

A TOKALAKÚAK BIOLÓGIÁJA ÉS TENYÉSZTÉSE

Szerkesztők: Urbányi Béla és Horváth Ákos

2019



Készült Gödöllőn, 2019. decemberében

Szerkesztők: Urbányi Béla és Horváth Ákos

Közreműködő szerzők:

Fazekas Gyöngyvér
Feledi Tibor
Ferincz Árpád
Hoitsy Márton
Horváth Ákos
Horváth László

Ittész István
Juhász Vera
Kovács Balázs
Kovács Gyula
Lehoczky István
Lengyel Péter

Mézes Miklós
Staszny Ádám
Szabó Tamás
Urbányi Béla
Weiperth András

Szakmai lektor: Pintér Károly

Kiadja a Szent István Egyetem megbízásából:

Vármédia Print Kft.
2100 Gödöllő, Köztársaság út 45/a.
Borítóterv: Juhász Vera
Műszaki szerkesztő: Horváth Ákos
ISBN: 978-963-269-353-8
©Urbányi Béla, Horváth Ákos

Minden jog fenntartva. A könyv egészének vagy bármely részének másolásához és közléséhez a szerkesztők és a kiadó írásos engedélye szükséges.

Tartalomjegyzék

Ábrák jegyzéke	5
Táblázatok jegyzéke	7
Előszó	9
<i>Urbányi Béla</i>	
1. Rendszertan és evolúció	13
<i>Müller Tamás és Staszny Ádám</i>	
2. Alaktan és testfelépítés	19
<i>Staszny Ádám, Weiperth András, Juhász Vera és Ferincz Árpád</i>	
2.1. Alaktani jellemzők	19
2.1.1. Viza (<i>Huso huso</i>)	21
2.1.2. Vágótok (<i>Acipenser gueldenstadtii</i>)	23
2.1.3. Simatok (<i>Acipenser nudiiventris</i>)	23
2.1.4. Sőregtok (<i>Acipenser stellatus</i>)	24
2.1.5. Kecsege (<i>Acipenser ruthenus</i>)	25
2.1.6. Lénai vagy szibériai tok (<i>Acipenser baerii</i>)	25
2.1.7. Fehér tok (<i>Acipenser transmontanus</i>)	27
2.1.8. Adriai tok (<i>Acipenser naccarii</i>)	27
2.1.9. Atlanti tok (<i>Acipenser oxyrinchus</i>)	27
2.1.10. Lapátorrú tok (<i>Polyodon spathula</i>)	27
2.1.11. Hibridek	29
3. Élettan, növekedés és környezeti igények	31
<i>Staszny Ádám, Weiperth András, Juhász Vera és Ferincz Árpád</i>	
3.1. A tokalakúak élettani sajátosságai	31
3.1.1. Kültakaró	31
3.1.2. Belső váz	32
3.1.3. Izomzat és úszás	32

3.1.4.	Emésztő szervrendszer és táplálkozás	33
3.1.5.	Légzőszervrendszer és légzés	35
3.1.6.	Keringési szervrendszer	35
3.1.7.	Kiválasztó szervrendszer	36
3.1.8.	Érzékszervek	36
3.1.8.1.	Szaglás és ízérzékelés	36
3.1.8.2.	Látás	36
3.1.8.3.	Hallás	37
3.1.8.4.	Elektromos érzékszerv	37
3.2.	Életkor és növekedés	37
3.2.1.	Az életkor megállapítása	38
3.2.2.	Élettartam	39
3.2.3.	Növekedés és testméretek	39
3.3.	Környezeti igények és tűrőképesség	41
4.	Tokfélék a Duna-vízrendszerében: a populációk hosszú idejű változásai és a jelenlegi helyzet	43
	<i>Ferincz Árpád, Staszny Ádám, Juhász Vera és Weiperth András</i>	
4.1.	A tokfélék állományait alapvetően befolyásoló antropogén folyamatok	44
4.2.	A Duna-vízrendszerében őshonos tokfélék állomány-változásai	45
4.2.1.	Viza (<i>Huso huso</i>)	45
4.2.2.	Kecsege (<i>Acipenser ruthenus</i>)	47
4.2.3.	Vágótok (<i>Acipenser gueldenstaedti</i>)	50
4.2.4.	Simatok (<i>Acipenser nudiiventris</i>)	51
4.2.5.	Sőregtok (<i>Acipenser stellatus</i>)	52
4.2.6.	Atlanti (közönséges) tok (<i>Acipenser sturio</i>)	52
4.2.7.	Idegenhonos tokfélék és hibridek megjelenése a Dunában	53
5.	A tokfélék természetvédelmi helyzete és megőrzésük lehetőségei	57
	<i>Weiperth András, Staszny Ádám, Juhász Vera és Ferincz Árpád</i>	
5.1.	A tokfélék konzervációjának alapproblémái	57
5.2.	A populációk helyzetértékelése – természetvédelmi státusz . .	58
5.3.	Antropogén eredetű hatások	60
5.3.1.	Halászat	60
5.3.2.	Folyamszabályozás	62
5.3.3.	Vízszennyezés	65
5.3.4.	Idegenhonos fajok hatása	66
5.4.	A természetes populációk megőrzése – korlátok és lehetőségek a fajvédelem területén	67

6. A tokfajok genetikai háttere és erőforrásai	71
<i>Kovács Balázs, Kovács Gyula és Fazekas Gyöngyvér</i>	
6.1. A tokfélék örökítőanyaga	71
6.1.1. A tokfélék mitokondriális genomja	72
6.1.2. A tokfélék kromoszóma-készletének és sejtmagi genomjának kialakulása	72
6.1.3. A kecsége genom	75
6.2. Ivar determináció a tokféléknél	77
6.3. Teljes genom-, és ivar manipuláció tokfélékben	79
6.4. Géntranszfer és génszerkesztés tokfélékben	80
6.5. A tokfélék hibridjei	81
6.6. Genetikai markerek és alkalmazásuk a tokfélék genetikai vizsgálatára	84
6.7. A magyarországi tok génbank	88
6.7.1. A tok génbank kialakításának előzményei és lehetőségei	88
6.7.2. A tokfélék élő génbankjának jelenlegi helyzete Magyarországon	93
6.7.2.1. Tenyészegyedek génbanki nyilvántartásba vétele és fenntartása	95
6.7.2.2. Szaporítás	97
6.7.2.3. Lárvanevelés	98
6.7.2.4. Ivadéknevelés	99
6.7.2.5. Növendéktartás	99
6.7.2.6. A génbank fenntartásának informatikai háttere	100
6.8. A tokfélék nemesítésének lehetőségei és korlátai	101
7. A tokalakúak táplálkozása és takarmányozása	103
<i>Mézes Miklós</i>	
7.1. A tokalakúak táplálkozása	103
7.2. A tokfélék takarmányozása	105
8. A tokalakúak szaporodásbiológiája	111
<i>Szabó Tamás, Horváth László és Horváth Ákos</i>	
8.1. Ivarérés	111
8.2. Ivarszervek és ivarsejtek	113
8.2.1. A petefészek	113
8.2.2. Az ikra	113
8.2.3. A here	114
8.2.4. A spermium	115
8.2.5. A tokalakúak spermája és annak aktivációja	117
8.2.6. A tokfélék ikrájának termékenyülése	118

