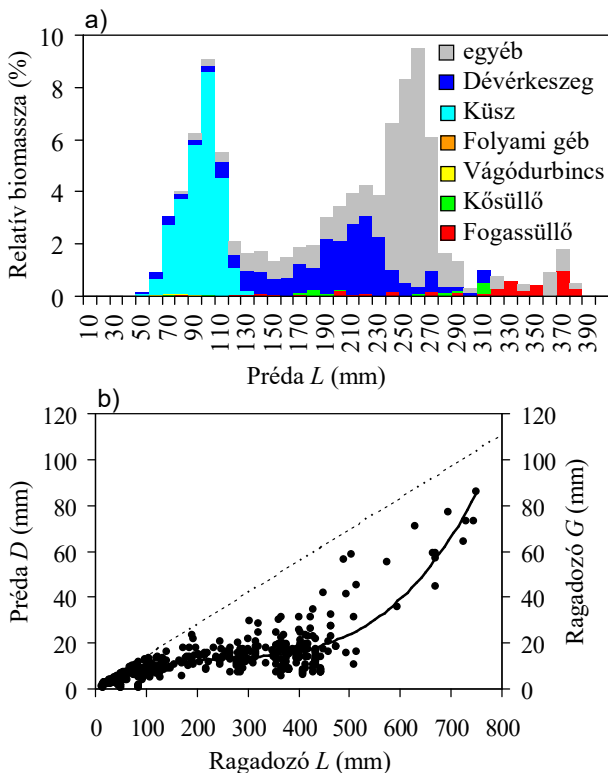
Eredményeink igazolták tehát, hogy a növekedést kísérő táplálékváltások az esetek nagyobbik részében a gild tagságra is hatással vannak és így az egyes fajok méretcsoportjaik által több, jellemzően két-három, de akár négy (bodorka és balin), gildben is szerepelhetnek. Ebből következik, hogy az oly széles körben alkalmazott gyakorlat, miszerint az egyes halfajokat az egyedek közti variabilitás figyelmen kívül hagyásával sorolják általános érvényű táplálkozási gildekbe (pl. "benthivor", "insectivor", "planktivor"), alapjában helytelen. Az eredetileg faj alapú gild koncepció (Root 1967) finomításának szükségességét már korábban

is többen felvetették (Werner & Gilliam 1984, Cohen *et al.* 1993), viszont a gyakorlatban még mindig a fajalapú modellekkel találkozunk leggyakrabban (Nakazawa 2015). A táplálkozási gildek hibás meghatározása nem csak a közösségek közti összevetést torzítja, hanem az adott közösségen belüli időbeni változásokról is téves képet ad. Lévén vizeink állapotának értékelése során ugyancsak jelentős mértékben támaszkodunk a különböző gild alapú mutatókra, különösen fontos a táplálkozási gild besorolás módszertanának finomítása.

3. A süllőfajok méretfüggő prédaválasztása egyenetlen prédahal méreteloszlás mellett

A fogassüllőnél 13.5 mm, míg a kőüllőnél 70 mm testhossztól kezdődően már előfordul halfogyasztás, míg 150 mm testhossz felett a fogassüllő már kizárólagosan, a kőüllő pedig döntően halat eszik. Azonos szájméretük (ANCOVA, $F_{1;953}=0.20$, $P>0.05$) ellenére, a fogassüllő nagyobb táplálékot fogyaszt, mint a kőüllő (ANCOVA $\log_{10}$ transzformált adatokra és $L \leq 350$ mm ragadozó méretre, $F_{1;621-667}=13.4-18.7$ préda dimenziótól függően, $P<0.001$). A préda magassága a fogassüllőnél elérheti szájnylás méretét, míg a kőüllőnél nem haladja meg annak 70%-át (4. ábra). A nagyobb méretű préda sikeres kezelése a fogassüllő erőteljesebb fogazatával magyarázható (Dörner *et al.* 2007).

A potenciális prédahalak méreteloszlása a Balatonban bimodális, 61-110 mm és 181-270 mm testhossznál megfigyelhető csúcsokkal (4. ábra). A 41-130 mm testhossz tartományban a legtömegesebb faj a kűsz, 131-230 mm testhossznál a dévérkeszeg és 231-300 mm testhossznál a garda. Így, az elérhető táplálékforrás mennyisége rohamosan növekszik a fogassüllő növekedésével mintegy 200 mm testhosszig, illetve 420 mm testhossztól, viszont közben gyakorlatilag stagnál. A kőüllőnek ellenben mindössze a ritka, legnagyobb méretcsoportját (>300 mm) érinti a táplálékhalak egyenetlen méreteloszlása.



4. ábra. A prédahal-állomány biomassza szerinti méreteloszlása (standard testhossz, L) és faji összetétele a Balatonban (a), valamint, a fogasszüllő prédaméretének (testmagasság, D) alakulása a növekedés során (b). A (b) ábrán a szaggatott vonal a ragadozó szájnyílása (G) által meghatározott elvi maximális prédaméret jelöli.

Eredményeim igazolják, hogy a táplálékforrás méreteloszlása jelentős hatással van a ragadozó-préda méret viszonyra és a ragadozónkénti prédaszámra a süllőfajoknál. Minthogy a forrás szűke korlátozza a közepes méretű fogasszüllőt (és a 300 mm feletti kőszüllőt), hogy a növekedéssel arányosan növelje az elfogyasztott préda méretet, így növekvő energiaigényét a prédaszám növelésével kell fedeznie. A 250 mm-nél kisebb fogasszüllőknél az egyedenkénti átlagos prédaszám 1.1–

1.3, amely 401-500 mm testhossz eléréséig 2.9-ig emelkedik, majd a legnagyobb (500-800 mm) egyedeknél ismét 1.1-re csökken. Ezzel szemben, a kőszüllők növekedésével az átlagos prédaszám szigorú monotonitással nő 1.4-ről 2.7-ig (300-350 mm-es példányoknál). Az ideálisnál kisebb prédák fogyasztása önmagában is kihathat fejlődésre (Werner & Gilliam 1984). Emellett azonban, az üres gyomor gyakorisága is a közepes méretű fogassüllőnél a legmagasabb, amely újabb egyértelmű jele az ezen életszakaszra jellemző táplálékhiánynak. Az elégtelen táplálkozást a fogassüllő gyenge balatoni növekedése is alátámasztja (Bíró 1997, Specziár & Turcsányi 2018).

