dc_1632_19

MTA Doktora Pályázat

Doktori Értekezés

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

Specziár András

MTA Ökológiai Kutatóközpont
Balatoni Limnológiai Intézet

Tihany
2019

Tartalomjegyzék

Előszó 4.
Általános bevezetés 5.
Az értekezés felépítése 6.
1. A vízhőmérséklet (szezonalitás) hatása a pontyfélék táplálékfogyasztására 8.
1.1. Bevezetés 8.
1.2. Anyag és módszer 10.
1.2.1. A bélürülés vizsgálata 10.
1.2.2. A táplálékfelvétel becslése 11.
1.3. Eredmények 12.
1.3.1. A bélürülés 12.
1.3.2. Az exponenciális bélürülési ráta hőmérséklet függése 14.
1.3.3. A bélteltség napi és évszakos változásai 14.
1.3.4. A napi táplálékfelvétel 14.
1.3.5. A napi táplálékfelvétel hőmérséklet függése 15.
1.3.6. Az éves táplálékfelvétel 18.
1.4. Értékelés 18.
1.4.1. A bélürülés időbeni lefutása 18.
1.4.2. Az exponenciális bélürülési ráta hőmérséklet függése 19.
1.4.3. A napi táplálékfogyasztás 20.
1.4.4. A napi táplálékfogyasztás hőmérséklet függése 22.
1.4.5. Az éves táplálékfelvétel 22.
1.5. Következtetések 22.
2. A halak egyedfejlődését kísérő táplálékváltások és hatásuk a fajon belüli és fajok közötti táplálékmegosztásra a Balatonban 23.
2.1. Bevezetés 23.
2.2. Anyag és módszer 26.
2.2.1. Mintavétel 26.
2.2.2. Táplálékelemzés 27.
2.2.3. Adatelemzés 28.
2.3. Eredmények 30.
2.3.1. A táplálék összetételének változása a növekedés során 30.
Bodorka 30.
Vörösszárnyú keszeg 30.
Balin 32.
Küsz 33.
Karika keszeg 33.
Dévérkeszeg 33.
Garda 34.
Ezüstkárász 34.
Ponty 34.

Folyami géb 34.
Naphal 35.
Vágódurbincs 35.
Sügér 35.
Fogassüllő 35.
Kősüllő 38.
2.3.2. A testméret hatása a fajon belüli táplálékmegosztásra 39.
2.3.3. Az egyedfejlődés során elkülönülő táplálkozási szakaszok, táplálékváltások 43.
2.3.4. A testméret hatása a fajok közötti táplálékmegosztásra 44.
2.3.5. Táplálkozási gildek 46.
2.4. Értékelés 50.
2.4.1. Az egyedfejlődés során fellépő táplálékváltások 50.
2.4.2. A táplálékváltások hatása a halegyüttesen belüli táplálékmegosztásra, gild struktúra 53.
2.5. Következtetések 57.
3. A süllőfajok méretfüggő prédaválasztása egyenetlen prédahal méreteloszlás mellett 58.
3.1. Bevezetés 58.
3.2. Anyag és módszer 59.
3.2.1. Mintavétel 59.
3.2.2. Táplálékelemzés 60.
3.2.3. Ragadozó és préda méretek 60.
3.2.4. A táplálékkészlet és a prédaérték meghatározása 60.
3.2.5. Adatelemzés 61.
3.3. Eredmények 62.
3.3.1. A ragadozó táplálkozás kialakulása 62.
3.3.2. A préda faji diverzitása 64.
3.3.3. A préda mérete 65.
3.3.4. Prédaszelekció 67.
3.4. Értékelés 71.
3.4.1. A prédaállomány egyenetlen méreteloszlásának hatása 71.
3.4.2. Préda méret választás 73.
3.4.3. Prédafaj választás 74.
3.5. Következtetések 76.
4. A kistermetű, elevenszülő szúnyogirtó fogasponty táplálkozását befolyásoló tényezők a Hévízi-tóban 76.
4.1. Bevezetés 76.
4.2. Anyag és módszer 78.
4.2.1. Mintavételi terület 78.
4.2.2. Mintavétel 79.
4.2.3. Táplálékelemzés 79.
4.2.4. Adatelemzés 79.

4.3. Eredmények 80.
4.3.1. Az állomány élőhelyi elkülönülése 80.
4.3.2. A táplálék összetételét befolyásoló tényezők 81.
4.4. Értékelés 83.
4.5. Következtetések 85.
5. A halak étrendi változatosságának komponensei 86.
5.1. Bevezetés 86.
5.2. Anyag és módszer 87.
5.2.1. Az adatbázis 87.
5.2.2. Táplálékelemzés 88.
5.2.3. Adatelemzés 89.
5.3. Eredmények 90.
5.3.1. A táplálék halegyüttes szintű variabilitása 90.
5.3.2. A táplálék faji szintű variabilitása 90.
5.4. Értékelés 97.
5.5. Következtetések 101.
Az értekezés új eredményei 101.
Köszönetnyilvánítás 103.
Irodalomjegyzék 103.
Függelék 124.

Előszó

A halak és így a vizek iránti érdeklődésem 6 éves koromban kezdődött, amikor is anyai nagypapám a Volga Deltában megajándékozott a horgászat izgalmával. Ettől kezdve ott volt bennem a kíváncsiság, hogy megismerjem az egyes halfajok élőhelyét és táplálkozási szokásait. Ugyanakkor, sokáig nagyon érdekelt a matematika is, amely gimnázium választásomat is meghatározta. A hobbim az egyetemi tanulmányaim kezdetével vált hivatásommá is. Az ELTE TTK biológus szakának elvégzését követően, 1994-ben kerültem Tihanyba, Bíró Péterhez, aki akkor éppen egy megüresedett árvaszúnyog kutatói állásra keresett embert. Az árvaszúnyogok határozásáért ugyan egyáltalán nem rajongtam, ám mint kiderült, mégis szerencsés voltam, hiszen munkámat nagyfokú önállósággal szervezhettem. Így, már pályám kezdetétől foglakozhattam az engem sokkal jobban érdeklő halökológiával.

Eddigi tudományos munkásságom alapvetően három témakör köré épült. Az árvaszúnyog ökológiával kapcsolatos kutatásaim fontos szerepet töltöttek be a kezdetekkor és ezek eredményeiből készítettem PhD disszertációmat is. Ezt követően e témához csak sok évvel később tértem vissza, köszönhetően két fiatal munkatársam, Árva Diána és Tóth Mónika ösztönző lelkesedésének. Az elmúlt 7-8 évnyi közös munka pedig sokkal szebb eredményeket hozott, mint amiket annak idején magamban sikerült elérnem. A leghosszabb, a pályám kezdetétől folyamatosan végzett munkám a halállományok, elsősorban a Balaton halállományának vizsgálata, amely a tudományos felfedezések mellett számos, a halgazdálkodás és a vízminősítés gyakorlatával összefüggő témát is felölelt. Mégis, amikor elérkezett az ideje MTA doktori pályázatom összeállításának, nem volt kérdés számomra, hogy értekezésemet a halak táplálkozás ökológiájával kapcsolatos kutatási eredményeimből fogom elkészíteni. Hiszen ez az a téma, amelyet leginkább szerettem, és amelynek minden fázisát meghatározó részben magam végeztem.

Szerencsésnek érezhetem magam, hogy a halak táplálkozását az itt bemutatott részletességgel volt módom vizsgálni. Hiszen, egy ilyen nagy mintaszámot és ebből eredően hosszú, terepen és mikroszkóp előtt eltöltött időt igénylő vizsgálatsorozatba, az egyre fokozódó publikálási kényszer és bürokrácia miatt, ma már aligha foghatnék bele. Így ha most kezdeném a pályámat, biztos, hogy sokkal kevesebbet láthatnék a halak táplálkozását jellemző nagyfokú változatosságból.

Általános bevezetés

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 legextrémebb környezeti feltételekkel rendelkezőeket, 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 (Cooke & Cowx 2004, 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 ragadozókig, illetve a lebontókig (Gerking 1994, Wootton 1998). Változatos morfológiai és viselkedésbeli 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, Allan *et al.* 2005) 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 (Pauly *et al.* 2000, 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 felépítése

Az értekezés célja a halak táplálkozását befolyásoló tényezőkkel foglalkozó kutatásaim eredményeinek bemutatása. Eredményeimet 10 közlemény alapján, 5 fejezetre bontva tárgyalom az alábbiak szerint.

Az 1. fejezetben a halak táplálékfogyasztását és annak hőmérsékletfüggését (szezonálisát) vizsgálom öt, gyakori balatoni pontyféle példáján. A felvett táplálék mennyiségének ismerete nélkülözhetetlen az anyagforgalmi egyenlegek felállításához, a trofikus kapcsolatrendszerek kiértékeléséhez, modellezéséhez. A felvett táplálék ismeretében tudjuk meghatározni, hogy az adott faj valójában milyen hatást gyakorolhat táplálékszervezeteinek állományaira. Vizsgálataim leírják öt halfaj bélürülésének karakterisztikáját és sebességének hőmérsékletfüggését, bemutatom a táplálékfelvétel napszakos ritmusát, becslem a napi táplálékfogyasztást és annak hőmérsékletfüggését, becslem az éves táplálékfogyasztást. A fejezet két folyóirat cikken alapul (az egyes fejezetek címénél kapcsos zárójelben feltüntetem az alapul szolgáló közleményeim sorszámát, az alábbiaknak megfelelően):

[1] 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.
[2] Specziár A. (2002b). An *in situ* estimate of food consumption of five cyprinid species in Lake Balaton. *Journal of Fish Biology* 60: 1237-1251.

A 2. fejezetben bemutatom a halak egyedfejlődését jellemző táplálkozási mintázatok komplexitását a Balaton 15 halfajának példáján. A nagyarányú növekedés velejárójaként, a halak tápláléka rendszerint számottevően változik az egyedfejlődésük során. A változások sokszor kritikus időszakot jelentenek az egyedek életében, ugyanakkor pedig meghatározó tényezői a vízi ökoszisztémákat jellemző folyamatoknak is (Nakazawa 2015). Elemzem tehát, a méretfüggő táplálékváltások hatását a fajon belüli és a fajok között táplálékmegosztásra, majd bemutatom, hogy mindezen folyamatok miként jelennek meg a halegyüttes szintjén, milyen befolyásuk van a kialakuló gild struktúrát illetően. A fejezet négy folyóirat cikken és egy összefoglaló monográfián alapul.

[3] 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.

[4] 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.

[5] Rezsu 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.

[6] Specziár A. & T.-Rezsu E. (2009). Feeding guilds and food resource partitioning in a lake fish assemblage: an ontogenetic approach. *Journal of Fish Biology* 75: 247-267.

[7] 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.

A 3. fejezetben két halfogyasztó süllőfajnál részletesebben is megvizsgálom az egyedfejlődést kísérő táplálékváltásokat a ragadozó-préda méretviszony alakulásának szempontjából. A szájméret limitált ragadozó fajok táplálkozásában kiemelt jelentőséggel bírnak a méretfüggő folyamatok, így esetükben a táplálékváltások különösen kritikusnak tekinthető események (Juanes 1994, Houde 1997, Mittelbach & Persson 1998). E fajok egyedfejlődését fokozott mértékben befolyásolja a rendelkezésre álló táplálékkészlet méreteloszlása. A fogassüllőnél (*Sander lucioperca*) és a kősüllőnél (*S. volgensis*) elemzem tehát, miként alakul a növekedés során a ragadozó-préda méretviszony és a préda preferencia egy, a faji összetételét és méreteloszlását tekintve komplex táplálékbázis mellett, a Balatonban. A fejezet az alábbi folyóirat cikken alapul:

[8] 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.

A 4. fejezetben az értekezésben szereplő többi halfajtól jelentősen eltérő életmenetű (eleven szülés és rövid életidő) halfaj, a keleti szúnyogirtó fogasponty (*Gambusia holbrooki*) táplálkozását jellemző mintázatokat elemzem egy extrém élőhelyen, a Hévízi-tóban. E vizsgálat során arra voltam kíváncsi, hogy e betelepített és később a tóban dominánssá váló halfaj milyen táplálékforrást hasznosít a számára, de általában a halak számára is extrém környezetben, valamint, hogy az egyedek táplálkozásában mutatkozó eltérések mely tényezőkkel hozhatóak összefüggésbe. A fejezet az alábbi folyóirat cikken alapul:

[9] 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.

Végül az 5. fejezetben kísérletet teszek, hogy feltárjam a Balaton halegyüttesén belül mutatkozó táplálkozási variabilitásáért felelős tényezők közül néhánynak a viszonylagos jelentőségét. Nyilvánvalónak vesszük, hogy a fajok tápláléka eltérő egy adott rendszeren belül, hiszen ez a tartós együttélésük alapja. De vajon a faji hovatartozás jelentette táplálkozási különbségek miként viszonyulnak az egyedfejlődést kísérő változásokhoz, az élőhelyi, területi, szezonális és évek közötti eltérésekhez? E fejezetben erre keresem a választ. A fejezet az alábbi folyóirat cikken alapul:

[10] Specziár A. & Erős T. (2014). Dietary variability in fishes: the roles of taxonomic, spatial, temporal and ontogenetic factors. *Hydrobiologia* 724: 109-125.

1. A vízhőmérséklet (szezonalitás) hatása a pontyfélék táplálékfogyasztására [1, 2]

1.1. Bevezetés

A halak napi táplálékfelvételét számos tényező befolyásolhatja - mint például az elérhető táplálékforrás minősége és mennyisége, az egyedi genetikai és fenotípusos jellemzők, szezonális élettani ciklus -, ám mindezek mellett ott van egy erős, a vízhőmérséklethez kötődő alaptrend (Jobling 1986, Bromley 1994). A mérsékelt övi halak fagypont közelében rendszerint alig táplálkoznak, míg a víz melegedésével jelentősen növekszik a táplálékfelvételük. E hőmérsékleti vagy évszakos hatással tehát mindenképpen számolni kell az anyagforgalmi modelleknél is. Hiszen, a táplálkozás intenzitásának változása miatt, az év egyes időszakaiban hasznosított táplálékforrásokat a halak eltérő mértékben terhelik; a nyári táplálékbázisból a fogyasztás jelentősebb, mint a téli táplálékbázisból. Érthető tehát, hogy fontossága miatt a táplálékfogyasztás vizsgálata nagy hangsúlyt kap a halbiológián belül.

Minthogy, a táplálékfelvétel meghatározásának számos gyakorlati problémája van, így több alternatív módszer került kifejlesztésre. Többek között, széles körben alkalmazzák a laboratóriumi etetési kísérleteket (Thorpe *et al.* 1990, García-Ortega *et al.* 2010), amelyek azonban nem képesek hűen modellezni a természetben mutatkozó táplálkozási körülményeket és a halak táplálékigényének összetett hátterét. Közvetett módon, bioenergetikai modell felállításával is becsülhető a halak hosszabb távú táplálékfelvétele. E modellekhez azonban sokrétű, laboratóriumi és terepi megfigyelések révén megszerezhető adat és élettani összefüggés szükségeltetik, és így sajnos tartalmazzák mindezen vizsgálatok összegzett pontatlanságait (Winberg 1956, Kitchell *et al.* 1977, Hewett & Johnson 1992). A lehetőségek közül a legnagyobb hangsúlyt a tisztán terepi megfigyelésekre alapozott táplálékfelvétel becslés módszertanának tökélesítése kapta (Bajkov 1935, Eggers 1977, Thorpe 1977, Elliott & Persson 1978, Jobling 1981, Pennington 1985, Olson & Mullen 1986, Sainsbury 1986, Krasznopjor 1988, Jarre *et al.* 1990). A jelenleg ismert eljárások közül a legközvetlenebb eredményeket a bélteltség napi ciklusának és a bélürülés ütemének

ismeretében nyerhetünk (Eggers 1977, Elliott & Persson 1978, Jobling 1981). E két változó alapján tulajdonképpen egy napi bélteltségi egyenleget igyekszünk felállítani: a bélben található táplálék mennyiségének napi alakulása (napszakos terepi mintavételek alapján) és a kísérleti úton meghatározott bélürülés alapján, becsülhető a beviteli oldal dinamikája. A módszer előnye, hogy általa lehetőség nyílik a táplálékfelvétel éven belüli finomabb mintázatainak leírására is, illetve, az eredmények a természetben tényleges lezajló folyamatokat mutatják.

A táplálék bélrendszerből történő kiürülése fajtól, a fogyasztott táplálék minőségétől és mennyiségétől, valamint a környezeti viszonyoktól függően eltérő (pl. lineáris, négyzetgyökös, exponenciális, vagy gyomorral rendelkező ragadozóknál késleltetett exponenciális görbével jellemezhető) dinamikát mutathat (Jobling 1986, Persson 1986a, Bromley 1994). Emellett, a bélürülés intenzitását számos egyedi és környezeti tényező befolyásolja, ám az egyik legáltalánosabb érvényű hatás e folyamat tekintetében is a környezeti hőmérsékleté (Jobling 1986, Persson 1986a, Krasznopjor 1989, Bromley 1994, Temming & Andersen 1994, Andersen 1998, 1999, Koed 2001, Temming & Herrmann 2001). A bélürülés lefolyásának ismerete azért is fontos, mert ennek ismeretében határozhatjuk meg a táplálékfelvétel becslésére alkalmas modellt is. Terepi vizsgálatok során a legáltalánosabban az Eggers (1977) és az Elliott & Persson (1978) által kidolgozott modelleket használják. E modellek a táplálék kiürülésének exponenciális lefutását feltételezik, amely feltétel az eurázsiai édesvizek gyakoribb pontyféléi esetében rendszerint teljesül is. Habár, az egyszerűbb Eggers modellt elméleti megfontolások alapján számos kutató kritizálta (Elliott & Persson 1978, Elliott 1979, Pennington 1985), a gyakorlati tesztek mégis a módszer meglepő robosztusságát igazolták. Amennyiben az Eggers modellt megfelelő módon alkalmazzuk, ugyanolyan pontos becslést adhat, mint a kifinomultabb, ám szigorúbb mintavételi rendet megkövetelő Elliott-Persson modell (Boisclair & Leggett 1988, Hayward 1991, Boisclair & Marchand 1993, Héroux & Magnan 1996). Egyszerűsége folytán az Eggers modell pontossága viszont kevésbé függ a kísérleti beállításoktól, illetve az így kapott táplálékfelvétel becslés kisebb szórással terhelt. Ugyanakkor, az Elliott-Persson modell további előnye, hogy nemcsak a napi táplálékfelvétel, hanem annak napon belüli megoszlásának vizsgálatára is alkalmas.

Az északi félteke mérsékeltövi édesvizeiben a halfaunán belül rendszerint a pontyfélék dominálnak és így ők a táplálékhálózat meghatározó elemei. Mégis, eleddig mindössze néhány pontyféle táplálékfelvételére vonatkozóan készültek becslések és ezen adatok területi relevanciája is korlátozott (Zadorozsnaja 1977, 1978, Persson 1982, 1983a, Garcia & Adelman 1985, Horppila & Peltonen 1997, Tolonen *et al.* 2000). Minthogy, korábbi munkáink során már átfogóan vizsgáltuk öt gyakori pontyféle, a dévérkeszeg (*Abramis brama*), a karika keszeg (*Blicca bjoerkna*), a bodorka (*Rutilus rutilus*), az ezüstkárász (*Carassius gibelio*) és a ponty (*Cyprinus carpio*) növekedését, táplálékának összetételét és táplálékmegosztását a Balatonban (Specziár *et al.* 1997, 1998, Specziár 1999a, 1999b), így kézenfekvő volt, hogy ismereteink kiteljesítése érdekében, próbáljam megbecsülni e halfajok táplálékfelvételét. Vizsgálati célkitűzéseim a követező részfeladatokra tagolódtak: (i) modellezni az említett öt pontyféle bélürülésének dinamikáját és meghatározni bélürülési rátájának hőmérséklet függését; (ii) becsülni táplálékfogyasztásukat a Balatonban szezonálisan, a hőmérséklet függvényében; valamint (iii) éves szinten.

1.2. Anyag és módszer

1.2.1. A bélürülés vizsgálata

A bélürülés vizsgálatát *semi-in-vivo* módon végeztem. A Balatonból, a tihanyi partszakaszon elektromos halászgéppel kifogott, frissen táplálkozott halakat a kifogást követően táplálékától elzártan tartottam a bélrendszer kiürüléséig. A gyűjtések a halak feltételezett intenzív napi táplálkozási időszakának a vége felé (Specziár 2001), rendszerint az esti időszakban, 1997 áprilisa és 1999 áprilisa között, 2.9 °C és 26.3 °C közötti vízhőmérséklet tartományban történtek.

Közvetlenül a Balatonból kifogott halakon végzett kísérletet az indokolta, hogy a táplálékfogyasztás pontosabb becsléséhez a természetes táplálékra vonatkozó bélürülési összefüggésekre van szükség (Bromley 1994). Szigorúan kontrollált, laboratóriumi vizsgálatokkal szemben egy ilyen megközelítés természetesen számos buktatót is rejt. Ezért az egyes kísérletek beindításához, a kellő számú hal rendelkezésre állása mellett, a következő feltételeket szabtam: (1) a gyűjtés 15-20 percnél nem tarthat tovább (a kezdeti bélteltség becslés hibájának kordában tartása miatt); (2) a halak bélteltsége a fogáskor (S_c) 100 g nedves haltömegre (n.halt.) vonatkoztatva érje el a 0.2 g száraz tömeget (sz.t.), kivéve a gyengén táplálkozó dévérkeszeget, amelynél a 0.05 g sz.t. limitérték volt csak reálisan tartható; (3) a kezdeti bélteltség értékek standard hibája (S.E.) legyen kisebb 30%-nál; valamint (4) a kifogott halak sérülésmentesek és aktívak legyenek.

A gyűjtést követően 3-12 halat azonnal elöltem és béltartalmukat kinyertem. A többi halat sűrűszemű (5 mm) tartóhálókban a Balatonban élve tartottam a gyűjtési terület közvetlen közelében lévő védett vízterületen és bizonyos időközönként további halak béltartalmát vizsgáltam meg. A kísérletek rendszerint napnyugta után kezdődtek és a vízhőmérséklettől függően, a bélürülés feltételezett üteméhez és a rendelkezésre álló minta mennyiségéhez igazodva 6-35 órán át tartottak. Bár elvben planktonhoz a halak korlátozottan ugyan, de hozzáférhettek volna, a béltartalom alapján a kísérlet alatt fogyasztás nem történt. Minden halnak mértem a standard testhosszát (L) 1 mm és nedves tömegét (M) 1 g pontossággal. A kinyert béltartalmat a további vizsgálatig fagyasztva tároltam (-30 ºC). A teljes béltartalomnak mértem a nedves tömegét és a 60 ºC-on tömegállandóságig (24-48 óra) szárított tömegét 0.1 mg pontossággal.

A bélteltséget az alábbiak szerint számítottam: $S_i=100\times G_i\times M_i^{-1}$, ahol S_i az i hal bélteltsége, G_i ugyanezen hal teljes béltartalmának száraz tömege (g) és M_i a hal nettó, béltartalom nélküli nedves testtömege (g). A bélürülés dinamikáját a következő általános modell írja le: $dS\times dt^{-1}=-R\times S^B$, ahol S a pillanatnyi bélteltség, t az idő (óra), míg R (ürülési ráta; óra^{-1}) és B (görbe paraméter) paraméterek. A bélürülés lefutásához igazodóan ezen összefüggés három integrált alakját szokták leggyakrabban alkalmazni és én is ezeket teszteltem: a lineáris (B=0), $S_t=S_0-R\times t$; a négyzetgyökös (B=0.5), $S_t^{0.5}=S_0^{0.5}-0.5\times R\times t$; és az exponenciális modellt (B=1), $S_t=S_0\times e^{-R\times t}$, ahol S_t és S_0 a bélteltség t időpontban és a táplálkozás befejezésekor (t=0), R a pillanatnyi bélürülési ráta. Az S_0 és R paraméterek becslése lineáris és nem lineáris regressziós eljárásokkal történt. A különböző modellek illeszkedését a korrigált determinációs koefficiensek ($r^2_{kor.}$) alapján értékeltem (Pääkkönen & Marjomäki 1997, Koed 2001). Az elemzésekbe a kísérletenkénti adatokat csak az első

üres bélcsatorna megjelenéséig vontam be, innentől a kísérletet lezártnak tekintettem (Olson & Mullen 1986, Sutela & Huusko 1997).

Annak érdekében, hogy a görbe paraméter (B) értékéről közvetlenebb referencia is rendelkezésre álljon, Andersen (1998, 1999) komplexebb, a vízhőmérsékletet is magában foglaló modelljét is illesztettem a fajonkénti teljes adathalmazokra. Ezen modellt az alábbi képlet adja meg (amennyiben $B \neq 1$):

$S_t \times S_0^{-1} = \left(1 - S^{(B-1)} \times p \times e^{b \times T} * (1-B) \times t\right)^{(1-B)^{-1}} + \varepsilon \times S_0^{-1}$, ahol S_t és S_0 a bélteltség t időpontban (óra) és a táplálkozás befejezésekor (t=0), T a vízhőmérséklet (ºC), B a görbe paraméter, p és b további paraméterek, illetve ε normális eloszlású, zéró középértékű és σ^2 varianciájú regressziós maradványérték változó. Terepi kísérleteknél az S_0 rendszerint nem ismert, hiszen lehet, hogy a hal a fogást megelőzően már korábban abbahagyta a táplálkozást, illetve maga a mintavétel is időt vesz igénybe. Ezért, az S_0 értéket a kezdeti, fogáskori egyedi bélteltség adatok $\arcsin(S_{c,i})^{0.5}$ transzformáltjaira kapott átlag érték visszatranszformált értékével helyettesítettem. A modell meghatározandó paraméterei tehát a B, p és b voltak, amelyek értékeit iterációs módszerrel becsültem a SigmaPlot programcsomag segítségével.

Végül, az exponenciális modell alapján kapott bélürülési ráta és a vízhőmérséklet kapcsolatát a következő exponenciális függvény illesztésével határoztam meg (Persson 1979): $R=a \times e^{b \times T}$, ahol a és b a regressziós paraméterek.

1.2.2. A táplálékfelvétel becslése

A táplálékfelvétel vizsgálatát szintén Tihanynál, a parti sávban végeztem. A halakat nyolc, egyenként 24 órás vizsgálat során, hozzávetőlegesen 3 óránként gyűjtöttem paneles kopoltyúhálókkal (szembőségek: 30, 40, 50, 65 és 80 mm; magasság: 3 m; panelonkénti hossz: 10-40 m). A vizsgálatok 1997 és 1998 folyamán, 8.7 és 25.8 °C közötti vízhőmérséklet tartományban történtek. Minimalizálandó a halászati idő alatt a béltartalomban esetlegesen bekövetkező változásokat, törekedtem a mintavételek időtartamának a lehető legrövidebbre szorítására. Ezért az alkalmazott hálóhosszt gyűjtésenként változtattam a halak foghatóságában mutatkozó napszakos és szezonális eltérésekhez (Specziár 2001) igazodva úgy, hogy mintegy 30-90 percnyi halászati idő elégséges legyen a kellő mintaméret eléréséhez. A mintákból fajonként öt példányt véletlenszerűen kiválasztva, azonnal mértem azok tömegét és eltávolítottam bélcsatornájukat, amelyet a további feldolgozásig fagyasztva tároltam (-30 ºC).

Mértem a teljes béltartalom nedves, majd 60 ºC-on tömegállandóságig (24-48 óra) szárított tömegét 0.1 mg pontossággal. A bélteltséget (S) az előzőekben leírtak szerint fejeztem ki. A mintavételi egységenkénti közepes bélteltséget az egyedi értékek $\arcsin(S_i)^{0.5}$ transzformáltjaiból kapott átlag visszatranszformálásával képeztem Boisclair & Leggett (1988) és Trudel & Boisclair (1993) javaslatának megfelelően.

A napi táplálékfelvételt (C; g sz.t. 100 g n.halt.$^{-1}$ nap^{-1}) az Eggers (1977) és az Elliott & Persson (1978) modellek alapján becsültem. Az Eggers modell a napi táplálékfelvételt a következőek szerint számolja: $C_{Eg}=24 \times S_{napi} \times R$, ahol S_{napi} az egyes mintavételi időpontokban

mért S_t bélteltség értékek időtényezővel súlyozott átlaga és R az exponenciális bélürülési ráta. Az S_{napi} meghatározása során a súlyozással a gyűjtések során előforduló időcsúszás (nagyobb fogások esetén később tudtuk megkezdeni a következő mintavételt) okozta eltérő mintavételi időközök (Δt=2-4 óra) torzító hatását igyekeztem kiküszöbölni (Doble & Eggers 1978).

Az Elliott-Persson modell a napi táplálékfelvételt az alábbiak szerint számolja: $C_{EP} = \sum_{t=1}^{p} C_{\Delta t}$, ahol $C_{\Delta t}$ a t és t+1 időpontban végzett mintavételek között eltelt Δt időintervallum (óra) alatt a halak által felvett táplálék mennyisége, míg p a naponta vizsgált időintervallumok száma (p=8 a jelen esetben). Továbbá, $C_{\Delta t} = (S_{t+1} - S_t \times e^{-R\times\Delta t}) \times R \times \Delta t \times \left(1 - e^{-R\times\Delta t}\right)^{-1}$, ahol S_t és S_{t+1} a közepes bélteltség értékek két egymást követő mintavételi periódusban, R az adott hőmérséklethez tartozó exponenciális bélürülési ráta, és Δt a két egymást követő mintavétel között eltelt idő (óra).

A bélürülési rátát az előzőekben ismertetett független kísérletek során meghatározott összefüggésekből, a vízhőmérséklet ismeretében számoltam a dévérkeszeg, a karika keszeg, a bodorka és az ezüstkárász esetében. A pontynál a kevés számú saját adat miatt, Garcia & Adelman (1985) által közölt összefüggést alkalmaztam: R=0.0251×$e^{0.0968\times T}$. A gyűjtések okozta torzításokat csökkentendő, a mért béltartalom értékeket a halászati időintervallum középére visszakorrigáltam az alkalmazott bélürülési formula szerint (Thorpe 1977, Garcia & Adelman 1985, Hayward *et al.* 1989). A táplálékfelvétel becslések standard hibáját Worobec (1984) és Wootton (1986) módszerét követve, a számításokban szereplő paraméterek hibája alapján képeztem (részletesen lásd: Specziár 2002a).

Végezetül, az éves táplálékfelvételt az Elliott-Persson modellből kapott napi táplálékfelvétel értékek és a vízhőmérséklet kapcsolatát leíró függvényeknek a sokéves napi átlag vízhőmérsékletek (Ivicsics 1996) mentén végzett integrálásával becsültem.

1.3. Eredmények

1.3.1. A bélürülés

Az esetek 56%-ában az exponenciális modell bizonyult a legjobbnak a dévérkeszeg, a karika keszeg és a bodorka bélürülésének leírására (1. táblázat). Az ezüstkárásznál a hat kísérletből háromnál, míg a másik négy fajnál az esetek 33-44%-ában a lineáris modell volt a legjobb. Ugyanakkor, a négyzetgyökös modell a 36 vizsgálat közül mindösszesen négynél ért el legmagasabb $r^2_{kor.}$ értéket. Viszont, vegyük észre, hogy egy kivételével minden modell szignifikáns illeszkedést mutatott és az $r^2_{kor.}$ értékek a három modell között gyakran alig különböztek egymástól. A vízhőmérsékletet is magában foglaló általános bélürülési modell szintén jó leírását adta a bélürülés folyamatának minden vizsgált fajnál (2. táblázat). A görbe paraméter a pontynál 0.36 volt, amely inkább a négyzetgyökös modell (B=0.5) jogosultságát sugallja. A másik négy fajnál a görbe paraméter 0.81 és 1.24 közé esett, azaz támogatta az exponenciális modell (B=1) választását.

1. táblázat. Pontyfélék lineáris, négyzetgyökös és exponenciális bélürülési rátája (R, h^{-1}) különböző vízhőmérsékleten (T) a Balatonban. A legjobb illeszkedésű modellt aláhúzás jelzi. S_c, a kezdeti bélteltség; $r^2_{kor.}$, a regresszió korrigált determinációs együtthatója; n, a mintaelem szám; *, nem szignifikáns.

T (°C)	S_c (S.E.) (g sz.t. 100 g n.halt.$^{-1}$)	Modell: Lineáris R_l (S.E.)	Lineáris $r^2_{kor.}$	Négyzetgyökös R_s (S.E.)	Négyzetgyökös $r^2_{kor.}$	Exponenciális R_e (S.E.)	Exponenciális $r^2_{kor.}$	n
Dévérkeszeg								
2.9	0.057 (0.000)	0.002 (0.002)	0.348	0.013 (0.008)	0.446	0.073 (0.043)	0.559	36
9.6	0.075 (0.001)	0.005 (0.003)	0.535	0.023 (0.011)	0.631	0.110 (0.047)	0.723	25
11.0	0.184 (0.043)	0.008 (0.000)	0.996	0.026 (0.003)	0.970	0.074 (0.016)	0.918	13
15.7	0.209 (0.032)	0.012 (0.003)	0.873	0.044 (0.008)	0.940	0.148 (0.020)	0.976	22
18.3	0.055 (0.015)	0.005 (0.002)	0.763	0.035 (0.010)	0.900	0.217 (0.032)	0.978	15
20.5	0.082 (0.024)	0.008 (0.002)	0.847	0.033 (0.012)	0.782	0.134 (0.059)	0.725	20
21.0	0.107 (0.019)	0.010 (0.000)	0.996	0.043 (0.004)	0.982	0.174 (0.040)	0.929	20
23.5	0.109 (0.001)	0.010 (0.001)	0.923	0.036 (0.005)	0.933	0.127 (0.019)	0.935	25
24.3	0.122 (0.000)	0.022 (0.000)	0.999	0.072 (0.005)	0.990	0.241 (0.034)	0.970	22
Karika keszeg								
8.1	0.771 (0.211)	0.016 (0.004)	0.670	0.033 (0.010)	0.724	0.060 (0.019)	0.749	29
8.2	0.632 (0.183)	0.016 (0.006)	0.649	0.028 (0.010)	0.733	0.049 (0.015)	0.812	20
11.0	0.963 (0.259)	0.043 (0.008)	0.928	0.055 (0.007)	0.969	0.070 (0.005)	0.992	8
18.3	0.866 (0.163)	0.088 (0.006)	0.992	0.134 (0.010)	0.993	0.189 (0.044)	0.946	12
20.7	0.382 (0.087)	0.028 (0.005)	0.888	0.068 (0.012)	0.911	0.159 (0.030)	0.917	21
20.8	0.951 (0.148)	0.086 (0.016)	0.908	0.105 (0.025)	0.867	0.127 (0.038)	0.826	18
21.0	0.303 (0.076)	0.022 (0.002)	0.986	0.062 (0.007)	0.983	0.166 (0.034)	0.961	17
25.2	0.729 (0.073)	0.115 (0.016)	0.941	0.160 (0.031)	0.906	0.215 (0.057)	0.855	16
26.3	1.243 (0.122)	0.191 (0.044)	0.900	0.255 (0.030)	0.979	0.319 (0.006)	1.000	11
Bodorka								
7.5	0.967 (0.201)	0.037 (0.011)	0.833	0.042 (0.016)	0.770	0.047 (0.023)	0.703	16
8.1	0.485 (0.111)	0.011 (0.002)	0.933	0.019 (0.002)	0.957	0.033 (0.003)	0.976	18
8.2	0.842 (0.133)	0.022 (0.006)	0.832	0.032 (0.008)	0.857	0.045 (0.011)	0.877	20
11.0	0.544 (0.103)	0.022 (0.002)	0.985	0.035 (0.001)	0.998	0.056 (0.001)	1.000	13
17.7	1.534 (0.295)	0.088 (0.022)	0.833	0.115 (0.025)	0.907	0.139 (0.024)	0.953	20
18.3	1.312 (0.240)	0.132 (0.038)	0.849	0.131 (0.050)	0.774	0.130 (0.061)	0.702	15
20.8	0.870 (0.171)	0.105 (0.011)	0.967	0.162 (0.006)	0.996	0.236 (0.012)	0.997	14
25.2	1.343 (0.231)	0.227 (0.063)	0.799	0.220 (0.079)	0.731	0.206 (0.093)	0.657	16
26.3	0.413 (0.121)	0.048 (0.010)	0.873	0.093 (0.019)	0.890	0.172 (0.039)	0.885	17
Ezüstkárász								
8.7	0.216 (0.015)	0.011 (0.003)	0.810	0.025 (0.008)	0.763	0.059 (0.022)	0.717	16
11.6	0.476 (0.103)	0.024 (0.030)	0.318*	0.063 (0.069)	0.400	0.074 (0.073)	0.550	9
13.8	0.432 (0.086)	0.029 (0.001)	0.995	0.063 (0.006)	0.990	0.126 (0.034)	0.935	15
15.7	0.465 (0.123)	0.030 (0.012)	0.704	0.063 (0.023)	0.799	0.132 (0.039)	0.891	9
19.8	0.326 (0.092)	0.039 (0.003)	0.990	0.092 (0.003)	0.999	0.205 (0.028)	0.976	12
21.8	0.230 (0.057)	0.026 (0.003)	0.965	0.074 (0.013)	0.927	0.188 (0.051)	0.853	30
Ponty								
15.7	2.736 (0.745)	0.205 (0.005)	0.999	0.162 (0.010)	0.995	0.123 (0.022)	0.965	9
19.8	1.205 (0.302)	0.167 (0.039)	0.899	0.243 (0.022)	0.989	0.313 (0.016)	0.998	12
25.8	1.321 (0.312)	0.204 (0.036)	0.940	0.292 (0.005)	0.999	0.371 (0.071)	0.976	9

2. táblázat. Pontyfélék általános bélürülési modelljeinek paraméterei a Balatonban.

	B (S.E.)	*p* (S.E.)	*b* (S.E.)	$r^2_{kor.}$
Dévérkeszeg	0.810 (0.146)	0.038 (0.018)	0.039 (0.011)	0.874
Karika keszeg	1.044 (0.133)	0.040 (0.009)	0.069 (0.010)	0.873
Bodorka	1.240 (0.173)	0.028 (0.006)	0.084 (0.011)	0.848
Ezüstkárász	1.127 (0.323)	0.036 (0.021)	0.088 (0.023)	0.878
Ponty	0.362 (0.088)	0.087 (0.019)	0.046 (0.011)	0.991

1.3.2. Az exponenciális bélürülési ráta hőmérséklet függése

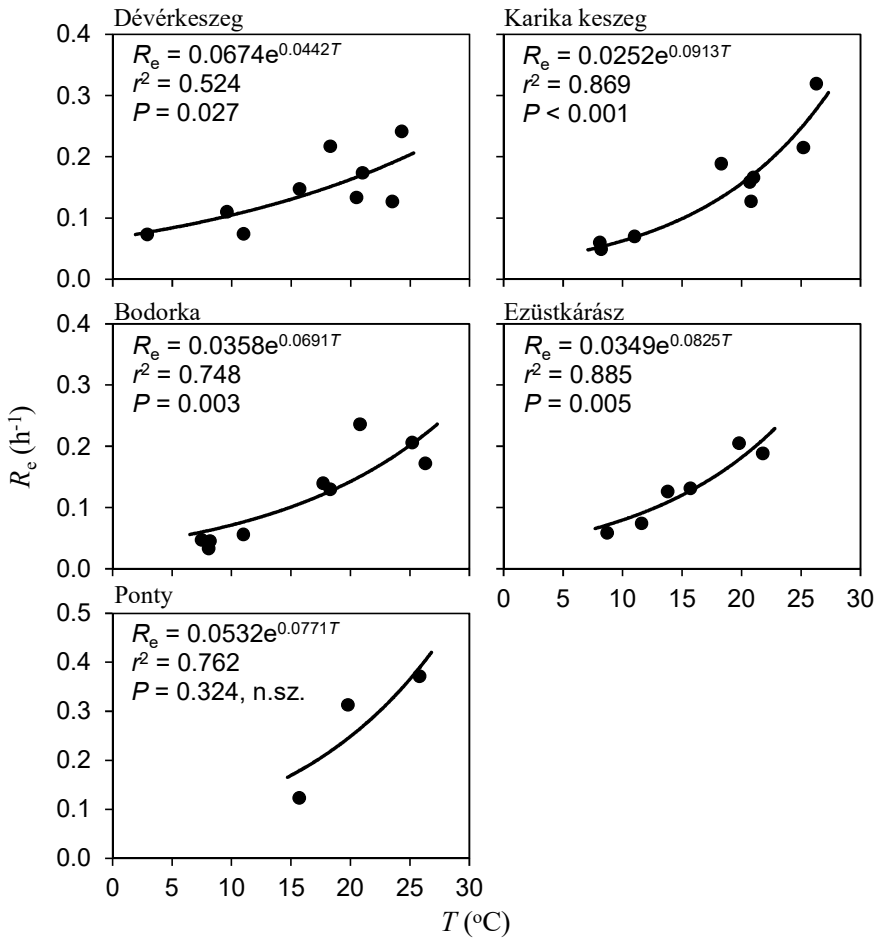
Az exponenciális modellből származtatott bélürülési ráta (R_e) exponenciálisan nőtt a vízhőmérséklettel a dévérkeszeg, a karika keszeg, a bodorka és az ezüstkárász esetében (ANOVA, $F_{1;5\text{-}9}$=7.72-46.4, P<0.001-0.027) (1. ábra). A hőmérsékleti együttható 0.044 (S.E.=0.019) volt a dévérkeszegnél, 0.091 (S.E.=0.017) a karika keszegnél, 0.069 (S.E.=0.019) a bodorkánál és 0.083 (S.E.=0.017) az ezüstkárásznál. A ponty esetében a mindössze három sikeres mérés nem tette lehetővé ilyen összefüggés megalapozott leírását.

1.3.3. A bélteltség napi és évszakos változásai

A vizsgált fajok bélteltsége szignifikánsan különbözött (ANOVA, $F_{4;32}$=13.6, P<0.001). Az átlagos bélteltség a dévérkeszegnél volt a legalacsonyabb és a pontynál a legmagasabb, 0.08-0.29, illetve 0.36-1.99 g sz.t. 100 g n.halt.$^{-1}$ tartományban változva (2. ábra).

1.3.4. A napi táplálékfelvétel

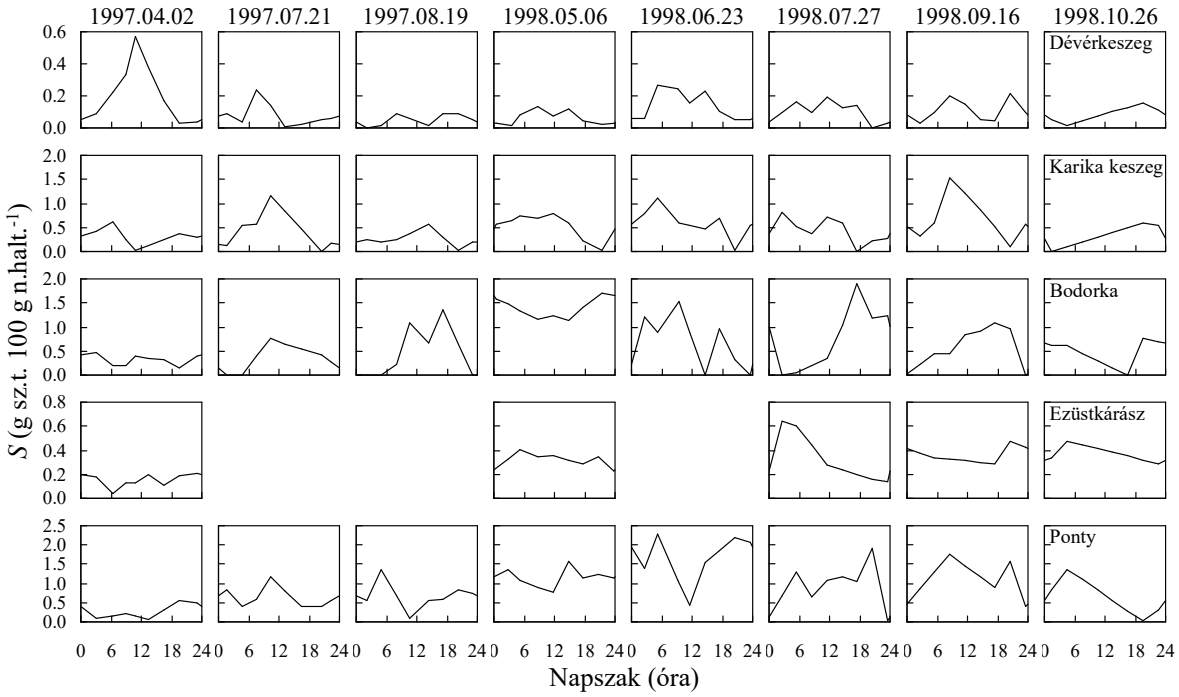
Az Eggers modell alapján kapott napi táplálékfelvétel becslések mindössze -4.3 - +7.3% eltérést mutattak az Elliott-Persson modellhez képest (3. táblázat). A két modell eredményei közötti eltérések egyik faj esetében sem voltak szignifikánsak (ANOVA, $F_{1;8\text{-}14}$<0.001, P>0.98). A továbbiakban csak az elfogadottabb Elliott-Persson modell eredményeit tárgyalom. Az egyes fajok napi táplálékfelvétele jelentősen különbözött egymástól (ANOVA, $F_{4;32}$=6.35, P<0.001). A 8.7-25.8 ^{o}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} volt.



1. ábra. Pontyfélék exponenciális bélürülési rátája (R_e) a vízhőmérséklet (T, °C) függvényében, a Balatonban.

1.3.5. A napi táplálékfelvétel hőmérséklet függése

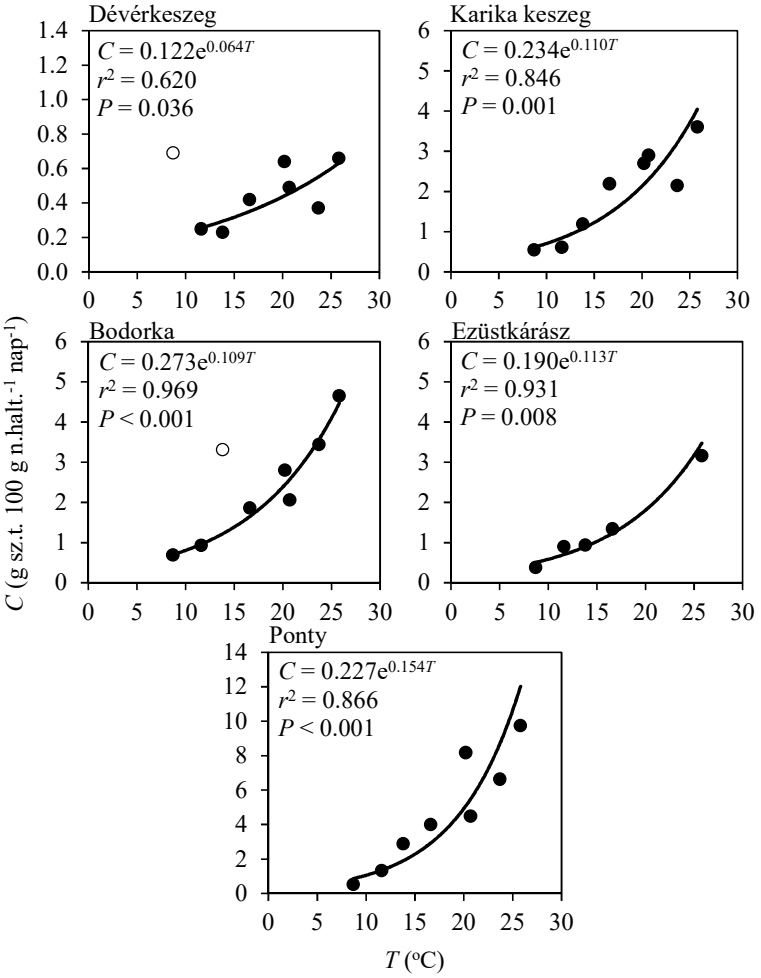
A vizsgált tartományban a napi táplálékfogyasztás exponenciálisan nőtt a vízhőmérséklettel a karika keszegnél, a bodorkánál, az ezüstkárásznál és a pontynál (ANOVA, $F_{1;4\text{-}7}$=14.5-40.3, P<0.001-0.009) (3. ábra). Ugyanakkor, a dévérkeszegnél ilyen szoros kapcsolat csak egy kiugró eredményt adó mérés (1997. április 2.) kizárása után mutatkozott (ANOVA, $F_{1;6}$=8.17, P=0.036). Az 1998. május 6-i kiugró adat kizárásával jelentősen javult a bodorkánál kapott összefüggés illeszkedése is, minthogy az r^2 ekkor 0.707-ről 0.969-re növekedett. A hőmérsékleti faktor a dévérkeszegnél megfigyelt 0.064 értéktől a pontynál megfigyelt 0.154 értékig változott.



2. ábra. Pontyfélék bélteltségének (S, g sz.t. 100 g n.halt.$^{-1}$) napszakos változásai az év különböző időszakaiban, a Balatonban.

3. táblázat. Pontyfélék napi táplálékfelvétele mintavételi alkalmanként az Eggers (C_{Eg}, g sz.t. 100 g n.halt.$^{-1}$ nap^{-1}) és az Elliott-Persson (C_{EP}) modellek alapján a Balatonban. Zárójelben a standard hiba került feltüntetésre.

		Dévérkeszeg		Karika keszeg		Bodorka		Ezüstkárász		Ponty	
	T (ºC)	C_{Eg}	C_{EP}	C_{Eg}	C_{EP}	C_{Eg}	C_{EP}	C_{Eg}	C_{EP}	C_{Eg}	C_{EP}
1997.04.02	8.7	0.68	0.69	0.59	0.55	0.70	0.69	0.36	0.38	0.50	0.52
		(0.27)	(0.46)	(0.24)	(0.54)	(0.31)	(0.69)	(0.12)	(0.15)	(0.15)	(0.72)
1997.07.21	20.7	0.48	0.49	2.87	2.90	2.06	2.06	-	-	4.41	4.49
		(0.20)	(0.25)	(1.23)	(1.45)	(0.92)	(1.06)			(1.36)	(2.39)
1997.08.19	23.7	0.37	0.37	2.16	2.15	3.50	3.44	-	-	6.60	6.64
		(0.15)	(0.15)	(0.97)	(1.05)	(1.56)	(1.52)			(1.76)	(1.80)
1998.05.06	13.8	0.23	0.23	1.16	1.19	3.31	3.31	0.94	0.94	2.89	2.89
		(0.10)	(0.22)	(0.49)	(0.88)	(1.41)	(1.27)	(0.31)	(0.38)	(0.75)	(1.59)
1998.06.23	20.2	0.67	0.64	2.81	2.70	2.68	2.80	-	-	8.49	8.18
		(0.26)	(0.24)	(1.20)	(1.41)	(1.23)	(1.72)			(2.09)	(1.82)
1998.07.27	25.8	0.66	0.66	3.61	3.61	4.65	4.65	3.16	3.16	9.74	9.74
		(0.29)	(0.40)	(1.53)	(1.22)	(2.12)	(2.14)	(1.14)	(1.13)	(3.03)	(3.65)
1998.09.16	16.6	0.42	0.42	2.19	2.19	1.86	1.86	1.34	1.34	4.00	4.00
		(0.19)	(0.35)	(1.03)	(2.33)	(0.81)	(1.03)	(0.45)	(0.63)	(1.34)	(3.74)
1998.10.26	11.6	0.25	0.25	0.61	0.61	0.93	0.93	0.90	0.90	1.33	1.33
		(0.11)	(0.22)	(0.27)	(0.77)	(0.43)	(1.16)	(0.29)	(0.47)	(0.35)	(1.01)



3. ábra. Pontyfélék napi táplálékfelvétele (C, g sz.t. 100 g n.halt.$^{-1}$ nap^{-1}; Elliott-Persson modell) a vízhőmérséklet (T, °C) függvényében, a Balatonban. A dévérkeszegnél (1997 április 2.) és a bodorkánál (1998 május 6.) egy-egy kiugró napi táplálékfelvétel érték (**O**) kizárásra került az elemzésből.

4. táblázat. Pontyfélék havonkénti átlagos napi (C_{napi}, g sz.t. 100 g n.halt.$^{-1}$ nap^{-1}) és éves táplálékfelvétele ($C_{éves}$, g sz.t. 100 g n.halt.$^{-1}$ év^{-1}) a Balatonban. A becslések az Elliott-Persson modellen alapuló napi táplálékfelvétel és a vízhőmérséklet kapcsolatát leíró összefüggéseken, valamint az egyes hónapokra jellemző hosszú távú átlaghőmérsékleteken ($T_{átl.}$, °C) alapulnak.

	C_{napi}												$C_{éves}$
	Jan.	Febr.	Márc.	Ápr.	Máj.	Jún.	Júl.	Aug.	Szept.	Okt.	Nov.	Dec.	
$T_{átl.}$	1.0	1.7	4.6	10.8	16.5	19.9	22.7	22.1	17.4	11.8	5.2	1.8	11.3
Dévérkeszeg	0.13	0.14	0.16	0.24	0.35	0.44	0.52	0.50	0.37	0.26	0.17	0.14	104
Karika keszeg	0.26	0.28	0.39	0.77	1.44	2.09	2.84	2.66	1.59	0.86	0.42	0.29	424
Bodorka	0.30	0.33	0.45	0.89	1.65	2.39	3.24	3.04	1.82	0.99	0.48	0.33	487
Ezüstkárász	0.21	0.23	0.32	0.64	1.23	1.80	2.47	2.31	1.36	0.72	0.34	0.23	363
Ponty	0.26	0.29	0.46	1.20	2.88	4.86	7.49	6.83	3.31	1.40	0.51	0.30	913

1.3.6. Az éves táplálékfelvétel

A becslések alapján 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, míg a pontynál 913%-a, feltételezve, hogy az egyes populációk teljes biomasszája éves szinten állandó (4. táblázat). Ezen értékek rendre megfelelnek 498%, 1053%, 1289%, 1207% és 1969% élő biomasszában mért táplálékfelvételnek a dévérkeszegre, a karika keszegre, a bodorkára, az ezüstkárászra és a pontyra vonatkozólag.