8.3.	Ivarsejtképződés és ivari ciklus	120
8.3.1.	Ovogenezis	120
8.3.1.1.	Az ovogenezis általános bemutatása	120
8.3.1.2.	A tokfélék ovogenezisének bemutatása	120
8.3.2.	Spermatogenezis	123
8.3.3.	A tejesek ivari ciklusa	124
8.4.	Termékenység (fekunditás)	126
8.5.	A szaporodás szabályozása	126
8.5.1.	Környezeti szabályozás	126
8.5.2.	Hormonális szabályozás	127
8.6.	A tokfélék ívása	128
8.7.	Ikra- és lárvafejlődés	129
9.	A tokalakúak szaporítása és ivadéknevelése	133
	<i>Szabó Tamás, Horváth László és Ittész István</i>	
9.1.	Szaporítás	134
9.1.1.	Anyák érlelése	134
9.1.2.	Hormonkezelés	138
9.1.3.	Fejés	139
9.1.4.	Termékenyítés és az ikra ragadóságának megszüntetése	142
9.1.5.	Az ikra keltetése	143
9.2.	Ivadéknevelés	145
9.2.1.	Tápos ivadéknevelés	145
9.3.	Kecsege szaporítás és ivadéknevelés a TEHAG-ban	148
9.3.1.	A természetes vízi kecsege (<i>Acipenser ruthenus</i>) hazai halászati megítélése	148
9.3.2.	Mesterségesen nevelt kecsege ivadék állományok visszatelepítése, a visszatelepítések hatékonyságának véleményezése	149
9.3.3.	A TEHAG-ban alkalmazott kecsege szaporítási módszer rövid bemutatása	151
9.3.4.	A kecsege ivadék felnevelése élő táplálékon	156
10.	A tokhalászat történeti áttekintése az őskortól napjainkig	161
	<i>Juhász Vera, Weiperth András, Ferincz Árpád, Staszny Ádám</i>	
10.1.	Vizahorgok és kecsegehorgok	161
10.2.	Hálóval történő halászat	163
10.3.	Rekesztő halászat: a vizafogó szégye	163
11.	A tokalakúak tenyésztése	167
	<i>Horváth Ákos</i>	

11.1. A világ toktenyésztése	167
11.1.1. Kína toktenyésztése	169
11.2. Kaviártermelés	171
11.3. Technológiai fejlesztés	174
12. A tokalakúak betegségei és parazitái	179
<i>Hoitsy Márton</i>	
12.1. Vírusok okozta megbetegedések	179
12.1.1. Iridovírus fertőzés	179
12.1.2. Alloherpeszvírusok által okozott megbetegedések . . .	180
12.1.2.1. Tok-herpeszvírus 1	180
12.1.2.2. Tok-herpeszvírus 2	180
12.1.2.3. Szibériai tok herpeszvírus okozta megbetege- dése	181
12.1.3. Adenovírus	181
12.1.3.1. Fehér tokok adenovírusos megbetegedése . .	181
12.2. Baktériumok okozta fertőzések	182
12.2.1. <i>Aeromonas spp.</i> fertőzés (<i>furunculosis</i>)	182
12.2.2. <i>Pseudomonas spp.</i> által kiváltott megbetegedés	182
12.2.3. <i>Flavobacterium spp.</i> által okozott kórképek	183
12.2.3.1. <i>Flavobacterium columnare</i>	183
12.2.3.2. <i>Flavobacterium johnsoniae</i>	183
12.2.4. Yerseniózis	183
12.2.5. <i>Mycobacteriosis</i>	184
12.2.6. <i>Epitheliocystis</i>	184
12.2.7. Lapátorrú tokok orrnyúlványának degeneratív elválto- zása (Rostrum degenerative disease)	185
12.2.8. <i>Plesiomonas shigelloides</i>	185
12.2.9. Prevenció és kezelés	185
12.3. Gombás eredetű bántalmak	186
12.3.1. Ikrapenész, halpenész (<i>Saprolegniosis, dermatomycosis</i>)	186
12.3.2. Kopoltyúrothadás (<i>Branchiomycosis</i>)	186
12.3.3. <i>Veronaea botryosa</i> fertőzés (<i>Phaeohyphomycosis</i>)	187
12.4. Paraziták okozta megbetegedések	188
12.4.1. Egysejtű élősködők	188
12.4.1.1. Csillósok	188
12.4.1.2. Ostorosok	191
12.4.1.3. Sporozoa élősködők	192
12.4.2. Többsejtű paraziták	193
12.4.2.1. Nyálkaspórások (<i>Myxosporea</i>) által okozott fer- tőzés	193

12.4.2.2. Csalánozók okozta bántalom	193
12.4.3. Féregparazitózisok	194
12.4.3.1. Csákllyásférgek által előidézett megbetegedések	194
12.4.3.2. Métély fertőzöttség tokalakúakban	195
12.4.3.3. Fonálféreg okozta fertőzés	197
12.4.3.4. Tokalakúak galandférgessége	198
12.4.3.5. Buzogányfejű férgek kártétele tokalakúakban	198
12.4.3.6. Gyűrűsférgek okozta bántalom	199
12.4.4. Kagyló fejlődési stádiumok okozta megbetegedés	200
12.4.5. Rákélősködők okozta elváltozások	200
12.4.5.1. <i>Ergasilosis</i>	200
12.4.5.2. <i>Lernæosis</i>	201
12.4.5.3. Haltetvesség (<i>Argulosis</i>)	201
12.5. Daganatos megbetegedések	202
12.6. Környezeti, takarmányozási és tartástechnológiai tényezők- ből eredő problémák	202
12.6.1. Környezeti ártalmak	202
12.6.1.1. Gázbuborék-betegség	202
12.6.1.2. Hőmérsékleti sokk	203
12.6.1.3. A pH, mint kórok	203
12.6.1.4. Nitrit mérgezés	203
12.6.1.5. Autogén mérgezés	204
12.6.2. Takarmány eredetű problémák	204
12.6.2.1. Felfúvódás, dysbacteriosis	204
12.6.2.2. Zsíros májelfajulás	205
12.6.2.3. Mikotoxin mérgezés	205
12.6.2.4. Idegentest okozta elváltozás	206
12.6.3. A vázrendszer deformításai	206
13. A tokalakúak magyarországi helyzete – elterjedés, tenyésztés	209
<i>Feledi Tibor, Lengyel Péter és Urbányi Béla</i>	
A felhasznált szakirodalom jegyzéke	211
Tárgymutató	232

