



A foszfor- és a lipidtartalom, valamint a kondíciófaktor összefüggése és szezonális változása három halfaj példáján

Seasonal variations and relationships of phosphorus content, lipid content and condition factor of three fish species

Mozsár A.¹, Boros G.², Boros T.¹, Antal L.¹, Nagy S. A.¹

¹Debreceni Egyetem TEK, TTK, Hidrobiológiai Tanszék, Debrecen

²MTA ÖK Balatoni Limnológiai Intézet, Tihany

Kulcsszavak: sztöchiometria, tápanyag, amurgéb, naphal, vörösszárnyú keszeg

Keywords: stoichiometry, nutrient, Amur sleeper, pumpkinseed, rudd

Abstract

Stoichiometry theory states that individual animal species maintain relatively constant body nutrient contents per unit body mass. However, some recent studies have pointed out that nutrient content can vary significantly within a single species. In this study, we measured the phosphorus-and lipid content, and the condition factor of three fish species (Amur sleeper, pumpkinseed, rudd), assessing the seasonal changes in body nutrient stoichiometry. We found that the phosphorus content of fish changed seasonally within a population. However, the interspecific differences proved to be more significant in phosphorus content. We presume that only a considerable change in lipid content is able to affect the elemental ratios (i.e., the proportion of phosphorus) in fish body, via altering the carbon to phosphorus ratios in general. Significant relationship between condition factor and lipid content was not typical of all species. Thus we assume that the elevated condition factor may not be related generally to fat accumulation, but to increment in other tissue types such as muscle.

Kivonat

A sztöchiometriai elmélet szerint az élőlények elemi összetétele és a testben raktározott tápanyagok egymáshoz viszonyított aránya fajra jellemző, állandó érték. Újabb vizsgálatok azonban bizonyították, hogy egy fajon belül is lehetnek szignifikáns különbségek tápanyagtartalom tekintetében. Munkánk során három halfaj (amurgéb, naphal, vörösszárnyú keszeg) foszfortartalmát, lipidtartalmát és kondíciófaktorát mértük, továbbá vizsgáltuk ezek szezonális változását a populációkon belül. A test foszfortartalmának szezonális változását megvizsgálva elmondható, hogy egy populáción belül is előfordulnak szignifikáns különbségek. Hozzá kell tennünk azonban, hogy a fajok közötti különbségek sokkal számottevőbbek. Feltételezésünk szerint a lipidtartalom mennyiségének csak jelentős változása révén képes a test foszfortartalmát megváltoztatni a szén-foszfor arány befolyásolásán keresztül. A lipidtartalom és a kondíciófaktor közötti szoros kapcsolat nem minden populáció esetében figyelhető meg. Előfordulhat, hogy a kondíciófaktor emelkedését nem a lipidtartalom növekedése, hanem más szövetek gyarapodása okozza.

Bevezetés

A halak testében tárolt tápanyagmennyiség ökoszisztémaszinten is meghatározó tényező lehet, ugyanis egyes esetekben a vízszlop teljes foszforkészletének akár 75%-a halak testében raktározva lehet jelen (Kitchell et al. 1975, Sarvala & Jumppanen 1988). Az elhullást követően felszabaduló foszfor (P) és nitrogén (N) számottevő belső terhelést idézhet elő (Parmenter & Lamarra 1991, Chidami & Amyot 2008). Az élőlényeket felépítő, tápanyagokként számon tartott elemek (elsősorban az N és P) mennyiségét és egymáshoz viszonyított arányát a testben – a sztöchiometriai elméletnek megfelelően – sokáig állandónak és nagyon szigorúan szabályozottnak gondolták (Sterner & George 2002). Hendrixson és munkatársai (2007) szerint a halak esetében a test sztöchiometriai jellemzői a fajok közt komoly különbségeket mutatnak, és fajon belül is mutatkozhatnak kisebb eltérések. A közelmúltban több tanulmány is megjelent, melyek ezzel némileg ellentétes eredményre jutottak (Pilati & Vanni 2007, Vrede et al. 2011, Boros et al. 2012). Pilati és