A préda mérete rendszerint szigorú monotonitással, lineáris vagy hatvány trend mentén növekszik a ragadozó növekedésével (Scharf *et al.* 2000, Dörner *et al.* 2007). Ezzel szemben, a fogassüllőnél a prédaméret görbe szigmoidnak bizonyult a Balatonban (4.b ábra). A megfigyelt mintázatott legjobban egy harmadfokú polinom függvény közelíti a préda testhosszt (Akaike súlyok, $w=1.000$) és magasságot ($w=1.000$) illetően, 284 és 266 mm ragadozó testhossznál elhelyezkedő inflexiós ponttal. Ugyanakkor, a kisebbre növő kőszüllő méretével a préda mérete a szokásos módon, ellaposodó hatvány függvény mentén nő ($w=1.000$).

Megállapítható, hogy a 101-400 mm testhosszúságú fogassüllő a szájnyílás kapacitásánál jelentősen kisebb prédákra mutat pozitív szelektivitást, amely egyezik az általános trendekkel (Nilsson & Brönmark 2000). Szembeötlő viszont, hogy a fogassüllő prédaméret szelektivitása 400 mm-es ragadozó méret felett szintén bimodálissá válik, a 71-120 mm testhosszú prédahalak kifejezett kerülése miatt. Ezt a prédaméretet egyébként a kisebb fogassüllők és a kőszüllők is kerültk.

A fogassüllő 100 mm testhosszig leginkább saját fajtársait, később kűszt és vágódurbincset, míg 500 mm testhossz felett dévérkeszeget fogyaszt. A kőszüllő kezdetben szintén főként fogassüllő ivadékokat, majd 100 mm testhossztól folyami gébet és vágódurbincset zsákmányol, végül, 300 mm testhossz felett növekszik a kannibalizmus jelentősége is. A fogassüllő a fajtársait, a kőszüllőt, a vágódurbincset és a folyami gébet, illetve nagyobb méretnél a dévérkeszeget a vátrnál nagyobb, míg a kűszt és a gardát a vátrnál kisebb arányban fogyasztja. A kőszüllő táplálékában a vágódurbincs, a folyami géb, a fogassüllő és a fajtársak erősen felül, míg a kűsz és a dévérkeszeg jelentősen alul reprezentáltak. A szelektivitás

erősségét mutatja, hogy például a vágódurbincs küszhöz mért aránya mintegy 100-szor(!) nagyobb a fogassüllő táplálékban, mint a Balatonban. A megfigyelt szelekciós mintázat hátterében a ragadozók és prédafajaik élőhelyi preferenciájából és mozgási aktivitásából eredeztethető passzív mechanizmusok állhatnak. A kőszüllő, a fogassüllő ivadéka, a vágódurbincs, a folyami géb és a dévérkeszeg jellemzően a vízfenék közelében tartózkodik; a fogassüllő a fenék közelében és a középső vízrétegben fordul elő; a garda a középső vízrétegben a leggyakoribb; míg a küsz egyértelműen a felszíni vízréteghez kötődik (Specziár 2010, Specziár *et al.* 2013). Ezek alapján, a süllőfajoknál az egyedszám-találkozási gyakoriság arány minden bizonnyal jóval kisebb lehet a küszre, mint a fenék közeli táplálékhalakra vonatkozóan. Emellett, a küsz és a garda nagyobb aktivitású fajok és így nehezebben zsákmányolhatóak, mint a többi prédafaj.

Megállapítható tehát, hogy a közepes méretű fogassüllő táplálkozása több tekintetben is anomáliát mutat a Balatonban és a megfigyelt mintázatok jelzik az ezen életszakaszban fennálló táplálékhiányt. Valószínűsíthető továbbá, hogy a fogassüllő és a kőszüllő prédaválasztását jelentős mértékben a találkozási rátával és zsákmányul ejtési sikerrel összefüggő, passzív prédaszelekciós mechanizmusok határozhatják meg.

4. A kistermetű, elevenszülő szúnyogirtó fogaspony táplálkozását befolyásoló tényezők a Hévízi-tóban

A keleti szúnyogirtó fogaspony ($L=6.2-38.0$ mm) élőhely használata nem és méret szerint eltérő. A nagytetű, ivarérett nőtények a part menti, növényzettel erősen benőtt, lápos gödröcskéket preferálták (mára ezen, partkimosódásból eredő élőhelyeket megszüntették). Így, az ivararány jelentősen eltért a várt 1:1 aránytól mind a tóban ($\sigma^7:\varphi=8:1$; $\chi^2=60.8$, $P<0.001$), mind a lápos gödröcskében ($\sigma^7:\varphi=1:2$; $\chi^2=56.1$, $P<0.001$) és a halak átlagmérete másfél-kétszer nagyobb volt a lápos gödröcskében, mint a tóban (t -teszt, $P<0.001$, minden mintavételre). Ugyanakkor, a halak átlagmérete az életciklusnak megfelelően szezonálisan is változott.