Ábrák jegyzéke

1.1. Tokalakúak rendszertani kapcsolódása a többi nagyobb ősi típusú (ordinális, szubordinális) taxon csoportokkal a kialakulásuk függvényében (Betancur-R et al (2017) alapján módosítva. A fordított háromszögek a fajgazdagságot jelölik (világoskék 1-20 faj, a sötét kék 21-50 faj), a sárga >1000 faj; Ord.: Ordovicium, Sil.: Szilur, Kain.: Kainozoikum).	15
1.2. A tokalakúak rendjébe tartozó fajok természetes elterjedése (Billard és Lecointre (2001) nyomán módosítva)	16
2.1. Rövidorrú tok (<i>Acipenser brevirostrum</i>) farki régiójának oldalnézete egy 251 mm-es standard testhosszú egyednél metilénkék-eozin festéssel (Hilton et al. 2011).	20
2.2. A hazai őshonos tokfajok oldalnézeti rajza (FAO 2019).	21
2.3. A viza (<i>Huso huso</i>) kinyújtható szája (Rajz: Juhász Vera Vecsei et al. 2002 nyomán).	22
2.4. A viza (<i>Huso huso</i>) fejének ventrális nézete (Rajz: Juhász Vera).	22
2.5. A vágótok (<i>Acipenser gueldenstadtii</i>) fejének ventrális nézete (Rajz: Juhász Vera).	23
2.6. A simatok (<i>Acipenser nudiventris</i>) fejének ventrális nézete (Rajz: Juhász Vera).	24
2.7. A sőregtok (<i>Acipenser stellatus</i>) fejének ventrális nézete (Rajz: Juhász Vera).	25
2.8. A kecsege (<i>Acipenser ruthenus</i>) fejének ventrális nézete (Rajz: Juhász Vera).	26
2.9. A lénai tok (<i>Acipenser baerii</i>) fejének ventrális nézete (Rajz: Juhász Vera).	26

3.1. Rövidorrú tok (<i>Acipenser brevirostrum</i>) agykoponyájának és a gerincoszlop feji végének felülnézeti fotója egy 960 mm-es standard testhosszú nőstény egyednél. Rózsaszínnel a csont, míg fehérrel a porcos részek. (Hilton et al. 2011).	33
3.2. Lapátorrú tok (<i>Polyodon spathula</i>) fejének ventrális nézete (Fotó: Ferincz Árpád).	38
4.1. Viza (<i>Huso huso</i>) a HAKI génbankjából (Fotó: Ferincz Árpád) .	46
4.2. Vizafogás a Duna román szakaszán 1920-2005 (Paraschiv et al. 2006)	47
4.3. Kecsege (<i>Acipenser ruthenus</i>) a HAKI génbankjából (Fotó: Ferincz Árpád)	48
4.4. A kecsgefogás alakulása Magyarországon, éves összesített adatok (Guti, 2008)	48
4.5. Vágótók (<i>Acipenser gueldenstaedti</i>) portré a HAKI génbankjából (Fotó: Ferincz Árpád)	50
4.6. Sőregtok (<i>Acipenser stellatus</i>) a HAKI génbankjából (Fotó: Ferincz Árpád)	52
4.7. Lapátorrú tok (<i>Polyodon spathula</i>) a HAKI génbankjából . . .	53
4.8. Lénai tok (<i>Acipenser baeri</i>) a HAKI génbankjából	54
4.9. Fiatal tokhibrid (<i>Acipenser naccarii</i> x <i>Acipenser baerii</i>) a Dunából (Fotó: Weiperth András)	54
5.1. A Dunán és egyes mellékfolyóin a gátak által okozott fragmentáció hatása és a mederben történő erózió iránya a tokfélék ismert élőhelyein (Forrás: Friedrich et al. 2019)	64
5.2. Európában és Törökországban üzemelő, valamint kivitelezés és tervezés alatt lévő vízerőművek (Forrás: Schwarz 2018) . . .	65

- 6.1. Genomduplikációk a tokfélék jelenleg élő fajainak törzsfáján: A törzsfaja mitokondriális citokróm-b gén szekvenciák alapján készült (Peng és mtsai., 2007), az eredeti ábra módosításával. Barna függőleges vonal a tokfélék közös ősében lezajlott genom duplikációt jelzi, a zöld és piros függőleges vonalak további olyan genom duplikációkat jeleznek, amelyekre a kromoszóma számok és genom méretek alapján következtethetünk. A kék vonal egy mikroszatellit vizsgálatok alapján feltételezett duplikáció, amely esetén a pirossal jelzett duplikációk valószínűleg nem történtek meg. Jobb oldalon a különböző földrajzi elterjedés és rendszertani csoport szerinti kládok, illetve a különböző ploiditási szintű csoportok láthatók. Scaphi: *Scaphirynchus* fajok Kládja, Ten: az Atlanti-óceánban is megtalálható genetikailag elkülönülő *Acipenser* fajok kládja, Poly: a Polyodontidae klád. 73
- 6.2. Gazdasági használlataink génállomány-megőrzésének lehetőségei a tokfélékre adaptálva (Simianer, 2005 nyomán). 91
- 6.3. Kecsege utódok kihelyezése természetes vizekbe. 92
- 6.4. A NAIK HAKI által fenntartott tok génbank működésének folyamatábrája. 96
- 6.5. Tavi medencék, vagy tó a tóban rendszer a NAIK HAKI-ban. 99
- 8.1. A kecssege petevezetője tölcser formájában nyílik a testüregben. Az ovulált ikrás petesejtjeinek nagy részét a hasfal felnyitását követően eltávolították a testüregből. 114
- 8.2. A közönséges tok (*Acipenser sturio*) spermiumai transzmissziós elektronmikroszkópos felvételen. A: akroszóma; ECS: endonukleáris csatornák; IM: implantációs mélyedés; PL: poszterolaterális nyúlvány; PN: posztnukleáris csatorna; U: „úszók”, a spermium ostorának két oldalán megfigyelhető citoplazmatikus kitérkedések. A fehér nyíl a proximális centriólumra mutat. Fotó: Horváth Ákos. 115
- 8.3. A közönséges tok (*Acipenser sturio*) spermiumának flagellumai keresztmetszeti transzmissziós elektronmikroszkópos felvételen. Jól láthatók a flagellum két oldalán található úszószerű képletek, illetve a 9+2 belső szerkezet. Fotó: Horváth Ákos. 117