Vanni (2007) bebizonyította, hogy a halak tápanyag-sztöchiometriai sajátosságai egyedfejlődésük során komoly változásokon mennek keresztül. Egyazon faj egymástól távol élő populációinak egyidejű vizsgálatával fény derült arra is, hogy az eltérő környezeti feltételek hatására a test tápanyagtartalmában szignifikáns különbségek adódhatnak (Boros et al. 2012). A populációk között tapasztalt jelentős eltérések eredhetnek táplálkozási, morfológiai (Vrede et al. 2011) és méretbeli különbségekből (Sternner & George 2000, Dantas & Attayde 2007, Vrede et al. 2011), valamint befolyásolhatja az élőhely trofitása, átlaghőmérséklete is (Boros et al. 2012).

A testet felépítő tápelemek közül a foszfor mutatja a legnagyobb változékonyságot (Dantas & Attayde 2007) mind a halfajok, illetve családok (Hendrixson et al. 2007), mind pedig az egyes populációk között (Vrede et al. 2011, Boros et al. 2012). A sztöchiometriai jellemzők változékonyságáért számos ökológiai és fiziológiai tényező egyszerre felelős. A foszfortartalomban mutatkozó különbségekben főként két tényező játszik közre: a test csontos elemeinek aránya, valamint a testben tartaléktápanyagként jelen lévő lipid mennyisége. A két tényező ellentétes hatású. A vázrendszer teljes testhez viszonyított arányának növekedésével nő a test relatív foszfortartalma (Hendrixson et al. 2007), köszönhetően a csont magas foszfortartalmának, míg a test lipidtartalmának növekedésével csökken a relatív foszfortartalom (Vanni & Layne 1997). A test lipidtartalma tehát meghatározó tényező a tápanyagtartalom és a sztöchiometriai jellemzők kialakításában (Czimanski et al. 2011). Közvetlen mérése azonban idő- és energiaigényes, így a testhossz és testtömeg kapcsolatából egyszerű képlettel származtatott, a lipidtartalommal jól korreláló kondíciófaktor szélesebb körben alkalmazott módszer a test lipidkészletének jellemzésére (Lambert & Dutil 1997).

Munkánk során a következő kérdésekre kerestük a választ: (1) az egyes fajok foszfortartalma szignifikánsan eltér-e egymástól, (2) az évszakok között megfigyelhető-e a test foszfortartalmában szignifikáns különbség, (3) a foszfortartalom változása magyarázható-e a kondíciófaktor és/vagy a test lipidtartalmának változásával, és végül (4) a Fulton-féle kondíciófaktor alkalmas-e a test lipidtartalmának jellemzésére.

Anyag és módszer

A halak gyűjtésére 2012-ben három alkalommal került sor: tavasszal (április 12.), nyáron (július 27.) és ősszel (október 31.), a Rakamaz–Tiszanagyfalui-Nagy-morotván, Tiszanagyfalu térségében. A víztér egy természetes körülmények között kialakult, eutróf holtmeder, melynek átlagos mélysége: 1,8 m, területe: 0,9 km². A vizsgálatban szereplő halfajok a naphal (*Lepomis gibbosus*), az amurgéb (*Percottus glenii*) és a vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) voltak. A halászatokat mindhárom alkalommal elektromos egyenárammal működő halászgéppel (HansGrassl IG200/2B) végeztük.

A feldolgozás során a teljes testhossz (TL), a standard testhossz (SL) (± 1 mm), valamint a testtömeg (W) ($\pm 0,01$ g) lemérését követően a halakat ($n = 58$) felboncoltuk, béltartalmukat eltávolítottuk, majd az üres béltraktust visszahelyeztük a testüregbe. Az így előkészített egyedeket 60 °C-on, tömegállandóságig (~48 óra) szárítottuk. A száraz halmintákat több lépésben (dörzsmozsár, golyósmalom) porítottuk, homogenizáltuk.

A méret okozta eltérések kizárása, valamint a kondíciófaktor összevethetőségének érdekében kifejelett, fajonként azonos korcsoportú egyedeket használtunk fel: naphal TL: 91 ± 6 mm ($n = 20$), amurgéb TL: 77 ± 8 mm ($n = 18$), vörösszárnyú keszeg TL: 87 ± 13 mm ($n = 20$).