A fogaspony táplálékát vízi (csigák, alsórendű rákok és ugróvillások) és szárazföldi gerinctelenek (elsősorban repülő rovarok), algák és elhalt

növényi részek (detritusz) képezték. A táplálékban kimutatható szezonális (DA, $\chi^2=250$, d.f.=70, $P<0.001$) és élőhelyi (DA, $\chi^2=73$, d.f.=10, $P<0.001$) eltérések voltak. Viszont, adott élőhelyen belül a nemek (DA, $\chi^2=14.3-22.6$, d.f.=16-20, $P>0.05$) és a méretcsoportok (DA, $\chi^2=9.1-18.7$, d.f.=8-20, $P>0.05$) tápláléka nem különbözött.

A CCA eredménye alapján, a mintavétel ideje, helye, az élőhely és a halak testhossza a táplálékban mutatkozó teljes varianciának 13.2%-ával hozható összefüggésbe. A legnagyobb magyarázó ereje, 8.0% önállóan és 9.1% összességében, a mintavétel idejének (szezonális) volt. Míg, a többi, statisztikailag szignifikáns tényező a teljes varianciából mindössze 1.2-3.1%-ot, vagyis elenyészőnek tekinthető részt magyarázott.

Lévén az endogén (vízi) eredetű táplálékkészlet mind a tóban, mind a lápos gödröcskékben szegényes (Ponyi 1995), így nem meglepő, hogy a halak nagyban támaszkodnak a külső táplálékforrásra. Minthogy azonban a szárazföldi ízeltlábúak és a jelentős arányban fogyasztott árvaszúnyog imágók elérhetősége szezonálisan erősen változó, így érthető a táplálék ilyenén variabilitása. Szintén az állati eredetű táplálék szükségessége lehet a növényi részek szokatlanul magas és állandó arányú fogyasztásának az oka. Növényi részek ugyan más populációk táplálékában is előfordulnak, ám a Hévízi-tóban megfigyeltnél jóval kisebb arányban (Arthington & Marshall 1999), vagy csak a téli, táplálékszegény időszakban (Gophen *et al.* 1998). Meglepő ugyanakkor, hogy a fogasponty által használt két, nagyon eltérő élőhelyen a táplálék alig különbözött. Hiszen, a lápos gödröcskék sűrű növényborításukból adódóan még a röpképtelen szárazföldi ízeltlábúak számára is teljesen átjárhatóak.

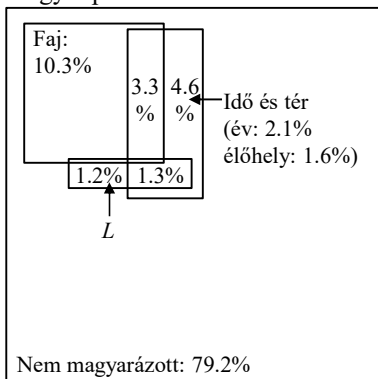
Szemben az értekezésben tárgyalt fajok többségével, a fogasponty tápláléka alig változott a növekedés során. Minthogy azonban ezen elevenszülő, kistermetű faj testtömege csak 2 nagyságrenddel (v.ö. pl. a fogassüllőé 7 nagyságrenddel) változik az élettartam alatt, ez kevésbé tűnik meglepőnek.

Az elemzés magas maradvány varianciája rámutat ugyanakkor, hogy a mérvadónak tekintett méretfüggő, élőhelyi és szezonális hatások mellett, a halak táplálkozását egyéb, nehezen azonosítható tényezők, köztük feltehetően a véletlen folyamatok is, jelentős mértékben befolyásolják (lásd még 5. fejezet).

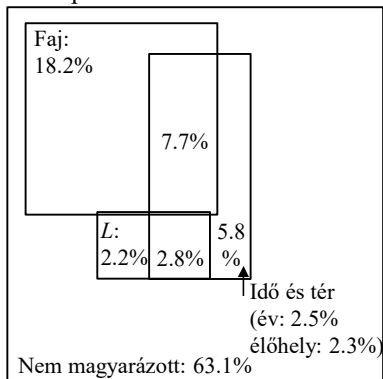
5. A halak étrendi változatosságának komponensei

A halegyüttes szintjén, változóink a teljes megfigyelt variancia 20.8% illetve 36.9%-át magyarázták a nagy és a kis felbontású táplálék összetétel adatoknál (5. ábra). Feltételezéseinknek megfelelően, a legnagyobb magyarázó erővel a faji hovatartozás bírt. E tényező önállóan magyarázta a teljes variancia 10.3% illetve 18.2%-át, míg más tényezőkkel átfedésben további 3.4% illetve 8.0%-át a nagy és a kis felbontású adatoknál. Ugyanakkor, ezen eredményből is látszódik, hogy a faji hovatartozás csak egy nagyon laza keretet ad az egyedek táplálkozásáról.

Nagy táplálék felbontás



Kis táplálék felbontás



5. ábra. A faji hovatartozás, az időbeli (év és évszak) és a térbeli (tó medence és élőhely) tényezők, valamint a testméret (L) szerepe a balatoni halegyüttesen belül megfigyelhető táplálkozási variabilitásban, nagy és kis táplálék felbontás mellett. A 0.5%-nál kisebb hozzájárulású hatásokat az ábra nem részletezi.

