

Zárójelentés

Az egyedfejlődés során bekövetkező táplálékváltások és azok növekedést, illetve táplálékbázis felosztást érintő hatásainak vizsgálata balatoni halakon

című T 046222 sz. OTKA témáról

Bevezetés

A halak tömege a külső táplálkozás megkezdésétől (0.1-1 mg) életük végéig 4-8 nagyságrenddel növekszik. A növekedés során jelentősen nő a hal energiaigénye, így egyre több táplálékra van szüksége. A növekvő táplálékigény a morfológiai és energetikai (profitabilitás) akadályok miatt csak bizonyos korlátok között elégíthető ki úgy, hogy adott táplálékból fogyaszt többet a hal. Rendszerint eljön az a pont, amikor a halnak már a fogyasztott táplálék méretét is növelnie kell, vagy pedig más könnyebben és nagyobb mennyiségben megszerezhető táplálékra kell átállnia. Minthogy, azonban az egyes táplálék szervezetek mérete behatárolt tartományba esik, illetve, hogy az adott élőhelyen rendelkezésre álló táplálékkészlet méreteloszlása sem folytonos, a táplálék méretének növelése csak viszonylag szűk határok között történhet egy adott táplálék típus esetében. A táplálék méretének jelentősebb növeléséhez is rendszerint tehát egyben táplálékbázis váltásra is szükség van [1]. Ezen, fajonként jellemző, általában fejlődési állapothoz/mérethez kötött táplálékváltásokat hívjuk ontogenetikus táplálékváltásoknak. Az új táplálék megszerzéséhez a hal gyakran élőhelyének és/vagy táplálkozás szokásainak megváltoztatására is kényszerül. A táplálékváltás időszaka kritikus pontja a hal életének, hiszen a váltás egyfelől szükséges a hal fennmaradása és növekedése szempontjából, másfelől viszont a váltás során a halnak lényegesen új környezeti hatásokkal is szembesülnie kell. Mindez azt is jelenti, hogy az adott fajnak a növekedés során változik a táplálékhálózaton belüli szerepe (niche váltás). A táplálékváltás kihatással van mind a fajon belüli, mind a fajok közötti táplálék megosztásra és kompetícióra. A táplálékváltásokból adódóan például két alapvetően ragadozó-préda kapcsolatban álló faj között a teljes fejlődési skálát vizsgálva kimutatható táplálékmegosztás is, amely préda és a ragadozó korai fejlődési stádiumai között állhat fenn.

A halak igen mértékű növekedéséből adódóan a táplálkozási szokások és táplálkozási kapcsolatrendszer vizsgálatára tehát nem szorítkozhat csupán bizonyos méretcsoportok (rendszerint az ivarérett kor) figyelembevételére, és legkevésbé széles mérettartományok összevont kutatására. A halak anyagforgalmi szerepének és kapcsolatrendszerének feltárása csakis ontogenetikus skálázás mellett képzelhető el megfelelő alaposítással. Jelen OTKA kutatásaink e szemléletmódhoz illeszkedtek.

A pályázat célkitűzései

Célunk volt, hogy elemezzük 15 gyakori halfaj (1. táblázat), köztük több gazdasági-horgászati szempontból is jelentős fajok táplálkozásában megfigyelhető méretfüggő folyamatokat természetes életterükben, a Balatonban. A kiválasztott halfajok kifejlett korban jól reprezentálják a főbb táplálkozási formákat, plankton-, bentosz-, bevonat-, detritusz-, növény- és hal fogyasztók, illetve feltételeztük, hogy e fajok egyben jól reprezentálják a hazai halainkra jellemző ontogenetikus táplálékváltási sémákat is. A fajok kiválasztása során szempont volt az is, hogy lehetőleg minél szélesebb mérettartományban megbízhatóan gyűjthetőek legyenek. Védett fajokat nem vizsgáltunk.

Munkánk célkitűzéseit az következő fő kérdéscsoportokba rendeztük: Miként változik a jellemző balatoni halfajok tápláléka a növekedés során? Az egyedfejlődés során fellépő táplálékváltások szerint milyen funkcionális csoportok (guildek) különíthetők el a balatoni halaknál? Kimutatható-e a Balatonban a szokásos táplálékfejlődési sémában torzulás valamely vizsgált halfajnál - különös tekintettel a gyenge növekedést mutató fogassüllőre és dévérkeszrege? Állhat-e fenn tényleges versengés az egyedfejlődés valamely szakaszában az azonos táplálékbázist hasznosító fajok és korcsoportok között; avagy kimutatható térbeli-, és/vagy időbeni elkülönülés táplálkozásukban? Kimutathatóak-e az egyedfejlődés során bekövetkező táplálékváltások a vizsgált halfajok növekedési ütemében?

Anyag és módszerek

Célunk volt, hogy a vizsgált halfajoknak lehetőleg minél szélesebb méret spektrumát lefedjük munkánk során. Azaz a táplálék összetételét a táplálkozási szakasz megkezdésétől, a még számottevő mennyiségben jelenlévő, legnagyobb méretcsoportig bezárólag vizsgáljuk. Ez igen összetett mintavételezést igényelt. Tekintettel a vizsgálandó halfajok, sokszor korcsoportonként is eltérő élőhely használatára, számos élőhely mintázása volt szükséges. A különböző élőhelyek és különböző méretű halak sikeres mintázásához változatos halászati módszereket kellett alkalmaznunk. A gyűjtések fő eszköze a paneles kopoltyúháló volt, amely 5 és 80 mm tartományban 14 különböző szembőségű panelből állt (összességében általában 260 m teljes hosszban helyeztünk ki ilyen hálókat alkalmanként) és így a nyílt vízterületek élő 5 cm-nél nagyobb halak fogását biztosította. A nyíltvízi területeken az 5 cm-nél kisebb halakat a vízfenéken szánkós ivadékhálóval, míg a vízfelszínen keretes hálóval gyűjtöttük. E két utóbbi háló szembősége 2 mm, szélessége 1 m, míg magassága 0.5 m volt, és 5.4-5.8 km/h sebességgel vontattuk őket egy hajó segítségével. A parti sáv növényzettel borított és kövezett szakaszain a gyűjtéseket elsősorban egy kis teljesítményű akkumulátoros halászgéppel (Smith & Root Model 12-B POW, 400 watt) végeztük. A parti sávban a gyűjtésekhez használtunk még kerítőhálót (hossz 109 m, zsák szembősége 9 mm) és a korai ivadékhöz 1 mm szembőségű szákat.

A kívánt összetételű és mennyiségű minták begyűjtése hosszadalmas feladat volt, de a pályázat ideje alatt ezt végül is sikerült megoldani. A 15 halfajból 11-nél ténylegesen a teljes életszakaszból sikerült megfelelő mennyiségű mintát gyűjteni, 2 halfaj (sügér és ezüstkárász) esetében a legkorábbi életszakasz ($L < 20$ mm) kivételével (ennek oka e halfajok kis egyedsűrűsége, illetve, hogy e méretű halak évente csak 2-3 hétig fordulnak elő) szintén a teljes mérettartományban sikerült kellő mintát gyűjtenünk (1. táblázat). A pontynál a 150 mm-nél kisebb egyedek előfordulása a Balatonban nagyon ritka, aminek oka, hogy a ponty természetes módon alig szaporodik a tóban, jelenlegi állománya a 150-350 mm-es méretnél telepített egyedekre épül. A tóban előforduló pontyállományt gyűjtéseink így szintén kitűnően reprezentálták. A gyűjtések során problémánk ténylegesen csak a garda korai fejlődési stádiumaival volt. A garda a tó nyíltvizén a dévérkeszeg és a küsz mellett a legtömegesebb őshonos halfaj, ezért is különösen érthetetlen, miért is nem sikerült a négy év során egyszer sem 100 mm alatti példányait gyűjtenünk. E probléma a balatoni munkáinknál sajnos már régóta fennáll, szemben más vizekkel, pl. Fertő-tó, ahol a garda e méretcsoportjai is jól mintázhatók.