1.4. Értékelés

1.4.1. A bélürülés időbeni lefutása

Összhangban más pontyféléken végzett megfigyelésekkel (Kitchell *et al.* 1978, Persson 1982, Garcia & Adelman 1985, Krasznopjor 1989), az exponenciális modell jelen esetben is megfelelőnek bizonyult a pontyfélék bélürülésének időbeni leírására. A tesztelt modellek illeszkedése között azonban sok esetben nem mutatkozott lényegi eltérés. Valójában, egyszeri kísérletek nem is elégségesek a bélürülés dinamikájának általános jellemzésére, az csak a rendelkezésre álló vizsgálatok eredményeinek összegzésével tehető meg. Ugyanis, az adott kísérleti körülmények jelentősen befolyásolhatják a bélürülés lefutásának finom karakterisztikáját (Hayward & Bushman 1994, Temming & Andersen 1994, Pääkkönen & Marjomäki 1997). Szélsőséges példaként említhetők Temming & Andersen (1994) megfigyelései, akik a ragadozó Atlanti tőkehal (*Gadus morhua*) gyomorürülését modellezték a vízhőmérsékletet is magában foglaló általános modellel és igen jelentős variabilitást találtak a görbe paraméter értékét (*B*) illetően, amely -1.31 és 2.86 közötti változott kísérleteik során. A gyorsabban emészthető táplálékot fogyasztó pontyféléknél ilyen méretű eltéréseket azonban nem tapasztaltam. Az általános modellben a görbe paraméterre kapott becslések 0.81 és 1.24 között változtak a dévérkeszeg, a karika keszeg, a bodorka és az ezüstkárász esetében. Ezen értékek közel esnek az exponenciális összefüggést jelentő *B*=1 értékhez, amely lényegében alátámasztja az egyedi vizsgálatok alapján, a bélürülés lefutására vonatkozó megállapításokat. Kis különbségek esetén pedig érdemes az egyszerűbb, vagy a felhasználás szempontjából kézenfekvőbb modellt választani (Bromley 1994, Andersen 1998). Bár a három sikeres mérésem kevés hasonló következtetés levonásához a pontyot illetően, ám Garcia & Adelman (1985) vizsgálata alapján valószínűsíthető, hogy e faj esetében is megfelelő lehet az exponenciális modell. Mindezek alapján, az itt vizsgált öt pontyféle bélürülésének leírására az exponenciális modell használata javasolható.

Jobling (1986) szerint, az exponenciális modell általában az apróbb, könnyen emészthető és relatíve kis energiatartalmú egységekből álló táplálék ürülésének leírására a legmegfelelőbb, míg a nagy és magas energiát képviselő táplálék ürülése inkább lineáris lefutású. Az öt pontyféle tápláléka a vizsgált méretcsoportokat tekintve jelentősen eltérő a Balatonban: a dévérkeszeg elsősorban árvaszúnyog lárvákat és zooplanktont; a karika keszeg vándorkagylót (*Dreissena polymorpha*), *Chelicorophium curvispinum* rákot és

fonalas algát; a bodorka fonalas algát, vándorkagylót és csigákat; az ezüstkárász elhalt növényi törmeléket (detritusz) és zooplanktont; míg a ponty vándorkagylót és kisebb részben árvaszúnyog lárvákat fogyaszt (Specziár *et al.* 1997, lásd majd még 2.3.1. fejezet). Ezen táplálékok táp- és energiaértéke ugyan jelentősen eltérő, ám összességében az exponenciális modell kritériumaihoz (kis táplálék egységek) állnak közelebb.

1.4.2. Az exponenciális bélürülési ráta hőmérséklet függése

Vizsgálati eredményeim megerősítik azon korábbi feltételezéseket, miszerint az exponenciális bélürülési modellben szereplő bélürülési ráta hőmérséklet függése szintén exponenciális lehet (Elliott 1972, Persson 1979, 1982, Krasznopjor 1989, Andersen 1999). A bélürülési ráta és a hőmérséklet kapcsolatát leíró összefüggések egyben lehetőséget adnak eredményeim más, eltérő vízhőmérsékleteken végzett vizsgálatok eredményeivel is.

A bodorka bélürülési rátája jelentősen kisebbeknek bizonyult, azaz a bél kiürülése tovább tartott adott hőmérséklet mellett a Balatonban, mint Persson (1982) laboratórium megfigyelései során. Az eltérés részben módszertani különbségekkel magyarázható. Persson ugyanis csupán a bélcsatorna első felét vonta be a vizsgálataiba, míg én a teljes bélcsatorna ürülését vizsgáltam. A bélcsatorna kezdeti szakaszára viszont jóval magasabb ürülési ráta jellemző, mint a teljes bélcsatornára (Grove & Crawford 1980, Boisclair & Leggett 1988, Boisclair & Marchand 1993). Ráadásul, Persson (1982) a bélben található táplálék mennyiségét hamumentes tömegben (~száraz szerves anyag) mérte, még én, a jelenség szempontjából relevánsabbnak vélt teljes száraz tömegben. A teljes száraz tömeg tartalmazza a táplálék akár jelentős részét kitevő, emészthetetlen, szervetlen komponenseket is (pl. kagylóhéj), amelyek ürülése viszont gyakran a leglassabb (Jobling 1986). Ezen felül, a bélürülési ráta szintén jelentősen különbözhet terepi és laboratóriumi körülmények között. Az előbbi esetben a halak begyűjtés során jelentkező stressz (Boisclair & Leggett 1988), míg az utóbbinál a kísérletet megelőző éheztetés torzíthatja az eredményeket (Windell 1967, Elliott 1972). Végezetül, a két kísérletben (Balaton *vs.* Persson 1982) a halak tápláléka is eltért.

A dévérkeszeg Balatonban megfigyelt bélürülési ráta értékei közel esnek Krasznopjor (1989) laboratóriumban, konstans táplálkozási intenzitás mellett tett becsléseihez; a 10-25 °C vízhőmérséklet tartományban mindössze -25-+25% eltérést mutatott a két vizsgálat eredménye.

Garcia & Adelman (1985) a balatoni kísérletekhez nagyon hasonló körülmények között vizsgálták a ponty bélürülését a Mississippi folyóban. Mégis, a Balatonban megfigyelt bélürülési ráták jóval magasabbak voltak, főleg 20 °C feletti vízhőmérsékletnél. A hasonló módszertan miatt, e különbség okai feltehetően elsősorban a fogyasztott táplálék összetételében és a kezdeti bélteltség eltéréseiben keresendők (Hofer *et al.* 1982, Krasznopjor 1989, Andersen 1998).

A fogyasztott táplálék egységeinek mérete ugyancsak befolyásolhatja a bélürülés lefolyását (összefoglalók: Jobling 1986, Persson 1986a, Bromley 1994). Ugyanakkor, e tényező figyelembevétele a terepi vizsgálatok során ritkán lehetséges, hiszen az egyes egyedek tápláléka önmagában is vegyes, illetve egyedenként is eltérő. Ráadásul, a

táplálékalkotók mérete csak a kiindulási időpontban megvizsgált egyedekre határozható meg. A bélürülés sebessége függ a halak méretétől is; ivadékkorban általában gyorsabb a folyamat. Ezen hatás csökkentésére igyekeztem a vizsgálatba bevont halakat viszonylag szűk mérettartományon belül tartani, illetve a halak tömegéhez viszonyított relatív bélteltséggel számoltam, amely ellensúlyozza a méretbeli variabilitás torzító hatását (Thorpe 1977, Garcia & Adelman 1985, Pillar & Barange 1995, Grant & Kott 1999).

1.4.3. A napi táplálékfogyasztás

Kísérleteim során az Elliott-Persson és az Eggers modellek által becsült napi táplálékfogyasztás értékek legnagyobb eltérés is mindössze 7.3% volt és a 3 órás időintervallumok tartása esetén, a különbség közelített a nullához. A két modell eredményeinek egyezése az 1998. júliusi-októberi vizsgálatok során pedig nem meglepő, hiszen ha a mintavételi időközök egyenlők, illetve a 24 órás vizsgálat kezdetén és végén a bélteltségi értékek azonosak, akkor az Elliott-Persson modell matematikailag az Eggers modellé egyszerűsödik (Elliott & Persson 1978, Elliott 1979). Az előzetesen kitűzött 3 óránkénti mintavételi időrend általában akkor változott, ha a hálók túl sok halat fogtak (pl. április és június között éjszaka) és így a minták feldolgozása és a hálók rendbetétele elhúzódott. Ugyanakkor, a becslések standard hibája jóval kisebb volt az Eggers modellnél. Ugyanis, míg az Eggers modellnél a hiba a becsült táplálékfelvétel értékének a 25-47%-a között szóródott 36%-os átlag mellett, addig az Elliott-Persson modell hibája 22-138% volt 64% átlag mellett. Ezen eredmények jó összhangban vannak Boisclair & Leggett (1988), valamint Boisclair & Marchand (1993) megfigyeléseivel is, és erősítik azon vélekedés jogosságát, miszerint az Eggers modell statisztikai szempontból előnyösebb. Ugyanakkor, a viszonylagosan magas standard hibák rámutatnak a terepen végzett táplálékfelvétel becslések bizonytalanságára is. E bizonytalanságban szerepet játszik többek között, hogy a halak táplálkozási ritmusa egyedenként is különbözhet.

A dévérkeszeg táplálékfelvételét illetően több becslés is készült már a bioenergetikai modell (Kozlova & Panaszenko 1977, Tolonen *et al.* 2000) és egy, a napi táplálkozási ritmuson alapuló modell alapján (Kogan 1963, Nebolszina 1968, Zadorozsnaja 1977, Jermolin 1979). Ezen utóbbi, titokzatos szovjet módszer pontos leírását azonban a szerzők által rendre hivatkozott mű (Kogan 1963) sem tartalmazza. E vizsgálatok a napi táplálékfelvételt nedves tömegben mérve 0.3-2.9%-nak találták a Cimljánszki tározóban (Kogan 1963), 1.1-2.1%-nak a Volgográdi tározóban (Nebolszina 1968), 0.6-6.4%-nak a Mozsajszki tározóban (Zadorozsnaja 1977) és 0.4-3.8%-nak a Szaratovi tározóban (Jermolin 1979). Azonos mértékegységben (nedves biomassza) kifejezve, a balatoni eredmények 1.1-3.3%-nak felelnek meg és így az említett adatokkal többé-kevésbé egybevágnak. Ugyanakkor, megállapítható, hogy a Balatonban a dévérkeszeg napi táplálékfelvétele jóval kisebb, mint a másik négy pontyféléé.

A karika keszeg táplálékfelvételéről az egyetlen elérhető adatot Zadorozsnaja (1978) közölte a Mozsajszki tározóra vonatkozóan, a már említett Kogan-féle módszer alapján. E kutatás a napi táplálékfelvételt nedves biomasszában mérve 1.0-5.1%, míg az éves táplálékfelvételt 500-700% értékre becsülte a hal tömegéhez viszonyítva. Tekintettel a

Mozsajszki tározónak a Balatonénál alacsonyabb vízhőmérsékletére, az áprilisi-októberi időszakban 2.4-21.0 °C, az általam becsült napi és éves táplálékfelvételnél kisebb értékek természetesnek vehetőek.

A legtöbb adat a bodorka táplálékfelvételét illetően áll rendelkezésünkre (Prejs 1978, Persson 1982, 1983a, Mehner & Heerkloss 1994, Horppila & Peltonen 1997, Pyka 1999, Tolonen *et al.* 2000). Ezen becslések rámutatnak, hogy a bodorka táplálékfelvétele igen széles határok között változhat az élőhelytől, a vízhőmérséklettől és a halak méretétől függően. A napi táplálékfelvétel nedves tömegben mérve nyáron rendszerint meghaladja a 10-15%-ot, főként, amikor a bodorka növényi táplálékot fogyaszt (algát vagy hínárt) (Prejs 1978, Hofer *et al.* 1982). Viszont, a bodorka táplálékfelvétele a Balatonban más vízterületekhez viszonyítva is magas volt, amely egyben a kimagaslóan jó növekedési ütemében is kifejeződésre jut (Specziár *et al.* 1997, Specziár 1999b).

Kevern (1966) egy radioizotópos módszer segítségével a detritusszal és algával táplálkozó ponty (átlagos testtömeg 137 g) napi táplálékfelvételét a hal tömegéhez mérten, nedves tömegben 3.9% értékre becsülte. Kevern becslése éves szinten 1423% testtömeghez viszonyított táplálékfelvételnek felel meg, amely a Balatonra becsült értéknél alacsonyabb. Garcia & Adelman (1985) az Eggers modell segítségével a ponty napi táplálékfelvételét 0.4-4.1 g sz.t. 100 g n.halt.$^{-1}$ nap^{-1} értékre becsülte a Mississippi folyóban. Ezen érték jelentősen elmarad a Balatonban megfigyeltektől, annak ellenére, hogy a vizsgált hőmérséklet tartomány (9.0-26.5°C illetve 8.7-25.8°C) a két esetben hasonló volt. Minthogy a két vizsgálat során követett eljárás is hasonló volt, a táplálékfelvételben mutatkozó eltérések feltehetően a két ponty populáció eltérő táplálkozási szokásaiból adódhatnak. A Balatonban a ponty puhatestűeket fogyaszt, különösképpen a sűrű telepeket alkotó vándorkagylót, és igen gyors növekedést mutat (Specziár *et al.* 1997, Specziár & Turcsányi 2018). Ezzel szemben, a Mississippi folyóban a ponty főként növényi eredetű táplálékot (alga, detritusz és magok) fogyaszt (Garcia & Adelman 1985) amely ezen, alapjában véve üledékfaunát fogyasztó faj kedvezőtlen táplálkozási feltételeire utalhat.

Érdemes tudatában lennünk az eredményeket esetlegesen befolyásoló vizsgálati tényezőkkel. A balatoni gyűjtéseket kopoltyúhálóval végeztem, amely, mint passzív halászati eszköz az aktívabb egyedeket nagyobb hatásfokkal fogja meg. Ezen egyedekről feltételezhető viszont, hogy intenzívebben táplálkoznak, amely a populáció táplálékfelvételének felülbecsléshez vezethet (Hayward *et al.* 1989). A táplálkozási ritmuson alapuló napi táplálékfelvétel becslések pontosságát emellett jelentős mértékben meghatározza a bélürülési ráta becslésének precizitása. Mint már szó volt róla, a bélürülési rátát számos biotikus és abiotikus tényező befolyásolja, így azt célszerű a természetes körülményeket minél jobban közelítő feltételek mellett meghatározni (Thorpe 1977, Bromley 1987, 1994). Ugyanakkor, az *in situ* kísérletek során fellépő stressz és a további táplálékfelvétel hiánya vezethetnek a bélürülési ráta alulbecsléséhez (Boisclair & Leggett 1988, Krasznopjor 1989).

1.4.4. A napi táplálékfogyasztás hőmérséklet függése

A halak táplálékfogyasztása rendszerint növekszik a vízhőmérséklet emelkedésével párhuzamosan, legalábbis az adott fajra jellemző kritikus hőmérsékletig (Winberg 1956, Warren & Davis 1967, Jobling 1994). A balatoni pontyféléknél ez a kapcsolat exponenciálisnak bizonyult. Mindezek mellett, a dévérkeszegnél és a bodorkánál előfordultak kiugró napi táplálékfelvétel értékek is, jelezvén, hogy a táplálékfelvételt a hőmérsékleten kívül egyéb tényezők is jelentős mértékben befolyásolhatják. A kiugró értékek a dévérkeszegnél 1997 április 2-án, míg a bodorkánál 1998 május 6-án voltak, és az általános összefüggés alapján az adott vízhőmérsékletre interpolálható értékeket 3.3-szoros illetve 2.7-szeres mértékben haladták meg. A nagyobb tavaszi táplálékfelvétel egyfelől a szaporodási ciklussal, másfelől a táplálékszervezetek nagyobb mennyiségével állhat összefüggésben. Ezen időszak alatt végzett gyakoribb mintavételek minden bizonnyal számottevően javítanák az éves táplálékfelvétel becslések pontosságát.

1.4.5. Az éves táplálékfelvétel

Az éves táplálékfelvétel becslése során feltételeztem, hogy a napi táplálékfelvétel és a vízhőmérséklet kapcsolata ugyanaz az itt nem vizsgált hidegvízi időszakban (novembertől márciusig), mint a vizsgált április és október közötti időszakban, vagyis az összefüggés kiterjeszthető. Ez természetesen nem feltétlenül van így, ami hibát okozhat az éves táplálékfelvétel becslésénél. Mivel azonban a Balatonban a vízhőmérséklet télen igen alacsony és ekkor a halak anyagcseréje is nagyon lelassul, ezért ekkor a táplálékfelvétel is alacsony. Valójában, a teljes becsült éves táplálékfelvételnek fajtól függően 79-94%-a a tanulmányozott, április és október közötti időszakra esik. Tehát, az extrapolációból eredő esetleges hiba az éves táplálékfelvételhez viszonyítva szintén csekély lehet.

1.5. Következtetések

Igazoltam, hogy a Balatonban a dévérkeszeg, a karika keszeg, a bodorka és az ezüstkárász bélürülése jól leírható az exponenciális modellel. A bélürülési ráta e fajoknál szintén exponenciálisan nő a vízhőmérséklettel. A vizsgált öt halfaj napi táplálékfeltétele adott vízhőmérsékleten nagyon eltérő, többek között, táplálékigényük, táplálékellátottságuk és táplálékuk minőségének különbözősége miatt. Megállapítható továbbá, hogy a Balatonban jó növekedést mutató fajok (bodorka, ponty) táplálékfelvétele is intenzívebb itt, mint más vízterületeken általában, míg a Balatonban gyenge növekedést mutató dévérkeszeg becsült táplálékfelvétele alacsony ugyanilyen összevetésben. A napi táplálékfelvétel mind az öt vizsgált halfaj esetében szoros, exponenciális kapcsolatot mutat a vízhőmérséklettel. A leírt összefüggések jó alapul szolgálhatnak a Balatonon és más, hasonló táplálékbázissal rendelkező vízterületeken a napi és éves táplálékfelvétel becsléséhez.

2. A halak egyedfejlődését kísérő táplálékváltások és hatásuk a fajon belüli és fajok közötti táplálékmegosztásra a Balatonban [3, 4, 5, 6, 7]

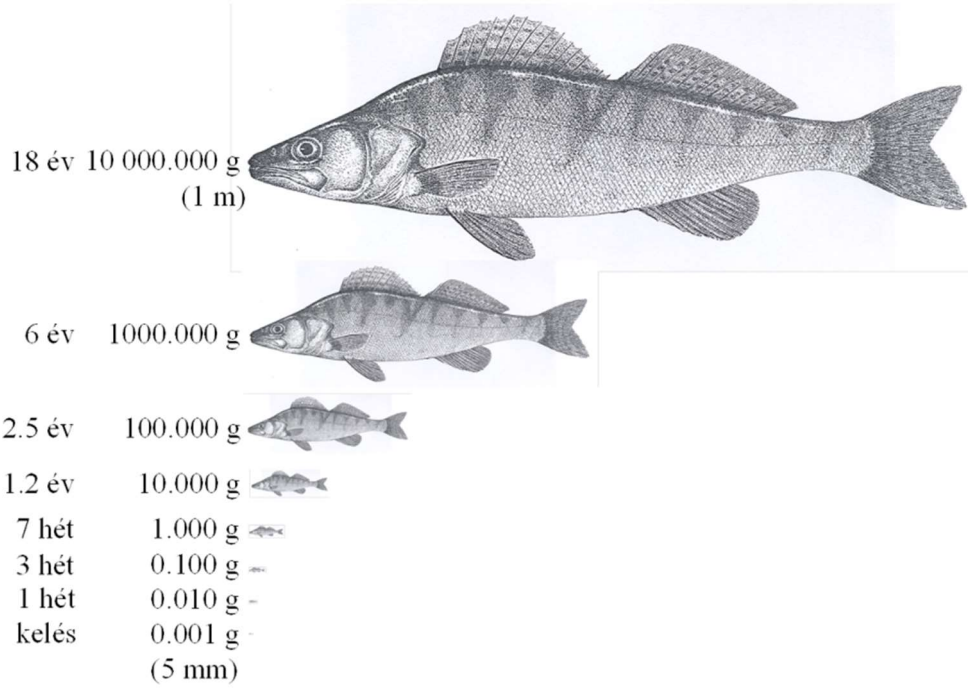
2.1. Bevezetés

A közösségek ökológiáról alkotott elképzeléseink rendszerint fajalapú modellekre támaszkodnak, amelyeknél egy faj egyedeit funkcionális szempontból azonosnak tekintjük (Nakazawa 2015). Történik mindez annak ismeretében, hogy jól tudjuk, valójában az egyedek közti variabilitás megléte általános a természetben és esetenként akár a fajok közötti variabilitás mértékét is meghaladhatja (Polis 1984, Muñoz & Ojeda 1998, Woodward & Hildrew 2002, Bolnick *et al.* 2003). Mind elméleti, mind kísérletes oldalról számos példát ismerünk arra vonatkozóan, hogy milyen nagy jelentősége lehet a fajon belüli funkcionális variabilitásnak egy rendszer működése szempontjából (Schreiber & Rudolf 2008, Guill 2009, Miller & Rudolf 2011, van Leeuwen *et al.* 2013, Rudolf & Rasmussen 2013, Nakazawa 2015). Ezen ellentmondásnak vélhetően az egyik fő oka, hogy az egyedek közti variabilitásról még mindig túl keveset tudunk ahhoz, hogy azt az ökológiai modellekbe általánosan beépíthessük.

Az egyedek közti funkcionális variabilitásért felelős tényezők közül minden bizonnyal a testméret okozta hatásokat tekinthetjük az egyik legjelentősebbeknek (Polis 1984, Werner & Gilliam 1984, Persson 1999, Benton *et al.* 2006, Hildrew *et al.* 2007). Szinte minden élőlény növekszik egyedfejlődése során, a születéstől a halálig (Wilbur 1980). A növekedés során változhat az egyed morfológiája, fiziológiája és viselkedése (Peters 1986, Werner 1988, Brown & West 2000; Dial *et al.* 2008). Mindezen tényezők pedig többek között befolyásolják az élőlények zsákmányszerzési képességeit, tehát forrás használatát és ökológiai funkcióját.

Azon szervezeteknél, amelyek fejlődésük során jelentősen növelik testméretüket, mint például a halak (3-9 nagyságrendnyi változás!; 4. ábra), a méretfüggő folyamatok különös fontossággal bírnak (Cohen *et al.* 1993a, Houde 1997, Persson 1988, Hildrew *et al.* 2007, Dial *et al.* 2008). A nagyarányú növekedés miatt a halaknak rendszerint táplálék- és élőhely váltásokra van szükségük, hogy biztosítani tudják a fejlődésüket optimálisan szolgáló feltételeket (Werner & Hall 1976, Werner & Gilliam 1984, Persson 1988, Olson 1996, Mittelbach & Persson 1998, Sherwood *et al.* 2002). A növekedést kísérő táplálékváltások jellemző tendenciája a táplálék méretének növekedése (Mittelbach & Persson 1998, Scharf *et al.* 2000). Ugyanakkor, a legtöbb táplálféktípus esetében a méret egy jól meghatározott intervallumba esik, így a nagyobb táplálékra történő váltás bizonyos méret felett már csak táplálféktípus váltás révén lehetséges (Werner 1988, Mittelbach & Persson 1998). Ennél fogva a sikeres váltáshoz mind a váltás előtt álló egyednek készen kell állnia - a kellő méret elérésével - mind a soron következő táplálékforrásnak elérhetőnek kell lennie megfelelő sűrűségben (van Densen 1985, Mehner *et al.* 1996, van Densen *et al.* 1996, García-Berthou 2002). Egy meghiúsuló vagy kitolódó táplálékváltásnak gyakori következménye a növekedés megtorpanása, a mortalitás növekedése és ezek populációs szintű velejárói (Juanes 1994, Houde 1997, Mittelbach & Persson 1998, Lappalainen *et al.* 2000). Vagyis a

növekedés során szükségessé váló (ontogenetikus) táplálékváltások az egyed és a populáció sorsa szempontjából kritikus életszakaszok.



4. ábra. A fogassüllő tömegének változása a kor függvényében a Balatonban.

A növekedést kísérő táplálékváltások időzítésének kötöttsége és intenzitásának mértéke fajokén nagyon eltérő lehet. Természetes, hogy bővebb ismeretekkel főként a szigorú időzítés mellett (értsd pontosan behatárolható mérettartományban) és markánsan váltó fajokat illetően vannak, míg az e tekintetben rugalmasabb fajok ilyetén folyamatairól hiányosabb a tudásunk. Ennek nyilvánvaló oka, hogy az előbbi fajok esetében a váltáshoz kapcsolódó járulékos jelenségek is sokkal markánsabbak akár az egyed, a populáció vagy a közösség szintjén vizsgáljuk azokat. Tipikus táplálékváltónak tekintjük általában a kifejlett korban halfogyasztó fajokat (Persson & Greenberg 1990, Olson 1996, Mittelbach & Persson 1988, Persson & Brönmark 2002a). Időzítéstől és intenzitástól függetlenül, a táplálékváltások nyilvánvalóan funkcionális szempontból is szakaszokra tagolják az egyed, illetve a faj életét, ezáltal befolyásolva mind az adott faj méretcsoportjai (Ward *et al.* 2006), mind a fajok közötti (Muñoz & Ojeda 1998, Piet *et al.* 1999, Amundsen *et al.* 2003) táplálkozási kölcsönhatásokat. A funkcionalitás egyedfejlődés során fellépő változásainak végső következménye pedig lehet változatos populációs ciklus (Persson 1983b, Claessen *et al.* 2000, Persson *et al.* 2000), a populáció, valamely okból történő összeomlását követő, meghiúsuló regenerációja (Walters & Kitchell 2001, Bundy & Fanning 2005, Casini *et al.* 2008), vagy amennyiben az adott faj kulcsszerepet tölt be egy ökoszisztémán belül, akkor akár rendszer szintű alternatív egyensúlyi állapotok is létrejöhetnek a táplálékváltást befolyásoló körülmények függvényében (Persson *et al.* 2007, van Leeuwen *et al.* 2013, Wollrab *et al.* 2013).

A taxonómiai megközelítés mellett, a funkcionális csoportokon, vagy más néven gildeken, alapuló elemzéseket is mind kiterjedtebben használjuk az ökológiában. Ez a kategorikus megközelítés különösen hasznosnak bizonyulhat egyfelől az összetett rendszerek egyszerűsített modellezésénél, másrészt a nagyléptékű összehasonlításoknál, ahol eltérő fajkészletű rendszereket hozhatunk ily módon közös nevezőre (Heino *et al.* 2013). A gild koncepció Root (1967) munkájához köthető, aki a gildet úgy definiálta, mint „*a fajok egy olyan csoportja, amely a környezeti források azonos szeletét hasonló módon hasznosítja*". Az idők folyamán a koncepció sokat fejlődött és a kifinomultabb modellek már a fajon belüli méretfüggő különbségeket is igyekeznek figyelembe venni a táplálkozási és anyagforgalmi folyamatok leírásánál (Werner & Gilliam 1984, Cohen *et al.* 1993b, Gerking 1994, Muñoz & Ojeda 1998, Garrison & Link 2000, Woodward & Hildrew 2002, Blondel 2003). Ugyanakkor, a legtöbb ilyen tanulmányban a méret szerinti csoportbeosztást rendszerint előzetesen, elnagyolt és szubjektív szempontok alapján végzik el, mint például a minták méreteloszlása, vagy az ivarérés feltételezett ideje. A halegyüttesen belüli méretfüggő forráshasználatot valamivel nagyobb felbontásban vizsgálták Piet *et al.* (1999) és Amundsen *et al.* (2003), akik hat illetve tíz méretcsoportot különböztettek meg. További nehézség, ilyen tanulmányt előzőleg nem is találtam, az egyes fajok teljes várható élettartamának lefedése közösségi szintű vizsgálatoknál. Hiszen, tekintettel a halak egyedfejlődését jellemző, több nagyságrendnyi méretgyarapodásra és esetenkénti markáns élőhely váltásokra, az említett cél elérése roppant komplex mintavételi stratégiát és nagy mintaelem számot igényel. Ugyanakkor, erre mégis szükség lenne, hiszen az anyagforgalmi kapcsolatok elemzésénél a méretskála alkalmazott felbontása és kiterjedése számottevően befolyásolhatja eredményeinket, attól függően, milyen pontosan tudjuk meghatározni a táplálékváltások idejét és mintázatát, illetve a gild tagságot. Mindez pedig végső soron kihat a fajon belüli és fajok közötti táplálékforrás felosztásra vonatkozó következtetéseinkre. További érv az előzetes, szubjektív gild kategorizálás ellen, hogy a fajok méretfüggő táplálkozási mintázatai jelentős rugalmasságot mutathatnak a rendelkezésre álló táplálékkészlet és a jelenlévő vetélytársak függvényében is (Bergman & Greenberg 1994, Persson & Brönmark 2002b).

Habár a növekedés során fellépő táplálékváltások a legtöbb halfajnál tetten érhetők, mégis a fajok meglepően csekély százalékáról rendelkezünk érdemi információkkal ezen folyamatok részleteit és egyedi, populációs, valamint közösségi szintű következményeit illetően. Ezért e fejezetben a Balaton példáján vizsgálom, miként változik a halak táplálékának összetétele a növekedés során és, hogy ezen változások milyen hatással vannak a fajon belüli és fajok közötti táplálékmegosztásra. Korábbi kutatások eredményei alapján tudjuk, hogy ezeknek a folyamatoknak a Balatonban is fontos szerepe lehet. A fogassüllő a Balatonban is mutatja a halfogyasztó fajokra általánosan jellemző táplálékváltási sémát (Tölg 1959, Tátrai & Ponyi 1976) és eltérések mutatkoznak az egyes méretcsoportok táplálékát illetően a dévérkeszegnél (Bíró *et al.* 1991) a folyami gébnél (*Neogobius fluviatilis*; Bíró 1995) és élőhelytől függően a küsznél (*Alburnus alburnus*; Bíró & Muskó 1995) is. Ráadásul, a Balatonon folytatott rendszeres halállomány vizsgálataink (Specziár *et al.* 2000, Specziár 2001, Tátrai *et al.* 2008, Erős *et al.* 2009, Specziár *et al.* 2009, Specziár 2010, György *et al.* 2012, Specziár *et al.* 2013) gyakorlati szempontból is támogattak egy ilyen, egyébként nagy mintavételi erőfeszítést követelő kutatást, hiszen így a minták

begyűjtése további erőfeszítést már alig követelt. Minthogy a döntően kopoltyúhálós mintavételre épülő halállomány vizsgálatok során a kifogott halak jelentős része amúgy is maradandóan károsodik, így a mintavétel negatív hatásai is jelentős mértékben ellensúlyozhatók a további tudományos eredmények elérésével. Ezen adottságokat kihasználva, lehetőségünk nyílt, hogy a vizsgálatokat minden, eddig e témában született tanulmánynál nagyobb fajszám és méretfelbontás mellett végezzük el, hét testtömeg nagyságrendnyi tartományt és a fajok többségénél a teljes élettartamot lefedve. A vizsgálatok célkitűzései a következőek voltak: (i) 15 halfajnál [bodorka, vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*), balin (*Aspius aspius*), küsz, karika keszeg, dévérkeszeg, garda (*Pelecus cultratus*), ezüstkárász, ponty, folyami géb, naphal (*Lepomis gibbosus*), vágódurbincs (*Gymnocephalus cernuus*), sügér (*Perca fluviatilis*), fogassüllő, kősüllő] meghatározni a táplálék összetételét a testméret függvényében a teljes balatoni élettartamra vonatkozóan; (ii) leírni a méretfüggő folyamatok hatását a fajon belüli táplálékmegosztásra; (iii) fajonként meghatározni a táplálkozási szempontból elkülönülő mérettartományokat és definiálni az egyedfejlődéshez köthető táplálékváltások idejét (mérettartományt); (iv) releváns fajpárok példáján jellemezni a méretfüggő folyamatok hatását a fajok közötti táplálékmegosztásra; valamint (v) feltárni a balatoni halegyüttes 15 halfaja által képviselt méretstrukturált táplálkozási gild rendszert.

2.2. Anyag és módszer

2.2.1. Mintavétel

Tekintettel a célkitűzésekben érintett halfajok magas számára, a teljes életciklust felölelő mérettartományra, a fajok és méretcsoportjaik változatos élőhely használatára, viselkedési sajátosságaira és foghatóságára, különösen komplex mintavételi módszertant kellett alkalmaznunk mind a halászati eljárások, mind a gyűjtések tér- és időbeni kiterjesztését illetően. A gyűjtések fő eszköze a sokpaneles kopoltyúháló volt, amely 14 féle, 5 és 80 mm között progresszíven növekedő szembőségű, 2.5 m (55 mm szembőségig) vagy 20 m (65 és 80 mm szembőségeknél) hosszú panelból állt. A vízmélységtől függően használtuk e hálók 1.5 és 3 m magas, fenékhez igazodó és 1.5 m mély, vízfelszínhez igazodó változatát, szükség szerint úgy kombinálva, hogy reprezentatívan vizsgálhassuk a teljes vízoszlopot (bővebben lásd: Specziár *et al.* 2009, Specziár 2010, Specziár *et al.* 2013). A kívánt mintaszám elérése érdekében a kihelyezett hálók teljes hosszának meghatározásakor figyelembe vettük a vizsgált vízterület feltételezett halállomány sűrűségét, a halászat időtartamát pedig fél és két óra között változtattuk a vízhőmérséklet (meleg vízben gyors az emésztés; 1. fejezet) és a halállomány sűrűségének függvényében. A kopoltyúhálókkal a nyílt víztereken a legtöbb halfaj 50 mm testhossznál nagyobb példányai jól gyűjthetőek voltak. E területeken a legkisebb méretcsoportokat 2 mm szembőségű vontatott hálókkal fogtuk meg, az aljzaton sikló szánkós hálóval (1 m széles és 0.34 m magas) és vízfelszíni keretes hálóval (1 m széles és 0.5 m magas), amelyeket hajóval 5.4-5.8 km óra^{-1} sebességgel vontattunk mintavételi helyenként 5-10 percig. A parti régió növényzettel benőtt és kövezéses részein élő halakat akkumulátoros halászgéppel (Smith-Root 12-B POW, szák

szembőség 1 és 6 mm; www.smith-root.com) gyűjtöttük, gumicsónakból. Minthogy az elektromos halászgép szintén nem volt alkalmas a legkorábbi, már táplálkozó fejlődési stádiumok (L<20 mm) gyűjtésére, így a parti régió halainak e méretcsoportjait egy 1 mm szembőségű kézi szákkal gyűjtöttük. A gyűjtéseket jellemzően a délelőtti időszakban végeztünk. A szükséges minták begyűjtése nemcsak változatos módszereket igényelt, hanem igen időigényes is volt. Így például, csak a gildekkel kapcsolatos elemzés esetében négy évet vett igénybe, 2004 és 2007 között (6815 egyed; 1. függelék). Ezért a szezonális hatások okozta esetleges, nem befolyásolható variancia kordában tartására a gyűjtéseket a május és augusztus közötti időszakra korlátoztuk.

A 15 vizsgált halfajból 11-nél lényegében a teljes élettartamot lefedően sikerültek a gyűjtések. Az ezüstkárász (ivadéka döntően a tavon kívülről érkezik) és a sügér legfiatalabb méretcsoportjait az időben nagyon korlátozott előfordulásuk és akkoriban még kis egyedszámuk miatt nem sikerült kellő számban begyűjteni. A ponty a Balatonban alig rendelkezik természetes utánpótlással, így a vizsgálható mérettartomány alsó határát a telepítések határozták meg. Meglepő módon, szintén problémát okozott a tó egyik leggyakoribb nyíltvízi halának, a gardának a 100 mm-nél kisebb egyedeit begyűjteni (lévén ugyanezekkel a módszerekkel az első éves gardák 2013-2017 során már jól gyűjthetővé váltak, a korábbi sikertelenségnek feltehetően populáció-dinamikai okai lehettek).

A vizsgálatokhoz szükséges halakat a fogást követően nyomban elöltük, mértük testhosszukat (L, a méretüktől függően 0.1-1 mm pontossággal) és testtömegüket (M, 0.001-1 g pontossággal), majd a kisebb (L~≤100 mm) példányokat egészben, a nagyobbaknak pedig csak az eltávolított bélrendszerét 4-10%-os (a minta tömegétől függően) formalinban tartósítottuk.

2.2.2. Táplálékelemzés

A táplálék összetételét a bél- és gyomortartalomból határoztuk meg. Az értékelhető béltartalmat nem tartalmazó egyedeket vizsgálatainknál egyáltalán nem vettük figyelembe, így azok a minta számokban sem szerepelnek. A tartósított mintákat feldolgozás előtt tiszta vízben pár napig áztattuk, a vizet időnként cseréltük, majd a bél- illetve gyomortartalmat kinyertük. Az elfogyasztott táplálékot, annak összetételétől függően mikroszkóp segítségével vagy puszta szemmel határoztuk. Tekintettel az egyes táplálékalkotók széles méretspektrumára és változatos állagára, a béltartalom egyedenkénti tömegszázalékos összetétele többféle eljárás segítségével került összegzésre. Legegyszerűbb esetben, a nagyobb és kompakt megtartású táplálékokat kategóriánként közvetlenül mértük 0.1 mg pontossággal. Ahol a közvetlen mérés nem volt lehetséges, de a táplálékalkotók jellege lehetővé tette a tömeg rekonstruálását valamely mérhető test paraméter alapján, ott az irodalmi (vízi gerinctelenek: Dumont *et al.* 1975, Vuille 1991, Benke *et al.* 1999, Johnston & Cunjak 1999; halak: Specziár 2010, 2011) és saját, nem közölt összefüggéseinket használva éltünk ezzel a lehetőséggel. Végül, a legkisebb halaknál, amelyeknél a táplálékalkotók egyenkénti tömege nem volt meghatározható, Hyslop (1980) préselt preparátumon végezhető terület alapú (sűrű négyzetrácsos beosztású tárgylemezen

számolva) térfogatbecslését alkalmaztuk, feltételezve, hogy a táplálékalkotók fajsűrűsége nem tér el egymástól számottevően (közel egyezőek a víz sűrűségével).

2.2.3. Adatelemzés

Minthogy a vizsgált halak rendkívül sokféle táplálékszervezetet és azok különböző bomlási fokú maradványait fogyasztották, valamint a legtöbb táplálék típus előfordulása nagyon ritka volt, ezért az átfogó elemzésekhez egy egységes és az adatmárixokban megfelelően reprezentált táplálék típus csoportosítást hoztunk létre. Ezen elveknek megfelelően, alapesetben a táplálékalkotókat 24 részletes forráskategóriába soroltuk: (1) vándorkagyló lárva, (2) Rotatoria, (3) Copepoda, (4) Cladocera kivéve *Leptodora kindtii*, (5) *L. kindtii*, (6) Ostracoda, (7) Oligochaeta, (8) üledéklakó Chironomidae lárvák, (9) nem üledéklakó Chironomidae lárvák, (10) Chironomidae bábok, (11) *Chelicorophium curvispinum*, (12) *Dikerogammarus* spp., (13) *Limnomysis benedeni*, (14) Isopoda, (15) vándorkagyló, (16) Gastropoda, (17) egyéb lágyvázú vízi Arthropoda (pl. Collembola, Ephemeroptera, Odonata, Heteroptera, Coleoptera, Trichoptera, Acaridea), (18) 'vízfelszínre hullott Arthropoda' (beleértve a vízi rovarok repülő kifejlett egyedeit (imágóit) és minden szárazföldi ízeltlábút), (19) kovaalgák, (20) fonalas zöld algák, (21) vízi makrofiták, (22) detritusz, (23) halak, és (24) egyebek (pl. halikra és horgászok által használt etetőanyag) – majd a vizsgált egyedek tömeg szerinti táplálék összetételét százalékos formában fejeztük ki. Az elemzések döntő része ezen a beosztáson alapul. A fogassüllő és a kősüllő táplálékára vonatkozó egyes elemzéseknél a fogyasztott prédahalakat faji szinten is megkülönböztettük, amelynek eredményeképpen a (23) „halak" táplálékkategóriát 11 (10 halfaj és egyéb halak) alkategória váltotta fel. A harmadig ragadozó faj, a balin esetében a prédahalak ilyetén faji megkülönböztetése nem volt célszerű a nem-határozható halmaradványok magas aránya miatt. Az eredmények grafikus megjelenítése során a könnyebb értelmezhetőség kedvérét további összevonások történtek, hangsúlyozandó a főbb trendeket, viszont ezen egyszerűsítések a vonatkozó elemzéseket nem érintették.

Az egyes halfajok táplálékában megfigyelhető méretfüggő változások leírásához, a halakat az 5 és 800 mm közötti testhossz tartományon belül 18 egységes méretcsoportba soroltuk. Annak érdekében, hogy optimalizáljuk a szükséges mintaszámot és az elérhető egyedfejlődési felbontást, a méretcsoportok progresszív módon, a növekedés kezdetén szűkebben, majd egyre szélesedő mérettartományokat felölelően kerültek kijelölésre. Ez a csoportbeosztás összhangban van a természetben előforduló egyedszámok és a táplálékváltás valószínűségének alakulásával is. Így, halfajonként 6-18 méretcsoport keletkezett, míg a halegyüttes szintjén összesen 180 csoport (faj × méretcsoport). Minden ilyen csoportra kiszámoltuk az egyedi táplálék összetétel adatok átlagát és a további elemzéseknél ezeket az értékeket használtuk.

A fajon belüli és fajok közötti táplálékmegosztást a Czekanowski-féle hasonlósági index (amely megegyezik a százalékos, a Renkonen- és a Schoener-féle hasonlósági indexekkel, lásd Krebs 1989) segítségével elemeztük. Az index számítása a következő módon történik:

$D_{jk} = \sum_{i=1}^{n} \left(\min p_{ij}, p_{ik} \right)$, ahol D_{jk} a j és k csoportok tápláléka közti átfedés, p_{ij} és p_{ik} az i táplálékalkotó részesedése a teljes táplálékon belül a j illetve k fajoknál, míg n a táplálékkategóriák száma. Az index nulla (nincs táplálék átfedés) és 1 (teljes táplálék azonosság) közötti értékeket vehet fel. A táplálékátfedési mintázatok értelmezését megkönnyítendő, az eredményeket grafikusan jelenítettük meg.

A méretstrukturált táplálkozási gildek azonosítását két lépésben végeztük el. Először, fajonként meghatároztuk a táplálkozás szempontjából elkülönülő életszakaszokat, azaz azonosítottuk az egyedfejlődéshez köthető táplálékváltásokat. Majd, fajonként az azonos táplálkozási életszakaszba tartozó csoportokat összevontuk és erre a redukált számú méretcsoportra végeztük el az együttes szintű elemzést. Ez a kétlépéses elemzés egyfelől lehetővé teszi, hogy fajonként is tesztelhető a táplálkozás változása az egyedfejlődés során és meghatározható az egyedfejlődéshez kötődő táplálékváltások ideje (pontosabban a vonatkozó testhossz), másfelől pedig a halegyüttes szintjén robosztusabb elemzést biztosít a kevesebb, de nagyobb elemszámú méretcsoport alapján. Ezen elemzés mindkét lépésénél hierarchikus klaszterelemzést végeztünk csoportátlag eljárással (UPGMA), a Czekanowski-féle hasonlósági index alapján.

Mind a táplálék átfedési mintázatok vizsgálatánál, mind a klaszterelemzéseknél az eredmények objektív értékelését a Jaksić & Medel (1990) által javasolt statisztikai eljárásnak megfelelően végeztük. Ezen eljárás során az eredeti adatmátrix (halfaj-méretcsoport × táplálék összetétel) alapján számított hasonlósági index értéket állítjuk szembe az index értékének egy szimulált eloszlásával, amelyet az eredeti adatok, vagy azok egy részének random értékkel történő helyettesítésével állítunk elő kellően sok ismétlésben (jelen esetben 10000-szeres). Az így szimulált eloszlás alapján határozható meg az a küszöbérték, amely felett két csoport táplálékának hasonlósága már nem tekinthető véletlenszerűnek $P<0.05$ valószínűségi szinten (Jaksić & Medel 1990, Gotelli & Graves 1996). Az adatok újrakeverése során a Lawlor (1980) nomenklatúrája szerinti RA2 null hipotézist vettük alapul, amikor is a szimuláció során a táplálék mátrixban a nulla értékeket a helyükön megtartottuk (azaz ha egy adott faj-méretcsoport valamely táplálékot nem fogyasztotta, akkor arra a referencia eloszlás elkészítésénél is tekintettel voltunk), ellenben, a hasznosított táplálékforrások aránya véletlenszerűen változhatott 0 és 1 között úgy, hogy részesedéseik összege minden esetben 1 legyen. A klaszterelemzést a Statistica 8.0 (www.statsoft.com) programmal futattuk, míg a hasonlósági index random eloszlását az EcoSim 7.72 (Gotelli & Entsminger 2008) szoftverrel állítottuk elő.

A klaszterelemzéssel beazonosított táplálkozási méretcsoportok és gildek elkülönülését ANOSIM teszttel is ellenőriztük a PAST szoftver (Hammer *et al.* 2008) segítségével. Az ANOSIM egy nem-parametrikus szignifikancia teszt csoportok elkülönülésének vizsgálatára bármilyen távolság index (jelen esetben a Czekanowski-féle hasonlósági index komplementere) alapján (Clarke 1993). A szignifikanciát a csoporttagságok 10000-szer végzett újrakeverésével kapott referencia eloszláshoz mérten határoztuk meg és a tesztet, ahol szükséges volt páronkénti *post-hoc* ANOSIM tesztekkel tettük teljessé.

Végül, a meghatározott táplálkozási gildek elkülönülését és az egyes táplálék-komponensek szerepét a gild struktúra alakításában diszkriminancia elemzéssel vizsgáltuk a

Statistica 8.0 szoftver (StatSoft Inc.) segítségével. Az elemzés előtt a táplálék összetétel adatokat arcsin($x_{ij}^{0.5}$) transzformáltuk.

2.3. Eredmények

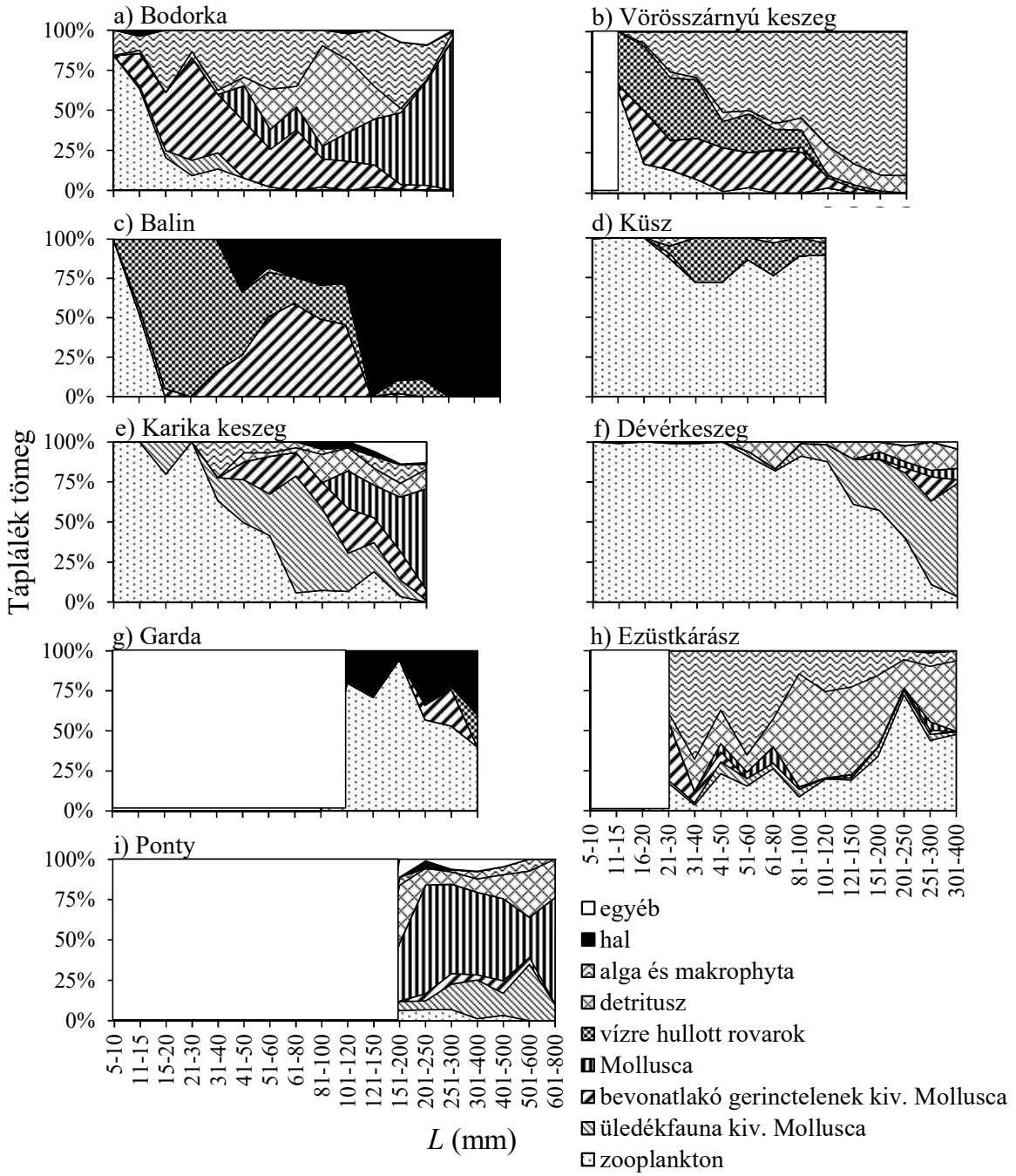
2.3.1. A táplálék összetételének változása a növekedés során

Bodorka

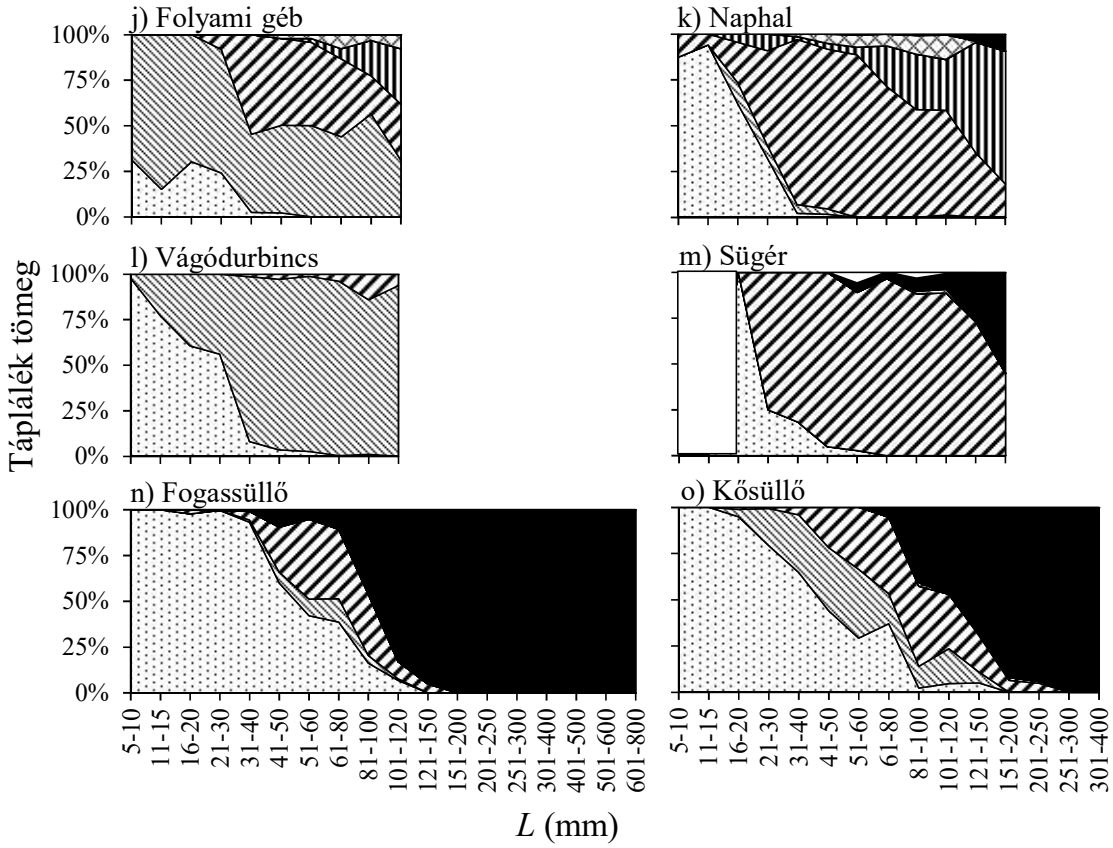
A bodorka táplálékának változása folyamatos és jelentős a növekedés során (5.a ábra). Az 5-10 mm-es bodorka ivadék tápláléka a zooplankton, elsősorban az apró Cladocera rákok és a vándorkagyló lárvája. A zooplankton aránya a táplálékban ezt követően gyorsan csökken és a 20 mm-nél nagyobb egyedek e táplálékot már alig fogyasztják. A 11-40 mm-es ivadék fontos táplálékai az árvaszúnyog lárvák (31-61%). A bodorka ugyanakkor már táplálkozásának kezdetétől fogyaszt növényi táplálékot is. Ez az ivadékkorban jellemzően kovaalgát jelent, aminek aránya az 5-80 mm-es egyedek táplálékában a mérettől függően 13-34% között változik. A bodorka tápláléka a 41-150 mm-es mérettartományban a legváltozatosabb. Ekkor 10-37% részesedéssel szerepelnek az étrenden a különböző bevonatlakó rákok, elsősorban az Amphipoda rákokhoz tartozó *C. curvispinum* és *Dikerogammarus* fajok, de e méretnél átmenetileg megnő a detritusz fogyasztás is (6-63%), illetve megjelennek a táplálékban a puhatestűek, így a csigák és a vándorkagyló. A 151-200 mm-es méret elérésével a bodorka táplálkozása ismét jelentősen megváltozik, a táplálék legfontosabb elemei ettől kezdve a puhatestűek és a bevonatképző fonalas zöldalgák (*Cladophora* spp.) lesznek. A további növekedéssel e két táplálék aránya változik, egyre inkább a puhatestűek, a csigák és a vándorkagyló fogyasztása lesz a meghatározó. 150 mm feletti egyedek táplálékában a horgászok által beszórt etetőanyag is kimutatható.

Vörösszárnyú keszeg

A vörösszárnyú keszeg tápláléka szintén trendszerűen változik a növekedés során (5.b ábra). A legkisebb (L<20 mm) méretcsoportokba tartozó példányok táplálékában a planktonikus rákok (18-64%) mellett jelentős arányban találhatóak a magasabb rendű rákok (pl. *Dikerogammarus* spp.) apró példányai (4-33%), valamint a vízre hullott rovarok (33-40%), főként apró termetű árvaszúnyog fajok imágói. Zooplanktont a 20 mm-nél nagyobb halak táplálékában már csak kis arányban (<8%) találni. A vízre hullott rovarok a 21-150 mm-es vörösszárnyú keszegek táplálékának 11-39%-át teszik ki, míg az ennél nagyobb halaknál e táplálék jelentősége már csekély. Kovaalgák fogyasztása a 20-180 mm-es mérettartományba eső példányoknál tapasztalható 6-32% részesedés mellett. E táplálék főként a 21-60 mm-es példányok esetében jelentős. A 40 mm-es testhossz elérésével válik számottevővé a vízinövények felületén megtelepedő fonalas algák (*Cladophora* spp.) fogyasztása, amelyek a 41-150 mm-es vörösszárnyú keszegek táplálékának 7-25%-át adják. 101-120 mm testhossz felett a táplálék legfontosabb alkotói a különböző hínárfajok. Gyakori eleme a táplálékának még a szúrós tüskékkel rendelkező *Najas marina* nevű hínár is. A 151-250 mm-es vörösszárnyú keszeg táplálékának 66-100%-át képezik a különböző hínár növények.



