

DE TTK
1949

**A HALAK TESTÉBEN RAKTÁROZOTT SZÉN, NITROGÉN ÉS
FOSZFOR FAJON BELÜL MEGFIGYELHETŐ MENNYISÉGI
ÉS ARÁNYBELI VARIABILITÁSA**

Egyetemi doktori (Ph.D.) értekezés

Mozsár Attila

Témavezető:
Dr. Nagy Sándor Alex, egyetemi docens

Debreceni Egyetem
Természettudományi Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2015

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács a **Juhász Nagy Pál Doktori Iskola Hidrobiológia doktori** programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

Debrecen, 2015. 09. 04.

.....
Mozsár Attila
jelölt

Tanúsítom, hogy **Mozsár Attila** doktorjelölt **2010-2013** között a fent megnevezett Doktori Iskola **Hidrobiológia doktori** programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2015. 09. 04.

.....
Dr. Nagy Sándor Alex
témavezető

**A HALAK TESTÉBEN RAKTÁROZOTT SZÉN, NITROGÉN ÉS
FOSZFOR FAJON BELÜL MEGFIGYELHETŐ MENNYISÉGI
ÉS ARÁNYBELI VARIABILITÁSA**

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében,
Környezettudomány tudományágban

Írta: **Mozsár Attila** okleveles környezetkutató/ökológus

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál Doktori Iskolája
Hidrobiológia Doktori programjának keretében

Témavezető: Dr. Nagy Sándor Alex

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: Dr. Kátai János
tagok: Teszárné Dr. Nagy Mariann
Dr. Vasas Gábor

A doktori szigorlat időpontja: 2014. december 16.

Az értekezés bírálói:

.....
.....

A bírálóbizottság:

elnök:
tagok:
.....
.....
.....

Az értekezés védésének időpontja:.....

Tartalom

1. Bevezetés	1
2. Célkitűzés	3
3. Irodalmi áttekintés	4
3.1. Általános irodalmi áttekintés – a halak tápanyagforgalomban betöltött szerepe	4
3.2. A különböző vízi élőlények testében tárolt foszfor meghatározására használt módszerek összehasonlítása	11
3.3. A test elemi összetételének populációk közötti variabilitása és az ezt kialakító környezeti tényezők hatása	14
3.4. A halak testére jellemző szén- nitrogén- és foszfortartalom szezonális változása	16
3.5. A Fulton-féle kondíciófaktor és a halak testének összetétele közötti kapcsolat	16
4. Anyag és módszer	18
4.1. A különböző vízi élőlények testében tárolt foszfor meghatározására használt módszerek összehasonlítása	18
4.2. A test elemi összetételének populációk közötti variabilitása és az ezt kialakító környezeti tényezők hatása	20
4.3. A halak testére jellemző szén- nitrogén- és foszfortartalom szezonális változása – fajon belüli változatosság mértéke a faji eltérések tükrében	22
4.4. A Fulton-féle kondíciófaktor és a halak testének összetétele közötti kapcsolat	24
5. Eredmények és értékelésük	26
5.1. A különböző vízi élőlények testében tárolt foszfor meghatározására használt módszerek összehasonlítása	26
5.2. A test elemi összetételének populációk közötti variabilitása és az ezt kialakító környezeti tényezők hatása	31
5.3. A halak testére jellemző szén- nitrogén- és foszfortartalom szezonális változása – fajon belüli változatosság mértéke a faji eltérések tükrében	36
5.4. A Fulton-féle kondíciófaktor és a halak testének összetétele közötti kapcsolat	46
5.5. Új tudományos eredmények	52

6. Az eredmények ökológiai vonatkozásai	55
7. Összefoglalás	58
8. Summary	62
9. Köszönetnyilvánítás	66
10. Irodalomjegyzék	67
11. Tudományos tevékenység jegyzéke	80

1. Bevezetés

Az elmúlt száz évben felszíni vizeinket jelentős mértékű tápanyagterhelés érte, köszönhetően a mezőgazdaságban használt műtrágyák alkalmazásának és a nem megfelelő hatékonysággal tisztított kommunális szennyvizek természetes vizekbe való visszajuttatásának. A tápanyagterhelés – főként a foszfor és nitrogén – fokozza az eutrofizációt, melynek következményeként a növényi produkció óriási méreteket ölt, a víz átlátszósága drasztikusan lecsökken az elszaporodott algaörmeg hatására, másrészt a sekélyebb régiókban a hínárnövényzet mennyisége jelentősen megnövekszik. Az eutrofizáció emellett a biodiverzitás drasztikus csökkenését is magával vonzza. A természetes körülmények között évszázadok vagy évezredek alatt lezajló feltöltődési folyamat az utóbbi évtizedekben rendkívül felgyorsult, és sok helyen megfigyelhető, hogy kisebb vízterek helyén, viszonylag rövid idő alatt bűzös mocsarak, majd nedves rétek alakultak ki.

A probléma megoldása legalább annyira gazdasági, mint természetvédelmi feladat, hiszen az ivóvíz bázisként és turisztikai célpontként hasznosítható vizeink komoly stratégiai tényezők lehetnek. Első lépésként a tápanyag beáramlását kell megszüntetni, és a már beérkezett növényi tápanyagokat lehetőség szerint el kell távolítani a rendszerből, vagy valamiképp stabilizálni.

A külső tápanyagterhelés jelentős csökkenése után a belső tápanyagterhelésért felelős folyamatok kerülnek a figyelem középpontjába, melyet biotikus és abiotikus tényezők együttesen alakítanak. Az utóbbi egy-két évtizedben a kutatók felismerték, hogy a belső terhelés szempontjából az egyik legmeghatározóbb élőlénycsoport a halak. Egyes kutatások szerint a halak által előidézett belső tápanyagterhelés a külső terheléssel megegyező mértékű is lehet. A halak tápanyagforgalomban betöltött szerepe számos részfolyamaton keresztül valósul meg és alapvetően befolyásolja a testük tápanyag (nitrogén és foszfor) tartalma. Ennek megfelelően a halak elemi összetételének pontos ismerete elengedhetetlen a halak tápanyagforgalmi szerepének meghatározásához.

A halak elemi összetételére irányuló kutatások kimutatták, hogy fajok között jelentős különbségek lehetnek, melyeknek evolúciós gyökerei vannak és elsősorban morfológiai és funkcióbeli eltérésekből adódnak. Megállapították továbbá, hogy a fajokra jellemző elemi összetétel egy meglehetősen állandó érték. Az utóbbi években azonban több publikáció is megjelent, melyek eredményei ennek részben ellentmondanak, és arra utalnak, hogy az elemi összetétel fajon belül tágabb határok között mozoghat, mint azt korábban feltételezték.

2. Célkitűzés

Munkám során a halak elemi összetételének fajon belül megfigyelhető mennyiségi és aránybeli változatosságának mintázatát, annak mértékét és az ezek kialakításáért felelőssé tehető tényezőket vizsgáltam. A disszertációmban négy vizsgálatot mutatok be, melyek közül kettő az elemtartalom fajon belüli (először populációk között, majd populáción belül, szezonálisan megfigyelhető) variabilitásával foglalkozik. Ezek mellett, részben a szakirodalmi előzmények, részben pedig a kapott eredményeink miatt szükségesnek láttunk további két vizsgálat elvégzését is. Az egyik a halak testében tárolt foszformennyiség meghatározására leggyakrabban alkalmazott módszerek hatékonyságának összehasonlítása; míg a másik a Fulton-féle kondíciófaktor és a főbb testösszetevők kapcsolatával foglalkozik.

Célkitűzések:

- A vízi élőlények testében tárolt foszfor meghatározására alkalmazott hamvasztáson alapuló roncsolási eljárások hatékonyságát összehasonlítani.
- Halak testében raktározott szén-, nitrogén-, és foszfor populációk közötti variabilitásának, valamint az ezt kialakító tényezők (élőhelyként szolgáló víztest trofitás, átlaghőmérséklete, testméret, kondíciófaktor) vizsgálata.
- Tesztelni, hogy kialakulhatnak-e a test elemi összetételében (szén, nitrogén és foszfortartalom) populáción belüli eltérések. Továbbá ezen eltérések kialakulásban potenciálisan szerepet játszó tényezők hatását tisztázni (lipidtartalom, a gonádok fejlettsége és a testméret).
- A Fulton-féle kondíciófaktor és a főbb testösszetevők között fennálló kapcsolat szorosságának vizsgálata a faji hovatartozás, az ivar és a szezonális figyelembe vétele mellett.

3. Irodalmi áttekintés

3.1. Általános irodalmi áttekintés – a halak tápanyagforgalomban betöltött szerepe

A halállományoknak kiemelt szerepe lehet az állóvizek nitrogén- és foszforforgalmában, ezáltal tehát a belső tápanyagterhelés szabályozásában. Valódi jelentőségüket ebben a vonatkozásban csupán a 2000-es évek elején kezdték felismerni (Vanni, 2002), azóta bővülő ismereteink pedig egységesen bizonyítják, hogy a halak számos, direkt és indirekt módon képesek hatni az anyagforgalmi folyamatokra (Vanni et al., 2002; Griffiths, 2006; Vanni et al., 2013). A halak tápanyagforgalmi szerepét egyebek mellett táplálkozási szokásaik határozzák meg, így fajonként, illetve táplálkozási guildenként eltérő hatást gyakorolhatnak a környezetükre (Vanni et al., 1997; Tolonen et al., 2000). A szakirodalom egységes abban a tekintetben, hogy a mindenevő és bentoszfogyasztó halak tápanyagforgalmi szerepe a legjelentősebb (Karjalainen et al., 1999; Higgins et al., 2006; Boros et al., 2009a), míg a ragadozó halak hozzájárulása a belső tápanyagterheléshez kevésbé jelentős, és elsősorban a mindenevő és bentoszfogyasztó halak állományának szabályozása révén, közvetetten valósul meg (Tolonen et al., 2000). A bentoszfogyasztó halak kulcsfontosságú szerepe abból adódik, hogy táplálkozásuk révén fokozzák az anyagforgalmat az üledék és a vízoszlop között (Tátrai és Istvánovics, 1986; Tátrai et al., 1990; Zimmer et al., 2006). Ennek során a korábban kiülededett tápanyagok újra beléphetnek az anyagforgalmi ciklusba, így jelentősen hozzájárulva a belső tápanyagterhelés fokozódásához.

A bentoszfogyasztó halak pusztán a táplálékkeresésük során is jelentősen fokozhatják a belső terhelést, mivel az üledéket túrva (bioturbáció), annak tápanyagban dús pórusvizét a vízoszlopba juttatják (Breukelaar et al., 1994; Chakrabarty és Das, 2007; Matsuzaki et al., 2007). A bioturbációs tevékenység további hatása, hogy jelentősen csökkenti az üledék eróziós ellenállását (Scheffer et al., 2003), amely tovább fokozza az üledékből való tápanyag-felszabadulás lehetőségét.

Meg kell azonban jegyeznünk, hogy a halak mellett számos, üledéklakó gerinctelen faj is képes számottevő bioturbáció előidézésére (Vanni, 2002; Adámek és Maršálek, 2013), így ezeknek az élőlénycsoportoknak is jelentős anyagforgalmi szerepe lehet.

Emellett a bentikus tápanyagkészletet hasznosító halak folyamatosan tápanyagot távolítanak el az üledékből, melynek egy része biomaszájukba épül be, másik része pedig ürítéssel és kiválasztással közvetlenül a vízoszlopba távozik (Vanni et al., 2013). Példaként említhető, hogy a táplálkozás során felvett foszfornak kevesebb, mint fele (40-45 %) épül be tartósan a halak testébe (Schindler és Eby, 1997; Boros, 2010), míg a fennmaradó, kiürülő rész a vízoszlop tápanyagkészletét növeli. Ennek az ürített anyagnak az elsődleges termelésre gyakorolt hatása különösen jelentős lehet, hiszen annak jelentős hányada a növények számára hozzáférhető formában van (Sereda et al., 2008; Mozsár et al., 2011). Látható tehát, hogy a halak a bentikus táplálékok hasznosításával az üledékből a vízoszlop felé irányuló, folyamatos tápanyagáramlást, azaz vertikális tápanyag mobilizációt idéznek elő. A bentoszfogyasztó halakkal ellentétben a vízoszlopban található táplálékkészletet hasznosító halfajok (pl. planktonfogyasztók, ragadozók) táplálkozásuk révén nem juttatnak többlet-tápanyagot a vízoszlopba, pusztán csak keringtetik annak tápanyagkészletét (Vanni, 2002; Vanni et al., 2013).

A halak tápanyagforgalomban betöltött szerepének fontosságát erősíti az a tény is, hogy a halak testének nitrogén- és foszfortartalma – a többi vízi élőlénycsoportéhoz képest – kifejezetten magas, így biomaszájukban nagy mennyiségben raktározódnak olyan tápanyagok, melyek az elsődleges termelést leginkább képesek befolyásolni (Kitchell et al., 1975; Sterner és Elser, 2002; Vanni et al., 2013). Hogy ökoszisztéma szinten mennyire lehet jelentős a halak biomaszájában tárolt tápanyagok mennyisége, azt a foszfor példáján szeretném szemléltetni, a Balaton esetében. A Balaton vizében az átlagos összes-foszfor (TP) tartalom megközelítőleg $25 \mu\text{g L}^{-1}$, a tó átlagos mélysége ~ 3 m, a hektáronkénti halbiomassza pedig átlagosan 200 kg/ha érték körül alakul (Specziár, 2010). Az egységnyi halbiomasszában tárolt foszfor mennyisége irodalmi adatok alapján száraz tömegre

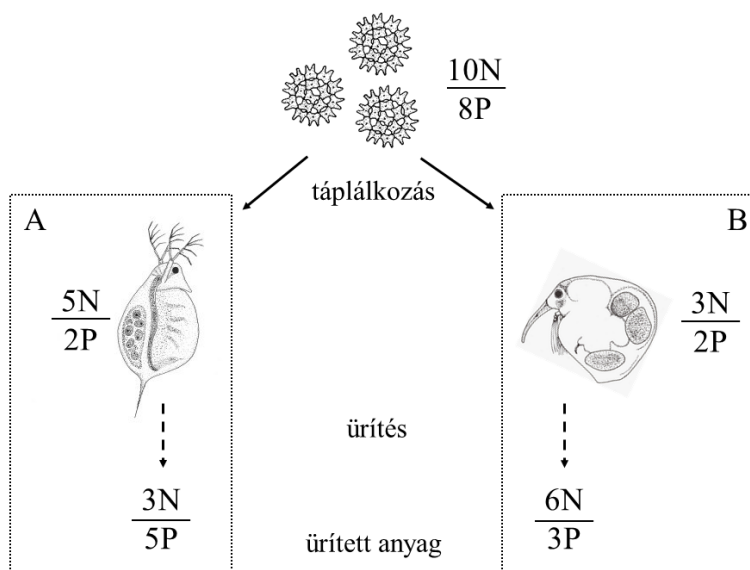
vonatkoztatva 1-5% között mozog (Hendrixson et al., 2007; Pilati és Vanni, 2007; McIntyre és Flecker, 2010). Teljes halbiomasszáról lévén szó, több faj átlagát szükséges használni, mely a fent idézett munkák és a balatoni halállomány-összetétel figyelembe vételével 2% körüli értéket jelent. Ez nedves tömegre vonatkoztatva – 70-80%-os víztartalmat feltételezve – 0,5%-os P tartalmat jelent. Ezen adatok birtokában kiszámítható (a számolás menetét itt most nem ismertetve), hogy a Balaton esetében a vízoszlop teljes foszforkészletének 50-60%-a halak testében tárolva van jelen. Korábbi vizsgálatok ennél magasabb, akár 70-80%-os értékeket is közölnek más tavak esetében (Tarvainen et al., 2002). Ez a tetemes tápanyagmennyiség hozzáférhetetlen az elsődleges termelők számára, amíg élő halbiomasszában raktározódik. Mivel a halak átlagos élettartama jóval hosszabb, mint a többi vízi élőlényé (kivéve talán a vízi emlősöket), így a bennük tárolt tápanyagok esetében hosszú „turn-over” idővel kell számolnunk. Emiatt több kutató szerint a halak tápanyag „raktárakként” funkcionálnak vizeinkben (Griffiths, 2006; Sereda et al., 2008). Ugyanakkor ökoszisztémánként változó lehet, hogy a halak a tápanyagforgalomban forrásként vagy raktárként játszanak szerepet. A halállományok ilyen jellegű szerepe sokszor annak függvénye, hogy az adott ökoszisztémára milyen idő- és térléptékben tekintünk (bővebben: Vanni et al., 2013). Rövidebb időléptékben – hetekben-hónapokban mérve – a halbiomassza a többi élőlénycsoportéhoz képest (pl. planktonikus szervezetekhez képest) állandónak, illetve állandóbbnak tűnik, emiatt könnyedén tápanyag csapdaként kezelhetjük őket. Azonban, ha nagyobb időléptékre váltunk, és a teljes halbiomassza változásait is nyomon követjük, akkor megváltozhat a kérdés megítélése. Egy víztérben, ahol a halbiomassza folyamatosan gyarapszik, a halak tápanyag raktárként működhetnek, hiszen újabb és újabb tápelemek raktározódhatnak a halak testében, más szóval a belső tápanyagkészlet egyre nagyobb hányada helyeződik át halbiomasszába. Ezzel szemben, ha a halállomány hanyatlik, akkor éppen ellenkező irányú folyamat zajlik, tehát a halbiomasszából egyre több tápelem jut vissza a rendszerbe, és ez esetben a halbiomassza „tápanyag forrásként” funkcionál. Az időbeliség után, a térlépték figyelembe

vételével értelmet nyerhet a halak vizek közötti migrációjának fontossága. A rendszerből eltávozó halbiomasszával a rendszer tápanyagot veszít, míg a befogadó víztér számára ugyanaz a halbiomassza tápanyagforrást jelent (Deegan 1993; Vanni et al., 2013).

A halak tápanyag forrásként vagy raktárként történő megítélésében kulcsfontosságú szerepe van továbbá annak is, hogy a haltetekben tárolt, ökoszisztéma szinten tápanyagokként funkcionáló biogén elemek mennyi idő alatt és milyen arányban (hatékonysággal) jutnak vissza a rendszer tápanyagkörforgásába (Boros et al., 2015a). Több szerző szerint a tömeges halpusztulások jelentős mértékű belső tápanyagterhelést idézhetnek elő (Premke et al., 2010), számottevő hatást gyakorolva az eutrofizációs folyamatok alakulására (Boros et al., 2015a). Amellett, hogy a tetemekből felszabaduló tápelemek anyagforgalmi szempontból kétség kívül kiemelt jelentőséggel bírnak, egyes kutatások szerint bizonyos esetekben a tökéletlen lebomlás következtében a testben tárolt anyagoknak csak egy része jut vissza a körforgásba (Chidami és Amyot, 2008). Ebben a megközelítésben a fontosabb tápelemek között igen nagy különbség mutatkozik, melynek oka, hogy míg például a nitrogén főként könnyen bomló, lágy szövetekben, azaz izmokban és zsigerekben raktározódik, addig a foszfor nagyobb részben a bomlásnak leginkább ellenálló szövetekben, csontokban és pikkelyekben található (Rønsholdt, 1995; Hendrixson et al., 2007). Ezt támasztja alá Parmenter és Lamarra (1991) vizsgálata is, mely szerint a halak elhullását követő 10 hónapban a tetemek nitrogéntartalmának 95%-a, míg foszfortartalmának mindössze 60%-a szabadult fel. A haltetek így a nitrogén esetében nem tekinthetők tartós tápanyag raktáraknak, míg a foszfor tekintetében részben raktárként, illetve tartós csapdaként funkcionálhatnak. Újabb vizsgálatok szerint azonban, bizonyos esetekben a testben raktározott tápanyagkészlet teljes egészében visszajuthat a körforgásba, ha a környezeti feltételek biztosítottak a gyors és hatékony mineralizációhoz (Boros et al., 2015a). Kiemelt jelentősége ellenére a témában folytatott kutatások száma igen korlátozott, az egyes részfolyamatok (pl. aprító és dögevő szervezetek szerepe) megértése, és így a lebomló tetemek

tápanyagforgalmi jelentőségének pontos megismerése érdekében további vizsgálatok szükségesek.

Ha a halak testében tárolt tápanyagokat nem a teljes biomassza, hanem az egyed szintjén vizsgáljuk, akkor a test elemi összetétele és az állat tápanyagforgalomban betöltött szerepe között újabb összefüggéseket fedezhetünk fel. Ennek az összefüggésnek a kérdéskörével az ökológiai sztöchiometria elmélete foglalkozik (Sternern és Elser, 2002), mely kimondja, hogy a heterotróf élőlények viszonylagosan állandó elemi összetételt tartanak fenn szervezetükben („elemi homeosztázis”). A test és a táplálék elemi összetétele közötti különbségek alapvetően meghatározzák az ürített anyag elemi összetételét, így döntően befolyásolják az állat tápanyag-forgalmazási sajátosságait.



1. ábra: Az ökológiai sztöchiometria elmélet a gyakorlatban, fito- és zooplankton interakciójában.

Megjegyzés: Az ábra nem valós elemi összetétel értékeket közöl.

Az ökológiai sztöchiometria elméletét eredetileg a fitoplankton és zooplankton között fennálló anyagforgalmi kapcsolatok vizsgálatára dolgozták ki. Az elmélet alapjait Sterner 1990-ben megjelent munkája

alapján, az 1. ábra segítségével, két élőlénycsoport között fennálló egyszerűbb kapcsolaton keresztül mutatom be. Ha két zooplankton faj ugyanolyan elemi összetétellel rendelkező vagy éppenséggel egyazon táplálékforrást fogyaszt, de a két zooplankton faj testének elemi összetétele eltérő, akkor tápanyagforgalmi szerepük is eltérő. Konkrétabban, a magasabb foszfortartalmú zooplankton faj, hogy testének elemi összetételét állandó szinten tartsa, több foszfort tart vissza a táplálékból (1. ábra 'B' jelű faj), mint az alacsonyabb foszfortartalmú faj. A másik faj viszont, mivel számára arányaiban több nitrogén és kevesebb foszfor szükséges, így több foszfort ürít, emelve ezzel a vízoszlop foszfortartalmát ('A' jelű faj). Ennek alapján könnyen belátható, hogy a teljes ökoszisztéma számára meghatározó tényező, hogy melyik zooplankton faj kerül túlsúlyba.