A gyűjtött 8-10 cm-nél nagyobb halakat határozás és egyedi mérés után felbontottuk, majd bélcsatornájukat 4%-os formalinban fixáltuk. A kisebb halakat egészben tartósítottuk, ezek mérése és boncolása később a laboratóriumban történt.

A halak táplálékát az emésztőrendszer kezdeti szakaszának tartalmából határoztuk meg. A gyomorral rendelkező halaknál a gyomrot, míg gyomorral nem rendelkezőknél a bélcsatorna

első harmadát vizsgáljuk. A négy év során összességében a 15 halfaj 6815 egyedének béltartalmát elemeztük. A felboncolt halak száma még ennél is jóval nagyobb volt, ám sok esetben (főként a dévérkeszeg, a fogassüllő és a balin esetében) üres volt a halak bélrendszere. A táplálékot minden esetben a lehető legalacsonyabb rendszertani kategóriáig határoztuk meg. A közösségi szintű elemzésekhez a figyelembe vett táplálék kategóriákat harmonizáltuk, így ezen elemzéseknél az összevonásokat követően a következő 24 táplálék csoportot különböztettük meg: vándorkagyló lárva, Rotatoria, Copepoda, Cladocera kivéve Leptodora kindtii, L. kindtii, Ostracoda, Oligochaeta, üledéklakó Chironomidae lárva, és báb; nem üledéklakó Chironomidae lárva, és báb, Corophium curvispinum, Dikerogammarus spp., Limnomysis benedeni, Isopoda, Dreissena polymorpha, Gastropoda, egyéb vízi makrogerinctelenek, vízre hullott (nem vízi életmódú fajok, ill. stádiumok) ízeltlábúak, kovaalga, zöld fonalas algák (főként Cladophora spp.), magasabbrendű vízinövények, detritusz, hal, egyéb. Szűkebb körű vizsgálatok esetében esetenként ennél nagyobb felbontásban is figyelembe vettük a táplálék összetételét. A fogyasztott táplálék összetételét minden esetben tömegarányban határozzuk meg a jelenleg legelfogadottabb eljárások alapján [2].

Az egyedfejlődés során fellépő folyamatok elemzéséhez a halakat méretcsoportokba osztottuk. Az 5-800 mm-es testhossz tartományon belül összesen 18 méretcsoportot képeztünk, így fajonként 6-18 méretcsoportot vizsgáltuk, összességében pedig a 6815 értékelt hal 180 mintacsoportot képezett a méretet tekintve.

A táplálék összetételében esetlegesen fennálló faj-, méret-, terület-, illetve évszak függő különbségeket a százalékos adatok $\arcsin(x_{ij}/100)^{0.5}$ transzformációja után diszkriminancia analízissel vizsgáltuk [3]. A halak táplálkozási stratégiáját méretcsoportonként az Amundsen és mtársai [4] által módosított Costello-féle grafikus eljárással elemeztük. A fajon belüli- (korcsoportok közötti) és fajok közötti táplálék átfedést a százalékos átfedési index alapján jellemeztük [5]. Amennyiben ezen index értéke 60% feletti akkor az átfedés a gyakorlati tapasztalatok alapján ökológiai szempontból jelentősnek tekintendő [6]. A funkcionális táplálkozási csoportok fajon-, illetve és közösségen belüli szinteken történő elkülönítésére klaszter analízist alkalmaztunk ($\arcsin(x_{ij}/100)^{0.5}$ transzformált adatok, Euklideszi távolság, UPGMA eljárás) amely során a meghatározott klaszterek homogenitását diszkriminancia analízissel teszteltük.

A növekedést a tervekben megjelölt nyolc halfaj (bodorka, balin, karika keszeg, dévérkeszeg, garda, ezüstkárász, fogassüllő és kősüllő) mellett a pontynál is vizsgáltuk. A halak korát és visszszámított növekedési ütemét a pikkelyek évgűrű szerkezete alapján határozzuk meg. Halanként 10-20 pikkelyt tartalmazó mintát vettünk, majd abból 5-6 hibátlan pikkelyt kiválogattunk, tárgylemezek közé ágyaztuk és kivetítő segítségével elemeztük. Az évgűrűk helyzetéből a visszszámított testhossz értékeket Fraser [7] képlete alapján képeztük. A számításhoz szükséges pikkelyek rádiusz-testhossz összefüggést a Ricker [8] által javasolt funkcionális regresszióval határoztuk meg. A pillanatnyi növekedési rátát Ricker [8] logaritmikus képlete alapján számoltuk.

Eredmények és értékelésük

A pályázat négy éve során összesen több mint 6800 hal béltartalmát határoztuk meg, a 4.5 mm-es vágódurbincs ivadéktól a 750 mm-es fogassüllőig (1. táblázat). Emellett meghatároztuk 2208 hal életkorát és növekedését. Az elvégzett munka a terveknek megfelelően zajlott. Az alábbiakban vázlatosan áttekintjük fontosabb eredményeinket.

1. táblázat. Az elvégzett béltartalom vizsgálatok fajonként és méretcsoportonként.

	Méretcsoport (mm)																Összesen		
	≤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
Rutilus rutilus	22	27	33	32	21	26	32	28	24	28	46	156	82	23					580
Scardinius erythrophthalmus		7	13	41	31	21	18	27	31	33	48	49	21						340
Aspius aspius	6	25	21	21	9	14	28	23	30	7	7	14	9	9	11	7			241
Alburnus alburnus	28	27	24	23	23	31	34	58	49	30									327
Blicca bjoerkna	7	11	15	14	19	18	25	25	22	22	33	117	44						372
Abramis brama	26	70	43	80	33	23	32	28	21	24	33	59	92	60	23				647
Pelecus cultratus										5	17	18	54	77	5				176
Carassius gibelio				9	14	16	15	22	20	22	34	26	41	76	43				338
Cyprinus carpio												22	32	43	80	30	20	6	233
Lepomis gibbosus	27	26	22	21	22	34	62	49	45	36	19	8							371
Perca fluviatilis			14	36	17	33	16	23	22	35	17	24							237
Gymnocephalus cernuus	66	25	44	65	40	53	70	163	41	12									579
Sander lucioperca	41	53	77	133	238	107	135	113	63	29	20	27	26	21	40	25	7	8	1163
Sander volgensis	40	56	77	94	43	83	73	112	28	28	29	45	77	44	10				839
Neogobius fluviatilis	40	27	21	21	42	47	48	81	32	13									372
Mindösszesen																			6815