5. ábra. Tizenöt halfaj táplálékának tömeg szerinti összetétele a teszthossz (L) függvényében a Balatonban.



5. ábra. Folytatás.

Balin

A balin táplálékának alakulása a növekedés során az előző két fajjal szemben inkább ugrásszerű váltásokban jelentkezik (5.c ábra). A balin 11-15 mm-es testhosszig szinte kizárólag apró planktonikus rákokat fogyaszt. Ezt követően megfigyelhető egy határozott táplálékváltás, amelynek eredményeképpen a 16-40 mm-es egyedek tápláléka döntő részben a vízfelszínre hulló apró árvaszúnyogok és egyéb apró rovarok lesznek, amelyek fogyasztása egészen a halak 250 mm-es méretéig fennmarad, igaz egyre kisebb jelentőséggel. 30 mm-es méret felett jelenik meg a táplálékban a parti sáv növényzettel benőtt részeinek jellegzetes rákja, a *L. benedeni*, amelynek aránya a táplálékban a balin növekedésével kezdetben fokozódik, az 51-100 mm-es halak táplálékában 50-60% körüli részesedést ér el, majd a további növekedés során már gyors ütemben csökken. Halfogyasztás először 41-50 mm-es méretnél tapasztalható, a halivadék a 41-100 mm-es balin táplálékának 19-34%-át tette ki. E méretnél, a határozást lehetővé tevő, jó megtartású halivadék maradvány a bélcsatornában döntően naphal (akár 25 db is egyedenként!), kisebb részt bodorka volt. Küsz fogyasztása a 100 mm-t meghaladó példányoknál volt megfigyelhető. A 101-150 mm-es, második éves balin táplálékának közel 60%-át, míg a 150 mm feletti balin táplálékának már 90%-át halak képezték. A 121-400 mm-es balinok leggyakrabban vízfelszínhez közeli életmódot folytató küszt fogyasztottak. Ugyanakkor, a 401-500 mm-es balin táplálékában számottevő arányban szerepeltek a küsz mellett más halfajok is, így például vágódurbincs, folyami géb, kősüllő, fogassüllő, bodorka és naphal. Mindez arra utal, hogy a balin rendszeresen táplálkozhat a

vízfenék közelében is. Mindamellett, a 200 mm, de főként a 300 mm feletti balinok bélcsatornája igen magas (>80%) arányban üres volt.

Küsz

A küsz táplálékában, az alkalmazott felbontás mellett, a növekedéssel összefüggő lényegi változás nem látszik (5.d ábra). A küsz táplálékát a Balatonban előforduló minden méretcsoportnál (*L*=5-120 mm) döntően a zooplankton alkotja, amelynek aránya átlagosan 72% és 100% között változik. Emellett, az 5-10 mm-es halak táplálékában mintegy 17%-os arányt képviselnek a kerekesférgek, amelyek szerepe a 10 mm-nél nagyobb küszök táplálékában már elenyésző. A planktonikus rákok közül jellemzően a Cladocera fajok túlsúlyban vannak a táplálékban a Copepoda rákokkal szemben. A zooplankton mellett számottevő mennyiségben csak a vízre hullott rovarok, elsősorban árvaszúnyogok szerepelnek még a táplálékban.

Karika keszeg

Az 5-100 mm-es mérettartományban a karika keszeg végig megy a dévérkeszegre jellemző táplálékfejlődésen, majd ezt követően áttér a kifejlett bodorkára jellemző táplálék fogyasztására (5.e ábra). A 10 mm alatti karika keszeg ennek megfelelően fele-fele arányban kerekesférgeket és rákplanktont, főleg Cladocera rákokat fogyaszt, majd a 11-60 mm-es mérettartományban döntően (46-100%) rákplanktonnal táplálkozik, amelyet Amphipoda rákok (0-24%), árvaszúnyog lárvák és bábok (0-27%), kovaalgák (7-22%) és detritusz (0-8%) felvételével egészít ki. 61-100 mm-es méretnél a karika keszeg legfontosabb táplálékává az árvaszúnyog lárvák (52-73%) lépnek elő, amelyek szerepe a halak növekedéssel később ismét csökken. 100 mm-es méret felett lassan fokozódik a puhatestűek, a csigák és főként a vándorkagyló fogyasztása. A 100-150 mm-es egyedek tápláléka vegyes képet mutat. E méretcsoportba tartozó példányok hasonló arányban fogyasztanak rákplanktont (7-19%), árvaszúnyog lárvákat és bábokat (18-24%), Amphipoda rákokat, elsősorban a *C. curvispinum* (16-28%), puhatestűeket (20-24%), bevonatképző zöldalgákat (0-7%) és detrituszt (11-14%). Szintén e mérettől jelenik meg a táplálékban a horgászok által beszórt etetőanyag. A 150 mm-nél nagyobb példányok fő táplálékai már a puhatestűek, elsősorban a vándorkagyló.

Dévérkeszeg

A dévérkeszeg táplálkozási szokásai határozottan változnak a növekedés során a Balatonban (5.f ábra). Az 5-10 mm-es dévérkeszeg táplálékát 24%-ban a kerekesférgek és 76%-ban planktonikus rákok alkotják. A 11-50 mm-es ivadék táplálékában szinte kizárólag planktonikus rákok, döntően Cladocera rákok és csak kis részben Copepoda rákok, fordulnak elő. 50 mm-es méret felett a rákok mellett, amelyek között ekkor már fenék közeli életmódot folytató fajok is szerepelnek, növényi törmelék és árvaszúnyog lárvák is kezdenek feltűnni. Az árvaszúnyog lárvák táplálékon belüli részesedése a 80 mm-es méret eléréséig azonban nem haladja meg az 5%-ot. 150 mm-es méret felett a rákplankton részesedése kezd csökkenni a táplálékban, de egészen 200 mm-es méretig még e csoport teszi ki a táplálék nagyobbik felét. 250 mm-es mérettől már az árvaszúnyog lárvák részesedése (42-60%) a legnagyobb. A rákplankton aránya a legnagyobb dévérkeszegek táplálékában már csekély.

E halak táplálékában kisebb arányban szerepelnek még más vízi gerinctelen szervezetek, így puhatestűek, Amphipoda rákok, egyéb rovarlárvák, poloskák, stb. Rendszeres előfordulású, és 13-18%-os részesedésű a növényi törmelék a béltartalomban, míg a horgászok által beszórt etetőanyag csak ritkán és csekély arányban került elő a táplálékból.

Garda

A garda táplálékát elsősorban zooplankton szervezetek alkotják, amelyek részesedése a testmérettel csökkent (5.g ábra). A 101-200 mm testhossz tartományba eső egyedeknél a zooplankton részesedése a táplálékon belül 71-94%, míg a 251-350 mm-es példányoknál már csak 40-53% volt. A planktonikus rákok közül a legkisebb vizsgált halak (*L*=101-120 mm) esetében Copepoda rákok, míg az ennél nagyobb halaknál a Cladocera rákok mennyisége volt nagyobb a táplálékban. A gardák jelentős mértékben fogyasztották a nagytestű *L. kindtii* rákot. Alkalmi előfordulású, de olyankor jelentős mértékű volt az árvaszúnyog bábok és imágók fogyasztása. Halfogyasztás nem csak a nagyobb, de már a 101-120 mm-es példányoknál is gyakori volt. A 200 mm feletti egyedek főként küszt fogyasztottak, de két példány belében fogassüllő ivadékot is találtam.

Ezüstkárász

Az ezüstkárász 21-80 mm-es példányai szinte kizárólag a sűrű, védett hínárosokban fordulnak elő és itt első sorban a hínáron megtelepedő kovaalgákat fogyasztják (37-65%; 5.h ábra). Az ivadék tápláléka rákplanktonnal (4-26%), apró vízi gerinctelen szervezetekkel, elsősorban poloskákkal, és detritusszal (6-21%) egészül ki. A 81-200 mm-es ezüstkárászok táplálékában legnagyobb arányban a detrituszt (45-71%) találni, amely mellett rákplankton (9-34%) és kovaalga (14-26%) fordul elő. A 200-350 mm-es példányoknál fokozódik a rákplankton fogyasztása (44-73%), de a detritusz (18-44%) aránya még e méretcsoportba tartozó halak táplálékában is jelentős.

Ponty

A természetes szaporulatból származó ponty alig található a tóban, így a táplálék vizsgálata a telepített méret alsó határától (mintegy 150 mm testhossztól) volt lehetséges (5.i ábra). A 151-200 mm-es halak táplálékát főként vándorkagyló (22%), csigák (14%), detritusz (36%) és etetőanyag (11%) képezte. 201 mm-es mérettől a ponty tápláléka már csak kisebb változásokat mutatott. E halak fő tápláléka már egyértelműen a vándorkagyló volt (21-52%), amely mellett kisebb arányban csigák (3-15%), üledéklakó árvaszúnyog lárvák (5-35%), csökkenő arányban detritusz, míg növekvő arányban növényi magvak (7-29%) szerepeltek.

Folyami géb

A korai ivadékkorban a feneken élő apró Chydoridae rákok adják a folyami géb táplálékának döntő részét (5.j ábra). 20 mm-es testhossz felett a folyami géb már áttér az árvaszúnyog lárvák fogyasztására. A további növekedéssel nő az Amphipoda rákok aránya is az étrendben, míg a legnagyobb példányok táplálékában már feltűnnek a csigák és a vándorkagyló kisebb példányai is.

Naphal

A naphal táplálkozását a fejlődésének korai szakában egy markáns élőhely váltás is befolyásolja. 15 mm méretig a naphal a nyíltvízen él és planktonikus kisrákokkal, főként Cladocera rákokkal táplálkozik (5.k ábra). Ez követően a naphal kihúzódik a parti sávba, ahol élete hátralevő részét tölti. Itt kezdetben árvaszúnyog lárvákkal és bábokkal, illetve Amphipoda rákokkal (*Dikerogammarus* spp. és *C. curvispinum*) táplálkozik. A következő táplálékváltás a 60 mm-es méret elérésével következik be, amikor is jelentőssé válnak a táplálékban a puhatestűek, főként a csigák. A legnagyobb példányok (L>120 mm) kis arányban halivadékot is fogyasztanak.

Habár a táplálék változása a növekedés során a tó Keszthelyi- és Siófoki-medencéjében hasonló alap mintázatott követ, a táplálék összetételében mégis találhatunk eltéréseket a két terület között (diszkriminancia analízis, DA, d.f.=15, P<0.001; Rezsu & Specziár 2006). A Keszthelyi-medencében a 31-120 mm méretcsoport táplálékának jelentős részét tette ki a *L. benedeni* rák, jelentősebb volt az árvaszúnyog lárvák és bábok fogyasztása, illetve érdemi mennyiségben fordultak elő a táplálékban a vízi és szárazföldi eredetű növényi részek. Ugyanakkor, a Siófoki-medencében a naphal nagyobb arányban fogyasztotta az Amphipoda rákokat.

Vágódurbincs

A vágódurbincs 5 mm-es testhossztól 30 mm-es méretig elsősorban planktonikus és bentikus kisrákokat (főként Copepoda és Ostracoda rákokat) fogyaszt (5.l ábra). Ezt követően következik be a táplálkozásban egy határozott váltás, amelynek eredményeképpen a 30 mm-nél nagyobb egyedek táplálkozását már az üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok magas arányú fogyasztása jellemzi. A Keszthelyi- és a Siófoki-medencéből származó egyedek táplálékának összetételében különbséget (DA, d.f.=11, P<0.003) csak a fogyasztott árvaszúnyog lárvák faji megoszlásában találtunk, miszerint az előbbi területen a Chironominae, míg az utóbbin a Tanypodinae fajok voltak a jelentősebbek (Rezsu & Specziár 2006).

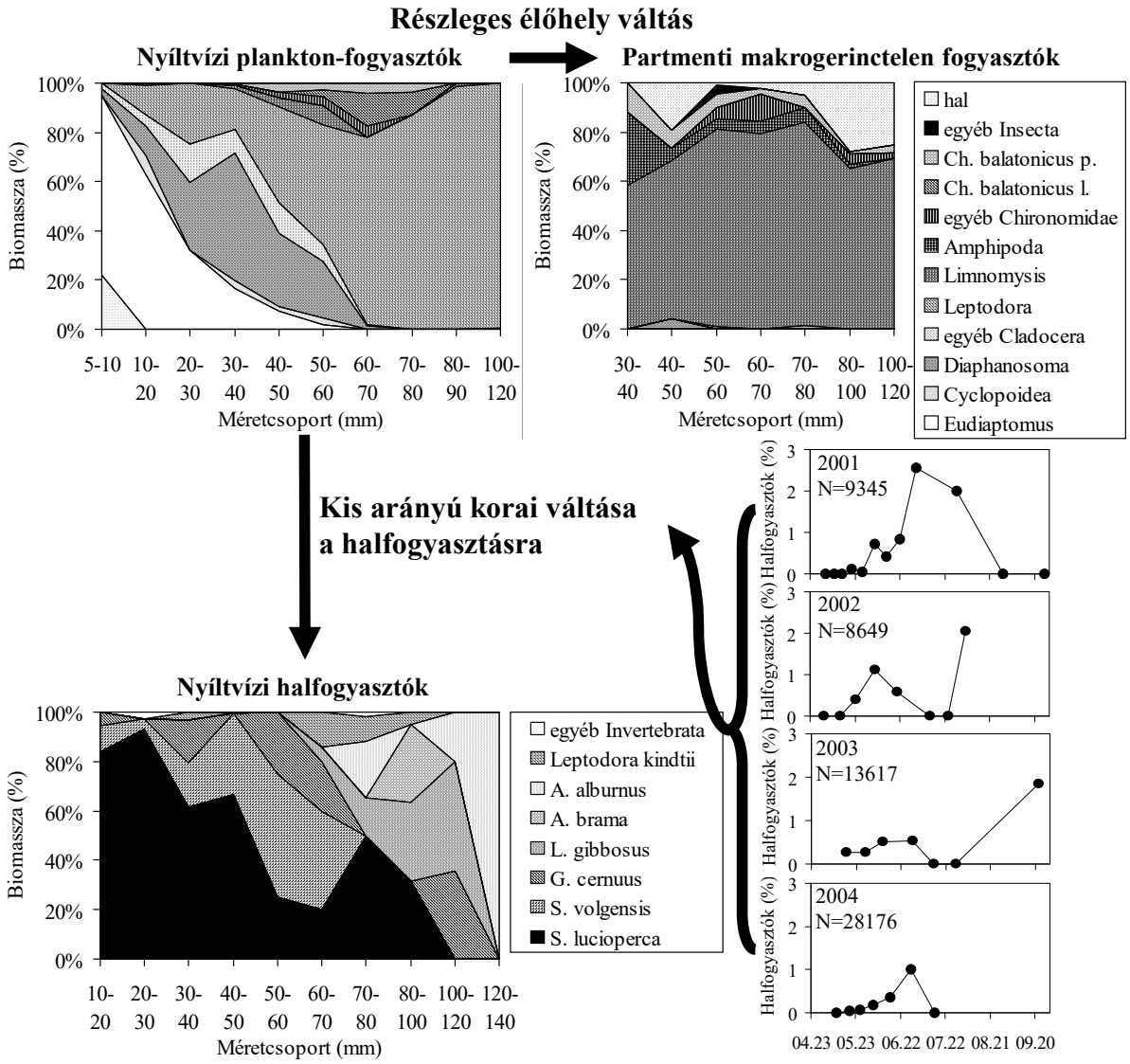
Sügér

A sügér 20 mm-es méretig döntően planktonikus Copepoda és Cladocera rákokat fogyaszt (5.m ábra). E méret felett következik be az első táplálékváltás, és a 21-40 mm-es egyedek már főként bevonatlakó árvaszúnyog lárvákkal és bábokkal táplálkoznak. A további növekedéssel az árvaszúnyog lárvák mennyisége csökkent, míg az Amphipoda rákok (kezdetben főként *C. curvispinum*, majd a nagyobb egyedeknél már szinte kizárólag *Dikerogammarus* fajok) és a *L. benedeni* aránya növekszik a táplálékban. A 101-150 mm-es sügérek táplálékában szinte kizárólag ilyen rákokat találtunk, míg e méret felett a sügérek táplálékának már jelentős részét képezi a halivadék.

Fogassüllő

A vizsgált halfajok közül a fogassüllő mutatja a leghatározottabb táplálékváltásokat. 20-30 mm-es testhosszig a fogassüllő ivadéka a nyíltvízen tartózkodik és kisméretű planktonikus rákokkal (főként *Eudiaptomus gracilis* és nauplius lárvái) táplálkozik (5.n és 6. ábra). E méretnél, május végén, az állomány kisebbik része kihúzódik a növényzettel

benőtt, part menti területekre. A két ivadék csoport, nyíltvízi és part menti, táplálkozása eltérő, így érdemes őket külön tárgyalni.



6. ábra. A fogassüllő nyíltvízi plankton fogyasztóként kezdi életét, majd 20-30 mm testhossz elérésével több alternatíva kínálkozik számára. Az alaptípus továbbra is a nyíltvízi plankton fogyasztó életforma, de az állomány kisebb része egy élőhely váltással áttérhet a parti régió makrogerinctelen szervezetein alapuló táplálékra, illetve az állomány nagyon kis részének, amely kellő méretelőnnyel rendelkezik, igen korán áttérhet a halfogyasztásra.

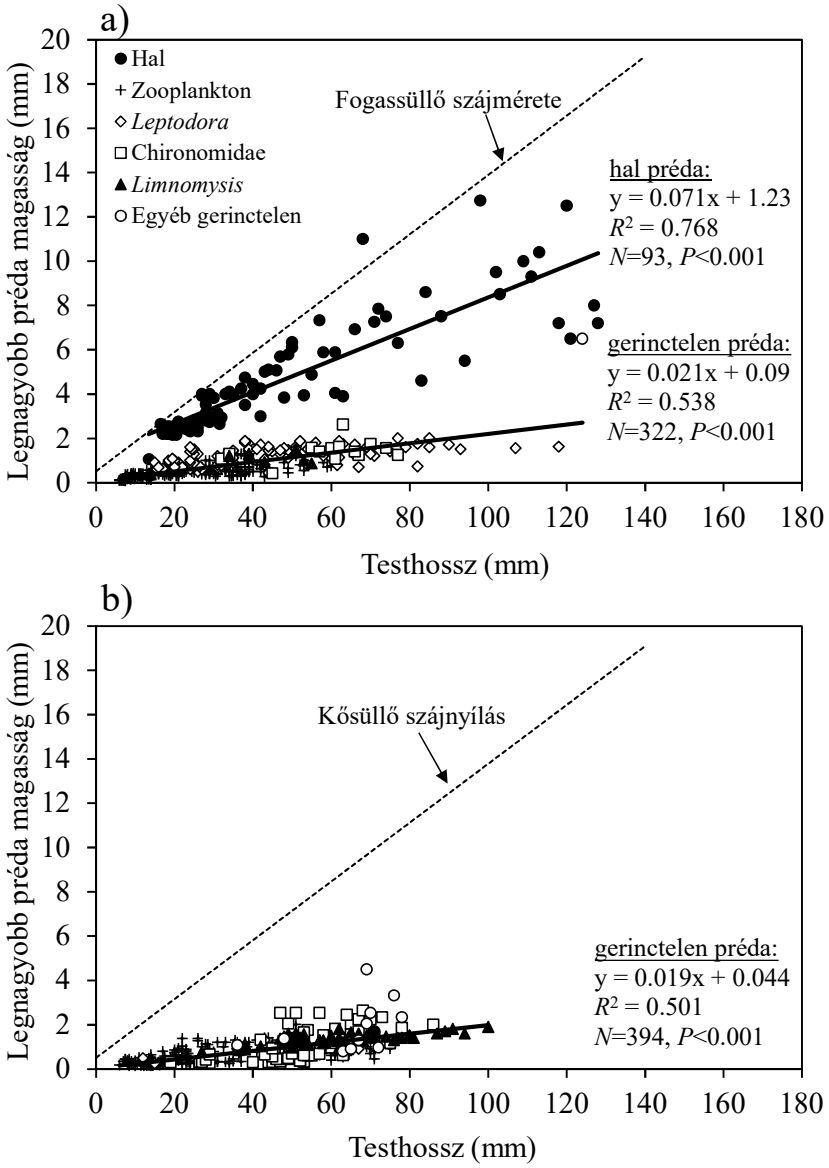
A nyíltvízen, a fogassüllő ivadék a 15 mm-es testhossz elérését követően a növekedésével párhuzamosan fokozatosan csökkenő arányban fogyasztja az *E. gracilis*-t és az 50-60 mm méret elérésével már fel is hagy vele (5.n és 6. ábra). A fogassüllő következő lényeges tápláléka a *Diaphanosoma mongolianum* Cladocera rák, amely a 16-60 mm-es testhossz tartománynál jut érdemi szerephez. A fogassüllő ivadék 16 mm-es testmérettől már számottevő arányban fogyasztja a nagytestű *L. kindtii* planktonikus Cladocera rákot, amely 61-100 mm-es méretnél a nyíltvízi fogassüllő ivadék legfontosabb tápláléka lesz. Ugyan a

fogassüllő első halfogyasztásait már a fejlődés nagyon korai szakaszában, 14 mm testmérettől észleltem, ám e jelenség rendkívül ritka az első életév végéig (6. ábra). A fogassüllő élete első évében a Balaton nyíltvizén jellemzően 60-80 mm testhosszt érhet el (Specziár 2010), viszont az a néhány példány, amely 100 mm felettire növekedik általában már sikeresen váltott a halfogyasztásra. Az elsőéves egyedek által fogyasztott halak néhány kivételtől eltekintve, amikor vágódurbincs és kősüllő ivadék volt a préda, jellemzően kisebb fajtársak voltak. Bár kisebb különbségek kimutathatóak a fogassüllő első évi táplálékában a tó három vizsgált területe között (DA, d.f.=20, $P<0.001$), a fő trendek azonosak és az egyes méretcsoportok táplálékaik alapján határozottan elkülönülnek egymástól (DA, d.f.=100, $P<0.001$ a Keszthelyi-medencére, d.f.=48, $P<0.001$ a Szemesi-medencére és d.f.=72, $P<0.001$ a Siófoki-medencére).

A parti sávban, az ivadék táplálékában nem találtam eltérést a nádas és hinaras élőhelyek között (DA, d.f.=8, $P<0.133$), illetve, az egyes méretcsoportok tápláléka is hasonlónak bizonyult a 31-120 mm testhossz tartományon belül (DA, d.f.=30, $P=0.724$ a nádas és d.f.=40, $P=0.097$ a hinaras élőhelyre). Az első éves ivadék fő tápláléka a parti sáv növényzetes élőhelyein a *L. benedeni* rák volt, amely mellett kisebb arányban a *Dikerogammarus* spp. és *C. curvispinum* rákok is szerepeltek a táplálékban (6. ábra). Az első éves egyedeknél a parti sávban sem volt különösebben jelentős a halfogyasztás, a 33%-os arányt egyik méretcsoport esetében sem lépte át. A leggyakrabban fogyasztott halivadék itt a bodorka volt.

A második életévtől már nem állt rendelkezésre megfelelő elemszámú mintahalmaz területenkénti elemzésekhez, illetve az állomány döntő része a nyíltvízen él és táplálkozik, így a parti sáv vizsgálatától el is tekintettem. A nyíltvízre vonatkozó, összegzett táplálékadatok alapján a fogassüllő 80 mm-es testhossz felett rohamosan kezd áttérni a halfogyasztó életmódra, amellyel párhuzamosan csökken a *L. kindtii* és *L. benedeni* rákok aránya a táplálékban (5.n ábra). 100 mm testhossz felett a halak már dominálják a táplálékot, míg 150 mm-es testhossz feletti fogassüllők táplálékát már kizárólag halak képezték. A fogassüllő növekedését kísérő táplálékváltásoknak ezzel azonban még nincs vége. Ugyanis, a fogyasztott halak faji és méretszerinti megoszlása még egyszer igen határozottan változik a ragadozó növekedése során, de ennek részleteit a 3. fejezetben tárgyalom. Röviden, a fogassüllő korai halfogyasztását jellemző kannibalizmust 81-150 mm-es testhossznál egy fajgazdagabb haltáplálék váltja fel, a küsz és a vágódurbincs növekvő aránya mellett, 201-500 mm-es testhossz tartományban egyértelműen e két utóbbi faj képezi a fogassüllő fő táplálékát, amelyek helyét 500 mm-es testhossz felett a nagyobb testű dévérkeszeg és kisebb arányban a garda veszi át.

A fogyasztott táplálék méretének növekedése határozott az egyedfejlődés során. A fejlődés első évében, amikor mind makroszkopikus gerinctelen szervezetek, mind halfogyasztás előfordulhat, jelentősen nagyobb méretet képvisel az utóbbi táplálék típus (7.a ábra). Ráadásul, a kellően gyakori makrogerictelenek mérettartománya alacsony felső korláttal bír, mind a nyíltvízen, mind a part menti zónában, amely az ivadék által fogyasztott táplálék méreteloszlásában is szembeötlő divergenciát okoz. A halfogyasztó életszakasz során fogyasztott préda méretviszonyaival a 3. fejezetben foglalkozom részletesen.



7. ábra. A fogassüllő (a) és a kősüllő (b) gerinctelen és hal prédáinak legnagyobb magassága a ragadozó testhosszának függvényében, a fejlődésük korai szakaszában, a Balatonban. A szaggatott vonal a ragadozó szájnyílását mutatja.

Kősüllő

A kősüllő táplálékának összetétele ugyancsak jellegzetesen változik az egyedfejlődés során. Mintegy 50 mm-es méretig a zooplankton fogyasztása jellemző, 51-150 mm méretnél a táplálék vegyessé válik és a zooplankton mellett fokozatosan a bentikus gerinctelen szervezetek fogyasztása lesz meghatározó, végül 150 mm felett megtörténik a halfogyasztásra történő fokozatos áttérés (5.o ábra). Részletesebben, az 5-10 mm-es kősüllő a Balatonban elsősorban Copepoda rákokat (*E. gracilis*) fogyaszt, majd 10 mm-es méret felett már nő a Cladocera rákok (*Diaphanosoma* sp., 31%) fogyasztása is, de a legfontosabb táplálékok még ekkor is a Copepoda rákok (56%). A Copepoda és Cladocera rákok részesedése a táplálékban ettől kezdve erősen csökken és 100 mm feletti példányok táplálékából már teljesen hiányoznak. 20 mm-es testhossztól jelennek meg a táplálékban

jelentősebb arányban az árvaszúnyog lárvák és bábok. E táplálékcsoport legnagyobb jelentőségét (31-37%) a 31-60 mm-es példányoknál éri el, de kis arányú fogyasztásuk 150 mm-es méretig fennmarad. A fogassüllővel szemben, a kősüllőnél a *L. kindtii* fogyasztása nem jelentős. Magas ellenben a *L. benedeni* fogyasztása, amely a 31-250 mm-es méret tartományba eső kősüllőknél volt megfigyelhető, legnagyobb (17-57%) részarányban a 41-150 mm-es egyedeknél. Egyéb gerinctelen szervezetek aránya a táplálékban csekély.

A területi különbségeket tekintve (DA, d.f.=22, $P<0.001$), megállapítható, hogy az első éves kősüllők tápláléka ilyen viszonylatban az árvaszúnyogok szerepét illetően mutat leginkább variabilitást. Nevezetesen, a legtöbb árvaszúnyog lárvát és bábot Keszthelynél találtuk a béltartalomban. Eltért a fogyasztott lárvák faji összetétele is emellett, Keszthelynél inkább a nagytestű *Chironomus balatonicus* részaránya volt jelentős a táplálékban, míg Siófok irányában a kisebb testű *Procladius choreus* és *Tanypus punctipennis* fajok jelentősége növekedett.

A fogassüllővel ellentétben, a kősüllőnél halfogyasztás az első életévben egyáltalán nem volt megfigyelhető. Az első halzsákmányok a második életév kezdetén, 61-80 mm-es méretnél figyelhetőek meg, amikor szórványosan előfordult (<2%) a fogassüllő és a kősüllő ivadék fogyasztása (5.o ábra). Rendszeres (16%) halfogyasztás a 81-100 mm-es kősüllőnél is előfordul ugyan, de a halivadék részesedése a táplálékban az 50%-os értéket először csak a 121-150 mm méretcsoport esetében éri el. A fogyasztott halak megoszlása részben eltér a fogassüllőnél megfigyeltektől. Mindemellett, a kősüllő egyik fő táplálékhala szintén a vágódurbincs, további fontos táplálékhal még a folyami géb, illetve, e faj is előszeretettel fogyasztja saját és a fogassüllő ivadékát. Küsz fogyasztását viszont alig tapasztaltam.

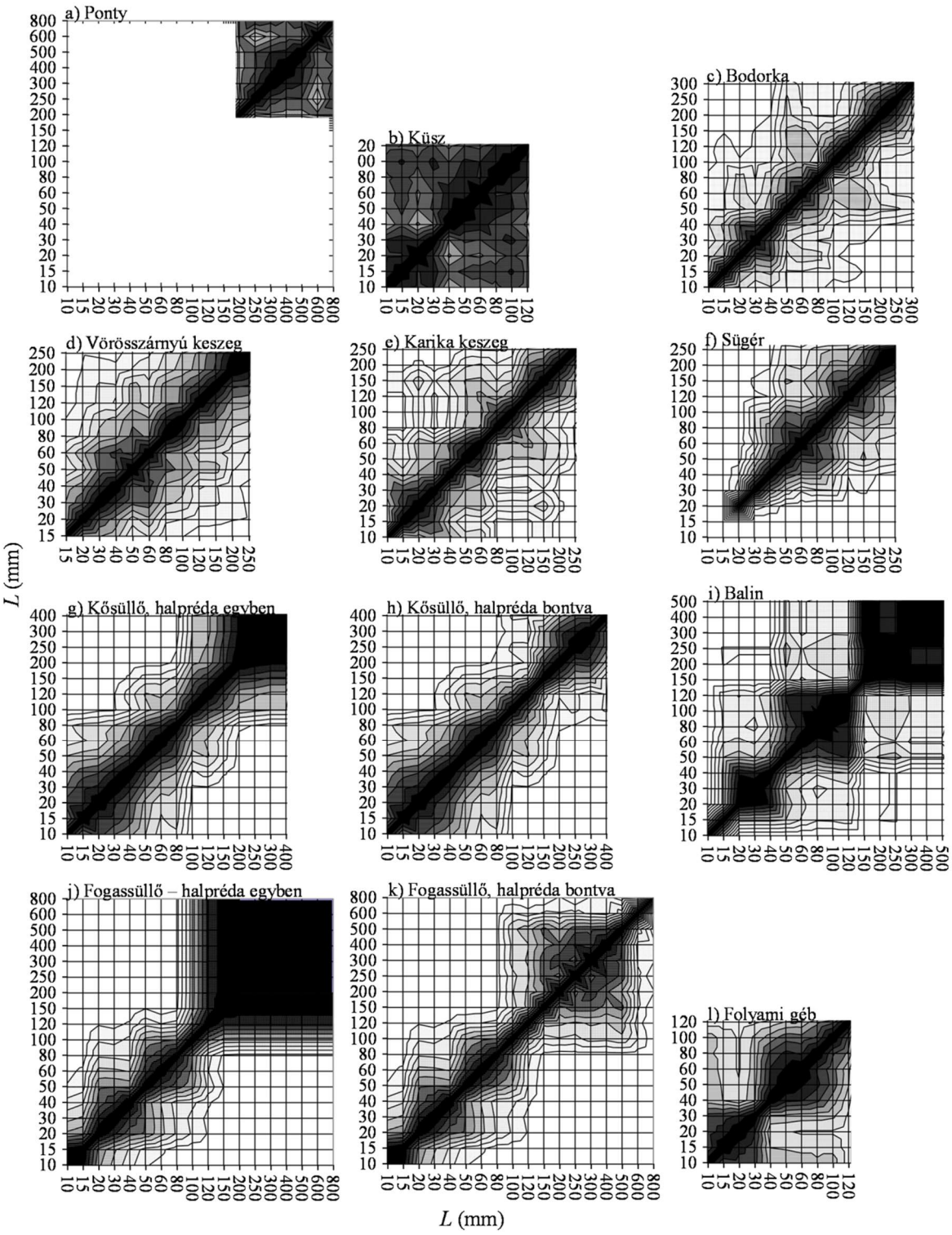
A fogyasztott táplálék méretének növekedése határozott és töretlen az egyedfejlődés során (első életév: 7.b ábra; a halfogyasztó életszakaszt a 3. fejezetben tárgyalom).

2.3.2. A testméret hatása a fajon belüli táplálékmegosztásra

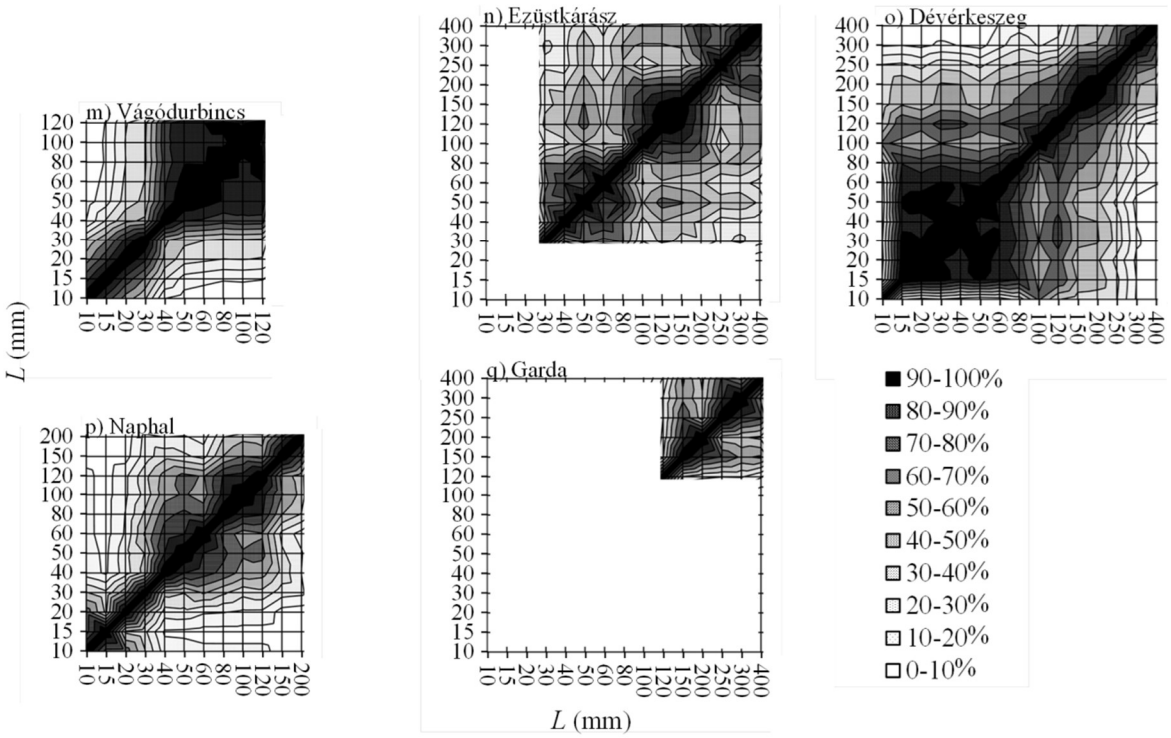
Grafikusan szemlélve az egyes méretcsoportok tápláléka közötti hasonlóságot kifejező index értékeket, látványos és jellegzetes fajon belüli táplálék megosztási mintázatok rajzolódnak ki előttünk (8. ábra). Ezen mintázatok jól mutatják a különbségeket a táplálékot nem váltó, elnyújtottan táplálékváltó és határozottan táplálékváltó fajok méretcsoportjai közötti táplálkozási kapcsolatok sokféleségét. A fajon belüli táplálékmegosztást illetően az alábbi típusokat különböztethetjük meg.

a) Azon fajoknál, amelyeknél nem figyelhető meg jelentősebb táplálékváltás, lényegében az állomány minden méretcsoportjának tápláléka hasonló. Ezt láthatjuk a Balatonban a pontynál és a küsznél (8.a-b ábrák).

b) Azon fajoknál, amelyeknél a táplálék változása folyamatos a növekedés során, jelentősebb táplálékátfedés csak a közvetlenül szomszédos méretcsoportok között áll fenn. Ilyen fajok a bodorka, a vörösszárnyú keszeg és a karika keszeg (8.c-e ábrák). Szintén ide sorolható, bár kevésbé szabályos formában, átmenetet mutatva a következő csoport felé, a sügér és a kősüllő (8.f-h ábrák).



8. ábra. Tizenöt halfaj méretcsoportok közötti táplálékátfedése a Czekanowski-féle hasonlósági index alapján. A kősüllőnél és a fogassüllőnél külön ábra mutatja a többi halfajhoz hasonló, prédahalak faji elkülönítése nélküli (g és j ábrák) és azok elkülönítésével (h és k ábrák) megfigyelhető mintázatot.

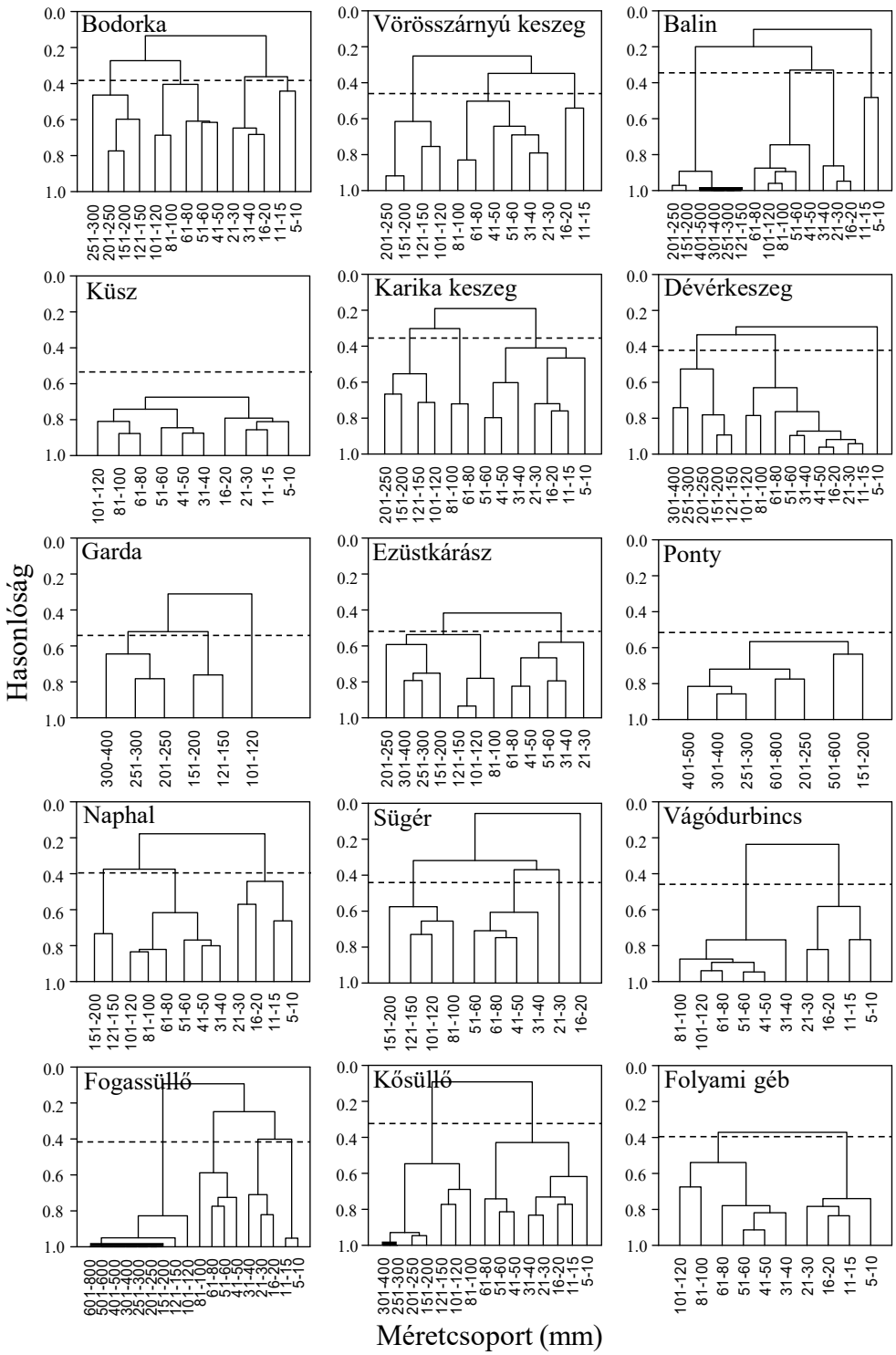


8. ábra. Folytatás.

c) Jól behatárolható, határozott váltás(ok) miatt az azonos táplálékon osztozó egyedek élesen elkülönülő méretintervallumba esnek például a balinnál (három váltás, négy csoport; 8.i ábra), a fogassüllőnél (három váltás, négy csoport a többi fajnál is alkalmazott táplálék felbontás mellett, de valójában négy váltás, öt csoport ha a táplálékhal fajokat is elkülönítjük; 8.j-k ábrák), a folyami gébnél (egy váltás, két csoport; 8.l ábra) és a vágódurbincsnál (egy váltás, két csoport; Tihanynál élesebb, Keszthelynél elnyújtottabb; bővebben lásd Rezsu & Specziár 2006; 8.m ábra). E fajoknál a váltások által elválasztott méretcsoportok közötti táplálékátfedés nagyon alacsony vagy nulla, míg a váltások közti életszakaszban a táplálék átfedése magas. Szintén ehhez a típushoz áll közel, bár elmosódottabb táplálékátfedési mintázatot mutatva az ezüstkárász (két váltás, három csoport a vizsgált mérettartományban, de a fejlődés nagyjából első egy hónapja nem ismert; 8.n ábra).

d) Kevert mintázat figyelhető meg a dévérkeszegnél (8.o ábra). E fajnál egy határozottabb váltás van a fejlődés korai szakaszában, mintegy 15 mm-es testhossznál, így a legkisebb egyedek tápláléka szinte teljes mértékben elkülönül az állomány többi részétől. Ezt követően tápláléka alig változik 80 mm-es testhosszig, majd e mérettől a növekedéssel párhuzamosan már folyamatosan változik a táplálék és csökken az előző méretcsoportokkal a táplálékátfedés. A naphal táplálékának változását szintén folyamatos és élesebb váltások együttes jelenléte jellemzi (8.p ábra), Tihanynál az előbbi, míg Keszthelynél az utóbbi jellemvonás nagyobb hangsúlya mellett (Rezsu & Specziár 2006).

Végül, tekintettel arra, hogy a garda esetében a fejlődés bő első évéről nem áll rendelkezésre információ, e fajt besorolása nem lehetséges (8.q ábra).



9. ábra. Az egyes halfajok táplálkozási életszakaszainak elkülönítése UPGMA klaszterezéssel a Czekanowski-féle hasonlósági index alapján. A szaggatott vízszintes vonal a kritikus hasonlósági szintet jelzi *P*<5% valószínűségi szinten Jaksić & Medel (1990) módszere szerint.

2.3.3. Az egyedfejlődés során elkülönülő táplálkozási szakaszok - táplálékváltások

A 2.3.2. fejezetben bemutatott táplálékátfedési mintázatok statisztikai elemzésével fajonként meghatározhatjuk a táplálkozás szempontjából elkülönülő életszakaszokat és a táplálékváltások testhosszban kifejezett idejét.

A homogén táplálkozású méretcsoportok elkülönítését jelentő kritikus hasonlósági index érték 0.311 (kősüllő) és 0.537 (garda) között változott. A küsznél és a pontynál egyáltalán nem különültek el az egyes méretcsoportok táplálékuk szerint, azaz nem volt testhosszhoz köthető táplálékváltás. A többi halfajnál kettő és négy között változott az eltérő táplálkozású mérettartományok (életszakaszok) száma (9. ábra és 5. táblázat). A klaszterelemzés minden faj esetében alátámasztotta a táplálkozás egyirányú, monoton változását a növekedés során; azaz a táplálék szerinti klaszterbesorolás során az egyes méretcsoportok megőrizték az egyedfejlődésnek megfelelő sorrendjüket, bizonyítva, hogy a táplálék monoton változásáról és nem puszta variabilitásáról van szó. A táplálék összetétele alapján két életszakasz különült el az ezüstkárásznál, a vágódurbincsnál, a kősüllőnél és a folyami gébnél, három életszakasz a vörösszárnyú keszegnél, a karika keszegnél, a dévérkeszegnél, a gardánál és a naphalnál, négy életszakasz a bodorkánál, a balinnál, a sügérnél és a fogassüllőnél. Ezen 13 halfajnál a klaszterelemzés eredményét az ANOSIM teszt is megerősítette (átfogó R=0.771-0.999, $P\leq$0.001-0.017; 5. táblázat).

5. táblázat. A vizsgált halfajok táplálkozási életszakaszokba (mérettartományokba) rendeződését leíró összegző statisztika a 9. ábrához kapcsolódóan. A méretcsoportok elkülönülését meghatározó kritikus Czekanowski-féle hasonlósági érték Jaksić & Medel (1990) módszerével került meghatározásra P<0.05 valószínűségi szinten.

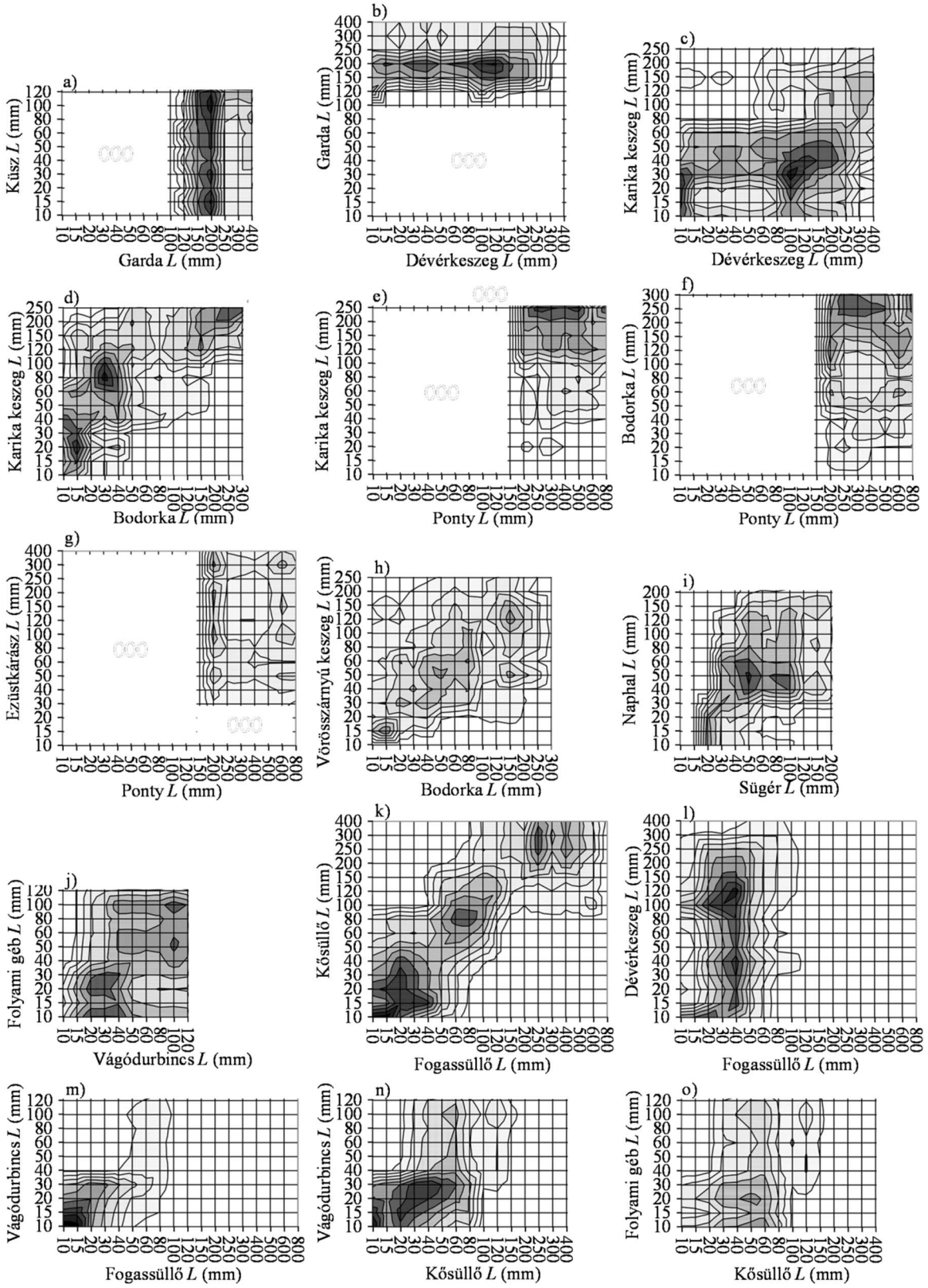
	Kritikus hasonlósági érték (P<0.05)	Kiindulási méretcsoport szám	Táplálkozási életszakaszok száma (gild tagság)	átfogó ANOSIM	
				R	P
Bodorka	0.387	14	4 (4)	0.904	<0.001
Vörösszárnyú keszeg	0.457	12	3 (2)	0.837	<0.001
Balin	0.344	16	4 (4)	0.999	<0.001
Küsz	0.533	10	1 (1)	-	-
Karika keszeg	0.361	13	3 (3)	0.823	<0.001
Dévérkeszeg	0.413	15	3 (2)	0.900	<0.001
Garda	0.537	6	3 (2)	0.864	0.017
Ezüstkárász	0.516	12	2 (1)	0.771	0.001
Ponty	0.523	7	1 (1)	-	-
Naphal	0.395	12	3 (3)	0.922	<0.001
Sügér	0.442	10	4 (3)	0.914	0.001
Vágódurbincs	0.457	10	2 (2)	0.988	0.004
Fogassüllő	0.408	18	4 (3)	0.997	<0.001
Kősüllő	0.311	15	2 (2)	0.942	<0.001
Folyami géb	0.397	10	2 (1)	0.869	0.004

2.3.4. A testméret hatása a fajok közötti táplálékmegosztásra

A táplálékváltások a fajok közötti táplálékátfedési mintázatokat is jelentősen befolyásolják. Nézzünk tehát néhány jellegzetes példát.

- Táplálékváltó planktivor *vs.* táplálékot nem váltó planktivor: a Balaton halbiomasszáján belül igen meghatározó részesedéssel bíró halfajok a garda és a küsz. E két fajnak ráadásul nagyon hasonló mind az élőhely használata (a nyíltvíz felsőbb vízrétegei), mind a hasznosított táplálékbázisa (a zooplankton). Azonban, míg a küsz nem mutat határozott táplálékváltást, addig a garda kisebb váltáson átmegy. Így, a küsz teljes élete során osztozik táplálékával a garda bizonyos méretcsoportjaival, viszont a garda életének bizonyos szakaszait kevésbé érinti ez a táplálékátfedés (10.a ábra).
- Táplálékváltó planktivor *vs.* táplálékváltó omnivor: a Balaton szintén jelentős biomasszájú halfaja a dévérkeszeg amely zooplankton fogyasztása és nyíltvízi élőhely használata miatt feltételezhetnénk, hogy közeli táplálkozási kapcsolatban van a gardával. A táplálékváltásoknak köszönhetően erősebb táplálékátfedés mégis csak a dévérkeszeg 200 mm alatti és a garda 151-250 mm-es mérettartománya között van (10.b ábra).
- Táplálékváltó omnivorok: a Balaton parti menti régiójában tömeges, jellemzően fenék közeli életmódú, omnivor halfajok a dévérkeszeg, a karika keszeg, a bodorka, a ponty, az ezüstkárász és a vörösszárnyú keszeg. Az utóbbi viszont inkább a vízoszlop felsőbb rétegeiben tartozkodik. Mint a 2.3.1. fejezetben láthattuk, e fajok táplálékában sok a közös elem. Ugyanakkor, részletesen vizsgálva a köztük fennálló táplálékátfedést, megállapíthatjuk, hogy annak mértéke nagyon erősen variál a halak méretétől függően és erősebb táplálékátfedés csak szűk mérettartományokat érintően áll fenn (10.c-h ábrák).
- Táplálékváltó, part menti invertivorok: az őshonos sügér és a betelepített naphal élőhelye közös - a parti növényzettel benőtt és védett kövezéses élőhelyek - és táplálékukban is sok a hasonló elem. A legerősebb táplálékátfedés a 31-100 mm-es naphal és 41-100 mm-es sügér közt figyelhető meg, míg a többi méretrelációban nagyon változatosan alakul a táplálék hasonlóságának mértéke (10.i ábra).
- Táplálékváltó bentikus invertivorok: minthogy táplálékuk hasonlóan alakul a növekedés során, az őshonos vágódurbincs és a jövevény folyami géb tápláléka viszonylag magas mértékben átfed mindkét faj teljes mérettartományát érintve (10.j ábra).
- Táplálékváltó piscivorok: a közeli rokon fogassüllő és kősüllő, tipikus táplálékváltók, nagyrészt közös prédafajokkal. Minthogy a két faj táplálékváltásai a növekedés során hasonló jelleget vesznek fel, nem meglepő, hogy az erősebb táplálékátfedés is hasonló méretű egyedeik között figyelhető meg, míg a méretben jobban eltérő egyedeik között a táplálékátfedés gyakorlatilag nulla (10.k ábra). Részletesebben megvizsgálva a két faj első éves méretcsoportjai közti ilyetén relációkat, valószínűsíthető, hogy az egyszerűsített vizsgálati eredményekhez képest kisebb lehet a tényleges táplálékátfedés ezen életszakaszban. Egyfelől, a fogassüllő ivadéka jóval nagyobb méretű táplálékokat fogyaszt, mint a kősüllő ivadéka (ANCOVA, d.f.=1, $P<0.001$), annak ellenére is, hogy a két faj szájmérete azonos (ANCOVA, d.f.=1, $P=0.077$, a 10-150 mm testhossz tartományban) (Specziár 2005). Másfelől, a fogassüllő ívása rendszerint megelőzi a kősüllőjét, így valós táplálkozási reláció leggyakrabban nem az azonos méretű egyedek között van, hiszen az egy időben előforduló fogassüllő és kősüllő ivadék mérete között 5-20 mm testhossz eltérés lehet

az előbbi javára. Ez a méretkülönbség pedig tovább csökkenti a potenciális táplálékátfedés mértékét a két faj között fejlődésük első évében.