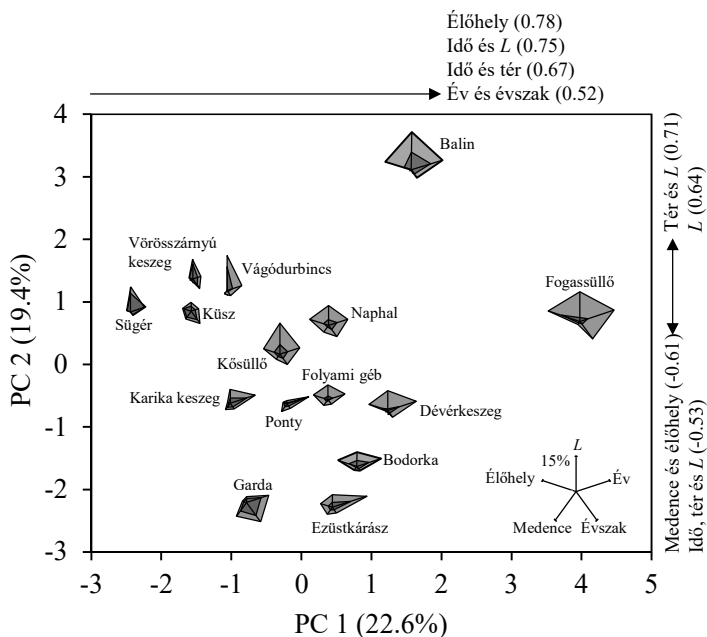
A fajon belüli elemzéseknél a magyarázott varianciarányad, a vörösszárnyú keszeget leszámítva, szintén a kis felbontású táplálékadatoknál volt magasabb (átlagban 29.3%, míg a nagy felbontású adatoknál 20.2%). Az eredmények további taglalása során a nagy felbontású táplálékadatok elemzésére szorítkozok.

Mind a magyarázott varianciarányad (13.3%-30.6%), mind az egyes változók magyarázó ereje jelentősen különbözött fajonként. Általánosságban, az időbeliség bizonyult a legfontosabbnak (7.9% egyedüli hatásként és további 3.9% átfedő hatásként), amelyeket a testméret (3.7% és 3.7%) és a térbeliség (3.8% és 3.3%) követtek (6. ábra).

A szezonálisnak és a tó medencének a kűs és a garda táplálékára volt mérhető hatása. Mindkét faj a vízoszlop középső és felső rétegében táplálkozik elsősorban planktonikus rákokkal, időszakosan pedig rajzó árvaszúnyogokkal. A rajzó árvaszúnyogok, illetve a vízoszlopban felemelkedő bábok elérhetősége viszont időszakos és tó medencénként eltérő (Specziár 2008).

A 2. és 3. fejezetben bemutatott eredmények a halak növekedését kísérő táplálékváltások jelentőségét hangsúlyozták. Ennek fényében visszafogottnak tűnhet a testméret által ezen elemzésben magyarázott átlagos varianciarányad. A testméret viszonylagos fontossága mindössze néhány halfajnál (pl. sügér, vágódurbincs, vörösszárnýú keszeg, balin) volt számottevő a tér és idő tényezőkkel összevetve. Elsőre ellentmondásosnak tűnhet az is, hogy néhány tipikusan táplálékváltó fajnál (pl. fogassüllő, kőüllő, naphal) az időbeliséget (szezonális és évek közötti) és a térbeliséget (tó medence és élőhely) kifejező tényezők hatása nagyobb volt a táplálék variabilitásának szempontjából, mint a testméreté. Tekintetbe kell ugyanakkor vennünk, hogy az itt vizsgált magyarázó változók nem minden esetben tekinthetők függetlennek. Ezt mutatja az is, hogy a magyarázott variancia igen jelentős része átfedő hatásként jelent meg. Ennek oka pedig, hogy a halak élőhely választása gyakran faj- és méretfüggő, a fiatal korcsoportok meglete évszakhoz kötött, az egyedfejlődés során fellépő táplálékváltás egyben élőhely váltást is jelent, és fordítva, az élőhely okozta táplálkozási különbségek lehetnek méretfüggőek, stb. Viszont, ezen és hasonló mechanizmusok beazonosítása és főként hatásuk szétválasztása egyszerű terepi megfigyelésekkel aligha kivitelezhető. Továbbá, a jelen és megelőző munkáink (2. fejezet) eredményei között mutatkozó eltérések az alkalmazott megközelítés módok különbözőségéből is erednek. A 2. fejezetben bemutatott elemzések során kifejezetten az egyedfejlődéshez köthető táplálkozási mintázatokat vizsgáltuk, méretcsoportonkénti átlagos

táplálék adatokon végzett klaszterelemzéssel, minden egyéb tényezőt figyelmen kívül hagyva. Ezzel szemben, e fejezetben az egyedek közt megfigyelhető teljes variabilitás került terítékre.



6. ábra. Tizenöt halfaj főkomponens elemzése a táplálékuk (nagy felbontás) variabilitásáért felelős tényezők (év, évszak, tó medence, élőhely és testméret - L) relatív jelentősége szerint. Minden faj pozícióját egy piktoqram mutatja, amely kifejezi az egyes változók szerepét táplálékuk variabilitásában, a grafikon jobb alsó sarkában feltüntetett módon. A tengelyeknél feltüntetésre került a magyarázott variancia hányad és a leginkább korreláló változók (zárójelben az r értékkel).

Nem találtunk egyértelmű összefüggést a tekintetben, hogy miként változik az egyes befolyásoló tényezők jelentősége halfajonként. A klaszterelemzés három faj-csoportra és négy elkülönülő fajra osztotta a vizsgált halegyüttest a vizsgált tényezőknek a nagy felbontású táplálék összetételre gyakorolt hatása szerint. A fogassüllő elsősorban a

kiemelkedő élőhelyi hatás miatt vált el a többi fajtól. A balin esetében a testméret és más tényezők átfedő hatása volt kiemelkedő. A garda és a küsz táplálékának összetétele erősen változott évszakosan és a tó medencék között. Míg a sügér, a vörösszárnýú keszeg és a vágódurbincs esetében a testméret önálló hatása bizonyult viszonylag fontos tényezőnek. A fennmaradó nyolc halfaj két kevésbé interpretálható csoportot alkotott. A főkomponens elemzés eredménye egybevágott az előzőekkel és megerősítette a két ragadozó faj, a fogassüllő és a balin, illetve a két zooplankton fogyasztó faj, a garda és a küsz elkülönülését (a 3. tengely mentén, amelyet itt nem ábrázolok) mind egymástól, mind a többi fajtól (6. ábra). Az első főkomponens a fajok közötti eltérések 61.1%-át magyarázta főként a tér és idő skálák táplálékra gyakorolt hatása alapján. A második főkomponens a testméret hatását, míg a harmadik elsősorban az évszakosság és a tó medence hatásában megmutatkozó eltéréseket jelenítette meg.