8.4. A szibériai tok érett folliculusának kialakulása. Rövidítések: BL: alapi hártya, CA: kortikális granulomok, GC: granulóza sejtek, jc: kocsonyás burok, LG: lipidtestek, OMV: a petesejt mikrovilli nyúlványai, PG: pigment testek, ThC: theca sejtek, YG: szikszemcsék, zre: <i>zona radiata externa</i> , zri: <i>zona radiata interna</i> (Le Menn et al., 2018).	121
9.1. Érett ikrás kecsge.	137
9.2. Ívó hím kecsge ivarnyílásában jól látható a tej	137
9.3. A: a petevezető hasüreg felé nyitott tölcséres vége B: Paramesonephrikus kivezető cső C: petevezető redő /szelep/ D: vese E: húgyvezeték F: ivarnyílás G: a teljes petevezető rendszer. . .	140
9.4. A képen jól látható az ikraszemekkel megtelt petevezető. . . .	140
9.5. A tokfélék petefészke nem zárt, így az ovulált ikra a hasüregben található.	141
9.6. Az ikrát száraz műanyag tálba fejjük, hasonlóan a többi halfajhoz.	142
9.7. Az ikra ragadóságának megszüntetése keményítőoldattal. . .	143
9.8. Kecselárva összegyűjtése.	144
9.9. Egynapos kecselárva.	145
9.10. Tápon nevelt kecsgeivadék.	147
9.11. Frissen kelt kecsge lárva a műanyag nevelő medencében (fotó Szabó T.)	157
9.12. Előnevelt kecsge a TEHAG-ban (fotó Szabó T.)	158
10.1. <i>Horogsor készítésének ábrázolása egy középkori festményen (forrás: Türr István Múzeum, Baja).</i>	162
11.1. A világon, illetve Kínában megtermelt tokalakúak mennyisége tonnában a 2010-2017 közötti időszakban (forrás: FAO). . .	170
11.2. A világ 10 vezető kaviártermelő országa és a megtermelt kaviár mennyisége 2017-ben (forrás: Bronzi et al., 2019).	173

11.3. Mesterséges ívató csatorna tokfélék szaporításához (forrás: Chebanov és Galich, 2011). 1: körkörös ívató csatorna, 2: a tenyészállomány és az elfolyó víz csatornája, 3: ivadékcsatorna, 4: ivadéknevelő, 5: vízsebesség szabályozók, 6: vizsugárszivattyúk, 7: ívóhelyek, 8: ikraöblítő csövezet, 9, 16: vízvezetékek, 10, 17: csapok, 11. medence, 12: ivadékgyűjtő tálca, 13: belső víztest, 14: lecsapoló szűrők, 15: szivattyúház, 18, 19: zsilipszabályozók, 20, 21: védőhálók, 22: kiemelhető védőháló a nagyobb halak számára, 23: átjárók, 24: gézlapok, 25: a gézlapokat tartó rácsok kivételére és behelyezésére szolgáló vájatok, 26. gézlap tartó rácsok, 26. mozgatható felszíni öblítő csövezet.	177
12.1. <i>Saprolegnia</i> sp. (Fotó: Hoitsy Márton)	187
12.2. <i>Ichthyophthirius multifiliis trophont</i> (Fotó: Hoitsy Márton) . .	190
12.3. <i>Trichodina</i> sp. (Fotó: Hoitsy Márton)	190
12.4. Idegentest víza (<i>Huso huso</i>) gyomrában (CT felvétel: Petneházy Őrs, Donkó Tamás, Csehó Lilian, Hoitsy Márton).	207
12.5. Ép és deformált úszójú vágótokok (Fotó: Hoitsy György, Hoitsy Márton).	208

Táblázatok jegyzéke

1.1. Tokalakúak rendjébe tartozó fajlista természetes elterjedési területükkel (Billard és Lecointre (2001) nyomán módosítva). . .	17
2.1. Hazai tokfajok úszósugarainak és csontvértjeinek száma, valamint a bajuszsálak elhelyezkedése. o-sz: a bajuszsálak az orrcsúcs és a szájnylás között féltávon erednek; o: a bajuszsálak az orrcsúcshoz közelebb erednek; sz: a bajuszsálak a szájnyláshoz közelebb erednek; i: a bajuszsálak hátrasimítva elérik a szájnylást; n: a bajuszsálak hátrasimítva nem érik el a szájnylást.	28
3.1. Különböző tokfajok úszási viselkedésének adatai vándorlásuk során (McKenzie et al. 2007).	34
3.2. Egyes tok fajok becsült legnagyobb testhossza, testtömege, maximális kora, valamint az ivarérettség elérésének éve és két év között eltelt évek száma	40
3.3. A kecsége (<i>Acipenser ruthenus</i>) egyes években elért teljes testhossza és testtömege.	41
5.1. Jelenleg ismert tokfajok természetes állományainak fenyegetettsége	59
5.2. Az európai tokfajok helyzete az egyes nemzetközi egyezményekben	61
6.1. A tokfajok haploid sejtmagi genom mérete, kromoszóma száma és ploiditása. A.: <i>Acipenser</i> ; H.: <i>Huso</i> ; Ps.: <i>Pseudoscaphirynchus</i> ; S.: <i>Scaphirynchus</i> ; * mikroszatellit vizsgálatok alapján becsült érték; ** genom méret alapján becsült érték; ^{CR} súlyosan veszélyeztetett (Pisano és mtsai. 2007 nyomán kiegészítve) . .	76
6.2. Spontán poliploidok előfordulása a tokfélékben (Gill és mtsai. 2015 nyomán).	77

6.3. A NAIK HAKI tok élő génbankjának jelenlegi helyzete fajok, illetve állományok tekintetében (2019. őszi állapot).	94
7.1. Egyes takarmány alapanyagok energia hasznosulása és lát- szólagos fehérje emészthetősége szibériai tokban.	108
7.2. Szibériai tok esszenciális aminosav szükséglete.	109
7.3. Jelentősebb arányban előforduló táplálékok megoszlása a szibériai tok béltartalmában.	109
8.1. A viza, a vágótok, a szibériai tok, a közönséges tok és a ke- csege fontosabb szaporodásbiológiai jellemzői (Chebanov és Galich, 2011).	112
9.1. Tokfajok neve, élőhelye, maximális testtömege, az ivarééréshez szükséges idő és az ivarérett állatok súlya (Rónyai, 2017. In- tenzív haltenyésztés)	136
11.1. A 2017-ben toktenyésztésben vezető országok által megter- melt tokalakúak mennyisége (t) a 2010-2017 közti időszakban (forrás: FAO)	169