10. ábra. Példák a fajok közötti táplálékátfedés (Czekanowski-féle hasonlósági index) méretfüggő mintázataira a Balaton halegyüttesen belül.

- Táplálékváltó piscivor *vs.* táplálékváltó préda: a fogassüllő, mint ragadozó, illetve a dévérkeszeg és a vágódurbincs mint prédák, valamint, a kősüllő, mint ragadozó, illetve a vágódurbincs és a folyami géb mint prédák példája mutatja, hogy a ragadozó fajoknak növekedésük során először osztozkodniuk kell a táplálékon leendő prédájukkal, mielőtt képessé válnának azok zsákmányul ejtésére (10.l-o ábrák).

2.3.5. Táplálkozási gildek

Mint a 2.3.3. fejezetben bemutatásra került, a fajon belüli elemzések eredményeképpen a kiindulási 6-18 fajonkénti méretcsoportot 1-4 táplálkozási mérettartományra tudtuk csökkenteni az együttes szintű elemzés előtt. Az együttes szintjén a randomizált hasonlósági eloszlás alapján, 0.324-nél nagyobb táplálékátfedési index érték már olyan mértékű táplálék hasonlóságot jelez, ami véletlennek nem tekinthető. A klaszterelemzés a 15 halfaj 41 táplálkozási mérettartományát 11 táplálkozási gildbe csoportosította (11. ábra). A csoportosítást az ANOSIM teszt is megerősítette (átfogó R=0.904, P<0.001). Az egyes fajok méretcsoportjaik által egy (küsz és ponty) és négy (bodorka és balin) közötti gild tagságot jegyeztek.

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 vörösszárnyú keszeg, a kősüllő és a vágódurbincs legkisebb méretcsoportjai, a garda 200 mm és a dévérkeszeg 120 mm alatti egyedei, valamint a küsz a teljes élete során. E nagy gilden belül három alcsoport körvonalazódott. 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 vörösszárnyú keszeg 11-20 mm testhosszúsági egyedei tartoztak köszönhetően annak, hogy a kisrákokon kívül jelentős (36.4%) arányban fogyasztottak „vízfelszínre hullott ízeltlábúakat", főként árvaszúnyog imágókat.

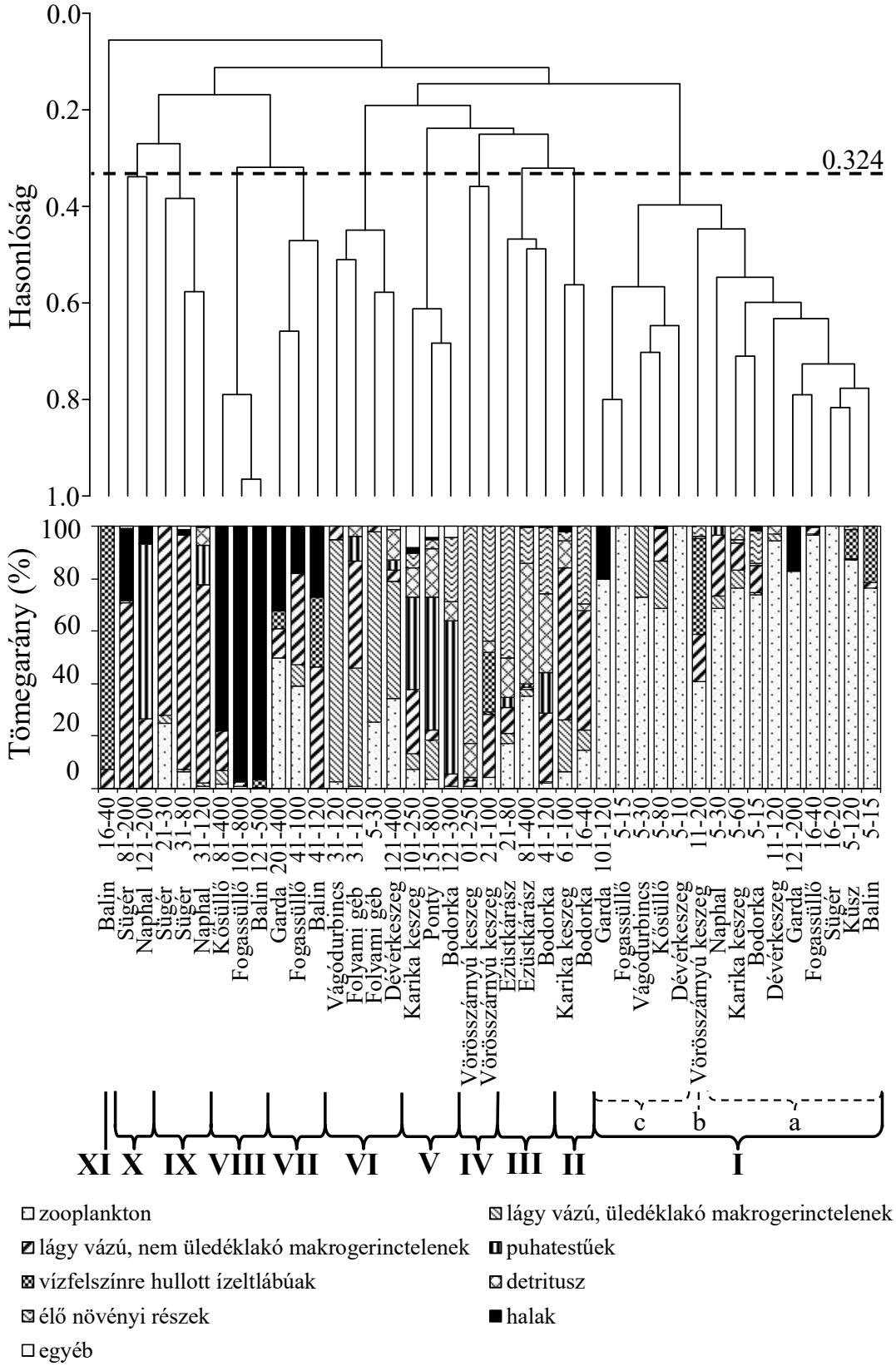
Gild II - átmeneti, **"vegyes táplálkozású csoport"**: a 61-100 mm-es karika keszeget és a 16-40 mm-es bodorkát foglalja magában, amelyek fő tápláléka az árvaszúnyog báb (29.4-42.5%), kiegészülve a Cladocera rákokkal, üledéklakó árvaszúnyog lárvákkal, egyéb vízi gerinctelenekkel, illetve a bodorkánál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

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 lárva fogyasztók": az üledéklakó árvaszúnyog lárvákat (37.1-77.6%) fogyasztó folyami gébet, a 120 mm-nél nagyobb dévérkeszeget és a 30 mm-nél nagyobb vágódurbincsot tartalmazza.



11. ábra. Tizenöt halfaj táplálkozási gildekbe rendeződése a Balatonban, a Jaksić & Medel (1990) szerint kiértékelt klaszterelemzés (UPGMA, Czekanowski-féle hasonlósági index) alapján. A 0.324 értéknél nagyobb hasonlóság véletlenszerű előfordulásának esélye kisebb 5%-nál. Az oszlop diagramok az egyes klaszter ágakhoz tartozó táplálék összetételt mutatják. Az elkülönített gildeket római számok jelzik.

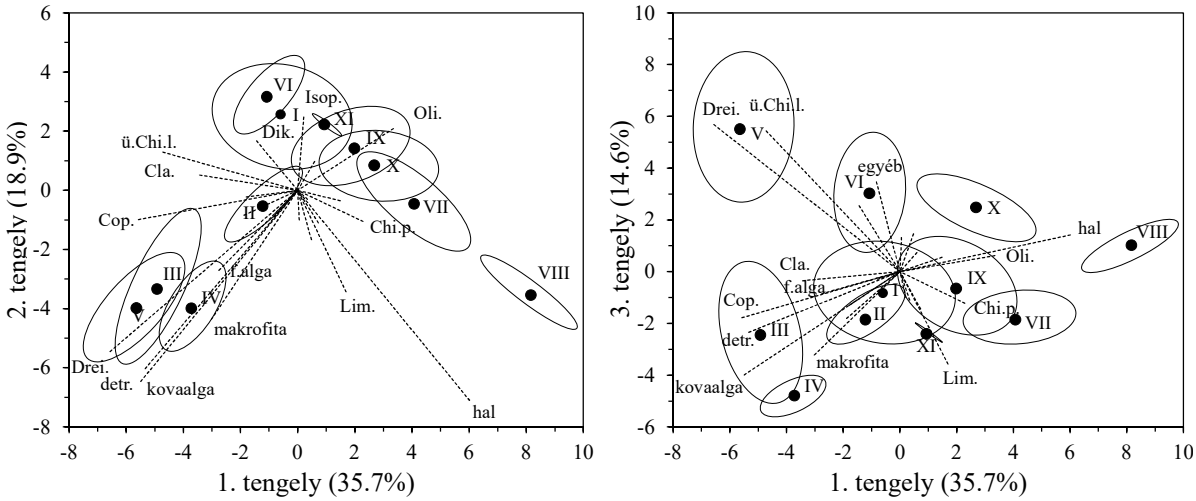
Gild VII - "fakultatív ragadozók": a halfogyasztásra áttérő félben lévő ragadozó halakat, mint a 200 mm feletti gardát, a 41-100 mm-es fogassüllőt és a 41-120 mm-es balint foglalja magában. E halak tápláléka a halakon kívül még számottevő mértékben tartalmaz nagyobb rákokat, mint *L. benedeni* és *L.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



12. ábra. A balatoni halegyüttes táplálkozási gildjeinek diszkriminancia elemzése és ábrázolása az első (Wilks' $\lambda<0.001$, $\chi^2=2344$, $P<0.001$) és második (Wilks' $\lambda<0.001$, $\chi^2=1879$, $P<0.001$), illetve az első és harmadik tengelyek (Wilks' $\lambda<0.001$, $\chi^2=1509$, $P<0.001$) mentén. Az egyes gildekhez (római számokkal jelezve; lásd 11. ábra) tartozó 95%-os tartomány ellipszisek és a tengelyekhez rendelhető magyarázott varianciahányad szintén feltüntetésre került. A gildek elkülönüléséért leginkább felelős táplálék komponensek (a vonatkozó statisztikai eredményeket a 6. táblázat összegzi): Cop., Copepoda; Cla., Cladocera; Oli., Oligochaeta; ü.Chi.l., üledéklakó Chironomidae lárva; Chi.p., Chironomidae báb; Dik., *Dikerogammarus* spp.; Lim., *Limnomysis benedeni*; Isop., Isopoda; Drei., *Dreissena polymorpha* kagyló; f.alga, fonalas zöld alga; detr., detritusz.

A diszkriminancia elemzés is alátámasztotta az említett gildek elkülönülését (Wilks' $\lambda<0.001$, $F_{240;1377}=21.75$, $P<0.001$; 12. ábra) és a faj × méretcsoport egységek 96.7%-át helyesen sorolta be a diszkriminancia függvény. Az egyes táplálkozási gildek elkülönülésében leginkább szerepet játszó tápláléktípusok fontossági sorrendben: a vándorkagyló, a kovaalgák, a detritusz, a hal, a *Dikerogammarus* spp., az üledéklakó árvaszúnyog lárvák, az árvaszúnyog bábok, a hínár, a *L. benedeni* és a vízre hulló ízeltlábúak voltak (6. táblázat). Ez azt jelenti, hogy ezek azok a táplálékforrások, amelyek leginkább köthetőek egy adott gildhez. Ugyanakkor, például a zooplankton, amely ugyan fő táplálékforrása a gild I-be tartozó halaknak, más gildekben is fontos kiegészítő táplálék, így elkülönítő ereje kisebb. Ellenben, ha az egyes tápláléktípusok tényleges jelentőségét kívánjuk értékelni a halállomány egésze szempontjából, akkor természetesen a zooplankton jelentősége messze felülmúlja minden egyéb táplálékforrását, hiszen ez az a táplálék, amelytől szinte minden halfaj léte függ, legalább ivadékkorban (a vizsgált fajok közül talán a folyami géb tekinthető kivételnek).

6. táblázat. Az egyes táplálékalkotók szerepe balatoni halegyüttes táplálkozási gildjeinek elkülönülésében a diszkriminancia elemzés alapján.

	Parciális Wilks' λ	F-kihagy$_{10,146}$	P
Dreissena polymorpha lárva	0.969	0.47	0.910
Rotatoria	0.967	0.50	0.890
Copepoda	0.637	8.30	<0.001
Cladocera	0.688	6.62	<0.001
Leptodora kindtii	0.795	3.76	<0.001
Ostracoda	0.915	1.35	0.209
Oligochaeta	0.798	3.70	<0.001
üledéklakó Chironomidae lárva	0.527	13.10	<0.001
nem üledéklakó Chironomidae lárva	0.700	6.24	<0.001
Chironomidae báb	0.566	11.21	<0.001
Chelicorophium curvispinum	0.857	2.44	0.010
Dikerogammarus spp.	0.524	13.26	<0.001
Limnomysis benedeni	0.581	10.51	<0.001
Isopoda	0.818	3.24	<0.001
Dreissena polymorpha kagyló	0.303	33.63	<0.001
Gastropoda	0.928	1.14	0.336
egyéb lágyvázú vízi Arthropoda	0.882	1.95	0.042
vízfelszínre hullott Arthropoda	0.613	9.23	<0.001
kovaalga	0.420	20.17	<0.001
fonalas zöld alga	0.724	5.56	<0.001
makrofita	0.567	11.14	<0.001
detritusz	0.430	19.32	<0.001
hal	0.442	18.46	<0.001
egyéb	0.851	2.56	0.007

2.4. Értékelés

2.4.1. Az egyedfejlődés során fellépő táplálékváltások

A minden eddiginél részletesebb méretfelbontás és fajszám mellett végzett vizsgálataink számos új eredményt hoztak a halak méretfüggő táplálkozási mintázatait illetően. Kimutattuk, hogy az egyedfejlődéshez köthető táplálékváltások a balatoni halfajok többségénél jelen vannak, függetlenül az adott fajra jellemző mérettartománytól és életmódtól. A 15 vizsgált halfajból 13 esetében a növekedés során fellépő táplálkozási trendek olyan erősek voltak, hogy 2-4 határozottan elkülönülő fejlődési szakaszt lehetett beazonosítani. A két kivételt a küsz és a ponty jelentette. A küsz egész élete során főként planktonikus rákokkal táplálkozik a Balatonban, így táplálékának változásai vizsgálataink érzékenységi küszöbén kívül maradtak. Míg a döntően telepítések útján fenntartott ponty-állomány fiatal korcsoportjai, amelyeknél jelentősebb lehet a táplálék összetételének méretfüggő változása, rendkívül ritkák, így tanulmányozásukra nem volt lehetőség. Nem meglepő módon, a leghatározottabb táplálékváltások a kifejlett korban halfogyasztó ragadozóhalaknál voltak megfigyelhetőek, mint a balin, a fogassüllő és a kősüllő.

Annak ellenére, hogy a balin táplálékváltása közismert, annak lefolyásáról részletesebb adatokat mi közöltünk elsőként (Specziár & Rezsu 2009, Specziár 2010). Vašek *et al.* (2018) későbbi vizsgálatai az általunk leírtakhoz nagyon hasonló eredményeket hoztak. E két vizsgálat alapján látható, hogy a balin egyedfejlődésének korai szakaszában a planktonikus rákok mellett igen fontos táplálékot jelentenek a vízfelszínére hulló különféle rovarok, még nagy, nyílt vízfelülettel rendelkező életterek esetében is. Nincs ismeretünk ellenben arra vonatkozóan, hogy mennyire kötöttek a balin méretfüggő táplálékváltásai.

Az itt vizsgált halfajok közül talán a fogassüllő táplálékváltásai a leginkább ismertek. A fő trendet illetően a fogassüllő esetében két alternatíva lehetséges, ezek azonban rendszerint keverten vannak jelen a legtöbb populációban. A kezdeti táplálék a zooplankton, amelyet követhet akár korai sikeres halfogyasztásra történő áttérés, vagy nagyobb gerinctelen szervezetekre történő áthidaló váltást követően, későbbi halfogyasztásra történő áttérés is (Popova & Sytina 1977, Willemsen 1977, Buijse & Houthuijzen 1992, van Densen *et al.* 1996, Ginter *et al.* 2011). Az előbbi variációban a halfogyasztásra történő váltásnak legkésőbb 80-100 mm-es testhossznál meg kell történnie, míg az utóbbi esetben az kitolható legfeljebb 120-150 mm testhosszig. Az említett mérethatárok eléréséig lehetséges átmeneti visszatérés az előző, gerinctelekre támaszkodó táplálkozási stratégiára, de később ennek már súlyos következményei vannak. A fogassüllő ontogenetikus táplálkozási sémája meglehetősen kötött, az említett kisebb rugalmasságtól eltekintve alternatíva nincs: vagy sikeresen végig megy egy egyed a táplálékváltásokon, vagy növekedése megtorpan és ennek elhúzódása esetén még az ivarérés előtt elpusztul (Nagiec 1977, van Densen 1985, Lappalainen *et al.* 2000, Ginter *et al.* 2012). A széleskörű ismeretek ellenére, egyetlen természetes vízi példát ismerünk egy finn tóból, ahol 200 mm körüli testhossznál még mindig gerinctelen szervezeteken él a fogassüllő, ám ez az állomány törpenövésű és rendkívül rossz kondíciójú egyedekből áll (Vinni *et al.* 2009). A fogassüllő tehát igen érzékeny a korai életszakaszaiban a megfelelő méretű és mennyiségű táplálék rendelkezésre állására. A balatoni populációról elmondhatjuk, hogy a korai életszakaszt kedvezőtlen

életfeltételek jellemzik. Nevezetesen, az első év során az állomány döntő része számára nincs elérhető méretű prédahal (Specziár 2002b, Specziár & Bíró 2004), de ugyanakkor, a halfogyasztásra történő váltás mérethatárának kitolására is csak korlátozott lehetőség van a nagyobb méretű gerinctelen szervezetek behatárolt, part menti előfordulása miatt. Ráadásul, a halfogyasztásra történő áttérésre szezonálisan csak egy szűk időintervallum áll rendelkezésre, tekintettel a fiatal ragadozók szájméret és a potenciális prédahalak testmagasság eloszlására. A kedvezőtlen táplálkozási feltételeket a fittebb példányok képesek lehetnek kannibalizmus révén áthidalni, így biztosítva a populáció nagyobb stabilitását (Frankiewicz *et al.* 1999, Huss *et al.* 2010). Kannibalizmus a Balatonban is megfigyelhető mind az első évben, mind később (Lukács 1932, Woynárovich 1959, Bíró 1973, Specziár 2002b, Specziár & Bíró 2004; lásd még 3. fejezet). Mindezen itt vázolt nehézségeknek köszönhetően, a klimatikus viszonyokat is figyelembe véve, a fogassüllő első éves növekedése a Balatonban kifejezetten gyenge, amely egyben nagyon alacsony túlélési aránnyal is párosul (Woynárovich 1960, Bíró 1972, Specziár 2010).

A fogassüllő kisebbre növő, élőhelyét tekintve specializáltabb rokona a kősüllő, amely kifejlett korban szintén halfogyasztó (Specziár 2002c). A kősüllő méretfüggő táplálkozási mintázatairól a balatoni vizsgálatokon túl alig találunk érdemi adatot az irodalomban. Ezen adatok azonban összhangban vannak eredményeinkkel, miszerint a kősüllő jobban hasznosítja az üledék felszínén élő gerinctelen szervezeteket, mint a fogassüllő, ennél fogva táplálkozása is nagyobb rugalmasságot mutat és kevésbé éles a halfogyasztásra történő váltása (Novickij 1999). A ragadozó-préda méretviszonyok elemzése is alátámasztja, hogy a kősüllő az azonos méretű fogassüllőhöz képest a kisebb prédákat kedveli (lásd még 3. fejezet), amely viszont hozzásegítheti a halfogyasztásra történő áttérés idejének rugalmasabb kezeléséhez is. Mindemellett, a kősüllő táplálkozási feltételei sem ideálisak a Balatonban. A harmadik életéve során, amikor a halfogyasztásra történő váltás már nemigen odázható tovább, növekedése visszaesik és innentől más populációkhoz képest lassabb növekedést mutat (Specziár & Bíró 2003).

Bár alapvetően a sügért is a halfogyasztó fajok közé sorolják, kiterjedt ismereteink birtokában tudjuk, hogy e csoporton belül feltehetően a sügér mutatja az egyik legnagyobb rugalmasságot a táplálékváltások lefolyását illetően, életmenetének és populációdinamikájának változatos alakítása mellett (Popova & Sytina 1977, Persson 1986b, Bergman & Greenberg 1994, Byström *et al.* 1998, Svanbäck & Eklöv 2002). Jó táplálkozási körülmények esetén a sügér is a zooplankton-(makrogerinctelen)-hal táplálék menetet mutatja növekedése során, azonban képes rá, hogy erős növekedési kompromisszumok árán ugyan, de szaporodhasson halfogyasztás nélkül, vagy akár pusztán zooplankton táplálékon élve is. Lévén a sügér a Balatonban a normál ontogenetikus táplálkozási sémát követi, így feltételezhetjük, hogy táplálkozási feltételei jelenleg jók.

Halat ugyan csak elvétve fogyaszt, mégis jellegzetes táplálékváltó a naphal is (Mittelbach *et al.* 1992, Osenberg *et al.* 1992). Növekedése során a naphal alapvetően az őshonos élőhelyein mutatott táplálkozási séma, zooplankton - ízeltlábú makrogerinctelenek - puhatestűek, szerint változtatja táplálékát a Balatonban is. Meglepőnek tekinthető ugyanakkor a növényi eredetű táplálék fogyasztása a keszthelyi mintavételi területeken, hiszen ilyet máshol eddig nemigen tapasztaltak. Szinén megfelel az általános ismereteinknek a vágódurbincs zooplankton-üledéklakó makrogerinctelenek irányú táplálékváltása (Ogle

1998, Popova *et al.* 1998). A folyami géb ontogenetikus táplálkozási trendje a vágódurbincsétól a zooplankton fogyasztásának korábbi feladásában tér el leginkább.

A többi itt vizsgált halfaj esetében jóval ritkábban találkozunk az ontogenetikus táplálékváltás említésével az irodalomban. Ennek oka, hogy táplálkozásuk egyedenként és alkalmanként is nagyon változatos lehet, illetve a táplálék jellegének változása a növekedés során nem éles és alig jellemezhető általános érvényű sémákkal. Kellően széles mérettartományt vizsgálva azonban mégis beazonosíthatunk határozott növekedéshez kötött változásokat a táplálékban más halfajoknál is. Habár a dévérkeszeg viszonylag hatékony zooplankton fogyasztó, főleg kisebb méretnél (Hoogenboezem *et al.* 1993, van den Berg *et al.* 1994), egyedfejlődése során mégis határozottan törekszik a gyorsabb növekedés feltételét jelentő üledéklakó makrogerinctelenek nagyobb arányú fogyasztására (Goldspink 1978, Lammens 1982). Lévén a Balatonban jelenleg ezen szervezetek mennyisége mérsékelt (Specziár & Vörös 2001), a dévérkeszeg táplálékváltása időben jelentősen kitolódik és növekedése is lassú (Specziár 2010). A karika keszeg és főként a bodorka a szűrőkészülékük felépítéséből adódóan a növekedés során sokkal többet veszít zooplankton fogyasztó képességéből, mint a dévérkeszeg (Hoogenboezem *et al.* 1993, van den Berg *et al.* 1993, 1994), ezért e táplálékforrásról idővel mindenképpen váltaniuk kell. E két faj robosztusabb garatfoga ellenben lehetőséget biztosít számukra a keményebb táplálékok kezelésére is (Nagelkerke & Sibbing 1996). Így egyedfejlődése során mindkét faj egyre inkább a puhatestűek fogyasztása felé tendál. Mindent egybevetve, a Balatonban a halak közül a karika keszeg és főként a bodorka lehet képes a táplálékforrás legszélesebb körű hasznosítására. A bodorka táplálkozásáról szerteágazó ismereteink vannak. Mint eredményeinkből is látszik, a bodorka tápláléka rendkívül széles tartományban változhat, ideértve a legkülönfélébb bevonat és üledéklakó gerinctelenszervezeteket és számos vízinövény élő és bomló részeit (Persson 1983c, Bergman & Greenberg 1994, Vinni *et al.* 2000, Hayden *et al.* 2014). Habár mutatkozik némi trend azt illetően, hogy a nagyobb egyedi méreteket elérő populációknál a puhatestűek fogyasztása jelentősebb (Kaszjanov *et al.* 1995), ebbe illeszkedik a balatoni populáció is (Specziár *et al.* 1997, Specziár 2010), mégis a fogyasztott táplálék jellege gyakran nincs érdemi hatással a növekedésre (Hayden *et al.* 2014). Ez szintén alátámasztja a faj nagyfokú táplálkozási rugalmasságát. Ugyanakkor, mint eredményeink mutatják, anyagforgalmi szerepüket és potenciális táplálkozási kölcsönhatásaikat illetően, a bodorka egyes méretcsoportjai között mégis igen jelentős eltérések lehetnek. Nagyfokú rugalmasság és vegyes táplálék jellemzi a vörösszárnyú keszeget is, amely az áttetsző, növényzettel sűrűn benőtt állóvizű élőhelyeket kedveli. Bár e faj képes szinte bármilyen szájméretéhez igazodó állati és növényi táplálékot elfogyasztani, a táplálék mégis trendszerű hangsúlyváltozásokon esik át a növekedése során és a legnagyobb példányok már főként növényevők a Balatonban, hasonlóan más élőhelyek többségéhez (García-Berthou & Moreno-Amich 2000, Hicks 2003).

A garda életmódját tekintve nyíltvízi plankton fogyasztó, amely szívesen táplálkozik a vízfelszínére hulló rovarokkal és nagyobb méretnél halivadékkal is (Perényi & Bíró 1992). Habár a Balatonban statisztikailag kimutatható változás volt a garda táplálékban a növekedés során, ezek az eltérések az eddigiekben tárgyalt táplálékváltásokhoz képest elenyészőnek tűnnek, sokkal inkább egy enyhe hangsúlyváltásnak tekinthetjük a zooplankton, a rovarok és a halivadék részarányát illetően.

Végül, az idegenhonos ezüstkárászról leginkább azt tartják, hogy elsősorban az üledék faunát és a zooplanktont fogyasztja (Ivlev 1961, Ruppert *et al.* 2017). Vizsgálataink ettől azonban részben eltérő eredményt hoztak. A fiatalabb korcsoportoknál meglepően magas volt a kovaalga, míg az idősebb korcsoportoknál a zooplankton mellett a detritusz fogyasztás aránya. Ellenben, a táplálékban alig szerepeltek üledéklakó makrogerinctelenek. Az általánosságban csekély profitabilitásúnak tekintett növényi táplálék ellenére, a makrogerincteleneket fogyasztó populációkhoz képest is, a Balatonban az ezüstkárász növekedése erősnek tekinthető (Specziár *et al.* 1997, Specziár 2010). Mindez felhívja a figyelmet arra, hogy ezen invazív halfaj ökológiájáról még mindig hiányosak az ismereteink és a faj hatékony terjedéséhez a különleges szaporodási stratégiáján (gynogenezis a felfutó állományoknál, Fan & Liu 1990) kívül, feltehetően táplálkozási sajátságai is hozzájárulnak.

2.4.2. A táplálékváltások hatása a halegyüttesen belüli táplálékmegosztásra, gild struktúra

Mint eredményeink is rámutatnak, számos halfaj esetében a táplálék változása akár a teljes élettartam alatt folyamatos és számottevő mértékű lehet. E folyamatnak nagy jelentősége van a táplálkozási kölcsönhatások, a táplálék megosztásának fajon belüli és fajok közötti alakulása szempontjából. Vizsgálataink számtalan példát tártak fel arra vonatkozóan, hogy milyen változatosan alakulhatnak ezen kapcsolatok a halaknál, az ontogenetikus táplálékváltások idejének és intenzitásának függvényében.

A fajon belüli táplálékmegosztás szempontjából egyértelműen kedvezőek a méretfüggő táplálékváltások. Minél inkább változik egy faj tápláléka a növekedés során, annál kisebb az esélye annak, 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 a fajon belüli táplálkozási versengés jelentősebb hatásaira inkább számíthatunk azon fajoknál, 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. 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. A küsz tömegessége (Specziár 2010, Specziár *et al.* 2013) és más vízterületekhez képest visszafogottabb növekedése (Bíró & Muskó 1995) ellenben a fajon belüli versengés lehetőségének figyelembe vételét indokolja. Szintén tömeges (Specziár 2010, Specziár *et al.* 2013) és a Balatonban visszafogottabb növekedést mutató faj a garda (Perényi & Bíró 1992, Specziár 2010), amelynél ugyancsak jó eséllyel számolhatunk állománysűrűséghez köthető hatásokkal, legalábbis a vizsgált mérettartományon belül. A többi halfaj esetében a növekedés során a táplálék összetételében bekövetkező változások eredményeképpen erősebb fajon belüli táplálékátfedés csak szűkebb mérettartományokra vonatkozóan áll fenn.

A fajok közötti táplálékmegosztás szempontjából az ontogenetikus táplálékváltások hatása jóval összetettebb. A halegyüttes egészérére kiterjedő gild elemzések eredményei alapján láthatjuk, hogy az egyes halfajok táplálékváltásai valójában milyen jelentős

változásokat jelentenek, akár az adott egyed, akár a teljes táplálékhálózat szempontjából. A vizsgált fajok többségénél a táplálkozás szempontjából elkülönülő életszakaszok a halegyüttes szintjén is külön gildekbe sorolódtak. Eredményeink így összhangban vannak azon haladó nézettel, miszerint a gildek építőkövei valójában fajon belüli egységek (Werner & Gilliam 1984, Cohen *et al.* 1993b) és nem maguk a fajok, mint azt eredetileg feltételezték (Root 1967). Kivételt jelent az ezüstkárásznál és a folyami gébnél megfigyelt fajon belüli tagolódás, ami nem bizonyult lényegesnek az együttes gild struktúráján belül. Továbbá, a faji szinten elkülönülő táplálkozási mérettartományok közül egyesek az együttes szintjén végül szintén egy gildbe kerültek a garda, a fogassüllő, a dévérkeszeg és a sügér esetében. Így összességében a 15 vizsgált halfaj közül 11-nél találtuk a gild tagságot méretfüggőnek. A gildváltó fajok általában két-három gildben szerepeltek életük során. A legkomplexebb táplálkozási életmenetet, négy gild tagsággal a balin és a bodorka mutatták. A balin ivarérett korban tipikus ragadozó, ám előtte, mint a legtöbb ragadozó faj, több táplálékváltáson esik át. A bodorkánál a Balatonban megfigyelt komplexitású táplálékváltási mintázat újdonság, annak ellenére, hogy a faj táplálkozás ökológiáját igen széleskörű körben vizsgálták. Eredményeink tehát tovább erősítik azon ismereteinket, miszerint a halaknál nagyon gyakran tapasztalhatunk táplálkozási gild váltásokat is a növekedés során (Muñoz & Ojeda 1998, Garrison & Link 2000, Inoue *et al.* 2005, Castellanos-Galindo & Giraldo 2008, Buchheister & Latour 2015).

A gild elmélet szerint, az egyazon gildbe tartozó egyedek között sokkal erősebb kölcsönhatások lehetnek, mint más gildekbe tartozó egyedek között (Pianka 1980). Az élettartam alatt fennálló átlagos táplálékátfedés feltételezhetően azon fajok között lehet a legnagyobb, amelyek táplálékának alakulása a teljes élettartamuk alatt párhuzamosan zajlik és azonos gildekben fordulnak meg. Például, a Balatonban erős párhuzamokat mutat az őshonos sügér és a behurcolt naphal (I, IX és X gildekben is találkoznak), a dévérkeszeg és a vágódurbincs (I és VI gildek), a bodorka és a karika keszeg (I, II és V gildek, de a bodorka emellett a III gildben is megfordul), valamint a három ragadozó faj, a balin, a fogassüllő és a kősüllő (I, VII és VIII gildek, de a balin megfordul a XI gildben is, míg a kősüllő nem részese a VII gildnek) táplálkozási egyedfejlődése. Ilyen esetekben a táplálkozási kölcsönhatások pontosabb értékeléséhez viszont mindenképpen ajánlatos a forrás használat más dimenzióit is megvizsgálni, mint az élőhely használatot, a napi aktivitási ritmust, vagy a hasznosított táplálékforrás részletesebb szerkezetét.

Az eredmények valószínűsítik, hogy a behurcolt ezüstkárász találhatott egy, más halfajok által nagy részben kihasználatlan táplálékforrást (detritusz; gild III), lévén érdemi táplálékátfedést mindössze a 41-120 mm-es bodorkával mutat. Minthogy kihasználatlan táplálékforrásokat ritkán lehet találni a természetben, előfordulhat, hogy az ezüstkárász elterjedése vizeinkben más (nem hal) vízi szervezetekre is hatással lehetett. Egyes nézetek szerint, a mérsékelt övi édesvizekben a (őshonos) halak rendszerint csak kedvezőtlen táplálkozási feltételek esetén fanyalodnak nagymértékben növényi eredetű táplálék fogyasztására (Persson 1983a, Bergman & Greenberg 1994). A Balatonban viszont két gild (III és IV) is szerveződött a növényi táplálék fogyasztására, magában foglalva a vörösszárnyú keszeg, a bodorka és az ezüstkárász számos méretcsoportját. Ráadásul, arra se mutat semmi egyértelmű jel, hogy e halak bármiféle hátrányt szenvednének az állati eredetű

táplálék kis aránya miatt, vagy éppen ezek valamiféle hiánya miatt választották volna a növényi eredetű táplálékot a Balatonban.

A feltárt gildek a befoglalt halfajok és méretcsoportok számát illetően jelentősen különbözőek. A „legkisebb” gild a XI-es, amely mindössze a 16-40 mm balint tartalmazza, míg a „legnagyobb” gild az I-es amelyben 12 halfaj különböző méretcsoportjai kapnak helyet. Anyagforgalmi és közösségszerveződési szempontból is kiemelt fontosságúak lehetnek így a zooplankton fogyasztók I-es gilden belüli táplálkozási kölcsönhatásai. E gildnek tagja a tó három legnagyobb állománnyal rendelkező halfaja közül a küsznek minden méretcsoportja, a gardának és a dévérkeszegnek kis és közepes méretcsoportjai (3 éves korig), valamint további kilenc halfajnak a korai fejlődési stádiumai (fajtól függően egy hónapostól egy éves korig). Számos példa mutatja, hogy olyan fajok, amelyek felnőtt korban jelentősen eltérő táplálékon élnek, fejlődésük korai szakaszaiban gyakran nagyban azonos táplálékforrásra utaltak (Mittelbach 1984, Mittelbach & Persson 1998, Nunn *et al.* 2012). Viszont az egyes fajok fiatal korcsoportjai között a valós táplálékátfedést, a szezonális skálát nélkülöző adataink alapján nem tudjuk pontosan értékelni. 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 időszakban. Például, ívási idejük eltérésének köszönhetően a fogassüllő és a kősüllő legkisebb méretcsoportjainak előfordulása időben szinte alig mutat átfedést és így a táplálékforrásért folyó versengésük is sokkal kisebb lehet az gild I-en belül, mint azt pusztán a jelen eredmények alapján feltételezhetnénk. Másfelől viszont, igen valószínű, hogy a küsz, illetve az 1-3 éves garda és dévérkeszeg jelentősen befolyásolhatja a legtöbb balatoni halfaj ivadékának táplálkozási körülményeit. Ráadásul, az itt nem tanulmányozott 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 lehetőségeire. Mindemellett, a gild I fő táplálékforrását jelentő zooplanktont, más gildek tagjai is fogyasztják kiegészítő táplálékként. Ezek közül kiemelendőek a gild VI-ba tartózó nagyobb dévérkeszegek, a gild VII-be tartozó gardák és a gild III-ba tartozó ezüstkárászok. A táplálkozási alternatívával nem rendelkező halivadék számára mindezen, többségében nagyobb táplálkozási rugalmassággal rendelkező potenciális vetélytársak hatása különös veszélyeket rejthet.

A tapasztalatok alapján, a gildváltó fajok táplálkozási kölcsönhatásainak elemzésekor érdemes abból kiindulni, hogy egy faj egyedei nem lehetnek minden, a növekedésük során hasznosított táplálék fogyasztásában egyformán hatékonyak (Werner & Gilliam 1984, Persson 1988, Werner 1988). Fontos megismernünk továbbá, hogy az érintett fajok milyen rugalmassággal rendelkeznek a táplálékváltás időzítését és a fogyasztott táplálék összetételét illetően (Bergman 1990, Bergman & Greenberg 1994, Bolnick *et al.* 2007, Svanbäck *et al.* 2015). Az eredmények közt (2.3.4. fejezet) releváns példákon keresztül igyekeztem bemutatni a lehetséges variációkat a fajok közötti táplálékátfedést illetően. Jelentőségüket tekintve ezek közül talán azon esetek emelhetőek ki, amikor a rendszer csúcsragadozója egyedfejlődésének korai szakaszában későbbi prédáival osztozik a táplálékon. A Balaton csúcsragadozója, a fogassüllő felépítésében és viselkedésében a halfogyasztásra specializálódott, azaz relatíve nagyméretű prédák egyesével történő zsákmányul ejtésére. Ezzel szemben, a trofikus piramisban alatta álló préda halfajok - jelen esetben a küsz,

dévérkeszeg, garda és vágódurbincs - rendszerint sokkal hatékonyabbak az apró gerinctelen táplálékszervezetek nagy mennyiségben történő fogyasztásában, illetve táplálékválasztásuk is gyakran rugalmasabb, ontogenetikus táplálékváltásaik pedig kevésbé kötöttek adott testméret tartományhoz. A fogassüllő gyenge első éves növekedésének és túlélésének tudatában feltételezhetjük, hogy a nagy állománysűrűséggel bíró plankton fogyasztó prédahalak, mint a küsz, a dévérkeszeg és a garda esetenként hatással lehetnek a fogassüllő ivadék táplálkozási viszonyaira. Vagyis nagy eséllyel állhat fenn a közismert „ivadékkori kompetitív üvegnyakhatás" (Persson & Greenberg 1990, Bergman & Greenberg 1994, Byström *et al.* 1998, van Leeuwen *et al.* 2013). Ilyetén táplálkozási relációk a kősüllő esetében is fennállhatnak, ám tekintettel a kősüllő nagyobb táplálkozási rugalmasságára, hatásuk feltehetően kisebb.

Szemben a többi gilddel, a gild XI szezonális, csak május és június folyamán tekinthető nyitottnak, amikor az árvaszúnyogok rajzása a legintenzívebb (Specziár 2008), illetve, amikor a 16-40 mm-es balin egyáltalán előfordul a tóban. Számos vízi élőhelyen, de különösen az erdővel határolt kisebb vizeknél, a vízre hulló ízeltlábúak nagyon fontos táplálékforrásai lehetnek a halaknak (Mookerji *et al.* 2004, Baxter *et al.* 2007). Viszont, a Balaton nagy kiterjedésű, nyílt vízfelületén e táplálékforrás alapvetően az árvaszúnyogok rajzásához kötött, a halak számára csak alkalmi kiegészítő táplálékot jelent.

Egy közösség tagjai az általuk hasznosított táplálékforrásokat három fő dimenzió mentén tudják felosztani, az élőhely, az idő és a táplálék típusa szerint (Schoener 1989). Szintén fontos az elemzés szempontjából, hogy a táplálék összetételének meghatározása milyen felbontás mellett történik. Nyilvánvaló, hogy nem választhatjuk minden tekintetben a lehető legfinomabb felbontást, hiszen egy ilyen adatsor értékelhetőségéhez olyan hatalmas mintaszámra (elölt állatra!) és kutatói erőfeszítésre lenne szükség, amely nem állna arányban a remélt következtetések súlyával. Minthogy ezen, a gildekre összpontosító tanulmányunk elsődleges célja az volt, hogy a lehető legtöbb halfajra, részletes méretfelbontás mellett végezzünk elemzéseket, ezért más tényezők tekintetében meglehetősen kis mozgásterünk maradt. A táplálék összetételét mérsékelt felbontásban tudtuk vizsgálni, a napon belüli változásokat konstans délelőtti mintavétellel zártuk ki, éven belül a meleg vízi időszak összevont mintáival dolgoztunk, míg az élőhelyi és évek közötti varianciát figyelmen kívül kellett hagynunk (ezen tényezők szerepét az 5. fejezetben igyekszem áttekinteni). A vizsgálat feltehetően két leglényegesebb egyszerűsítése a mérsékelt táplálék felbontás (hiszen az elkülönített 24 táplálék kategória nagyobb része még taxonómiai szempontból is összetett) és a szezonális skála mellőzése lehetnek. Például, a különösen magas táplálékátfedési index érték (D>0.8; 11. ábra) a VIII., ragadozó gildben egyértelműen annak a következménye, hogy a táplálék halakat nem különböztettük meg faji szinten. Pedig, mint a 3. fejezetből kiderül majd, a fogyasztott halfajok arányai valójában jelentősen különböznek a két süllőfajnál, így köztük a tényleges táplálékátfedés is számos méretcsoport relációban kicsi lehet. További két, mind taxonómiailag, mind a méreteloszlást tekintve összetett táplálékkategóriánk, a planktonikus rákok és az árvaszúnyog lárvák. E kategóriák szintén a halak táplálékátfedésének felülbecslését okozhatta. Az idő skála figyelmen kívül hagyása ugyancsak ilyen hibaforrás lehet. Vizsgálatunkhoz a mintákat évente négy hónap során gyűjtöttük annak érdekében, hogy minden méretcsoportra vonatkozóan legyen kellő számú adatunk. Ennek az összevonásnak két következménye is lehetett. Először, a nagyobb

méretcsoportok tápláléka szezonális hatások átlagát tükrözi, szemben a legkisebb méretcsoportokkal, amelyeknél az időhatás ilyen formában gyakorlatilag nem is értelmezhető a gyors növekedés miatt. Másodszor, lévén számos korai méretcsoport időben elkülönülten jelenik meg, így az elemzésünk olyan táplálkozási relációkat is tartalmaz, amelyek a valóságban nem fordulhatnak elő (pl. egy 5-10 mm-es süllő a természetben gyakorlatilag nem fog találkozni egy 20-30 mm-es bodorkával vagy kősüllővel; lásd még fentebb az gild I tárgyalásánál). Mindenesetre, a méretfüggő folyamatok jelentőségét és azok legjellemzőbb trendjeit elemzéseink jól szemléltetik. Az alapvető mintázatokat jellemző és minden esetben sértetlen monotonitás pedig rámutat ezen folyamatok erősségére és a kimutathatóságuk mintavételi egyszerűsítésekkel szembeni nagyfokú érzéketlenségére.

Felmerül a kérdés, hogy a fentebb vázolt táplálkozási gild struktúrába beleilleszthető-e a Balaton többi, e tekintetben eddig még nem vizsgált halfaja, avagy azok figyelembevétele csak újabb gildek kijelölésével lenne lehetséges? A rendelkezésre álló tapasztalatok alapján hajlok a feltételezésre, hogy a nem vizsgált balatoni halfajok méretcsoportjainak jelentős része a fenti struktúrában illeszkedik. A Balaton halközösségének táplálékbázis felosztására vonatkozó minél teljesebb kép megalkotásához azonban még további vizsgálatok szükségesek.

2.5. Következtetések

Kimutattuk, hogy egy halegyüttesen belül a fajok többségének tápláléka monoton módon változik az élettartam alatt és ezen változások az esetek nagyobbik részében a gild tagságra is hatással vannak. Ennél fogva, a fajon belüli és a fajok közötti táplálkozási kapcsolatok is jelentős mértékben méretfüggőek és így nagyon összetettek lehetnek. Ugyan számos tanulmány érvel az egyedfejlődés során fellépő táplálékváltások jelentősége mellett, de legjobb tudomásunk szerint mégis a mi munkánk volt az első, amely egy halegyüttesen belüli gild struktúrát nagy méretfelbontás mellett és előzetes, szubjektív életszakasz elkülönítés nélkül igyekezett jellemezni. Eredményeink fontos tanulsága, 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. A táplálkozási gildek hibás meghatározása nem csak a közösségek közti összevetést torzítja, hanem az adott közösségen belüli időbeni variabilitásról is téves megállapításokhoz vezethet. Lévén vizeink állapotának értékelése során is 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 [8]

3.1. Bevezetés

Mint az előző fejezetből is kiderült, a méretfüggő folyamatok jelentős hatással vannak a halak táplálkozási szokásaira. A táplálékforrás méreteloszlása alapjaiban befolyásolja az egyes ragadozó méretcsoportok táplálkozási feltételeit, növekedését és túlélését is (Werner & Gilliam 1984, Olson 1996, Persson & Brönmark 2002a). A halak e folyamatokkal szemben feltehetően egyik legérzékenyebb csoportja a halfogyasztó ragadozó fajok (a továbbiakban egyszerűen: ragadozó halak). E fajok egyedfejlődésük korai szakaszában különösen éles táplálékváltás(ok)on esnek át (összefoglaló: Mittelbach & Persson 1998). A ragadozó halak a külső táplálkozásra történő áttérésüket követően rendszerint apró, majd nagyobb gerinctelen szervezetekkel táplálkoznak, azonban a további fejlődéshez életük első vagy második évében át kell térniük a halfogyasztásra. A váltást követően a ragadozók rendszerint kis számú, de relatíve nagy méretű táplálékot fogyasztanak a préda észlelési gyakorisága és zsákmányul ejthetőségi esélye által meghatározott optimális táplálékválasztási mechanizmusok szerint (Townsend & Winfield 1985, Juanes 1994, Sih & Cristensen 2001, Turesson *et al.* 2002). Lévén a ragadozó halak többsége prédáját egészben nyeli le, potenciális táplálékforrásuk a szájméretük által korlátozott (Hambright 1991, Nilsson & Brönmark 2000). Ezért a ragadozó-préda kölcsönhatások e halaknál erősen függnek a ragadozó méretétől és a potenciális préda állományok méret és testalkat szerinti összetételétől (Olson 1996, Einfalt & Wahl 1997, Persson & Brönmark 2002a).

Általánosságban, a préda abszolút mérete növekszik, míg relatíve mérete csökken a ragadozó méretével (Juanes 1994, Scharf *et al.* 2000, Keskinen & Marjomäki 2004, Dörner *et al.* 2007). Ugyanakkor, a szájméretük adta elvi lehetőségeket ritkán használják ki a ragadozók, rendszerint az annál jelentősen kisebb táplálékot részesítik előnyben. Ennek oka, hogy a túl nagy táplálék kezelése nehézkes és így kevésbé rentábilis (Juanes 1994, Nilsson & Brönmark 2000, Turesson *et al.* 2002). Ezen tipikus mintázatok feltételezik a kedvező táplálékellátottságot és főként a prédaállományok egyenletes méreteloszlását. A természetben a préda szervezetek méreteloszlása azonban csak ritkán egyenletes. A legáltalánosabb ilyen anomália éppen a legkritikusabb táplálékváltás időszakára esik, amikor a fejlődő ragadozónak az apró gerinctelen szervezetekről kell a jóval nagyobb halak fogyasztásra váltania (van Densen *et al.* 1996, García-Berthou 2002). A táplálkozás hatékonyságának erőteljes függősége a ragadozó-préda méretviszonytól, azt eredményezi, hogy a préda egyenetlen méreteloszlása jelentősen visszavetheti a ragadozó növekedését és megnövelheti pusztulási rátáját, különösen az érzékeny korai életszakaszban (Bíró 1972, van Densen *et al.* 1996, Houde 1997).

Az egyes prédafajok testalkat, egyedsűrűség, méreteloszlás és viselkedés szerinti eltérései jelentősen befolyásolhatják a ragadozó halak táplálékválasztását (Webb 1986, Einfalt & Wahl 1997, Nilsson & Brönmark 2000). Feltételezzük, hogy azon prédafajokat, amelyek kimereszthető tüskékkel rendelkeznek, kerülik a ragadozók vagy legalábbis relatíve kisebb méretben fogyasztják, mint azokat, amelyeknek nincsenek ilyen képleteik (Einfalt &

Wahl 1997, Dörner & Wagner 2003). Szintén kimutatták, hogy a ragadozók az azonos testhosszúságú prédák közül preferálják a nyúlánkabb alkatú fajokat. Ezen faji különbségek azonban gyakran eltűnnek, ha nem a testhosszt, hanem a testmagasságot tekintjük viszonyítási alapnak, ami a ragadozók nyelési mechanizmusának ismeretében logikus is (Einfalt & Wahl 1997, Nilsson & Brönmark 2000). Ugyanakkor, a préda aktivitásának szerepe a ragadozók táplálékválasztásban már nem egyértelmű. Az aktívabb prédával ugyan nagyobb eséllyel találkozik a ragadozó (Juanes 1994), ám zsákmányul ejtése nehezebb lehet (Webb 1986).

A Balatonban a fogassüllő egyes méretcsoportjainak táplálkozási problémái már régóta ismertek, amelynek okaként a potenciális táplálékhal-állomány nem megfelelő összetételét tartják (Tölg 1959, Woynárovich 1959, Bíró 1972, 1973, Tátrai & Ponyi 1976). Mindezek ismeretében, a jelen tanulmányban azt vizsgálom, hogy a halfogyasztásra történő áttérést követően miként változik a fogassüllő és a kősüllő növekedésével zsákmányuk faj és méret szerinti összetétele, és prédapreferenciája a Balaton nyíltvizében. Előzetes felmérések alapján ismert, hogy a potenciális prédaállomány méreteloszlása erősen bimodális a Balatonban (Tátrai *et al.* 2008, Specziár *et al.* 2009, György *et al.* 2012). Arra számítottam tehát, hogy a ragadozók prédaválasztása jelentősen különbözhet az egyenletesebb prédaeloszlás mellett érvényes általános sémáktól. Feltételeztem, hogy (i) a ragadozó-préda méretgörbe kilaposodik azon ragadozó mérettartományokban, ahol az optimális méretű táplálék hiányzik – azaz a ragadozók növekedésük ellenére is kitartanak (nem lévén más lehetőségük) az addigi kisebb, de gyakoribb préda fogyasztása mellett; (ii) ugyanakkor pedig, hogy fedezhessék energia szükségleteiket, a ragadozók növelik a fogyasztott prédák számát. Feltételeztem továbbá, hogy (iii) a ragadozók táplálékában felülreprezentáltak lesznek az élőhely használatban velük jobban átfedő és könnyebben zsákmányul ejthető prédafajok, így például a saját fajtársaik. Mindemellett, izgalmas kérdés volt, hogy a két közeli rokon ragadozó faj miként alkalmazkodik a táplálékkészletet jellemző egyenetlenségekhez. A két süllőfaj között van ugyanis néhány morfológiai és viselkedésbeli eltérés, amelyek hatással lehetnek a táplálkozási szokásaikra és prédaszelektivitásukra is. Nevezetesen, a fogassüllő nagyobb fogakkal rendelkezik, gyorsabban és nagyobbra nő, valamint részben más élőhely preferenciával bír, mint a kősüllő. Feltételeztem tehát, hogy (iv) a fogassüllő sokkal inkább kihasználhatja a szájmérete által adott lehetőségeket és relatíve nagyobb prédákat (is) fogyaszt, mint a kősüllő.

3.2. Anyag és módszer

3.2.1. Mintavétel

Köszönhetően a párhuzamosan zajló halállomány felméréseinknek, e vizsgálat külön mintavételi erőfeszítést nem követelt. A fogassüllőket és kősüllőket a 2.2.1. fejezetben bemutatott mintavételi eljárás szerint gyűjtöttük, kopoltyúhálókkal és szánkós ivadékhálóval a Balaton nyíltvizén, 2007 és 2009 között, lefedve a táplálkozó életszakasz teljes méretskáláját. Szintén ugyanezen gyűjtések szolgáltak alapul a potenciális prédahal-állomány felmérésére.

3.2.2. Táplálékelemzés

A kifogott ragadozó halak gyomortartalmát a további vizsgálatig 4–10%-os formalinban tortósítottam. Összesen 7729, 6.5-750 mm testhosszúságú fogassüllőt (amelyek közül 357 gyomrában volt értékelhető halzsákmány) és 857, 5-350 mm testhosszúságú kősüllőt (amelyek közül 172 gyomrában volt értékelhető halzsákmány) vizsgáltam meg. A viszonylag nagy mintaméretre két okból volt szükség. Egyfelől, szerettem volna az ivadékkori táplálékváltás időszakát is pontosan jellemezni; nevezetesen a méretelőnnyel induló, ritka, de a populáció alakulása szempontjából jelentős szereppel bíró, korán táplálékváltó, tipikusan kannibál példányokat is megvizsgálni. Ezért a vizsgált egyedek döntő része ivadék volt. Másfelől, a nagyobb méretcsoportoknál gyakoriak az üres gyomrú egyedek, amit szintén figyelembe kellett venni a minták kijelölésénél.

Az elfogyasztott táplálékhalak azonosítása jó megtartású példányok esetében Koblickaja (1981) és Pinder (2001) ivadékhatározói, míg az emésztettebb préda esetében Maitland (2004) határozója alapján történt. Az azonosítás a legtöbb esetben (~95%) faji szintig lehetséges volt. A nem határozható prédát a fogyasztott táplálék számánál figyelembe vettem, viszont a specifikusabb elemzéseknél nem. E vizsgálat során a pusztán gerinctelen szervezeteket fogyasztó példányok táplálékát nem elemeztem, azok táplálkozását a 2. fejezetben már bemutattam.

3.2.3. Ragadozó és préda méretek

A ragadozók standard testhosszát (*L*, mm), tömegét (*M*, g: gyomortartalom nélkül) és szájnyílását (*G*, mm) mértem. A szájnyílás méretét egy skálázott, 30° nyílásszögű rézkúppal határoztam meg, amelyet a ragadozó szájába toltam annak teljes, de még erőltetés nélküli kitárulásáig (Ward & McCulloch 1991).

Amikor azt a zsákmány megtartása lehetővé tette, mértem az elfogyasztott hal testhosszát, testmagasságát (*D*, mm) és tömegét. Amennyiben csak a testhossz volt mérhető, akkor a testmagasság és tömeg értékét a Balatonra érvényes fajonkénti *L–D* és *L–M* összefüggések alapján rekonstruáltam (Specziár 2011).