Eredményeink rámutatnak továbbá, hogy a táplálék leírásánál alkalmazott felbontás számottevően befolyásolhatja a táplálék variabilitásának eredetére vonatkozó következtetéseinket. Nem meglepő módon, a kisebb felbontású adatokban kisebb variabilitást találtunk, amely összefügg azzal is, hogy a tágabb táplálékforrás kategóriákat illetően stabilabbak a fajok igényei. A nagy felbontású táplálékelemzésnél kapott magasabb magyarázatlan varianciarányad alapján feltételezhetjük, hogy az egyedi szintű eltérések a táplálkozási stratégiában inkább a forrás típusok kisebb különbségein alapulnak.

Tekintettel, hogy az egyedek közti funkcionális variabilitás mértéke gyakran a fajok közötti átlagos különbségeket is meghaladja, ezért a fajon belüli eltérések figyelembe vétele a rendszerszintű ökológiai modelleknél is megkerülhetetlen. A forráshasznosítás terén mutatkozó egyedi eltéréseknek jelentős kihatása lehet a fajon belüli és fajok közötti forrásfelosztásra, az egyedek növekedésére és túlélési esélyére, végső soron tehát a populációs és közösségi szintű folyamatok összességére (Bolnick *et al.* 2011, Miller & Rudolf 2011, Nakazawa 2015). Mindezek tekintetében tudásunk azonban még mindig igen hiányos.

Az értekezés új eredményei

A vizeinkben zajló ökológiai folyamatok megértéséhez nélkülözhetetlen az adott rendszer működése szempontjából meghatározó szereppel bíró élőlénycsoportok táplálkozásának és anyagforgalmi szerepének ismerete. A vízi ökoszisztémáknak e tekintetben az egyik fontos csoportja a halak. A halak táplálkozásának sokféleségéhez fajaik nagy száma és változatossága mellett, az egyedek között fennálló különbségek is jelentős mértékben hozzájárulnak. Értekezésemben ennek megfelelően a halak táplálékfogyasztásának becslésével, valamint a halak táplálékának összetételét befolyásoló tényezőkkel, kiemelten az egyedfejlődés során fellépő változásokkal, kapcsolatos kérdéseket vizsgáltam a Balaton halegyüttesének és a Hévízi-tó szűnyogirtó fogaspontjának példáján. E témákban elért legfontosabb kutatási eredményeim az alábbiakban összegezhetők:

- Igazoltam, hogy a dévérkeszeg, a karika keszeg, a bodorka és az ezüstkárász bélürülése megközelítőleg exponenciális lefutású a Balatonban, valamint, hogy a bélürülés sebessége a vízhőmérséklettel szintén exponenciálisan növekszik. Meghatároztam az öt gyakori halfaj napi táplálékfelvételének hőmérsékletfüggését, így a vízhőmérséklet alakulásának ismeretében modellezhetővé vált a fajok napi és napon túli táplálékfelvétele.
- Jellemeztem a táplálék egyedfejlődést kísérő változásait 15 halfajnál a Balatonban és kimutattam, hogy a fajok többségének tápláléka monoton módon és jelentős mértékben változik az élettartam alatt. Jellemző példákon keresztül szemléltettem az egyedfejlődést kísérő táplálékváltások lehetséges lefolyását és hatását a fajon belüli és fajok közötti táplálékmegosztásra. Eredményeim rámutatnak a fajon belüli funkcionális variabilitás populációs és közösség szintű jelentőségére.
- Meghatároztam a Balaton halegyüttesén belül elkülönülő táplálkozási gildekét és értékeltem az egyedfejlődéshez köthető táplálékváltások szerepét a gild struktúra szempontjából. Kimutattam, hogy a fajok többségénél a táplálékváltások rendszerint a gild tagságot is

megváltoztatják, vagyis az egyedek fejlődésük során több táplálkozási gildben is érintettek. A gildok elkülönülése így nem faji, hanem az egyes fajok méretcsoportjainak szintjén valósul meg. Rámutattam, hogy az oly széles körben alkalmazott gyakorlat, miszerint az egyes fajokat az egyedek közti variabilitás figyelmen kívül hagyásával sorolják általános érvényű táplálkozási gildokba (pl. "benthivor", "insectivor", "planktivor"), alapjában helytelen és mivel vizeink állapotának értékelése során is jelentős mértékben támaszkodunk a gild alapú mutatókra, ezért különösen fontos a táplálkozási gild besorolás módszertanának finomítása.