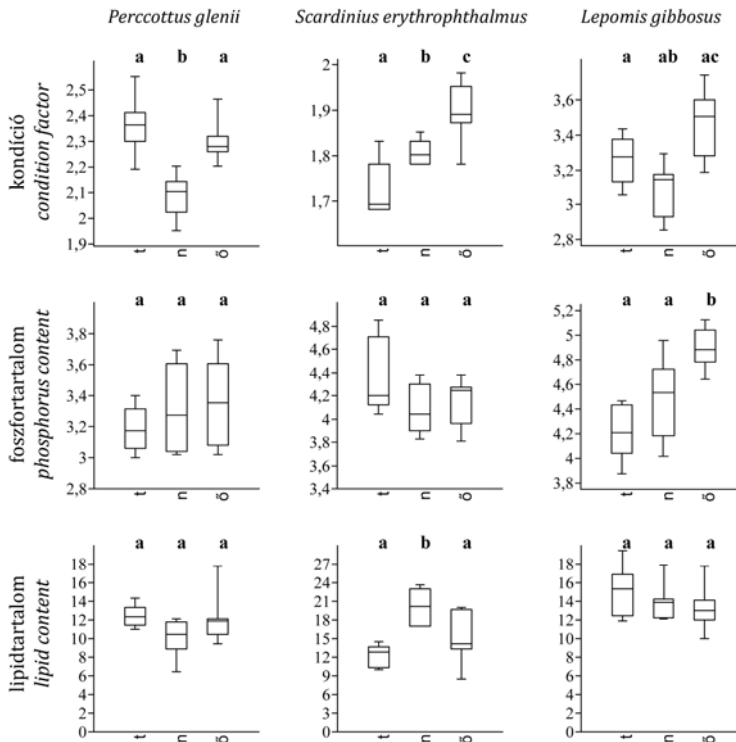
A test foszfortartalmának meghatározását az alminták roncsolását követően ammónium-molibdenátos, kolorimetriás módszerrel végeztük. A roncsolás során a mintákat először 550 °C-on hamvasztottuk, majd a visszamaradt hamut 0,1N HCl-dal hidrolizáltuk 105 °C-on, egy órán át (Sternner & George 2000, Dantas & Attayde 2007). A lipidmérések során Folch és munkatársainak (1957) eljárását követtük: 0,1 g (száraz tömeg) mennyiségű almintához 5 ml extraháló elegyet adtunk. Az extraháló elegy kloroform és metanol 2:1 arányú keverékéből készült. Az extrahálást egy éjszakán keresztül végeztük, állandó hőmérsékleten

(20 °C), mely után a szuszpenziót centrifugáltuk, végül a felülúszó bepárolását követően visszamaradó lipidet analitikai mérlegen mértük.

A halak kondícióját a következő képlet segítségével számítottuk ki: $K = W \times 100 / SL^3$, ahol a K a Fulton-féle kondíciófaktor, a W a hal tömege g-ban, a SL a standard testhossz cm-ben (Froese 2006). Az eredmények összevetése során ANOVA-t használtunk a fajok, illetve évszakok közötti különbségek tesztelésére. A mért változók közötti kapcsolatok vizsgálatára Spearman-féle rangkorrelációt alkalmaztunk.

Eredmények

A test teljes foszfortartalma szignifikáns (ANOVA, $p < 0,001$) különbséget mutatott a vizsgálatban szereplő halfajok között. A legalacsonyabb foszfortartalmat (% száraz anyagban) az amurgéb egyedeiből mértük: $3,29 \pm 0,26\%$, a legmagasabbat a naphalakból: $4,53 \pm 0,37\%$, míg a vörösszárnyú keszegek esetén ez az érték: $4,18 \pm 0,27\%$ volt.



1. ábra. A vizsgálatban szereplő fajok kondíciójának, foszfor- és lipidtartalmának (% száraz tömegben) box-plot ábrái. Az azonos betűvel jelzettek nem térnek el szignifikánsan ($p > 0,05$; ANOVA).

Rövidítések: t – tavasz, n – nyár, ő – ősz.

Egyedszámok: *P. glenii*: t-5, n-7, ő-6; *S. erythrophthalmus*: t-6, n-7, ő-7; *L. gibbosus*: t-7, n-6, ő-7.