Az ökoszisztéma tápanyag készletének jelentős hányada a halak biomasszájában koncentrálódik (Sterner és Elser, 2002; McIntyre et al., 2008), így egyértelmű, hogy a sztöchiometriai vizsgálatok szempontjából is kiemelt élőlénycsoportról van szó (Capps et al., 2015). A fogyasztó teste és a táplálék elemi összetétele közötti különbség tápanyag-forgalmazási jellemzőkre gyakorolt hatása a halak esetében – testük magas foszfor és nitrogéntartalma miatt – még nagyobb hangsúlyt kap. Ezt felismerve, a halak hamar az ökológiai sztöchiometriával foglalkozó vizsgálatok homlokterébe kerültek, melyek fő célja a szervezet elemi összetételének kialakulását és annak fenntartását szabályozó ökológiai és fiziológiai tényezők megismerése.

A halak testének elemi összetételével foglalkozó kutatások egybehangzóan kiemelik a fajok között tapasztalható jelentős különbségeket (pl. Penczak, 1985; Tanner et al., 2000; Sun et al., 2014), melynek fejlődéstörténeti gyökerei vannak, és alapvetően morfológiai és funkcióbeli különbségekből erednek (Sterner és Elser, 2002). A fajok közti eltérések okai, hogy a különböző fajok teste más-más arányban tartalmazza a szén, a nitrogén és a foszfor fő raktárait jelentő szöveteket. A szén esetében elsődleges raktárak meghatározása bonyolultabb feladat, hiszen a legtöbb szövet típus nagy mennyiségben tartalmazza ezt az elemet (Love, 1970). A fajok közötti különbségek kialakításához a test egyik legnagyobb és egyben legvariábilisabb

szénraktára, a zsírtartalék, illetve az ezeket alkotó lipidek járulnak hozzá (Fagan et al., 2011). A fajok közötti legkisebb változatosságot mutató nitrogén az izomszövetben található meg legnagyobb koncentrációban (Love, 1970; Vrede et al., 2011). A legjelentősebb faji különbségek a test foszfortartalmában tapasztalhatóak, melynek kialakításában a csontos elemekben raktározott foszfornak van jelentősége (Hendrixson et al., 2007; Czamanski et al., 2011; Sun et al., 2014). Ugyanakkor fontos megjegyezni, hogy az egyedfejlődés különböző szakaszaiban más-más anyagok töltik be az elsődleges foszforraktár szerepét (Pilati és Vanni, 2007; Boros et al., 2015b). Az egyedfejlődés korai szakaszában a test RNS tartalma jelenti az elsődleges foszforraktárt, ekkor ugyanis a fokozott fehérjeszintézis megkívánja a nagymennyiségű RNS termelését (Elser et al., 2003; Boros et al., 2015b). Ehhez hozzáadódik az is, hogy a test vázrendszere, fiatal korban még meglehetősen fejletlen. A vázrendszer később, a csontok fejlődésével, és a növekedés ütemének lassulásával átveszi az elsődleges foszforraktár szerepét. Ennek következtében, az ivarérett kort elérő halak testében a teljes foszforkészletnek 70-80%-a (Rønsholdt, 1995) már a csontos elemekben, konkrétabban a csontok és pikkelyek szervetlen frakcióját alkotó hidroxipatit ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH})$) formájában van jelen.

A különböző halfajok egyedeire jellemző foszfortartalom 1 - 5% (száraz anyag %-ban kifejezve) között változhat (pl. Pilati és Vanni, 2007; McIntyre és Flecker, 2010). A legmagasabb foszfortartalmú fajok a csontosabb, ctenoid pikkelyekkel rendelkező sügér- (*Percidae*) és díszsügérfélék (*Centrarchidae*) családjába tartoznak (Pilati és Vanni, 2007; Vanni et al., 2002). Hendrixson és munkatársai (2007) szerint a testalkat/testforma is szerepet játszhat az elemi összetétel kialakításában, mivel a magas foszfortartalmú fajok rendszerint oldalról lapított testalkattal rendelkeznek. Az elemi összetétel meghatározásának szempontjából szintén alapvető fontosságú lehet a koponya (Hendrixson et al., 2007): a nagyméretű és erősen csontosodott koponyával rendelkező halakra, mint például a törpeharcsafélékre (*Ictaluridae*), kifejezetten magas foszfortartalom jellemző. Ha a koponya csak részlegesen csontosodott el, ahogyan ezt a

pisztrángféléknél (*Salmonidae*) megfigyelhetjük, a test foszfortartalma is alacsonyabb. A test foszfortartalmára nagyon komoly hatást gyakorolhatnak egyes, fajra jellemző morfológiai képletek is, mint a pikó fajok (*Gasterosteus sp.*) testét fedő csontvértet; a csontlemezek száma és mérete alapján 3%-tól akár 6,8%-ig terjedhet a foszfortartalmuk (Durstón et al., 2015). Czamanski és munkatársai (2011) szerint a csontos elemek teljes testhez viszonyított aránya mellett a lipid raktárak mérete határozza meg az elemi összetételben megfigyelhető fajok közti különbségeket. A zsírosabb, ezért szénben gazdagabb, emellett más családokhoz képest kevesebb csontos elemekkel és cikloid pikkelyekkel rendelkező pontyfélékre (*Cyprinidae*) általában alacsonyabb foszfortartalom jellemző (Sterner és George, 2000; Dantas és Attayde, 2007).

A biológiai sztöchiometriával foglalkozó kutatások eredményei szerint a faji hovatartozás mellett egyéb tényezők, mint például a testméret, az élőhely, a nem és a nemi érettség is hatással lehetnek a test elemi összetételének kialakulására (Hendrixson et al., 2007). Számos szerző szerint ezek a tényezők csak olyan minimális variabilitást tudnak előidézni, melyek jelentősége elhanyagolható a fajok közti különbségekhez képest (Tanner et al., 2000; McIntyre és Flecker, 2010). Az utóbbi években azonban ennek részben ellentmondó eredményeket tartalmazó kutatások is napvilágot láttak (Glaholt és Vanni, 2005; Pilati és Vanni, 2007; Vrede et al., 2011). Ezen vizsgálatok bizonyították, hogy a test elemi összetételében esetenként fajon belül is szignifikáns különbségek alakulnak ki. A genetikailag meghatározott és fajra jellemző, korábban állandónak vélt értékek különböző tényezők (pl. morfológiai eltérések, életkor, testméret) hatására igen nagyfokú rugalmasságot is mutathatnak.

3.2. A különböző vízi élőlények testében tárolt foszfor meghatározására használt módszerek összehasonlítása

A vízi táplálékhálózatokat alkotó élőlénycsoportokban tárolt elsődleges biogén elemek – különösen a foszfor, mint a produktivitást gyakorta szabályozó tápelem – mennyiségének megbízható és pontos

meghatározása elengedhetetlen a vízi ökoszisztémák anyag- és energiaforgalmi folyamatának vizsgálata, valamint a tó-rehabilitációs (biomanipulációs) beavatkozások hatékonyságának növelése szempontjából. A szén- és nitrogén meghatározással szemben – melynek jól bevált és standardizált módszere van – a foszfor meghatározására számos, egymástól sok szempontból jelenősen eltérő módszert találunk a szakirodalomban. A „klasszikus” foszfor-meghatározási módszerek alapja – és nagyjából egyetlen közös pontja – az ortofoszfát-ion (PO_4^{3-}) és az ammónium-molibdenát molekula színreakciója nyomán jelentkező kék szín intenzitásának spektrofotometriás mérése, amely jelzi a mintában található foszfát ionok koncentrációját (Murphy és Riley, 1962; Strickland és Parsons, 1972). Kivételt ez alól az újabb, modernebb elemanalitikai eljárások jelentenek (pl. ICP), melyeket magas költségük miatt, pusztán foszfor meghatározás céljára ritkán alkalmaznak. A hagyományos, kolorimetriás méréshez szükséges a minta teljes foszfortartalmának ortofoszfát ionokká való átalakítása, azaz a minta roncsolása/elemtartalmának feltárása. A szakirodalomban fellelhető módszerek főként a feltárás technikájában mutatnak igen nagy változatosságot.

A minta-roncsolási eljárásokat alapvetően két csoportra oszthatjuk: (a) nedves roncsolás, mely során a mintát közvetlenül agresszív, tömény savval tárják fel; (b) száraz roncsolás, amikor a mintát először magas hőmérsékleten elhamvasztják, majd a képződött hamut savas közegben autoklávozzák. A száraz roncsolás mintaigénye kisebb, nem igényli tömény savak használatát, így biztonságosabb és egyszerűbb, ezért elterjedtebb, mint a nedves roncsolás. Akár nedves, akár száraz roncsolásról legyen szó, az egyes módszerek gyakran kiegészülnek a mérendő oldat semlegesítésével a fotometriás mérés előtt. Túlzottan savas közeg hatására ugyanis a molibdén és ortofoszfát-ionok színreakciója csak részlegesen zajlik le (Going és Eisenreich, 1974; Pai et al., 1990).

Az 1. táblázatban szereplő példák remekül szemléltetik a szakirodalomban fellelhető száraz roncsolási módszerek változatosságát. Az eljárások a hamvasztás időtartamában, az

autoklávozáshoz használt sav típusában és annak töménységében is jelentős eltéréseket mutatnak. Ezek mellett a roncsolás menetének ismertetése gyakran hiányos, amely megnehezíti egy egységes protokoll követését.

1. táblázat: Szakirodalmi példák hamvasztáson alapuló feltárásokra.

	izzítás		autoklávozás				mintatípus
	hőfok	idő	savtípus	töménység	hőfok	idő	
<i>Czamanski et al. 2011</i>	500°C	5h	HNO ₃	0,3M	80	~12h	hal
<i>El-Sabaawi et al. 2012</i>	500°C	2h	HCl	1N	102	2h	hal
<i>Hendrixson et al. 2007</i>	550°C	8h	H ₂ SO ₄	10N	<i>n.a.</i>	<i>n.a.</i>	hal
<i>Hjerne és Hansson 2002</i>	500°C	2h	K ₂ S ₂ O ₈	<i>n.a.</i>	120	1h	hal
<i>Shearer 1984</i>	550°C	<i>n.a.</i>	savelegy ¹	<i>n.a.</i>	<i>n.a.</i>	<i>n.a.</i>	hal
<i>Sterner és George 2000</i>	500°C	4h	HNO ₃	0,3N	<i>n.a.</i>	<i>n.a.</i>	hal
<i>Walve és Larsson 1999</i>	550°C	2h	savelegy ²	<i>n.a.</i>	<i>n.a.</i>	<i>n.a.</i>	zooplankton

Jelmagyarázat: n.a. = nincs adat; savelegy¹: 1:1 arányú ccHCl és ccHNO₃, savelegy²: H₂SO₄, HNO₃ és H₃ClO₄ elegye.

A különböző roncsolási eljárások feltételezhetően eltérő hatásfokkal tárják fel a minták foszfortartalmát. A fel nem tárt, ortofoszfáttá át nem alakított foszfor molekulák a kolorimetriás módszer számára láthatatlanok maradnak, ezért a nem megfelelő hatásfokú mintaroncsolás következménye a tényleges foszfortartalom alulbecslése. Az eltérő hatásfokú feltárási módszerek tehát eltérő eredményeket adhatnak a minták P tartalmát illetően, amely a különböző publikációkban közölt adatok összehasonlíthatóságát komolyan megkérdőjelezi.

3.3. A test elemi összetételének populációk közötti variabilitása és az ezt kialakító környezeti tényezők hatása

A halak tápanyag-sztöchiometriai jellemzőivel foglalkozó kutatások több esetben beszámoltak már a test elemtartalmának (C, N, P) és a testalkotó elemek egymáshoz viszonyított arányainak fajon belüli, illetve populációk között megfigyelhető különbségeiről (Tanner et al., 2000; Hendrixson et al., 2007; Vrede et al., 2011). A különbségek kialakulásáért sok esetben morfológiai (Vrede et al., 2011) és testméretbeli (Hendrixson et al., 2007) különbségek lehetnek felelősek. A fennmaradó, rendszerint jelentős mértékű, nem magyarázott varianciát Hendrixson és munkatársai (2007) csak „tisztán környezeti” tényezők hatásaként említik, amely azonban igen általános fogalom. Az egyik legalapvetőbb környezeti tényező az élőhelyként szolgáló víz trofitása, melynek a halak testösszetételére gyakorolt hatására utaló adatokat találunk a szakirodalomban: Sterner és George (2000) bizonyította, hogy egy faj különböző trofitású víztérben élő egyedeinek elemtartalmában szignifikáns különbségek alakulhatnak ki. Ennek ellenére, az élőhely trofitása és a halak testének szén-, nitrogén- és foszfortartalma közötti összefüggés, jó ideig számottevő figyelem nélkül maradt. Feltételezhetően azért, mert a halakat – és általánosságban a heterotróf szervezeteket – sztöchiometriai szempontból „homeosztatikus” élőlényeknek tartják, melyek a rendelkezésre álló táplálék mennyiségétől és minőségétől függetlenül állandó elemtartalmat (azaz elemi homeosztázist) alakítanak ki és tartanak fenn testükben (Mehner et al., 1998; Sterner és Elser, 2002; Glaholt és Vanni, 2005; Persson et al., 2010).

A tápanyagterhelés, majd az ezzel összefüggő, trofitásban bekövetkező változás következtében az elsődleges fogyasztók táplálékának elemi összetétele megváltozik (Sterner et al., 1998). Az ökológiai sztöchiometria elméletben (Sterner és Elser, 2002) feltételezett genetikailag meghatározott és szűk határok között szabályozott elemi homeosztázis értelmében azonban ennek a fogyasztó testösszetételére nem lehet hatása. Az elmélet szerint, ha a táplálék nagyobb arányban/magasabb koncentrációban tartalmaz egy

adott biogén elemet, mint a fogyasztó teste, akkor a fogyasztó intenzívebb kiválasztással kiüríti a feleslegesen bevitt mennyiséget (Vanni et al., 2002; Anderson et al., 2005). Ezzel szemben, ha a táplálék sokkal szegényebb egy adott elem tekintetében, mint a fogyasztó teste, annak következménye a test elemtartalmának állandó szinten tartása mellett a vegetatív és/vagy a generatív fejlődés visszaesése (Persson et al., 2010). Mindezen folyamatok mellett a halak aktívan is hozzájárulnak a szervezet állandóságának megőrzéséhez. Ilyen aktív folyamatok a fokozott táplálkozás, vagy a táplálékváltás (Frost et al., 2005; és az abban hivatkozott munkák).

A közelmúltban azonban több olyan publikáció is napvilágot látott, mely a test elemi összetétele és az élőhely trofitása közötti szoros kapcsolatot bizonyítva, részben cáfolja a heterotróf szervezetek szigorú elemi homeosztázisát. Cross és munkatársai (2003) detritusz fogyasztó makroszkopikus vízi gerinctelenek esetében dokumentálták, hogy a táplálék nitrogén- és foszfortartalmának megnövelése változást idézett elő egyes fajok testének elemi összetételében. Később DeMott és Pape (2005) megállapították, hogy az ágascsapú rákokra jellemző elemi homeosztázis mértéke fajonként eltérhet: míg egyes fajokra szigorú homeosztázis volt jellemző, mások a környezet foszfortartalmának csökkenésére, a szomatikus növekedés lassulása mellett, testük elemtartalmi viszonyainak megváltozásával reagáltak. Dickman és munkatársai (2008) is hasonló jelenséget figyeltek meg halak esetében. A témában mérőföldkőnek számít Small és Pringle (2010) munkája, mely leírja, hogy a felszíni vizeket ért foszforterhelés hatására az egyazon fajhoz tartozó fogyasztók (makroszkopikus gerinctelenek) testének elemtartalmában olyan jelentős változások következtek be, melyek a fajok közötti különbségek mértékét is meghaladták. A tanulmányban megemlítették továbbá, hogy az elsődleges fogyasztóktól magasabb trofikus szinteken is kialakulhat ez a jelenség.

3.4. A halak testére jellemző szén- nitrogén- és foszfortartalom szezonális változása

Ahogy azt a fentiekből is láthatjuk a test elemtartalmának kialakításában több tényező egyszerre játszik szerepet; ilyenek lehetnek a törzsfajlás során kialakult anatómiai tulajdonságok, illetve bizonyos fiziológiai folyamatok, melyek a környezet hatásaira reagálva módosítják az elemtartalmi jellemzőket. A mérsékelt égövön élő halfajok lipidtartalma komoly változáson megy keresztül egy vegetációperiódus alatt (Bandarra et al., 1997; Konečná és Reichard, 2011). Mivel a test lipidtartalma bizonyítottan kulcsfontosságú szerepet játszik az elemtartalmi arányok kialakításában (Vanni és Layne, 1997; Fagan et al., 2011), feltételezhető, hogy a szezonálisnak komoly szerepe lehet. Erre utaló eredményeket ugyan találunk a szakirodalomban (Tanner et al., 2000), a szezonális és az elemtartalom kapcsolatára irányuló vizsgálatot azonban korábban még nem végeztek.

Az elemtartalmi jellemzők fajon belül variabilitása kapcsán gyakran felmerülnek annak jelentőségével kapcsolatos kérdések. Egyes szerzők szerint a szignifikáns különbségek ellenére sincs számottevő jelentőségük, hiszen a fajok közti különbségekhez képest elhanyagolható mértékű változásokat idéznek elő (Sterner és George, 2002; Dantas és Attayde, 2007). A fajon belüli variabilitás valódi jelentőségének megítéléséhez szükséges az elemtartalmi jellemzők fajon belüli variabilitásának vizsgálatakor a szignifikáns eltérések kimutatásán, illetve azok lehetséges okainak feltárásán túl, a fajon belüli variancia mértékét is jellemezni, valamint azt a fajok közötti különbségek mértékével összevetni.

3.5. A Fulton-féle kondíciófaktor és a halak testének összetétele közötti kapcsolat

A halak testében tárolt lipid mennyiségének ismerete kulcsfontosságú, hiszen elsődleges energiaforrásként és tartalékként kiemelt szerepet játszik a növekedésben, szaporodásban (Love, 1970; Hurst és Conover, 2003), valamint hatással van a halak ellenálló

képességére is (Fechhelm et al., 1995; Neff és Cargnelli, 2004). A test lipidtartalmának közvetlen meghatározása azonban idő- és energiaigényes folyamat. A bonyolult laboratóriumi mérések kiváltására számos, lipidtartalmat becslő – jellemzően testhossz és testtömeg viszonyán alapuló – index született, melyek célja, hogy egyszerűen és gyorsan kivitelezhető mérések által szolgáltatassanak információt a halak állapotáról, kondíciójáról (Brown és Murphy, 2004). Az indexek alkalmazása azon a feltételezésen alapszik, hogy adott testhosszhoz tartozó nagyobb testtömeggel feltételezhetően nagyobb energiaraktár (lipidraktár), következésképpen jobb kondíció jár együtt (Bolger és Connolly, 1989).

Az egyik leggyakrabban alkalmazott ilyen index a Fulton-féle kondíciófaktor (továbbiakban K-faktor), amit a testtömeg és a testhossz köbének hányadosával fejezünk ki (Nash et al., 2006). A K-faktor és a test lipidtartalma közötti szoros, pozitív kapcsolatról számos publikáció (pl. Herbinger és Friars, 1991; Chellappa et al., 1995) beszámol. Pangle és Sutton (2005) ezen túlmenően szoros összefüggést mutatott ki a K-faktor és a halak testének fehérje- valamint víztartalma között, felvetve annak lehetőségét, hogy a K-faktorról ezen testalkotók is becsülhetőek. Ezek az eredmények arra engednek következtetni, hogy a testhossz-testtömeg összefüggésen alapuló indexek megfelelő mérőszámok a test energiaraktárainak becslésére.

A szakirodalomban ugyanakkor ennek ellentmondó eredményekre is találunk példát. Davidson és Marshall (2010) szerint a K-faktor az atlanti hering (*Clupea harengus*) esetében nem alkalmas a zsírtartalom becslésére, de McPherson és munkatársai (2011) is csak nagyon gyenge kapcsolatot találtak az atlanti hering zsírtartalma és K-faktora között. Azonban nem pusztán faji jellegzetességről lehet szó, hiszen hasonló eredményekről számoltak be a lazac (*Salmo salar*; Kardi et al., 1995) és egy észak-amerikai csukafaj (*Esox masquinongy*; Jonas et al., 1996) esetében is. A testhossz-testtömeg viszonyán alapuló indexek és a testösszetevők kapcsolata továbbá eltérhet egyes populációk (Kaufman et al., 2007), illetve évszakok (Simpson et al., 1992) között, valamint jelentős hatást gyakorolhat rá a nemi érése (McPherson et al., 2011).

4. Anyag és módszer

4.1. A különböző vízi élőlények testében tárolt foszfor meghatározására használt módszerek összehasonlítása

Munkánk során használt mintatípusok kiválasztásánál két szempontnak igyekeztünk eleget tenni: (1) a főbb vízi élőlénycsoportok szerepeljenek a vizsgálatban, valamint (2) a különböző mintatípusokra jellemző foszfortartalmak minél szélesebb tartományt fedjenek le. Ennek megfelelően tehát a vizsgáltunkban szerepelt egy magasabb (naphal – *Lepomis gibbosus*), illetve egy alacsonyabb foszfortartalommal jellemezhető halfaj (bodorka – *Rutilus rutilus*), bentikus makrogerinctelen (árvaszúnyog lárvá – *Chironomidae*), zooplankton (*Daphnia* sp.) és hínárnövény (érdes tócsagaz – *Ceratophyllum demersum*). A méréseink és a feltárás hatékonyságának ellenőrzése céljából további mintatípusként egy hitelesített foszfortartalmú ($0,813 \pm 0,031\%$) referenciaanyagot is (azonosító: NCS ZC 81001) bevontunk a vizsgálatba. A halminták és a hínárnövény gyűjtése a Balatonból történt, míg az árvaszúnyoglárva és a zooplankton mintákat tenyészetekből szereztük be.

A mintákat 60°C-on tömegállandóságig szárítottuk, majd dörzsmozsár és centrifugális malom (Retsch ZM 200) segítségével több lépésben porítottuk, homogenizáltuk. A hal és hínárnövény minták egy-egy teljes egyed homogenizátumát jelentik, míg a másik két mintatípus esetén több egyed alkotja a mintát. A referenciaanyag csak egy szövettípus, sertéstől származó izom homogenizátuma.

A mérések során az almintákat (10-15 mg) izzítható, csavaros edényekben 550°C-on hamvasztottuk. A szobahőmérsékletre hűlt hamura 10 ml savat pipettáztunk, majd az edényeket lezárva 1 órán át 105°C-on autoklávoztuk. A kolorimetriás mérés előtt a mintát egy lépésben százszorosára hígítottuk (0,1 ml minta + 9,9 ml MilliQ víz). A három hamvasztási időtartam, a háromféle savtípus és a két töménység kombinációiból 18-féle kezelés állt össze. Kezelésenként három-három ismétléssel dolgoztunk.