- Megállapítottam, hogy azonos szájmérete ellenére, a fogassüllő kisebb méretnél és sokkal határozottabban tér át a halfogyasztó életmódra a Balatonban, illetve, nagyobb prédahalakat is képes zsákmányolni, mint közeli rokona a kőüllő. Eredményeim igazolják, hogy e fajoknál a táplálékforrás egyenetlen méreteloszlása jelentős hatással lehet mind a ragadozó-préda méretviszonyra, mind a ragadozónkénti prédaszámra. Rámutattam, hogy a fogassüllő és a kőüllő préda választását, a testmérettel növekvő prédaméret igény mellett, leginkább a találkozási rátával és zsákmányolási sikerrel összefüggő, passzív szelekciós mechanizmusok irányíthatják.
- Számszerűsítettem a faji hovatartozás, a testméret, a tér (élőhely és tó terület) és az idő (évszak és év) komponensek szerepét a Balaton halegyüttesének és a Hévízi-tó szűnyogirtó fogaspontjának táplálékát jellemző variabilitáson belül. Kimutattam, hogy az együttes szintjén a legjelentősebb beazonosítható hatása a faji hovatartozásnak van. Ugyanakkor, a fajon belüli táplálkozási variabilitás ehhez mérten összességében jóval nagyobb, amelyen belül a testmérethez, térbeliséghez és időbeliséghez köthető tényezők fajonként nagyon eltérő és gyakran átfedő jelentőséggel bírnak. Eredményeim rámutatnak továbbá, hogy a táplálék leírásánál alkalmazott felbontás számottevően befolyásolhatja a táplálék variabilitásának eredetére vonatkozó következtetéseinket.

Az értekezés alapjául szolgáló közlemények

- Specziár A. (2002a). *In situ* estimates of gut evacuation and its dependence on the temperature in five cyprinids. *Journal of Fish Biology* 60: 1222-1236. (1. fejezet)
- Specziár A. (2002b). An *in situ* estimate of food consumption of five cyprinid species in Lake Balaton. *Journal of Fish Biology* 60: 1237-1251. (1. fejezet)
- Specziár A. & Bíró P. (2003). Population structure and feeding characteristics of Volga pikeperch, *Sander volgensis* (Pisces, Percidae), in Lake Balaton. *Hydrobiologia* 506-509: 503-510. (2. fejezet)
- Specziár A. (2004). Life history pattern and feeding ecology of the introduced eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, in a thermal spa under temperate climate, of Lake Hévíz, Hungary. *Hydrobiologia* 522: 249-260. (4. fejezet)
- Specziár A. (2005). First year ontogenetic diet patterns in two coexisting *Sander* species, *S. lucioperca* and *S. volgensis*, in Lake Balaton. *Hydrobiologia* 549: 115-130. (2. fejezet)
- Rezsü E. & Specziár A. (2006). Ontogenetic diet profiles and size-dependent diet partitioning of ruffe *Gymnocephalus cernuus*, perch *Perca fluviatilis* and pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in Lake Balaton. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 339-349. (2. fejezet)
- Specziár A. & T.-Rezsü E. (2009). Feeding guilds and food resource partitioning in a lake fish assemblage: an ontogenetic approach. *Journal of Fish Biology* 75: 247-267. (2. fejezet)
- Specziár A. (2010). A Balaton halfaunája: a halállomány összetétele, az egyes halfajok életkörülményei és a halállomány korszerű hasznosításának feltételrendszere. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* **23**, *Hydrobiological Monographs* vol. **2**: 7-185. (2. fejezet)
- Specziár A. (2011). Size-dependent prey selection in piscivorous pikeperch (*Sander lucioperca*) and Volga pikeperch (*S. volgensis*) shaped by bimodal prey size distribution. *Journal of Fish Biology* 79: 1895-1917. (3. fejezet)
- Specziár A. & Erős T. (2014). Dietary variability in fishes: the roles of taxonomic, spatial, temporal and ontogenetic factors. *Hydrobiologia* 724: 109-125. (5. fejezet)

Köszönetnyilvánítás

Mindenek előtt egykori témavetőmnek, Bíró Péternek és igazgatómnak, Herodek Sándornak tartozom köszönettel, hogy bíztak bennem és lehetőséget adtak, hogy Tihanyban dolgozhassak. Kettőjük támogatása és az általuk biztosított bizalom tette lehetővé, hogy kutatási témáimat már a kezdetektől részben magam választhassam meg.

Szeretném megköszönni mindazon emberek munkáját és támogatását, akikkel együtt dolgozhattam, ám számosságuk miatt nem nevesíthetek. Kiemelt köszönettel tartozom Dobos Gézának a halászatok során nyújtott, több mint két évtizedes önzetlen segítségéért, Kiss Rózsának az irodalmazás és publikációs bürokrácia terén nyújtott nélkülözhetetlen munkájáért és Balázs Boldizsárnak a számítógépes problémáim türelmes kezeléséért. A pályafutásom során elért eredményeimet illetően különösen sokat köszönhetek legközelebbi tihanyi és külsős munkatársaimnak, így Árva Diánának, Báthory Istvánnak, Czeglédi Istvánnak, Erős Tibornak, György Ágnesnek, Maroskövi Beátának, Müller Tamásnak, Rezsü Emesének, Sály Péternek, Tóth Mónikának, Takács Péternek, Tátrai Istvánnak, Tölg Lászlónak és Turcsányi Bélának. Tóth Mónikának külön is köszönöm az értekezésem átnézésében nyújtott segítségét.

Köszönettel tartozom továbbá mindazon támogatóknak, akik munkámhoz anyagi fedezetet biztosítottak, így különösen: BFT, BHNP Zrt., FVM Halgazdálkodási Alap, GINOP-2.3.2-15-2016-00004, Hévízgyógyfürdő és Szent András Reumakórház, KDT KTVF, MEH és OTH Balatonkutatási programjai, NKFP-3B/0014/2002, OTKA T046222, OTKA K83893.

Irodalomjegyzék

- Afeworki Y., Bruggemann J. H. & Videler J. J. (2011). Limited flexibility in resource use in a coral reef grazer foraging on seasonally changing algal communities. *Coral Reefs* 30: 109-122.
- Andersen N. G. (1999). The effects of predator size, temperature, and prey characteristics on gastric evacuation in whiting. *Journal of Fish Biology* 54: 287-301.