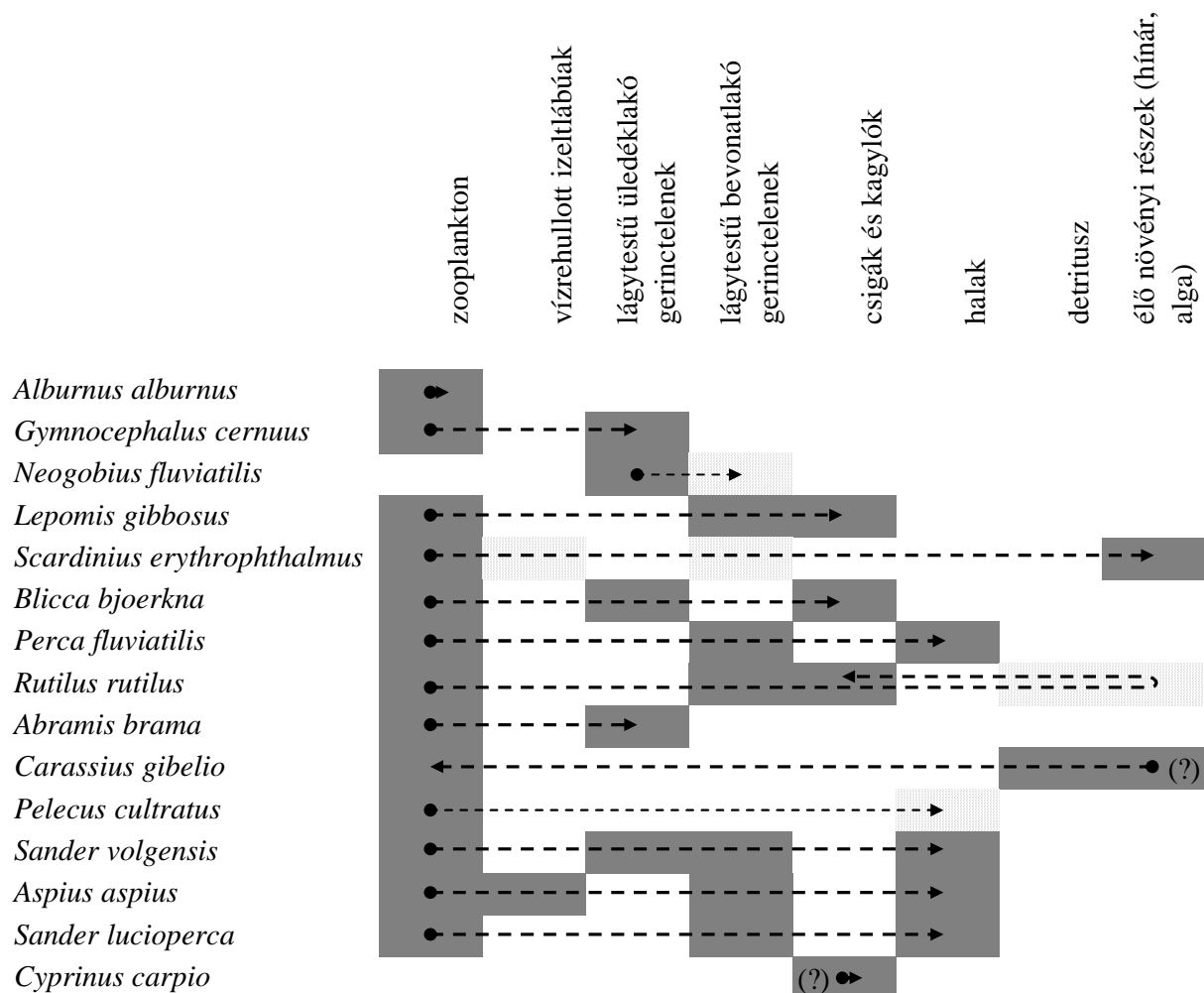
1. A táplálék változása a növekedés során, ontogenetikus táplálékváltások

A vizsgált halfajok mindegyikénél jelentősen változott a táplálék összetétele a testméret függvényében (1. ábra) [9, 10, 11, 12, 13, 14]. A legtöbb halfaj legalább életének kezdeti szakaszában fogyasztott apró planktonikus rákokat. A kifejlett korra jellemző táplálék összetétel elérése fajonként eltérően fokozatosan, vagy pedig nagyon határozott, szűk mérettartományhoz köthető táplálékváltásokon keresztül következett be. A legkisebb változások a vízközt élő és planktonot fogyasztó kűsz (Alburnus alburnus), valamint garda (Pelecus cultratus) táplálékában tapasztaltuk. E halfajoknál a planktonikus rákok életük teljes szakaszában meghatározó összetevői a tápláléknak, amely a nagyobb egyedeknél a kűsznél a vízfelszínre hulló rovarokkal és árvaszúnyog bábokkal, míg a gardánál halivadékkal és árvaszúnyog bábokkal egészül ki. Ezzel szemben, nagyon határozott és gyors táplálékváltásokat figyelhetünk meg a kifejlett korban ragadozó fogassüllőnél (Sander lucioperca), kőszüllőnél (S. volgensis) [12], balinnál (Aspius aspius), valamint a táplálékukat egyesével zsákmányul ejtő kistermetű makrogerinctelen fogyasztó halfajoknál, mint például a vágódurbincsnál (Gymnocephalus cernuus), a folyami gébnél (Neogobius fluviatilis) és a sügérnél (Perca fluviatilis) [9]. A szűrő és/vagy leelő táplálkozású pontyféléknél (pl., dévérkeszeg – Abramis brama, karika keszeg – Blicca bjoerkna, ezüstkárász – Carassius gibelio, bodorka – Rutilus rutilus, vörösszárnyú keszeg – Scardinius erythrophthalmus) ugyanakkor a táplálék jelentős változásai hosszabb fokozatos átmenet során következnek be. Hasonló jelenséget tapasztaltunk az idegen honos naphalnál (Lepomis gibbosus) is [9]. A pontynál (Cyprinus carpio) a tavi állományt adó 15-20 cm-nél nagyobb példányok határozott táplálékváltást már nem mutattak.

Kicsit részletesebben tekintve, a bodorka <10 mm-es lárvái apró planktonikus rákokkal és a vándorkagyló lárzával táplálkoznak. A 10-40 mm méretű ivadék táplálékában a planktonikus rákok szerepe csökken és nő az árvaszúnyog lárváké, kiegészülve a kovaalgákkal. 40-80 mm-es méretnél a bevonatlakó rákok (Amphipoda és Limnomysis benedeni), a kovaalgák és a puhatestűek a fő táplálékok. 80-140 mm-es méretnél megnő a detritusz fogyasztása, majd e méret felett jelenik meg a kifejlett egyedekre jellemző Mollusca-Cladophora dominálta táplálék. A további növekedés során a puhatestűek aránya nő az alga rovására. A vörösszárnyú keszeg kezdetben állati táplálékot, planktonikus rákokat, árvaszúnyog lárvákat, bábokat és vízre hulló rovarokat fogyaszt, később bevonatalkotó kova és zöldalgákkal táplálkozik, majd 60-70 mm-es mérettől fokozatosan áttér a hínár