Fig. 1. Box-plots of condition factor, whole body phosphorus and lipid content (percentage of dry mass) of sampled species. Plots marked by the same letter do not differ significantly ($p > 0,05$) based on ANOVA.

Abbreviations: t – spring, n – summer, ő – autumn.

Number of specimens: *P. glenii*: t-5, n-7, ő-6; *S. erythrophthalmus*: t-6, n-7, ő-7; *L. gibbosus*: t-7, n-6, ő-7.

A foszfortartalom évszakos értékeinek összehasonlításakor az amurgéb és a vörösszárnyú keszeg esetén nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget. A naphal őszi egyedei azonban szignifikánsan (ANOVA, $p < 0,05$) nagyobb foszfortartalommal bírtak, mint a nyári és tavaszi egyedek. A kondíciófaktor szezonális változása azonban jóval erőteljesebb volt (1. ábra). Az amurgébre és a naphalra egyaránt jellemző, hogy a nyáron gyűjtött

egyedek kondíciója alacsonyabb, mint a tavaszi, vagy az őszi mintában szereplő egyedeké. A vörösszárnyú keszeg kondíciófaktora ezzel szemben tavasztól ősziig folyamatos, közel 10%-os emelkedést mutatott. A test lipidtartalmában a foszfortartalomhoz hasonlóan visszafogott szezonális eltéréseket tapasztaltunk (1. ábra). Statisztikai különbséget csak a vörösszárnyú keszeg nyári mintája mutatott, mely magasabbnak bizonyult mind a tavaszinál ($p < 0,001$), mind az őszinél ($p < 0,05$).

A test foszfor- és lipidtartalma, valamint a kondíciófaktor kapcsolatának vizsgálatakor, meglehetősen kevés esetben kaptunk szignifikáns eredményt (1. táblázat). A foszfortartalom és a kondíció között egy esetben sem tapasztaltunk szignifikáns korrelációt. A halak testének foszfor- és lipidtartalma között a vörösszárnyú keszeg ($r = -0,886$; $p < 0,05$) és naphal ($r = -0,786$; $p < 0,05$) tavasszal gyűjtött egyedeinél erős negatív kapcsolat volt. A kondíció és a test lipidtartalma között mindösszesen egy esetben, az amurgéb nyári mintájában volt szignifikáns kapcsolat ($r = 0,929$; $p < 0,05$). Az azonos korcsoport ellenére az ősszel gyűjtött naphalak teljes testhossza és kondíciója szoros negatív korrelációt mutatott ($r = -0,955$; $p < 0,05$).

1. táblázat. A teljes testhossz (TL), a kondíciófaktor (K), a foszfor- (P) és lipidtartalom (L) Spearman-féle rangkorrelációjának eredménytáblája.

Table 1. Results of Spearman's rank correlations between total length (TL), condition factor (K), phosphorus content (P) and lipid content (L).

		<i>Perccottus gleni</i>				<i>Scardinius erythrophthalmus</i>				<i>Lepomis gibbosus</i>					
		TL	K	P	L	TL	K	P	L	TL	K	P	L		
tavasz spring	TL		0,233	0,233	0,783	TL		0,45	0,419	0,714	TL		0,8	0,667	0,129
	K	-0,6		0,683	0,517	K	0,395		0,2	0,617	K	0,112		0,84	0,713
	P	-0,6	-0,2		0,517	P	-0,371	-0,638		0,017	P	0,206	-0,071		0,048
	L	0,1	0,3	-0,3		L	0,143	0,273	-0,886*		L	-0,636	-0,143	-0,786*	
nyár summer	TL		0,444	0,396	0,595	TL		0,939	0,989	0,327	TL		0,297	0,714	0,564
	K	-0,321		0,267	0,007	K	-0,037		0,289	0,67	K	0,486		0,803	0,803
	P	0,393	-0,5		0,139	P	-0,018	-0,473		0,396	P	0,143	-0,086		0,419
	L	-0,214	0,929*	-0,607		L	0,432	-0,2	-0,393		L	0,257	0,086	0,371	
ősz autumn	TL		0,811	0,194	0,933	TL		0,989	0,595	0,713	TL		0,003	0,1	0,278
	K	0,132		0,239	0,394	K	-0,018		0,148	0,054	K	-0,955*		0,167	0,498
	P	0,638	-0,58		0,564	P	0,25	-0,618		0,267	P	0,685	-0,571		0,713
	L	-0,058	-0,464	0,257		L	0,143	0,764	-0,5		L	-0,487	0,286	-0,179	