3.2.4. A táplálékkészlet és a prédaérték meghatározása

A potenciális táplálék halak faj- és méretcsoport szerinti, a teljes tóra vonatkozó relatív egyedszám és biomassza értékeit a kiterjed kopoltyúhálós halállomány felméréseinkből (Specziár *et al.* 2009, 2013) nyert és a teljes vízoszlopot reprezentáló egységnyi halászati intenzitásra eső fogás értékek (CPUE) valamint az egyes vízmélység tartományok és mintaterületek által reprezentált víztömeg súlyok alapján határoztam meg (Lauridsen *et al.* 2008, Specziár 2010). Ezt követően, az egyes ragadozó méretekhez tartozó felső prédaméret határokat, azaz az elérhető táplálékkészlet részt, a megfigyelt legnagyobb $D_{\text{préda}} \times G_{\text{ragadozó}}^{-1}$ érték alapján jelöltem ki és a vonatkozó préda méretösszefüggés alapján számoltam át préda testhossz értékké.

Feltételeztem, hogy a préda tömege közvetlenül arányos a préda energiatartalmával (Turesson *et al.* 2002). Így az egyes prédafajok relatív (táp)értéke az adott ragadozó méretcsoport számára elérhető maximális préda tömeg alapján került meghatározásra, tekintettel a maximális $D_{\text{préda}} \times G_{\text{ragadozó}}^{-1}$ értékre és az egyes prédafajok Balatonban előforduló legnagyobb méretére is (Specziár 2011).

3.2.5. Adatelemzés

A két süllőfaj egyedfejlődését jellemző táplálékszelekciós mintázatok leírásához elemeztem a préda méretének, a préda méret és faj szerinti diverzitásának, valamint a ragadozók méret és faj szerinti prédaszelektivitásának alakulását a ragadozó méretének függvényében.

A préda testhossz, testmagasság és tömeg értékeit a ragadozó testhossz, illetve, a préda tömeg értékeit a ragadozó tömeg értékeivel vetettem össze regresszió segítségével. A regresszió elemzés során az adatokra lineáris, hatvány, valamint másod- és harmadfokú polinomiális modelleket illesztettem az OriginPro 8.5.1. (OriginLab Corp.) szoftver segítségével. A legjobban illeszkedő modell kiválasztását az Akaike súlyok (w) alapján végeztem. A w_i 0 és 1 között változhat, attól függően, hogy mekkora a valószínűsége annak, hogy az i modell a legjobb illeszkedésű a vizsgált alternatívák közül (Wagenmakers & Farrell 2004). A két ragadozófaj közt ezen összefüggések tekintetében esetlegesen fennálló eltéréseket ANCOVA segítségével vizsgáltam az 5 és 350 mm közötti (közös) ragadozó testhossz tartományra vonatkozóan $\log_{10}$ transzformált ragadozó és préda adatokkal. Az $L_{\text{ragadozó}}$–$G_{\text{ragadozó}}$ összefüggést lineáris regresszióval határoztam meg a két fajra és a kapott összefüggéseket szintén ANCOVA segítségével vetettem össze a Statistica 8.0 (StatSoft Inc.) szoftvert segítségével.

Minthogy a ragadozó halak viszonylag kevés, leggyakrabban egyetlen prédát fogyasztanak alkalmanként, így számos, a táplálék összetételét jellemző mutató nem számolható egyedenként, csak a ragadozók valamely csoportjára. Ezért a préda taxonómiai és méret diverzitásának, a prédaszelektivitásnak és a táplálkozott ragadozók arányának (itt a gerinctelen szervezeteket fogyasztó ragadozók is figyelembe vételre kerültek) számolásához a fogassüllőket tíz, míg a kősüllőket hét méretcsoportba rendeztem a testhosszuk alapján. A préda méret diverzitásának és a ragadozók préda méret szelektivitásának számolásához a táplálék halakat ugyancsak tíz méretcsoportba rendeztem testhosszuk szerint.

A gyomorban talált prédák taxonómiai és méret diverzitását a standardizált Levins (1968) féle niche szélesség indexszel (B) jellemeztem: $B = \left[\left(\sum_{i=1}^{m} p_i^2\right)^{-1} - 1\right] \times (m-1)^{-1}$, ahol p_i az i préda (adott faj vagy méretcsoport) aránya a táplálékban és m a táplálékkategóriák száma. Az index 0 közeli értéke erős táplálék specializációt, míg 1 közeli értéke széles táplálék spektrumot jelez. A táplálék diverzitásának esetleges trendszerű változását a ragadozó méretével Spearman-féle rang korrelációval vizsgáltam a Statistica 8.0 (StatSoft Inc.) szoftvert segítségével. Az egyedenkénti prédaszám méretcsoportok közötti eltéréseit, valamint a két ragadozó faj közti különbségeket a prédahalak táplálékon belüli arányát, az

egyedenkénti prédaszámot és préda taxonómiai és méret diverzitását illetően Mann-Whitney *U*-teszttel vizsgáltam a Statistica 8.0 (StatSoft Inc.) szoftver segítségével.

Az egyes ragadozó méretcsoportok prédapreferenciáját az Ivlev (1961) által kidolgozott szelektivitási indexszel (*E*) vizsgáltam: $E_i = (p_i - q_i) \times (p_i + q_i)^{-1}$, ahol p_i és q_i az *i* táplálékalkotó (prédafaj illetve préda méretcsoport) részaránya a táplálékban és a környezetben. Az index -1 és +1 közötti értéket vehet fel és negatív értéke az adott préda elutasítását, míg pozitív értéke preferenciát jelez. Minthogy a legkisebb táplálékhalak állományát a kopoltyúhálóval nem tudtuk megbízhatóan monitorozni, így a szelektivitási indexet csak a $L_{\text{préda}}$>50 mm és $L_{\text{ragadozó}}$>100 mm esetekre számítottam ki. Továbbá, mivel a kis prédaszám miatt egyes prédakategóriák fogyasztása nem volt minden esetben észlelhető, így fals *E*=-1 index értékek előfordulására is számítani lehetett. Akkor tekintettem biztosan falsnak az *i* ragadozó méretcsoportnál az E_i=-1 értéket a *j* prédával szemben, ha mind az *i*-1, mind az *i*+1 ragadozó méretcsoportoknál az adott préda részaránya a táplálékban ≥5% volt. Ilyen esetekben, az *i* ragadozó méretcsoportra vonatkozóan az $E_{i\text{-}1,j}$ és $E_{i+1,j}$ értékek átlagát tekintettem mérvadónak. Egyéb esetekben az *E*=-1 értéket valósnak fogadtam el. Az általam alkalmazott korrekció nem egyedi, hasonló megfontolásokat alkalmaztak Nunn *et al.* (2007) a fals *E*=+1 esetekre. Annak eldöntésére, hogy a kapott szelektivitási érték tekinthető-e valós elutasítási vagy preferencia jelzésnek, randomizációs tesztet használtam. A prédaadatok 10000 alkalommal történő újrakeverésével és a táplálék készlettel történő összevetésével a szelektivitási indexnek egy referencia eloszlását képeztem, Excel makró segítségével. Az így kapott index érték eloszlásból határoztam meg a tényleges megfigyelésekhez tartozó 95%-os konfidencia tartományokat (Afeworki *et al*. 2011). Az index jelzését egy préda csoporttal szembeni elutasításra vagy preferenciára vonatkozóan akkor fogadhatjuk el valós indikációnak, ha a hozzátartozó konfidencia tartomány nem tartalmazza a zéró index értéket.

3.3. Eredmények

3.3.1. A ragadozó táplálkozás kialakulása

A fogassüllőnél már 13.5 mm testhossz mellett is előfordultak halfogyasztó egyedek. Ezzel szemben a kősüllő legkorábban a második életévében, 70 mm testhossznál vált ragadozóvá. Ezek azonban csak kezdeti, kis gyakoriságú esetek. A ragadozásra történő teljes átállás, amikor az egyedek több mint fele fogyaszt már halat, a balatoni fogassüllőnél és kősüllőnél egyaránt 100-150 mm testhossz elérésével, a második, illetve a harmadik és negyedik életévben következik be (7. táblázat). A ragadozásra történő áttérés a fogassüllőnél határozottabb, e faj 150 mm testhossz felett már kizárólag halat fogyaszt, míg a kősüllő egészen 250 mm testhosszig csökkenő mértékben ugyan, de kiegészíti táplálékát makroszkopikus gerinctelen szervezetekkel.

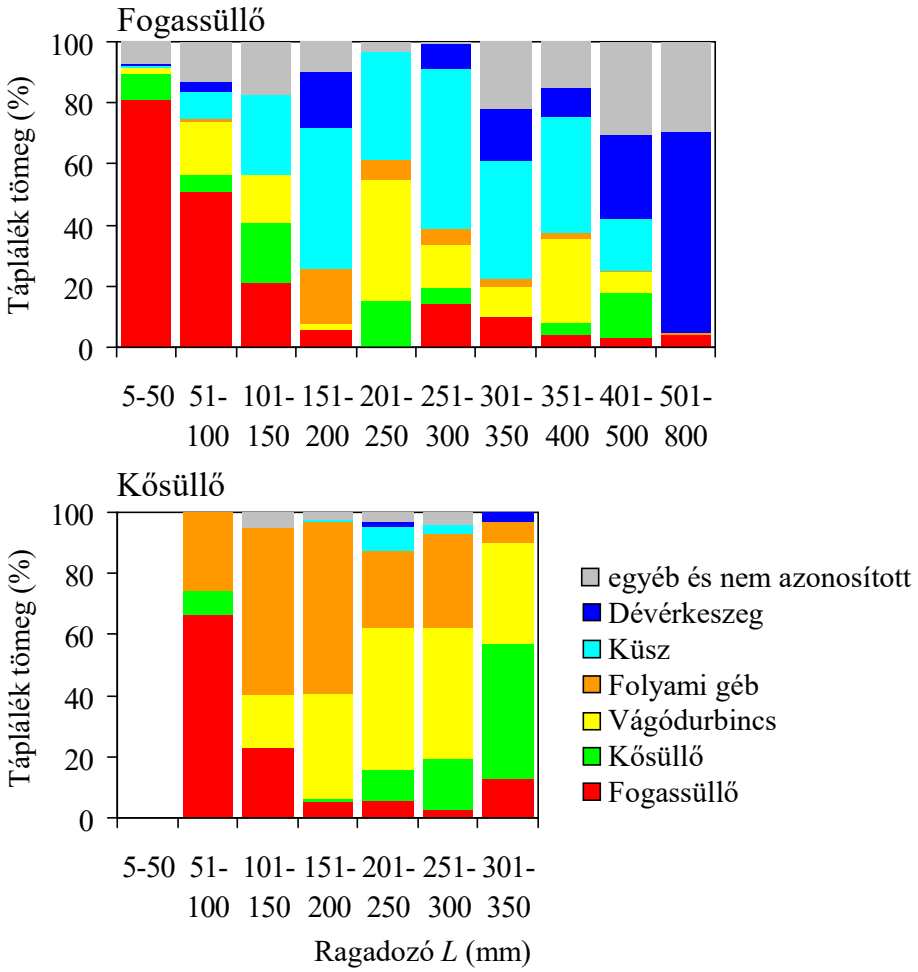
7. táblázat. A vizsgált fogassüllők és kősüllők száma és a táplálékozásukat jellemző néhány mutató a Balatonban.

	Ragadozó méretcsoport (L, mm)									
	5–50	51–100	101–150	151–200	201–250	251–300	301–350	351–400	401–500	501–800
Fogassüllő										
Teljes mintaszám	6965	495	51	31	33	35	29	36	36	18
Ragadozók száma táplálékhallal a gyomorban	118	78	32	17	19	18	13	23	24	15
Ragadozók aránya táplálékkal a gyomorban (%)	90	77	71	56	57	51	45	64	68	83
Hal aránya a táplálékban (tömeg%)	1.9	21	89	100	100	100	100	100	100	100
Vizsgált prédahalak száma	130	88	40	19	21	33	21	58	70	17
Prédahalak átlagos száma ragadozónként*	1.1^{a}	1.1^{a}	1.3^{b}	1.2^{ab}	1.1^{ab}	1.8^{c}	1.6^{bcd}	2.5^{c}	2.9^{c}	1.1^{abd}
Prédahalak faji diverzitása	0.11	0.30	0.50	0.24	0.26	0.30	0.33	0.32	0.54	0.23
Prédahalak testhossz diverzitása	0.06	0.10	0.11	0.14	0.18	0.20	0.21	0.19	0.27	0.37
Maximális $D_{préda} * G_{ragadozó}^{-1}$ érték	0.98	1.00	0.95	0.94	0.65	0.62	0.75	0.66	0.99	0.91
Kősüllő										
Teljes mintaszám	433	129	65	61	89	62	18			
Ragadozók száma táplálékhallal a gyomorban	0	17	19	33	55	39	9			
Ragadozók aránya táplálékkal a gyomorban (%)	91	86	51	59	66	63	50			
Hal aránya a táplálékban (tömeg%)	0	15	58	92	94	100	100			
Vizsgált prédahalak száma	0	23	27	54	108	88	24			
Prédahalak átlagos száma ragadozónként*	-	1.4^{a}	1.4^{ab}	1.6^{abc}	2.0^{bc}	2.1^{c}	2.5^{c}			
Prédahalak faji diverzitása	-	0.06	0.23	0.16	0.33	0.25	0.19			
Prédahalak testhossz diverzitása	-	0.07	0.09	0.10	0.12	0.11	0.15			
Maximális $D_{préda} * G_{ragadozó}^{-1}$ érték	-	0.67	0.62	0.69	0.58	0.69	0.51			

$D_{préda}$, a prédahal testmagassága (mm); $G_{ragadozó}$ a ragadozó szájnyílása (mm).
*A ragadozó méretcsoportok közti eltérést Mann-Whitney U-teszttel vizsgáltam; közös jelölő betűvel nem rendelkező értékek $P<0.05$ szinten eltérőek.

Azon egyedek aránya, amelyek gyomrában táplálékot találtam nem tért el a két süllőfaj között (Mann-Whitney *U*-teszt, *n*=7, *Z*=-0.32, *P*>0.05). A korai, gerincteleneket fogyasztó életszakaszban ($L_{ragadozó}$≤100 mm) a fogassüllő és a kősüllő gyomrában 77-91% gyakorisággal találtam táplálékot. Ugyanakkor, a halfogyasztásra történő átállást követően ez az arány 45-68%-ra csökkent. A legnagyobb fogassüllőknél ($L_{ragadozó}$>500 mm) viszont újból gyakoribbá vált a teli gyomor (7. táblázat).

A 250 mm-nél kisebb fogassüllőknél az egyedenkénti átlagos prédaszám 1.1–1.3 volt, amely 401-500 mm testhossz eléréséig 2.9-ig emelkedett, majd ismét 1.1-re csökkent a legnagyobb egyedeknél. Ezzel szemben, a kősüllők növekedésével az átlagos prédaszám is monoton módon növekedett 1.4-ről 2.7-ig (7. táblázat). Megállapítható, hogy azonos ragadozó méret esetén a kősüllő több prédát fogyasztott, mint a fogassüllő (Mann-Whitney *U*-teszt, *n*=295 a fogassüllő és *n*=172 a kősüllőnél, *Z*=-6.84, *P*<0.001).



13. ábra. A fogassüllő és a kősüllő halzsákmányának változása a növekedés során (testhossz, *L*) a Balatonban.

3.3.2. A préda faji diverzitása

A fogassüllőnél összesen 15, míg a kősüllőnél 11 halfajt azonosítottam a táplálékban. A préda faji diverzitása (7. táblázat) nem mutatott határozott párhuzamot egyik ragadozó faj

méretével sem (Spearman rang korreláció, d.f.=9, r_s=0.309, P>0.05 a fogassüllő és d.f.=6, r_s=0.486, P>0.05 a kősüllőnél), illetve nem tért el a két faj között (Mann-Whitney U-teszt a $L_{ragadozó}$≤350 mm ragadozó mérettartományra, n=7, Z=1.57, P>0.05).

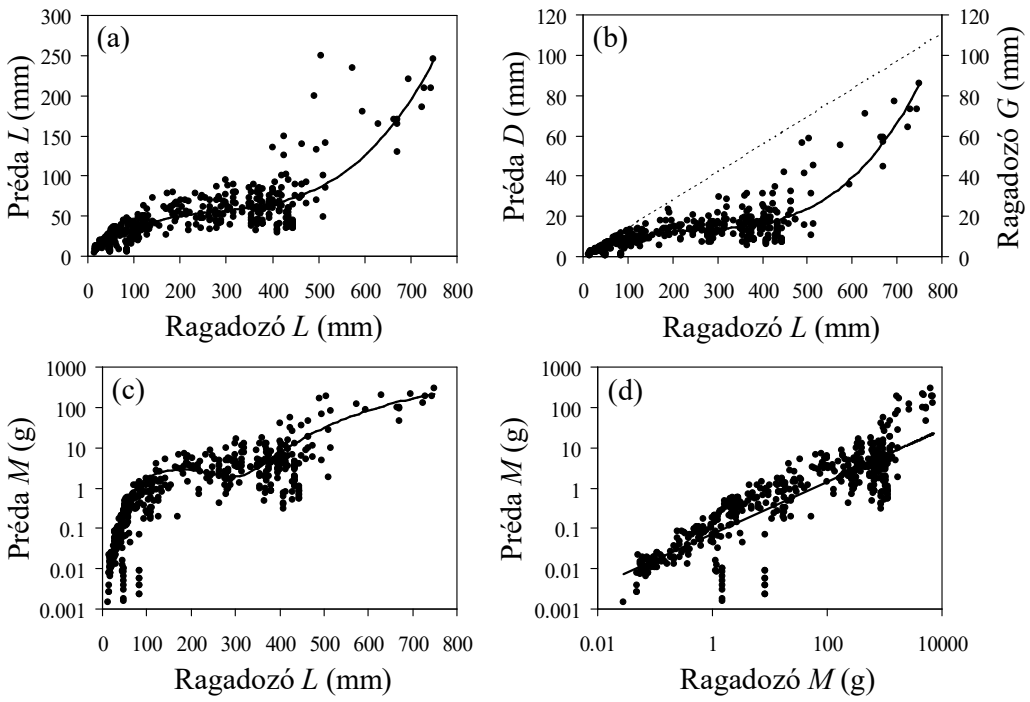
A fogassüllő 100 mm testhosszig leginkább saját fajtársait zsákmányolta. Közepes ragadozó méretnél a küsz és a vágódurbincs volt a leggyakoribb préda, míg a legnagyobb példányok főként dévérkeszeget fogyasztottak (13. ábra). A kősüllő kezdetben szintén főként a fogassüllő ivadékát fogyasztotta, majd 100 mm testhossztól már első sorban folyami gébet és vágódurbincsot zsákmányolt, míg 300 mm testhossz felett számottevően megnőtt a kannibalizmus jelentősége (13. ábra).

3.3.3. A préda mérete

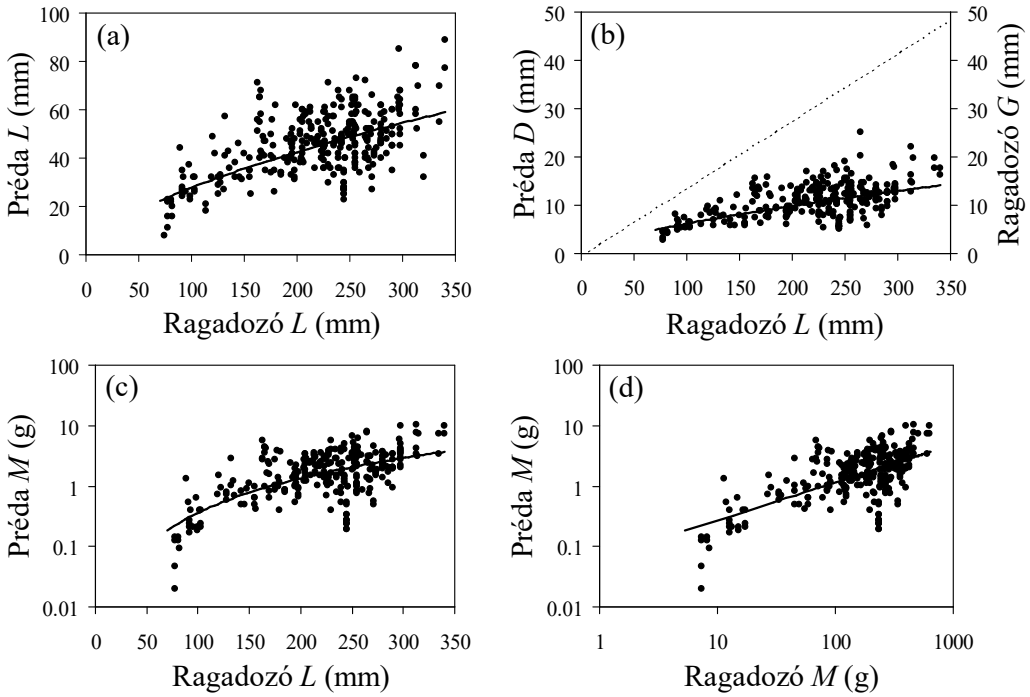
Jellemzően, a nagyobb ragadozók nagyobb prédát fogyasztottak. A fogassüllőnél a prédaméret görbe meredeken emelkedett 100-150 mm ragadozó testhosszig, azt követően azonban teljesen kilaposodott, majd végül a legnagyobb mérettartományokban ismét felfelé ívelt (14 ábra). A megfigyelt mintázatott legjobban egy harmadfokú polinom függvény modellezte mind a préda testhosszt (Akaike súlyok, w=1.000), magasságot (w=1.000) és tömeget (w=0.711) illetően, 266 és 284 mm ragadozó testhossznál elhelyezkedő inflexiós ponttal (8. táblázat). Ugyanakkor, a ragadozó és a préda tömegének viszonya hatvány függvény (w=0.911) mentén változott. A kősüllő növekedésével, hasonlóan a 350 mm kisebb testhosszú fogassüllőhöz, a préda szinte minden mért dimenziója kilaposodó hatványtrendet követett (w=1.000 minden esetben) (15. ábra és 8. táblázat). Habár a két süllőfaj azonos szájmérettel rendelkezik (ANCOVA, $F_{1;953}$=0.20, P>0.05), adott méret mellett a fogassüllő átlagosan jóval nagyobb táplálékot fogyasztott, mint a kősüllő (ANCOVA $\log_{10}$ transzformált adatokra és L≤350 mm ragadozó mérettartományra, $F_{1;621\text{-}667}$=13.4-18.7 a vizsgált préda dimenzió függvényében, P<0.001).

A préda testhossz diverzitása monoton növekedett mindkét ragadozó fajnál (Spearman rang korreláció, d.f.=9, r_s=0.964, P<0.001 a fogassüllőnél és d.f.=5, r_s=0.943, P<0.01 a kősüllőnél), és nem különbözött a két ragadozó faj között (Mann-Whitney U-teszt, n=7, Z=1.14, P>0.05) (7. táblázat).

A megfigyelt legnagyobb préda magasság nagyon közel volt a fogassüllő szájnyílásához, míg a kősüllőnél sose haladta meg a ragadozó szájnyílásának 70%-át (7. táblázat). Ugyanakkor, a préda magasság és a ragadozó testhossz összefüggés szignifikánsan variált a prédafajok között mindkét ragadozónál (ANCOVA $\log_{10}$ transzformált adatokra, $F_{5;273}$=7.2, P<0.001 a fogassüllőnél és $F_{5;271}$=28.1, P<0.001 a kősüllőnél). Hasonlóképpen, a préda magasság és a ragadozó testhossz viszonya változott a fogyasztott prédaszámmal, nagyobb prédaszámok esetén a préda magasság csökkenő tendenciát mutatott (ANCOVA $\log_{10}$ transzformált adatokra, $F_{2;336}$=97.9, P<0.001 a fogassüllőnél és $F_{2;296}$=18.8, P<0.001 a kősüllőnél).



14. ábra. A fogassüllő és prédájának méretviszonya (testhossz, *L*; testmagasság, *D*; szájnyílás, *G*; tömeg, *M*) a Balatonban. A (b) ábrán a ragadozó szájnyílása által meghatározott elvi maximális prédaméret is jelölve van szaggatott vonallal. Az illesztett regressziós összefüggések (folytonos vonal) statisztikai összefoglalója a 8. táblázatban található.



15. ábra. A kősüllő és prédájának méretviszonya (testhossz, *L*; testmagasság, *D*; szájnyílás, *G*; tömeg, *M*) a Balatonban. A (b) ábrán a ragadozó szájnyílása által meghatározott elvi maximális prédaméret is jelölve van szaggatott vonallal. Az illesztett regressziós összefüggések (folytonos vonal) statisztikai összefoglalója a 8. táblázatban található.

8. táblázat. A prédahal mérete a fogassüllő és a kősüllő méretének függvényében a Balatonban (grafikusan lásd 14. és 15. ábrák).

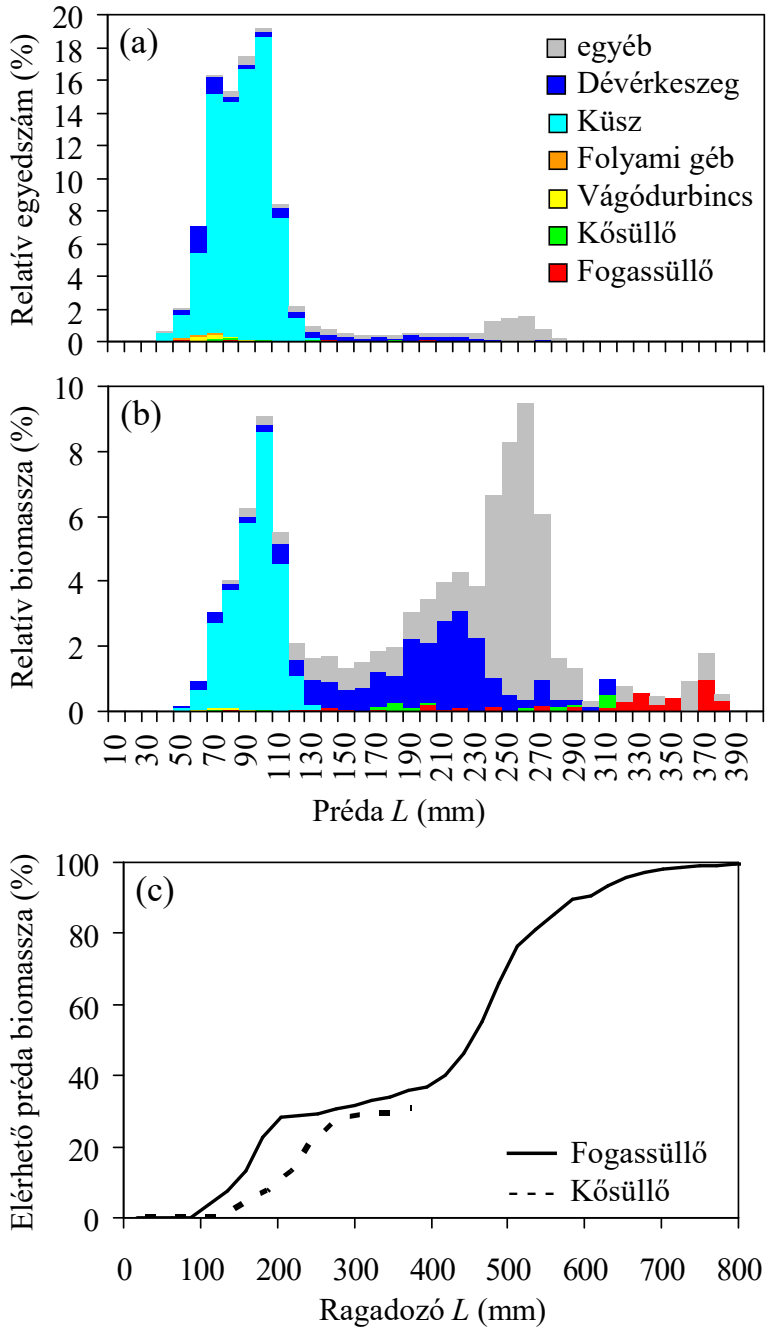
Összefüggés	n	r^2	inflexiós pont	
			x érték	y érték
Fogassüllő, teljes méretspektrum				
$L_{préda}=0.00000157L_{rag.}^{3}-0.00134L_{rag.}^{2}+0.440L_{rag.}+2.86$	496	0.729	$L_{rag.}$=284 mm	$L_{préda}$=56 mm
$D_{préda}=0.00000058L_{rag.}^{3}-0.00046L_{rag.}^{2}+0.135L_{rag.}-0.69$	484	0.784	$L_{rag.}$=266 mm	$D_{préda}$=15 mm
$M_{préda}=0.00000139L_{rag.}^{3}-0.00083L_{rag.}^{2}+0.14L_{rag.}-4.14$	478	0.737	$L_{rag.}$=276 mm	$M_{préda}$=2.0 g
$M_{préda}=0.00123M_{rag.}^{1.36}$	478	0.754	-	-
Fogassüllő, $L_{rag.}\leq 350$ mm				
$L_{préda}=1.57L_{rag.}^{0.65}$	351	0.705	-	-
$D_{préda}=0.24L_{rag.}^{0.73}$	340	0.661	-	-
$M_{préda}=0.0000287L_{rag.}^{2.10}$	334	0.737	-	-
$M_{préda}=0.0767M_{rag.}^{0.70}$	334	0.738	-	-
Kősüllő, $L_{rag.}\leq 350$ mm (teljes méretspektrum)				
$L_{préda}=1.63L_{rag.}^{0.62}$	319	0.404	-	-
$D_{préda}=0.28L_{rag.}^{0.67}$	301	0.397	-	-
$M_{préda}=0.0000586L_{rag.}^{1.90}$	290	0.406	-	-
$M_{préda}=0.0640M_{rag.}^{0.63}$	290	0.403	-	-

$L_{rag.}$, ragadozó testhossz (mm); $L_{préda}$, préda testhossz (mm); $D_{préda}$, préda testmagasság (mm); $M_{préda}$, préda tömeg (g); $M_{rag..}$, ragadozó tömeg (g).

3.3.4. Prédaszelekció

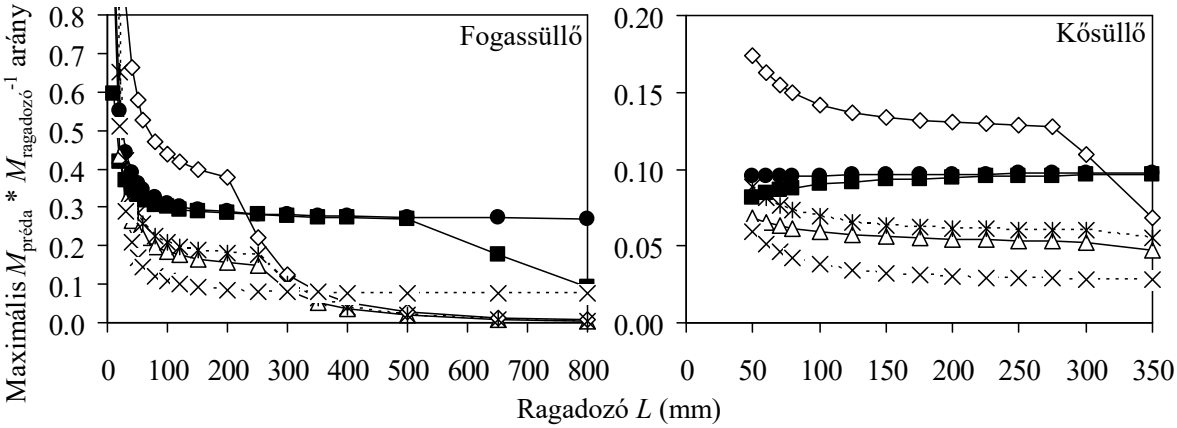
A potenciális prédahalak egyedszám és biomassza szerinti eloszlása bimodális volt a préda méretének függvényében, 61-110 mm és 181-270 mm testhossz tartományokban megfigyelhető csúcsokkal (16.a-b ábrák). A 41-130 mm testhossz tartományban a leggyakoribb faj a küsz, 131-230 mm testhossznál a dévérkeszeg és 231-300 mm testhossznál a garda volt. Emellett más potenciális prédafajok gyakorisága csekély volt. A táplálékhalak biomassza eloszlásából adódóan, az elérhető táplálékforrás mennyisége rohamosan növekedett a fogassüllő egyedfejlődése során mintegy 200 mm testhosszig, illetve 420 mm testhossztól, viszont a 200-420 mm méretű ragadozóknál az elérhető forrás nem bővült észrevehető mértékben a növekedéssel (16.c ábra). Ezzel szemben, a közepes méretű táplálékhalak állományának viszonylagos szűke a kősüllőnek mindössze a ritka, legnagyobb méretcsoportját ($L_{ragadozó}$>300 mm) érintette.

A ragadozók számára elérhető legnagyobb tömegű préda fajonként jelentősen eltért, de különbözött a fogassüllő és a kősüllő között is, illetve változott a ragadozó méretével, különösen a fogassüllőnél (17. ábra). Ezen elveket figyelembe véve, a leginkább profitábilisnak tűnő táplálék a kősüllő és a 230 mm testhossznál kisebb fogassüllő számára a folyami géb, a fogassüllő és kősüllő voltak. A 230 mm-nél nagyobb fogassüllők által elérhető legprofitábilisabb prédának pedig a fogassüllő és kősüllő bizonyult. A dévérkeszeg a kősüllő és a 300 mm-nél kisebb fogassüllő számára a legkevésbé profitábilis táplálék volt, viszont a fogassüllő nagyobb méretcsoportjai számára e prédafaj relatív profitabilitása javult.

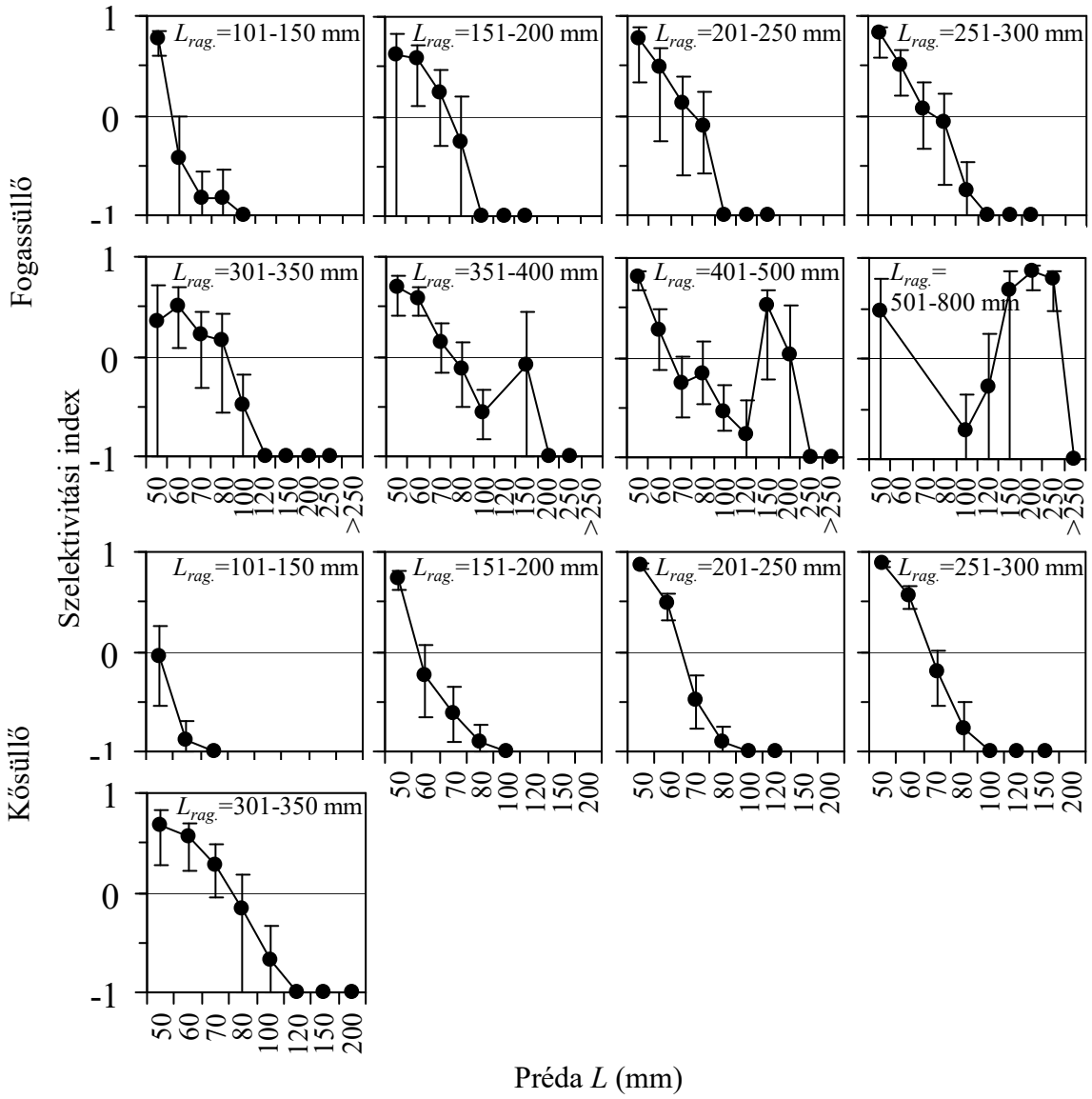


16. ábra. A potenciális prédahal-állomány egyedszám (a) és biomassza (b) szerinti méreteloszlása (standard testhossz, *L*) és faji összetétele, valamint a fogassüllő és a kősüllő egyes méretcsoportjai számára elérhető prédaállomány rész (c) a Balatonban. A fogyasztható préda maximális testmagassága a fogassüllőnél a szájnyílás méretével, míg a kősüllőnél a szájnyílás méretének 70%-ával egyenlő.

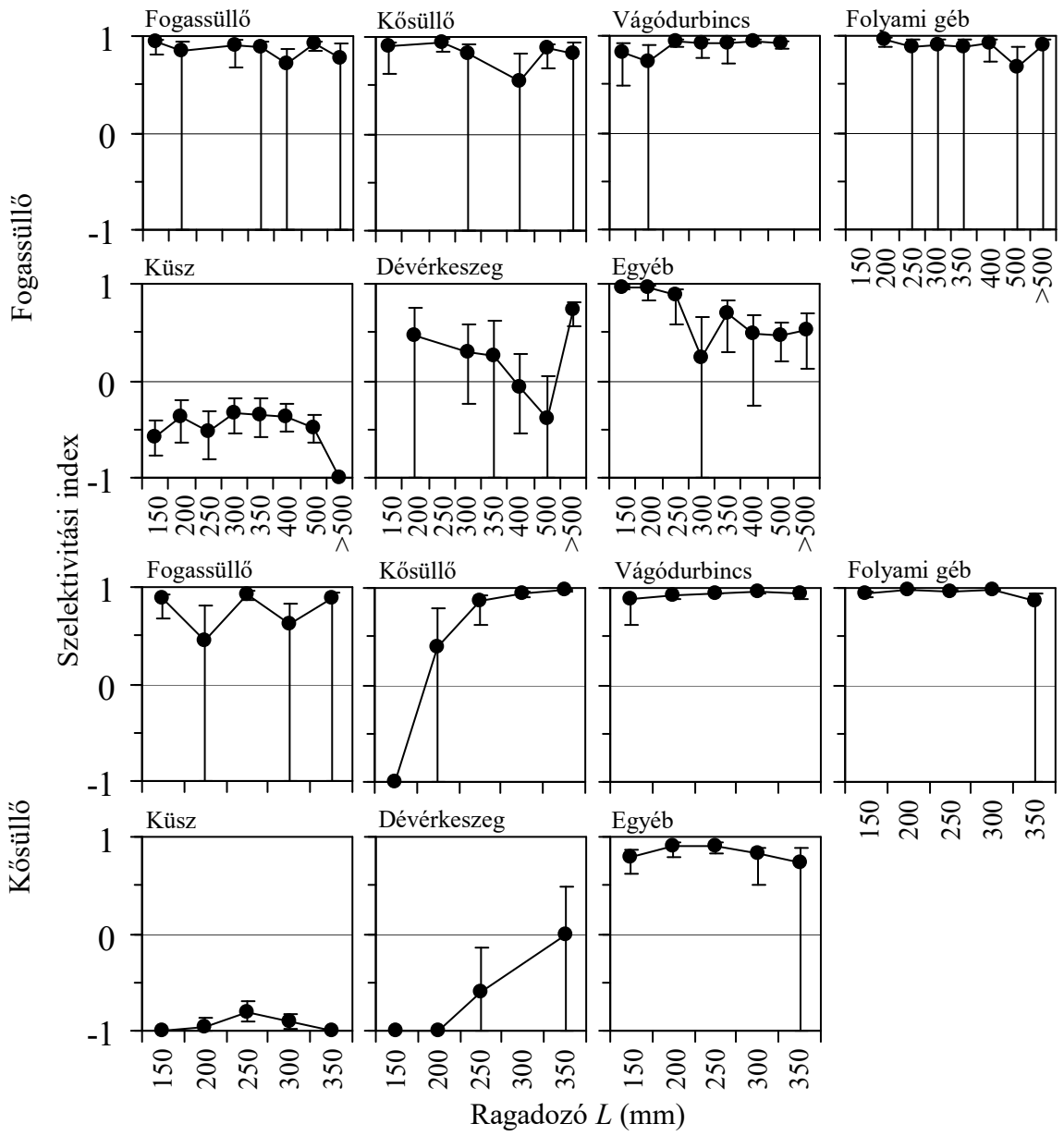
A megfigyelt prédafaj választási mintázatok (18. és 19. ábrák) többségében jó összhangban voltak a becsült profitabilitási viszonyokkal. Szem előtt tartandó ugyanakkor, hogy mivel néhány prédakategória minta száma egyes ragadozó méretcsoportok esetében alacsony volt, így a becsült szelektivitási indexek széles konfidencia intervallummal rendelkeztek és gyakran magukba foglalták a nulla értéket is. A 101-400 mm testhosszúságú fogassüllő a szájnyílás kapacitásánál jelentősen kisebb prédákra mutatott pozitív szelektivitást (18. ábra). Viszont 400 mm testhossz felett a fogassüllő prédaszelektivitása szintén bimodálissá vált, kerülte a köztes méretű, 71-120 mm testhosszúságú prédahalakat. A préda faji hovatartozását tekintve, a fogassüllő, saját fajtársait, a kősüllőt, a vágódurbincsot és a folyami gébet kedvelte leginkább, illetve nagyobb méretcsoportjai a dévérkeszeget, viszont a küszt kisebb arányba fogyasztotta, mint azt gyakorisága alapján várhattuk volna (19. ábra). Más, ritkább táplálékfajok iránt többségében szintén pozitív szelekciót mutatott e ragadozó, de a gyakori gardát inkább kerülte. A szelektivitási index alapján a kősüllő a szájnyílásánál jóval kisebb táplálékok iránt mutatott növekvő preferenciát (18. ábra). A kősüllő minden méretcsoportja kifejezetten kedvelte a vágódurbincsot és a folyami gébet, míg a küszt és a dévérkeszeget kerülte (19. ábra). A kősüllőnek szintén kedvelt tápláléka volt a fogassüllő és a legtöbb ritkább táplálékfaj, illetve nagyobb ragadozó méretnél a fajtársak.



17. ábra. Az elméletileg elérhető maximális relatív energia nyereség prédafajonként a fogassüllő és a kősüllő egyes méretcsoportjainál (standard testhossz, L) a Balatonban. A relatív energia nyereség a legnagyobb elfogyasztható préda és a ragadozó testtömegének arányában került kifejezésre, figyelembe véve az adott prédafaj növekedési korlátait is. A legnagyobb fogyasztható préda testmagassága a fogassüllőnél a szájnyílás méretével egyezőnek, míg a kősüllőnél annak 70%-ában került meghatározásra a természetben megfigyelteknek megfelelően.



18. ábra. A fogassüllő és a kősüllő egyes méretcsoportjainak (standard testhossz, $L_{rag.}$) prédaméret szerinti szelektivitása (Ivlev-féle szelektivitási index, 95% konfidencia tartománnyal) a Balatonban.



19. ábra. A fogassüllő és a kősüllő egyes méretcsoportjainak (standard testhossz, *L*) prédafaj szerinti szelektivitása (Ivlev-féle szelektivitási index, 95% konfidencia tartománnyal) a Balatonban.

3.4. Értékelés

3.4.1. A prédaállomány egyenetlen méreteloszlásának hatása

A legtöbb korábbi tanulmány szerint a ragadozóhalak által fogyasztott prédaméret szigorú monotonitással, lineáris vagy hatvány trend mentén növekszik, míg a préda-ragadozó méretarány rendszerint csökkenést mutat a ragadozó növekedésével (Olson 1996, Hansson *et al.* 1997, Scharf *et al.* 2000, Keskinen & Marjomäki 2004, Dörner *et al.* 2007). Hasonló mintázatokat kaptam a balatoni fogassüllő és kősüllő esetében, de csak 350 mm-es ragadozó testhosszig. Viszont, amennyiben a teljes élettartamot egységében tekintjük, a

fogassüllőnél feltűnő szigmoid görbét mutatott a ragadozó-préda méretviszony, jelezvén, hogy a ragadozó középes méretcsoportjainál a préda mérete stagnál.

A Balatonban a potenciális táplálékhalak állományának egyedszáma és biomasszája egyenetlen, kétcsúcsú eloszlást mutat a testméret szerint. Ebből adódóan az elérhető táplálékforrás alakulása nem követi a fogassüllő és kősüllő igényeit a növekedés során és ezáltal a 200-420 mm testhosszúságú fogassüllők és a 300 mm-nél nagyobb kősüllők számára a táplálkozási feltételek kedvezőtlenebbül alakulnak. Minthogy a forrás szűke korlátozza a közepes méretű fogassüllőket abban, hogy a növekedéssel arányosan növeljék az elfogyasztott préda méretet, így nincs más lehetőségük, mint növekvő energia igényüket a prédaszám növelésével igyekezzenek fedezni. A szájnyílásuk által korlátozott ragadozóknál gyakori, hogy a soron következő táplálékváltás előtt átmenetileg megnőhet a préda száma. Viszont, ha a ragadozók rákényszerülnek, pl. forráshiány miatt, hogy tartósabban nagy mennyiségben ejtsenek az ideálisnál kisebb méretű prédát, akkor a csökkenő profitabilitás kihathat fejlődésükre is (Werner & Gilliam 1984). A prédaválasztási kísérletekben a préda méretét gyakran a ragadozók valamely releváns méretéhez (pl. teszthossz, testtömeg vagy szájnyílás) viszonyítva értékelik (Mittelbach & Persson 1998, Keskinen & Marjomäki 2004, Turesson *et al.* 2006, Dörner *et al*. 2007). A relatív prédaméret pedig rendszerint monoton módon csökken a ragadozó méretével (Keskinen & Marjomäki 2004, Dörner *et al*. 2007). Ezzel szemben, a Balatonban a szigmoid préda-ragadozó méret görbe a fogassüllőnél azt eredményezte, hogy a fentiekkel ellentétben, a préda relatív mérete egy U-alakú görbe szerint alakul a növekedés során, 383-421 mm (a figyelembevett prédaméret mutatótól függően) ragadozó testhossznál megfigyelhető minimum értékkel, amely szintén jó összhangban van a potenciális prédák tavi méreteloszlásával és a ragadozók szájnyíláshoz kötött zsákmányszerzési képességével.

A közepes méretű balatoni fogassüllőknél megfigyelt jelenség nagyon hasonlít ahhoz a helyzethez, amely a korai életszakaszban, a gerinctelen táplálékról a halfogyasztásra történő átálláskor jellemez egyes ragadozóhal populációkat (van Densen *et al.* 1996, Persson & Brönmark 2002a, Specziár & Bíró 2003), miszerint a nagyobb prédára váltás folyamata megtörik. A korai életszakaszban fellépő ilyetén buktatók jelentős hatással vannak az ivadék növekedésére és túlélési esélyeire, és ezáltal az érintett évjáratok erősségére (van Densen *et al.* 1996, Houde 1997, Byström *et al.* 1998). Mindazonáltal, a balatonihoz hasonló, az idősebb korosztályokat érintő táplálkozási "üvegnyakhatásra" alig találunk példát az irodalomban. A jelen megfigyeléshez leginkább hasonló jelenség előfordulására Popova & Sytina (1977, a közlemény 7. ábrája) által publikált ábra alapján a Volga folyóban élő fogassüllőnél és sügérnél gondolhatunk. Az említett tanulmányban e halak fejlődését érintő negatív hatásra azonban még utalás sem történt. A bimodális méreteloszlású prédahalállomány miatt teljesen megakadt ellenben a fekete sügér (*Micropterus salmoides*) halfogyasztásra történő áttérése a spanyolországi Banyoles-tóban (García-Berthou 2002). Megfelelő növekedési adatok hiányában sajnos nem tudjuk tesztelni, hogy vajon miként befolyásolhatja az itt részletezett táplálkozási anomália a fogassüllő egyedfejlődését. Bíró (1997) vizsgálatai alapján azt tudjuk mindenesetre, hogy a fogassüllő növekedése viszonylag lassú a Balatonban. Az üres gyomrú egyedek aránya szintén a közepes méretű fogassüllőknél volt a legmagasabb, amely mutató a lassú emésztésű ragadozó fajoknál (Molnár *et al.* 1967) gyakorta bizonyult jó indikátornak (szemben például a sokkal gyorsabban emésztő

pontyfélékkel; lásd 1. fejezet) a táplálkozási feltételeket kedvezőtlen voltát illetően (Bíró 1973, Ojaveer *et al.* 1999). Valószínű, hogy a táplálék méreteloszlásából eredő, a közepes korcsoportokat érintő problémáknak nincsen olyan drasztikus, a faj populáció dinamikáját is érintő következménye, mint a korai életszakaszban. Hiszen például a Balatonban a fogassüllő nagyjából 300 mm testhossznál válik ivaréretté és a táplálkozási nehézségek ellenére a populáció ívási sikere igen jó (Specziár 2010).

Minthogy a Balaton legtömegesebb hala a dévérkeszeg, nem meglepő, hogy amint képes lesz rá, a fogassüllő át is tér a fogyasztására. E váltást követően pedig ismét jelentősen megnő a gyomortartalommal rendelkező egyedek aránya, alátámasztva a táplálkozási feltételek kedvezőbbé válását az 500 mm-es testhossz elérését követően.

A kősüllő esetében viszont az egyenetlen táplálékméret eloszlás populációs hatása nyilvánvalóan csekély, hiszen az csak a legidősebb és csekély egyedszámú méretcsoportot érinti (Specziár & Bíró 2003).

3.4.2. Préda méret választás

Bár a fogassüllő és a kősüllő táplálkozását alapvetően befolyásolja a rendelkezésre álló táplálékkészlet egyenetlen méreteloszlása, emellett is nyilvánvaló a ragadozók szelektív prédafogyasztása. Mind két süllőfaj 350 mm-nél kisebb példányai határozott szelektivitást mutatott az elméleti maximumnál kisebb préda iránt. Hasonló következtetésekre jutottak számos más ragadozó halfajon végzett vizsgálat során is (Webb 1986, Juanes 1994, Lundvall *et al.* 1999, 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 kősüllők is kerülték. Úgy vélem, hogy ezek az eredmény önmagukban nézve kicsit félrevezetőek lehetek. A potenciális prédahalaknak ugyanis nemcsak a méreteloszlása egyenetlen, hanem az egyes préda méretcsoportok faji megoszlása is eltérő. Nevezetesen, a szóban forgó méretű táplálékhalak állományát a Balatonban döntően a küsz alkotja, szemben mind a kisebb, mind a nagyobb méretű prédák állományával. Mint az a lentebb (3.4.3. fejezet) elővezetett érvelésből látszódni fog, a két süllőfaj feltehetően valójában a küszt, mint táplálékhalat fogyasztja kevésbé és nem a 71-120 mm-es prédákat általában.

A ragadozó halaknál az elérhető prédaméret szempontjából az egyik legfontosabb korlátozó tényező a szájnyílás mérete (Hambright 1991, Nilsson & Brönmark 2000), amely azonban nem különbözött a két süllőfaj között. Mégis, azonos ragadozó méretet tekintve, mind az átlagos és maximális prédaméret, mind a préda méretdiverzitása jelentősen nagyobb volt a fogassüllőnél, mint a kősüllőnél. Egy további lényeges tényező, amely befolyásolja a ragadozók zsákmányszerzési sikerét, különösen a nagyobb méretű táplálékhalak esetében, az a ragadozó fogazata. A fogassüllő jóval nagyobb fogakkal rendelkezik, mint a kősüllő, és ezáltal képes nagyobb prédákat is sikerrel elkapni és elfogyasztani (Elshoud-Oldenhave 1979). Dörner *et al.* (2007) kimutatták, hogy a fogassüllő szintén eredményesebb volt e tekintetben egy másik gyakori, aprófogú ragadozóval, a sügérrel szemben, annak nagyobb szájnyílása ellenére is.

Mindkét süllőfajnál megfigyelhető volt az a tendencia, miszerint amennyiben a ragadozó gyomrában csak egy préda volt, akkor az nagyobb volt, mint amikor több préda került elfogyasztásra. Ennek magyarázata, hogy újabb prédák elfogyasztásakor már mindinkább a bélrendszer befogadó képessége lesz a meghatározó korlátozó tényező és nem a szájnyílás mérete (Turesson *et al.* 2006). Van egy másik mechanizmus is, amely átmenetileg a kisebb préda felé terelheti a ragadozó preferenciáját. Az optimális keresési stratégia szerint, amennyiben a táplálék eloszlása erősen foltos jellegű – ami egyébként gyakran jellemző a táplálékhalak eloszlására – a ragadozó számára rentábilisabb lehet a már fellelt táplálékfoltból táplálkoznia, még akár a szuboptimális méretű prédával is, mintsem a költséges keresést folytatnia az optimálisabb méretű táplálékért (Begon *et al.* 1996). A balatoni süllőfajok esetében mindkét említett mechanizmusnak lehet relevanciája; hiszen találtunk ragadozókat egy nagy és néhány kisebb elfogyasztott prédával (ez utalhat telítődési hatásra), illetve nagyszámú (a fogassüllőnél akár 10, míg a kősüllőnél akár 12 táplálékhallal a gyomorban) és egyformán kisméretű prédával (ez pedig utalhat a préda foltos eloszlása által előidézett passzív szelekcióra). Mindenesetre, a több prédát fogyasztott egyedek kis aránya miatt feltételezhetjük, hogy az eltelítődés ritkábban válhat korlátozó tényezővé a Balatonban.