fogyasztására, amely az ivarérett egyedek fő tápláléka. A balin ivadéka kezdetben zooplanktonnal, majd vízre hullott rovarokkal - főként árvaszúnyogokkal - táplálkozik, illetve az év második felétől már hal, főként naphal ivadék, fogyasztása is előfordul. 120-150 mm testhossz felett a balin már szinte kizárólag halat, főként küsz, fogyaszt, de alkalmanként jelentőssé válhat a vágódurbincs, a naphal, a folyami géb fogyasztása is, sőt megfigyeltük a fogassüllő ivadék fogyasztását is. A dévékeszeg tápláléka a növekedés során a planktonikus rákok irányából az üledékfauna felé változik. A dévékeszeg 10 mm alatt kerekeshérgelkkel és Copepoda rákokkal, míg a 10-140 mm-es méretnél Cladocera és Copepoda rákokkal táplálkozik. Az árvaszúnyog lárvák 80-100 mm-es mérettől jelennek meg a táplálékban, de csak a 225-250 mm-es mérettől válnak fő táplálékká. A karika keszeg táplálkozása fiatal korban a dévékeszegéhez hasonló, majd 120-160 mm-től áttér a bodorkára jellemző Mollusca-Cladophora dominanciájú táplálkozásra. A garda tápláléka a vizsgált mérettartományban döntő részben planktonikus rákokból áll, amelyen belül a növekedéssel párhuzamosan egyre inkább a Leptodora kindtii aránya válik jelentőssé. Ugyanakkor alkalmi halivadék fogyasztás, főként küsz, már 100 mm-es mérettől megfigyelhető, ennek jelentősége azonban a testmérettel csak kissé nő. A küsz egész életében döntően Cladocera, kisebb részt Copepoda rákokat fogyaszt, míg más állatcsoportok jelentősége a táplálékban csekély. Az ezüstkárász 80 mm alatti egyedei a kovaalgákat, a 80-200 mm-es egyedek a detrituszt, míg a 200 mm feletti példányok a zooplanktont részesítik előnyben. A ponty fő tápláléka a vándorkagyló. Emellett kisebb arányban árvaszúnyog lárvák és detritusz is szerepel az étrenden. A nagytestű, 500-600 mm feletti, nádban élő példányok táplálékában jelentősebb szerep jut a durvább növényi törmeléknek és a vízinövények, főként a nád magjának. A fogassüllő ivadéka kezdetben zooplanktont fogyaszt, amelyen belül 20 mm-es testhossz elérésétől fokozatosan nő a nagy testű Leptodora kindtii arány és az első nyár közepétől már megjelenik a táplálékban a Limnomysis benedeni is. Halfogyasztás a fogassüllőnél az első évben ritka és ekkor az rendszerint kannibalizmus takart. A halfogyasztásra történő átállás 100-120 mm-es méretnél következik be. A 100-400 mm-es halak a táplálékában a vágódurbincs, kisebb részt a küsz, míg az ennél nagyobb példányok (500-800 mm) táplálékában már egyre inkább a kifejlett dévékeszeg és garda dominál. A már 15 mm-es mérettől megfigyelhető kannibalizmus az idősebb korcsoportoknál is megmarad jelentős, 5-10%-os arányban. A kösüllő kezdő tápláléka szintén a zooplankton, amely 20-30 mm-es mérettől kiegészül üledéklakó árvaszúnyog lárvákkal és Limnomysis benedeni rákkal. 100-150 mm méretnél zooplankton szervezetek már alig fordultak elő a táplálékban. A kösüllő ekkor árvaszúnyog lárvákat, L. benedeni, L. kindtii, Corophium curvispinum és Dikerogammarus spp. rákokat fogyaszt. Hal fogyasztás is e méretnél fordult elő először. 150 mm-től már halakkal, főként vágódurbincs és a folyami géb, táplálkozott, illetve jelentős volt a kannibalizmus is. A folyami géb táplálékában a zooplankton soha sem játszik igazán fontos szerepet. Kezdő tápláléka a fenéken élő apró Chydoridae rákok képezik, majd 20 mm felett már döntően árvaszúnyog lárvákat fogyaszt, de a növekedéssel nő az Amphipoda rákok szerepe is. A vágódurbincs 30 mm-es méretig elsősorban planktonikus és bentikus kistrákokat fogyasztott (főként Copepoda és Ostracoda rákokat). Ezt követően áttért az üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok fogyasztására, amelynek aránya a növekedéssel megközelítette a 100%-ot. A naphal táplálékát fejlődésének korai szakában egy markáns élőhely váltás is befolyásolja. 15 mm méretig a naphal a nyíltvízen él és planktonikus kistrákokkal, főként Cladocera rákokkal táplálkozik. Ezt követően a naphal kihúzódik a parti sávba, ahol élete hátralevő részét tölti. Itt kezdetben árvaszúnyog lárvákkal és bábokkal, illetve Amphipoda rákokkal táplálkozik. A következő táplálékváltás az 60 mm-es méret elérésével következik be, amikor is jelentőssé válnak a táplálékban a puhatestűek, főként a csigák. A legnagyobb példányok (>120 mm) halivadékot is fogyasztottak. A sügér 20 mm-es méretig fogyasztott számottevő mennyiségben zooplanktont, ezt követően bevonatlakó árvaszúnyog lárvák és

Limnomysis benedeni képezte táplálékának döntő részét. 80-150 mm-es méretnél a táplálékot főként a Dikerogammarus fajok képezték, míg 150 mm-es méret felett a sügér is fokozatosan a halfogyasztásra tér át.

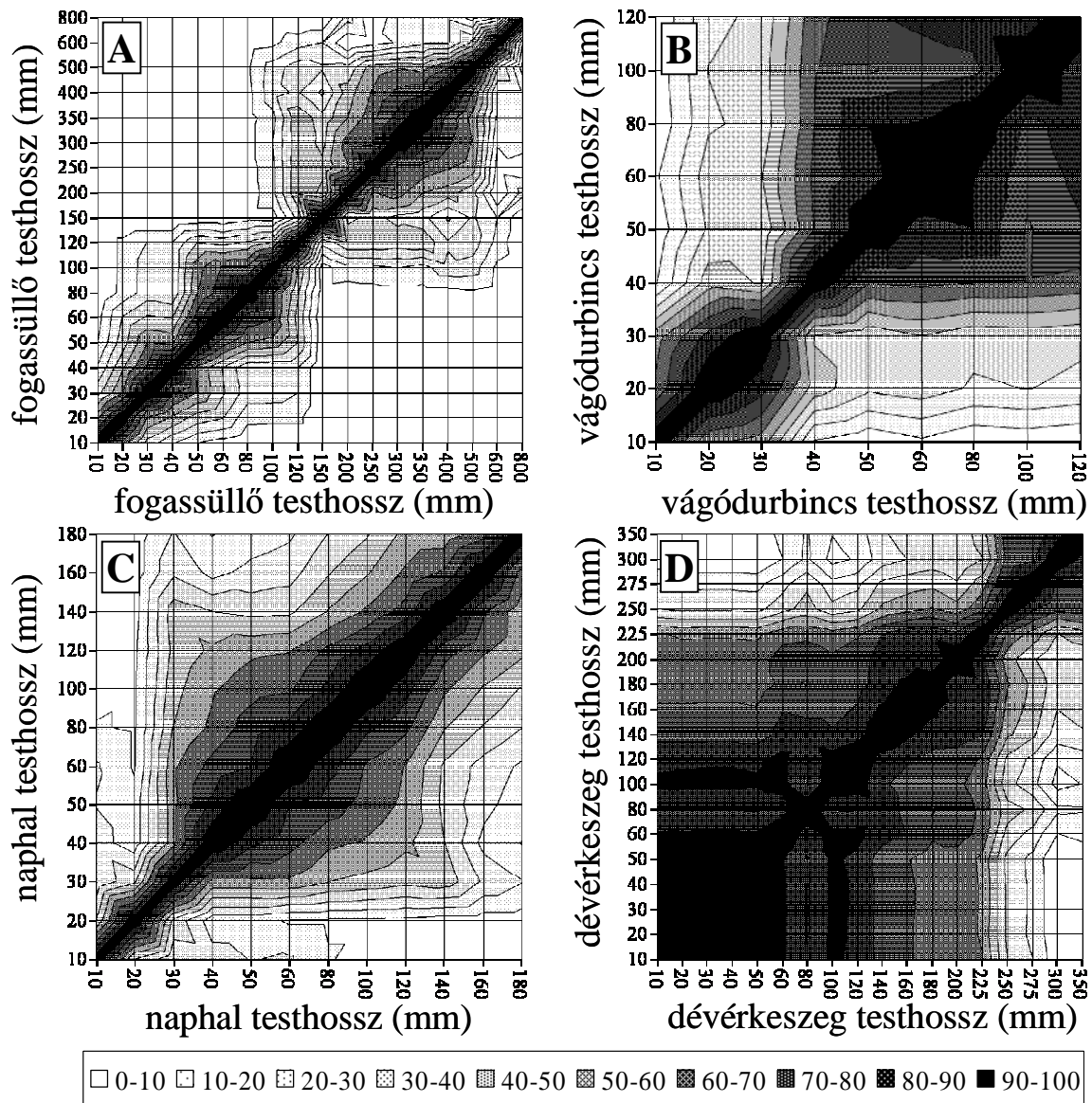


1. ábra. A gyakoribb balatoni halfajok táplálékbázis használatának változása a növekedés során. Sötéten satírozva ha 50% feletti arányban, világosan, ha 25-50% arányban válik meghatározóvá az adott táplálékforrás a hal táplálékában (Specziár és Rezsü, előkészületben).