Az átló feletti számok a szignifikanciaszintet, míg az alatta lévők a korrelációs koefficienset (r érték) jelölik. A szignifikáns ($p < 0,05$) korrelációs értékeket csillaggal jelöltük.

Numbers above the diagonal denote significance values, while numbers below denote correlation coefficients (r values). Significant correlations ($p < 0,05$) are marked with asterisk.

Értékelés

Munkánk során három halfaj, a naphal, vörösszárnyú keszeg és amurgéb foszfor- és lipidtartalmának meghatározását, ill. összehasonlítását végeztük el. A naphal esetében mért foszfortartalom a vörösszárnyú keszeghez viszonyítva magas volt, ami megfelel a szakirodalmi adatoknak, hiszen a pontyfélék testének foszfortartalma alacsonyabb, mint a csontosabb díszsügérféléké (Sterner & George 2000, Hendrixson et al. 2007). A halak foszfortartalmának jelentős hányada a vázrendszerben raktározva van jelen (Rønshold 1995), így a csontos elemek más szövetekhez viszonyított aránya, a hal „csontossága” (Hendrixson et al. 2007, Pilati & Vanni 2007, Czamanski et al. 2011) alapvetően meghatározó a test relatív foszfortartalmának alakulásában (Sterner & Elser 2002).

Az amurgéb tápanyag-sztöchiometriai jellemzőiről nem áll rendelkezésre összehasonlító adat. Várakozásaink ellenére alacsonyabb foszfortartalmat mértünk a faj esetében, mint a pontyféle vörösszárnyú keszegnél. Az alacsony értékre a magyarázatot a faj testalkatában kell keresnünk. A naphalhoz hasonló, oldalról erősen lapított testalkat magas

foszfortartalommal párosul (Hendrixson et al. 2007, Vrede et al. 2011), ezzel szemben az amurgébre is jellemző hengeres testalkat nagyobb arányú izomszövetet feltételez, amelynek alacsony foszfortartalma (Shearer 1984) csökkenti a test relatív foszfortartalmát.

A populációk közti különbségekről (Vrede et al. 2011, Boros et al. 2012) és az egyedfejlődés során bekövetkező változásokról (Pilati & Vanni 2007) találunk adatokat a szakirodalomban, azonban a halak tápanyagtartalmának szezonális változásairól igen kevés ismeret áll rendelkezésünkre. Sterner és George (2000) munkája beszámol kismértékű eltérésekről, vizsgálatuk azonban csak a késő tavaszi és nyári időszakra vonatkozik. A teljes vegetációperiódusra kiterjedő vizsgálat korábban nem történt. Jelen munka keretében bizonyítani tudtuk, hogy az egyes évszakok között egy populáción belül is lehetnek szignifikáns különbségek. A test tápanyagtartalmának rövid távú, egy éven belüli változásáért, feltételezésünk szerint, a lipidtartalom lehet felelős. A testben tárolt tartaléktápanyag mennyisége ugyanis környezeti feltételek hatására gyors változásra képes (Lambert & Dutil 1997), és szezonális dinamikát mutat (Bandarra et al. 1997, Konečná & Reichard 2011). Mivel vizsgálatunkban nem figyeltünk meg évszakos dinamikát, és csak elvétele tapasztaltunk korrelációt a lipid- és foszfortartalom között, arra a következtetésre jutottunk, hogy nem minden esetben jut érvényre a lipidnek a foszfortartalmat hígító hatása. A vizsgált időszakban valószínűsíthetően nem alakultak ki a lipidtartalmat oly mértékben befolyásoló körülmények, melyek a test foszfortartalmában is tetten érhetőek lennének.