A különböző mintatípusok foszfortartalmának meghatározása előtt, munkánk első lépéseként az alkalmazott savak százszoros hígítású oldatainak kolorimetriás mérésekre gyakorolt hatását vizsgáltuk. A teszt során a különböző savakat alávetettük a korábban már ismertetett autoklávozási eljárásnak (1 óra, 105°C), majd egy lépésben százszorosára hígítottuk. A hígításhoz azonban tiszta MilliQ víz helyett ebben az esetben ismert koncentrációjú foszfor-törzsoldatot használtunk: 0,1 ml sav + 9,9 ml 300 $\mu\text{g L}^{-1}$ koncentrációjú KH_2PO_4 oldat. A teszt tartalmazott vak mintát is, mely 0,1 ml MilliQ vízből + 9,9 ml foszfor-törzsoldatból állt. A semleges kémhatású vak és a savas minták eredményeinek összehasonlításával azt kívántuk megállapítani, hogy a mérés során alkalmazott, százszoros hígítású savak hatással vannak-e a kolorimetriás mérések eredményeire.

A kolorimetriás mérések mellett induktív csatolású plazma optikai emissziós spektrométerrel (Agilent ICP-OES 720) és mikrohullámú plazma atomemissziós spektrométerrel (Agilent MP-AES 4100) is meghatároztuk a minták foszfortartalmát. Az ICP és MP méréseket teflon bombás feltárás előzte meg, mely során 0,3 g mintához 5 ml 65 m/m %-os HNO_3 és 0,5 ml 30 m/m %-os H_2O_2 elegyét adtuk (Rodushkin et al., 1999; Fehér et al., 2013).

A százszoros hígítású savak színreakcióra gyakorolt hatásának tesztelésére Dunnett-próbát végeztünk, mely egyesével hasonlítja össze a semleges kémhatású oldatra és a százszoros hígítású oldatokra kapott koncentráció értékeket.

A hamvasztás időtartamának, a sav típusának és a töménységének (mint faktorok) a feltárás hatékonyságára gyakorolt hatását három-utas ANOVA modellel vizsgáltuk. A modellépítés során kihagytuk az interakciók vizsgálatát. A szignifikáns hatású faktorok kezelése közötti különbségek felderítése céljából post hoc-teszteket (Tukey HSD) futattunk. A statisztikai elemzéseket a Statsoft Statistica 7.0 szoftver segítségével végeztük el.

4.2. A test elemi összetételének populációk közötti variabilitása és az ezt kialakító környezeti tényezők hatása

A vizsgálathoz egy nagy elterjedési területtel rendelkező, gyakori halfajt, a bodorkát (*Rutilus rutilus*) választottuk, amely tápanyagforgalmi szempontból is kiemelt jelentőséggel bír (Horppila és Kairesalo, 1990; 1992; Boros et al., 2009a). A mintavételi helyek kiválasztásakor elsődleges szempont volt, hogy azok eltérő környezeti feltételeket biztosítsanak a vizsgált populációknak. Összesen hat mintavételi helyet jelöltünk ki (2. táblázat): kettőt a Balatonon (Keszthelyi- és Siófoki-medence), egyet a Kiskörei-tározón, egyet egyet két dániai víztéren (Væng, Søbygaard), és egyet egy finnországi állóvízen (Jyväsjärvi).

2. táblázat: A mintavételi helyek alapvető jellemzői.

	átlagos vízfelület (km ²)	átlagos mélység (m)	víz hőmérséklet (°C) átlag* (SD)	klorofill-a (µg L ⁻¹) átlag* (SD)
Sobygaard	0,4	1	16,5 (1,9)	111,6 (44,2)
Kiskörei-tározó	127	1,3	20,6 (1,9)	26,1 (11,2)
Væng	0,16	1,2	16,5 (1,8)	25,8 (11,3)
Jyväsjärvi	3,4	7,2	16,6 (3,1)	10,1 (4,4)
Keszthelyi-medence	596†	3,2†	23,8 (2,7)	18,8 (10)
Siófoki-medence	596†	3,2†	19,3 (3,6)	6,2 (3,6)

Megjegyzés: * a májustól szeptemberig terjedő időszak átlaga, † a teljes Balatonra vonatkozó átlagok.

A hat mintavételi helyről összesen 86 darab bodorkát gyűjtöttünk (3. táblázat). A vizsgálathoz csak ivarérett – legalább kétnyaras – egyedeket használtunk fel, hogy az egyedfejlődés kezdeti szakaszán tapasztalható elemtartalmi változásokból eredő különbségek (Shearer, 1984; Pilati és Vanni, 2007) ne befolyásolják az eredményeinket. A halászatokat multipaneles kopolyúhálóval és elektromos halászgéppel végeztük késő-nyári és őszi időszakokban, 2007 és 2009 között. A begyűjtést követően lemértük a halak teljes testhosszát (TL) és standard testhosszát (SL), valamint testtömegét (W), majd boncolást követően eltávolítottuk a tápcsatornájukban található anyagot. Az így előkészített

bodorkákat 60°C-on tömegállandóságig szárítottuk, majd dörzsmozsár és golyósmalom (Retsch MM 301) segítségével porítottuk és homogenizáltuk.

Ezt követően szárazégetéssel – Flash EA 1121 elem analízátor segítségével – mértük a test szén,- és nitrogéntartalmát. A foszfortartalmat ammónium-molibdenát kolorimetriás módszerrel határoztuk meg, melyet nagy-nyomású teflon bombás feltárás előzött meg (Boros et al., 2009b). A feltáráshoz 15–20 mg almintát mértünk be bombánként, melyre 10 ml 96 m/m%-os kénsavból és 65 m/m%-os salétromsavból álló, 3:2-es arányú elegyet pipettáztunk. A mintákat a teflon bombák lezárását követően 4 órán át 100°C-on hevítettük. A méréseink ellenőrzése érdekében minden mérési körben futattunk hitelesített foszfortartalmú (0,813 ±0,031%), állati eredetű referenciaanyagot (NCS ZC81001) tartalmazó feltárásokat is.

3. táblázat: A vizsgált egyedek száma (n), testméretének (standard testhossz – SL, testtömeg – W) és kondíciófaktorának (K) leíró statisztikai mintavételi helyenként.

	n	SL (mm)				W (g)				K	
		min	max	átlag	SD	min	max	átlag	SD	átlag	SD
Søbygaard	14	85	180	135	3,4	11,7	115,0	56,5	34,0	1,96	0,11
Kiskőrei-tározó	13	76	129	92	1,9	9,6	53,9	20,6	15,5	2,29	0,14
Væng	17	78	172	134	2,7	9,6	103,5	55,7	29,1	2,06	0,15
Jyväskylä	16	108	148	121	1,2	22,7	69,4	34,7	14,1	1,89	0,12
Keszthelyi-m.	11	94	178	135	2,8	18,1	129,6	63,5	38,0	2,27	0,10
Siófoki-m.	15	117	171	150	1,6	36,4	115,4	77,8	25,3	2,24	0,18

A testhossz és testtömeg adatok ismeretében meghatároztuk a Fulton-féle kondíciófaktort (K). A számításhoz a következő képletet alkalmaztuk: $K = W/SL^3 \times 100$, ahol W a hal nedves testtömege (g), az SL pedig a hal standard testhossza (cm) (Nash et al., 2006). A számítások során a test elemtartalmát szárazanyag százalékaként (C%, N%, P%) adtuk meg, továbbá meghatároztuk az elemek moláris arányát is (C:N, C:P, N:P).

A különböző mintavételi helyekről gyűjtött bodorkák elemtartalmának és kondíciófaktorának összehasonlítását Kruskal-Wallis teszttel végeztük el. A testméret (SL, W), a kondíciófaktor (K),

a környezeti változók (hőmérséklet, klorofill-a tartalom) és a test elemtartalmi jellemzői (C%, N%, P%, C:N, C:P, N:P) közötti összefüggéseket Spearman-féle rang-korrelációval vizsgáltuk, a teljes adathalmaz felhasználásával. A testméret elemösszetételre gyakorolt hatását ANCOVA modellekkel teszteltük. A testhossz (SL) és a testtömeg (W) mint kovariánsok, a mintavételi hely pedig, mint faktor szerepeltek a modellekben. A statisztikai elemzéseket SPSS 12.0.1 programmal végeztük.

4.3. A halak testére jellemző szén- nitrogén- és foszfortartalom szezonális változása

Mintavételeinket a Rakamaz–Tiszanagyfalui-Nagy-morotván végeztük, mely a Tisza természetes úton lefűződött, eutróf holtmedre. Teljes felülete 90 ha, átlagos vízmélysége 1,8 m. Elsődleges szerepe az öntözővíz tárolás, emellett jelentős horgászati hasznosítás is folyik a víztéren.

A halak begyűjtésére 2012-ben került sor tavasszal (április 12.), nyáron (július 27.) és ősszel (október 31.), pulzáló egyenáramú halászgéppel (Hans Grassl IG200/2B). A vizsgálatban szereplő halfajok a vörösszárnýú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*, Cyprinidae), a naphal (*Lepomis gibbosus*, Centrarchidae) és az amurgéb (*Perccottus glenii*, Odontobutidae) voltak.

A mintavételt követően lemértük a halak teljes (TL) és standard (SL) testhosszát (± 1 mm), valamint testtömegét (W; $\pm 0,01$ g). A laboratóriumi feldolgozás során az egyedeket felboncoltuk, meghatároztuk a nemüket és lemértük gonádjaik tömegét ($\pm 0,01$ g). A gonádok fejlettségének mértékét a széles körben alkalmazott gonadoszomatikus indexszel (GSI) számszerűsítettük, amely a gonád teljes testtömeghez viszonyított arányát fejezi ki: $GSI = W_g/W \times 100$, ahol W_g a gonád tömege (g). A boncoláskor a teljes tápcsatornát kiperaráltuk, a báltartalmat eltávolítottuk, majd az üres beleket visszahelyeztük a testüregbe. Az így előkészített halakat 60°C-on tömegállandóságig szárítottuk, és több lépésben porítottuk és homogenizáltuk.

A szén- és nitrogéntartalom mérése a homogenizált mintákból száraz égetéses (Vario EL CNS elemanalizátor) módszerrel történt (Pilati és Vanni, 2007). A minták foszfortartalmának meghatározásához hamvasztásos roncsoláson alapuló, ammónium-molibdenát kolorimetriás módszert követtünk. Az izzítás idejét, az autoklávozáshoz használt sav típusát és töménységét illetően a saját vizsgálatunk eredményei voltak irányadók. Ennek megfelelően 8 órás izzítást követően a hamut egy órán át autoklávoztuk 10 ml 0,3N HCl oldatban.

A faji hovatartozás, az évszak és az ivar elemi összetételre gyakorolt hatását beágyazott (nested) elrendezésű lineáris modellekkel (ANOVA) modellekkel vizsgáltuk. A beágyazás során a legnagyobb halmazokat a faji csoportosítás jelentette, amin belül évszacos, majd ivar szerinti felosztást végeztünk. Az ily módon felépített modell, a teljes adathalmaz egyidejű vizsgálatával lehetőséget nyújt az egyes faktorok (faj, évszak, ivar) hatásmagyságának összehasonlítására. A faktorok jelentőségét az általuk magyarázott eltérés-négyzetösszeg teljes eltérés-négyzetösszeghez viszonyított százalékos értékével fejeztük ki. A következő lépésben az elemtartalmi jellemzők fajok közti, fajon belül és az évszakok közti, és évszakon belül az ivarok közt különbségeket post-hoc tesztek segítségével vizsgáltuk. Az elsőfajú hiba inflálódásának megelőzése érdekében a páronkénti összehasonlításból származó p értékeken Holm-féle korrekciót végeztünk.

A lipidtartalom, a testméret és a gonádfejlettség összefüggését az elemtartalommal beágyazott elrendezésű általános lineáris modellekkel (ANCOVA) vizsgáltuk. A modellépítéskor a fajt és az évszakot, mint faktorokat adtuk meg, az évszakot a fajba ágyazva, míg a lipidtartalom, testméret és GSI, mint kovariánsok szerepeltek a modellekben. Minden elemtartalmi jellemzőt – C%, N%, P%, C:N, C:P, N:P – külön-külön modellben vizsgáltunk. A modellekben szereplő faktorok és kovariánsok hatásmagyságát itt is az általuk magyarázott hozzájuk tartozó eltérés-négyzetösszeg százalékok kiszámításával jellemeztük. A modellek érvényességét diagnosztikus ábrák (linearitás, a hibatagok normalitása, a reziduumok szórása és a torzító pontok) segítségével ellenőriztük. Statisztikai elemzéseinket R környezetben végeztük (R Core Team, 2013).

4.4. A Fulton-féle kondíciófaktor és a halak testének összetétele közötti kapcsolat

A vizsgálathoz a 4.3. fejezetben bemutatott minták adatait használtuk fel, kiegészítve azok lipidtartalmának meghatározásával. A lipidmérések során Folch és munkatársainak (1957), halak esetében is alkalmazott (Brown és Murphy, 2004) eljárását követtük: 0,1 g (száraz tömeg) almintához 5 ml extraháló elegyet (kloroform és metanol 2:1 arányú keveréke) adtunk. Az extrahálást egy éjszakán keresztül végeztük, állandó hőmérsékleten (20°C), mely után a szuszpenziót centrifugáltuk. Végül a felülúszó bepárlását követően visszamaradó lipid frakciót analitikai mérlegen lemértük.

A halak K-faktorát a $W/SL^3 \times 100$ képlet segítségével számítottuk ki, ahol W a hal testtömege (g), SL pedig a standard testhossza (cm). A test víztartalmát (V%) a nedves tömeg százalékaként írtuk le: $V\% = (W - W_{sz})/W \times 100$, ahol a W_{sz} a hal száraz tömege (g). A szén- (C%) és lipidtartalmat (L%) szárazanyag százalékban adtuk meg, míg a nitrogén esetén a szárazanyagban kifejezett nitrogéntartalmat fehérjetartalommal (F%) konvertáltuk, a következő képlet segítségével: $F\% = 6,25 \times \text{nitrogéntartalom}$ (Pangle és Sutton, 2005). A szén- és nitrogéntartalom ismeretében meghatároztuk a két elem moláris arányát is (C:N), melyet gyakorta alkalmaznak kondícióbecslésre (Dempson et al., 2010; Fagan et al., 2011).

A K-faktor (mint függő változó) kapcsolatát a testösszetevőkkel (V%, L%, F%, C%, C:N), a testmérettel (TL) és a gonád fejlettségével (GSI) kovariancia analízissel (ANCOVA) vizsgáltuk. Ennek során az ivart és az évszakot faktorként adtuk a modellekhez. A multikollinearitás elkerülése érdekében az egyes magyarázó változók hatásait külön, egy-egy önálló modellben vizsgáltuk. További modellek segítségével teszteltük a lipidtartalom (függő változó) és a testösszetevők kapcsolatát. A függő és a magyarázó változók kapcsolatának erősségét és irányát standardizált regressziós koefficienssel (β) jellemeztük, mely lehetőséget biztosít az egyes magyarázó változók erejének közvetlen összehasonlítására (Quinn és Keough, 2002). A modellek érvényességét diagnosztikus ábrák

(melyeken szerepel a linearitás, a hibatagok normalitása, a reziduumok szórása és a torzító pontok) segítségével ellenőriztük. A statisztikai elemzéseket R környezetben végeztük (R Core Team, 2013).

5. Eredmények és értékelésük

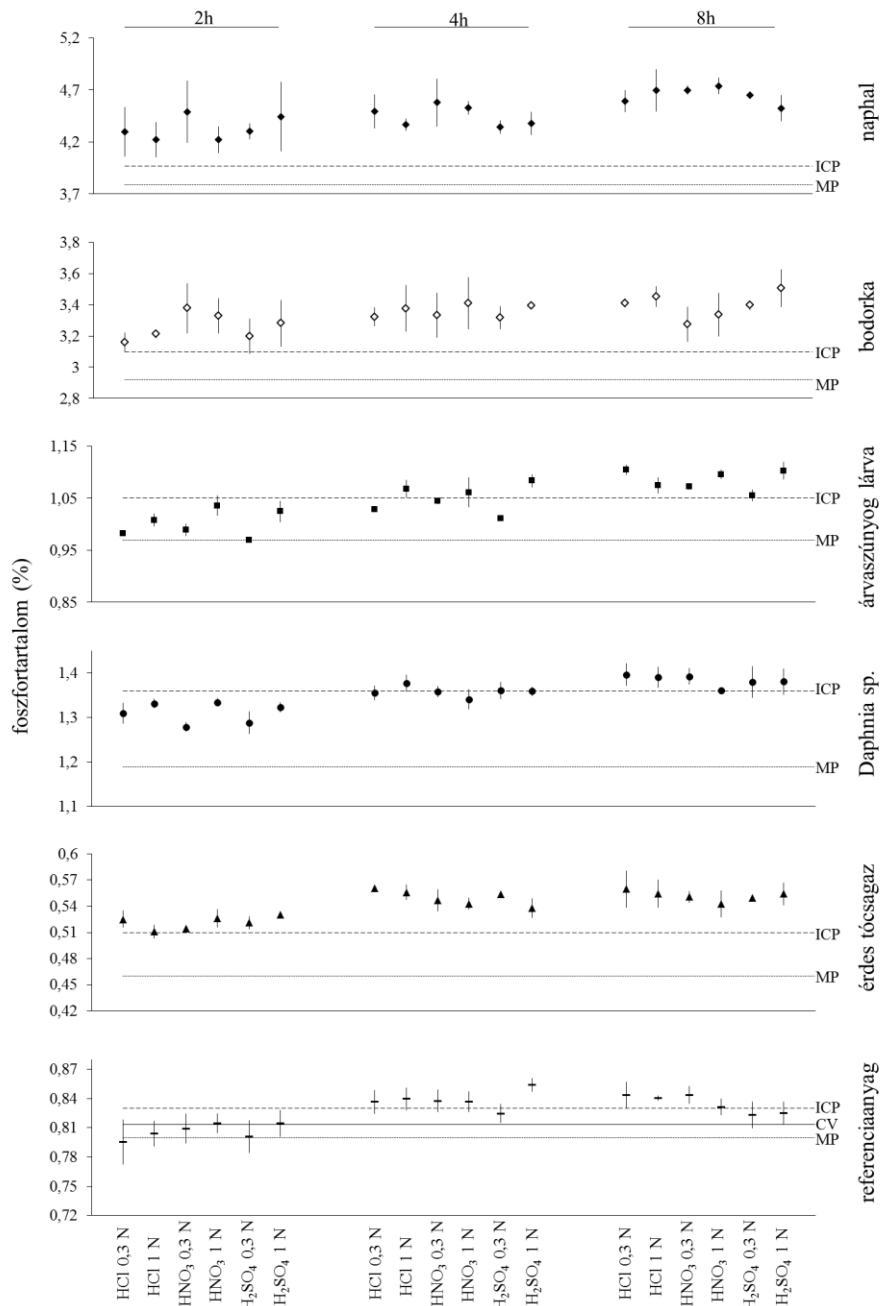
5.1. A különböző vízi élőlények testében tárolt foszfor meghatározására használt módszerek összehasonlítása

A különböző típusú és töménységű savas oldatokban mért foszfortartalmak és a semleges kémhatású oldat foszfortartalma között nem találtunk szignifikáns különbségeket (4. táblázat). Ez arra utal, hogy az általunk autoklávozáshoz használt savaknak, százszoros hígításban nincs kimutatható hatása a színreakcióra, vagyis a fotometriás mérésre szánt oldatok semlegesítése elhagyható.

4. táblázat: A százszoros hígítású savoldatok foszfortartalma a semleges kémhatású vak oldat százalékaként kifejezve és a Dunnett-próba p értékei.

	%	SD	p
HCl 0,3N	99,62	0,38	0,219
HCl 1N	99,82	0,28	0,851
HNO ₃ 0,3N	99,56	0,37	0,154
HNO ₃ 1N	99,79	0,50	0,765
H ₂ SO ₄ 0,3N	100,08	0,22	0,995
H ₂ SO ₄ 1N	100,11	0,30	0,987

Az eredményeink alapján kijelenthetjük, hogy a foszfor feltárására használt különböző módszerek hatékonyságában jelentős eltérések lehetnek. Az 2. ábra szemlélteti, hogy a hamvasztás időtartamának növelésével a kimutatható foszfortartalom egyre nagyobb átlagértékeket vett fel, míg az egyes savtípusok, és a kétféle töménység között trendszerű különbségeket nem látunk. Ezt a három-utas ANOVA eredményei (5. táblázat) is alátámasztják: a hamvasztás időtartama minden mintatípusnál szignifikáns hatással volt a mérhető foszfortartalomra, míg a savak töménységének mindössze a bentikus makrogerinctelen esetében, illetve a savtípusnak egyetlen esetben sem volt szignifikáns hatása (5. táblázat). Az eljárás kritikus pontja tehát a hamvasztás időtartama, míg az autoklávozáshoz használt sav típusa és annak töménysége jelentős mértékben nem befolyásolja a feltárás hatékonyságát.



2. ábra: A mérések átlagai és szórásai minden kezeléskombinációban, mintatípusonként.

Jelmagyarázat: szaggatott vonal jelzi az ICP-OES, míg a pontozott vonal a MP-AES mérés eredményeit. A referenciaanyag hitelesített értékét folytonos vonallal ábrázoltuk és „CV” rövidítéssel jelöltük.

A három hamvasztási időtartam (2, 4 és 8 óra) összehasonlításával egyértelműen kijelenthető, hogy az időtartam növelésével mind a hat mintatípusnál nőtt a kimutatható foszfortartalom (3. ábra). Ugyanakkor, míg a hínárnövény, bodorka valamint a referencia anyag esetében 4 óra izzítás után további foszfortartalom emelkedést nem tudtunk megfigyelni, a naphal, az árvaszúnyog lárva és a Daphnia minták 8 órás izzítás során érték el a legmagasabb mért foszfortartalmi értékeiket.