2. Az ontogenetikus táplálékváltások hatása a fajon belüli táplálék megosztásra

Mind a 15 halfajnál részletesen elemeztük, hogy a különböző méretcsoportok miként osztják meg egymás közt a rendelkezésre álló táplálék készletet. Vizsgálataink kimutatták, hogy a növekedés során fellépő táplálékváltásoknak jelentős kihatása van a fajon belüli táplálékfelosztásra [9, 12, 13, 14, Specziár és Rezsü előkészületben]. A legtöbb vizsgált halfajnál jellemző, hogy az egyedfejlődésnek már a korai szakaszában felhagy a zooplankton fogyasztásával, amely egyben azt is eredményezi, hogy az idősebb példányok és az ivadékok között gyakorlatilag nincs táplálékátfedés (2A,B,C ábrák). Ugyanakkor, olyan halfajoknál, amelyek csak nagyon nagy méret elérésével (pl., dévérkeszeg), vagy egyáltalán nem hagynak fel a zooplankton fogyasztással (pl., küsz, garda), kimutattuk, hogy jelentős lehet az ivadékok és az idősebb korcsoportok táplálékának átfedése, és így nagyobb eséllyel alakulhat ki náluk

fajon belüli táplálkozási vetélkedés (2D ábra). A fajon belüli táplálékfelosztás legtökéletesebben a többszörös táplálékváltást mutató halfajoknál valósul meg, mint például a táplálék méretére igen érzékeny fogassüllőnél, ahol csak a méretben nagyon hasonló példányok tápláléka mutatott számottevő (>60%) hasonlóságot (2A ábra). Meglepő módon szinte teljesen kiküszöböli az egyes méretcsoportjai közötti táplálék átfedést a bodorka és a karika keszeg is, amelyek határozott váltások helyett ezt a növekedés során a táplálékuk folyamatos változtatásával érik el. Az eredmények bemutatására mi használtunk először szemléletes grafikus ábrázolást [9].



2. ábra. Példák az egyedfejlődés során fellépő táplálékváltások fajon belüli táplálékfelosztásra (százalékos táplálék átfedés) gyakorolt hatására. A – fogassüllő; B – vágódurbincs; C – naphal; D – dévérkeszeg (Specziár és Rezsü, előkészületben).

3. Az egyedfejlődés során fellépő táplálékváltások hatása a közösségi szintű táplálkozási kapcsolatrendszerre – a funkcionális táplálkozási csoportok (guildek) elkülönítése.

A fajonként kapott méretfüggő táplálkozási mintázatok alapján először megvizsgáltuk, hogy az adott halfaj különböző méretcsoportjai milyen elkülönülő táplálkozási csoportokat alkotnak, azaz a táplálékváltások mentén életszakaszokat határoztunk meg. Faji szinten a klaszterelemzés az eredetileg felállított 6-18 méretcsoportot fajonként 1-5 homogénnek tekinthető (diszkriminancia analízissel tesztelve) méret intervallummá redukálta. Az analízis során kevert méretcsoportok nem képződtek, minden esetben csak szomszédos, egybefüggő méret intervallumok kerültek egy-egy csoportba, alátámasztva, hogy valóban a növekedés határozza meg legalapvetőbben a táplálék változásait. Egész élete során homogénnek bizonyult a küsz tápláléka, azaz ez volt az egyetlen olyan halfaj, amely az adott felbontás mellett nem mutatott semmiféle táplálékváltást élete során. Szintén homogénnek bizonyult a ponty tápláléka a 150-680 mm-es mérettartományban, azaz a telepítéstől az élete végéig. A legtöbb, öt-öt eltérő táplálék összetételű életszakasz (méretcsoport) a bodorka, a balin és a karika keszeg esetében volt kimutatható. Az így kapott életszakaszokon belül az eredetileg felállított szűk méretcsoportokat fajonként egybevitük és ezekre tágabb méretcsoportokra alapozva végeztük el a közösség szintű elemzéseket. Közösségi szinten összesen hét nagyobb táplálkozási csoport (guild) volt elkülöníthető, amelyek közül néhány alcsoportokra is tagolható volt (3. ábra). A fő táplálkozási csoportok a következők voltak:

I. – Zooplankton fogyasztók: Ide sorolható a legtöbb halfaj legkorábbi már táplálkozó életszakasza, úgy mint a 5-15 mm-es balin, a 20 mm alatti sügér, a 80 mm alatti fogassüllő, a 80 mm alatti kősüllő, a 30 mm alatti vágódurbincs, a 30 mm alatti naphal, a 60 mm alatti karika keszeg, a 15 mm alatti bodorka, a 15 mm alatti vörösszárnyú keszeg, illetve a dévérkeszeg egészen 250 mm-es méretig, valamint a garda 300 mm-es méretig. A küsz élete teljes szakaszában e csoportba tartozik.

E főcsoport három alcsoportra tagolható:

Ia – Tisztán zooplankton fogyasztók,

Ib – Zooplankton fogyasztás mellett vízre hulló rovarokat is fogyasztók,

Ic – Zooplankton mellett bevonatlakó és/vagy üledéklakó gerinctelenekkel is táplálkozók.

II. – Üledéklakó, nem Mollusca makrogerinctelen szervezeteket fogyasztók: Ide elsősorban az üledéklakó árvaszúnyog lárvákon élő halak tartoznak, úgy mint a folyami géb teljes életében, a 30 mm feletti vágódurbincs, a 60-100 mm-es karika keszeg és a 250 mm-nél nagyobb dévérkeszeg.

III. – Bevonatlakó, nem Mollusca makrogerinctelen szervezetek fogyasztására specializálódott halak: Ide tartoznak az elsődlegesen Amphipoda rákokkal táplálkozó 20-150 mm-es sügér és a 30-120 mm-es naphal.

IV. – Puhatestűeket fogyasztó halak: úgymint a 150 mm feletti ponty, a 150 mm feletti bodorka, a 100 mm feletti karika keszeg és a 120 mm feletti naphal.

E csoporton belül két alcsoportot különítettünk el:

IVa – Tisztán puhatestű fogyasztók,

IVb – Puhatestűek mellett kisebb arányban más táplálékot is fogyasztók.

V. – Főként vízre hulló ízeltlábúakkal, azon belül is első sorban árvaszúnyog imágókkal táplálkozók: ide csak a 16-40 mm-es balin tartozik.

VI. – Halfogyasztók: Ezek további három csoportba sorolhatók.

VIa – Obligát halfogyasztók: ide tartozik a 120 mm feletti balin, a 150 mm feletti kősüllő és a 120 mm feletti fogassüllő.

Vib – A halfogyasztásra áttérő ragadozó halak, amelyek még makrogerincteleneket is fogyasztanak, úgy, mint a 40-120 mm-es balin, a 80-120 mm fogassüllő, a 80-150 mm-es kősüllő, és a 150-250 mm-es sügér.

Vic – Ide a fakultatív ragadozónak tekinthető 300 mm feletti garda sorolható.