- Arlinghaus R., Tillner R. & Bork M. (2015). Explaining participation rates in recreational fishing across industrialised countries. *Fisheries Management and Ecology* 22: 45-55.
- Arthington A. H. & Marshall C. J. (1999). Diet of the exotic mosquitofish *Gambusia holbrooki* in an Australian lake and potential for competition with indigenous fish species. *Asian Fisheries Science* 12: 1-16.
- Balogh Cs., Muskó I. B., G.-Tóth L. & Nagy L. (2008). Quantitative trends of zebra mussels in Lake Balaton (Hungary) in 2003–2005 at different water levels. *Hydrobiologia* 613: 57-69.
- Bíró P. (1997): Temporal variations in Lake Balaton and its fish populations. *Ecology of Freshwater Fish* 6: 196-216.
- Boisclair D. & Marchand F. (1993). The guts to estimate fish daily ration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1969-1975.
- Bolnick D. I., Svanbäck R., Fordyce J. A., Yang L. H., Davis J. M., Hulsey C. D. & Forister M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161: 1-28.
- Bolnick D. I., Amarasekare P., Araújo M. S., Bürger R., Levine J. M., Novak M., Rudolf V. H. W., Schreiber S. J., Urban M. C. & Vasseur D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 183-192.
- Brosset P., Le Bourg B., Costalago D., Bănar D., Van Beveren E., Bourdeix J.-H., Fromentin J.-M., Ménard F. & Saraux C. (2016). Linking small pelagic dietary shifts with ecosystem changes in the Gulf of Lions. *Marine Ecology Progress Series* 554: 157-171.
- Bunnell D. B., Davis B. M., Chriscinske M. A., Keeler K. M. & Mychek-Londer J. G. (2015). Diet shifts by planktivorous and benthivorous fishes in northern Lake Michigan in response to ecosystem changes. *Journal of Great Lakes Research* 41 (Suppl. 3): 161-171.
- Cohen J. E., Beaver R. A., Cousins S. H., DeAngelis D. L., Goldwasser L., Heong K. L., Holt R. D., Kohn A. J., Lawton J. H., Martinez N., O'Malley R., Page L. M., Patten B. C., Pimm S. L., Polis G. A., Rejmánek M., Schoener T. W., Schoenly K., Sprules W. G., Teal J. M., Ulanowicz R. E., Warren P. H., Wilbur H. M. & Yodzis P. (1993). Improving food webs. *Ecology* 74: 252-258.
- Dörner H., Hülsmann S., Hölker F., Skov C. & Wagner A. (2007). Size-dependent predator-prey relationships between pikeperch and their prey fish. *Ecology of Freshwater Fish* 16: 307-314.
- Drenner R. W. & Hambright K. D. (1999). Review: Biomanipulation of fish assemblages as a lake restoration technique. *Archiv für Hydrobiologie* 146: 129-165.
- Eggers D. M. (1977). Factors interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 290-294.
- Egna H. S. & Boyd C. E. (eds) (1997). *Dynamics of pond aquaculture*. CRC Press, Boca Raton.
- Elliott J. M. & Persson L. (1978). The estimation of daily rates of food consumption for fish. *Journal of Animal Ecology* 47: 977-991.

- FAO (2010). *The state of world fisheries and aquaculture*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Froese R. & Pauly D. (eds) (2018). *FishBase*. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (06/2018)
- Fulton E. A. (2010). Approaches to end-to-end ecosystem models. *Journal of Marine Systems* 81: 171-183.
- Gaichas S., Skaret G., Falk-Petersen J., Link J. S., Overholtz W., Megrey B. A., Gjoesaeter H., Stockhausen W., Dommasnes A. & Aydin K. (2009). A comparison of community and trophic structure in five marine ecosystems based on energy budgets and system metrics. *Progress in Oceanography* 81: 47-62.
- García L. M. & Adelman I. R. (1985). An *in situ* estimate of daily food consumption and alimentary canal evacuation rates of common carp, *Cyprinus carpio* L. *Journal of Fish Biology* 27: 487-493.
- Gliwicz Z. M., Slon J. & Szynekarczyk I. (2006). Trading safety for food: evidence from gut contents in roach and bleak captured at different distances offshore from their daytime littoral refuge. *Freshwater Biology* 51: 823-839.
- Gophen M., Yehuda Y., Malinkov A. & Degani G. (1998). Food composition of the fish community in Lake Agmon. *Hydrobiologia* 380: 49-57.
- Hixson S. M. (2014). Fish nutrition and current issues in aquaculture: the balance in providing safe and nutritious seafood, in an environmentally sustainable manner. *Journal of Aquaculture Research and Development* 5: 234.
- Hyslop E. J. (1980). Stomach content analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.
- Ivlev V. S. (1961). *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, New Haven, CT.
- Jackson J. B. C., Kirby M. X., Berger W. H., Bjorndal K. A., Botsford L. W., Bourque B. J., Bradbury R. H., Cooke R., Erlandson J., Estes J. A., Hughes T. P., Kidwell S., Lange C. B., Lenihan H. S., Pandolfi J. M., Peterson C. H., Steneck R. S., Tegner M. J. & Warner R. R. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293: 629-637.
- Jaksić F. M. & Medel R. G. (1990). Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters. *Oecologia* 82: 87-92.
- Jobling M. (1986). Mythical models of gastric emptying and implications for food consumption studies. *Environmental Biology of Fishes* 16: 35-50.
- Jobling M. (1994). *Fish bioenergetics*. Chapman and Hall, London.
- Krasznopjor E. V. (1989). Szkoroszt jevakucii szoderzsimovo kisecsniaka u lescsa *Abramis brama*. *Voproszi Ihtologii* 29: 624-633. (Orosz nyelven).
- Lauridsen T. L., Landkildehus F., Jeppesen E., Jørgensen T. B. & Søndergaard M. (2008). A comparison of methods for calculating Catch Per Unit Effort (CPUE) of gill net catches in lakes. *Fisheries Research* 93: 204-211.
- Links J. S. (2010). *Ecosystem-based fisheries management: confronting tradeoffs*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Matsuzaki S. S., Sasaki T. & Akasaka M. (2013). Consequences of the introduction of exotic and translocated species and future extirpations on the