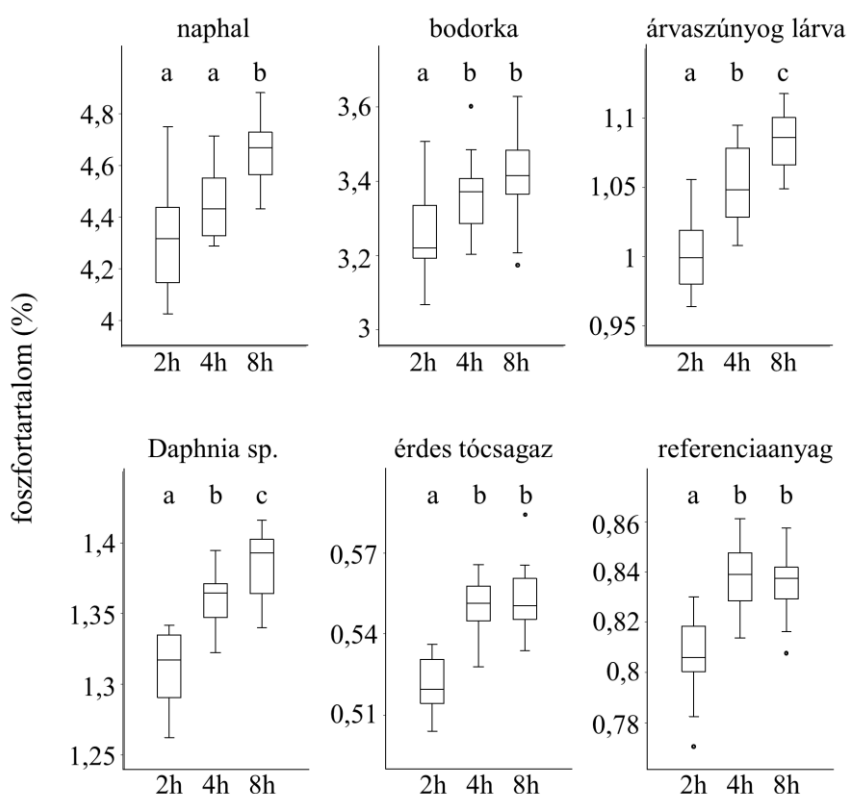
5. táblázat: A hamvasztás időtartamának, a sav típusának és töménységének a feltárás hatékonyságára gyakorolt hatása.

	idő		savtípus		töménység	
	F _{2,48}	p	F _{2,48}	p	F _{1,48}	p
naphal	18,029	<0,001	2,300	0,111	0,687	0,411
bodorka	7,229	0,002	0,283	0,755	3,401	0,071
árvaszúnyog lárva	85,500	<0,001	0,894	0,416	39,929	0,000
Daphnia sp.	51,783	<0,001	2,547	0,089	2,217	0,143
érdes tócsagaz	45,311	<0,001	2,089	0,135	1,065	0,307
referenciaanyag	30,540	<0,001	0,674	0,514	1,927	0,171

A teljes test homogenizátumokból álló minták esetében, melyek tartalmazhatnak a lebomlásnak igen ellenálló alkotó elemeket a rövid időtartamú hamvasztás nem alkalmazható. Azokat intenzív és nagy hatásfokú roncsolásnak kell alávetni ahhoz, hogy a bennük található teljes foszfortartalom mérhetővé váljon. A halak esetében például a természetes lebomlásnak is rendkívül jól ellenálló csontszövetekben és pikkelyekben (Parmenter és Lamarra, 1991; Claeson et al., 2006) raktározódhat a test foszfor készletének akár 88%-a (Rønsholdt, 1995). A vázrendszer és a pikkelyek hatékony lebontása tehát elengedhetetlen a halak foszfortartalmának pontos meghatározásához. Eredményeink alapján arra lehet következtetni, hogy az ehhez szükséges izzítási idő fajonként/mintatípusonként változhat. A díszsügérfélék (*Centrarchidae*) családjába tartozó naphal foszfortartalmának feltárásához legalább 8 óra hamvasztás szükséges, míg az arányaiban kevesebb csontos elemeket és pikkelyt tartalmazó pontyféle (*Cyprinidae*), a bodorka (Hendrixson et al., 2007) esetében a 4 és 8 órás izzítási időtartamok eredményei között statisztikai különbség már nem

volt kimutatható. A fajok közötti különbségek figyelembe vétele mellett is, véleményünk szerint, a halminták foszfortartalmának meghatározása során 8 órás izzítási időtartam javasolt.

A bentikus makrogerinctelen és zooplankton minta esetében az általunk tesztelt eljárások közül a 8 órás izzítási időtartamú feltérési módszer bizonyult a leghatékonyabbnak. Ezen mintatípusok egyik legellenállóbb alkotóelemei a kitin és a szklerotin, melyek foszfortartalma nem számottevő, viszont az ezekbe ágyazódott magasabb foszfortartalmú szervek, szövetek feltérása érdekében indokolt a 8 órás hamvasztás.



3. ábra: Az egyes izzítási időkhöz tartozó eredmények boxplot ábrái, mintatípusonként. Az azonos betűvel jelölt kezelések között nincs szignifikáns különbség.

A különböző feltérési módszerek eltérő hatékonyságából adódó legcsekélyebb eltérések is számottevőek lehetnek az olyan finom

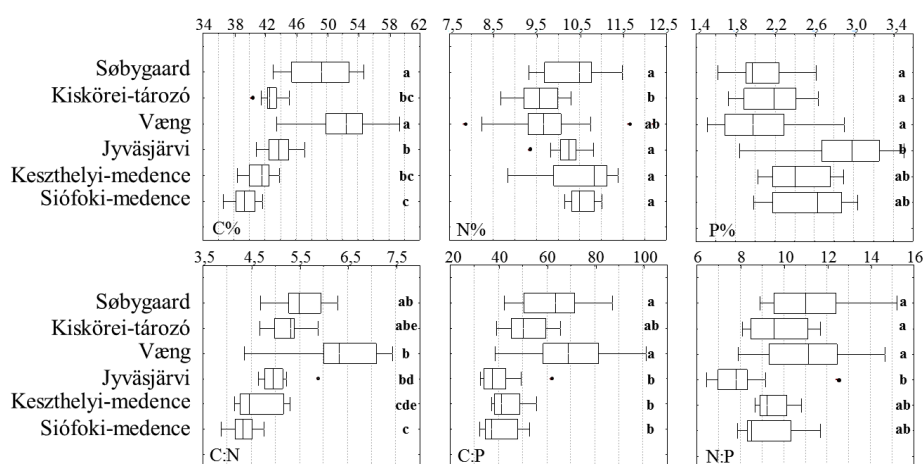
különbségeket mutató jelenségek vizsgálatánál, mint az elemtartalom fajon belüli változékonysága. Példaként említhetjük, hogy ugyanazt a fajt, a szivárványos pisztrángot (*Oncorhynchus mykiss*) vizsgálva Czamanski és munkatársai (2011) átlag 1,3% foszfortartalmat állapítottak meg, míg Hendrixson és munkatársai (2007) átlagosan 2,4%-os értékről számolnak be. Ebben az esetben nem lehet egyértelműen tisztázni utólagosan, hogy ez a különbség az elemtartalom fajon belüli természetes variabilitásának köszönhető, vagy az eltérő hatékonyságú mintafeltérési módszereknek. Az mindenesetre feltételezhető, hogy a jelentős eltéréseknek legalább egy részét (az eredményeink alapján 8 – 10 %-át) a módszertani különbségek magyarázhatják.

Az ICP és MP eredmények gyakran elmaradtak a kolorimetriás mérések során kapott értékektől (2. ábra), melynek feltételezhető oka, hogy a mérések előtt használt feltérítés határfoka nem volt megfelelő. A két típusú halminta jelentős eltérést mutatott az ICP-vel és MP-vel meghatározott P% értékektől, míg a zooplankton és a referencia anyag esetében az ICP és a kolorimetriás eredmények egymással jól átfedtek. A mikrohullámú teflon bombás roncsolás egy bevált és széles körben alkalmazott eljárás, eredményeink azonban azt mutatják, hogy olyan nehezen bomló szövettípusok esetén, mint a csont és a pikkely, nem elég hatékony. Mindezek alapján érdemes újragondolni ennek a nedves roncsolási típusnak halminták esetében történő alkalmazását.

Az eredmények tükrében, a vízi élőlények foszfortartalmának meghatározására irányuló, hamvasztáson alapuló roncsolási eljárás esetén nyolc órás izzítási időtartamot javasolunk, mivel az általunk összehasonlított módszerek közül ez volt a leghatékonyabb. A vizsgálatunkban szereplő savak típusának és töménységének nem volt meghatározó szerepe, így a biztonságosabb és költséghatékonyabb 0,3N-os HCl alkalmazását javasoljuk. Továbbá célszerű a mérés során beiktatni százszoros hígítást, mellyel elhagyható a vegyszer- és időigényes mintasemlegesítés.

5.2. A test elemi összetételének populációk közötti variabilitása és az ezt kialakító környezeti tényezők hatása

Egy széles elterjedési területtel rendelkező halfaj, a bodorka több populációjának vizsgálata rávilágított arra, hogy az egyedek testére jellemző elemi összetételben fajon belül jelentős különbségek lehetnek. A különböző mintavételi helyekről gyűjtött egyedek között szignifikáns különbségek mutatkoztak mindhárom elem és az elemarányok tekintetében (4. ábra). Az eltérések kialakításában komoly szerepe lehet az eltérő környezeti hatásoknak (pl. trofitás, hőmérséklet).



4. ábra: Az egyes mintavételi helyeken gyűjtött bodorkák szén, nitrogén és foszfortartalmának (szárazanyag százalékban kifejezve), valamint ezen elemek moláris arányainak boxplot ábrái.

Megjegyzés: Az azonos betűvel jelzett populációk között nincs statisztikailag kimutatható különbség ($p < 0,05$; Kruskal-Wallis teszt).

A vizsgálatban szereplő összes egyed elemtartalmi eredményeit összesítve a széntartalom $44,99 \pm 5,34\%$, a nitrogéntartalom $10,16 \pm 0,76\%$, míg a foszfortartalom $2,36 \pm 0,48\%$ volt, melyek átfedést mutatnak más pontyféléknél mért értékekkel (Penczak és Tátrai, 1985; Sterner és George, 2000; Tanner et al., 2000). Ha összevetjük a bodorka átlagos 50:10:1-es C:N:P arányát sügérfélékhez tartozó fajok esetében meghatározott értékekkel (Sereda et al., 2008; Vrede et al., 2011) látható, hogy a pontyfélékre alapvetően magasabb széntartalom

és alacsonyabb foszfortartalom jellemző. A családok, fajok között megfigyelhető foszfortartalmi különbségekért alapvetően anatómiai különbségek, mint a vázrendszer (a halak testének legjelentősebb foszforraktára) eltérő fejlettsége tehetők felelőssé. A sügérfélék családjába tartozó fajok „csontosabbak”, mint a pontyfélék, vázrendszerük teljes testhez viszonyított mérete/tömege nagyobb, így testük foszfortartalma is magasabb (Hendrixson et al., 2007; Czamanski et al., 2011).

6. táblázat: A bodorkák elemtartalmi jellemzői, a testméret, a kondíciófaktor és a környezeti paraméterek közötti Spearman-féle rang-korrelációk eredményei.

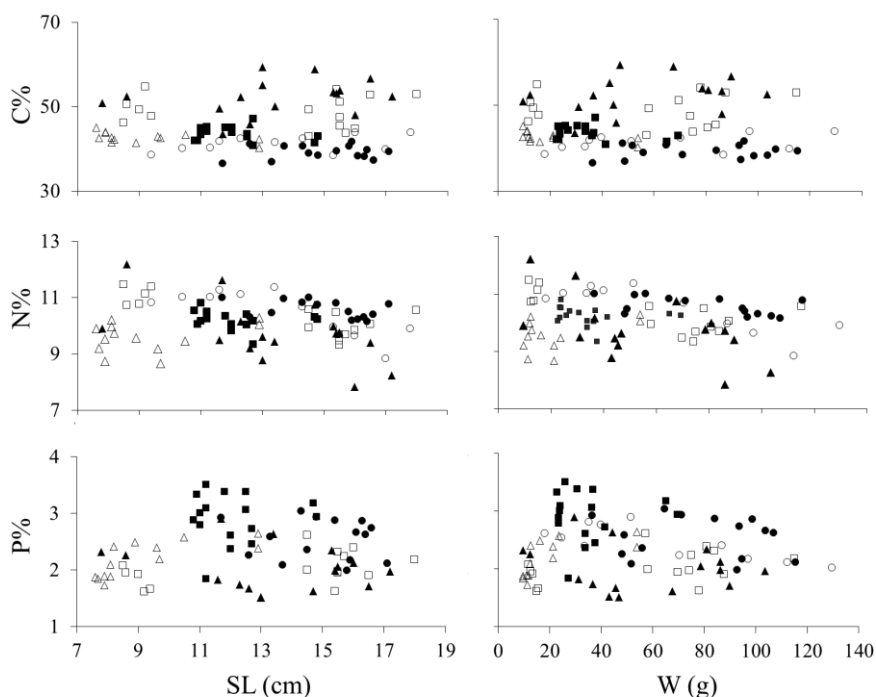
	C%	N%	P%	C:N	C:P	N:P	SL	W	K	Höm.	Klr-a
C%		0,003	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,700	0,312	<0,001	<0,001	<0,001
N%	-0,31		0,002	<0,001	<0,001	0,947	0,222	0,333	0,209	0,466	0,005
P%	-0,56	0,33		<0,001	<0,001	<0,001	0,994	0,905	0,315	0,275	<0,001
C:N	0,88	-0,69	-0,60		<0,001	<0,001	0,667	0,922	0,057	<0,001	<0,001
C:P	0,75	-0,36	-0,95	0,76		<0,001	0,899	0,896	0,830	0,656	<0,001
N:P	0,46	-0,01	-0,93	0,37	0,87		0,583	0,589	0,378	0,103	<0,001
SL	-0,04	-0,13	0,00	0,05	0,01	-0,06		<0,001	0,068	0,851	0,038
W	-0,11	-0,11	0,01	-0,01	-0,01	-0,06	0,99		0,004	0,608	0,014
K	-0,43	-0,14	-0,11	-0,21	-0,02	0,10	0,20	0,31		<0,001	0,305
Höm.	-0,50	0,08	-0,12	-0,36	-0,05	0,18	-0,02	0,06	0,69		0,325
Klr-a	0,60	-0,30	-0,55	0,61	0,64	0,48	-0,22	-0,26	-0,11	0,12	

Megjegyzés: Az átló fölött a p értékek szerepelnek, az átló alatt a korrelációs koefficienseket (r-érték) tüntettük fel. A szignifikáns r-értékeket félkövérrel emeltük ki.

A vízben mérhető klorofill-a tartalommal kifejezett trofitás igen jelentős hatást gyakorolt a test elemi összetételére. A széntartalommal pozitív ($r = 0,60$; $p < 0,001$), míg a nitrogén,- és a foszfortartalommal negatív összefüggést mutatott (P%, $r = -0,55$; $p < 0,001$, illetve N%, $r = -0,3$; $p < 0,001$). Továbbá, a klorofill-a tartalom és a moláris elemarányok között (C:N, C:P, N:P) szignifikánsan pozitív kapcsolatot figyelhetünk meg (6. táblázat). Feltételezésünk szerint az élőhely trofitása közvetve, a bodorka táplálékának mennyiségi és – elemtartalmi szempontból – minőségi átalakítása révén hat a halak testének elemtartalmára. A trofitás emelkedésével ugyanis megnő a

hozzáférhető táplálék mennyisége, ami kedvez a szénben gazdag tartaléktápanyagok (pl. lipidek) felhalmozódásának. A szén részarányának növekedése módosítja a testben lévő összes elem egymáshoz viszonyított arányát, és az alacsonyabb koncentrációban jelen levő elemek (pl. foszfor) részarányának csökkenését idézheti elő („sztöchiometriai hígulás”; Boros és Mozsár, 2015; Boros et al., 2015a). Emellett a nagyobb mennyiségű hozzáférhető táplálék a hal szomatikus növekedését, az izomszövet gyarapodását is elősegíti, emelve ezzel a testre jellemző N:P arányt is. Ezen kézenfekvő összefüggések mellett számolnunk kell a bodorka elemi homeosztázisának plaszticitásával is. Munkánk során ugyan nem határoztuk meg a táplálék elemtartalmi viszonyait, korábbi vizsgálatok azonban bizonyították, hogy a bodorka táplálékbázisát jelentő detritusz, zooplankton és makrogerinctelen szervezetek (Winfield és Nelson, 1991; Gliwicz et al., 2000; Tolonen et al., 2000) elemi összetétele reagál a trofítás megváltozására (Cross et al., 2003; DeMott és Pape 2005). Egyes korábbi publikációk cáfolják, hogy a táplálék elemi összetétele hatással lehet a halak testének elemtartalmi jellemzőire (Vrede et al., 2011). Ugyanakkor más munkák (pl. Dickman et al., 2008; Small és Pringle, 2010) eredményeinek ismeretében mégsem zárhatjuk ki a homeosztázis plaszticitását magasabb trofikus szinten lévő gerincesek estében, így halak esetében sem.

A Spearman-féle rang-korreláció eredményei (6. táblázat) alapján az átlaghőmérséklet emelkedésével a kondíciófaktor is emelkedést mutatott ($r = 0,69$; $p < 0,001$), ezzel együtt a széntartalom ($r = -0,50$; $p < 0,001$) és a C:N arány csökkent ($r = -0,36$; $p < 0,001$). A hőmérséklet és a széntartalom negatív kapcsolatának hátterében a hőmérséklet emelkedésével felgyorsuló anyagcsere folyamatok állhatnak (Brodersen et al., 2011; Czamanski et al., 2011). A gyors anyagcsere alapvetően kedvezőtlen feltételeket teremt a lipid felhalmozódáshoz (Schaus et al., 1997; Vanni et al., 2002), ezért arányaiban alacsonyabb széntartalmat eredményez a testben.

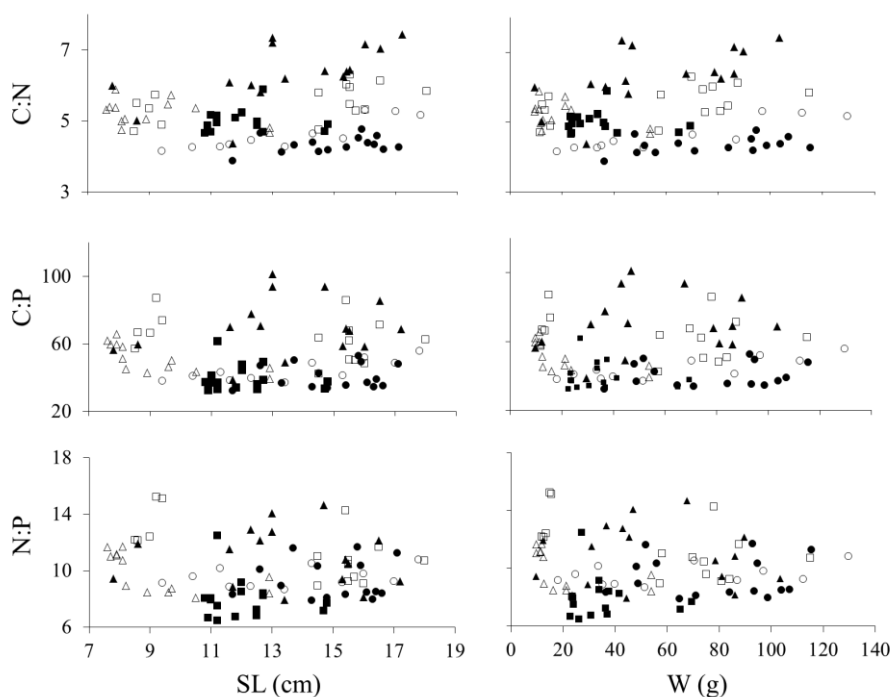


5. ábra: A szén-, nitrogén- és foszfortartalom kapcsolata a testmérettel (testhossz, testtömeg).

Jelmagyarázat: üres négyzet – Søbygaard, üres háromszög – Kiskörei-tározó, teli háromszög – Væng, teli négyzet – Jyväskylä, üres kör – Keszthelyi-medence, teli kör – Siófoki-medence.

Az ANCOVA modellek eredményei alapján a testméret és az elemtartalom kapcsolatának mértéke és iránya az egyes mintavételi helyek között különböző lehet. A nitrogéntartalom–testhossz, a nitrogéntartalom–testtömeg, továbbá a foszfortartalom–testhossz viszonya a mintavételi helyek között jelentős eltérést mutatott (5. ábra). Hasonló eredményt kaptunk a C:N–testhossz, illetve a C:N–testtömeg összefüggése esetén (6. ábra). Az összesített adathalmazra lefuttatott korrelációelemzés szerint a testméret (testhossz és a testtömeg) és az elemtartalom között általános összefüggés nem állt fenn. Saját vizsgálatunk eredményei alapján tehát nincs szoros összefüggés a testméret és a test elemi összetétele között. Ezek viszonyának alakulásában azonban igen fontos szerepet tölt be a hal életkora. A halak egyedfejlődésének kezdeti szakaszában a testösszetétel igen

dinamikusan és tág határok között képes változni (Pilati és Vanni, 2007; Boros et al., 2015b). Ebben az időszakban olyan mértékű változásokon megy át a test összetétele, ami a fajok közötti különbségek mértékét is meghaladó elemtartalmi változásokat képes előidézni. Ennek a változásnak jelentős részben a vázrendszer kialakulása, és az ezzel egyidejűleg végbemenő foszforbeépülés a mozgatórugója. Az ivarérett kort elérve a halak vázrendszere felveszi a fajra jellemző formáját és a testtel arányosan növekszik tovább, aminek következtében a méret (testhossz és testtömeg) és a test foszfortartalma között fennálló összefüggés jelentősen meggyengül. A testméret és az elemtartalmi jellemzők kapcsolatának szorosságát, illetve irányát illetően sokszor egymásnak ellentmondó eredményeket találunk a szakirodalomban (pl. Sterner és George, 2000; Dantas és Attayde, 2007), ami jelzi, hogy ivarérett korban ez az összefüggés fajonként és élőhelyenként is változhat.



6. ábra: Az elemek moláris arányai és a testméret (testhossz, testtömeg) közötti kapcsolat.

Jelmagyarázat: lásd: 5. ábra.