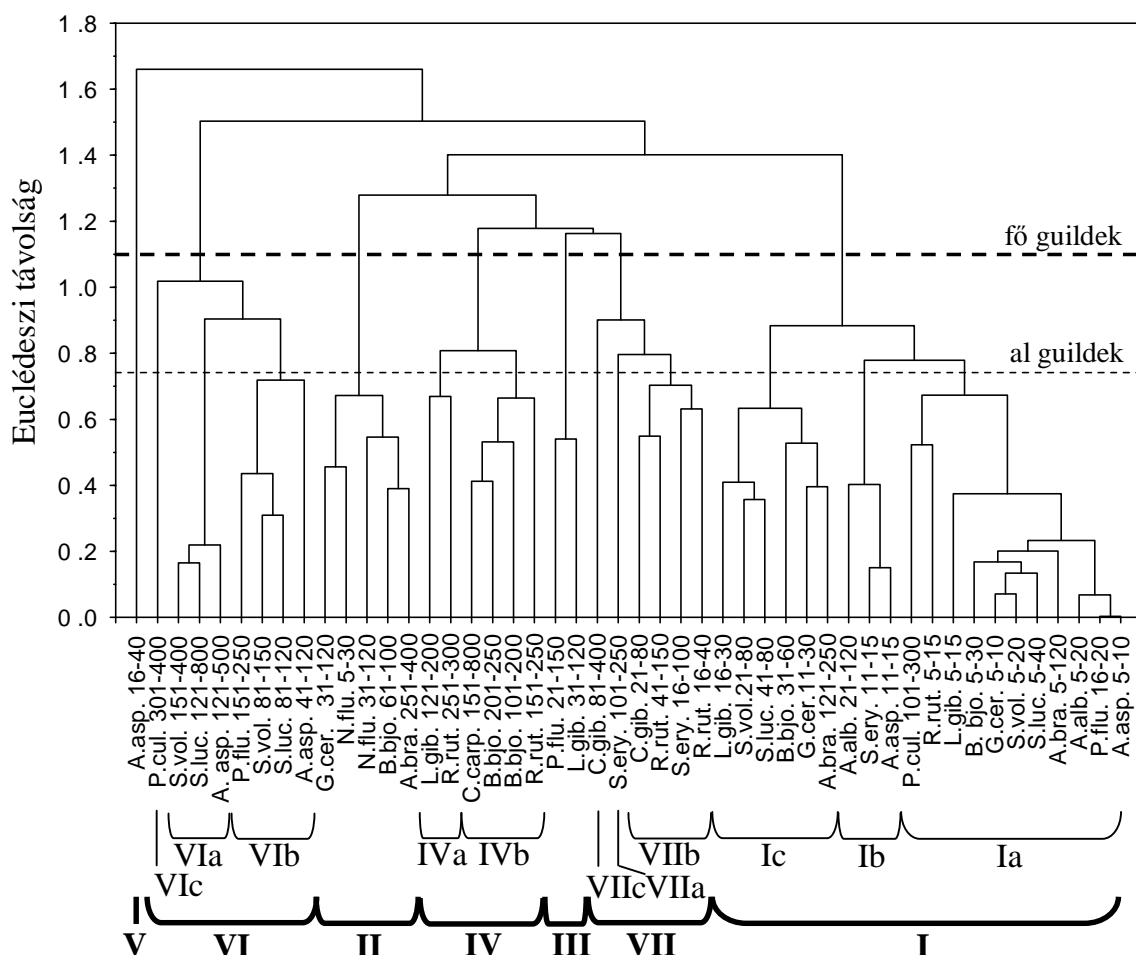
VII. – Növényevők:

VIIa – Tisztán növényevő, a hínárt fogyasztó 100 mm-nél nagyobb vörösszárnyú keszeg,

VIIb – Jelentős részben algát (kovaalga és Cladophora) is fogyaszt az állati táplálék és a detritusz mellett a 15-150 mm-es bodorka, a 15-100 mm-es vörösszárnyú keszeg és a 20-80 mm-es ezüstkárász.

VIIc – Jelentős részben detrituszfogyasztó a 80 mm feletti ezüstkárász.

Mint látható az egyes halfajok fejlődési stádiumuktól (méretüktől) függően eltérő guildekbe sorolódnak, azaz a legtöbb halfaj (kivétel csak a kusz) növekedése során más és más táplálékforrásért versenyzik változó vetélytársakkal [13, 14, Specziár, előkészületben). Teljesen helytelen tehát az a nézet, amelyet még ma is sokan vallanak, hogy adott fajokat egy meghatározott guildbe sorolnak a leggyakrabban vizsgált méretcsoportok jellemzőinek megfelelően.



3. ábra. A balatoni halak funkcionális táplálkozási csoportjai kétszintű klaszter analízis alapján (Specziár, előkészületben). Az első szintű klaszterelemzés fajon belül történt, azt itt nem ábrázoltuk. A táplálkozási guildeket római számokkal jelöltük, magyarázatot lásd a szövegben.

4. Az ontogenetikus táplálékváltások hatása a fajok közötti táplálék megosztásra – táplálék átfedés mintázatok a guildeken belül és a guildek között.

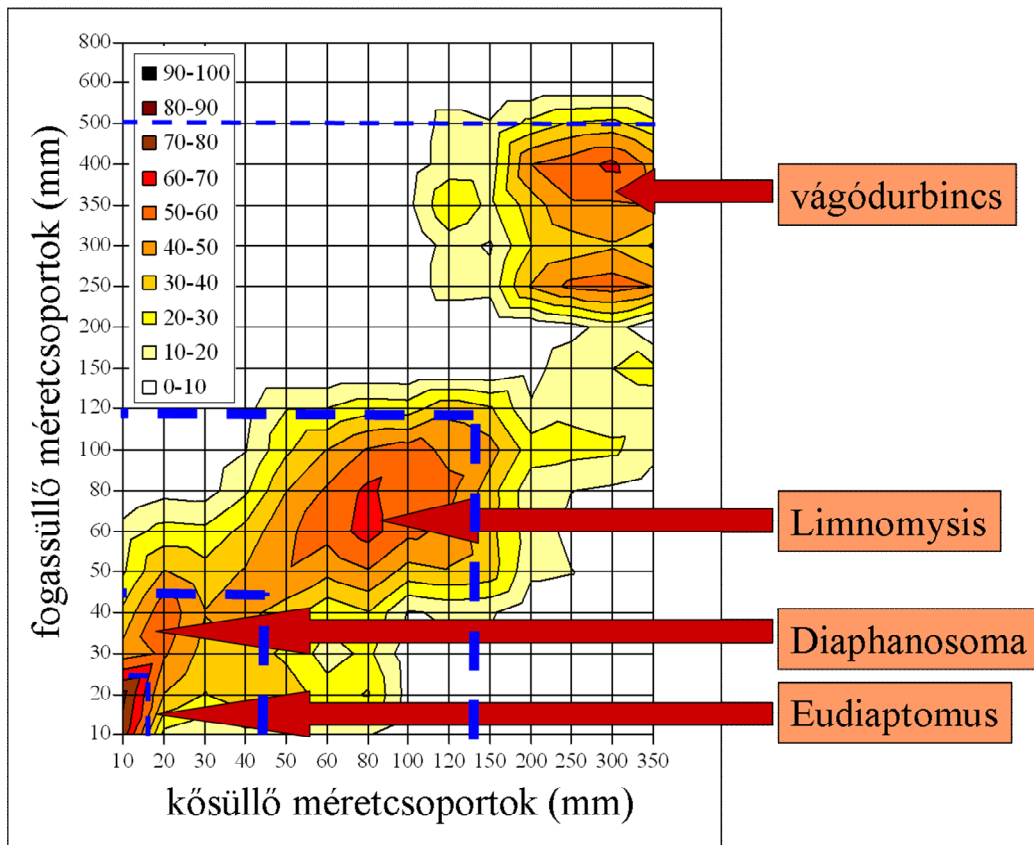
Jelentősebb (60% feletti) táplálék átfedések egy kivételtől eltekintve, amely a 15-40 mm bodorka és a 60-100 mm-es karika keszeg között állt fenn, csak a meghatározott táplálkozási guildeken belül állt fenn, míg a guildek között ilyen relációkat nem találtunk (2. táblázat). Osztályozásunk helytállóságát így ez is mutatja. Az egyes guildeket tekintve jelentős volt a táplálék átfedés az egyes fajok között a zooplankton (I. guild), illetve a vándorkagyló (IV. guild) fogyasztása esetén. A VI. guild-ben (ragadozó halak) talált igen jelentős táplálék hasonlóság azonban részben műtermék, mivel a közösségi szintű elemzéseknél a fogyasztott halak faji megkülönböztetés nélkül lettek figyelembe véve. Ennek oka, hogy a balin és a garda esetében csak ritkán sikerült a fogyasztott halat faji szintig beazonosítani. A kősüllő és a fogassüllő közötti táplálék átfedést jobban megvizsgálva azonban kiderül, hogy az átfedés valójában nem is olyan jelentős, az csak bizonyos életszakaszokban áll fenn és csak szűk méretcsoportokat érint [12, 13, 14, Specziár előkészületben).