3. fejezet

Élettan, növekedés és környezeti igények

Staszny Ádám, Weiperth András, Juhász Vera és Ferincz Árpád

3.1. A tokalakúak élettani sajátosságai

3.1.1. Kültakaró

HALAK esetén a bőrnek számos funkciót kell ellátnia. Elsődlegesen védő funkciója van, ezen kívül számos anyagtranszport folyamatban vesz részt, ami egyrészt a gáztranszport, másrészt a különböző sókoncentrációhoz történő alkalmazkodás során játszik szerepet. Ez utóbbi különösen fontos a tokfélék anadrom fajai esetén. Fontos szerepet játszik a hőszabályozásban, amit a bőr alatti hajszálerek átmérőjének változtatásával képes kivitelezni. A bőrnek a kiválasztásban is fontos szerep jut. Egyes káros és felesleges anyagok az erekből a bőrbe, onnan pedig a környezetbe távoznak. A fentiek mellett kiemelkedő szerepe van a környezetből érkező ingerek érzékelésében is, azaz érzékelő funkciója is van. A bőrben hő-, nyomás-, és kémiai ingereket érzékelő receptorok ülnek.

A halak bőre alapvetően két rétegből alakul ki. A felső, el nem szarusodó laphám (*epidermis*) és alatta az irha (*corium*). Az epidermis változó számú, általában 10-30 sejtsorból épül fel. A bőr vastagsága fajtól, életkortól és testtájtól is függ. Az epidermis rétegben nyálkatermelő sejtek is megtalálhatóak. A termelt nyálka csökkenti a súrlódást és véd a mechanikai sérülésektől. Az irharétegben idegek, vérerek, pigmentsejtek, zsírsejtek, bőrcsontok, pikkelyek és csontvérték is előfordulhatnak. A valódi tokfélék bőrében, a korábban már részletesen taglalt csontvérték alakulnak ki, a test hosszanti tenge-

lye mentén 5 sorban. Egy sort találunk a háton, kettőt a hal két oldalán és szintén kettőt a hason. A csontvért sorokban ülő vérték száma sok esetben faji bélyeg. A legtöbb faj juvenilis egyedének vértjein fogszerű, éles képződmény található, ami a korral általában eltompul. Ezen kívül számos faj esetén a teljes vért sorok is elkezdenek felszívódni, illetve besüllyedni a bőrbe. Legjobb példa erre a sima tok (*Acipenser nudiiventris*), ahol a hasi vért sorok teljesen felszívódnak. A vértéken kívül a tokfélék farokúszójának felső szegélyén fejletlen ún. ganoid pikkelyeket is találunk, melyek rombusz alakúak. Ezek a pikkelyek izopedinből és cosminből épülnek fel, felszínükön pedig ganoin réteg alakul ki. Ezen kívül számos fajnál megfigyelhetőek a fő csontvért sorok között ún. bőrcsontok is, amik kifejezetten érdekessé teszik a bőrt.

3.1.2. Belső váz

A halak belső, csontos váza nem olyan erősen fejlett, mint a szárazföldi gerinceseké, köszönhetően a speciális életérnek. Legfontosabb szerepe a belső szervek védelmében, illetve a hozzá tapadó izmoknak köszönhetően a mozgásban van. Tokalakúaknál a csontosodás alacsony fokú, a gerinchúr (*chorda dorsalis*) egész életük során, a testhossz háromnegyedében megmarad. Vázrendszerük négy nagy csoportból áll, a koponyából, a gerincoszlopból, a bordákból (amik a halak esetén lengőbordák), valamint az úszók támasztókészülékeiből áll. A koponya a tokfélék esetén porcos, nagyon kevés csontosodással (3.1 ábra), nagyobb része a zsigeri koponya (*viscerocranium*), kis része pedig az agykoponya (*neurocranium*).

Tokfélék esetén szintén speciális, hogy a fecskendőnyílás (*spiraculum*), ami a kopolyúrás maradványa, egész életük során megmarad. Ez az életmódjukból adódó speciális légzési folyamatot segíti. Szintén ősi bélyeg, hogy az alsó állkapocs nem kapcsolódik közvetlenül a koponyához, egy ún. hyoid ív kapcsolja össze őket: a felső állkapocs a koponyához egy függesztőszalagon (*ligamentum*) keresztül kapcsolódik, kaudálisan pedig a hyomandibuláris csonttal, e miatt sorolták őket régebben a cápák közé.

3.1.3. Izomzat és úszás

A halak izomzata a többi gerinceshez hasonlóan két fő típusból épül fel, a zsigeri szervekben megtalálható simaizomból és a harántcsíktal izomból. A harántcsíktal izom további két típusba sorolható, egyrészt a mozgásban szerepet játszó vázizomra és a szívet felépítő szívizomra. A simaizom a harántcsíktal izomszövethez képest kisebb erőkifejtésre képes, azonban azt sokkal hosszabb ideig képes kifejteni, vegetatív idegrendszeri szabályozás



3.1. ábra. Rövidorrú tok (*Acipenser brevirostrum*) agykoponyájának és a gerincoszlop feji végének felülnézeti fotója egy 960 mm-es standard testhosszú nőstény egyednél. Rózsaszínnel a csont, míg fehérrel a porcos részek. (Hilton et al. 2011).

alatt áll. A vázizomzat esetén megkülönböztethetünk vörös és fehér izmot. Előbbinek rostjaiban magasabb arányban található sarcoplasma és kevesebb a myofibrillum, ami jellegzetes csoportosulást, Conheim-mezőket alkotnak. A tokféléknél, csakúgy, mint a legtöbb halnál, jóval magasabb a fehér izom aránya. A hal mozgása során a gerincoszlop két oldalán végigfutó izomtömeg antagonista módon működik, azaz az egyik oldal kontrakciója-kor a másik oldal elernyed, ezáltal a test oldalirányba hajlik.

Vándorló sőregtok (*Acipenser stellatus*) és vágótok (*Acipenser gueldenstadii*) esetén megfigyelték, hogy az áramlással szembeni úszás nem folyamatos. Az aktív úszási időszakokat rendszeresen megszakítják pihenőidőkkel. Az egyes fajok eltérő úszási sebességet mutattak a vizsgálatok során (3.1 táblázat). Több esetben próbálták vizsgálni a tokfélék úszási hatékonyságát ún. úszási alagútban, a vízáramlással szemben azonban számos esetben tapasztalták azt a viselkedési formát, amikor az egyedek az alagút alá süllyedtek és mellúszóikkal kitámasztva tartották meg magukat.