Korábbi tanulmányok leírták, hogy a kondíciófaktor a test elemtartalmi viszonyainak becslésére jól használható változó (George, 1994; Sterner és George, 2000). Általánosan elfogadott, hogy a jobb kondícióban lévő halak nagyobb zsírtartalékokkal rendelkeznek, és a zsírszövetet alkotó, főleg szénből álló lipidek mennyisége alapvető hatással van a test elemtartalmi viszonyaira (Barnes et al., 2007; Fagan et al., 2011). Kedvező környezeti feltételek (pl. táplálékbanőség) esetén a halak leggyorsabban lipidraktáraikat töltik fel. Az így beépülő nagymennyiségű szén az alacsonyabb koncentrációban jelenlevő elemek, mint a nitrogén és foszfor arányainak átrendeződését idézheti elő. Kedvezőtlen körülmények, például éhezés hatására ennek ellenkezője zajlik le: a test szénben gazdag energiatartalékai kimerülnek (Shimeno et al., 1997), és akár az izomszövet részleges lebontása is bekövetkezhet (Love, 1970). Ebben az esetben a foszfortartalom a szén és a nitrogén csökkenése révén, passzív aránynövekedésen megy keresztül. Mindezek alapján feltételeztük, hogy a magas kondíciófaktor értékek alacsony nitrogén- és foszfortartalommal párosulnak majd, illetve hogy pozitív kapcsolatot találunk a kondíciófaktor, a széntartalom, a C:N valamint C:P között. Eredményeink azonban ezen összefüggések egyikét sem támasztották alá. A kondíciófaktor mindössze a széntartalommal mutatott szignifikáns összefüggést, ami várakozásainkkal ellentétben negatív előjelű volt ($r = -0,43$; $p < 0,001$). Ez az ellentmondásos eredmény azt jelzi, hogy a kondíciófaktor és a széntartalom/lipidtartalom kapcsolatának szorossága nem minden esetben egyértelmű.

5.3. A halak testére jellemző szén- nitrogén- és foszfortartalom szezonális változása

A halak elemi összetételével foglalkozó korábbi kutatások szerint az elemi összetételben mutatók, fajok belüli különbségek elhanyagolhatóak a fajok közötti eltérésekhez képest (Sterner és George, 2000; Hendrixson et al., 2007). Három halfaj elemösszetételének szezonális vizsgálatából származó eredményeink azonban – ennek részben ellentmondóan – bemutatják, hogy a halak

testének elemi összetétele olyan jelentős változáson megy keresztül egy vegetációperiódus alatt, mely a fajok között tapasztalt különbségeket is meghaladhatja.

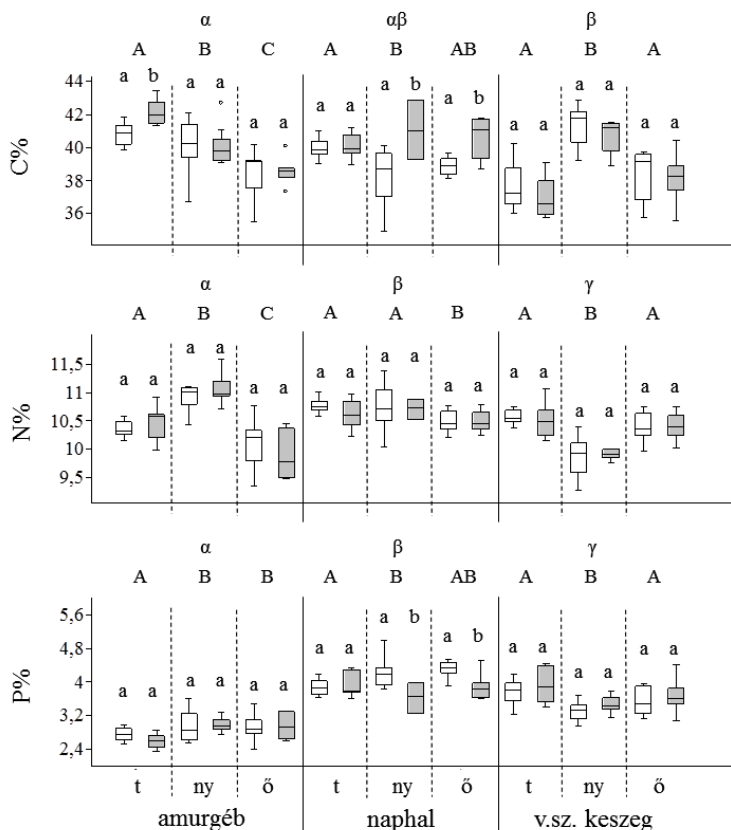
Az ANOVA modell eredményei alapján a faji hovatartozás, az évszak és az ivar is szignifikáns hatással voltak a test elemi összetételére. Faji szinten a legjelentősebb különbségek a test foszfortartalmában és a foszforhoz kapcsolódó elemarányokban (C:P, N:P) mutatkoztak, míg a szintén szignifikáns eltéréseket mutató szén- és nitrogéntartalom, illetve azok moláris arányának átlagértékei között jóval kisebb különbségeket tapasztaltunk. A páronkénti összehasonlítás alapján (7. és 8. ábrák, 7. táblázat) foszforban és nitrogénben leggazdagabb fajnak a naphal bizonyult, míg széntartalom tekintetében az amurgéb mutatta a legmagasabb átlagértékeket. Az amurgéb magas széntartalma és alacsony foszfortartalma révén mindhárom elemarány tekintetében a legmagasabb átlagértékkel bírt.

A vizsgálatunkban szereplő halfajok elemtartalmi átlagértékeit az irodalmi adatokkal összehasonlítva megállapíthatjuk, hogy a nitrogéntartalomban nem tapasztalható lényegi különbség, a széntartalom némiképp elmarad, míg a foszfortartalom fölülmúlja a legtöbb irodalmi értéket (Sterner és George, 2000; Hendrixson et al., 2007; Dantas és Attayde, 2007; Boros et al., 2012). Ugyanakkor az általunk mért értékekhez hasonló, magas foszfortartalom sem példanélküli a szakirodalomban. Glaholt és Vanni (2005) a nálunk élő naphal rokon fáját, a kékkopoltyús naphalat (*Lepomis macrochirus*) vizsgálva 4-6%-os foszfortartalomról számoltak be. Az általánosságban alacsony foszfortartalmú pontyféléknél átlagosan 2,5% körüli értékek jellemzőek (Penczak és Tátrai, 1985; Sterner és George, 2000), de találunk példát 5%-ot meghaladó foszfortartalomra is (Sereda et al., 2008). Az amurgéb, és más alvógébfélék (*Odontobutidae*) családjába tartozó fajok elemtartalmi jellemzőit, tudomásunk szerint korábban nem vizsgálták. A másik két fajhoz viszonyítva, a szakirodalmi adatok tükrében, a foszforban szegényebb fajok közé tartozik.

7. táblázat: A vizsgálatban szereplő egyedek jellemzőit leíró statisztika.

			n	TL		GSI		L %		C%		N%		P%		C:N		C:P		N:P	
				átlag	SD	átlag	SD	átlag	SD	átlag	SD	átlag	SD	átlag	SD	átlag	SD	átlag	SD	átlag	SD
amurgéb	t	tejes	11	6,40	1,14	0,85	0,43	11,74	2,01	40,83	0,66	10,33	0,13	2,74	0,15	4,61	0,10	38,56	2,67	8,36	0,50
		ikrás	11	5,89	1,17	12,69	3,73	11,89	2,41	42,20	0,79	10,45	0,30	2,58	0,19	4,70	0,15	42,40	3,87	9,00	0,76
	ny	tejes	10	7,30	0,59	0,59	0,39	10,98	1,28	40,09	1,68	10,90	0,22	2,94	0,38	4,29	0,15	35,90	5,71	8,34	1,10
		ikrás	12	6,94	0,91	6,06	4,54	11,94	1,53	39,85	0,71	11,04	0,24	3,00	0,18	4,20	0,11	34,60	2,84	8,17	0,55
	ő	tejes	15	7,20	1,56	0,33	0,21	10,50	2,59	38,39	1,39	10,05	0,39	2,92	0,29	4,46	0,20	34,30	4,38	7,68	0,85
		ikrás	7	6,23	1,46	2,65	0,53	8,23	1,63	38,55	0,82	9,85	0,42	2,91	0,30	4,57	0,21	34,50	3,82	7,56	0,91
	átlag				6,66	0,57	3,86	4,83	10,88	1,42	39,98	1,43	10,44	0,47	2,85	0,16	4,47	0,20	36,71	3,21	8,19
naphal	t	tejes	15	8,38	1,66	0,39	0,47	14,41	1,85	40,02	0,58	10,76	0,13	3,86	0,18	4,34	0,07	26,88	1,50	6,19	0,31
		ikrás	8	7,39	1,76	1,38	0,58	14,26	2,49	40,05	0,73	10,63	0,26	3,94	0,27	4,40	0,10	26,41	2,16	6,01	0,49
	ny	tejes	20	8,29	1,74	3,20	2,04	13,69	1,95	38,25	1,60	10,74	0,33	4,33	0,53	4,16	0,16	23,22	3,32	5,58	0,71
		ikrás	4	8,20	0,22	8,57	3,75	15,13	2,39	41,04	1,50	10,74	0,16	3,66	0,31	4,46	0,11	29,20	3,64	6,54	0,66
	ő	tejes	12	9,08	1,17	0,24	0,09	14,49	3,12	38,82	0,51	10,48	0,18	4,33	0,19	4,32	0,09	23,20	1,10	5,37	0,30
		ikrás	8	7,44	1,17	1,19	0,25	17,19	1,85	40,76	1,19	10,50	0,18	3,87	0,30	4,53	0,14	27,35	2,63	6,03	0,49
	átlag				8,13	0,63	2,49	3,16	14,86	1,23	39,82	1,09	10,64	0,12	4,00	0,27	4,37	0,13	26,04	2,39	5,95
vörösszármányú keszeg	t	tejes	12	7,35	0,73	1,97	1,01	13,72	3,11	37,65	1,24	10,56	0,13	3,75	0,30	4,16	0,14	26,16	2,97	6,28	0,57
		ikrás	9	7,64	0,86	3,38	1,28	13,54	3,30	37,05	1,16	10,51	0,28	3,94	0,40	4,11	0,08	24,55	3,22	5,96	0,74
	ny	tejes	10	8,78	0,45	0,08	0,17	21,83	3,32	41,34	1,16	9,82	0,34	3,30	0,23	4,92	0,29	32,54	3,02	6,61	0,40
		ikrás	6	8,57	0,54	1,59	0,29	20,15	2,57	40,64	1,07	9,88	0,09	3,45	0,22	4,80	0,15	30,60	2,67	6,37	0,41
	ő	tejes	7	10,07	1,34	1,44	1,22	12,11	3,71	38,15	1,62	10,39	0,27	3,56	0,34	4,28	0,16	27,95	3,71	6,51	0,72
		ikrás	15	9,92	1,13	4,70	0,92	13,64	2,45	38,25	1,37	10,38	0,21	3,65	0,35	4,30	0,15	27,36	3,44	6,35	0,68
	átlag				8,72	1,13	2,19	1,62	15,83	4,07	38,85	1,73	10,26	0,32	3,61	0,23	4,43	0,34	28,19	2,93	6,35

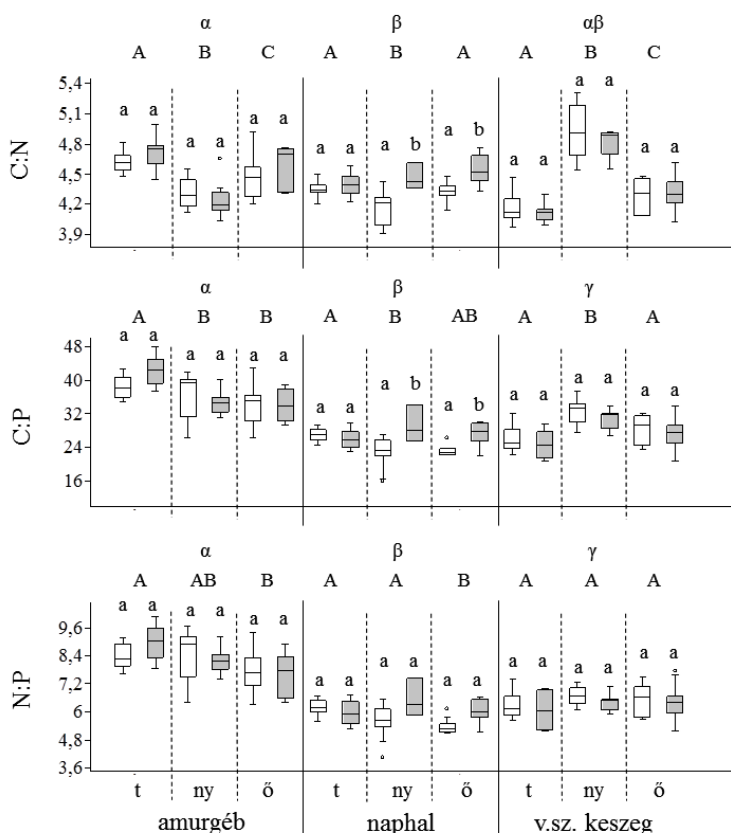
Jelmagyarázat: t: tavasz, ny: nyár, ő: ősz, n: mintaszám, TL: teljes testhossz, GSI: gonado-szomatikus index, L%: lipidtartalom, C%: széntartalom, N%: nitrogéntartalom, P%: foszfortartalom, C:N, C:P, N:P: atomtömeg alapjánuló moláris arányok.



7. ábra: A vizsgálatban szereplő egyedek elemi összetétele (szárazanyag százalékban kifejezve) faji, évszakos és ivari bontásban. A szürke boxplot-ok a nőstény, míg a fehérek a hím egyedeket. Az azonos betűvel jelzett csoportok között nincs szignifikáns különbség. A kis latin betűk az ivarok közötti, a nagy betűk az évszakok közti, míg a görög betűk a fajok közti összehasonlításokra vonatkoznak.

Eredményeink alapján a fajok közötti különbség a foszfortartalomban bizonyult a legjelentősebbnek. A korábbi vizsgálatok eredményei megegyeznek abban, hogy a foszfortartalom arányaiban sokkal nagyobb különbséget mutat az egyes halfajok között, mint a szén- vagy a nitrogéntartalom (Sterner és George, 2000; Hendrixson et al., 2007; Dantas és Attayde, 2007; McIntyre és Flecker, 2010; El-Sabaawi et al., 2012ab). Kifejlett korban a halak testében a foszforkészletnek jelentős hányada (73 – 88 %) a csontos szövetekben, elsősorban a vázrendszerben és pikkelyekben raktározva van jelen

(Rønsholdt, 1995; Hendrixson et al., 2007), így tehát a fajok közötti különbségekért elsősorban a test „csontossága” felelős kifejlett egyedekben (Hendrixson et al., 2007; Czamanski et al., 2011). A vizsgálatunkban megfigyelt fajok közötti változatosság megfelel a korábban leírtaknak: a csontosabb, ctenoid pikkelyekkel rendelkező sügér- és dízsügérfélék közül kerülnek ki a legmagasabb foszfortartalmú fajok, míg a pontyfélék legtöbb faja kevésbé csontos, így testük kevesebb foszfort tartalmaz (Hendrixson et al., 2007; Dantas és Attayde, 2007).



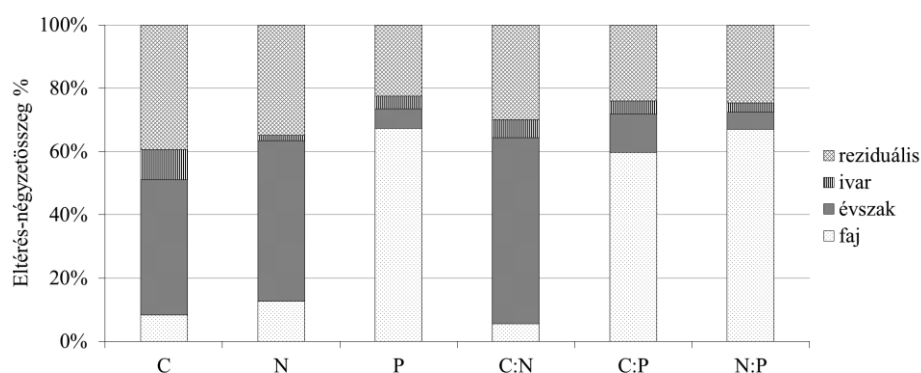
8. ábra: A vizsgálatban szereplő egyedek moláris elemarányai. A szürke boxplot-ok a nőstény, míg a fehérek a hím egyedeket jelölik. Az azonos betűvel jelzett csoportok között nincs szignifikáns különbség. A kis latin betűk az ivarok közötti, a nagy betűk az évszakok közti, míg a görög betűk a fajok közti összehasonlításokat jelölik.

Ha fajon belüli, évszakok közötti különbségekre koncentrálnak, az elemtartalmi jellemzők éppen ellentétes módon viselkednek (7. és 8. ábra). A jelentős fajok közötti különbségeket mutató foszfor volt a legkevésbé variábilis az egyes évszakok között, míg a nitrogén- és különösen a széntartalom igen komoly évszakos dinamikát mutatott. Az elemarányok ennek megfelelően, a C:N esetében figyeltük meg a legfigyelemreméltóbb évszakos változást, míg ezt jelentősen alulmúlva, de még szignifikáns évszakos különbségeket eredményezve változtak a C:P és N:P arányok. Az évszakok között mindhárom vizsgált elemtartalom és azok egymáshoz viszonyított arányai tekintetében szignifikáns különbségeket figyelhattunk meg.

A széntartalom szezonális ingadozásában meghatározó szerepet játszhat a tartalék tápanyagként szolgáló lipidek szezonális dinamikája (Fagan et al., 2011). A vegetációs periódus alatt átalakuló környezeti feltételek hatására a test lipidtartalma gyors változásra képes (Craig et al., 2000; Næsje et al., 2006), amely a széntartalom emelkedése miatt a testben raktározott egyéb biogén elemek arányainak átrendeződését idézheti elő. A főként izomszövetben megkötött nitrogén mennyiségének változása – a lipidtartalomhoz hasonlóan – a hozzáférhető táplálék mennyiségétől is függhet. Éhezés hatására jelentős csökkenés figyelhető meg az izomtömegben, és így a test teljes nitrogéntartalmában is (Love, 1970). A szén- és nitrogéntartalommal ellentétben, a foszfortartalom nem mutatott olyan mértékű évszakos ingadozást, amely meghaladná a fajok közötti különbségeket. Ez egyrészt annak köszönhető, hogy a foszfortartalom esetében a fajok közötti eltérés akár kétszeres is lehet, szemben a nitrogén- és széntartalommal, ahol a fajok közti különbségek ennek csak töredékei (lásd például: Hendrixson et al., 2007; Dantas és Attayde, 2007). Ennél fogva, arányaiban sokkal nagyobb változás idézhetné elő a fajok közti különbségek átrendeződését. Másrészt, a legfőbb foszforraktár, a test vázrendszere, a nitrogén és szénraktárakhoz képest sokkal permanensebb, tehát a benne raktározott anyagok kevésbé mobilizálhatók. Igaz, bizonyos körülmények között elképzelhető, hogy időszakos foszforhiány hatására a vázrendszerben raktározott foszfor egy része mobilizálódik (Witten és Hall, 2003; Witten és Huysseune,

2009; Benstead et al., 2014), de jelen esetben, a foszfortartalom rövidebb távú változásai a szénben vagy nitrogénben gazdag szövetek „hígító” hatása révén, passzívan valósulhattak meg.

Az ivar hatása elsősorban a széntartalomban volt tetten érhető (7. ábra). A páronkénti összehasonlítások alapján az ikrások szignifikánsan magasabb széntartalommal bírtak, mely a tavaszi amurgéb, valamint a nyári és az őszi naphal mintákban is megfigyelhető volt. Mindezek mellett, a naphal estében a foszfortartalomban is szignifikáns eltérések mutatkoztak. A C:N és C:P arányok is mutattak szignifikáns eltéréseket az ivarok között, feltételezhetően a széntartalom ivarok közötti különbségei miatt (8. ábra).



9. ábra: A faji hovatartozás, az évszak és az ivar hatásnagysága az ANOVA modellekből kapott eltérés-négyzetösszegek alapján.

A három faktor (faji hovatartozás, évszak és ivar) hatásnagyságát az eltérés-négyzetösszeg százalékaikkal összevetve láthatjuk, hogy a szén- és a nitrogéntartalom kialakításában az évszoknak volt meghatározó szerepe (9. ábra). A foszfortartalom alakulásában ezzel szemben elsősorban a faji hovatartozás bizonyult jelentősnek. Az ivar a széntartalomra és kisebb részben a foszfortartalomra gyakorolt hatást. Az elemek moláris arányaiban is ezek a trendek köszöntek vissza: mivel a foszfortartalmat elsősorban a faji hovatartozás határozta meg, ez a C:P és N:P arányok esetében is megmutatkozott, míg a C:N arány esetében – a szén- és nitrogéntartalomhoz hasonlóan – az évszak volt a legfontosabb befolyásoló tényező.