Összességében elmondható, hogy nagyon hasonló a vizsgált fajok döntő többségének tápláléka a korai ivadékkorban. Az ivadékkori zooplankton fogyasztása azonban térben és időben többé-kevésbé jól elkülönül az egyes halfajoknál. A különböző halfajok ivadécai az ívási időben mutatkozó különbségek miatt mentesülnek az egymással vívandó erősebb versengés alól. A legkorábban a vizsgált fajok közül a fogassüllő ívik, őt követi a balin, a bodorka és a sügér, míg csak nyár elején ívik a vörösszárnyú keszeg. Vannak azonban hosszan ívó fajok is, amelyek ivadéka így sok más halfaj azonos méretű ivadékával is előfordult, így például frissen kelt kűsz ivadékot április végétől július végéig, míg naphal ivadékot május végétől egészen augusztusig találtunk. Mint sikerült kimutatnunk, a hasonló helyen és hasonló táplálékon élő ivadékok megjelenése időben ténylegesen elválhat. A fogassüllő és a kősüllő ívása közti idő különbség például szinte minden évben elég ahhoz, hogy a két faj ivadéka a túlélést leginkább befolyásoló legkisebb mérettartományban ne forduljon elő, így ekkor egymásnak valójában csak nagyon ritkán lehetnének vetélytársai [12].

Szintén megfigyelhető bizonyos területi elkülönülés is az ivadékok előfordulásában, ami tovább csökkenti e kritikus életszakaszban a vetélkedés esélyét. Így például a korai ivadékkort a fogassüllő, a kősüllő, a vágódurbinca és a dévérkeszeg a nyíltvízen, a bodorka, a karika keszeg, az ezüstkárász, a balin, a sügér és a vörösszárnyú keszeg a parti sávban, míg a kűsz és a naphal (!) a tó teljes területén szétoszolva éli. Megfigyelhető emellett a vízoszlopon belüli elkülönülés is, miszerint a nyíltvízen élő fogassüllő és kősüllő ivadék hasonlóan a kűszhöz zooplanktonot fogyaszt, ám míg ez utóbbi a vízközt és a felszín közelében él, addig a két süllő faj ivadéka elsősorban a fenék közelében.

Az ivadéknak a zooplanktonért legnagyobb vetélytársa a kűsz, a dévérkeszeg, a garda és kisebb részt az ezüstkárász, illetve az itt most nem vizsgált „busa”.

A puhatestűek fogyasztásáért a ponty, a karika keszeg és a bodorka verseng igazolható módon. A 120 mm-nél nagyobb naphal tápláléka ugyan szintén döntően csigákból áll, ám élőhelye, a parti sáv szegélyének sekély vizű, védett területei jól elválik a másik három faj előfordulásától.



4. ábra. Példa a fajok közötti táplálékmegosztás méretfüggőségére, a fogassüllő és a kősüllő táplálékának átfedés (Specziár és Rezsü előkészületben).

Vizsgálataink eredményei szerint a méretfüggő táplálkozásnak jelentős kihatása van a fajok közötti táplálékfelosztásra. Így, például, a fogassüllő és a kősüllő bár hasonló táplálékot fogyaszt, számottevő étrendi átfedést csak igen korlátozott méretcsoport párosításoknál mutat, úgy mint a korai ivadékkorban, az első életév végén, illetve 30-40 cm-es méretnél (4. ábra). Fontos jelenség továbbá, hogy a ragadozó halfajok életük korai szakaszában gyakran későbbi zsákmány halaikkal mutatnak jelentős táplálékátfedést. Ilyen jelenséget a Balatonban a fogassüllő és a dévérkeszeg, a fogassüllő és a kűsz, illetve a kősüllő és a vágódurbincs kapcsolatában sikerült igazolnunk. Más kutatók tapasztalatai ezen relációk gyakran takarhatnak valós táplálkozási konkurenciát, amely során az előnyben lévő specializáltabb táplálkozású préda akár szabályozhatja is ragadozójának állományát [15]. Nem ragadozó fajok esetében is találhatunk példákat asszimétrikus táplálékátfedési mintázatokra. Például, a Balatonban részben azonos élőhelyen élő dévérkeszeg és a karika keszeg között fennálló táplálékátfedés a dévérkeszeg teljes mérettartományát jelentősen érinti, szemben a karika keszeggel, amelynél ez csak a 12 cm-nél kisebb példányokra (első két korcsoport) terjed ki. A dévérkeszeg szintén lényegében egész életében hasonló táplálékot fogyaszt, mint a 20-25 cm-es ezüstkárász. Más méretcsoportba tartozó ezüstkárászsok tápláléka ugyanakkor szinte teljesen eltér a dévérkeszeg táplálékától.

5. A táplálkozás és a növekedés kapcsolata. A táplálék ontogenezisének és a növekedési görbe lefutásának kölcsönös indikációja.

A növekedés vizsgálatokra a terveknek megfelelően nyolc halfaj esetében került sor, amelyet kiegészítettünk a ponty vizsgálatával [16]. A növekedési görbék és a táplálkozás vizsgálatok eredményeinek összevetése alapján számos új megállapítást nyertünk.

Úgynevezett kettős növekedési görbe jellemezte a kősüllő és a fogassüllő növekedését. Ilyen görbét akkor kaphatunk, amikor egy viszonylag jól definiálható méretnél (kornál) a növekedés az addigi lassuló ütemről hirtelen ismét gyorsabbá válik. A kősüllő esetében a halfogyasztásra történő átállás előtt lassul le a növekedés, amely a sikeres váltást követően ismét felgyorsul. A fogassüllőnél hasonló folyamat történik, amikor is 500 mm felett a növekedés jelentősen javul a vágódurbincs-küsz táplálékról a dévérkeszeg-garda táplálékra történő váltással. A kettős növekedési görbék alapján levonható tanulság, hogy a két süllő faj esetében 1) nehéz a halfogyasztásra történő áttérés, illetve 2) nem ideális a halfogyasztást megelőző életszakaszban a rendelkezésre álló makrogerinctelen táplálékforrás. 3) A fogassüllő növekedése csak a nagytestű dévérkeszeg és garda fogyasztását lehetővé tevő méret (1.5-2 kg) elérést követően válik más vízterületekkel összevetve kedvezővé. A kősüllő növekedése a halfogyasztásra történő átállás után válik „átlagossá”.