- functional diversity of freshwater fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22: 1071-1082.
- McIntyre P. B., Jones L. E., Flecker S. A. & Vanni M. J. (2007). Fish extinction alter nutrient recycling in tropical freshwaters. *Proceedings of the National Academy of Science in the United States of America*: 104: 4461-4466.
- Miller T. E. X. & Rudolf V. H. W. (2011). Thinking inside the box: community-level consequences of stage-structured populations. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 457-466.
- Mozsár A., Specziár A., Battonyai I., Borics G., Görgényi J., Horváth H., Présing M., G.-Tóth L., Vitál Z. & Boros G. (2017). Influence of environmental factors and individual traits on the diet of non-native hybrid bigheaded carps (*Hypophthalmichthys molitrix* × *H. nobilis*) in Lake Balaton, Hungary. *Hydrobiologia* 794: 317-332.
- Nakazawa T. (2015). Ontogenetic niche shifts matter in community ecology: a review and future perspectives. *Population Ecology* 57: 347-354.
- Nilsson A. & Brönmark C. (2000). Prey vulnerability to gape-size limited predator: behavioural and morphological impacts on northern pike piscivory. *Oikos* 88: 539-546.
- Persson L. (1982). Rate of food evacuation in roach (*Rutilus rutilus*) in relation to temperature, and the application of evacuation rate estimates for studies on the rate of food consumption. *Freshwater Biology* 12: 203-210.
- Persson L., Amundsen P., de Roos A. M., Klemetsen A., Knudsen R. & Primicerio R. (2007). Culling prey promotes predator recovery – alternative states in a whole-lake experiment. *Science* 316: 1743-1746.
- Pikitch E. K., Santora C., Babcock E. A., Bakun A., Bonfil R., Conover D. O., Dayton P., Doukakis P., Fluharty D., Heneman B., Houde E. D., Link J., Livingston P. A., Mangel M., McAllister M. K., Pope J. & Sainsbury K. J. (2004). Ecosystem-based fishery management. *Science* 305: 346-347.
- Ponyi J. (1995). A Hévízi-tó állatvilága. *Hidrológiai Tájékoztató* 1995 Ápril: 21-23.
- Power M. E. (1990). Effects of fish in river food webs. *Science* 250: 811-814.
- Root R. B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- Scharf F. S., Juanes F. & Rountree R. A. (2000). Predator size - prey size relationships in marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series* 208: 229-248.
- Specziár A. (2002). An *in situ* estimate of food consumption of five cyprinid species in Lake Balaton. *Journal of Fish Biology* 60: 1237-1251.
- Specziár A. (2008). Life history patterns of *Procladius choreus*, *Tanytus punctipennis* and *Chironomus balatonicus* in Lake Balaton. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 44: 181-188.
- Specziár A. (2010). A Balaton halfaunája: a halállomány összetétele, az egyes halfajok életkörülményei és a halállomány korszerű hasznosításának feltételrendszere. *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 23, *Hydrobiological Monographs* vol. 2: 7-185.

- Specziár A. & Turcsányi B. (2018). Calendar and thermal time-based growth models for common carp and pikeperch, and the influence of stocking strategy in Lake Balaton, Hungary. *Knowledge and Management of Aquatic Sciences* 419: Article No. 39.
- Specziár A., Erős T., György Á. I., Tátrai I. & Bíró P. (2009). A comparison between the Nordic gillnet and whole water column gillnet for characterizing fish assemblages in the shallow Lake Balaton. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 45: 171-180.
- Specziár A., György Á. I. & Erős T. (2013). Within-lake distribution patterns of fish assemblages: the relative roles of spatial, temporal and random environmental factors in assessing fish assemblages using gillnets in a large and shallow temperate lake. *Journal of Fish Biology* 82: 840-855.
- Teichert N., Lepage M., Sagouis A., Borja A., Chust G., Ferreira M. T., Pasquaud S., Schinegger R., Segurado O. & Argillier C. (2017). Functional redundancy and sensitivity of fish assemblages in European rivers, lakes and estuarine ecosystems. *Scientific Reports* 7: Article No. 17611.
- Thrush S. F., Ellingsen K. E. & Davis K. (2016). Implications of fisheries impacts to seabed biodiversity and ecosystem-based management. *ICES Journal of Marine Science* 73 (Suppl. 1): i44–i50.
- Tyus H. M. (2011). *Ecology and conservation of fishes*. CRC Press, Boca Raton.
- Vander Zanden M. J., Casselman J. M. & Rasmussen J. B. (1999). Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature* 401: 464-467.
- van Leeuwen A., Huss M., Gårdmark A., Casini M., Vitale F., Hjelm J., Persson L., de Roos A. M. (2013). Predators with multiple ontogenetic niche shifts have limited potential for population growth and top-down control of their prey. *The American Naturalist* 182: 53-66.
- Ward A. J. W., Webster M. M. & Hart P. J. B. (2006). Intraspecific food competition in fishes. *Fish and Fisheries* 7: 231-261.
- Werner E. E. & Gilliam J. F. (1984). The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 15: 393-425.
- Werner E. E. & Hall D. J. (1976). Niche shifts in sunfishes: experimental evidence and significance. *Science* 191: 404-406.
- Wootton R. J. (1998). *Ecology of teleost fishes*. Second edition. *Fish and Fisheries Series* 24. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.