8. táblázat: Az elemtartalmi jellemzők vizsgálatára lefutott általános lineáris modellek eredményei

		magyarázó változók				modell		
		df	SS	F	p	F	p	adj. R ²
C%	faj	2	50,377	21,979	<0,001	10,54	<0,001	0,636
	faj*évszak	6	256,378	37,285	<0,001			
	faj*évszak*TL	9	45,067	4,369	<0,001			
	faj*évszak*L	9	50,013	4,849	<0,001			
	faj*évszak*GSI	9	20,891	0,025	0,039			
	reziduális	156	178,777					
N%	faj	2	4,182	43,123	<0,001	14,95	<0,001	0,718
	faj*évszak	6	16,684	57,342	<0,001			
	faj*évszak*TL	9	3,261	7,473	<0,001			
	faj*évszak*L	9	0,8763	2,007	0,041			
	faj*évszak*GSI	9	0,372	0,853	0,568			
	reziduális	156	7,565					
P%	faj	2	50,545	295,169	<0,001	20,63	<0,001	0,782
	faj*évszak	6	4,714	9,175	<0,001			
	faj*évszak*TL	9	2,773	3,598	<0,001			
	faj*évszak*L	9	3,096	4,017	<0,001			
	faj*évszak*GSI	9	0,689	0,893	0,532			
	reziduális	156	13,357					
C:N	faj	2	0,710	24,028	<0,001	20,72	<0,001	0,783
	faj*évszak	6	7,665	86,402	<0,001			
	faj*évszak*TL	9	1,226	9,219	<0,001			
	faj*évszak*L	9	0,941	7,073	<0,001			
	faj*évszak*GSI	9	0,176	1,327	0,226			
	reziduális	156	2,306					
C:P	faj	2	4586,5	242,133	<0,001	18,73	<0,001	0,764
	faj*évszak	6	934,6	16,447	<0,001			
	faj*évszak*TL	9	265,9	3,119	0,001			
	faj*évszak*L	9	317,3	3,721	<0,001			
	faj*évszak*GSI	9	105,7	1,240	0,274			
	reziduális	156	1477,5					
N:P	faj	2	199,351	254,176	<0,001	17,21	<0,001	0,748
	faj*évszak	6	15,928	6,769	<0,001			
	faj*évszak*TL	9	7,978	2,260	0,020			
	faj*évszak*L	9	9,635	2,730	0,005			
	faj*évszak*GSI	9	3,384	0,958	0,476			
	reziduális	156	61,175					

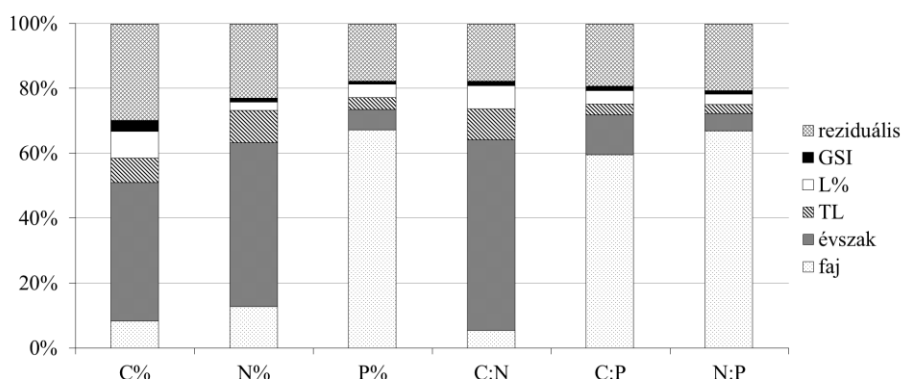
Az ivarérett halak testének elemi összetétele és mérete közötti kapcsolat nem konzekvens, a témával foglalkozó publikációk gyakran egymásnak ellentmondó összefüggéseket közölnek. Így például Hendrixson és munkatársai (2007) szerint a testméret növekedésével az

N:P arány is növekszik, azaz a test foszfortartalma a mérettel csökken, míg El-Sabaawi és munkatársai (2012a) a testméret és a foszfortartalom között szignifikánsan pozitív összefüggést figyeltek meg. Ugyanakkor, El-Sabaawi és munkatársai (2012b) egy másik fajt vizsgálva nem találtak összefüggést a testméret és az elemtartalom között. Azon munkákból, melyek egyszerre több fajt vizsgáltak (Dantas és Attayde, 2007; Sun et al., 2014) egyértelműen kiderül, hogy a testméret és az elemtartalom közötti kapcsolat erős fajfüggést mutat, ami részben magyarázattal szolgál az egymásnak ellentmondó összefüggésekre. Vizsgálatunk eredményei (8. táblázat, 10. ábra) alapján a testméret és az elemtartalmi jellemzők között az ivarérett kor elérése után is fennállhat szoros összefüggés. A testméret a szén- és a nitrogéntartalomra gyakorolt komoly hatást mindhárom faj esetében. A szénnel negatív, a nitrogénnel pozitív kapcsolata volt. Hatásnagyság tekintetében a faji hovatartozástól alig maradt el. Jelentős negatív összefüggést figyelhettünk meg továbbá a C:N arány és a testhossz között. A C:N arány kialakításában az évszak után a legmeghatározóbb tényezőnek a testméret adódott. A nitrogéntartalom és a testhossz között fennálló pozitív kapcsolat azt a feltevést támasztja alá, miszerint az ivarérett egyedek esetében a testtömeg gyarapodásához főként – a teljes test elemi összetételéhez viszonyítva – a nitrogénben gazdag szövetek, azaz főként az izomtömeg gyarapodása járul hozzá (Hendrixson et al., 2007). Az ivarérett kor elérésével a vázrendszer felveszi végleges formáját, ekkor már inkább az izomszövet növekedése, vagy a tartalék tápanyagok felhalmozódása jellemző, azaz a tömeggyarapodásban hangsúlyosabb szerepet kapnak a szénben és nitrogénben dús, de foszforban szegényebb szövetek. Ezáltal, a kor előrehaladtával a vázrendszer teljes testhez viszonyított aránya, egy folyamatosan csökkenő tendenciát mutathat.

A kovariánsok közül a testméret mellett a lipidtartalomnak volt számottevő hatása a test elemi összetételére. Elsősorban a széntartalom valamint a C:N arány alakulásában játszott szerepet, hatásnagysága a faji hovatartozáshoz mérhető, előjele mindkét esetben pozitív.

A nemi érés folyamán a gonád mérete jelentősen megnövekszik, valamint nagy mennyiségű lipid halmozódik fel benne (Kaitaranta,

1981). Ez alapján feltételezhetjük, hogy az egész test lipidtartalma is megnövekszik, ami a széntartalom megváltozásán keresztül erős hatást gyakorolhat a testre jellemző elemarányokra. Az eredményeink szerint (8. táblázat, 10. ábra) azonban a gonád fejlettsége bizonyult a legkevésbé meghatározónak. A legmagasabb eltérés-négyzetösszeg százalékot a széntartalom esetében érte el, de hatásnagysága ekkor is csak alig fele volt a faji hovatartozás, vagy a testméret esetén mért értékeknek. Az ikrákban tárolt tartalék tápanyagokat az állat folyamatosan halmozza fel testében. A felhalmozott lipid pedig a vitellogenezis során a testen belül – a GSI érték emelkedését okozva – az izomból, hasúri zsírból és a májból a fejlődő ikrákba helyeződik át (Henderson et al., 1984). Az elemtartalom és a gonád fejlődése tehát nem mutat összefüggést, mivel a lipid testen belüli átcsoportosulása történik meg.



10. ábra: A faj, az évszak, a gonád fejlettség (GSI), lipidtartalom (L%) és a testméret (TL) hatásnagysága az általános lineáris modellekből kapott eltérés-négyzetösszegek alapján.

Az elemtartalom fajon belüli variabilitásának jelentősége a fajok közötti különbségekhez mérten ítélhető meg igazán. Az ökológiai sztöchiometriai kutatásokkal foglalkozó szakemberek egy jelentős része úgy véli, hogy a fajon belüli elemtartalmi variancia mértéke elhanyagolható fajok közötti különbségekhez képest (McIntyre és Flecker, 2010). Az elmúlt években azonban napvilágot látott néhány tanulmány, melyek szerint a fajon belüli variancia mértéke a fajok közti

különbségekhez mérhető (pl. Small és Pringle, 2010; El-Sabaawi et al., 2014). Munkánk – ezen tanulmányok megállapításait erősítve – elsőként mutat rá, hogy a halak elemtartalmi jellemzői egy vegetációs periódus alatt olyan jelentős változásokon mennek keresztül, melynek hatására a fajok közötti különbségek is átalakulnak. Korábbi vizsgálatokban Small és Pringle (2010), valamint El-Sabaawi és munkatársai (2014) populációk közötti különbségekre koncentrálnak, kaptak hasonló eredményeket, és egybehangzóan a foszfor esetében mutatták ki a legnagyobb variabilitást. A különbségek kialakításában szerepet játszhatnak az eltérő környezeti feltételek, valamint a korábban nem feltételezett „sztöchiometriai plaszticitás”. Úgy tűnik, hogy egy adott populáció egyedei, az élőhelyi feltételekhez (trofitás, táplálékkészlet) mérten, a maximális foszfortartalom kialakítására törekszenek, a környezeti hatások, feltételek pedig alapvetően befolyásolják a halak testének elemi összetételét. Ezt támasztja alá az tény is, hogy az élőhelyre jellemző trofitásfok emelkedésével gyakorta növekszik a halak testének foszfortartalma is (Cross et al., 2003; Dickman et al., 2008; Small és Pringle, 2010). Vizsgálatunkban a korábban közöltekkel részben ellentétes trendeket figyelhettünk meg: a szén- és a nitrogéntartalom voltak az elsődlegesen szezonális által meghatározott elemtartalmi jellemzők, míg a foszfortartalom kialakításában a faji hovatartozás bizonyult jelentős tényezőnek. Rövidebb időléptékben azok az elemek mutatnak nagyobb variabilitást, melyek raktárai gyors és dinamikus változásra képesek. A test lipid- és szénhidráttartalma, illetve izomszöve a vázrendszerhez képest sokkal gyorsabb átalakulásra képes, így a szén- és nitrogéntartalom évszakos időléptékben sokkal variábilisabb, mint a foszfortartalom.

5.4. A Fulton-féle kondíciófaktor és a halak testének összetétele közötti kapcsolat

A vizsgálatban szereplő, összesen 192 egyed testhosszának, GSI értékének, főbb testösszetevőinek és K-faktorának átlagait ($\pm$ standard deviancia) a 9. táblázat foglalja össze, faji, évszakos és ivari bontásban. A K-faktorok átlagait áttekintve látható, hogy mindhárom faj esetében

számottevő szezonális ingadozás jellemző ebben a paraméterben. A vizsgálatban szereplő fajok lipidtartalmában is szembetűnő különbségek jelentkeztek. A legmagasabb értéket elérő és egyben legszélesebb tartományban mozgó (8,3-27,3%) lipidtartalma a vörösszárnýú keszegnek volt. A naphal lipidtartalma magasabb átlagértékkel ugyan, de szűkebb tartományban (9,3-19,4%) mozgott, míg az amurgébé 5,2-17,7% között változott a vizsgált periódusban.

A testhossz-testtömeg összefüggésen alapuló mérőszámok, mint a K-faktor, elsősorban a halak tápláltságának, energiatartalékainak/lipidtartalmának becslésére szolgálnak. A K-faktor és a lipidtartalom között azonban csak a vörösszárnýú keszeg esetén jelentkezett szoros kapcsolat, míg a másik két fajnál nem volt összefüggés a két változó között (10. táblázat). Ha megfigyeljük a fajok lipidtartalmát, láthatjuk, hogy a vörösszárnýú keszeg bírt a legmagasabb lipidtartalommal. Másrészt pedig, ami ebben a tekintetben talán még fontosabb, a lipidtartalom a vörösszárnýú keszegnél ingadozott a legnagyobb mértékben. Ez részben választ adhat a K-faktor és a lipidtartalom kapcsolatának faji szintű különbségeire. Egy ilyen, testhossz–testtömeg kapcsolaton alapuló indexre az adott testalkotó akkor tud számottevő hatást gyakorolni, ha annak ingadozása elég nagy ahhoz, hogy komoly testtömeg változást idézzon elő (Mozsár et al., 2015). Eredményeink alapján feltételezhetjük, hogy a naphal és az amurgéb lipidtartalma olyan szűk határok között mozog, mely nem jár jelentős tömegváltozással, így nem befolyásolja számottevően a K-faktor értékét. Természetesen a fajra jellemző lipidtartalom alapvetően meghatározza a két tényező kapcsolatát, hiszen az alacsony lipidtartalom nem tesz lehetővé nagymértékű ingadozást.

9. táblázat: A vizsgálatban szereplő halak jellemzőit leíró statisztika.

			n	TL		GSI		V%		L%		F%		C%		C:N		K	
				átlag	SD	átlag	SD	átlag	SD	átlag	SD	átlag	SD	átlag	SD	átlag	SD	átlag	SD
amurgéb	t	tejes	11	6,40	1,14	0,85	0,43	79,51	0,56	11,74	2,01	64,57	0,82	40,83	0,66	4,61	0,10	2,42	0,24
		ikrás	11	5,89	1,17	12,69	3,73	78,59	0,68	11,89	2,41	65,45	1,84	42,20	0,79	4,70	0,15	2,58	0,23
	ny	tejes	10	7,30	0,59	0,59	0,39	78,97	1,42	10,98	1,28	68,16	1,36	40,09	1,68	4,29	0,15	2,08	0,14
		ikrás	12	6,94	0,91	6,06	4,54	78,77	0,94	11,94	1,53	69,18	1,40	39,85	0,71	4,20	0,11	2,12	0,17
	ő	tejes	15	7,20	1,56	0,33	0,21	78,78	0,60	10,50	2,59	62,83	2,41	38,39	1,39	4,46	0,20	2,25	0,13
		ikrás	7	6,23	1,46	2,65	0,53	78,85	0,41	8,23	1,63	61,56	2,60	38,55	0,82	4,57	0,21	2,28	0,16
	átlag				6,66	0,57	3,86	4,83	78,91	0,32	10,88	1,42	65,29	2,96	39,98	1,43	4,47	0,20	2,29
naphal	t	tejes	15	8,38	1,66	0,39	0,47	76,67	0,79	14,41	1,85	67,25	0,78	40,02	0,58	4,34	0,07	3,22	0,37
		ikrás	8	7,39	1,76	1,38	0,58	76,48	0,72	14,26	2,49	66,41	1,63	40,05	0,73	4,40	0,10	3,25	0,34
	ny	tejes	20	8,29	1,74	3,20	2,04	77,48	0,74	13,69	1,95	67,11	2,08	38,25	1,60	4,16	0,16	3,06	0,23
		ikrás	4	8,20	0,22	8,57	3,75	75,81	1,08	15,13	2,39	67,11	1,01	41,04	1,50	4,46	0,11	2,97	0,25
	ő	tejes	12	9,08	1,17	0,24	0,09	75,57	3,24	14,49	3,12	65,52	1,11	38,82	0,51	4,32	0,09	3,47	0,17
		ikrás	8	7,44	1,17	1,19	0,25	75,22	2,65	17,19	1,85	65,64	1,12	40,76	1,19	4,53	0,14	3,22	0,39
	átlag				8,13	0,63	2,49	3,16	76,20	0,83	14,86	1,23	66,51	0,77	39,82	1,09	4,37	0,13	3,20
vörösszárnýú keszeg	t	tejes	12	7,35	0,73	1,97	1,01	77,04	0,99	13,72	3,11	66,01	0,78	37,65	1,24	4,16	0,14	1,68	0,10
		ikrás	9	7,64	0,86	3,38	1,28	77,35	0,83	13,54	3,30	65,67	1,75	37,05	1,16	4,11	0,08	1,70	0,07
	ny	tejes	10	8,78	0,45	0,08	0,17	73,69	1,64	21,83	3,32	61,39	2,12	41,34	1,16	4,92	0,29	1,84	0,08
		ikrás	6	8,57	0,54	1,59	0,29	73,84	0,65	20,15	2,57	61,77	0,59	40,64	1,07	4,80	0,15	1,81	0,10
	ő	tejes	7	10,07	1,34	1,44	1,22	74,35	0,81	12,11	3,71	64,93	1,66	38,15	1,62	4,28	0,16	1,91	0,08
		ikrás	15	9,92	1,13	4,70	0,92	74,56	0,75	13,64	2,45	64,85	1,29	38,25	1,37	4,30	0,15	1,87	0,08
	átlag				8,72	1,13	2,19	1,62	75,14	1,63	15,83	4,07	64,10	2,01	38,85	1,73	4,43	0,34	1,80

Jelmagyarázat: t: tavasz, ny: nyár, ő: ősz, TL: teljes testhossz, GSI: gonado-szomatikus index, V%: víztartalom, L%: lipidtartalom, F%: fehérjetartalom, C%: széntartalom, C:N: szén és nitrogén moláris aránya, K: Fulton-féle kondíciófaktor.

10. táblázat: A K-faktor (mint függő változó) kapcsolata a testmérettel, a gonád fejlettségének mértékével és a testösszetétellel, a szezonális és a nemek figyelembe vétele mellett.

	K-faktor			évszak		ivar		modell		adj. R ²	
	β	t	p	F	p	F	p	F	p		
amurgéb	TL	-0,047	-0,459	0,648	21,515	<0,001	2,249	0,138	13,790	<0,001	0,440
	GSI	0,375	2,568	0,013	20,937	<0,001	0,476	0,492	19,820	<0,001	0,493
	VT	-0,188	-2,027	0,047	29,285	<0,001	1,541	0,219	15,640	<0,001	0,473
	LT	0,021	0,202	0,840	25,662	<0,001	2,798	0,099	13,710	<0,001	0,438
	FT	-0,134	-0,831	0,409	21,265	<0,001	2,989	0,088	14,020	<0,001	0,444
	CT	0,276	2,008	0,049	18,250	<0,001	1,686	0,199	15,600	<0,001	0,473
	C:N	0,302	2,268	0,027	6,552	0,002	2,143	0,148	16,130	<0,001	0,482
naphal	TL	0,334	2,991	0,004	7,451	0,001	0,142	0,707	6,518	<0,001	0,250
	GSI	0,448	2,718	0,009	8,488	<0,001	6,035	0,016	6,033	<0,001	0,233
	VT	-0,242	-2,003	0,050	4,130	0,021	2,401	0,126	4,986	0,001	0,194
	LT	0,084	0,694	0,490	5,976	0,004	1,815	0,182	3,890	0,007	0,149
	FT	0,001	0,014	0,989	5,998	0,004	1,447	0,233	3,741	0,008	0,142
	CT	-0,018	-0,129	0,898	6,895	0,002	1,018	0,316	3,746	0,008	0,142
	C:N	-0,029	-0,190	0,849	6,445	0,003	0,845	0,361	3,752	0,008	0,143
vörösszármáyú keszeg	TL	0,240	1,670	0,101	7,639	0,001	0,318	0,575	15,950	<0,001	0,507
	GSI	-0,210	-1,163	0,250	30,320	<0,001	0,192	0,662	15,210	<0,001	0,494
	VT	-0,460	-2,847	0,006	7,829	0,001	0,074	0,785	18,710	<0,001	0,549
	LT	0,320	2,298	0,025	31,403	<0,001	0,349	0,556	17,250	<0,001	0,528
	FT	-0,110	-0,735	0,465	24,627	<0,001	0,334	0,565	14,790	<0,001	0,487
	CT	0,280	1,923	0,059	25,186	<0,001	0,082	0,774	16,430	<0,001	0,515
	C:N	0,420	2,225	0,030	25,864	<0,001	0,088	0,767	17,080	<0,001	0,525

Jelmagyarázat: β : standardizált regressziós koefficiens, TL: teljes testhossz, GSI: gonado-szomatikus index, VT: víztartalom, LT: lipidtartalom, FT: fehérjetartalom, CT: széntartalom, C:N: szén és nitrogén moláris aránya, adj. R²: a modellek korrigált determinációs együtthatói.

Mindezek mellett a K-faktor és a lipidtartalom kapcsolatát a test szénhidrát típusú energiaraktárainak mérete is jelentősen befolyásolhatja. A lipidek mellett ugyanis egyes szénhidrátoknak (pl. glikogén) is kiemelt szerepe lehet az energiaraktározásban (Chellappa et al., 1995), és kedvezőtlené váló környezeti feltételek esetén az utóbbiak gyorsabban mobilizálódnak (Love, 1970). A rövidebb távú

kedvezőtlen hatásokat kivédve, a lipidtartalékokat így közel állandó értéken tarthatják a halak. A szénhidrát típusú energiaraktárak jelenléte és mérete tehát csökkentheti a lipidtartalom és a K-faktor, valamint az egyéb testhossz-testtömeg összefüggésen alapuló mérőszámok közötti kapcsolat szorosságát.

11. táblázat: A lipidtartalom (mint függő változó) kapcsolata és a testmérettel, a gonád fejlettségének mértékével és a testösszetétellel, a szezonális és a nemek figyelembe vétele mellett.

		lipidtartalom			évszak		ivar		modell		adj. R ²
		β	t	p	F	p	F	p	F	p	
amurgéb	TL	0,367	3,089	0,003	8,685	<0,001	0,028	0,866	5,840	<0,001	0,229
	GSI	0,225	1,176	0,244	4,452	0,015	1,571	0,214	3,400	0,014	0,128
	VT	0,114	0,957	0,342	5,494	0,006	0,125	0,724	3,260	0,017	0,122
	FT	0,334	1,679	0,098	2,956	0,059	0,499	0,482	3,829	0,007	0,148
	CT	-0,145	-0,819	0,415	4,745	0,012	0,163	0,687	3,187	0,019	0,118
	C:N	-0,343	-2,031	0,046	7,452	0,001	0,126	0,723	4,220	0,004	0,165
naphal	TL	0,039	0,321	0,748	2,935	0,060	4,061	0,048	2,487	0,052	0,082
	GSI	0,223	1,255	0,214	5,087	0,008	1,307	0,257	2,913	0,028	0,103
	VT	-0,011	-0,082	0,926	2,139	0,126	3,865	0,053	2,459	0,054	0,081
	FT	0,144	1,116	0,268	3,380	0,040	4,481	0,038	2,818	0,032	0,099
	CT	0,399	2,951	0,004	2,703	0,074	0,266	0,607	4,890	0,001	0,194
	C:N	0,342	2,194	0,031	0,995	0,375	0,341	0,561	3,851	0,007	0,147
vörösszárný keszeg	TL	0,262	1,943	0,057	41,714	<0,001	<0,001	0,982	20,970	<0,001	0,579
	GSI	0,167	1,013	0,316	26,755	<0,001	0,520	0,473	19,330	<0,001	0,558
	VT	-0,597	-4,302	0,000	33,697	<0,001	0,250	0,618	29,760	<0,001	0,667
	FT	-0,208	-1,499	0,139	11,766	<0,001	<0,001	0,984	20,060	<0,001	0,567
	CT	0,557	4,785	0,000	8,230	<0,001	0,523	0,472	32,380	<0,001	0,684
	C:N	0,802	5,530	0,000	4,708	0,013	0,513	0,476	36,960	<0,001	0,712

Jelmagyarázat: lásd 10. táblázat.

A magas széntartalmú lipidek testen belüli arányának növekedésével ugyanakkor várhatóan a széntartalom, illetve a C:N moláris aránya is egyre magasabb értéket vesz fel (Sweeting et al., 2006; Fagan et al., 2011). Következésképpen, munkánk során ezen testalkotók között szoros pozitív összefüggést vártunk. Ezt a naphal és a vörösszárný

keszeg esetén meg is figyelhettük, az amurgéb esetében viszont szignifikánsan negatív viszonyt találtunk a lipidtartalom és a C:N arányok között (11. táblázat). Az amurgébet a – másik két fajtól eltérően – igen változékony fehérjetartalom jellemzi, amely a viszonylag szűk tartományban mozgó lipidtartalommal párosulva azt eredményezi, hogy a C:N arány változását e faj esetében főként a nitrogén irányítja. A fehérjetartalomban bekövetkező változások azonban még az amurgéb esetében sem voltak olyan mértékűek, hogy azok a testtömeget jelentősen képesek lettek volna befolyásolni. Így, korábbi tanulmányok (Rønsholdt, 1995) eredményeihez hasonlóan, mi sem figyeltünk meg összefüggést a K-faktor és a fehérjetartalom között (10. táblázat).

A K-faktor és a halak testének víztartalma erőteljesen ingadozó szorossággal, de mindhárom faj esetében szignifikánsan negatív összefüggést kaptunk (10. táblázat). A számos, ezzel egybevágó irodalmi adat (pl. Brown és Murphy, 1991; Pangle és Sutton, 2005), és a fajok közötti hasonló mintázatok arra engednek következtetni, hogy a K-faktor, és általánosságban a testhossz-testtömeg kapcsolatán alapuló kondícióindexek, megbízható mérőszámai a test víztartalmának.