3.1.4. Emésztő szervrendszer és táplálkozás

Mivel a tokfélék táplálkozásával egy külön fejezet foglalkozik, ezért itt csupán néhány anatómiai sajátosságra térünk ki. A tokfélék táplálkozási és szaglási rendszere rendkívül érzékeny. A szájüregükben 14 érzékelési zónát különítettek el, melyből 8 táplálkozási receptorokból áll. Az egyedfejlődés során ezen zónák alaktani paraméterei megváltoznak. A szájüreg dor-

3.1. táblázat. Különböző tokfajok úszási viselkedésének adatai vándorlásuk során (McKenzie et al. 2007).

Fajnév	Testhossz (cm)	Egyed-szám	Sebességtartomány cm·s ⁻¹	Átlagos sebesség cm·s ⁻¹	T (°C)	Vízterület
<i>Acipenser sp.</i>	100	6	130-500	165	20	Volga Oroszország
Fehér tok (<i>A. trans-montanus</i>)	71	15	12-25	0,17-0,25	12-22	Snake-folyó, USA
Sima tok (<i>A. nudiiventris</i>)	80-130		5-70	0,05-0,9		Volga, Oroszország
Vágótok (<i>A. gueldenstaedtii</i>)	10-120			33	0,3-0,5	Kubán, Oroszország
Lapátorrú tok (<i>P. spathula</i>)	34-43	32	1-68	10-24	2-22	Missouri-folyó, USA
Lapátorrú tok (<i>P. spathula</i>)	84-100	6	0-111		24-29	Keystone-víztározó, USA

salis (háti) és ventralis (hasi) részén található zónák morfológiája hasonló és kiegészítik egymás működését. A szájüreg legnagyobb érzékelési zónája a komplex felépítésű száypad. Bajuszszálaikon már az exogén táplálkozás megkezdésekor kialakulnak az első ízérzékelő receptorok.

Nyelőcsövük rövid, izmos falú. Többrétegű, el nem szarusodó laphám borítja, melyben mucintermelő sejtek találhatóak. Ezt követi kívülről a hosszanti és körkörös lefutású simaizomréteg, melyet savós hártya határol. A gyomor nem különül el határozottan, csupán egy tágulat az előbélben. A középbél nem tagolódik szakaszokra, belső felszínét a porcos halakra jellemző spirális redő növeli. Itt történik a felszívás jelentős része, a lebontást a gerincesekre jellemző enzimek végzik. Pylorus-függelékük egy közös csatornán kapcsolódik a bélcsatornához a közép- és utóbél határán. Az utóbélben történik a víz visszaszívása.

3.1.5. Légzőszervrendszer és légzés

Tokfélék esetén nem beszélhetünk jól fejlett kopolytűfedőről (operculum), csupán egy ún. preoperculum alakul ki. Ennél a csoportnál, feltehetően a bentikus táplálkozásának köszönhetően, két úton történhet az oxigénben gazdag víz átáramoltatása a kopolytűívek között. Nyíltvízben történő tartózkodás esetén, a más fajoknál már megszokott folyamat játszódik le. Először a kopolytű zárt állapotban van, a száj nyitva. A száypad csontjainak lesüllyesztésével a szájüreg térfogata megnő, ezért beáramlik a víz. Ezután száját becsukja és a szájüreg térfogatcsökkentésével átpréseli a vizet a kopolytűüregbe. Ekkor megtörténik a gázcsere, majd a kopolytű nyitásával a víz kiáramlik. Abban az esetben, mikor az üledékben keresi táplálékát, első lépésként nem a szájüregen keresztül kerül be a víz a kopolytűüregbe, hanem a korábban már említett fecskendőnyíláson át. Az itt leírt folyamat természetesen nem szakaszosan megy végbe, a vízáramlás majdhogynem folyamatos a légzés során. Egyes tanulmányok szerint gázcseréjük 10%-át is kiteheti a bőrlégzés.

Úszóhólyagjuk nyílt típusú, amely azt jelenti, hogy egész életük során összeköttetésben áll a bélcsatornával. Ennek ellenére és sok más fajjal ellentétben gázcserére nem használják az úszóhólyagot, ami abból is látszik, hogy a szervről hiányzik a csodarece (*rete mirabile*).

3.1.6. Keringési szervrendszer

A tokfélék keringési rendszere zárt, egy vérkörrel rendelkeznek. Szívük a test középvonalában, a kopolytűk mögött és alatt helyezkedik el, négy szakaszra osztható, melyek a sinus venosus, a pitvar, a kamra és a conus arte-

riosus. A tokfélék szívének különlegessége, hogy szívkamrájuk egy ún. noduláris szövetet tartalmaz, melynek felépítése a csecsemőmirigyhez hasonló és limfociták, valamint fehérvérsejtek kezdeti formáit tartalmaz. A testből a vér a Cuvier-vezetéken, valamint a máj vénáiból kerül át a sinus venosusba. Innen halad tovább a pitvarba, majd a kamrába. A kamrából a szív a conus arteriosusba pumpálja a vért, ahonnan a hasi aortán és a kopolyúartériákon keresztül jut el a kopolyúba. Itt történik a gázcsere, majd a háti aorták összeolvadásával indul egyrészt a feji artériába, másrészt a háti aortán át a test többi részébe. Adriai tok (*Acipenser naccarii*) esetén, 23°C-on, 60-62 perc⁻¹-es pulzust és 2,5-3kPa vérnyomást mértek a háti aortában.

3.1.7. Kiválasztó szervrendszer

A kiválasztó szervrendszernek alapvetően két fő feladata van. Egyrészt a sejtek anyagcsere-folyamatai során képződő káros és felesleges anyagok eltávolítása, másrészt a vér optimális pH-viszonyainak fenntartása. Halaknál a vese mellett fontos szerepet játszik ezen folyamatokban a kopolyú, a lép és az epe, valamint bizonyos mértékig a bőr is. A vese elsődleges funkciója a vizeletképzés a vérplazma szűrletéből, mely során a víz, bizonyos kationok, glükóz és aminosavak visszatartásra kerülnek, míg a káros anyagok, főként a fehérje-anyagcsere egyes végtermékei eltávolítása történik. Ezen kívül a tokfélék esetén a vese fontos szerepet játszik a víz sókoncentrációjának változása során a homeosztázis fenntartásában.