A pontyfélék esetében a növekedési görbékben törések nem láthatóak, így azok jelentés tartalma csak az átlagos ütemhez viszonyított eltérésekre korlátozódik. Fontos összefüggések azonban így is kimutatásra kerültek. A dévérkeszegnél a gyenge balatoni növekedés egyértelműen az elhúzódó zooplankton fogyasztással hozható összefüggésbe. A dévérkeszeg kedvező növekedéséhez ugyanis az szükséges, hogy ~100 mm-es méret felett át tudjon térni az árvaszúnyog lárvák fogyasztására, amelyre azonban a Balaton döntő részén az árvaszúnyog lárvák kis mennyisége miatt nincs lehetősége. A keszthelyi medencében és főként a Kis-Balatonban ahol e váltásra adott a lehetőség [17] a növekedése is sokkal kedvezőbb. A bodorka és a ponty igen kedvező balatoni növekedése viszont éppen abból adódik, hogy a jelentős vándorkagyló állománynak köszönhetően e két faj szemben számos más európai tóval növekedése során át tud térni e szervezet fogyasztására a kedvezőtlenebb zooplankton és árvaszúnyog fogyasztásról. A másik négy vizsgált halfaj esetében egyedinek tekinthető vonásokat nem tapasztaltunk a Balatonban.

A feltárt összefüggések a tó halgazdálkodásában is hasznosíthatóak, első sorban a fogassüllő és a ponty ideális telepítési méretének meghatározásánál, másfelől a szelektáló halászat tervezésénél.

Az eredmények jelentősége és gyakorlati alkalmazhatósága

Az egyedfejlődés teljes aktív szakaszát felölelő táplálkozás vizsgálatok több faj esetében a tudomány szempontjából is úttörő jellegűek. Ugyancsak egyedinek tekinthető ilyen számú halfaj táplálék fejlődésének ilyen részletes bontásban történő párhuzamos vizsgálata, amely nagyban hozzájárul a táplálkozás váltási sémák pontosabb megismeréséhez.

Vizsgálataink eredményei számos új ismerettel szolgálnak az ivadékkorban fokozottan ható méretfüggő folyamatokról, a hal és táplálékának méretarány változásairól, a táplálékváltás(ok) időzítéséről és jelentőségéről.

A Balaton halállománya halászati és horgászati terhelése, valamint az ívó- és ivadéknevelő helyeket megszüntető part- és mederszabályozások okán, ma már nem tekinthető

önfenntartónak. Számos halfaj szorul folyamatos telepítésre. A telepítések sikerét, a behelyezett ivadék mennyisége és annak túlélése szabja meg. A telepítendő ivadék méretével annak túlélése pozitív, míg kihelyezhető (megtermelhető) egyedszáma fordított arányban áll. A kihelyezett ivadék túlélésében annak további növekedési lehetőségei is meghatározóak. Ismerve az egyes halfajok táplálékának alakulását a méretük függvényében, jobban tervezhetővé válik - igazodva a tó táplálék készletéhez és a más fajok, illetve korcsoportok jelentette konkurenciához -, hogy mely halfajból mely méretcsoport telepítése a legcélszerűbb. E témakörben javaslatokkal élünk a fogassüllő és a ponty telepítési gyakorlatának módosítása érdekében.

A növekedés üteme, illetve annak változásai jól jelzik a hal életfeltételeinek minőségét. Így vizsgálataink eredményeinek összevetése a régebbi balatoni, illetve a más területekről származó adatokkal jó lehetőséget nyújtott a vizsgált halfajok jelenlegi balatoni életfeltételeinek (táplálék bázis) megítélésére fejlődési szakaszonként is. A levont következtetések egyben fontos háttér adatul is szolgálhatnak a Balaton halállományának kezelési tervéhez.

További célok és feladatok

A kutatások négy éve során igen jelentős mennyiségű adat született, amelynek teljes kiértékelése még jó ideig el fog tartani. Az eredmények közzlése szintén folytatódik, hiszen a legtöbb kérdés csak most, a teljes adatbázis birtokában vált megválaszolhatóvá. Már jelenleg is három nemzetközi lapba szánt kéziratunk van előkészületben:

- 1.) Specziár A., Rezsü E. T-.: Ontogenetic food niche shifts and intra-specific food resource partitioning of fifteen fish species in Lake Balaton.
- 2.) Specziár A., Rezsü E. T-.: Size-dependent diet partitioning patterns of two piscivorous fishes, *Sander lucioperca* and *S. volgensis*, with each other and with their potential prey fishes in Lake Balaton.
- 3.) Specziár A.: Feeding guilds and food resource partitioning in a lake fish assemblage: an ontogenetic approach.

Irodalomjegyzék

- [1] Werner E. E. & Gilliam J. F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size structured populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 393-425.
- [2] Hyslop E. J., 1980. Stomach content analysis - a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17: 411-429.
- [3] Podani J., 1994. *Multivariate data analysis in ecology and systematics.* SPB Publishing, The Hague, 316 pp.
- [4] Amundsen P. A., Gabler H. M. & Staldvik F. J. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data: modification of the Costello (1990) method. *J. Fish Biol.* 48: 607-614.
- [5] Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology.* New York: Harper and Row, xii+654 pp.
- [6] Wallace, R.K. 1981. An assessment of diet overlap index. *Transactions of the American Fisheries Society* 10: 72-76.
- [7] Fraser C. McL. 1916. Growth of the spring salmon. *Trans. Pacif. Fish. Soc. Seattle, for 1915:* 29-39.
- [8] Ricker W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Bd Can.* 191, 382 pp.
- [9] Rezsü E. & Specziár A. (2006). Ontogenetic diet profiles and size-dependent diet partitioning of ruffe *Gymnocephalus cernuus*, perch *Perca fluviatilis* and pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in Lake Balaton. *Ecol. Freshwat. Fish.* 15: 339-349.
- [10] Rezsü E., Specziár A. és Nagy S. A. (2005). A naphal [*Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758)] táplálkozása a Balaton két eltérő trofitású térségében. *Halászat* 98: 30-36.
- [11] Specziár A. (2005a). Néhány halfaj ivadékkori állomány-dinamikája és táplálkozása a Balatonban. *Hidrol. Közl.* 85 (6): 124-126.
- [12] Specziár A. (2005b). First year ontogenetic diet patterns in two coexisting *Sander* species, *S. lucioperca* and *S. volgensis*, in Lake Balaton. *Hydrobiologia* 549: 115-130.
- [13] Specziár A. (2007). A halak egyedfejlődése során bekövetkező táplálékváltások, illetve azok növekedést és táplálékbazis felosztást érintő hatásainak vizsgálata a Balatonban. In: Fenyvesi O. (szerk.), *Tudományos előadások 2007. MTA Veszprémi Területi Bizottsága, Veszprém*, pp. 127-135.
- [14] Specziár A. és T-Rezsü E. (benyújtva). A halak egyedfejlődését kísérő táplálékváltások és azok kihatása a fajon belüli és fajok közötti táplálékfelosztásra a Balatonban. *Hidrol. Közl.*
- [15] Persson L. 1988. Asymmetries in competitive and predatory interactions in fish populations. In: Ebenman B. & Pwerrsson L. (eds), *Size-structured populations: ecology and evolution.* Springer-Verlag, Berlin, Germany. pp. 203-218.
- [16] Specziár A. és Turcsányi B. (2007). A telepített ponty és fogassüllő elterjedése, növekedése és visszafogása a Balatonban. *Halászat* 100: 98-108.
- [17] Specziár A. (2004a). Az árvaszúnyog fauna hosszú távú változásai és a halak táplálkozása a Balatonban. In: Fenyvesi O. (szerk.), *Tudományos előadások 2004. MTA Veszprémi Területi Bizottsága, Veszprém*. pp. 69-85.