A testhossz–testtömeg kapcsolatából számított kondíciófaktor régóta alkalmazott módszer a test energiatartalékainak jellemzésére (Fulton 1911). A magasabb kondíció az adott testhosszhoz nagyobb testtömeget társít, mely főként a gyorsan beépülő zsírszövet mennyiségének megnövekedését jelenti. Következésképpen tehát a lipidtartalom és a kondíciófaktor közötti szoros kapcsolat áll fenn (Lambert & Dutil 1997, Neff & Cargnelli 2004). A vizsgálatunkban szereplő populációk kondíciófaktora erős szezonális dinamikát mutatott, emellett a lipidtartalom és a foszfortartalom között mindössze egy esetben tapasztaltunk szoros korrelációt. A kondíció változásában ez esetben más hatások is közrejátszanak. A táplálékkészlet vagy a táplálkozás intenzitásának megváltozása okozhat fajon, populáción belüli különbségeket a test sztöchiometriai jellemzőiben (Glaholt & Vanni 2005). Továbbá egyes egyedek vagy populációk hajlamosabbak lehetnek arra, hogy tápanyagbőség esetén nem a zsírszöveiket, hanem izomszöveiket tömegét növelik, amely szintén kondíciófaktor-emelkedést okoz, ugyanakkor a lipidtartalomban nem idéz elő számottevő változást (Boros et al. 2012).

Korábbi tanulmányokkal egyetértve megállapíthatjuk, hogy az egyes halfajok (halcsaládok) tápanyagsztöchiometriai jellemzői jelentős mértékben eltérnek. A díszsügérfélék (Centrarchidae) családjába tartozó naphal magasabb foszfortartalommal bír, mint a pontyfélékhez (Cyprinidae) tartozó vörösszárnyú keszeg vagy az alvógébfélék (Odontobutidae) családjába tartozó amurgéb. Elsőként vizsgáltuk az amurgéb tápanyagtartalmi jellemzőit, a mintázott populáció adatai alapján az alacsonyabb foszfortartalmú fajok közé tartozik.

A test foszfortartalmának szezonális változását megvizsgálva elmondható, hogy egy populáción belül is lehetnek szignifikáns különbségek, de a fajok közötti eltérések sokkal számottevőbbek. A lipidtartalom, indirekt hatása következtében, csak jelentős változása esetén képes a test foszfortartalmát érdemben befolyásolni.

A kondíció és a lipidtartalom általában szoros kapcsolatban van egymással. Egyes populációk esetében azonban nem a test zsírtartalékának megnövekedése, hanem más szövetek (feltételezzük, hogy elsősorban az izom) gyarapodása okoz nagymértékű kondíciófaktor-emelkedést. Mindezek alapján tehát arra a következtetésre jutottunk, hogy a kondíciófaktor nem minden esetben használható a test lipidtartalmának közvetlen becslésére, így sztöchiometriai tanulmányokban pusztán a kondíciófaktor használata nem elégséges.

Köszönetnyilvánítás

Nélkülözhetetlen segítségükért hálás köszönettel tartozunk a következő személyeknek: Vitál Zoltán, Poller Zoltán, Bácsi István, Czeglédi István, Fosztó Szabolcs és Nyeste Krisztián. Köszönet illeti a DE Hidrobiológiai Tanszékét, a MTA ÓK Balatoni Limnológiai Intézetet és a Tiszanagyfalui Horgászegyesületet.

A munka a TÁMOP-4.2.2/B-10/1-2010-0024 "A Debreceni Egyetem tudományos képzési műhelyeinek támogatása" című pályázat és a TÁMOP-4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0043 "Célzott kémiai és biológiai alapú kutatások környezeti szennyezők felszámolására (ENVIKUT)" című pályázat keretében, az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósult meg.

A kutatás az Európai Unió és Magyarország támogatásával a TÁMOP 4.2.4.A/2-11-1-2012-0001 azonosító számú "Nemzeti Kiválóság Program - Hazai hallgatói, illetve kutatói személyi támogatást biztosító rendszer kidolgozása és működtetése konvergencia program" című kiemelt projekt keretei között valósult meg.