3.4.3. Prédafaj választás

Mindkét süllőfaj erős pozitív szelekciót mutatott a kevésbé aktív, fenék közeli életmódú prédahalak iránt és határozottan alul fogyasztotta a vízfelszín közeli életmódot folytató küszt. Nevezetesen, a kősüllő táplálékában a vágódurbincs és a folyami géb bírt meghatározó szereppel, annak ellenére, hogy a hasonló méretű küsz egyedszáma 100-szorosa e fajokénak (az előbbi fajok együttes kopoltyúhálós fogásértéke, CPUE, 4 g óra^{-1}, míg a küszé 427 g óra^{-1} volt; Specziár 2010). Ugyan a fogassüllő látszólag sok küszt fogyasztott, ám a prédahalak állományának összetételéhez mérten, ez is markáns alul fogyasztást jelentett. Gyakorisága mellett, a becsült profitabilitása (prédánként elérhető maximális energia bevitel) és a tüskés hátúszó hiányából adódó feltételezhetően könnyebb fogyaszthatósága miatt is kedvezőbb préda lehetne a küsz, mint a vágódurbincs. A legvalószínűbb magyarázat az alul fogyasztásra az élőhelyi preferenciák eltérésében kereshető. A Balaton nagy részét kitevő nyíltvíz jellemzően homogén struktúrájú élőhely, a halak aktivitásuk szerint mindössze a vízoszlop rétegei között tudnak szeparálódni (Specziár *et al.* 2009, Specziár 2010, Specziár *et al.* 2013). A kősüllő, 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. Ezek alapján, a süllő fajoknál az egyedszám-találkozási gyakoriság arány minden bizonnyal jóval kiesebb lehet a küszre, mint a fenék közeli táplálékhalakra vonatkozóan. A fogassüllőt és a kősüllőt jellemző táplálékszelektivitás összhangban van saját és potenciális táplálékhalaik vízoszlopon belüli élőhely használatával, mindazok ellenére, hogy a Balaton vize mindössze 3-4 m mély. Az eltérő élőhely használattal magyarázható az is, hogy a fogassüllő miért fogyaszt több küszt, mint a kősüllő. Minthogy a küsz jóval aktívabb, mint a fogassüllő és a kősüllő egyéb, fenék

közeli táplálékhalai, így feltehetően zsákmányul ejtése is nehezebb. Hasonló passzív mechanizmusok játszhatnak szerepet abban is, hogy a nagytestű fogassüllők miért mutatnak nagyobb preferenciát a fenék közeli dévérkeszeg, mint a vízközt élő, nagy mozgékonyságú garda iránt. Más vízterületekről származó tapasztalatok szintén alátámasztják a kősüllő pozitív szelektivitását a lassú mozgású, fenék közeli táplálékhalakat illetően (Novickij 1999). Viszont, a fogassüllőnél pelágikus halfajok is gyakran lehetnek fontos táplálékok (pl. heringfélék: Hansson *et al.* 1997; eperlán lazac (*Osmerus eperlanus*): Keskinen & Marjomäki 2004, Kangur *et al.* 2007).

A Balatonban mind a fogassüllő, mind a kősüllő erős pozitív szelekciót mutat saját fajtársai iránt. Ráadásul a kannibalizmus jelentősége igen magas a teljes táplálékhoz mérten is, miszerint a fajtársak aránya a táplálékon belül 19% (méretcsoportonkénti tartomány: 0.1-88%) volt a fogassüllőnél és 13% (1-44%) a kősüllőnél. Hasonlóan magas kannibalizmust mutattak ki a fogassüllőnél a korábbi vizsgálatok is (Woynárovich 1959, Bíró & Elek 1969, Bíró 1973). A kannibalizmus magas aránya arra utalhat, hogy a Balatonban a fogassüllő és a kősüllő gyakrabban találkozik fajtársaival és/vagy könnyebben ejti azokat zsákmányul, mint más halfajokat. Ez pedig valamiféle táplálékhiányra vagy legalábbis rentábilitási anomáliára utalhat más prédafajok vonatkozásában (Polis 1981, Smith & Reay 1991, Juanes 2003). Ezt támasztja alá a közepes méretű fogassüllőknél gyakran megfigyelt gyomortartalom hiány, éhezés is.

Általánosságban, a préda jellemzői közül a testmagasság az egyik legfontosabb paraméter a szájnyílás limitált ragadozóhalak szempontjából (Hambright 1991, Magnhagen & Heibo 2001). Ezen felül, amennyiben a préda kifeszíthető tüskékkel, tüskés úszósugarakkal rendelkezik (pl. fogassüllő, kősüllő és vágódurbincs), az elfogyasztható prédaméret csökkenhet (Dörner & Wagner 2003). E feltételezések a jelen esetben nem kerültek megerősítésre. Ugyanis, a fogassüllő szájnyílás kapacitását leginkább közelítő prédák ($D_{\text{préda}}>0.9\times G_{\text{ragadozó}}$) 79%-a kifeszíthető tüskékkel rendelkező sügérféle volt. Hasonlóan a kősüllőnél is, a szájnyílás kapacitását leginkább közelítő prédák ($D_{\text{préda}}>0.6\times G_{\text{ragadozó}}$) 64%-a szintén sügérféle volt. A fogassüllő, a kősüllő és a folyami géb fogyasztásával elérhető magas relatív profitabilitás szintén magyarázhatja a két ragadozóhal e prédák iránti erős pozitív szelekcióját. Viszont, a vágódurbincs és a küsz összevetésében ezen feltételezés nem érvényesül, hiszen a küszt az általa jelentett nagyobb potenciális tápláléktömeg ellenére is erősen alulszelektálták a süllőfajok.

A táplálékszelekció becslését alapvetően meghatározza, hogy a táplálékbázist milyen pontossággal tudjuk felmérni. A jelen esetben a potenciális táplálékhalak állományát egy passzív mintavételi módszerrel, kopoltyúhálózással mértük fel. E módszer hatékonyságát azonban nagyban befolyásolja a halak méretéhez, morfológiájához, viselkedéséhez és mindenekelőtt, a mozgási aktivitásához köthető mintavételi szelektivitás. Ezért a süllőfajok táplálékszelektivitását túlzott részletességgel nem érdemes vizsgálni. Ugyanakkor, a kedvelt és elutasított táplálékhalak relatív gyakorisága között olyan nagyságrendi eltérések voltak a szelekciós mintázatok ellenében, hogy az említett mintavételi hibák a megfigyelt jelenségek erősége mögött eltörpülhetnek és a vizsgálat főbb megállapításait nem befolyásolhatták.

Összességében megállapítható tehát, hogy a két ragadozófaj táplálékválasztásában az egyes prédafajok vízoszlopbeli elhelyezkedése lehet a döntő és más tényezők, mint például

a magasabb prédatömeg, a préda mozgási aktivitása és a tüskés képletek megléte/hiánya, csak másodlagos szerepet játszhatnak az adott körülmények között.

3.5. Következtetések

Annak ellenére, hogy a két süllőfaj szájmérete a testhosszhoz mérten azonos, a fogassüllő valamivel előbb és jóval határozottabban tér át a halfogyasztó életmódra, illetve, nagyobb prédahalakat is képes zsákmányolni, mint a kősüllő. Eredményeim igazolják, hogy a táplálékforrás egyenetlen méreteloszlása jelentős hatással lehet mind a ragadozó-préda méret viszonyokra, mind a ragadozónkénti prédaszámra. A prédahalak állományának bimodális méreteloszlásának következtében a fogassüllő közepes és a kősüllő legnagyobb méretcsoportjainál viszonylagos táplálékhiány lép fel a Balatonban, amely az optimálisnál kisebb prédák fogyasztására kényszeríti ezen halakat. A fogassüllő és a kősüllő prédaválasztását nagyban befolyásolja a táplálékhalak méreteloszlása és eltérő viselkedése, elsősorban élőhely használatuk különbözősége. Valószínűsíthetjük, hogy a fogassüllő és a kősüllő legtöbb méretcsoportjának prédaválasztását a találkozási rátával és zsákmányul ejtési sikerrel összefüggő, passzív prédaszelekciós mechanizmusok határozhatják meg leginkább. Mindkét ragadozó faj határozott pozitív szelekciót mutatott a kevésbé aktív, fenék közeli életmódú táplálékhalak iránt, azok esetleges tüskés képletei ellenére is. A táplálékszelekció mértéke a prédafajok között akár 100-szoros különbségeket is mutathat, így pl. a fogassüllőnél a küsszel szemben a vágódurbincs javára. Nem tudjuk azonban, hogy a süllőfajoknál van-e aktív prédaválasztás, és ha igen, az milyen jelentőséggel bírhat a passzív szelekciós mechanizmusokhoz viszonyítva.

4. A kistermetű, elevenszülő szúnyogirtó fogasponty táplálkozását befolyásoló tényezők a Hévízi-tóban [9]

4.1. Bevezetés

A szúnyogirtó fogaspontyot elsősorban a szúnyogok által terjesztett betegségek elleni küzdelem részeként telepítették világszerte trópusi és szubtrópusi élőhelyekre (Krumholz 1948, Courtenay & Meffe 1989). Mint utóbb kiderült, valójában két fajról, a keleti szúnyogirtó fogaspontyról (*Gambusia holbrooki*) és a nyugati szúnyogirtó fogaspontyról (*G. affinis*) van szó. Lévén a két, eredeti elterjedési területükben át nem fedő fajt nagyon sokáig nem különböztették meg (*G. affinis* fajként tartották számon, néha két alfajt elkülönítve), így biológiájukat illetően is kevés olyan irodalom van, amelynél egyértelműen tudnánk, hogy mely faj egyedei képezték a vizsgálatok tárgyát. Minthogy azonban a két faj viselkedését illetően a mai napig sem találtak számottevő különbséget, így a régebbi irodalomra is támaszkodom.

A szúnyogirtó fogasponty táplálkozási és általában viselkedési szokásairól alkotott előzetes elképzelések pontatlansága a széleskörű telepítéseket követően hamar megmutatkozott. Az érintett élőhelyeken sok esetben nem várt és igencsak kedvezőtlen ökológiai változásokat tapasztaltak. E kistermetű, 5 cm-t is alig elérő halacska, számos esetben károsította, sőt olykor ki is irtotta egyes kistermetű őshonos halak (Milton & Arthington 1983, Courtenay & Meffe 1989, Howe *et al.* 1997, Ivantsoff & Aarn 1999), kétéltűek (Morgan & Buttemer 1996, Webb & Joss 1997, Goodsell & Kats 1999, Komak & Crossland 2000) és gerinctelenek (Margaritora 1990, Englund 1999) populációit. Ráadásul, utólag nem is sikerült igazolni a szúnyogirtó fogasponty érdemi befolyását a csípőszúnyogok állományaira és az általuk terjesztett betegségekre (Arthington & Lloyd 1989, Courtenay & Meffe 1989, Rupp 1996). Sőt, még ellenpéldákat is találtak, amikor is maga a szúnyogirtó fogasponty segítette elő a csípőszúnyogok felszaporodását, azáltal, hogy azok egyik lárvakori táplálék konkurensének, egy Cladocera ráknak az állományát jelentősen megritkította (Blaustein & Karban 1990).

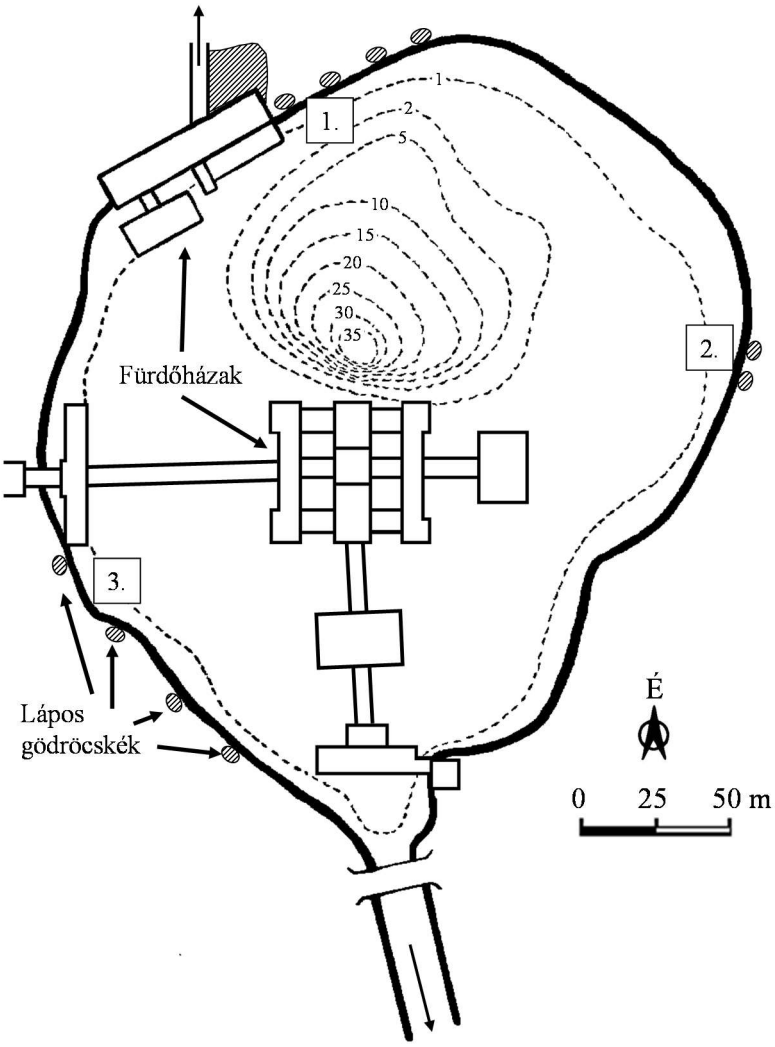
Európában, köszönhetően a faj magasabb hőmérséklet igényének, a szúnyogirtó fogasponty inkább csak a mediterrán zónában tudott megtelepedni, míg az északabbra fekvő területeken mindössze néhány meleg vizű élőhelyen jelent meg. Hazánk egyik legismertebb, világszinten is ritkaságnak számító meleg vizű élőhelyére, a Hévízi-tóba a keleti szúnyogirtó fogasponty (a faji hovatartozást genetikai vizsgálatok is megerősítették azóta; Vidal *et al.* 2010) mintegy „véletlenül" jutott be egy szerencsétlenül végződött kísérlet során, 1941-42 táján (Wiesinger 1948). A bejutást követően a faj gyorsan elszaporodott a tóban és annak kifolyó vizeiben, ahol a mai napig is a legnagyobb egyedszámú halfajjá vált. Sőt, az állományban mára már az akklimatizáció jelei is kezdenek megmutatkozni és az áttelelés a kifolyó Hévíz-páhoki csatorna egyre hidegebb, már a Kis-Balaton részét képező területein is megfigyelhető. A Hévízi-tó egyedi összetételű termálvize és a faj természetes klímatartományától távoli elhelyezkedése miatt, extrém élőhelynek tekinthető a szúnyogirtó fogasponty szempontjából. A faj ökológiáját illetően hasonló élőhelyekről alig rendelkezünk információval (Bisazza *et al.* 1990). Azt viszont tudjuk, hogy a 30ºC-nál melegebb vizek a faj számára stresszes élőhelyek (Meffe 1992), ahol növekedésük lassabb, kondíciójuk gyengébb és kisebb a nőstényenkénti utódszám (Wurtsbaugh & Cech 1983, Bisazza *et al.* 1990, Meffe 1992). Minthogy a termálforrásokat rendszerint különleges vízkémia jellemzi és a kapcsolódó tavakban gyors a vízcserélődés, így általában a táplálékforrást jelentő gerinctelen fauna is egyedi és kis biomassza sűrűségű (Pritchard *et al.* 1991, Ponyi 1995). A kis állományú gerinctelenközösségekre viszont egy népesebb halpopuláció könnyen jelentős hatást gyakorolhat.

Munkám során így arra voltam kíváncsi, hogy egy olyan egyedi környezetben, mint a Hévízi-tó, a kistermetű és rövid életidejű (<1.5 év) keleti szúnyogirtó fogasponty milyen élőhely használatot mutat, milyen táplálékforrásra támaszkodik és van-e eltérés az egyedek táplálékában szezonálisan, élőhely (tó és a part menti lápos gödröcskék), nem és méretcsoportok szerint. A halállomány vizsgálata során már előzetesen megfigyeltem, hogy a szúnyogirtó fogasponty életciklusból eredően populációjának szerkezete szezonálisan jelentősen változik, illetve az egyedek élőhely használata szintén különbözik nemenként és méretcsoportonként. Ezért feltételeztem, hogy a környezeti hatások és a halak élőhely

használatában mutatkozó eltérések párhuzamosan alakíthatják a táplálék összetételében esetleges mutatkozó variabilitást.

4.2. Anyag és módszer

4.2.1. Mintavételi terület



20. ábra. A Hévízi-tó és a partvonalat védő palánkon kívül eső főbb lápos gödröcskék. A mintavételi pontokat számok jelzik (1.-3.).

A Hévízi-tó Európa legnagyobb természetes termálvizű fürdő tava (46º 47' N, 17º 11' E, 109.4 m-el a tenger szintje felett). A tó felülete 4.44 hektár, közepes mélysége 1.5-1.8 m és a legnagyobb mélysége 38.5 m. A tavat több, 26 °C és 41 °C közötti hőmérsékletű forrás táplálja, amelyek együttes vízhozama átlagosan 390 l s^{-1}. A tó vízhőmérséklete egész évben jelentősen meghaladja a környező természetes vizek hőmérsékletét (éves átlagban 11-12 °C), télen legfeljebb 22 °C-ig süllyed, míg nyáron eléri a 38 °C-ot is. A vizsgálatok idején a tó partja mentén számos kisebb, egyenként legfeljebb 1-2 négyzetméteres lápos gödröcske

volt, amelyek a partvédő palánk résein keresztül összeköttetésben álltak a tóval (azóta ezen gödröcskéket betemették). A tónak egy nagyobb és egy kisebb kifolyója van, amelyek később a Kis-Balaton alsó részébe befolyó Hévíz-páhoki csatornában egyesülnek. A tó jelentős területeit borítja a betelepített indiai vörös tündérrózsa (*Nymphaea rubra*). A halfauna összetétele jelentősen változhat időszakonként és benne az idegenhonos fajok dominálnak (Bíró 1976, Specziár 2004). Jelenleg a keleti szúnyogirtó fogasponty mellett a bölcsőszájú szivárványsügér (*Archocentrus multispinosus*) és az őshonos pontynak egy speciális, ehhez az extrém körülményekhez alkalmazkodott, törpenövésű helyi változata a meghatározó a halállományon belül.

4.2.2. Mintavétel

A halakat 1 mm szembőségű szákkal gyűjtöttem a tó három területéről és két élőhely típusából (20. ábra), 1999 szeptembere és 2001 szeptembere között összesen nyolc alkalommal. A kifogott halakat túlaltatás után 4%-os formalinban tartósítottam.

4.2.3. Táplálékelemzés

A táplálékelemzés előtt mértem a halak standard testhosszát (L, mm) és tömegét (M, mg), illetve meghatároztam a nemüket (Milton & Arthington 1983). Ezt követően mintavételi egységenként (időpont × terület × élőhely) 10-10 egyenletesen kiválasztott (különböző méretű egyedek mindkét nemből) példány esetében mikroszkóp segítségével meghatároztam a bélcsatorna első harmadából a táplálékmaradványokat. A táplálék összetételét Hyslop (1980) közvetett térfogat becslési eljárása alapján, térfogat százalékban fejeztem ki. Ez a módszer, amelyet a kistermetű halak táplálékának vizsgálatához mások is javasolnak (Arthington 1992, Arthington & Marshall 1999), valójában egy lapított (squash) preparátumon végzett, táplálékkategóriánkénti területbecslést takar. A táplálék-komponensek meghatározását igyekeztem a lehető legnagyobb rendszertani felbontásban végezni, ám az elemzésekhez az így kapott kategóriák többsége túl kis részarányú és szórványos előfordulású volt. Ezért utólag összevonásokkal kellett, hogy éljek. Végül az alábbi táplálékkategóriák kerültek megkülönböztetésre: Gastropoda, Crustacea, Collembola, vízi Insecta lárva és báb, vízi Insecta imágója, nem vízben élő Arthropoda fejlődési stádiumok, hal, alga, detritusz és egyéb.

4.2.4. Adatelemzés

A halak nemek szerinti eloszlásának eltérését a várt 1:1 aránytól élőhelyeken χ^2-teszttel vizsgáltam. A két élőhely között és szezonális léptékben a halak méretében mutatkozó eltéréseket páronkénti t-teszttel vizsgáltam.

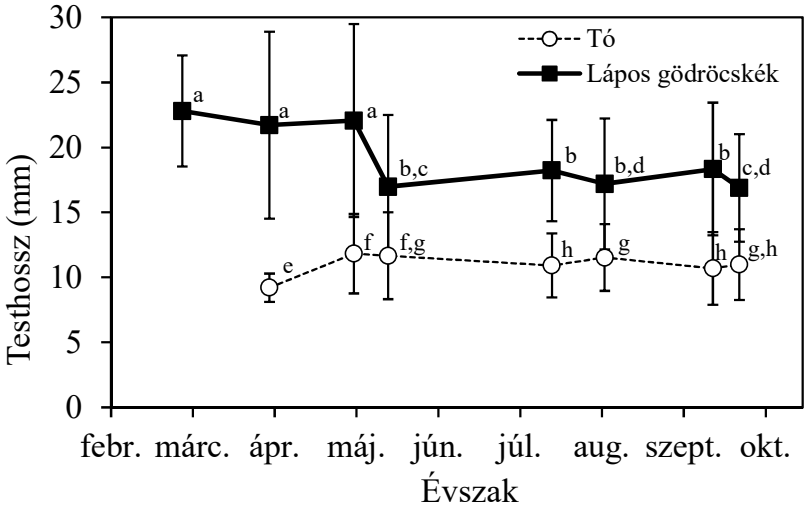
A vizsgálat eredeti közlését tartalmazó anyagban (Specziár 2004) a táplálék mintavételi időpont (szezonalitás), élőhely, nem és testméret ($L \leq 15$ mm, 15 mm$<L\leq$25 mm, 25 mm$\leq L$)

szerinti variabilitását diszkriminancia elemzéssel (DA) vizsgáltam arcsin($x^{0.5}$) transzformált táplálék összetétel adatok alapján, a Statistica 8.0 (www.statsoft.com) szoftverrel. Az adatmátrixban előforduló zéró értékeket, amelyek az elemzés során hibát okoznának, 10^{-10} értékel helyettesítettem. Az értekezés írásakor ezen elemzéseket kiegészítettem direkt grádiens elemzéssel és a hozzá kapcsolódó variancia felosztással. A mintavétel időpontja, a mintavételi terület (1, 2, 3), az élőhely (tó és lápos gödröcske) és a nemek (hím, nőstény, ivarérettlen) leírására bináris változókat (Lepš & Šmilauer 2003) vezettem be. A testhosszt logaritmikusan transzformáltam, feltételezve, hogy a testméret növekedésével az újabb egységnyi méretgyarapodás már csak egyre kisebb hatást gyakorolhat a táplálkozásra. A százalékos táplálékadatokat az elemzésekhez ezúttal is arcsin($x^{0.5}$) transzformáltam. Az előzetes detrendelt korreszpondencia analízis (DCA) alapján az adatokban rejlő grádiens kellően hosszúnak (4.53 S.D. egység) bizonyult a kanonikus korreszpondencia analízis (CCA) választásához (Lepš & Šmilauer 2003). A CCA elemzés során először minden egyes változóra külön futattam egy elemzést, majd az így kapott modellek magyarázóerejét Monte-Carlo permutációs tesztel (9999 permutáció) ellenőriztem (P<0.05 elfogadási szint mellett). Ezen eredmények alapján, a halak neme szerint készült modellt elvetettem, így a végső elemzéshez négy szignifikáns változócsoport maradt, a mintavételi idő és hely, az élőhely és a halak testhossza. E négy változócsoport figyelembevételével készítettem el a végső CCA modellt és a vonatkozó részmodelleket a variancia felosztáshoz (Cushman & McGarigal 2002). Az elemzésekhez a CANACO 4.5 (ter Braak & Šmilauer 2002) szoftvert használtam.

4.3. Eredmények

4.3.1. Az állomány élőhelyi elkülönülése

A vizsgálat során gyűjtött 1711 egyed (L=6.2-38.0 mm) alapján a keleti szúnyogirtó fogasponty mind nem, mind méret szerint eltérő élőhely használatot mutatott. Az ivarérett nőstények egyértelműen a part menti, növényzettel erősen benőtt, lápos gödröcskéket preferálták és a 350 gyűjtött nőstényből mindössze 11 került elő magából a tóból. Az ivarérett hímek szintén a lápos gödröcskékben fordultak elő nagyobb arányban, de az ő élőhelyi megoszlásuk kevésbé volt szélsőséges, mint a nőstényeké. Ezzel szemben, a fiatal egyedek mind a tóban, mind a tó menti lápos gödröcskékben nagy számban fordultak elő. Februárban halat csak a lápos részeken találtam, a tó más részein ekkor fogasponty nem volt. Mindezek eredményeképpen az ivararány jelentősen eltért az 1:1 aránytól mind a tóban (♂:♀=8:1; χ^2=60.8, P<0.001), mind a lápos gödröcskékben (♂:♀=1:2; χ^2=56.1, P<0.001). Az állomány ilyetén szétválása nemek és fejlettség szerint, egyben azt is eredményezte, hogy a halak átlagmérete másfél-kétszer nagyobb volt a lápos gödröcskékben, mint a tóban (t-teszt, P<0.001, minden egyes mintavételi időpontra). Ugyanakkor, a halak átlagmérete szezonálisan is változott az életciklusnak megfelelően (21. ábra).



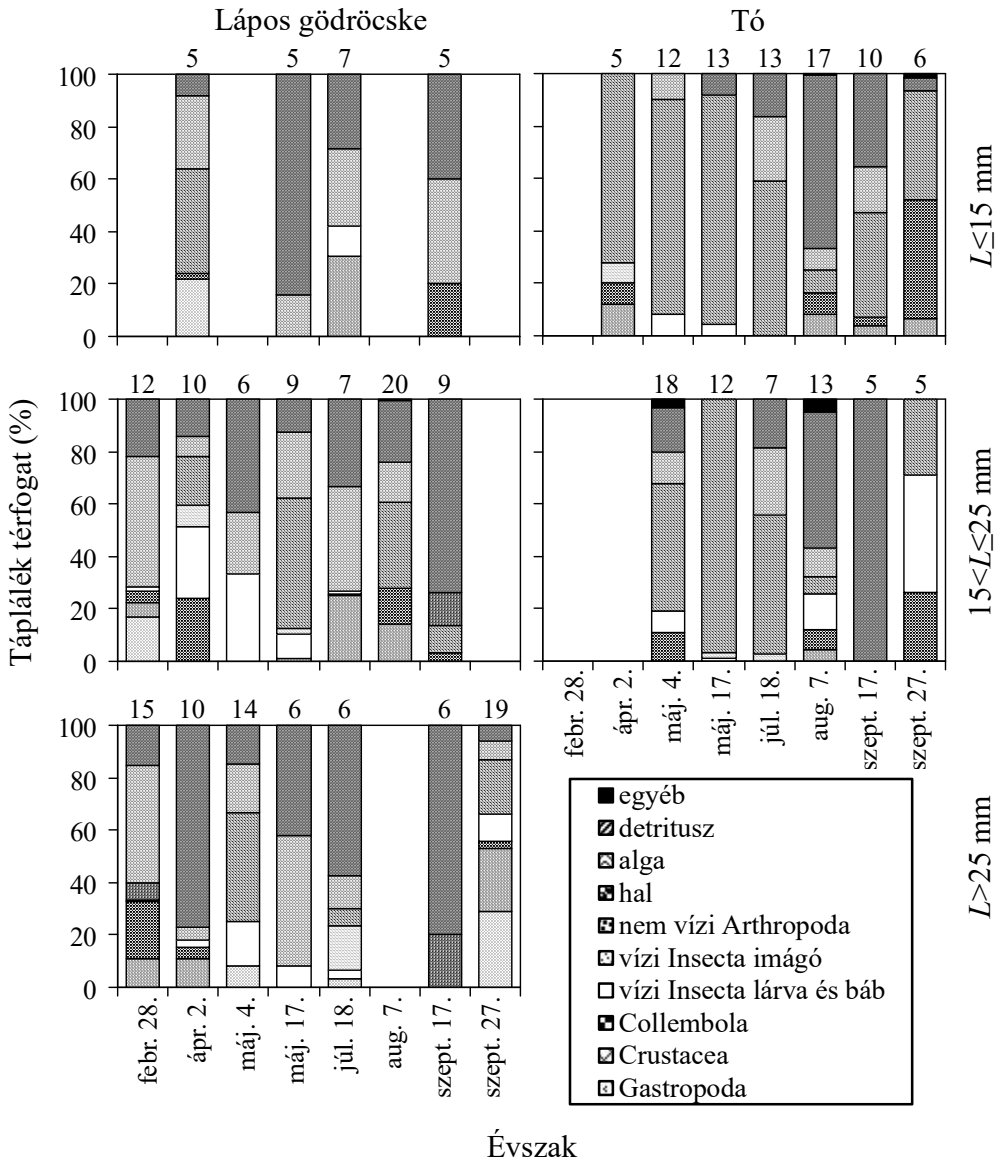
21 ábra. A szúnyogirtó fogasponty átlagos testhosszának (±S.D.) szezonális változása a Hévízi-tóban és a part menti lápos gödröcskékben. A betűjelölésükben át nem fedő értékek $P<0.05$ valószínűségi szinten eltérnek a *t*-teszt alapján.

4.3.2. A táplálék összetételét befolyásoló tényezők

A 307 vizsgált egyed alapján, a fogasponty táplálékát vízi (csigák, alsórendű rákok és ugróvillások) és szárazföldi gerinctelenek (elsősorban repülő rovarok), algák és elhalt növényi részek (detritusz) képezték (22. ábra). Három példány esetében kannibalizmus is előfordult.

A diszkriminancia elemzés alapján az egyedek tápláléka mind az egyes mintavételi alkalmak (χ^2=250, d.f.=70, $P<0.001$), mind a két vizsgált élőhely, tó és lápos gödröcske, között elkülönült (χ^2=73, d.f.=10, $P<0.001$). A mintavételi időpontok elkülönítő ereje élőhelyenként is fennállt (χ^2=165, d.f.=48, $P<0.001$ a tóra, és χ^2=161, d.f.=70, $P<0.001$ a lápos gödröcskékre). Viszont, élőhelyi bontásban vizsgálva, a nem (χ^2=14.3-22.6, d.f.=16-20, $P>0.05$) és a méret (χ^2=9.1-18.7, d.f.=8-20, $P>0.05$) hatása nem volt kimutatható. Vagyis, az összevont minták esetében talált ilyetén összefüggések (χ^2=51.7, d.f.=20, $P<0.001$ a nemnél és χ^2=42.3, d.f.=20, $P<0.003$ a méretnél) valójában a nemek és méretcsoportok eltérő élőhely használatából eredhetnek. Az újabb elemzések azonban tovább árnyalták ezen megállapítások relevanciáját.

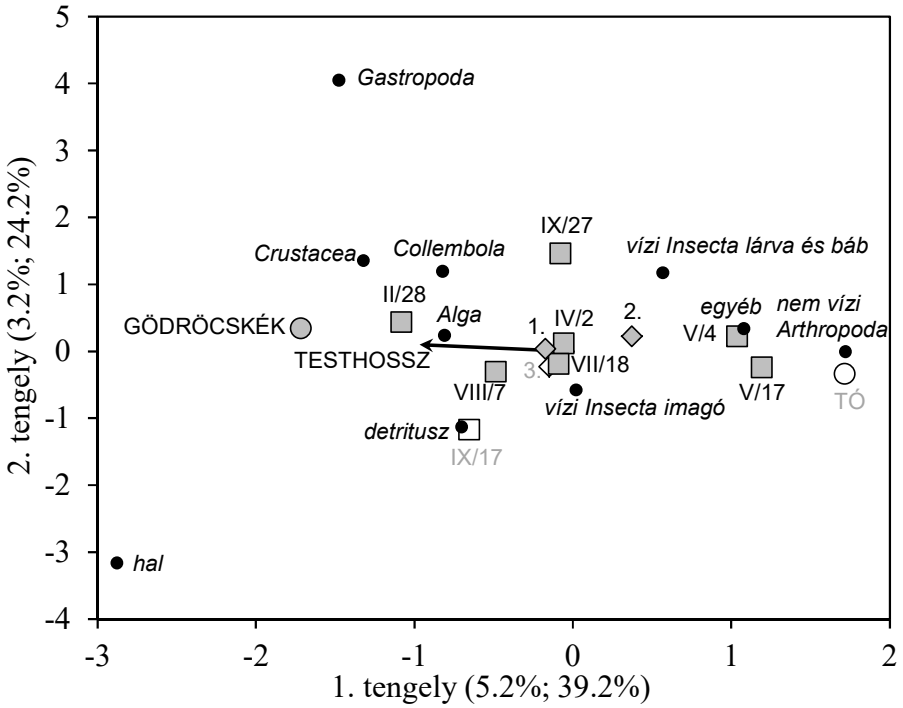
A CCA alapján a táplálékban mutatkozó varianciát illetően szignifikáns magyarázóerővel a mintavétel ideje, területe, az élőhely és a halak testhossza bírt (9. táblázat és 23. ábra). A teljes magyarázott varianciahányad ugyanakkor mindössze 13.2% volt. Ebből a mintavétel idejéhez, a szezonalitáshoz, köthető összes varianciahányad 9.1%, míg a csak ehhez a tényezőhöz kapcsolódó varianciahányad 8.0% volt. A másik három statisztikailag szignifikáns tényező viszont a teljes varianciából mindössze 1.2-3.1%-ot magyarázott (praktikusan tekintve befolyásuk elhanyagolható).



22. ábra. A szúnyogirtó fogasponty táplálékának térfogat szerinti összetételének szezonális alakulása élőhelyenként és méretcsoportonként (testhossz, *L*) a Hévízi-tóban. Az oszlopok feletti számok a vizsgált egyedszámokat mutatják.

9. táblázat. A szúnyogirtó fogasponty táplálékának varianciáját magyarázó tényezők a kanonikus korreszpondancia elemzés alapján a Hévízi-tóban.

	Magyarázott variancia hányad (%)			
	Kizárólagosan	Összesen	*F*	*P*
Testhossz	0.7	1.2	3.38	<0.001
Nem	-	0.9	1.19	0.241
Élőhely	1.4	3.1	8.68	<0.001
Terület	1.6	1.7	2.36	0.002
Szezonalitás	8.0	9.1	3.85	<0.001
Teljes modell (nemek nélkül)		13.2	3.67	<0.001



23. ábra. A mintavételi terület (1.-3.; ◇, halványan jelölve az elemzésben csak passzívan szereplő, redundáns bináris változó tag), az élőhely (tó, lápos gödröcskék; ○), a mintavétel időpont (□) és a testhossz (←) kapcsolata a szúnyogirtó fogasponty táplálékának összetételével (●: a táplálék komponensei) a Hévízi-tóban a kanonikus korreszpondancia elemzés alapján. Az egyes tengelyeknél zárójelben feltüntetésre került az általuk képviselt variancia hányad (a teljes varianciát; illetve a magyarázott varianciát illetően).

4.4. Értékelés

A Hévízi-tóban a betelepített keleti szúnyogirtó fogasponty állománya markáns élőhelyi elkülönülést mutatott nemek és testméret szerint. A tóban főként a fiatal egyedek és a hímek tartózkodtak, míg a nagyobb testű nőstények és a hímek jelentős része a part menti lápos gödröcskékben élt, kivéve télen, amikor minden egyed ez utóbbi élőhelyekre húzódott vissza. Mindezek ellenére, a táplálék összetételét érdemben csak a mintavétel időpontja befolyásolta. A mintavételi terület, az élőhely és a testméret hatása viszont igen csekély (bár szintén kimutatható) volt. Nemek közötti különbség e tekintetben pedig nem is volt észlelhető.

A szúnyogirtó fogaspontynál a nemek eltérő élőhelyi preferenciája nem ismeretlen jelenség. A szúnyogirtó fogasponty ivararánya a születéskor 1:1 (Krumholz 1948). Ez az arány a későbbiekben torzulhat, elsősorban a szelektív mortalitásnak vagy a nemek élőhelyi elkülönülésnek köszönhetően (Britton & Moser 1982, Fernández-Delgado 1989, Fernández-Delgado & Rossomanno 1997). A természetben gyakran a nőstények találhatóak nagyobb egyedszámban, aminek oka a hímek rövidebb életideje (Krumholz 1948, Fernández-Delgado 1989, Vargas & de Sostoa 1996). Viszont, ennek az ellenkezője is előfordulhat, amikor a nagyobb testű, feltűnőbb és lassúbb mozgású nőstények nagyobb eséllyel esnek áldozatul a ragadozóknak (Britton & Moser 1982, Fernández-Delgado & Rossomanno

1997). Ilyen esetben megfigyelték, hogy a nőstények igyekeznek a sűrű növényzet közt menedéket találni. Azonban a Hévízi-tóban predációs veszéllyel aligha kell számolnia a fogaspontynak, hiszen ragadozó hal nincs a tóban, kannibalizmus is alig volt megfigyelhető, míg a madarakat a fürdőzők tömegei tartják távol. Tehát, a Hévízi-tóban a hímek, nőstények és az ivadék eltérő élőhelyi preferenciájának okait nem ismerjük.

Mindazonáltal, az értekezés témájának szempontjából az elkülönülés oka nem is lényeges, csak maga a jelenség. A két élőhely, tó és lápos gödröcskék, a halak táplálkozása szempontjából nagyon eltérő körülményeket nyújtanak. Ugyanis, míg a tóban csupán a tündérrózsa felszíni levelei és az építmények facölöpjei nyújtanak némi megtapadási felületet a szegényes belső táplálékkészletnek, addig a lápos gödröcskékben a sűrű növényborításban a táplálékkészlet is gazdagabb lehet, főleg, mivel ezen élőhely a szárazföldi ízeltlábúak számára is teljesen átjárható. Az endogén, vízi eredetű táplálékkészlet mind a tóban, mind a lápos gödröcskékben elég szegényesnek nevezhető (Ponyi 1995), így a halak nagyban támaszkodnak a külső, elsősorban vízbe hulló ízeltlábúak jelentette táplálékforrásra. E tekintetben is várhatnánk eltérést a két élőhely között, amennyiben a nem röpképes szárazföldi ízeltlábúak előfordulása a lápos gödröcskékben, míg a rajzó rovarok a nyíltvizű tóban jelenthetnének táplálékforrást. Meglepő tehát, hogy az élőhelyi hatás mégis milyen jelentéktelennek bizonyult a szúnyogirtó fogasponty táplálékát illetően.

A szúnyogirtó fogaspontyokat általában mindenevő, opportunista táplálkozású halaknak tartják, amelyek elsősorban az állati eredetű táplálékot részesítik előnyben (Arthington 1989, Cabral *et al.* 1998, Arthington & Marshall 1999, García-Berthou 1999). Ugyanakkor, az élőhelyi sajátosságoktól és évszaktól függően, a vízi (leggyakrabban rákfélék, árvaszúnyog-, csípőszúnyog- és kérész lárvák) és a szárazföldi gerinctelen szervezetek (jellemzően hangyák, pókok és szúnyogalkatúak imágói) aránya a táplálékban meglehetősen széles határok között változhat (Farley 1980, Crivelli & Boy 1987, Arthington 1989, Blaustein & Karban 1990, Cabral *et al.* 1998, Arthington & Marshall 1999). A hévízi-tavi állomány táplálékforrását három csoportba sorolhatjuk: vízi gerinctelen szervezetek, szárazföldi eredetű ízeltlábúak és növényi eredetű táplálék (élő és elhalt egyaránt). Szembeötlő a növényi részek szokatlanul magas és állandó aránya a táplálékban. Növényi eredetű komponensek ugyan más populációk táplálékában is előfordulnak, ám az itt megfigyeltnél jóval kisebb arányban (Arthington & Marshall 1999), vagy csak a téli, táplálékban szegényebb időszakban (Gophen *et al.* 1998). Egy alapvetően állati eredetű táplálékot preferáló halfajnál a növényi táplálék arányának növekedését rendszerint a táplálkozási feltételek kedvezőtlen voltára vezetik vissza (Ivlev 1961, Persson 1983a, Bergman 1990, Persson & Greenberg 1990). Ezen feltételezésnek a Hévízi-tó esetében is lehet relevanciája. A Hévízi-tóban a vízi gerinctelenek közül egyedül az ugróvillások (Collembola) szerepeltek jelentősebb mennyiségben a szúnyogirtó fogasponty táplálékában. Mindez összhangban van azzal a korábbi megfigyeléssel, miszerint a tóban igen csekély a gerinctelen szervezetek biomasszája, zooplankton pedig szinte nincs is (Ponyi 1995). Itt az állati eredetű táplálék legjellemzőbb forrása az árvaszúnyogok repülő imágói voltak. Lévén viszont, hogy e rovarok rajzása jellegzetes évszakos dinamikát mutat, így nem meglepő, hogy meghatározó táplálékként érzékelhető évszakos variabilitást okoznak a halak táplálékában is.

Mint azt az értekezés 2. és 3. fejezetekben bemutattam, a legtöbb halfaj táplálékának összetétele markánsan változik a testmérettel. Ezzel szemben, a Hévízi-tóban a fogasponty

táplálékára a testméret csak igen szerény hatással bírt. E halak testmérete sokkalta kisebb mértékben (tömegben 2 nagyságrendet) változik a külső táplálkozást folytató életszakaszban, mint az értekezésben tárgyalt többi halfajé (pl. a fogassüllőé 7 nagyságrenddel). E viszonylag szűk mérettartomány pedig behatárolhatja a táplálkozási viselkedésben bekövetkező méretfüggő változásokat. Mindezek mellett, új-zélandi tavakban a nyugati szúnyogirtó fogaspontynál megfigyeltek már méretfüggő táplálkozási mintázatokat (Mansfield & McArdle 1998).

A szúnyogirtó fogaspontyoknál laboratóriumi körülmények között gyakori a kannibalizmus (Meffe & Snelson 1989, Benoit *et al.* 2000). Kannibalizmus a természetben is előfordul e fajnál, ám mértéke rendszerint kisebb, az egyedek 0.48-13%-ára jellemző (Harrington & Harrington 1982, Nesbit & Meffe 1993, Cabral *et al.* 1998). A Hévízi-tóban igen ritkán találtam a kannibalizmusra utaló jelet, habár a szegényes táplálékforrás azt akár támogathatta is volna. Ugyanakkor, a kannibalizmus ellen hathat, hogy e populáció egyedei szokatlanul kicsire nőnek – feltehetően az élőhely szélsőséges volta miatt (v.ö. Wurtsbaugh & Cech 1983, Bisazza *et al.* 1990, Meffe 1992) –, illetve a nagyobb termetű nőstények és a fiatal egyedek élőhely használata nagymértékben elkülönül.

A szúnyogirtó fogaspontyokat világszerte azzal a feltételezéssel telepítették, hogy a csípőszúnyogok lárváit kifalva majd csökkentik egyes súlyos emberi betegségek terjedését (Krumholz 1948, Courtenay & Meffe 1989). Viszont, a Hévízi-tóban egyetlen vizsgált egyed táplálékában sem találtam csípőszúnyog lárvát. E megfigyelés egybevág a korábbi feltételezésekkel is, miszerint magában a tóban nem is élnek ilyen lárvák (Mihályfi 1939, Ponyi 1995).

4.5. Következtetések

A rövid életidejű, elevenszülő szúnyogirtó fogaspontynál, amelynek az élettartamot felölelő méretváltozása sokkal kisebb, mint a halaknak általában, jelentősebb méretfüggő táplálkozási tendenciát nem tapasztaltam a Hévízi-tóban. Meglepő ugyanakkor, hogy a fogasponty által használt két, markánsan eltérő élőhely között milyen csekély különbség mutatkozott a táplálék összetételében. A vizsgált tényezők közül a szezonalitás hatása volt leginkább meghatározó a táplálék variabilitását illetően, elsősorban a szárazföldi eredetű ízeltlábúak elérhetőségének ciklikussága miatt. A táplálék variabilitásának döntő részét viszont egyáltalán nem sikerült megmagyarázni. Ez ismét rámutat, hogy az általában legerősebbnek feltételezett méretfüggő, élőhelyi és szezonális hatások mellett, a halak táplálkozását egyéb, nehezen azonosítható tényezők, köztük feltehetően a véletlen folyamatok is, jelentős mértékben befolyásolják.

5. A halak étrendi változatosságának komponensei [10]

5.1. Bevezetés

Az értekezés 1.-3. fejezeteiben a halak táplálkozásának hőmérséklet és méretfüggő mintázatait igyekeztem feltárni. Ugyanakkor, a fogyasztott táplálék összetételét számos más tényező is befolyásolja. A táplálék összetételében mutatkozó variabilitást komponenseire bontva megbecsülhetjük, hogy a különböző környezeti (pl. táplálékkészlet, élőhely, szezonalitás) és biológia faktoroknak (morfológiai, biológiai és viselkedési jellemvonások) milyen befolyása lehet a halak táplálékválasztására (Hovde *et al.* 2002, Chassot *et al.* 2008, Quevedo *et al.* 2009, Pusey *et al.* 2010, 4. fejezet).

Az együttesek szintjén, a fajok eltérő viselkedése és táplálék preferenciája rendszerint kiemelt szerepet kap a táplálék összetételének változatosságában (Piet *et al.* 1999, Mérona & Rankin-de-Mérona 2004, Pusey *et al.* 2010). Mint az értekezés 2. fejezetéből is kiderül, az egyes fajok egyedfejlődését jellemző méretfüggő táplálkozási jellemvonásoknak az együttesek szintjén megfigyelhető táplálék variabilitásban is jelentős szerepe van. Szintén hatása van a halak táplálkozására az időbeliségnek, elsősorban a táplálék szervezetek szezonális és éveken átívelő változásaival összefüggésben (Warburton *et al.* 1998, Mérona & Rankin-de-Mérona 2004, Ginter *et al.* 2012, Nunn *et al.* 2012). Eltérő lehet a táplálék összetétele élőhelyenként (Vinni *et al.* 2000, Svanbäck & Eklöv 2002, Platell *et al.* 2007), illetve általánosabban, a térbeli forrás grádiensek mentén (Mittelbach *et al.* 1992, Francis & Schindler 2009). Megfigyelhetünk továbbá egy, a fenti hatásoktól független és fajonként eltérő mértékű egyedek közötti variabilitást is, különösen azon fajok egyedei között, amelyek populációs szinten generalista táplálkozást mutatnak (Bolnick *et al.* 2003, 2007). Adott faj, azonos helyen és időben jelenlévő, hasonló méretű egyedei között tapasztalható táplálkozási eltéréseknek két fő komponense van. A sztohasztikus komponens a táplálékforrás mennyiségi és minőségi eloszlásának kis léptékű egyenetlenségeiből, foltszerű eloszlásából eredeztethető, amely mintázat egyedenként eltérő, rövid távú, passzív táplálkozási specializációt eredményez(het) (Malone & McQueen 1983, Downes *et al.* 1993, Ritchie 1998). Az állandó komponens ezzel szemben az egyedek közötti tartós fenotípusos, morfológiai és viselkedési különbségekből ered (Bolnick *et al.* 2003).

Annak ellenére, hogy a táplálék összetételére vonatkozó információkra széles körben támaszkodunk az ökológiai kutatások során, mégis, keveset tudunk arról, hogy milyen lehet az előzőekben említett befolyásoló tényezők egymáshoz viszonyított jelentősége a halaknál. A néhány rendelkezésünkre álló témába vágó tanulmány tengeri (Hovde *et al.* 2002, Chassot *et al.* 2008) és trópusi folyóvízi (Pusey *et al.* 2010) rendszereket vizsgált és közös jellemzőjük, hogy a megfigyelt teljes variabilitásnak csak egy mérsékelt hányadát sikerült megmagyarázniuk. Viszont, tudomásom szerint, mérsékeltövi édesvízi környezetre vonatkozóan ilyen átfogó, összehasonlító vizsgálat halakra még egyáltalán nem készült.

E fejezet célja a fajon belüli és fajok közötti táplálkozási variabilitás komponenseinek vizsgálata, a Balaton halegyüttesének példáján. Az elmúlt két évtized alatt végzett táplálkozásbiológiai kutatásaink során sikerült egy tekintélyes elemszámú és megfelelően nagy variabilitást reprezentáló adathalmazt összegyűjtenünk, amely így lehetőséget teremtett egy ilyen elemzés elvégzésére. Az eddigi balatoni vizsgálatok során bizonyítást

nyert, hogy a pontyfélék tápláléka jelentősen eltér a parti sáv főbb élőhely típusai között (növényzetmentes vízterületek, növényzettel borított élőhelyek és kövezések) köszönhetően az általuk biztosított táplálékbázis különbségeinek (Specziár *et al.* 1998, Specziár 1999a). A tó hossztengelye mentén fennálló produkciós grádiens, szintén a táplálékbázis eltérésein keresztül, ugyancsak befolyásolja számos halfaj táplálkozását (Bíró *et al.* 1991, Simonian *et al.* 1995, Rezsu & Specziár 2006). Emellett, a legtöbb halfaj táplálékában határozott szezonális különbségek vannak (Bíró 1973, 1974, Bíró *et al.* 1991, Simonian *et al.* 1995), de egyes táplálékszervezetek mennyiségének évek közötti eltérései is kimutatható hatást gyakoroltak egyes halfajok táplálkozására (Bíró 1973, 1974). Míg a közelmúlt vizsgálatai elsősorban a méretfüggő folyamatok táplálkozásban betöltött szerepét igyekeztek feltárni (Bíró *et al.* 1991, Bíró & Muskó 1995, 2. fejezet). Ugyanakkor, kimutattuk azt is, hogy a jelentős fajon belüli variabilitás miatt az egyes halfajok egyedei nem feltétlenül szeparálódnak egymástól táplálékuk szerint (pl. lásd Specziár *et al.* 1997). A hivatkozott tanulmányok egyértelműen bizonyítják a különböző tér-, idő- és biológiai skálák jelentőségét a halak táplálkozásának változatosságában, ám ezen tényezők relatív szerepét még nem ismertük.

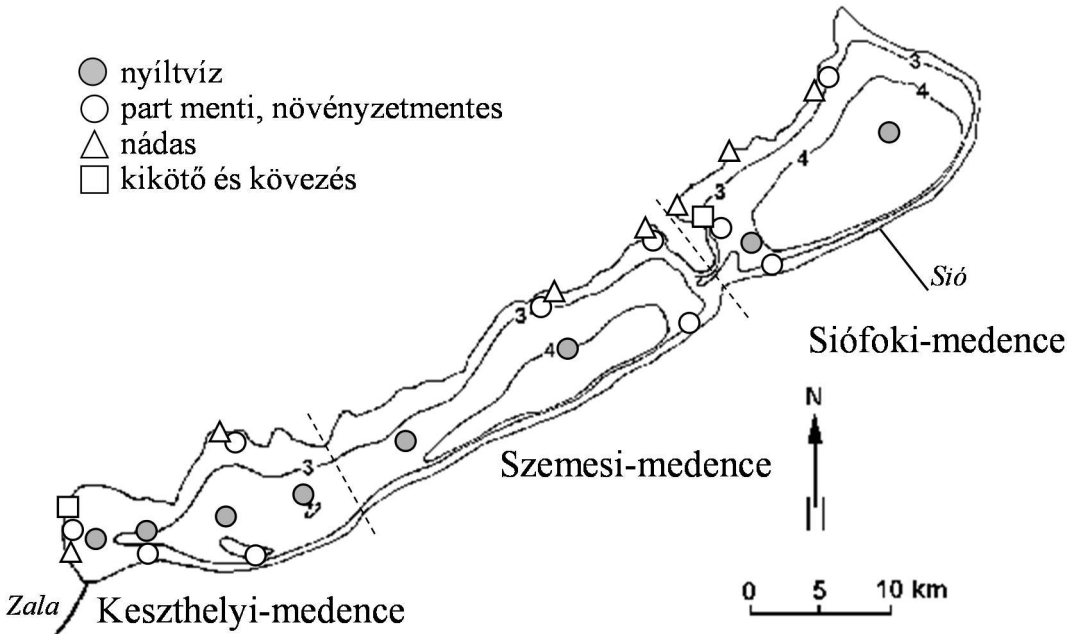
Az itt bemutatásra kerülő vizsgálat során tehát igyekeztünk számszerűsíteni a faji hovatartozásból eredő, az időhöz köthető (év, szezon), az élőhelyek közötti (tó medence és élőhely típus) és a testmérettel kapcsolatos variabilitás jelentőségét a halak táplálékát jellemző teljes variabilitáson belül és feltárni, hogy e tényezők jelentőségében milyen változatosság lehet a fajok között. Hipotéziseink szerint, (i) a halegyüttes szintjén (azaz minden halfaj adatát egyben elemezve) a teljes variancia legnagyobb hányada a fajok közötti különbségekből eredhet, míg (ii) faji szinten a különböző tér, idő és méretbeli tényezők szerepe jelentősen változhat a fajok között a taxonómiai hovatartozásban és ökológiai jellemvonásokban, elsősorban táplálkozási gild tagságban mutatkozó különbségek mentén. Továbbá, minthogy általában igen jelentős eltérések jellemzik az egyes kutatások által a táplálék összetételének leírására alkalmazott táplálékkategória felbontást (így például a határozás során megcélzott taxonómiai szintet), ezért megnéztük azt is, miként változnak a fent említett kérdéseinkre kapott válaszok, ha a részletesebb (24 forrás kategórián alapuló) táplálékelemzést egy elnagyoltabb (9 összevont forrás kategórián alapuló) elemzéssel helyettesítjük.

5.2. Anyag és módszer

5.2.1. Az adatbázis

Az elemzésekbe minden olyan meglévő adatunkat bevontuk, amelyek a táplálékkategóriákat és a magyarázó változókat illetően közös nevezőre hozhatóak voltak (2. függelék). A felhasznált minták 1995 és 2007 közötti gyűjtésekből származtak, lefedték 15 halfaj széles, többségében a teljes táplálkozó élettartamot felölelő mérettartományát, reprezentálták a három, táplálkozás szempontjából aktív évszakot (tavasz, nyár és ősz), a Balaton három fő medencéjét (Keszthelyi-, Szemesi- és Siófoki-) és legfontosabb élőhelyeit. Öt élőhely típust különböztettünk meg: 1) nyíltvíz, a parttól 2 km-nél nagyobb távolságból

származó minták; 2) növényzetmentes, partközeli (50-200 m távolságban) szabad vízfelületek; 3) nádasok; 4) partvédő kövezések és mólók; 5) kikötői vízterek (24. ábra). A gyűjtések a 2.2.1. fejezetben leírt módon történtek.



24. ábra. Mintavételi helyek a Balatonban.

5.2.2. Táplálékelemzés

A táplálék összetételét a bél- és gyomortartalomból határoztuk meg a 2.2.2. fejezetben leírtaknak megfelelően. A vizsgálat 8756 egyed bél- és gyomortartalom adatait foglalja magában (2. függelék).