Korábbi vizsgálatok beszámolnak a test lipidtartalmának és víztartalmának negatív kapcsolatáról (Lambert és Dutil, 1997; Pangle és Sutton, 2005). Love (1970) szerint a két testalkotó inverz viszonyban áll egymással. A szerző több halfaj izomszövetében megfigyelte, hogy a fogyatkozó lipidtartalommal párhuzamosan nőtt a halak testének víztartalma: „...egy zsíros hal izomszövetében szoros kapcsolat figyelhető meg a lipidek mennyisége és a víztartalom között; az egyik arányának növekedése a másik csökkenéséhez vezet, így összegük közel állandó.” (Love, 1970). A teljes test homogenizátumának elemzése alapján azonban nem várhatunk olyan szoros összefüggést a lipidtartalom és a víztartalom között, mint egyetlen szövettípus vizsgálata során. A teljes test lipid- és víztartalmának kialakulásában ugyanis számos folyamat egyszerre játszik szerepet, melyek egymás hatását elfedhetik vagy erősíthetik. A két említett testalkotó negatív kapcsolata teljes test-homogenizátum-minták esetén is megfigyelhető

(11. táblázat), de eredményeink szerint csak a magas és egyben változékony lipidtartalmú halfajok esetében.

A gonádok érésének K-faktorra gyakorolt hatása kézenfekvőnek tűnik, mivel ez a folyamat tömegnövekedéssel jár. Vizsgálatunkban azonban a vörösszárnýú keszeg esetében nem kaptunk statisztikailag igazolható összefüggést a GSI és a K-faktor között (10. táblázat). Erre az lehet a magyarázat, hogy a vörösszárnýú keszeg gonád fejlődése és ívása - a másik két fajtól eltérően - szinkronizáltan zajlik a populáción belül. A mintavételi időpontjaink – ahogyan az a GSI értékeket tekintve is látható – elkerülték azt az időszakot, amikor a gonádok elérték fejlettségük éves csúcsát. A tavaszi mintavételkor a gonádok érése még a kezdeti szakaszban volt, a következő mintavétel azonban már az ívás után történt, ezért ismételen alacsony GSI értékekkel találkoztunk. Ennél fogva, a gonádok fejlettségének hatása nem juthatott érvényre a vizsgált összefüggésekben. A vörösszárnýú keszeggel ellentétben a naphal és az amurgéb fészekőrző fajok, és a több hónapig tartó szaporodási időszakban, több részletben ívnak (Copp et al., 2004; Grabowska et al., 2010). Ennek megfelelően a GSI értékeik az évszakok között, illetve egy mintavételből származó egyedek között is igen nagy változatosságot mutattak, és a K-faktorra gyakorolt hatásuk is számottevő volt.

5.5. Új tudományos eredmények

Különböző vízi élőlények mintáinak foszfor meghatározására használt módszerek összehasonlítása

- A hamvasztáson alapuló mintafeltárási eljárások változatainak hatékonysága jelentős különbségeket mutat, melyet elsősorban a hamvasztás időtartama határoz meg, míg a hamuban található foszfor oldatba viteléhez használt savak típusának és töménységének nincs számottevő hatása.

A test elemi összetételének populációk közötti variabilitása és az ezt kialakító környezeti tényezők hatása

- Az élőhelyként szolgáló víztér trofitásának emelkedése a test széntartalmának megnövekedését és a foszfortartalom csökkenését, míg az átlaghőmérséklet esése a széntartalom jelentős csökkenését eredményezheti. Ennek nyomán az eltérő környezeti feltételek között élő populációk szén-, nitrogén- és foszfortartalma között szignifikáns különbségeket találhatunk.
- A Fulton-féle kondíciófaktornak és a test széntartalmának szignifikánsan negatív viszonya alapján a kondíciófaktor és a test lipidtartalma között feltételezett szoros, pozitív összefüggés nem általános érvényű minden halfaj esetében.

A halak testére jellemző szén- nitrogén- és foszfortartalom szezonális változása

- A halak testének elemi összetételében egy populáción belül szignifikáns szezonális különbségeket figyelhetünk meg, melyek kialakulásában – széntartalomra gyakorolt hatása révén – jelentős szerepet játszhat a lipidtartalom.
- A test szén- és nitrogéntartalmának – valamint az elemek moláris arányának – alakulásában a szezonális változás jelentősebb tényező, mint a faji hovatartozás, míg a test foszfortartalma elsősorban a faji hovatartozás által meghatározott. A test elemi összetételének fajon belüli variabilitása tehát esetenként képes meghaladni a fajok közötti különbségek mértékét.

A Fulton-féle kondíciófaktor és a halak testének összetétele közötti kapcsolat

- A főbb testösszetevők (lipid-, fehérje-, víz-, széntartalom) és a Fulton-féle kondíciófaktor közötti kapcsolat számottevő faji és szezonális változékonyságot mutathat, ezért az csak fenntartásokkal alkalmazható a halak főbb testösszetevőiben bekövetkező, változások kimutatására.

- A Fulton-féle kondíciófaktor a test lipidtartalmának becslésére csak azon halfajok esetében alkalmazható megbízhatóan, melyek lipidtartalma kellően magas és széles tartományban változik.

6. Következtetések – Az eredmények ökológiai vonatkozásai

Vizsgáltuk az elemi összetétel variabilitását több halfaj példáján és megállapítottuk, hogy populációk között, illetve populáción belül is előfordulnak szignifikáns különbségek ilyen tekintetben. A halak tápanyagforgalomban betöltött szerepét alapvetően meghatározza testük elemi összetétele (tápanyag tartalma), hiszen ennek függvényében szabályozzák a táplálékkal felvett biogén elemek asszimilációját, illetve kiválasztását. Az általunk megfigyelt fajon belüli variabilitás felveti annak a lehetőségét, hogy egy adott faj tápanyagforgalmi szerepe, ha kis mértékben is, de eltérő lehet a különböző ökoszisztémákban, vagy akár egyazon ökoszisztémán belül, a szezonális függvényében.

Az alábbiakban az elért tudományos eredményeim tágabb értelemben vett ökológiai vonatkozásait, az elemi összetétel ingadozása nyomán fellépő tápanyagfogalmi szerep fajon belüli variabilitását igyekszem áttekinteni. A testösszetétel és az anyagforgalomban betöltött szerep összefüggésében kulcsfontosságú, hogy a test és az ürített illetve kiválasztott anyag elemi összetétele milyen viszonyban van egymással. Az ökológiai sztöchiometria elméletet alapul véve az ürített anyag elemi összetétele alapvetően a test elemi összetétele által meghatározott (Vanni et al., 2002; El-Sabaawi et al., 2012a, 2014). A test elemi összetétele egy genetikailag meghatározott, fajra jellemző állandó érték, melynek megőrzése érdekében, ha a táplálék egy adott elem tekintetében sokkal dúsabb, mint a fogyasztó teste akkor azt a szervezet fokozott kiválasztással ellensúlyozza. Ha pedig egy adott elemből hiányt szenved az a test elemi összetételének megőrzése mellett a növekedés intenzitásának csökkenéséhez vezet, a Liebig-féle minimumtörvényhez hasonló elv szerint. A test és az ürített illetve kiválasztott anyag elemi összetételének szoros kapcsolatát feltételezve tekintsük tehát át, hogyan alakul a tápanyagforgalomban betöltött szerep, ha a test elemi összetétele az általunk megállapított fajon belüli variabilitást mutatja. Ezt a jelenséget a N:P arány testen belüli változásának példáján keresztül kívánom szemléltetni.

Az elemi összetétel populációk közötti változatosságával foglalkozó vizsgálatunk eredményei rávilágítanak, hogy a környező víztestre jellemző trofitás-fok emelkedésével a halak testének N:P aránya is növekszik. Ennek megfelelően, a magasabb trofitású víztérben élő bodorka populáció – testének magas N:P aránya miatt – táplálékának nitrogéntartalmából többet, míg foszfortartalmából arányaiban kevesebbet tart vissza. Ennek hatására az általa ürített anyag N:P aránya alacsonyabb lesz, azaz foszforban dúsabb, mint az alacsonyabb trofitású élőhelyen található populáció esetében. A magasabb trofitással jellemezhető tavakban élő populáció táplálkozása és ürítése tehát folyamatosan csökkenti a víz N:P arányát, amely folyamat a víz foszfortartalmának emelésével az eutrofizáció fokozódásának kedvezhet.

Az elemi összetétel populáción belüli variabilitásának vizsgálata alapján kijelenthetjük, hogy a halak testére jellemző N:P arány egy vegetációs periódus alatt is jelentős változásokon mehet keresztül. Példaként említhető, hogy az amurgébkre jellemző N:P arány tavasztól ősziig folyamatos csökkenést mutatott. Ez alapján azt feltételezhetjük, hogy az adott amurgéb populáció tavasszal – nagyobb nitrogénigényének megfelelően – foszforban gazdagabb anyagot ürít, mint ősszel. Így a populáció a vegetációs periódus elején az elsődleges termelés intenzitását nagyobb mértékben fokozza, majd az év vége felé közeledve ez a hatás folyamatosan csökken. Egy adott populáció tápanyagforgalomban betöltött szerepe tehát egy vegetációs periódus alatt is különbségeket mutathat.

Az eredményeink szerint két populáció N:P aránya között akár 30%-os különbség is lehet, míg egy vegetációperiódus alatt közel 12%-os változáson képes átmenni. Ha az ürített anyag és a test elemi összetétele közötti összefüggésről Vanni és munkatársai (2002) munkájában publikáltakat vesszük alapul és azt állandónak tekintjük, minden egyes populációra valamint a teljes vegetációperiódusra, akkor ugyanazt vagy ugyanolyan elemi összetételű táplálékot fogyasztva két populáció ürített anyagának N:P aránya között 22%-os, míg a vegetációperiódus alatt 9% eltérésre számíthatunk.

Saját eredményeink, illetve több, korábbi vizsgálat is arra utal, hogy a halak testének elemi összetétele sokkal kevésbé állandó, mint azt korábban feltételezték. A fajra jellemző elemi összetétel bizonyos mértékű varianciát mutat, amely egyben azt is jelenti, hogy a test és az ürített illetve kiválasztott anyag elemi összetétele közötti kapcsolat szorossága gyengébb. Ennek a gyengébb kapcsolatnak a figyelembe vétele mellett vajon az a következtetésünk, miszerint egy adott halfaj különböző tápanyagforgalmi szerepet tölthet be különböző ökoszisztémákban és évszakokban, továbbra is megállja a helyét? A kérdés megválaszolásához térjünk vissza a 4. fejezetben példaként ismertetett amurgéb populációval kapcsolatos eredményekhez. A nitrogéntartalom igen komoly változáson ment keresztül a vegetációs periódus alatt, valamint láthattuk, hogy az egyedek testére tavasszal jellemző N:P arány jelentősen meghaladta az őszi értékeket. A magasabb nitrogéntartalom kialakulásához arányaiban több nitrogént kellett visszatartania az asszimilált anyagból. Az adott fajhoz tartozó egyed, tehát amíg testének nitrogéntartalmát növelte, addig az ökoszisztéma számára egy nitrogén csapdát jelentett. A test elemi összetételének eltérései tehát mindenképp együtt járnak az anyagforgalomban betöltött szerep változásaival.

A témában megjelent közlemények tanulságait összegezve és jelen értekezés eredményeit figyelembe véve a legvalószínűbb, hogy a test elemi homeosztázisa bizonyos mértékű rugalmassággal bír. A faji hovatartozás és a környezeti feltételek együttesen alakítják ki a test elemi összetételét és határozzák meg ezzel a tápanyagforgalomban betöltött szerepüket. Míg bizonyos jellemzők (pl. foszfortartalom) esetében alapvetően a faji hovatartozás a meghatározó, addig mások (pl. szén- és nitrogéntartalom) a környezethez való alkalmazkodás érdekében nagyobb fokú rugalmasságot mutatnak, bizonyos esetekben akár a faji hovatartozás hatását is meghaladva. Ezen kettősség alapján a halak ökológiai szerepének, vízi ökoszisztémákban betöltött funkciójának kutatása során az elemi összetételben megfigyelhető fajok közötti és a fajon belüli variabilitás egyidejű vizsgálata szükséges.

7. Összefoglalás

Az ökológiai sztöchiometria elmélet szerint a heterotróf szervezetek elemi összetétele genetikailag meghatározott érték és fajon belül megközelítőleg állandó (Sternér és Elser, 2002). Azonban a közelmúltban napvilágot látott néhány vizsgálat (Hendrixson et al., 2007; Pilati és Vanni, 2007; Dickman et al., 2008), mely eredményei szerint a test elemi összetétele jóval variábilisabb, mint azt korábban feltételezték, megkérdőjelezve ezzel az ökológiai sztöchiometria elmélet alapfeltételezését. Ezen tanulmányok eredményeit szem előtt tartva, disszertációm alapvető célja volt a test elemi összetételének fajon belül megfigyelhető – populációk közötti és populáción belüli – változékonyságának vizsgálata. Továbbá elvégeztünk egy összehasonlító vizsgálatot, annak érdekében, hogy találjunk egy hatékony és egyszerűen elvégezhető módszert a vízi élőlények testében tárolt foszfor meghatározására. Végül, teszteltük a Fulton-féle kondíciófaktor, mint a test összetételének közvetett becslésére alkalmazott index megbízhatóságát.

1. A különböző vízi élőlények testében tárolt foszfor meghatározására használt módszerek összehasonlítása.

A vízi élőlények testében tárolt foszformennyiség pontos és megbízható meghatározása elengedhetetlen a sztöchiometriai kutatások során valamint a hatékony és célzott tó-rehabilitációs beavatkozások alkalmával. Azonban a szakirodalomban a hagyományosnak számító, kolorimetriás mérésen alapuló eljárások számos változatával találkozhatunk (pl. Czamanski et al, 2011; El-Sabaawi et al., 2012ab; Hendrixson et al., 2007).

A leggyakrabban alkalmazott módszerek hatékonyságát összehasonlítva azt a célt tűztük ki magunk elé, hogy találjunk egy megbízható, gyors és költséghatékony eljárást a vízi élőlények testében tárolt foszfor meghatározására, mely a jövőben egy standard eljárásként is szolgálhatna.

A feltárások során három különböző izzítási időtartamot (2, 4, 8 h), valamint háromféle savtípus (HCl , HNO_3 , H_2SO_4) kétféle töménységének (0,3N, 1N) kombinációját teszteltük. A roncsolást

követően a hagyományos kolorimetriás módszerrel határoztuk meg a foszfortartalmat.

Eredményeink szerint a feltárás hatékonysága és ezáltal a megbízható foszfor-meghatározás szempontjából a hamvasztás időtartama a legfontosabb, ezzel szemben a sav típusa és töménysége számottevően nem befolyásolja a roncsolás hatékonyságát.

2. A test elemi összetételének populációk közötti variabilitása és az ezt kialakító környezeti tényezők hatása.

Egyes publikációk (DeMott és Pape, 2005; Dickman et al., 2008) eredményei szerint egyes vízi heterotróf szervezetek a környező víz trofitásának változására testük elemi összetételének megváltozásával reagálnak. Ezt a jelenséget megfigyelhető mind az elsődleges fogyasztók, mind pedig magasabb trofikus szinten lévő szervezetek esetén (Small és Pringle, 2010). Ezen eredményeket figyelembe véve feltételezhető, hogy az egyes populációk között lényeges különbségek lehetnek (pl. populációk között, melyek eltérő környezeti feltételek között élnek).

Ezen feltételezésünk tesztelése érdekében vizsgáltuk egy nagy elterjedési területtel bíró halfaj, a bodorka (*Rutilus rutilus*) elemi összetételének fajon belüli variabilitását. Továbbá, jellemeztük egyes környezeti tényezők, a Fulton-féle kondíciófaktor és a test elemi összetétele között fennálló kapcsolatokat.

A test szén-, nitrogén-, és foszfortartalmában szignifikáns különbségeket tapasztaltunk az egyes populációk között, mely jól szemlélteti, hogy az elemi összetétel nem olyan állandó, mint azt korábban feltételezték (azaz a halak, elemi összetétel szempontjából nem feltétlenül homeosztatiszusz élőlények). Általánosságban az élőhelyként szolgáló víz trofitása tűnt a legfontosabb tényezőnek (főként a széntartalom és a C:N arány esetében), habár a vízhőmérséklet hatását is megfigyelhettük, különösen a széntartalom kapcsán. Várakozásainkkal ellentétben a test széntartalma és a Fulton-féle kondíciófaktor között negatív összefüggés állt fenn, cáfolva azt az elképzelést, hogy a magasabb kondíciófaktor szükségszerűen nagyobb lipidtartalommal párosul.

3. A halak testére jellemző szén- nitrogén- és foszfortartalom szezonális változása.

A halak elemi összetételének fajon belüli variabilitásával kapcsolatos ismereteink folyamatosan bővülnek és felismerték, hogy erre számos biotikus és abiotikus tényező egyszerre hatással van (pl. Pilati és Vanni, 2007; El-Sabaawi, 2012ab). Az egyes tényezők hozzájárulásának mértéke azonban még kevésbé ismert.

Munkánk során meghatároztuk a faji hovatartozás, az ivar, a szezonális, a lipidtartalom, a méret és a gonádfejllettség relatív hozzájárulását a test elemi összetételének kialakulásához, három halfaj – amurgéb (*Perccottus glenii*), naphal (*Lepomis gibbosus*) és vörösszárnú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) – példáján.

A test elemi összetételében számottevő évszakos különbség volt megfigyelhető. A szezonális bizonyult a legfontosabb tényezőnek a test szén-, és nitrogéntartalmának kialakításában, míg a foszfortartalom esetében a faji hovatartozás volt a legmeghatározóbb. A lipidtartalom és a testméret is szignifikáns kapcsolatban volt a test elemi összetételével, ezen tényezőknek a szezonális és a faji hovatartozás mellett, azonban csak másodlagos szerepet tölthettek be. A gonád fejlettsége és az ivar valamint az elemi összetétel között csak gyenge összefüggéseket találtunk.

Eredményeink tükrében kijelenthetjük, hogy az elemi összetétel fajon belüli variabilitásának mértéke, bizonyos esetekben a fajok közti különbségek mértékét is meghaladhatja, mely felhívja a figyelmet a fajon belüli különbségek meghatározó szerepére.

4. A Fulton-féle kondíciófaktor és a halak testének összetétele közötti kapcsolat.

A Fulton-féle kondíciófaktor és általában a testhossz-testtömeg összefüggésen alapuló kondícióindexek széles körben alkalmazott mérőszámok a test összetételének közvetett becslésére (Brown és Murphy, 2004; Pangle és Sutton, 2005). A szakirodalomban azonban egymásnak ellentmondó eredményeket találunk a főbb testösszetevők (pl. lipidtartalom, víztartalom, fehérjetartalom) és a kondícióindexek

közötti összefüggéseket illetően (Davidson és Marshall, 2010; McPherson et al., 2011).

Következésképpen indokoltnak láttuk a Fulton-féle kondíciófaktor és a főbb testösszetevők (lipid-, fehérje-, víz-, széntartalom és szén:nitrogén moláris arány) valamint a testméret és a gonádfejllettség kapcsolatának több halfajra (amurgéb, naphal, vörösszárnýú keszeg) kiterjedő részletesebb vizsgálatát. Ezek mellett jellemeztük az ivar és a szezonális ezen összefüggésekre gyakorolt hatását is.

Az eredmények alapján a Fulton-féle kondíciófaktor és a főbb testösszetevők kapcsolata jelentős különbségeket mutat az egyes halfajok között. A Fulton-féle kondíciófaktor pozitív kapcsolatban volt a gonádfejllettséggel a naphal és az amurgéb esetében, míg a vörösszárnýú keszegnél ezt nem tudtuk megfigyelni. A Fulton-féle kondíciófaktor megbízható mérőszáma lehet a test lipidtartalmának, azonban csak azon fajok esetében, melyek magas és tág határok között mozgó lipidtartalommal bírnak. Korábbi tanulmányoknak megfelelően a Fulton-féle kondíciófaktor és a test víztartalma között konzisztens és szoros összefüggést találtunk. A fehérjetartalom és a Fulton-féle kondíciófaktor között nem volt szoros kapcsolat. Az ivarnak nem volt számottevő hatása a test főbb összetevőinek és a Fulton-féle kondíciófaktor viszonyára, ezzel szemben a szezonálisnak jelentős szerepe volt.

8. Summary

Ecological Stoichiometry Theory states that the elemental composition of heterotrophic organisms is a genetically determined trait that is relatively constant within a species (Stern and Elser, 2002). However, several contemporary studies cast doubt on this assumption and report that elemental composition within individuals of a single species is more variable than previously thought (Hendrixson et al., 2007; Pilati and Vanni, 2007; Dickman et al., 2008). By considering these findings, the central aim of this thesis was to investigate the rate of intraspecific variation in the elemental composition of different fish species, among and within populations. In addition, we designed a comparative study to find an effective method for phosphorus determination in aquatic organisms. Finally, the reliability of Fulton's condition factor as a proxy of proximate body composition was tested.

1. Comparison of different methods used for phosphorus determination in aquatic organisms.

The precise and reliable assessment of the total phosphorus content stored in different aquatic organisms is essential for ecological stoichiometric analyses of aquatic food webs, as well as for effective and targeted lake management measures. However, there are a variety of methods in the literature for traditional (sample digestion and subsequent colorimetric phosphorus measurement) phosphorus content determination (e.g. Czumanski et al, 2011; El-Sabaawi et al., 2012ab; Hendrixson et al., 2007).

The efficiencies of the most widely applied methods for phosphorus analysis of biotic samples were compared. Our aim was to find a reliable method that is relatively fast and cost-effective, and hence, could serve as a standard for body phosphorus content analyses.

We used different combinations of combustion durations (2, 4, 8 h), acid types (HCl, HNO₃, H₂SO₄) and acid concentrations (0.3N, 1N) for sample digestion, and measured phosphorus concentrations subsequently with the standard colorimetric method.

Our results showed that duration of combustion exerted the most important effect on sample decomposition and thus on the efficiency of phosphorus retrieval. In contrast, acid type and the acidity of the hydrolysing solution did not influence the efficiency of digestion considerably.

2. Between-population variability in the elemental composition of fish and the affecting environmental parameters.

Several previous studies demonstrated that the elemental composition of aquatic heterotrophs can change with varying trophic state of the ambient water (DeMott and Pape, 2005; Dickman et al., 2008). This phenomenon was observed in primary consumers, as well as in organisms occupying higher trophic positions (Small and Pringle, 2010). Based on these findings, we presumed that considerable variation in the elemental composition may exist between different populations of the same species (e.g., between populations inhabiting ecosystems with various characteristics).