3.1.8. Érzékszervek

3.1.8.1. Szaglás és ízérzékelés

A tokfélék egyik legfontosabb érzékszerve az íz- és szagérzékelés. A rosztrumon, a húsos ajkakon valamint az erre a célra kialakult bajuszszállakon is számos kémiai receptor ül. Már a korai lárvafejlődés során kialakulnak ezek a receptorok, amik segítik a táplálék megkeresését. Sokkal nagyobb szerepet játszik a táplálék felkutatásában, mint a szem, hiszen az üledékben turkálva keresi zsákmányát.

3.1.8.2. Látás

A tokfélék szeme egykamrás, hólyagszem típusú. Látásuk nem fejlett, amit jól mutat a testükhöz viszonyított apró szemük, valamint a középagy alacsony fejlettségi szintje is. A szem sejtjeiből arra következtetnek, hogy képesek a színlátásra. Szemükben a cápákhoz hasonlóan guanin-réteg is található, ami felerősíti a beeső fényt.

3.1.8.3. Hallás

A tokalakúak rendjébe tartozó fajok esetén kimutatták, hogy érzékenyek a 100-500Hz frekvenciatartományú hangokra. Képesek felismerni a szaporodási időszakban a fajtársak által kiadott hangokat. A halaknak csak belső fülük van, amelyben megtalálható a hallás-egyensúlyozás érzékszerve. A három félkörös ívjárat a tokfélélknél is megtalálható, azonban a tömlőcskájuk (*utriculus*) nem osztható fel zsákocskára (*sacculus*) és kiöblösödő *lagena*-ra. Zsákocskájukban olyan módon helyezkednek el a szőrsejtek, hogy képesek meghatározni a hang irányát mind függőleges, mind vízszintes irányban. Hasonló felépítésű és azonos fejlődésű szerv az oldalvonalszerv, amely a víz rezgéseit és áramlását érzékeli.

3.1.8.4. Elektromos érzékszerv

Az elektroreceptoroknak a kanalastokfélék (*Polyodontidae*) esetén van komoly jelentősége, hiszen lapátjukon 75 000 elektroreceptor található (3.2 ábra), amelyet antennaként képes használni. Ennek a rendkívül érzékeny szervnek célja, hogy a planktonikus zsákmányállatokat megtalálja. A teljes apparátus érzékenysége $10 \mu\text{V}\cdot\text{cm}^{-1}$ érzékenységi küszöbértékkel rendelkezik, ami jóval nagyobb érzékenységnél felel meg, mint amire az egyes receptorok önmagukban képesek. Kizárólag ezzel az érzékszervükkel képesek a zsákmányszervezeteket 8-9 cm-es távolságról érzékelni.

3.2. Életkor és növekedés

A tokalakúak rendjébe tartozó fajokra általánosságban jellemző az igen hosszú élettartam, amihez lassú növekedés és a legtöbb ismert halfajhoz képest késői ivarérettség társul. Az egyes fajok várható maximális mérete természetesen erősen változik (3.2 táblázat), valamint figyelembe kell venni, hogy a csoportba tartozó fajok többsége anadrom életmódot folytat, azaz a tengerben vagy brakkvízben élnek, azonban szaporodni felvándorolnak a folyókba. A növekedés szempontjából ez azért fontos, mert amellett, hogy növekedésük a sós vízben gyorsabb, az anadrom fajoknál sok esetben megfigyelték, hogy édes vízben üres a gyomruk. Sőt, atlanti tok (*Acipenser oxyrinchus*) esetén azt találták, hogy míg az átlagos éves tömegnövekedése tengeri környezetben elérheti a 20%-ot, addig édes vízben 12%-al csökken a testtömege.



3.2. ábra. Lapátorrú tok (*Polyodon spathula*) fejének ventrális nézete (Fotó: Ferincz Árpád).

3.2.1. Az életkor megállapítása

A halak életkorának becslésére számos módszert fejlesztettek. A mérsékelt égövi halfajok esetén, poikilotherm állatokról lévén szó, a növekedés oly mértékben lecsökken, hogy minden csonton illetve pikkelyes fajok esetén a pikkelyeken is évgyűrűk alakulnak ki. Mivel a tokalakúaknak nincs, vagy csak nagyon fejletlen pikkelyeik vannak, ráadásul csontosodásuk sem teljes, ezért a korbecslés lehetősége igencsak korlátozott. Az egyik módszer a kor becslésére, illetve a növekedés visszaszámolására a mellúszó első, elcsontosodott úszósugarának csiszolat-vizsgálata, a másik valamelyik hallócsont (*otolith*) csiszolatának vizsgálata. Ez utóbbi azonban mindenképpen az egyed pusztulásával jár. Ez az eljárás annyira jól működik, hogy az egyesült államokbeli James-folyó jelenlegi atlanti tok (*Acipenser oxyrinchus*) állományának korbecslését és növekedését a múzeumi, 400 éves mintákkal is össze tudták vetni, amikor a faj kolonizálta a vízterületet. Azt találták, hogy a korai állomány nagyobb és öregebb példányokból állt, növekedésük pe-

dig elmaradt a maiakénál. Ezt összefüggésbe hozzák a nagyobb populációs denzitással illetve az alacsonyabb vízhőmérséklettel.

3.2.2. Élettartam

A halak várható élettartamát viszonylag nehéz meghatározni, főként olyan esetben, ha jellemző a vándorló életmód. A korbecslés és a növekedésvizsgálatok alapján, az adatokra illesztett matematikai modellel lehetséges megadni az „elméletileg” elérhető legnagyobb testméretet. Ezt a kalkulációt több faj esetén megtalálhatjuk (3.2 táblázat). Természetesen a növekedés és a kondíció nagyban függ az adott élőhelyre jellemző abiotikus és biotikus környezeti feltételektől (pl. vízhőmérséklet, táplálékellátottság, stb.).