Irodalom

- Bandarra, N. M., Batista, I., Nunes, M. L., Empis, J. M., Christie, W. W. (1997): Seasonal Changes in Lipid Composition of Sardine (*Sardina pilchardus*). *Journal of Food Science* 62: 40–43.
- Boros, G., Jyväsjarvi, J., Takács, P., Mozsár, A., Tátrai, I., Søndergaard, M., Jones, R. I. (2012): Between-lake variation in the elemental composition of roach (*Rutilus rutilus* L.). *Aquatic Ecology* 46/4: 385–394.
- Chidami, S., Amyot, M. (2008): Fish decomposition in boreal lakes and biogeochemical implications. *Limnology and Oceanography* 53: 1988–1996.
- Czamanski, M., Nugraha, A., Pondaven, P., Lasbleiz, M., Masson, A., Caroff, N., Bellail, R., Tréguer, P. (2011): Carbon, nitrogen and phosphorus elemental stoichiometry in aquacultured and wild-caught fish and consequences for pelagic nutrient dynamics. *Marine Biology* 158: 2847–2862.
- Dantas, M. C., Attayde, J. L. (2007): Nitrogen and phosphorus content of some temperate and tropical freshwater fishes. *Journal of Fish Biology* 70: 100–108.
- Froese, R. (2006): Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology* 22: 241–253.
- Fulton, T. W. (1911): The sovereignty of the sea: an historical account of the claims of England to the dominion of the British seas, and of the evolution of the territorial waters. W. Blackwood, Edinburgh, London. pp. 799.
- Glaholt, S. P., Vanni, M. J. (2005): Ecological responses to simulated benthic-derived nutrient subsidies mediated by omnivorous fish. *Freshwater Biology* 50: 1864–1881.
- Hendrixson, H. A., Sterner, R. W., Kay, A. D. (2007): Elemental stoichiometry of freshwater fishes in relation to phylogeny, allometry and ecology. *Journal of Fish Biology* 70: 121–140.
- Kitchell, J. F., Koonce, J. F., Tennis, P. S. (1975): Phosphorus flux through fishes. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 19: 2478–2484.
- Konečná, M., Reichard, M. (2011): Seasonal dynamics in population characteristics of European bitterling *Rhodeus amarus* in a small lowland river. *Journal of Fish Biology* 78: 227–239.
- Lambert, Y., Dutil, J.-D. (1997): Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54 (Suppl. 1): 104–112.
- Neff, B. D., Cargnelli, L. M. (2004): Relationship between condition factors, parasite load and paternity in bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Environmental Biology of Fishes* 71: 297–304.
- Parmenter, R. R., Lamarra, V. A. (1991): Nutrient cycling in a freshwater marsh: the decomposition of fish and waterfowl carrion. *Limnology and Oceanography* 36: 976–987.
- Pilati, A., Vanni, M. J. (2007): Ontogeny, diet shifts, and nutrient stoichiometry in fish. *Oikos* 116: 1663–1674.
- Rønshold, B. (1995): Effect of size/age and feed composition on body composition and phosphorus content of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Water Science and Technology* 31: 175–183.
- Sarvala, J., Jumppanen, K. (1988): Nutrients and planktivorous fish as regulators of productivity in Lake Pyhäjärvi, SW Finland. *Aqua Fennica* 18: 137–155.
- Sterner, R. W., George, N. B. (2000): Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of cyprinid fishes. *Ecology* 81: 127–140.
- Shearer, K. D. (1984): Factors affecting the proximate composition of cultured fishes with emphasis on salmonids. *Aquaculture* 119: 63–88.
- Sterner, R. W., Elser, J. J. (2002): Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton University Press, Princeton.
- Vanni, M. J., Layne, C. D. (1997): Nutrient recycling and herbivory as mechanisms in the "top-down" effect of fish on algae in lakes. *Ecology* 78: 21–40.
- Vrede, T., Drakare, S., Eklöv, P., Hein, A., Liess, A., Olsson, J., Persson, J., Quevedo, M., Stabo, R., Svenbäck, R. (2011): Ecological stoichiometry of Eurasian perch – intraspecific variation due to size, habitat and diet. *Oikos* 120: 886–896.

Authors:

Attila MOZSÁR (mozsarhal@gmail.com), Gergely BOROS, Tímea BOROS, László ANTAL, Sándor Alex NAGY