A táplálék komponenseit a 2.2.3. fejezetben már bemutatott 24 részletesebb és az ezekből származtatott 9 átfogóbb forráskategóriába soroltuk, a nagy és a kis felbontású táplálékelemzéshez. A nagy felbontású elemzés táplálékkategóriái a következők voltak: (1) vándorkagyló lárva, (2) Rotatoria, (3) Copepoda, (4) Cladocera kivéve *L. kindtii*, (5) *L. kindtii*, (6) Ostracoda, (7) Oligochaeta, (8) üledéklakó Chironomidae lárvák, (9) nem üledéklakó Chironomidae lárvák, (10) Chironomidae bábok, (11) *C. curvispinum*, (12) *Dikerogammarus* spp., (13) *L. benedeni*, (14) Isopoda, (15) vándorkagyló, (16) Gastropoda, (17) egyéb lágyvázú vízi Arthropoda (pl. Collembola, Ephemeroptera, Odonata, Heteroptera, Coleoptera, Trichoptera, Acaridea), (18) 'vízfelszínre hullott Arthropoda' (beleértve a vízi rovarok repülő imágóit és minden szárazföldi ízeltlábút, (19) kovaalgák, (20) fonalas zöld algák, (21) vízi makrofiták, (22) detritusz, (23) halak, és (24) egyebek (pl. halikra és horgászok által használt etetőanyag). A kis felbontású elemzés táplálékkategóriái pedig az alábbiak voltak: zooplankton (a nagy felbontású kategóriák közül összevonva: 1-5), lágyvázú üledéklakó makrogerinctelenek (6-8), lágyvázú, nem üledéklakó makrogerinctelenek (9-14, 17), puhatestűek (15-16), 'vízfelszínre hullott Arthropoda' (18),

élő növényi részek (19-21), detritusz (22), halak (23) és egyéb (24). A táplálék tömegszázalékos összetételét egyedenként határoztuk meg.

5.2.3. Adatelemzés

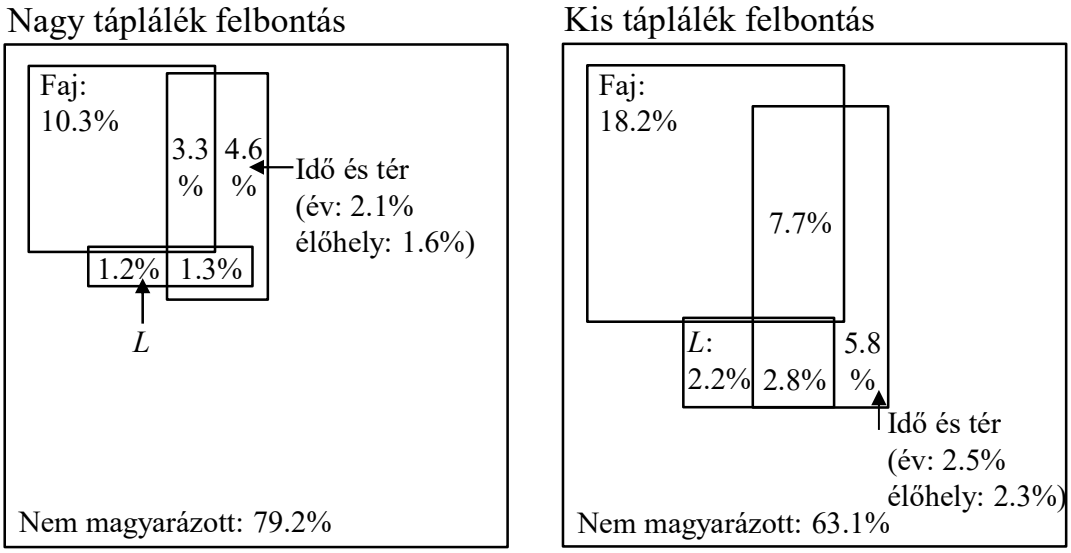
A faji hatást, a gyűjtési hely (tó medence és élőhely) és idő (év és évszak), valamint a testhossz (*L*) szerepét a táplálék teljes variabilitásán belül kanonikus korreszpondencia analízissel (CCA) vizsgáltuk a CANACO 4.5 program (ter Braak & Šmilauer 2002) segítségével. Az elemzéseket a halegyüttes szintjén és fajonként is elvégeztük, mind a nagy és a kis felbontású táplálék összetétel adatok alapján. Elemzésenként a ritka táplálékkategóriákat (<0.5% átlagos arány vagy <2% előfordulási gyakoriság) összevontuk az „egyéb" táplálékkategóriával. A táplálék összetétel adatokat arcsin($x^{0.5}$) transzformáltuk. A magyarázó változók közül a halfajt (természetesen, csak az együttes szintű elemzésben szerepel), a tó medencét, az élőhelyet, a gyűjtési évet és évszakot binárisan kódolt kategorikus változókként kezeltük (Lepš & Šmilauer 2003). A testhosszt, mint folytonos változót $\log_{10}(x)$ transzformáltuk, feltételezve, hogy egységnyi változás a testhosszban sokkal nagyobb hatással bírhat a táplálkozásra az ivadékkorban, mint a nagyobb egyedeknél. Minden egyes elemzésnél először beléptetéses eljárással változó szelekciót végeztünk, ahol az egyes változók által hozzáadott plusz magyarázó erőt Monte-Carlo permutációs teszttel (9999 permutáció) ellenőriztük (P<0.05 elfogadási szint mellett). A szignifikáns változók relatív magyarázóerejét variancia felosztással határoztuk meg (Cushman & McGarigal 2002).

A táplálék variabilitás komponenseinek fajokon átívelő trendjeit hierarchikus klaszterelemzéssel és főkomponens elemzéssel (PCA) igyekeztünk feltárni. Ezen elemzések kiinduló adatai a CCA által a változóinkhoz (év, évszak, tó medence, élőhely és testhossz) rendelt százalékos magyarázó erő értékek voltak. A klaszterelemzést az Euklideszi távolságok alapján a csoportátlag eljárással (UPGMA) végeztük. A klaszterfa értelmezését Jaksić & Medel (1990) objektív módszerére alapoztuk. Ezen eljárás az eredeti adatmátrix (halfaj × változókhoz tartozó magyarázó erő értékek) nagyszámú (jelen esetben 10000-szeri) újrakeverésével egy referencia eloszlást képez, amelyhez viszonyítva meghatározhatjuk, hogy a klaszterfán belül melyek a P<0.05 valószínűségi szinten szingnifikánsan elkülönülő csoportok (Jaksić & Medel 1990, Gotelli & Graves 1996). A klaszterelemzést Statistica 8.0 (www.statsoft.com) programmal futattuk, míg az Euklideszi távolságok random eloszlását egy Excel program segítségével szimuláltuk. Végül, az egyes változók CCA elemzéssel meghatározott relatív magyarázó erői alapján vizsgáltuk, hogy miként csoportosulnak a halfajok a PCA ordinációs terében és, hogy a fajok közötti különbségek mely tényezők magyarázó erejének változásaival hozhatóak leginkább összefüggésbe. A százalékos adatokat az elemzéshez arcsin($x^{0.5}$) transzformáltunk. A PCA-t szintén Statistica 8.0 (www.statsoft.com) programmal futattuk.

5.3. Eredmények

5.3.1. A táplálék halegyüttes szintű variabilitása

A halegyüttes szintjén, a teljes megfigyelt variancia 20.8% illetve 36.9%-át magyarázták változóink a nagy és a kis felbontású táplálék összetétel adatoknál (10. táblázat és 25. ábra). A magyarázott variancia legnagyobb része a faji hovatartozásból eredt és e tényező egyedüliként magyarázta a teljes variancia 10.3% illetve 18.2%-át, míg más tényezőkkel átfedésben további 3.4% illetve 8.0%-nyi varianciát fedett le a nagy és a kis felbontású adatoknál. A variancia egy mérsékelt része kapcsolódott a tér és időbeni változókhoz, elsősorban az élőhelyhez és a mintavétel évéhez, míg a testmérethez köthető hatás csekélynek bizonyult ebben a kontextusban.



25. 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 nem részletezi az ábra.

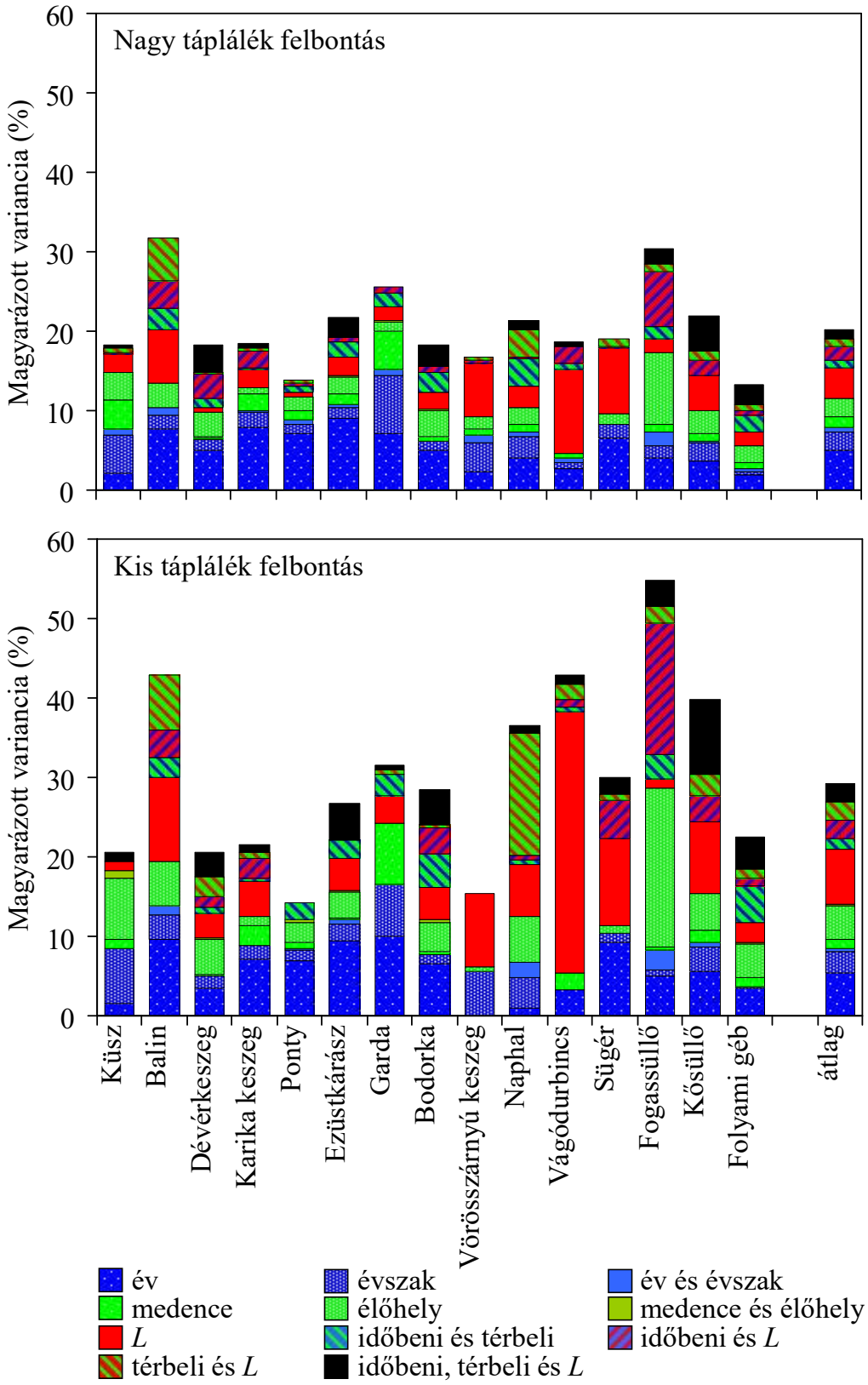
5.3.2. A táplálék faji szintű variabilitása

Hasonlóan az együttes szintű eredményekhez, a magyarázott varianciahányad a vörösszárnyú keszeget leszámítva, a kis felbontású táplálékadatoknál magasabb volt (átlag: 29.3%; tartomány: 14.3%-54.8%), mint a nagy felbontásúaknál (átlag: 20.2%; tartomány 13.3%-30.6%). Ugyanakkor, mind a magyarázott varianciahányad, mind az azért felelős hatások igen jelentősen különböztek halfajonként (10. táblázat és 26. ábra). Általánosságban, az időbeni tényezők bizonyultak a legfontosabbnak mind a nagy, mind a kis felbontású adatoknál (7.9% illetve 8.4% egyedüli hatásként és további 3.9% illetve 6.1% átfedő hatásként), amelyeket a testméret (3.7% és 6.9% egyedüli, valamint 3.7% és 6.9% átfedő hatásként) és a térbeli tényezők (3.8% és 5.6% egyedüli, valamint 3.3% és 6.0% átfedő hatásként) követtek (26. ábra).

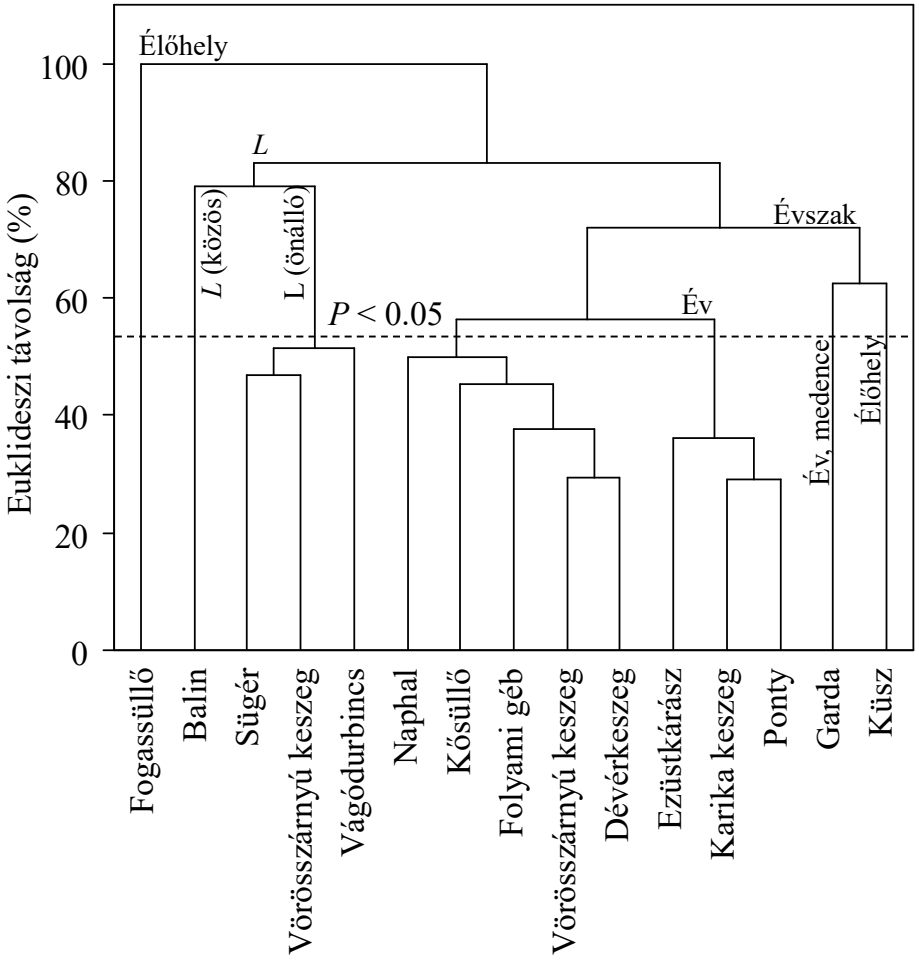
10. táblázat. A kanonikus korreszpondancia elemzés (CCA) eredménye a balatoni halak táplálékát jellemző variabilitás és a vizsgált magyarázó változók (halfaj, év, évszak, tó medence, élőhely és testméret) kapcsolatát illetően, nagy és kis táplálékfelbontás mellett. A magyarázó változók előzetesen beléptetéses szelekcióval lettek leválogatva $P<0.05$ valószínűségi szinten.

	Nagy táplálékfelbontás						Kis táplálékfelbontás					
	Sajátérték	Forrás kategóriák száma	Szignifikáns magyarázó változók száma	Magyarázott variancia (%)	*F*	*P*	Sajátérték	Forrás kategóriák száma	Szignifikáns magyarázó változók száma	Magyarázott variancia (%)	*F*	*P*
Halegyüttes	16.3	24	35	20.8	47.9	<0.001	6.8	9	34	36.9	110.0	<0.001
Fajonként												
Küsz	4.4	7	7	17.7	8.6	<0.001	1.8	3	6	17.7	9.9	<0.001
Balin	4.7	7	6	30.6	16.7	<0.001	3.3	5	6	42.3	27.8	<0.001
Dévérkeszeg	5.8	15	13	18.3	10.5	<0.001	2.8	6	10	20.6	15.9	<0.001
Karika keszeg	9.0	15	11	18.3	6.1	<0.001	5.2	8	11	21.1	7.3	<0.001
Ponty	5.1	14	10	13.7	7.5	<0.001	3.7	8	8	14.3	4.6	<0.001
Ezüstkárász	6.3	13	14	21.2	6.2	<0.001	2.9	6	12	25.0	9.0	<0.001
Garda	6.1	8	9	25.4	5.7	<0.001	2.8	4	7	29.9	9.3	<0.001
Bodorka	13.5	17	13	18.2	9.7	<0.001	4.4	6	14	28.4	16.0	<0.001
Vörösszárnyú keszeg	6.5	12	7	16.2	6.5	<0.001	3.2	5	3	14.8	19.2	<0.001
Naphal	9.1	15	8	21.3	11.9	<0.001	2.8	5	4	36.6	51.4	<0.001
Vágódurbincs	4.8	8	6	18.6	11.0	<0.001	1.6	3	5	42.8	83.1	<0.001
Sügér	6.4	10	6	17.8	7.5	<0.001	1.7	3	5	28.9	16.8	<0.001
Fogassüllő	6.2	9	13	30.3	32.7	<0.001	2.7	4	14	54.8	84.5	<0.001
Kősüllő	6.1	10	13	21.6	17.5	<0.001	2.9	5	12	39.3	44.5	<0.001
Folyami géb	8.4	12	6	13.3	8.8	<0.001	3.5	5	6	22.5	16.7	<0.001
A fajok átlaga	6.8			20.2			3.0*			29.3*		

*Az átlagos, fajonként magyarázott variancia hányad szignifikánsan (*t*-test, $P<0.05$ szinten) nagy és kis táplálékfelbontás mellett.



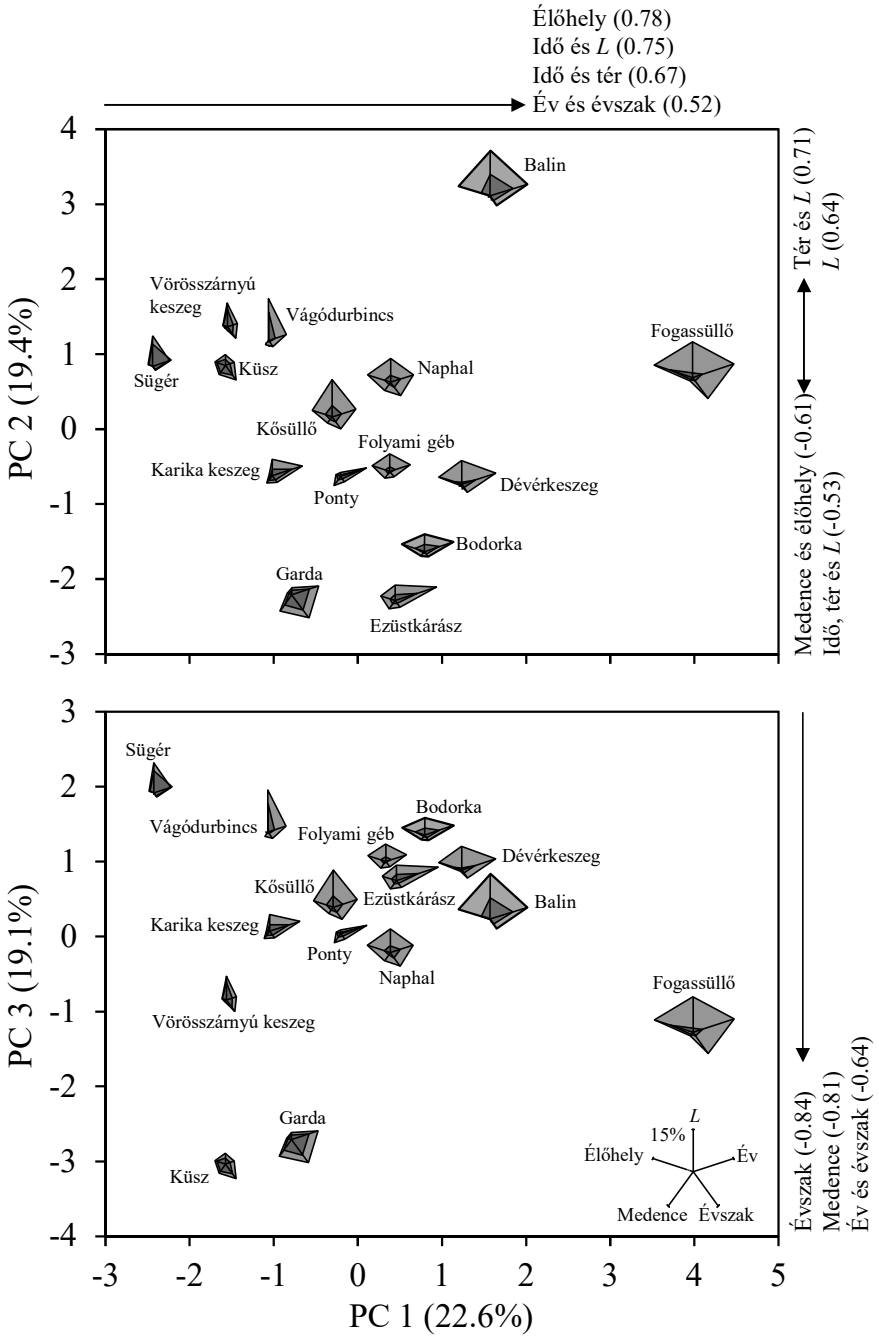
26. ábra. Az időbeli (év és évszak) és a térbeli (tó medence és élőhely) tényezők, valamint a testméret (*L*) szerepe 15 balatoni halfaj táplálékának variabilitásban, nagy és kis táplálékfelbontás mellett.



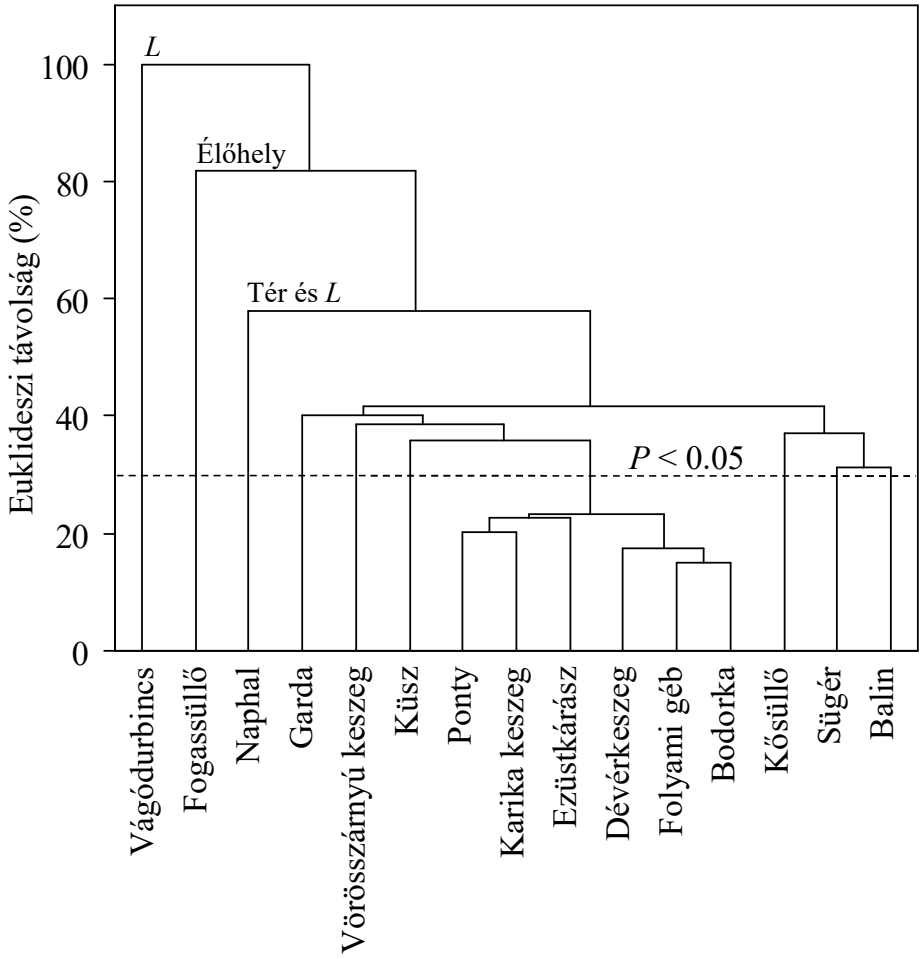
27. ábra. Tizenöt balatoni halfaj klaszterekbe rendeződése (UPGMA, Euklideszi távolság) az időbeli (év és évszak) és a térbeli (tó medence és élőhely) tényezőknek, valamint a testméret (*L*) táplálék variabilitásán belül mutatott jelentőségének függvényében, nagy táplálékfelbontás mellett. Az objektív csoportosítás alapjául szolgáló kritikus index értéket (P<0.05 valószínűségi szinten) szaggatott vonal jelzi. Szintén feltüntetésre kerültek az egyes klaszterágak elválásában leginkább szerepet játszó tényezők.

A klaszterelemzés három halfaj-csoportra és négy elkülönülő halfajra osztotta a vizsgált halegyüttest a vizsgált tényezőknek a nagy felbontású táplálék összetételre gyakorolt hatása szerint (27. ábra). A fogassüllő elsősorban a kiemelkedő élőhelyi hatás miatt vált el a többi fajtól. A balin esetében a testméret hatásának más tényezők hatásával való átfedése volt kiemelkedő. A garda és a küsz táplálékának összetétele erősen változott évszakosan és a tó medencéi között. Míg a sügér, a vörösszárnyú keszeg és a vágódurbincs esetében a testméret önálló hatása bizonyult különös fontosságú tényezőnek. A fennmaradó nyolc halfaj két kevésbé interpretálható csoportot alkotott. A főkomponens elemzés eredménye igen jól egybevágott az előzőekkel és megerősítette a két ragadozó halfaj, a fogassüllő és a balin, illetve a két zooplankton fogyasztó halfaj, a garda és a küsz elkülönülését mind egymástól, mint a többi halfajtól (28. ábra). Az első főkomponens a fajok közötti eltérések 61.1%-át magyarázta főként a tér és idő skálák táplálékra gyakorolt hatásának jelentősége alapján. A

második főkomponens a testméret hatását, míg a harmadik elsősorban az évszakosság és a tó medence hatásában megmutatkozó eltéréseket jelenítette meg.

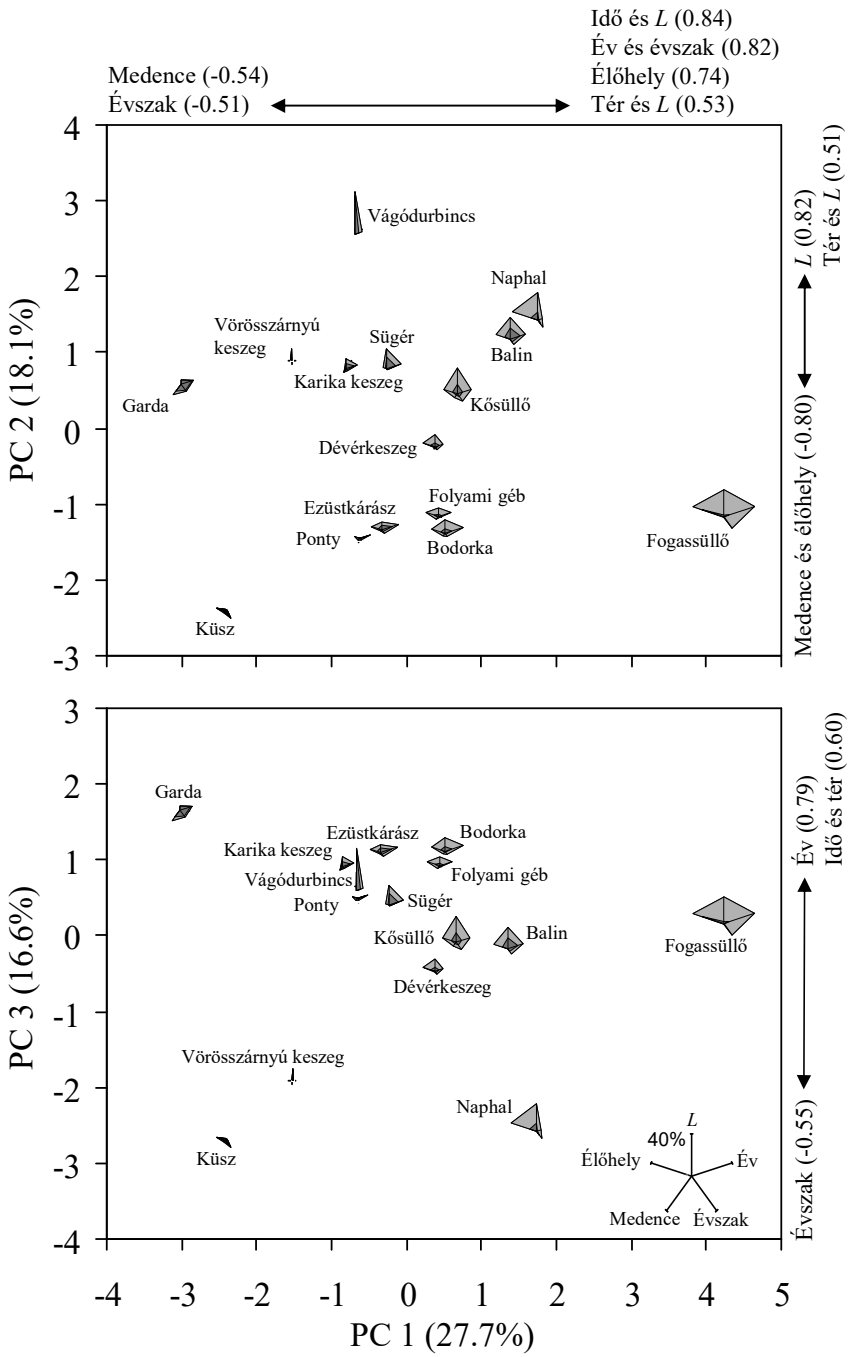


28. ábra. Tizenöt balatoni halfaj főkomponens elemzése (PCA) a táplálékuk variabilitásáért felelős tényezők (év, évszak, tó medence, élőhely és testméret - *L*) relatív jelentősége szerint, nagy táplálékfelbontás mellett. Minden faj pozícióját egy piktogram mutatja, amely a grafikon jobb alsó sarkában jelzettek szerint jeleníti meg az egyes magyarázó változók jelentőségét az adott faj táplálékának variabilitását illetően. Az egyes tengelyeknél feltüntetésre került a magyarázott variancia hányad, valamint az adott tengellyel leginkább korreláló változók (zárójelben az *r* értékkel).



29. ábra. Tizenöt balatoni halfaj klaszterekbe rendeződése (UPGMA, Euklideszi távolság) az időbeli (év és évszak) és a térbeli (tó medence és élőhely) tényezőknek, valamint a testméret (*L*) táplálék variabilitásán belül mutatott jelentőségének függvényében, kis táplálékfelbontás mellett. Az objektív csoportosítás alapjául szolgáló kritikus index értéket (P<0.05 valószínűségi szinten) szaggatott vonal jelzi. Szintén feltüntetésre kerültek az egyes klaszterágak elválásában leginkább szerepet játszó tényezők.

A kis felbontású táplálékadatoknál a magyarázott varianciahányad a határozott egyedfejlődéshez kötött forrásváltást (akár táplálék, akár élőhely váltásról legyen szó) mutató fajoknál volt magas, így a balin, a vágódurbincs, a fogassüllő, a kősüllő, a sügér és a naphal esetében (10. táblázat és 26. ábra). A klaszterelemzés ez esetben egy hat, nem ragadozó, fenék közeli életmódú fajból álló csoportot azonosított, míg a többi kilenc halfaj egyenként elkülönült a többitől (29. ábra). Az első főkomponens a PCA elemzésben egy a planktonikus táplálkozást folytató és határozott méretfüggő táplálékváltást nem mutató fajok, a küsz és a garda, irányából a fogassüllő, mint határozott táplálékváltásokon áteső ragadozó irányába mutató grádienst jelenített meg (30. ábra). A második főkomponens pozitív korrelációt mutatott a testhossz szerepével és negatívat a tó medence és élőhely közös hatásával. A harmadik főkomponens pedig pozitív kapcsolatban volt a mintavétel évének szerepével és negatívan korrelált a szezonális hatások fontosságával.



30. ábra. Tizenöt balatoni halfaj főkomponens elemzése (PCA) a táplálékuk variabilitásáért felelős tényezők (év, évszak, tó medence, élőhely és testméret - *L*) relatív jelentősége szerint, kis táplálékfelbontás mellett. Minden faj pozícióját egy piktogram mutatja, amely a grafikon jobb alsó sarkában mutatottak szerint jeleníti meg az egyes magyarázó változók jelentőségét az adott faj táplálékának variabilitását illetően. Az egyes tengelyeknél feltüntetésre került a magyarázott variancia hányad, valamint az adott tengellyel leginkább korreláló változók (zárójelben az *r* értékkel).

5.4. Értékelés

Vizsgálataink egyedülállóak a tekintetben, hogy a teljes életciklus lefedése mellett értékeltük számos halfaj táplálékának variabilitását. Feltételezéseinknek megfelelően, a fajegyüttes szintjén megfigyelhető egyedi eltérések tekintetében a legnagyobb magyarázóerővel a faji hovatartozás bír. E megfigyelés összhangban van Pusey *et al.* (2010) eredményeivel, akik egy ausztrál folyó halegyüttesénél a táplálék összetételében mutatkozó variancia 31%-át tudták faji különbségekkel magyarázni. Viszont az, hogy a megfigyelt táplálkozási variancia milyen mértékben kapcsolódik a faji hovatartozáshoz, a vizsgálat körülményeitől is függ. Nevezetesen, a fajok közötti táplálkozási eltérések rendszerint kisebbek a korai életszakaszban és az egyedfejlődés során csak fokozatosan válnak határozottabbá (Nunn *et al.* 2007, 2. fejezet). Ebből következik, hogy azon tanulmányok, amelyek csak a kifejlett példányok vizsgálatára koncentrálnak, markánsabb fajok közötti komponenst (százalékos értelemben) fognak kimutatni (pl. Pusey *et al.* 2010), mint azok, amelyek a teljes élettartamot (mérettartományt) felölelik (mint például a jelen anyag). Eredményeink rámutatnak arra is, hogy a faji hovatartozás csak egy laza keretet ad a halegyedek táplálkozását illetően, hiszen ezen belül az egyedi és pillanatnyi táplálkozási stratégiák (Ritchie 1998, Bolnick *et al.* 2003, Reid *et al.* 2010) térben és időben szintén jelentősen változhatnak (Svanbäck & Eklöv 2002, Platell *et al.* 2007, Ginter *et al.* 2012, Nunn *et al.* 2012). Az egyedek pillanatnyi táplálkozását befolyásoló tényezők sokrétűségét mutatja, hogy a 15 halfajnál megfigyelt variabilitás nagyobb hányada vizsgálataink során megmagyarázatlan maradt. Az eredmények részletesebb megvitatása során döntően a nagy felbontású táplálék adatok által mutatott mintázatokra támaszkodunk.

Sok halfaj táplálkozása mutat határozott változást a növekedés során, mint ahogy az itt vizsgált 15 halfajból is 13-nak határozott méretfüggő táplálékváltása van a Balatonban (2. fejezet). Ennek fényében némileg meglepőnek tűnik, hogy a testméret által magyarázott átlagos varianciahányad jelen elemzésben mégis viszonylag kicsinynek bizonyult. A testméret viszonylagos fontossága mindössze néhány halfajnál (pl. sügér, vágódurbincs, vörösszárnyú keszeg, balin) volt számottevő a tér és idő faktorokkal összevetve. Elsőre ellentmondásosnak tűnik, hogy néhány tipikusan táplálékváltó fajnál (pl. fogassüllő, kősüllő, naphal), az időbeli (szezonális és évek közötti) és térbeli (tó medence és élőhely) tényezők hatása nagyobb volt a táplálék variabilitására, mint a testméreté. Viszont, a fiatalabb korcsoportoknál, ahol a méretfüggő változások a legintenzívebbek, a magyarázó változók nem tekinthetőek függetlennek. A korai életszakaszban a testméret szorosan korrelál az évszakkal, illetve számos halfaj élőhely használata is méretfüggő (2. függelék). Ennél fogva, a táplálék varianciájának vonatkozó részét e változók átfedően magyarázzák. Például, ilyen közös hatások jellemezték a táplálék varianciájának 7.5-9.7%-át a három ragadozó halfajnál, a balinnál, a fogassüllőnél és a kősüllőnél. A jelen és megelőző munkánk (Specziár & Rezsu 2009, 2. fejezet) eredményei között mutatkozó eltérések a két vizsgálat során alkalmazott megközelítési mód különbözőségéből is erednek. A 2. fejezetben bemutatott elemzések során kifejezetten az egyedfejlődéshez köthető táplálkozási mintázatokat vizsgáltuk, méretcsoportonkénti átlagos táplálék adatokon végzett klaszterelemzéssel. Ez a megközelítés az egyes fajok populációs szintű folyamatait vizsgálja, figyelmen kívül hagyva

mind az egyedi eltéréseket, mind az egyéb tényezők szerepét. Ezzel szemben, e fejezetben az egyedek közt megfigyelhető variabilitás került terítékre.

A mintavétel évének hatása néhány faj esetében kifejezettnek bizonyult, jelezvén, hogy a táplálékforrások minőségi és/vagy mennyiségi viszonyai is változhatnak évről-évre a Balatonban. Ez nem meglepő, hiszen ilyen léptékben jelentős eltérések figyelhetőek meg például a zooplankton (G.-Tóth *et al.* 2011), az üledéklakó árvaszúnyogok (Specziár & Vörös 2001), a part menti régió puhatestű (Balogh *et al.* 2008) és felemáslábú rák (Muskó *et al.* 2007) állományaiban.

A szezonalitásnak és a tó medencének a küsz 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 szezonális és tó medencék közötti variabilitást mutat (Specziár & Vörös 2001, Specziár 2008). A tó medencének a testmérettel közös hatása a balinnál és a naphalnál jelezheti, hogy e két halfaj táplálkozásának érzékenysége a tó hossztengelye mentén fennálló trofikus grádiensre méretfüggő lehet. Míg, a testméret és az időbeni tényezők hatása közötti jelentős átfedés utalhat arra, hogy az időbeni folyamatokra a fogassüllő, a balin és a dévérkeszeg válasza nem méret független.

Meglepő, hogy az élőhely alig bírt kizárólagos magyarázó erővel a legtöbb halfaj táplálékának variabilitását illetően, hiszen az ez irányú vizsgálatok rendszerint ennek az ellenkezőjét mutatják (Mittelbach *et al.* 1992, Vinni *et al.* 2000, Svanbäck & Eklöv 2002, Platell *et al.* 2007). Platell *et al.* (2007) megfigyelték például, hogy a sárgaúszójú tengeri keszeg (*Acanthopagrus latus*) táplálékában mutatkozó különbségek sokkal erősebben korreláltak az élőhellyel, mint a szezonalitással vagy a testmérettel. A táplálékszervezetek előfordulása természetesen a Balatonban is igen jelentősen különbözik élőhelyenként. Ezen eltérések legerősebben a nyíltvíz és a parti sáv között mutatkoznak meg; az előző jóval homogénebb planktonikus (G.-Tóth *et al.* 2011) és üledéklakó (Specziár & Vörös 2001) táplálékszervezet közösségeket kínál a halak számára, szemben a négy fő part közeli élőhely típussal (növényzetmentes részek, nádasok, kövezések és kikötői védett területek), amelyek sokszínűbb és népesebb táplálékközösségeknek adnak otthont (Muskó 1990, Muskó *et al.* 2007, Balogh *et al.* 2008, Árva *et al.* 2015). A legkifejezettebb élőhelyi hatást a fogassüllőnél tapasztaltuk, nagyrészt az egyedfejlődésének korai szakaszát jellemző kettősségből kifolyólag. A fogassüllő ivadéka eltérő táplálkozást folytat a nyíltvízen, ahol elsősorban a planktonikus rákokat fogyaszt (jellemzően *L. kindtii*-t), és a parti sávban, ahol felülethez kötődő makrogerinctelen szervezeteket részesíti előnyben (jellemzően a *L. benedeni* rákot). Régebbi vizsgálataink kimutatták, hogy a Balaton öt gyakori pontyféléjének (bodorka, dévérkeszeg, karika keszeg, ezüstkárász és ponty) tápláléka szintén számottevően különbözik a tó egyes élőhely típusai között (Specziár *et al.* 1998, Specziár 1999a). Arra vonatkozóan, hogy a jelen vizsgálat során miért bizonyulhatott a tisztán élőhelyi hatás mégis viszonylag csekélynek, legalább három lehetséges magyarázat vetődhet fel. Először is, a legtöbb vizsgált halfaj és annak egyes korcsoportjai nem fordultak elő vizsgálható mennyiségben minden élőhely típusban (2. függelék; Specziár 2010, Specziár *et al.* 2013), így élőhely választásuk feltételezhetően már eleve magában foglal egyfajta szűrőt a hasznosított táplálékforrást illetően. A fajok specifikus élőhely használata azt eredményezhette tehát, hogy az elemzések során az élőhelyi hatások részben a faji

különbségbe beolvadva jelentek meg. Még nagyobb mintavételi erőfeszítéssel a két hatás természetesen szétválasztható lenne, de kérdés van-e értelme ritka jelenségeket, atipikus élőhely használatot, a tipikus mintázatokkal azonos súlyban kezelni. Másodszor, több halfajnál az egyedfejlődés során fellépő, méretfüggő táplálékváltás egyben élőhely váltással is jár, és ez átfedő hatásként jelenik meg az elemzések során. Harmadszor, az élőhelyi hatás kimutathatóságát jelentősen gyengíti, hogy a halak táplálkozásának és későbbi kifogásának helye nem feltétlenül azonos.

A vizsgált tényezők magyarázó erejében megfigyelt jelentősebb átfedések jelzik, hogy e tényezők nem minden esetben tekinthetők függetlennek. Mindez nagyban következik abból, hogy a halak élőhely választása gyakran faj- és méretfüggő, a fiatal korcsoportok megléte évszakhoz kötött, az egyedfejlődés során fellépő táplálékváltás egyben élőhely váltást is igényelhet, vagy éppen fordítva, az élőhely okozta táplálkozási különbségek lehetnek méretfüggőek és így tovább. Viszont, ezen és hasonló mechanizmusok beazonosítása és főként hatásuk szétválasztása egyszerű terepi megfigyelésekkel aligha kivitelezhető.

A nem magyarázott varianciahányad magas volta jelzi, hogy általunk nem vizsgált tényezőknek is jelentős szerepe van a halak táplálékválasztásban. A magyarázott étrendi varianciahányad vizsgálatunkhoz hasonlóan alakult a *Reinhardtius hippoglossoides* nevű tengeri halfaj (Hovde *et al.* 2002) és a Kelta-tengeri ragadozó halak együttesének (Chassot *et al.* 2008) vizsgálata során, viszont némileg magasabb volt egy trópusi, ausztrál folyó halegyüttesének elemzése során (Pusey *et al.* 2010). Terepi adatoknál gyakori, hogy a megfigyelt varianciának egy jelentős részét nem tudjuk megmagyarázni, mert nem tudunk minden releváns hatást előre számba venni és/vagy megfelelő változókkal modellezni. Jelen esetben például az évszakos változásoknál kisebb időskálát nem tudtuk figyelembe venni. Továbbá, gyűjtéseink során elsősorban a táplálék variabilitásának csoportszinten (faj, méretcsoport, gild) beazonosítható mintázatait igyekeztünk mindjobban megfogni, míg az egyedek közötti eltéréseket nem tudtuk releváns magyarázó változókkal modellezni. De mint ismert, a táplálkozási stratégia egyedenként is számottevően változhat mind a halaknál, mint az állatvilágot általában tekintve (Bolnick *et al.* 2003, Quevedo *et al.* 2009, Smith *et al.* 2011). Tekintettel a nem magyarázott varianciahányad magas voltára, feltételezhetjük, hogy ilyen egyedi eltérések a vizsgált halegyüttesen belül is fennállhatnak.

A heterogén, foltszerűen eloszló táplálékforrás (Luo *et al.* 1996, Lehtiniemi *et al.* 2007) és/vagy időszakos keresőkép (Werner *et al.* 1981) a halaknál is egyedi szintű, időszakos táplálkozási specializációt okozhat. Példaképpen említhetném saját megfigyeléseimet (Specziár 1999a), amikor nyilvánvaló rövidtávú kettőséget tártam fel a parti sávban táplálék után kutató bodorka egyedek táplálkozásában. A specializáció rövidtávú voltára a teljes bélcsatorna vizsgálata adott bizonyítékot; az egyébként egyazon helyről, ugyanabban az időben kifogott és hasonló méretű egyedek között voltak csak és kizárólag puhatestűeket fogyasztók, csak fonalas algát (*Cladophora* sp.) fogyasztók, illetve olyan egyedek is, amelyeknek a bélcsatornájában egy darabon csak az egyik, míg később csak a másik táplálék fordult elő, de a két táplálék sosem keveredett. Az időszakos specializáció néha (lehet nem is csak néha?) erősen véletlenszerű lehet (passzív specializáció); heterogén, foltos táplálékforrású élőhelyen kereső egyed táplálékának pillanatnyi összetételét befolyásolja az egyes eltérő táplálékot biztosító forrásfoltokra történő rátalálás sorrendje (Luo *et al.* 1996,

Lehtiniemi *et al.* 2007). Hasonlóan, a Balaton térben és időben véletlenszerűen változó zavarosságú vize (Herodek *et al.* 1988) befolyásolhatja az egyes táplálékszervezetek észlelési valószínűségét és ezáltal a halak passzív táplálék szelektivitását (Shoup & Wahl 2009, Carter *et al.* 2010).

Egy másik formája az egyedi specializációnak, amikor az egyedek táplálkozási stratégiája tartósan, fenotípusosan vagy egyéb okból különbözik (Bolnick *et al.* 2003, Quevedo *et al.* 2009, Reid *et al.* 2010, Kim *et al.* 2012). Halak esetében a legszembeötlőbb ilyen jellegű egyedi eltéréseket az egyedfejlődést kísérő táplálékváltások időzítésében figyelték meg (Post 2003).

Jelen kutatásunk megmutatta, hogy a táplálék magas fajon belüli variabilitása miatt az egyes fajok táplálékspektruma jelentősen átfedhet egymással. Eredményeink támogatják továbbá azon aktuális érvelés helyességét, miszerint a populációs és közösségi szintű folyamatok modellezésénél is indokolt tekintettel lenni az egyedek közti eltérésekre (Bolnick *et al.* 2003). A forráshasznosítást jellemző egyedek közti variabilitásnak jelentős kihatása lehet a fajon belüli és fajok közötti forrás felosztásra, az egyedek növekedésére és túlélési esélyére, végső soron tehát a populáció és közösség szintű folyamatok összességére. Az egyedek közötti nagy változatosság és a populáció szintjén ebből eredő széles környezeti tolerancia egyben a fajok alkalmazkodó képességének a kulcsa is (Bolnick *et al.* 2003). A jövőbeni kutatásoknak fontos feladata tehát, feltárni, hogy ténylegesen milyen szerepet töltenek be az egyedi eltérések a populáció által lefedett forrásspektrum kialakulásában és a teljes étrendi variabilitásban, illetve milyen jelentőséggel bírnak a populáció és közösségi szintű kölcsönhatásokat illetően.

Azt gondolhatnánk, lehet valamiféle szabályszerűség abban, hogy miként változik fajonként az egyes tényezők hatása az étrendi változatosságra, ám ilyen összefüggést nem sikerült találnunk. Sem a klaszterelemzés, sem a PCA nem azonosított taxonómiai vagy ökológiai jellemvonások alapján konzekvensnek nevezhető csoportosulást a fajoknál. Lévén a legtöbb halfaj élete során több táplálkozási gildben is megfordul (2. fejezet), így feltételezhető, hogy ilyen mintázat, már amennyiben létezik, inkább a fajok méretcsoportjainál található, és nem maguknál a fajoknál.

Hasonlóan Chassot *et al.* (2008) eredményeihez, igazoltuk, hogy a táplálék meghatározása során alkalmazott taxonómiai felbontás érdemi hatással van a megfigyelt variabilitás mértékére, a magyarázható varianciahányadra és az egyes magyarázó változók jelentőségére vonatkozó eredményekre. 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 varianciahányad alapján feltételezhetjük, hogy az egyedi szintű eltérések a táplálkozási stratégiában inkább a forrás típusok kisebb különbségein alapulnak. Az egyes táplálék vizsgálatok során alkalmazott taxonómiai felbontás tehát fontos, ám közel sem egyértelműen eldönthető kérdés. Elnagyolt felbontás mellett fontos mintázatok és mögöttes folyamatok maradhatnak rejtve, míg túlzottan részletes felbontásnál, sem a rendelkezésünkre álló mintaelem szám, sem a reálisan elérhető magyarázó változóink nem lesznek elégségesek a megfigyelt variabilitás jelentős arányú értelmezéséhez.

5.5. Következtetések

A fajegyüttes szintjén megfigyelhető táplálkozási variabilitást illetően a legnagyobb beazonosítható magyarázó erővel a faji hovatartozás bír. Viszont, a fajok közti különbségek mértékét messze meghaladja az egyedek közti variabilitás. Ezen belül, a testmérethez köthető, térbeli és időbeni tényezők fajonként nagyon eltérő jelentőséggel bírnak a táplálék összetételének alakulása szempontjából. E tényezők által magyarázott varianciahányadok nagymértékű átfedése jelzi ugyanakkor, hogy a növekedés során fellépő táplálékváltások gyakran lehetnek élőhelyfüggők, vagy eshetnek egybe élőhely váltással, időszakonként is különbözhetnek, illetve az élőhely használat is változhat időszakosan. Nem találtunk viszont érdemi összefüggést a tekintetben, hogy miként változik e tényezők jelentősége az egyes halfajoknál. Mindemellett, a feltárt fajok közötti, méretfüggő, térbeni és időbeni komponensek összességében is a táplálék teljes variabilitásának csak egy mérsékelt hányadát magyarázzák a balatoni halegyütteseknél. Tekintettel a nem magyarázott variancia magas arányára, feltételezhető, hogy az egyedi táplálkozási stratégiákban és forráshasználatban mutatkozó rövidtávú és/vagy állandó eltéréseknek, valamint a véletlenszerű folyamatoknak is számottevő szerepe lehet a halak táplálékának variabilitásban. Mindezek mellett, eredményeink rámutatnak, hogy a táplálék leírásánál alkalmazott felbontás számottevően befolyásolhatja a táplálék variabilitásának eredetére vonatkozó következtetéseinket. Eredményeink egyértelmű üzenete, hogy az egyedek közti nagymértékű funkcionális variabilitásra mindenképpen tekintettel kell lenni a rendszer szintű ökológiai modelleknél is.

Az értekezés új eredményei

A vizeinkben zajló ökológiai folyamatok megértéséhez nélkülözhetetlen az adott rendszer működése szempontjából meghatározó szereppel bíró élőlénycsoportok táplálkozásának és anyagforgalmi szerepének ismeretére. A vízi ökoszisztémáknak e tekintetben az egyik fontos csoportja a halak. A halak táplálkozásának sokféleségéhez fajaik számossága 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 szúnyogirtó fogaspontyának példáján. E témákban elért legfontosabb kutatási eredményeim az alábbiakban összegezhetőek:

- 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 e 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. Jellegzetes 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 Balatoni halegyüttesén belül elkülönülő táplálkozási gildeket 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 gildek 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 gildekbe (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 kősüllő. 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 kősüllő 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 szúnyogirtó fogaspontyának 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.

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, Rezsu 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 K 83893.

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.

Allan J. D., Abell R., Hogan Z., Revenga C., Taylor B. W., Welcomme R. L. & Winemiller K. (2005). Overfishing of inland waters. *BioScience* 55: 1041-1051.

Amundsen P. A., Bohn T., Popova O. A., Staldvik F. J., Reshetnikov Y. S., Kashulin N. A. & Lukin A. A. (2003). Ontogenetic niche shifts and resource partitioning in a subarctic piscivore fish guild. *Hydrobiologia* 497: 109-119.

Andersen N. G. (1998). The effect of meal size on gastric evacuation in whiting. *Journal of Fish Biology* 52: 743-755.

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. (1989). Diet of *Gambusia affinis holbrooki, Xiphophorus helleri*, *X. maculatus* and *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae) in streams of southeastern Queensland, Australia. *Asian Fisheries Science* 2: 193-212.

Arthington A. H. (1992). Diets and trophic guild structure of freshwater fishes in Brisbane streams. *Proceedins of the Royal Society of Queensland* 102: 31-48.

Arthington A. H. & Lloyd L. N. (1989). Introduced Poeciliidae in Australia and New Zealand. In: Meffe G. K. & Snelson F. F. (eds), *Evolution and ecology of livebearing fishes (Poeciliidae)*. Prentice-Hall, New York: 333-348.

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.

Árva D., Tóth M., Horváth H., Nagy S. A. & Specziár A. (2015). The relative importance of spatial and environmental processes in distribution of benthic chironomid larvae within a large and shallow lake. *Hydrobiologia* 742: 249-266.

Bajkov A. D. (1935). How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions. *Transactions of the American Fisheries Society* 65: 288-289.

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.

Baxter C. V., Fausch K. D., Murakami M. & Chapman P. L. (2007). Invading rainbow trout usurp a terrestrial prey subsidy from native char and reduce their growth and abundance. *Oecologia* 153: 461-470.

Begon M., Harper J. L. & Townsend C. R. (1996). *Ecology: individuals, populations and communities*, 3rd edn. Blackwell Science, Oxford.

Benke A. C., Huryn A. D., Smock L. A. & Wallace J. B. (1999). Length-mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeastern United States. *Journal of the North American Benthological Society* 18: 308-343.

Benoit H. P., Post J. R. & Barbet A. D. (2000). Recruitment dynamics and size structure in experimental populations of the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Copeia* 2000: 216-221.

Benton T. G., Plaistow S. J. & Coulson T. N. (2006). Complex population dynamics and complex causation: devils, details and demography. *Proceedings of the Royal society B* 273: 1173-1181.

Bergman E. (1990). Effects of roach *Rutilus rutilus* on two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernua*: importance of species interactions for diet shifts. *Oikos* 57: 241-249.