3.2.3. Növekedés és testméretek

Ahogy a fejezet bevezetőjében már írtuk, a tokalakúak fajaira az igen nagy testméret – gondoljunk csak a vizára, ami a legnagyobb édesvízi halfaj –, valamint a lassú növekedés jellemző. Részletes adatokat főként a posztembrionális és fiatalkori növekedésükről találunk. Általánosságban elmondható, hogy a termékenyítéstől számítva nagyjából 200-250 órára kelnek a hallárvák. Keléskor a lárva általában 6-15 mm-es teljes testhosszal rendelkezik. Több faj nem táplálkozó lárvája (lénai tok, rövidorrú tok, sőregtok) 2-3 napig pelágikus életmódot folytat (ez viza esetén 7-8 nap). Ez idő alatt az áramlás sodorja őket a folyón lefelé, akár napi 40 km-t is. Ennek oka a szikholýag tápanyagainak tartalékolása a posztembrionális fejlődésre. A jelenleg még legnagyobb számban előforduló tokfélénk, a kecsge 9 mm-es teljes testhosszal kel ki az ikraburokból. Kilenc nappal a kelés után (DAH – days after hatch) tér át a külső táplálékfelvételre. Ekkor már 15-17 mm-es teljes testhosszal rendelkezik. Mire eléri a lárvaállapot végét (39-43 DAH és 50-58 mm-es teljes testhossz), úszóinak kialakulása majdnem befejeződött. Lárva- és korai juvenilis állapotában a napi növekedése $0,33-4,23 \text{ mm} \cdot \text{n}^{-1}$, míg tömeggyarapodása $0,0018-1,64 \text{ g} \cdot \text{n}^{-1}$. Specifikus növekedési rátája (SGR – specific growth rate) ebben az időszakban $25,65-2,73\% \cdot \text{n}^{-1}$. Hasonló növekedési ütemet jegyeztek fel a sőregtoknál, viszont a szibériai tok és a vágótok ennél gyorsabban növekszik, a viza pedig még ez utóbbi kettőt is túlnövi már ebben a korban. Érdekes megfigyelés a lénai tok esetén, hogy 3 DAH korban még pozitív fototaxis tapasztalható náluk, a fehér aljzatot preferálják. Hosszabb távú növekedési ütem leírást a hazai fajok közül csak a kecsge-re találtunk a szakirodalomban, amit a 3.3 táblázatban mutatunk be.

Azt is megfigyelték, hogy a fotoperiódus jelentősen befolyásolhatja a növekedési ütemet, annak ellenére, hogy néhány 80-as évekbeli orosz monog-

3.2. táblázat. Egyes tok fajok becslött legnagyobb testhossza, testtömege, maximális kora, valamint az ivaréris elérésének éve és két ívás között eltelt évek száma

Faj neve	Legnagyobb testhossz (L_{inf}) (cm)	Legnagyobb testtömeg (W_{inf}) (kg)	Életkor (év)	Ivárérés (év) ♀	Ivárérés (év) ♂	Ivari ciklus (év) ♀	Ivari ciklus (év) ♂
Tavi tok (<i>A. fulvescens</i>)	420	370	60	20-28	18-20	4-6	2
Fehér tok (<i>A. transmontanus</i>)	650	800	>100	15-20	12	2-6	2-4
Vágótok (<i>A. gueldenstaedtii</i>)	230	110	50	10-16	8-13	4-6	2-3
Simatok (<i>A. nudiventris</i>)	220	120	40	12-14	6-12	2-3	1-2
Kecsege (<i>A. ruthenus</i>)	120	16	25	4-8	3-5	1-2	1-2
Sőregtok (<i>A. stellatus</i>)	220	60	35	8-14	6-12	3-4	2-3
Viza (<i>Huso huso</i>)	600-900	1500	>100	14-20	10-16	4-8	4-7
Lénai tok (<i>A. baerii</i>)	200	210	>60	24-28	18-24	3-5	2
Adriai tok (<i>A. naccarii</i>)	200	150	50	8-12	6-8	2-4	2-3
Lapátorrú tok (<i>P. spathula</i>)	250	100	55	10-12	6-7	2-3	2-3

3.3. táblázat. A kecsege (*Acipenser ruthenus*) egyes években elért teljes testhossza és testtömege.

	Kor (év)												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
testhossz (mm)	250	350	400	440	465	490	516	546	561	596	610	625	660
testtömeg (g)	53	174	250	320	400	462	525	645	720	860	1014	1199	1456

ráfia szerint ennek nincs hatása a növekedésre. Egy vizsgálat szerint a 4 hónapos viza esetén, szélsőséges, 24 órás megvilágítás mellett 15%-al csökkent a növekedés sebességes, mint 16/8 órás fotoperiódus esetén. Érdekes, hogy ezzel szemben sima tok esetén a legjobb növekedés a 24 órás megvilágítás mellett volt tapasztalható. Kecsege esetén egy 8 hónapos vizsgálatban a kontrollhoz, a természetes fényciklushoz viszonyítva 39%-al gyorsabb növekedést értek el 24 órás megvilágításnál, ezzel szemben 33%-os testtömegcsökkenést mértek teljes sötétség esetén. Lénai toknál a legjobb növekedést 12, 16 és 24 órás megvilágítás mellett érték el, az optimális megvilágítás 5-20,3%-al növelte a táplálékfelvételi hajlandóságot és 11,7-12,5%-al a takarmány-hasznosítási együtthatót.

3.3. Környezeti igények és tűrőképesség

A tokalakúak, mivel a mérsékelt égövi viszonyokhoz adaptálódtak, viszonylag tág határok között képesek tolerálni a víz hőmérséklet változásait. Legtöbbjük euryhalin, azaz jól tolerálják a sósvízi környezetet is. Ezzel szemben az oldott oxigén koncentrációra kifejezetten érzékenyek mondhatók, még a kifejezetten érzékeny szivárványos pisztrángnál (*Oncorynchus mykiss*) is érzékenyebbek a hypoxiára. Ennek oka az ősi morfológiai és fiziológiai tulajdonságokkal összefüggő, kevésbé hatékony oxigénháztartásuk.

A legizgalmasabb kérdés a tokalakúak esetén mégis az ozmoregulációjuk, azaz az adaptálódásuk a különböző sókoncentrációjú vízi környezetekhez. Adriai tok esetén vizsgálták az adaptációt. Sok faj a hyperozmotikus viszonyok között tengervizet „iszik” az ozmotikus egyensúly fenntartására és a bélcsatornában, tulajdonképpen sóalanítja a vizet. Azonban ennél a fajnál a bélcsatorna még 60 nap után sem mutatott az adaptációra utaló megváltozásokat. Fehér tok esetén bizonyították, hogy a korral nő az adap-

tációs képességük, így azt gondolják, hogy az ivarérettséggel függhet össze a kérdés. Kimutatták, hogy a vese nagyobb szerepet játszik tokfélék esetén a Na^+ -ionok eltávolításában, mint más tengervízben élő csontoshalak esetén. Az édesvízi életmódra teljes mértékben áttért kecsége esetén a vér ion-koncentrációja nőtt és izoozmotikussá vált a környezettel. A lénai tok hyperozmotikus körülmények között is képes megtartani a vér összetételének ion-koncentrációját, és a sőretok esetén is csak kismértékű változást diagnosztizáltak.