Bergman E. & Greenberg L. (1994). Competition between a planktivore, a benthivore, and a species with ontogenetic diet shifts. *Ecology* 75: 1233-1245.

Bíró P. (1972). First summer growth of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 39: 101-113.

Bíró P. (1973). The food of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 40, 159-183.

Bíró P. (1974). Observations on the food of eel (*Anguilla anguilla* L.) in Lake Balaton. *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 41: 133-151.

Bíró P. (1976). A Hévízi-tó halfaunájáról. *Halászat* 22: 186-188.

Bíró P. (1995): A folyami géb (*Neogobius fluviatilis* Pallas) állományok dinamikája és táplálkozása a Balaton parti övében. *Halászat* 88: 175-184.

Bíró P. (1997): Temporal variations in Lake Balaton and its fish populations. *Ecology of Freshwater Fish* 6: 196-216.

Bíró P. & Elek L. (1969). The spring and summer nutrition of the 300-500 g pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton in 1968. I. Data bearing relation to the nutritional conditions proceedings the destruction of fish in 1965. *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 36: 135-149.

Bíró P. & Muskó I. B. (1995). Population dynamics and food of bleak (*Alburnus alburnus* L.) in the littoral zone of Lake Balaton, Hungary. *Hydrobiologia* 310: 139-149.

Bíró P., Sadek S. E. & Paulovits G. (1991). The food of bream (*Abramis brama* L.) in two basins of Lake Balaton of different trophic status. *Hydrobiologia* 209: 51-58.

Bisazza A., Zulian E. & Merlin E. (1990). Reproductive biology of *Gambusia holbrooki* in north-eastern Italy. *Rivista di Idrobiologia* 29: 151-162.

Blaustein L. & Karban R. (1990). Indirect effects of the mosquitofish *Gambusia affinis* on the mosquito *Culex tarsalis*. *Limnology and Oceanography* 35: 767-771.

Blondel J. (2003). Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100: 223-231.

Boisclair D. & Leggett W. C. (1988). An *in situ* experimental evaluation of the Elliott and Persson and Eggers models for estimating daily ration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 138-145.

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., Svanbäck R., Araújo M. S. & Persson L. (2007). Comparative support for niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 10075-10079.

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.

Britton R. H. & Moser M. E. (1982). Size specific predation by herons and its effect on the sex-ratio of natural populations of the mosquito fish *Gambusia affinis* Baird and Girard. *Oecologia (Berlin)* 53: 146-151.

Bromley P. J. (1987). The effects of food type, meal size and body weight on digestion and gastric evacuation in turbot, *Scophthalmus maximus* L. *Journal of Fish Biology* 30: 501-512.

Bromley P. J. (1994). The role of gastric evacuation experiments in quantifying the feeding rates of predatory fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 4: 36-66.

Brosset P., Le Bourg B., Costalago D., Bănaru 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.

Brown J. H. & West G. B. (eds) (2000). *Scaling in Biology*. Oxford University Press, Oxford.

Buchheister A. & Latour R. J. (2015). Diets and trophic-guild structure of a diverse fish assemblage in Chesapeake Bay, U.S.A. *Journal of Fish Biology* 86: 967-962.

Buijse A. D. & Houthuijzen R. P. (1992). Piscivory, growth, and size selective mortality of age 0 pikeperch (*Stizostedion lucioperca*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 894-902.

Bundy A. & Fanning L. (2005). Can Atlantic cod (*Gadus morhua*) recover? Exploring trophic explanations for the non-recovery of the cod stock on the eastern Scotian Shelf, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 1474-1489.

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.

Byström P., Persson L. & Wahlström E. (1998). Competing predators and prey: juvenile bottlenecks in whole-lake experiments. *Ecology* 79: 2153-2167.

Cabral J. A., Mieiro C. L. & Marques J. C. (1998). Environmental and biological factors influence the relationship between a predator fish, *Gambusia holbrooki*, and its main prey in rice fields of the Lower Mondego River Valley (Portugal). *Hydrobiologia* 382: 41-51.

Carter M. W., Shoup D. E., Dettmers J. M. & Wahl D. H. (2010). Effects of turbidity and cover on prey selectivity of adult smallmouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society* 139: 353-361.

Casini M., Lovgren J., Hjelm J., Cardinale M., Molinero J. & Kornilovs G. (2008). Multi-level trophic cascades in a heavily exploited open marine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 1793-1801.

Castellanos-Galindo G. A. & Giraldo A. (2008). Food resource use in a tropical eastern Pacific tidepool fish assemblage. *Marine Biology* 153: 1023-1035.

Chassot E., Rouyer T., Trenkel V. M. & Gascuel D. (2008). Investigating trophic-level variability in Celtic Sea fish predators. *Journal of Fish Biology* 73: 763-781.

Claessen D., de Roos A. M. & Persson L. (2000). Dwarfs and giants: cannibalism and competition in size-structured populations. *The American Naturalist* 155: 119-237.

Clarke K. R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.

Cohen J. E., Pimm S. L., Yodzis P. & Saldana J. (1993a). Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology* 62: 67-78.

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. (1993b). Improving food webs. *Ecology* 74: 252-258.

Cooke S. J. & Cowx I. G. (2004) Considering recreational fisheries impacts in global fish crises. *BioScience* 54: 857-859.

Courtenay W. R. & Meffe G. K. (1989). Small fishes in strange places: a review of introduced poeciliids. In: Meffe G. K. & Snelson F. F. (eds), *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey: 319-331.

Crivelli A. J. & Boy V. (1987). The diet of mosquitofish, *Gambusia affinis* (Braird & Girard) (Poeciliidae) in Mediterranien France. *Revue d'Ecologie* 42: 421-435.

Cushman S. A. & McGarigal K. (2002). Hierarchical, multi-scale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology* 17: 637-646.

Dial K. P., Greene E. & Irschick D. J. (2008). Allometry of behaviour. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 394-401.

Doble B. D. & Eggers D. M. (1978). Diel feeding chronology, rate of gastric evacuation, daily ration, and prey selectivity in Lake Washington juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Transactions of the American Fisheries Society* 107: 36-45.

Downes B. J., Lake P. S. & Schreiber E. S. G. (1993). Spatial variation in the distribution of stream invertebrates: implications of patchiness for models of community organization. *Freshwater Biology* 30: 119–132.

Dörner H. & Wagner A. (2003). Size-dependent predator-prey relationships between perch and their fish prey. *Journal of Fish Biology* 62: 1021-1032.

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.

Dumont H. J., Van de Velde I. & Dumont S. (1975). The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 19: 75-97.

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.

Einfalt L. M. & Wahl D. H. (1997). Prey selection by juvenile walleye as influenced by prey morphology and behavior. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2618-2626.

Elliott J. M. (1972). Rate of gastric evacuation in brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshwater Biology* 2: 1-18.

Elliott J. M. (1979). Comments on some recent methods for estimating food consumption by fish. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 36: 1020.

Elliott J. M. & Persson L. (1978). The estimation of daily rates of food consumption for fish. *Journal of Animal Ecology* 47: 977-991.

Elshoud-Oldenhave M. J. W. (1979). Prey capture in pike-perch, *Stizostedion lucioperca* (Teleostei, Pisces): a structural and functional analysis. *Zoomorphologie* 93: 1-32.

Englund R. E. (1999). The impacts of introduced Poeciliid fish and Odonata on the endemic *Megalagrion* (Odonata) damselflies of Oahu Island, Hawaii. *Journal of Insect Conservation* 3: 225-243.

Erős T., Specziár A. & Bíró P. (2009). Assessing fish assemblages in reed habitats of a large shallow lake – a comparison between gillnet sampling and electrofishing. *Fisheries Research* 96: 70-76.

Fan Z. & Liu G. (1990). The ploidy and reproductive mechanism of crucian carp, *Carassius auratus gibelio*. *Journal of Fish Biology* 36: 415-419.

FAO (2010). *The state of world fisheries and aquaculture*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.

Farley D. G. (1980). Prey selection by the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Proceedings of the Calfornia Mosquito Vector Control Association* 48: 51-55.

Fernández-Delgado C. (1989). Life-history patterns of the mosquito-fish, *Gambusia affinis*, in the estuary of the Guadalquivir river of south-west Spain. *Freshwater Biology* 22: 395-404.

Fernández-Delgado C. & Rossomanno S. (1997). Reproductive biology of the mosquitofish in a permanent natural lagoon in south-west Spain: two tactics for one species. *Journal of Fish Biology* 51: 80-92.

Francis T. B. & Schindler D. E. (2009). Shoreline urbanization reduces terrestrial insect subsidies to fishes in North American lakes. *Oikos* 118: 1872–1882.

Frankiewicz P., Dabrowski K., Martyniak A. & Zalewski M. (1999). Cannibalism as a regulatory force of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), population dynamics in the lowland Sulejow Reservoir, Central Poland. *Hydrobiologia* 408-409: 47-55.

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.

García-Berthou E. (1999). Food of introduced mosquitofish: ontogenetic diet shift and prey selection. *Journal of Fish Biology* 55: 135-147.

García-Berthou E. (2002). Ontogenetic diet shifts and interrupted piscivory in introduced largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 87: 353-363.

García-Berthou E. & Moreno-Amich R. (2000). Rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) introduced to the Iberian peninsula: feeding ecology in Lake Banyoles. *Hydrobiologia* 436: 159-164.

García-Ortega A., Verreth J., Vermis K., Nelis H. J., Sorgeloos P. & Verstegen M. (2010). Laboratory investigation of daily food intake and gut evacuation in larvae of African catfish *Clarias gariepinus* under different feeding conditions. *Aquaculture International* 18: 119-134.

Garrison L. P. & Link J. S. (2000). Dietary guild structure of the fish community in the Northeast United Sates continental shelf ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 202: 231-240.

Gerking S. D. (1994). *Feeding ecology of fish.* Academic Press, San Diego.

Ginter K., Kangur K., Kangur A., Kangur P. & Haldna M. (2011). Diet patterns and ontogenetic diet shift of pikeperch, *Sander lucioperca* (L.) fry in lakes Peipsi and Võrtsjärv (Estonia). *Hydrobiologia* 660: 79-91.

Ginter K., Kangur K., Kangur A., Kangur P. & Haldna M. (2012). Diet niche relationships among predator and prey fish species in their early life stages in Lake Võrtsjärv (Estonia). *Journal of Applied Ichthyology* 28: 713-720.

Gliwicz Z. M., Slon J. & Szynkarczyk 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.

Goldspink C. R. (1978). The population density, growth rate and production of bream, *Abramis brama*, in Tjeukemeer, the Netherlands. *Journal of Fish Biology* 13: 499-517.

Goodsell J. A. & Kats L. B. (1999). Effect of introduced mosquitofish on pacific treefrogs and the role of alternative prey. *Conservation Biology* 13: 921-924.

Gophen M., Yehuda Y., Malinkov A. & Degani G. (1998). Food composition of the fish community in Lake Agmon. *Hydrobiologia* 380: 49-57.

Gotelli N. J. & Entsminger G. L. (2008). *EcoSim: Null Models Software for Ecology. Version 7.* Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear, Jericho. Available at http://www.garyentsminger.com/ecosim/ecosim.htm (accessed 15 September 2008).

Gotelli N. J. & Graves G. R. (1996). *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington and London.

Grant S. M. & Kott E. (1999). Variation in field estimates of daily ration in young yellow perch. *Journal of Fish Biology* 54: 396-403.

Grove D. J. & Crawford C. (1980). Correlation between digestion rate and feeding frequency in the stomachless teleost, *Blennius pholis* L. *Journal of Fish Biology* 16: 235-247.

G.-Tóth L., Parpala L., Balogh Cs., Tátrai I. & Baranyai E. (2011). Zooplankton community response to enhanced turbulence generated by water-level decrease in Lake Balaton, the largest shallow lake in Central Europe. *Limnology and Oceanography* 56: 2211-2222.

Guill C. (2009). Alternative dynamical states in stage-structured consumer populations. *Theoretical Population Biology* 76: 168-178.

György Á. I., Tátrai I. & Specziár A. 2012. Relationship between horizontal hydroacoustic stock estimates and gillnet catches of surface-oriented fish in shallow Lake Balaton (Hungary). Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 405: Article No. 6.

Hambright K. D. (1991). Experimental analysis of prey selection by largemouth bass: role of predator mouth width and prey body depth. *Transactions of the American Fisheries Society* 120: 500-508.

Hammer O., Harper D. A. T. & Ryan P. D. (2008). *PAST – Palaeontological Statistics*. Version 1.81. Available at http://folk.uio.no/ohammer/past (accessed 3 August 2008).

Hansson S., Arrhenius F. & Nellbring S. (1997). Diet and growth of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.) in a Baltic Sea area. *Fisheries Research* 31: 163-167.

Harrington R. W. & Harrington E. S. (1982). Effects on fishes and their forage organisms of impounding a Florida salt marsh to prevent breeding by salt marsh mosquitoes. *Bulletin of Marine Science* 32: 523-531.

Hayden B., Massa-Gallucci A., Harrod C., O'Grady M., Caffrey J. & Kelly-Quinn M. (2014). Trophic flexibility by roach *Rutilus rutilus* in novel habitats facilates rapid growth and invasion success. *Journal of Fish Biology* 84: 1099-1116.

Hayward R. S. (1991). Bias associated with using the Eggers model for estimating fish daily ration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 1100-1103.

Hayward R. S. & Bushmann M. E. (1994). Gastric evacuation rates for juvenile largemouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society* 123: 88-93.

Hayward R. S., Margraf F. J., Knight C. T. & Glomski D. J. (1989). Gear bias in field estimation of the amount of food consumed by fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 874-876.

Heino J., Schmera D. & Erős T. (2013). A macroecological perspective of trait patterns in stream communities. *Freshwater Biology* 58: 1539-1555.

Herodek S., Laczkó L. & Virág Á. (1988). *Lake Balaton: research and management.* Nexus, Budapest.

Héroux D. & Magnan P. (1996). *In situ* determination of food daily ration in fish: review and field evaluation. *Environmental Biology of Fishes* 46: 61-74.

Hewett S. W. & Johnson B. L. (1992). *A generalized bioenergetics model of fish growth for microcomputers*. University of Wisconsin Sea Grant Technical Reports No. WIS-SG-91-250, 2nd edn.

Hicks B. J. (2003). Biology and potential impacts of rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.) in New Zealand. In: Department of Conservation (ed.), *Managing Invasive Freshwater Fish in New Zealand.* Proceedings of a workshop hosted by Department of Conservation, 10–12 May 2001, Hamilton: 49-58.

Hildrew A. G., Raffaelli D. R. & Edmonds-Brown R. (2007). Body size: the structure and function of aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.

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.

Hofer R., Forstner H. & Rettenwander R. (1982). Duration of gut passage and its dependence on temperature and food consumption in roach, *Rutilus rutilus* L.: laboratory and field experiments. *Journal of Fish Biology* 20: 289-299.

Hoogenboezem W., Lammens E. H. R. R., MacGillavry P. J. & Sibbing F. A. (1993). Prey retention and sieve adjustment in filter-feeding bream (*Abramis brama*) (Cyprinidae*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 465-471.

Horppila J. & Peltonen H. (1997). A bioenergetic approach on food consumption of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in a eutrophic lake. *Archiv für Hydrobiologie* 139: 207-222.

Houde E. D. (1997). Patterns and consequences of selective processes in teleost early life histories. In: Chambers R. C. & Trippel E. A. (eds), *Early life history and recruitment of fish populations*. Chapman and Hall, London: 173-196.

Hovde S. C., Albert O. T. & Nilssen E. M. (2002). Spatial, seasonal and ontogenetic variation in the diet of Northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *ICES Journal of Marine Science* 59: 421-437.

Howe E., Howe C., Lim R. & Burchett M. (1997). Impact of the introduced poeciliid *Gambusia holbrooki* (Girard, 1859) on the growth and reproduction of *Pseudomugil signifer* (Kner, 1865) in Australia. *Marine and Freshwater Research* 48: 425-434.

Huss M., van Kooten T. & Persson L. (2010). Intra-cohort cannibalism and size bimodality: a balance between hatching synchrony and resource feedbacks. *Oikos* 119: 2000-2011.

Hyslop E. J. (1980). Stomach content analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.

Inoue T., Suda Y. & Sano M. (2005). Food habits of fishes in the surf zone of a sandy beach at Sanrimatsubara, Fukuoka Prefectura, Japan. *Ichthyological Research* 52: 9-14.

Ivantsoff W & Aarn (1999). Detection of predation on Australian native fishes by *Gambusia holbrooki*. *Marine and Freshwater Research* 50: 467-468.

Ivicsics L. (ed.) (1996). *Yearbook of the Hydrological Service of Hungary 1995*. VITUKI Rt., Budapest.

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.

Jarre A., Palomeres M. L., Soriano M. L., Sambilay V. C. Jr. & Pauly D. (1990). *A user manual for MAXIMS. A computer program for estimating the food consumption of fishes from diel stomach contents data and population parameters. ICLARM Software 4.* International Centre for Living Aquatic Resources Management, Manila.

Jermolin V. P. (1979). Kolicsesztvennaja harakterisztika pitanija lescsa *Abramis brama* (L.) v Szaratovszkom Vodohraniliscse. *Voproszi Ihtiologii* 19: 1091-1097. (Orosz nyelven)

Jobling M. (1981). Mathematical models of gastric emptying and the estimation of daily rates of food consumption for fish. *Journal of Fish Biology* 19: 245-257.

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.

Johnston T. A. & Cunjak R. A. (1999). Dry mass-length relationships for benthic insects: a review with new data from Catamaran Brook, New Brunswick, Canada. *Freshwater Biology* 41: 653-674.

Juanes F. (1994). What determines prey size selectivity in piscivorous fishes? In: Stouder D. J., Fresh K. L. & Feller R. J. (eds), *Theory and application in fish feeding ecology*. Belle W. Baruch Library in Marine Sciences, no. 18., University of South Carolina Press, Columbia, SC: 79-100.

Juanes F. (2003). The allometry of cannibalism in piscivorous fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 594-602.

Kangur P., Kangur A. & Kangur K. (2007). Dietary importance of various prey fishes for pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in large shallow Lake Võrtsjärv (Estonia). *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biology and Ecology* 56: 154-167.

Kaszjanov A. N., Izjumov Ju. G. & Kaszjanova N. V. (1995). Linejnij roszt plotvi *Rutilus rutilus* v vodojemah Rosszii i szopredelnih sztran. *Voprosi Ihtiologii* 35: 772-781. (Orosz nyelven)

Keskinen T. & Marjomäki T. J. (2004). Diet and prey size spectrum of pikeperch in lakes in central Finland. *Journal of Fish Biology* 65: 1147-1153.

Kevern N. R. (1966). Feeding rate of carp estimated by a radioisotopic method. *Transactions of the American Fisheries Society* 95: 363-371.

Kim S. L., Tinker M. T., Estes J. A. & Koch P. L. (2012). Ontogenetic and among-individual variation in foraging strategies of northeast Pacific white sharks based on stable isotope analysis. *PLoS ONE* 7: e45068.

Kitchell J. F., Stewart D. J. & Weiniger D. (1977). Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 1922-1935.

Kitchell J. F., Stein R. A. & Knezevic B. (1978). Utilization of filamentous algae by fishes in Skadar Lake, Yugoslavia. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 24: 2159-2165.

Koblickaja A. F. (1981). *Opredelitel molodi presznovodnih pib.* Legkajai i Piscsevaja Promislennoszt, Moszkva. (Orosz nyelven)

Koed A. (2001). The effects of meal size, body size, and temperature on gastric evacuation in pikeperch. *Journal of Fish Biology* 58: 281-290.

Kogan A. V. (1963). O szutocsnom pacione i ritme pitanija *Abramis brama* (L.) Cimljanszkovo Vodohraniliscsa. *Voproszi Ihtiologii* 3: 319-325. (Orosz nyelven)

Komak S. & Crossland M. R. (2000). An assessment of the introduced mosquitofish (*Gambusia affinis holbrooki*) as a predator of eggs, hatchlings and tadpoles of native and non-native anurans. *Wildlife Research* 27: 185-189.

Kozlova M. F. & Panaszenko V. A. (1977). Godovie racioni i velicsina izjatija kormovih organizmov populjacijami lescsa *Abramis brama* (L.) i jersa *Acerina cernua* (L.) v Kursszkom Zalive. *Voproszi Ihtiologii* 17: 437-444. (Orosz nyelven)

Krasznopjor E. V. (1988). Obzor metodov opredelenija racionov po velicsine napolnenija piscsevaritelnovo trakta u rib. *Voproszi Ihtiologii* 28: 664-670. (Orosz nyelven)

Krasznopjor E. V. (1989). Szkoroszt jevakuacii szoderzsimovo kisecsnika u lescsa *Abramis brama*. *Voproszi Ihtiologii* 29: 624-633. (Orosz nyelven).

Krebs C. J. (1989). Ecological methodology. Harper and Row, New York.

Krumholz L. A. (1948). Reproduction in the western mosquito fish *Gambusia affinis* and its use in mosquito control. *Ecological Monographs* 18: 1-43.

Lammens E. H. R. R. (1982). Growth, condition and gonad development of bream (*Abramis brama*) in relation to its feeding conditions in Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 95: 311-321.

Lappalainen J., Erm V., Kjellman J. & Lehtonen H. (2000). Size-dependent winter mortality of age-0 pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in Parnu Bay, the Baltic Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 451-458.

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.

Lawlor L. R. (1980). Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *The American Naturalist* 116: 394-408.

Lehtiniemi M., Hakala T., Saesmaa S. & Viitasalo M. (2007). Prey selection by the larvae of three species of littoral fishes on natural zooplankton assemblages. *Aquatic Ecology* 41: 85-94.

Lepš J. & Šmilauer P. (2003). Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge University Press, New York.

Levins R. (1968). *Evolution in changing environments: some theoretical explanations.* Princeton University Press, Princeton.

Links J. S. (2010). *Ecosystem-based fisheries management: confronting tradeoffs*. Cambridge University Press, Cambridge.

Lukács K. (1932). A balatoni fogasról. *Természettudományi Közlöny* 64: 3.

Lundvall D., Svanbäck R., Persson L. & Byström P. (1999). Size-dependent predation in piscivores: interactions between predator foraging and prey avoidance abilities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1285-1292.

Luo J., Brandt S. B. & Klebasko M. J. (1996). Virtual reality of planktivores: a fish's perspective of prey size selection. *Marine Ecology Progress Series* 140: 271-283.

Magnhagen C. & Heibo E. (2001). Gape size allometry in pike reflects variation between lakes in prey availability and relative body depth. *Functional Ecology* 15: 754-762.

Maitland P. S. (2004). *Keys to the freshwater fish of Britain and Ireland, with notes on their distribution and ecology*. Freshwater Biological Association Scientific Publication No. 62. Freshwater Biological Association, Cumbria, UK.

Malone B. J. & McQueen D. J. (1983). Horizontal patchiness in zooplankton populations in two Ontario kettle lakes. *Hydrobiologia* 99: 101-124.

Mansfield S. & McArdle B. H. (1998). Dietary composition of *Gambusia affinis* (Family Poeciliidae) populations in the northern Waikato region of New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 32: 375-383.

Margaritora F. G. (1990). Influence of *Gambusia affinis* on the feature and dynamic of the zooplankton community in the pools of Castel Porziano (Latium). *Rivista di Idrobiologia* 29: 747-762.

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.

Meffe G. K. (1992). Plasticity of life-history characters in eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*: Poeciliidae) in response to thermal stress. *Copeia* 1992: 94-102.

Meffe G. K. & Snelson F. F. (1989). An ecological overview of poeciliid fishes. In: Meffe G. K. & Snelson F. F. (eds), *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey: 13-31.

Mehner T. & Heerkloss R. (1994). Direct estimation of food condumption of juvenile fish in a shallow inlet of Southern Baltic. *International Revue der gesamten Hydrobiologie* 79: 295-304.

Mehner T., Schultz H., Bauer D., Herbst R., Voigt H. & Benndorf J. (1996). Intraguild predation and cannibalism in age-0 perch (*Perca fluviatilis*) and age-0 zander (*Stizostedion lucioperca*): Interactions with zooplankton, prey fish availability and temperature. *Annales Zoologici Fennici* 33: 353-361.

Mérona B. de & Rankin-de-Mérona J. (2004). Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotropical Ichthyology* 2: 75-84.

Mihályfi F. (1939). A szúnyog elleni védekezés entomológiai előkészítése Hévízen. *Állattani Közlemények* 36: 107-117.

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.

Milton D. A. & Arthington A. H. (1983). Reproductive biology of *Gambusia affinis holbrooki* Baird and Girard, *Xiphophorus helleri* (Günther) and *X. maculatus* (Heckel) (Pisces; Poeciliidae) in Queensland, Australia. *Journal of Fish Biology* 23: 23-41.

Mittelbach G. G. (1984). Predation and resource partitioning in two sunfishes (Centrarchidae). *Ecology* 65: 499-513.

Mittelbach G. G. & Persson L. (1998). The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 1454-1465.

Mittelbach G. G., Osenberg G. W. & Wainwright P. C. (1992). Variation in resource abundance affects diet and feeding morphology in the pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Oecologia* 90: 8-13.

Molnár G., Tamássy E. & Tölg I. (1967). The gastric digestion of living predatory fish. In: Gerking S. D. (ed.), *The biological basis of freshwater fish production*. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh: 135-149.

Mookerji N., Weng Z. & Mazumder A. (2004). Food partitioning between coexisting Atlantic salmon and brook trout in the Sainte-Marguerite River ecosystem, Quebec. *Journal of Fish Biology* 64: 680-694.

Morgan L. A. & Buttemer W. A. (1996). Predation by the non-native fish *Gambusia holbrooki* on small *Litoria aurea* and *L. dentata* tadpoles. *Australian Zoologist* 30: 143-149.

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.

Muñoz A. A. & Ojeda F. P. (1998). Guild structure of carnivorous intertidal fishes of the Chilean coast: implication of ontogenetic dietary shifts. *Oecologia* 114: 563-573.

Muskó I. B. (1990). Qualitative and quantitative relationships of Amphipoda (Crustacea) living on macrophytes in Lake Balaton (Hungary). *Hydrobiologia* 191: 269-274.

Muskó I. B., Balogh Cs., Tóth Á. P., Varga É. & Lakatos Gy. (2007). Differential response of invasive malacostracan species to lake level fluctuations. *Hydrobiologia* 590: 65-74.

Nagelkerke L. A. J. & Sibbing F. A. (1996). Efficiency of feeding on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) by common bream (*Abramis brama*), white bream (*Blicca bjoerkna*), and roach (*Rutilus rutilus*): the effects of morphology and behaviour. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 2847-2861.

Nagiec M. (1977). Pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in its natural habitats in Poland. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 1581-1585.

Nakazawa T. (2015). Ontogenetic niche shifts matter in community ecology: a review and future perspectives. *Population Ecology* 57: 347-354.

Nebolszina T. K. (1968). Szutocsnij racion i ritm pitanija lescsa (*Abramis brama* L.) Volgogradszkovo Vodohranilicsa. *Voproszi Ihtiologii* 8: 131-138. (Orosz nyelven)

Nesbit D. H. & Meffe G. K. (1993). Cannibalism frequencies in wild populations of the eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*: Poeciliidae) in South Carolina. *Copeia* 1993: 867-870.

Nilsson A. & Brönmark C. (2000). Prey vulnerability to gape-size limited predator: behavioural and morphological impacts on northern pike piscivory. *Oikos* 88: 539-546.

Novickij R. A. (1999). Ekologicseszkaja harakterisztika berscsa *Stizostedion volgensis* (Pisces, Percidae) Dneprovszkovo Vodohraniliscsa. *Vestnik Zoologii* 33: 63-72. (Orosz nyelven)

Nunn A. D., Harvey J. P. & Cowx I. G. (2007). The food and feeding relationships of larval and 0+ year juvenile fishes in lowland rivers and connected waterbodies. II. Prey selection and the influence of gape. *Journal of Fish Biology* 70: 743-757.

Nunn A. D., Tewson L. H. & Cowx I. G. (2012). The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22: 377-408.

Ogle D. H. (1998). A synopsis of the biology and life history of ruffe. *Journal of Great Lakes Research* 24: 170-185.

Ojaveer H., Lankov A., Eero M., Kotta I. & Lumberg A. (1999). Changes in the ecosystem of the Gulf of Riga from the 1970s to the 1990s. *ICES Journal of Marine Science* 56 (Suppl.): 33-40.

Olson M. H. (1996). Predator-prey interactions in size-structured fish communities: implications of prey growth. *Oecologia* 108: 757-763.

Olson R. J. & Mullen A. J. (1986). Recent developments for making gastric evacuation and daily ration determinations. *Environmental Biology of Fishes* 16: 183-191.

Osenberg C. W., Mittelbach G. G. & Wainwright P. C. (1992). Two-stages life histories in fish: the interaction between juvenile competition and adult performance. *Ecology* 73: 255-267.

Pääkkönen J. -P. J. & Marjomäki T. J. (1997). Gastric evacuation rate of burbot fed single-fish meals at different temperature. *Journal of Fish Biology* 50: 555-563.

Pauly D., Cristiensen V. & Walters C. (2000). Ecopath, Ecosim and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 57: 697-706.

Pennington M. (1985). Estimating the average food consumption by fish in the field from stomach contents data. *Dana* 5: 81-86.

Perényi M. & Bíró P. (1992). A garda (*Pelecus cultratus* L.) populáció dinamikája és tápláléka a Balatonban. In: Bíró P. (ed.), *100 Éves a Balaton-kutatás*. Reproprint, Nemesvámos: 217-231.

Persson L. (1979). The effect of temperature and different food organisms on rate of gastric evacuation in perch (*Perca fluviatilis*). *Freshwater Biology* 9: 99-104.

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. (1983a). Food consumption and the significance of detritus and algae to intraspecific competition in roach *Rutilus rutilus* in a shallow eutrophic lake. *Oikos* 41: 118-125.

Persson L. (1983b). Food consumption and competition between age classes in a perch *Perca fluviatilis* population in a shallow eutrophic lake. *Oikos* 40: 197-207.

Persson L. (1983c). Effects of intra- and interspecific competition on dynamics and size structure of a perch *Perca fluviatilis* and a roach *Rutilus rutilus* population. *Oikos* 41: 126-132.

Persson L. (1986a). Patterns of food evacuation in fishes: a critical review. *Environmental Biology of Fishes* 16: 51-58.

Persson L. (1986b). Effects of reduced interspecific competition on resource utilization in perch (*Perca fluviatilis*). *Ecology* 67: 355-364.

Persson L. (1988). Asymmetries in competitive and predatory interactions in fish populations. In: Ebenman B. & Persson L. (eds), *Size-structured populations: ecology and evolution*. Springer-Verlag, Berlin: 203-218.

Persson L. (1999). Trophic cascades: abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road. *Oikos* 85: 385-397.

Persson A. & Brönmark C. (2002a). Foraging capacity and resource synchronization in an ontogenetic diet switcher, pikeperch *Stizostedion lucioperca*. *Ecology* 83:3014-3022.

Persson A. & Brönmark C. (2002b). Foraging capacities and effects of competitive release on ontogenetic diet shift in bream, *Abramis brama*. *Oikos* 97: 271-281.

Persson L. & Greenberg L. A. (1990). Juvenile competitive bottlenecks: the perch (*Perca fluviatilis*) - roach (*Rutilus rutilus*) interaction. *Ecology* 71: 44-56.

Persson L., Byström P. & Wahlström E. (2000). Cannibalism and competition in Eurasian perch: population dynamics of an ontogenetic omnivore. *Ecology* 81: 1058-1071.

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.

Peters R. H. (1986). *The Ecological Implication of Body Size*. Cambridge University Press, Cambridge.

Pianka E. R. (1980). Guild structure in desert lizards. *Oikos* 35: 194-201.

Piet G. J., Pet J. S., Guruge W. A. H. P., Vijverberg J. & Van Densen W. L. T. (1999). Resource partitioning along three niche dimensions in a size-structured trophical fish assemblage. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1241-1254.

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.

Pillar S. C. & Barange M. (1995). Diel feeding periodicity, daily ration and vertical migration of juvenile Cape hake of the west coast of South Africa. *Journal of Fish Biology* 47: 753-768.

Pinder A. C. (2001). *Keys to larval and juvenile stages of coarse fishes from fresh waters in the British Isles.* Freshwater Biological Association Scientific Publication No. 60. Freshwater Biological Association, Cumbria, UK.

Platell M. E., Ang H. P., Hesp S. A. & Potter I. C. (2007). Comparisons between the influences of habitat, body size and season on the dietary composition of the sparid *Acanthopagrus latus* in a large marine embayment. *Estuarine, Costal and Shelf Science* 72: 626-634.

Polis G. A. (1981). The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 225-251.

Polis G. A. (1984). Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species? *The American Naturalist* 123: 541-546.

Ponyi J. (1995). A Hévízi-tó állatvilága. *Hidrológiai Tájékoztató* 1995 April: 21-23.

Popova O. A. & Sytina L. A. (1977). Food and feeding relations of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in various waters of the USSR. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 1559-1570.

Popova O. A., Reshetnikov Y. S., Kiyashko V. I., Dgebuadze Y. Y. & Mikheev V. N. (1998). Ruffe from the former USSR: Variability within the largest part of its natural range. *Journal of Great Lakes Research* 24: 263-284.

Post D. M. (2003). Individual variation in the timing of ontogenetic niche shifts in largemouth bass. *Ecology* 84: 1298-1310.

Power M. E. (1990). Effects of fish in river food webs. *Science* 250: 811-814.

Prejs A. (1978). Lake macrophytes as the food of roach (*Rutilus rutilus* L.) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.): II. Daily intake of macrophyte food in relation to body size of fish. *Ekologia Polska* 26: 537-553.

Pritchard G., Williams D. D. & Danks H. V. (1991). Insects in thermal springs. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 151: 89-106.

Pusey B. J., Arthington A. H., Stewart-Koster B., Kennard M. J. & Read M. G. (2010). Widespread omnivory and low temporal and spatial variation in the diet of fishes in a hydrologically variable northern Australian river. *Journal of Fish Biology* 77: 731-753.

Pyka J. (1999). Daily foraging cycle, and daily food ration of roach *Rutilus rutilus* (L.) in Bachotek Lake (Brodnickie Lakeland) in spring. *Archives of Polish Fisheries* 7: 353-358.

Quevedo M., Svanbäck R. & Eklöv P. (2009). Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology* 90: 2263-2274.

Reid A. L., Seebacher F. & Ward A. J. W. (2010). Learning to hunt: the role of experience in predator success. *Behaviour* 147: 223-233.

Rezsu 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.

Ritchie M. E. (1998). Scale-dependent foraging and patch choice in fractal environments. *Evolutionary Ecology* 12: 309-330.

Root R. B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.

Rudolf V. H. W. & Rasmussen N. L. (2013). Ontogenetic functional diversity: size structure of a keystone predator drives functioning of a complex ecosystem. *Ecology* 94: 1046-1056.

Rupp H. R. (1996). Adverse assessments of *Gambusia affinis*: an alternative view for mosquito control practitioners. *Journal of the American Mosquito Control Association* 12: 155-166.

Ruppert J. L. W., Docherty C., Neufeld K., Hamilton K., MacPherson L. & Poesch M.S. (2017). Native freshwater species get out of the way: Prussian carp (*Carassius gibelio*) impacts both fish and benthic invertebrate communities in North America. *Royal Society Open Science* 4: 170400.

Sainsbury K. J. (1986). Estimation of food consumption from field observations of fish feeding cycles. *Journal of Fish Biology* 29: 23-26.

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 breath. *Marine Ecology Progress Series* 208: 229-248.

Schoener, T. W. (1989). The ecological niche. In: Cherrett J. M. (ed.), *Ecological Concepts.* Blackwell Scientific Publications, Oxford: 79-113.

Schreiber S. & Rudolf V. H. W. (2008). Crossing habitat boundaries: coupling dynamics of ecosystems through complex life cycles. *Ecology Letters* 11: 576-587.

Sherwood G. D., Pazzia I., Moeser A., Hontela A. & Rasmussen J. B. (2002). Shifting gears: enzymatic evidence for the energetic advantage of switching diet in wild-living fish. *Canadian Journal of Aquatic Sciences* 59: 229-241.

Shoup D. E. & Wahl D. H. (2009). The effects of turbidity on prey selection by piscivorous largemouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society* 138: 1018-1027.

Sih A. & Christensen B. (2001). Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail. *Animal Behaviour* 61: 379-390.

Simonian A., Tátrai I., Bíró P., Paulovits G., G-Tóth L. & Lakatos Gy. (1995). Biomass of planktonic crustaceans and the food of young cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton. *Hydrobiologia* 303: 39-48.

Smith C. & Reay P. (1991). Cannibalism in teleost fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 1: 41-64.

Smith J. A., Baumgartner L. J., Suthers I. M. & Taylor M. D. (2011). Generalist niche, specialist strategy: the diet of an Australian percichthyid. *Journal of Fish Biology* 78: 1183-1199.

Specziár A. (1999a). Öt pontyféle tápláléka és táplálkozási stratégiája a Balaton főbb élőhelyein. *Halászat* 92: 124-132.

Specziár A. (1999b). Öt pontyféle táplálkozási kölcsönhatása és táplálkozási feltételei a Balatonban. *Halászat* 92: 166-176.

Specziár A. (2001). A halak mozgási aktivitásának hatása a kopoltyúhálós mintavételezések eredményeire: a CPUE napszakos és évszakos változásai a Balatonban. *Hidrológiai Közlöny* 81: 459-461.

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.

Specziár A. (2002b). A fogassüllő és a kősüllő ivadék tápláléka a Balatonban. *Halászatfejlesztés* 27: 70-80.

Specziár A. (2002c). A balatoni kősüllő (Stizostedion volgensis) ökológiájáról. *Halászat* 95: 33-39.

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.

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.

Specziár A. (2008). Life history patterns of *Procladius choreus*, *Tanypus 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. (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.

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.

Specziár A. & Bíró P. (2004). A fogassüllő (*Sander lucioperca*) ivadékkori kannibalizmusának jellemzői a Balatonban. *Hidrológiai Közlöny* 84 (5-6): 136-139.

Specziár A. & Rezsu E. (2009). Feeding guilds and food resource partitioning in a lake fish assemblage: an ontogenetic approach. *Journal of Fish Biology* 75: 247-267.

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. & Vörös L. (2001). Long term dynamics of Lake Balaton's chironomid fauna and its dependence on the phytoplankton production. *Archiv für Hydrobiologie* 152: 119-142.

Specziár A., Tölg L. & Bíró P. (1997). Feeding strategy and growth of cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton. *Journal of Fish Biology* 51: 1109-1124.

Specziár A., Bíró P. & Tölg L. (1998). Feeding and competition of five cyprinid fishes in different habitats of the Lake Balaton Littoral zone, Hungary. *Italian Journal of Zoology* 65 (Suppl.): 331-336.

Specziár A., Tölg L. & Bíró P. (2000). A Balaton halfaunájának vizsgálata. *Halászatfejlesztés* 24: 115-125.

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.

Sutela T. & Huusko A. (1997). Food consumption of vendace *Coregonus albula* larvae in Lake Lentua, Finland. *Journal of Fish Biology* 51: 939-951.

Svanbäck R. & Eklöv P. (2002). Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch. *Oecologia* 131: 61-70.

Svanbäck R., Quevedo M., Olsson J. & Eklöv P. (2015). Individuals in food webs: the relationships between trophic position, omnivory and among-individual diet variation. *Oecologia* 178: 103-114.

Tátrai I. & J. Ponyi (1976). On the food of pike-perch fry (*Stizostedion lucioperca* L.) in Lake Balaton in 1970. *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 43: 93-104.

Tátrai I., Specziár A., György Á. I. & Bíró P. (2008). Comparison of fish size distribution and fish abundance estimates obtained with hydroacoustics and gill netting in the open water of a large shallow lake. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 44: 231-240.

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.

Temming A. & Andersen N. G. (1994). Modelling gastric evacuation without meal size as a variable. A model applicable for the estimation of daily ration of cod (*Gadus morhua* L.) in the field. *ICES Journal of Marine Science* 51: 429-438.

Temming A. & Herrmann J. P. (2001). Gastric evacuation in horse mackerel. I. The effects of meal size, temperature and predator weight. *Journal of Fish Biology* 58: 1230-1245.

ter Braak C. J. F. & Šmilauer P. (2002). *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca, New York.

Thorpe J. E. (1977). Daily ration of adult perch, *Perca fluviatilis* L. during summer in Loch Leven, Scotland. *Journal of Fish Biology* 11: 55-68.

Thorpe J. E., Talbot C., Miles M. S., Rawlings C. & Keay D. S. (1990). Food consumption in 24 hours by Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a sea cage. *Aquaculture* 90: 41-47.

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.

Tolonen K. T., Karjalainen J., Staff S. & Leppä M. (2000). Individual and population-level food consumption by cyprinids and percids in a mesotrophic lake. *Ecology of Freshwater Fish* 9: 153-162.

Townsend C. R. & Winfield I. J. (1985). The application of optimal foraging theory to feeding behaviour in fish. In: Tytler P. & Calow P. (eds), *Fish energetics, new perspectives*. Croom Helm, London and Sydney: 67-98.

Tölg I. (1959). A balatoni fogassüllő ivadék (*Lucioperca sandra* Cuv. et Val.) táplálékának vizsgálata. *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 26: 85-99.

Trudel M. & Boisclair D. (1993). An *in situ* evaluation of the day-to-day variation in the quantity of food consumed by fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 2157-2165.

Turesson H., Persson A. & Brönmark C. (2002). Prey size selection in piscivorous pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) includes active prey choice. *Ecology of Freshwater Fish* 11: 223-233.

Turesson H., Brönmark C. & Wolf A. (2006). Satiation effects in piscivore prey size selection. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 78-85.

Tyus H. M. (2011). *Ecology and conservation of fishes*. CRC Press, Boca Raton.

van den Berg C., Van Den Boogaart J. G. M., Sibbing F. A., Lammens E. H. R. R. & Osse J. W. M. (1993). Shape of zooplankton and retention in filter-feeding: a quantitative comparison between industrial sieves and brachial sieves of common bream (*Abramis brama*) and white bream (*Blicca bjoerkna*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 716-724.

van den Berg C., Van Den Boogaart J. G. M., Sibbing F. A. & Osse, J. W. M. (1994). Zooplankton feeding in common bream (*Abramis brama*), white bream (*Blicca bjoerkna*) and roach (*Rutilus rutilus*): experiments, models and energy intake. *Netherlands Journal of Zoology* 44: 15-42.

van Densen W. L. T. (1985). Piscivory and development of bimodality in the size distribution of 0+ pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.). *Journal of Applied Ichthyology* 3: 119-131.

van Densen W. L. T., Ligtvoet W. & Roozen R. W. M. (1996). Intra-cohort variation in the individual size of juvenile pikeperch, *Stizostedion lucioperca*, and perch, *Perca fluviatilis*, in relation to the size spectrum of their food items. *Annales Zoologici Fennici* 33: 495-506.

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.

Vargas M. J. & de Sostoa A. (1996). Life history of *Gambusia holbrooki* (Pisces, Poeciliidae) in the Ebro Delta (NE Iberian Peninsula). *Hydrobiologia* 341: 215-224.

Vašek M., Eloranta A. P., Vejříkova I., Blabolil P., Říha M., Jůza T., Šmejkal M., Matěna J., Kubečka J. & Peterka J. (2018). Stable isotopes and gut contents indicate differential resource use by coexisting asp (*Leuciscus aspius*) and pikeperch (*Sander lucioperca*). *Ecology of Freshwater Fish* 27: 1054-1065.

Vidal O., García-Berthou E., Tedesco P. A. & García-Marín J. L. (2010). Origin and genetic diversity of mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) introduced to Europe. *Biological Invasions* 12: 841-851.

Vinni M., Horppila J., Olin M., Ruuhijärvi J. & Nyberg K. (2000). The food, growth and abundance of five co-existing cyprinids in lake basins of different morphometry and water quality. *Aquatic Ecology* 34: 421-431.

Vinni M., Lappalainen J., Malinen T. & Lehtonen H. (2009). Stunted growth of pikeperch *Sander lucioperca* in Lake Sahajärvi, Finland. *Journal of Fish Biology* 74: 967-972.

Vuille T. (1991). Abundance, standing crop and production of microcrustacean populations (Cladocera, Copepoda) in the littoral zone of Lake Biel, Switzerland. *Archiv für Hydrobiologie* 123: 165-185.

Wagenmakers E. J. & Farrell S. (2004). AIC model selection using Akaike weights. *Psychonomic Bulletin and Review* 11: 192-196.

Walters C. & Kitchell J. F. (2001). Cultivation/depensation effects on juvenile survival and recruitment: implications for the theory of fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 39-50.

Warburton K., Retif S. & Hume D. (1998). Generalists as sequential specialists: diets and prey switching in juvenile silver perch. *Environmental Biology of Fishes* 51: 445-454.

Ward F. J. & McCulloch B. R. (1991). Relationship between mouth gape of juvenile walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and prey size. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 24: 2362-2364.

Ward A. J. W., Webster M. M. & Hart P. J. B. (2006). Intraspecific food competition in fishes. *Fish and Fisheries* 7: 231-261.

Warren C. E. & Davis G. E. (1967). Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish. In: Gerking S. D. (ed.), *The biological basis of freshwater fish production*. Blackwell Scientific, Oxford: 175-214.

Webb P. W. (1986). Effect of body from and response threshold on the vulnerability of four species of teleost prey attacked by largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 763-771.

Webb C. & Joss J. (1997). Does predation by the fish *Gambusia holbrooki* (Atheriniformes: Poeciliidae) contribute to declining frog populations? *Australian Zoologist* 30: 316-326.

Werner E. E. (1988). Size, scaling and the evolution of complex life cycles. In: Ebenman B. & Persson L. (eds), *Size-structured populations.* Springer, New York, USA: 60-81.

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.

Werner E. E., Mittelbach G. G. & Hall D. J. (1981). The role of foraging profitability and experience in habitat use of the bluegill sunfish. *Ecology* 62: 116-125.

Wiesinger M. (1948). *Az elevenszülő fogaspontyok (Poecilidae) előfordulása hazánkban.* Szerzői kiadás, Budapest.

Wilbur H. M. (1980). Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 67-93.

Willemsen J. (1977). Population dynamics of percids in Lake IJssel and some smaller lakes in the Netherlands. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 1710-1719.

Winberg G. G. (1956). *Rate of metabolism and food requirements of fishes.* Belorussian State University, Minsk; Fisheries Research Board of Canada Translation Series No. 194 (1960): 1-253.

Windell J. T. (1967). Rates of digestion in fishes. In: Gerking S. D. (ed.), *The biological basis of freshwater fish production.* Blackwell Scientific, Oxford: 151-173.

Wollrab S., de Roos A. M. & Diehl S. (2013). Ontogenetic diet shifts promote predator-mediated coexistance. *Ecology* 94: 2886-2897.

Woodward G. & Hildrew A. G. (2002). Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology* 71: 1063-1074.

Wootton R. J. (1986). Problems in the estimation of food consumption and fecundity in fish production studies. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 33: 263-276.

Wootton R. J. (1998). *Ecology of teleost fishes*. Second edition. *Fish and Fisheries Series* 24. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Worobec M. N. (1984). Field estimates of the daily ration of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum), in a southern New England salt pond. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 77: 183-196.

Woynárovich E. (1959). A 300-500 g súlyú (IV. osztályú) süllő (*Lucioperca sandra* Cuv. et Val.) táplálkozása a Balatonban. *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 26: 101-120.

Woynárovich E. (1960). Aufzucht der Zanderlarven bis zum Raubfischalter. *Zeitung für Fischerei* 9: 73-83.

Wurtsbaugh W. A. & Cech J. J. (1983). Growth and activity of juvenile mosquitofish: temperature and ration effects. *Transactions of the American Fisheries Society* 112: 653-660.

Zadorozsnaja E. A. (1977). Pitanije lescsa *Abramis brama* (L.) v Bodohraniliscsah na malih rekah (na primere Mozsajszkovo Vodohraniliscsa). *Voproszi Ihtiologii* 17: 890-899. (Orosz nyelven)

Zadorozsnaja E. A. (1978). Szezonnaja i szutocsnaja dinamika pitanija guszteri *Blicca bjoerkna* (L.) Mozsajszkovo Vodohraniliscsa. *Voproszi Ihtiologii* 18: 861-871. (Orosz nyelven)

1. függelék. A 2. fejezetben bemutatott halegyüttes szintű vizsgálatok minta számai fajonként és méretcsoportonként.

	Méretcsoport (testhossz, mm)																		
	≤10	11-15	16-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-80	81-100	101-120	121-150	151-200	201-250	251-300	301-400	401-500	501-600	601-800	Összesen
Bodorka	22	27	33	32	21	26	32	28	24	28	46	156	82	23					580
Vörösszárnyú keszeg		7	13	41	31	21	18	27	31	33	48	49	21						340
Balin	6	25	21	21	9	14	28	23	30	7	7	14	9	9	11	7			241
Küsz	28	27	24	23	23	31	34	58	49	30									327
Karika keszeg	7	11	15	14	19	18	25	25	22	22	33	117	44						372
Dévérkeszeg	26	70	43	80	33	23	32	28	21	24	33	59	92	60	23				647
Garda										5	17	18	54	77	5				176
Ezüstkárász				9	14	16	15	22	20	22	34	26	41	76	43				338
Ponty												22	32	43	80	30	20	6	233
Naphal	27	26	22	21	22	34	62	49	45	36	19	8							371
Sügér			14	36	17	33	16	23	22	35	17	24							237
Vágódurbincs	66	25	44	65	40	53	70	163	41	12									579
Fogassüllő	41	53	77	133	238	107	135	113	63	29	20	27	26	21	40	25	7	8	1163
Kősüllő	40	56	77	94	43	83	73	112	28	28	29	45	77	44	10				839
Folyami géb	40	27	21	21	42	47	48	81	32	13									372
Mindösszesen																			6815

2. függelék. Az 5. fejezetben vizsgált halfajok, azok táplálkozási gild tagsága, élőhely használata, egyedszáma (*n*), és a minták által lefedett időszak, évszak, tó terület (K, Keszthelyi medence; Sz, Szemesi medence; S, Siófoki medence), élőhely és mérettartomány (standard testhossz, *L*).

				A magyarázó változok vizsgált értéktartománya				
	Táplálkozási gild tagság[1]	Élőhely használat (fiatal/felnőtt)	*n*	Év	Évszak	Tó medence	Élőhely	*L* tartomány (mm)
Együttes szint	I-XI	mind/mind	8756	1995-2007	tavasz, nyár, ősz	K, Sz, S	nádas, kövezés, kikötő, part menti n.m.[2], nyíltvíz	4-750
Faji szint								
Cyprinidae								
Küsz, *Alburnus alburnus*	I	mind/mind	364	2005-2007	tavasz, nyár, ősz	K, Sz, S	part menti n.m., nyíltvíz	7-129
Balin, *Aspius aspius*	I, XI, VII, VIII	part közeli[3]/mind	311	1997, 2002-2007	tavasz, nyár, ősz	K, Sz, S	nádas, kikötő, part menti n.m., nyíltvíz	8-530
Dévérkeszeg, *Abramis brama*	I, VI	nyíltvíz/mind	831	1995-2000, 2002, 2004, 2005	tavasz, nyár, ősz	K, Sz, S	nádas, kövezés, part menti n.m., nyíltvíz	8-345
Karika keszeg, *Blicca bjoerkna*	I, II, V	part közeli/part közeli, ritkán nyíltvíz	602	1995-1998, 2004-2007	tavasz, nyár, ősz	K, Sz, S	nádas, part menti n.m., nyíltvíz	7-269
Ponty, *Cyprinus carpio*	V	part közeli/part közeli, ritkán nyíltvíz	361	1995-1998, 2004-2006	tavasz, nyár, ősz	K, Sz, S	nádas, kikötő, part menti n.m., nyíltvíz	155-680
Ezüstkárász, *Carassius gibelio*	III	part közeli/part közeli, ritkán nyíltvíz	514	1995-1998, 2000, 2003-2006	tavasz, nyár, ősz	K, Sz, S	nádas, kikötő, part menti n.m., nyíltvíz	22-349
Garda, *Pelecus cultratus*	X, VII	nyíltvíz/nyíltvíz, ritkán part közeli	261	1997-1998, 2003, 2006-2007	tavasz, nyár, ősz	K, Sz, S	part menti n.m., nyíltvíz	105-336
Bodorka, *Rutilus rutilus*	I, II, III, V	part közeli/mind	772	1995-2000, 2004-2006	tavasz, nyár, ősz	K, Sz, S	nádas, kövezés, kikötő, part menti n.m., nyíltvíz	6-282
Vörösszárnyú keszeg, *Scardinius erythrophthalmus*	I, IV	nádas, kikötő/nádas, kikötő	413	2004-2006	tavasz, nyár, ősz	K, Sz, S	nádas, kikötő	16-260
Centrarchidae								
Naphal *Lepomis gibbosus*	I, IX, X	$L \leq 15$ mm nyíltvíz/$L > 15$ mm nádas, kikötő	463	2002-2004, 2006	tavasz, nyár, ősz	K, S	kikötő, nyíltvíz	7-172

2. függelék. Folytatás.

	Táplálkozási gild tagság[1]	Élőhely használat (fiatal/felnőtt)	*n*	A magyarázó változok vizsgált értéktartománya				
				Év	Évszak	Tó medence	Élőhely	*L* tartomány (mm)
Percidae								
Vágódurbincs, *Gymnocephalus cernuus*	I, VI	mind/mind	718	1998, 2001-2002, 2004, 2006	tavasz, nyár, ősz	K, Sz, S	part menti n.m., nyíltvíz	4-115
Sügér, *Perca fluviatilis*	I, IX, X	nádas, kikötő/nádas, kikötő	274	2001-2002, 2004, 2006-2007	tavasz, nyár, ősz	K, S	nádas, kikötő	15-225
Fogassüllő, *Sander lucioperca*	I, VII, VIII	mind/mind	1453	1999-2007	tavasz, nyár, ősz	K, Sz, S	nádas, kikötő, part menti n.m., nyíltvíz	6-750
Kősüllő, *Sander volgensis*	I, VIII	főleg nyíltvíz/ főleg part közeli	1018	1997-2002, 2004-2007	tavasz, nyár, ősz	K, Sz, S	part menti n.m., nyíltvíz	6-340
Gobiidae								
Folyami géb, *Neogobius fluviatilis*	VI	part közeli/part közeli	401	2003-2007	tavasz, nyár, ősz	K, S	kövezés, part menti n.m.	6-127

[1]A gildek jelölése a 2.3.5. fejezetben tárgyaltak szerint.
[2]Part menti n.m., part menti növényzetmentes területek.
[3]Part közeli, a parthoz közel eső élőhelyek együtt (nádas, kövezés, kikötő és part menti növényzetmentes területek).