To test this assumption, we studied the intraspecific variation in the elemental composition of a widespread cyprinid fish species, roach (*Rutilus rutilus*). In addition, the influence of different environmental factors and Fulton's condition factor on the elemental composition of roach was characterized.

Significant differences were found in the carbon, nitrogen and phosphorus content of individuals of different populations, which demonstrate that the elemental composition of roach is not as constant as previously thought (i.e., fish are not strictly homeostatic). Generally, trophic state of the ambient water seemed to be the most important factor in influencing body nutrient composition of fish (mainly in the case of C% and C:N), although the influence of water temperature was also observed, especially on carbon contents. In contrast to our expectations, carbon content of fish correlated negatively with condition factor, contradicting the notion that higher condition of fish is necessarily coupled to increased lipid storage.

3. Seasonal variability in the organismal stoichiometry of fish.

The knowledge of intraspecific variability in the organismal stoichiometry of fish is broadening and it was recognised that the elemental composition is shaped by several biotic and abiotic factors (e.g. Pilati and Vanni, 2007; El-Sabaawi, 2012ab). However the relative contribution of these factors is still poorly understood.

We assessed the relative contribution of species identity, gender, seasonality, lipid content, size and gonadal development on the elemental composition of three freshwater fish species: Amur sleeper (*Perccottus glenii*), pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus*).

Considerable seasonal differences in elemental composition were observed. The seasonality was the strongest predictor in the case of carbon and nitrogen contents, while the phosphorus content was primarily determined by species identity. The lipid content of body and body size also correlated significantly with the elemental composition of fish, but these factors had only a secondary role beside the seasonality and species identity. In contrast, gender and gonadal development were weak predictors of elemental composition.

Our findings demonstrate that the extent of intraspecific variation can exceed the interspecific differences and draw attention to the importance of interspecific differences in stoichiometric studies.

4. Relationship between Fulton's condition factor and proximate body composition in three freshwater fish species.

The Fulton's condition factor and generally the morphometric-based indices are widely used to assess proximate body composition and, collaterally, feeding and living conditions of fish (Brown and Murphy, 2004; Pangle and Sutton, 2005). However, in the literature we can find conflicting results regarding the strength of relationship between condition indices and proximate body composition of fish (Davidson and Marshall, 2010; McPherson et al., 2011).

Therefore, we examined how the Fulton's condition factor (K-factor) is related to the chemical composition (i.e. lipid, protein, water and carbon content, and molar carbon:nitrogen ratio), length and

gonadal development of fish, and how these relationships are influenced by gender and seasonality in three freshwater fish species: Amur sleeper, pumpkinseed and rudd.

It was found that the strength and direction of association between the K-factor and proximate body composition can vary markedly among fish species. The K-factor correlated positively with gonadal development in pumpkinseed and Amur sleeper, while no such relationship existed in rudd. Condition factor can be a reliable measure of lipid content; however, the relationship was stronger in species with higher and more variable lipid contents. Moreover, a striking and consistently negative linkage was found between the K-factor and water content of the fish body, which corresponds to the findings of several other studies. In turn, significant relationship between the K-factor and the protein content of fish was not detected. Gender seemed to exert a negligible effect on the relationship between the K-factor and proximate body composition, while seasonal variance was obvious in most relationships.

9. Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom témavezetőmnek, Dr. Nagy Sándor Alexnek a sokéves támogatásért, tanácsokért és segítségért.

Külön köszönet illeti Dr. Boros Gergelyt a témérdek szakmai segítségért.

Disszertációm nem készülhetett volna el a következő emberek segítségével: Dr. Antal László, Dr. Bácsi István, Boros Tímea, Czeglédi István, Harangi Sándor, Kati Sára, Nyeste Krisztián, Poller Zoltán, Dr. Sály Péter, Dr. Specziár András, Dr. Stephanie Palmer, Dr. Takács Péter, Vászolyi Anikó, Vitál Zoltán.

Végezetül köszönetemet szeretném kifejezni édesanyámnak, bátyámnak és feleségemnek a támogatásukért!

A kutatás 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 országos program című kiemelt projekt keretében zajlott. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg.

10. Irodalomjegyzék

- Adámek, Z., Maršálek, B. (2013): Bioturbation of sediments by benthic macroinvertebrates and fish and its implication for pond ecosystems: a review. *Aquaculture International* 21/1: 1–17.
- Anderson, T.R., Hessen, D.O., Elser, J.J., Urabe, J. (2005): Metabolic stoichiometry and the fate of excess carbon and nutrients in consumers. *The American Naturalist* 165/1: 1–15.
- 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.
- Barnes, C., Sweeting, C.J., Jennings, S., Barry, J.T., Polunin, N.V.C. (2007): Effect of temperature and ration size on carbon and nitrogen stable isotope trophic fractionation. *Functional Ecology* 21: 356–362.
- Benstead, J.P., Hood, J.M., Whelan, N.V., Kendrick, M.R., Nelson, D., Hannien, A.F., Demi, L.M. (2014): Coupling of dietary phosphorus and growth across diverse fish taxa: a meta-analysis of experimental aquaculture studies. *Ecology* 95/10: 2768–2777.
- Bolger, T., Connolly, P.L. (1989): The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology* 34: 171–182.
- Boros, G. (2010): Abiotikus és biotikus tényezők hatása sekély állóvizek belső tápanyagterhelésére. Doktori disszertáció Debrecen pp. 97.
- Boros, G., Tátrai I., György Á.I., Vári Á., Nagy S.A. (2009a): Changes in internal phosphorus loading and fish population as possible causes of water quality decline in a shallow, biomanipulated lake. *International Review of Hydrobiology* 94: 326–337.
- Boros, G., Tátrai, I., Nagy, S.A. (2009b): Using high-pressure teflon bomb digestion in phosphorus determination of aquatic animals. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 45:55–58.

- 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.
- Boros, G., Mozsár, A. (2015): Comparison of different methods used for phosphorus determination in aquatic organisms. *Hydrobiologia* 758/1: 235–242.
- Boros, G., Takács, P., Vanni, M.J. (2015a): The fate of phosphorus in decomposing fish carcasses: a mesocosm experiment. *Freshwater Biology* 60/3: 479–489.
- Boros, G., Sály, P., Vanni, M.J. (2015b): Ontogenetic variation in the body stoichiometry of two fish species. *Oecologia* DOI: 10.1007/s00442-015-3349-8
- Breukelaar, A.W., Lammens, E.H.H.R., Klein Breteler, J.P.G., Tátrai, I. (1994): Effects of benthivorous bream (*Abramis brama*) and carp (*Cyprinus carpio*) on sediment resuspension and concentrations of nutrients and chlorophyll-a. *Freshwater Biology* 32: 113–121.
- Brodersen, J., Rodriguez-Gil, J.L., Jönsson, M., Hansson, L.-A. Brönmark, C., Nilsson, P.A., Nicolle, A., Berglund, O. (2011): Temperature and resource availability may interactively affect over-wintering success of juvenile fish in a changing climate. *Plos One* 6/10: 1–9.
- Brown, M.L., Murphy, B.R. (1991): Relationship of relative weight (Wr) to proximate composition of juvenile striped bass and hybrid striped bass. *Transactions of the American Fisheries Society* 120: 509–518.
- Brown, M.L., Murphy, B.R. (2004): Seasonal dynamics of direct and indirect condition indices in relation to energy allocation in largemouth bass *Micropterus salmoides* (Lacépède). *Ecology of Freshwater Fish* 13: 23–36.
- Capps, K. A., Atkinson C.L., Rugenski A.T. (2015): Consumer-driven nutrient dynamics in freshwater ecosystems: an introduction. *Freshwater Biology* 60/3: 439–42.
- Chakrabarty, D., Das, S.K. (2007): Bioturbation-induced phosphorus release from an insoluble phosphate source. *BioSystem* 90: 309–313.

- Chellappa, S., Huntingford, F.A., Strang, R.H.C., Thomson, R.Y. (1995): Condition factor and hepatosomatic index as estimates of energy status in male three-spined stickleback. *Journal of Fish Biology* 47: 775–787.
- Chidami, S., Amyot, M. (2008): Fish decomposition in boreal lakes and biogeochemical implications. *Limnology and Oceanography* 53: 1988–1996.
- Claeson, S.M., Li, J.L., Compton, J.E., Bisson, P.A. (2006): Response of nutrients, biofilm, and benthic insects to salmon carcass addition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 1230–1241.
- Copp, H.G., Fox, M.G., Przybylski, M., Godinho, F.N., Vila-Gispert, A. (2004): Life-time growth patterns of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* introduced to Europe, relative to native North American populations. *Folia Zoologica* 53/3: 237–254.
- Craig, S.R., MacKenzie, D.S., Jones, G., Gatlin, D.M. (2000): Seasonal changes in the reproductive condition and body composition of free-ranging red drum, *Sciaenops ocellatus*. *Aquaculture* 190: 89–102.
- Cross, W.F., Benstead, J.P., Reosemond, A.D., Wallace, J.B. (2003): Consumer-resource stoichiometry in detritus-based streams. *Ecology Letters* 6: 721–732.
- 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.
- Davidson, D., Marshall, C.T. (2010): Are morphometric indices accurate indicators of stored energy in herring *Clupea harengus*? *Journal of Fish Biology* 76: 913–929.
- Deegan, L. A. (1993): Nutrient and energy transport between estuaries and coastal marine ecosystems by fish migration. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Science* 50: 74–79.

- DeMott, W.R., Pape, B.J. (2005): Stoichiometry in an ecological context: Testing for links between daphnia P-content, growth rate and habitat preference. *Oecologia* 142/1: 20–27.
- Dempson, B.J., Braithwaite, V.A., Doherty, D., Power, M. (2010): Stable isotope analysis of marine feeding signatures of Atlantic salmon in the North Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 67: 52 – 61.
- Dickman, E.M., Newell, J.M., González, M.J., Vanni, M.J. (2008): Light, nutrients, and food-chain length constrain planktonic energy transfer efficiency across multiple trophic levels. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:18408–18412.
- Durston, D.D., Barrett, R.D.H., Carlson, S.M., Hendry, A.P., Palkovacs, E.P., El-Sabaawi, R.W. (2015): Morphology predicts elemental composition in three-spine stickleback. *Congress of Biological Stoichiometry* <http://www.cobs2015.org/all-abstracts/>
- El-Sabaawi, R.W., Kohler, T.J., Zandoná, E., Travis, J., Marshall, M.C., Thomas, S.A., Reznick, D.N., Walsh, M., Gilliam, J.F., Pringle, C., Flecker, A.S. (2012a): Environmental and organismal predictors of intraspecific variation in the stoichiometry of a neotropical freshwater fish. *Plos One* 7: 1–12.
- El-Sabaawi, R.W., Zandonà, E., Kohler, T.J., Marshall, M.C., Moslemi, J.M., Travis, J., Lopez-Sepulcre, A., Ferrière, R., Pringle, C.M., Thomas, S.A., Reznick, D.N., Flecker, A.S. (2012b): Widespread intraspecific organismal stoichiometry among populations of the Trinidadian guppy. *Functional Ecology* 26: 666–676.
- El-Sabaawi, R.W., Travis, J., Zandoná, E., McIntyre, P.B., Reznick, D.N., Flecker, A. (2014): Intraspecific variability modulates interspecific variability in animal organismal stoichiometry. *Ecology and Evolution* 4/9: 1505–1515.
- Elser, J.J., Acharya, K., Kyle, M., Cotner, J., Makino, W., Markow, T., Watts, T., Hobbie, S., Fagan, W., Schade, J., Hood, J., Sterner, R.W. (2003): Growth rate–stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters* 6: 936–943.

- Fagan, K-A., Koops, M.A., Arts, M.T., Power, M. (2011): Assessing the utility of C:N ratios for predicting lipid content of fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68: 374–385.
- Fechhelm, R.G., Griffiths, W.B., Wilson, W.J., Gallaway, B.J., Bryan, J.D. (1995): Intra- and interseasonal changes in the relative condition and proximate body composition of broad whitefish from the Prudhoe Bay region of Alaska. *Transactions of the American Fisheries Society* 124: 508–519.
- Fehér, M., Baranyai, E., Simon, E., Bársony, P., Szűcs, I., Posta, J., Stündl, L. (2013): The interactive effect of cobalt enrichment in *Artemia* on the survival and larval growth of barramundi, *Lates calcarifer*. *Aquaculture* 414–415: 92–99.
- Folch, J., Lees, M., Sloane-Stanley, G.H. (1957): A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry* 226: 497–509.
- Frost, P.C., Evans-White, M.A., Finkel, Z.V., Jensen, T.C., Matzek, V. (2005): Are you what you eat? Physiological constraints on organismal stoichiometry in an elementally imbalanced world. *Oikos* 109/1: 18–28.
- George, N. B. (1994): Nutrient stoichiometry of piscivore–planktivore interactions in two whole-lake experiments. Thesis. The University of Texas at Arlington, Arlington, Texas, USA.
- Glaholt, S.P., Vanni, M.J. (2005): Ecological responses to simulated benthic-derived nutrient subsidies mediated by omnivorous fish. *Freshwater Biology* 50: 1864–1881.
- Gliwicz, Z.M., Rutkowska, A.E., Wojciechowska, J. (2000): Daphnia populations in three interconnected lakes with roach as the principal planktivore. *Journal of Plankton Research* 22: 1539–1557.
- Going, J.E., Eisenreich, S.J. (1974): Spectrophotometric studies of reduced molybdoantimonylphosphoric acid. *Analitica Chimica Acta* 70: 95–106.

- Grabowska, J., Pietraszewski, D., Przybylski, M., Tarkan, A.S., Marszał, L., Lampart-Kaluźniacka, M. (2010): Life-history traits of Amur sleeper, *Perccottus glenii*, in the invaded Vistula River: early investment in reproduction but reduced growth rate. *Hydrobiologia* 661: 197–210.
- Griffiths, D. (2006): The direct contribution of fish to lake phosphorus cycles. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 86–95.
- Henderson, R.J., Sargent, J.R., Hopkins, C.C.E. (1984): Changes in the content and fatty acid composition of lipid in an isolated population of the capelin *Mallotus villosus* during sexual maturation and spawning. *Marine Biology* 78: 255–263.
- 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.
- Herbinger, C.M., Friars, G.W. (1991): Correlation between condition factor and total lipid content in Atlantic salmon, *Salmo salar*, L., parr. *Aquaculture and Fishery Management* 22: 527–529.
- Higgins, K.A., Vanni, M.J., González, M.J. (2006): Detritivory and the stoichiometry of nutrient cycling by a dominant fish species in lake of varying productivity. *Oikos* 114: 419–430.
- Horppila, J., Kairesalo, T. (1990): A fading recovery: the role of roach (*Rutilus rutilus* L.) in maintaining high phytoplankton productivity and biomass in Lake Vesijärvi, southern Finland. *Hydrobiologia* 200/201: 153–165.
- Horppila, J., Kairesalo, T. (1992): Impacts of bleak (*Alburnus alburnus*) and roach (*Rutilus rutilus*) on water quality, sedimentation and internal nutrient loading. *Hydrobiologia* 243/244: 323–331.
- Hurst, T.P., Conover, D.O. (2003): Seasonal and interannual variation in the allometry of energy allocation in juvenile striped bass. *Ecology* 84: 3360–3369.
- Jonas, J.L., Kraft, C.E., Margenau, T.L. (1996): Assessment of seasonal changes in energy density and condition in age-0 and age-1 muskellunge. *Transactions of the American Fisheries Society* 125: 203–210.

- Kaitaranta, J.K. (1981): Total lipids and lipid classes of fish roe. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* 69: 725–729.
- Kardi, S., Metcalfe, N.B., Huntingford, F.A., Thorpe, J.E. (1995): What controls the onset of anorexia in maturing adult female Atlantic salmon? *Functional Ecology* 9: 790–797.
- Karjalainen, J., Leppä, M., Rahkola, M., Tolonen, K. (1999): The role of benthivorous and planktivorous fish in a mesotrophic lake ecosystem. *Hydrobiologia* 408/409: 73–84.
- Kaufman, S.D., Johnson, T.A., Leggett, W.C., Moles, M.D., Casselman, J.M., Schulte-Hostedde, A.I. (2007): Relationship between body condition indices and proximate composition in adult walleyes. *Transactions of the American Fisheries Society* 136: 1566–1576.
- 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* 54/1: 104–112.
- Love, R.M. (1970): *The chemical biology of fishes*. Academic Press, New York, pp. 547.
- Matsuzaki, S.S., Usio, N., Takamura, N., Washitani, I. (2007): Effect of common carp on nutrient dynamics and littoral community composition: roles of excretion and bioturbation. *Fundamental and Applied Limnology* 168/1: 27–38.
- McIntyre, P.B., Flecker, A.S. (2010): Ecological stoichiometry as an integrative framework in stream fish ecology. *American Fisheries Society Symposium* 73: 539–558.

- McIntyre, P.B., Flecker, A.S., Vanni, M.J., Hood, J.M., Taylor, B.W., Thomas, S.A. (2008): Fish distributions and nutrient cycling in streams: can fish create biogeochemical hotspots? *Ecology* 89: 2335–2346.
- McPherson, L.R., Slotte, A., Kvamme, C., Meier, S., Marshall, T. (2011): Inconsistencies in measurement of fish condition: a comparison of four indices of fat reserves for Atlantic herring (*Clupea harengus*). *ICES Journal of Marine Science* 68: 52–60.
- Mehner, T., Mattukat, F., Bauer, D., Voight, H., Benndorf, J. (1998): Influence of diet shifts in underyearling fish on phosphorus recycling in a hypertrophic biomanipulated reservoir. *Freshwater Biology* 40: 759–769.
- Mozsár, A., Antal, L., Boros, G., Tátrai, I. (2011): Mindenevő pontyfélék foszforforgalomban betöltött szerepe. *Pisces Hungarici* 5: 61–72.
- Mozsár, A., Boros, G., Sály, P., Antal, L., Nagy, S.A. (2015): Relationship between Fulton's condition factor and proximate body composition in three freshwater fish species. *Journal of Applied Ichthyology* 31/2: 315–320.
- Murphy, J., Riley, J.P. (1962): A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27: 31–36.
- Næsje, T.F., Thorstad, E.B., Forseth, T., Aurand, M., Saksgård, R., Finstad, A.G. (2006): Lipid class content as an indicator of critical periods for survival in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Ecology of Freshwater Fish* 15: 572–577.
- Nash, R.D.M., Valencia, A.H., Geffen, A.J. (2006): The origin of Fulton's condition factor – setting the record straight. *Fisheries* 31: 236–238.
- 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.

- Pai, S.-C., Yang, C.-C., Riley, J. P. (1990): Effects of acidity and molybdate concentration on the kinetics of the formation of the phosphoantimonymolybdenum blue complex. *Analitica Chimica Acta* 229: 115–120.
- Pangle, K.L., Sutton, T.M. (2005): Temporal changes in the relationship between condition indices and proximate composition of juvenile *Coregonus artedii*. *Journal of Fish Biology* 66: 1060–1072.
- 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.
- Penczak, T. (1985): Phosphorus, nitrogen, and carbon cycling by fish populations in two small lowland rivers in Poland. *Hydrobiologia* 120: 159–165.
- Penczak, T., Tátrai, I. (1985): Contribution of bream, *Abramis brama* (L.), to the nutrient dynamics of Lake Balaton. *Hydrobiologia* 126: 59–64.
- Persson, J., Fink, P., Goto, A., Hood, J.M., Jonas, J., Kato, S. (2010): To be or not to be what you eat: regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs. *Oikos* 119: 741–751.
- Pilati, A., Vanni, M.J. (2007): Ontogeny, diet shifts, and nutrient stoichiometry in fish. *Oikos* 116: 1663–1674.
- Premke, K., Fischer, P., Hempel, M., Rothhaupt, K.O. (2010): Ecological studies on the decomposition rate of fish carcasses by benthic organisms in the littoral zone of Lake Constance, Germany. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 46: 157–168.
- Quinn, G.P., Keough, M.J. (2002): Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 537 pp.
- R Development Core Team (2007): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.

- Rodushkin, I., Ruth, T., Huhtasaari, A. (1999): Comparison of two digestion methods for elemental determinations in plant material by ICP techniques. *Analytica Chimica Acta* 378: 191–200.
- Rønsholdt, 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.
- Schaus, M.H., Vanni, M.J., Wissing, T.E., Bremigan, M.T., Garvey, J.E., Stein, R.A. (1997): Nitrogen and phosphorus excretion by detritivorous gizzard shad in a reservoir ecosystem. *Limnology and Oceanography* 42:1386–1397.
- Scheffer, M., Portielje, R., Zambrano, L. (2003): Fish facilitate wave resuspension of sediment. *Limnology and Oceanography* 48: 1920–1926.
- Schindler, D.E., Eby, L.A. (1997): Stoichiometry of fishes and their prey: Implications for nutrient recycling. *Ecology* 78/6: 1816–1831.
- Sereda, J.M., Hudson, J.J., Taylor, W.D., Demers, E. (2008): Fish as sources and sinks of nutrients in lakes. *Freshwater Biology* 53: 278–289.
- Shearer, K.D. (1984): Factors affecting the proximate composition of cultured fishes with emphasis on salmonids. *Aquaculture* 119: 63–88.
- Shimeno, S., Shikata, T., Hosokawa, H., Masumoto, T., Kheyyali, D. (1997): Metabolic response to feeding rates in common carp, *Cyprinus carpio*. *Aquaculture* 151: 371–377.
- Simpson, A.L., Metcalfe, N.B., Thorpe, J.E. (1992): A simple nondestructive biometric method for estimating fat levels in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr. *Aquaculture and Fishery Management* 23: 23–29.
- Small, G.E., Pringle, C.M. (2010): Deviation from strict homeostasis across multiple trophic levels in an invertebrate consumer assemblage exposed to high chronic phosphorus enrichment in a Neotropical stream. *Oecologia* 162: 581–590.

- Specziár, A. (2010): A Balaton halfaunája: a halállomány összetétele, az egyes halfajok életkörülményei és a halállomány korszerű hasznosításának feltételrendszere. *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 23, pp. 185
- Sterner, R. W. (1990): The ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by herbivores: zooplankton and the algal competitive arena. *American Naturalist* 136: 209–229.
- Sterner, R.W., Clasen, J., Lampert, W., Weisse, T. (1998): Carbon:phosphorus stoichiometry and food chain production. *Ecology Letters* 1: 146–150.
- Sterner, R.W., George, N.B. (2000): Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of cyprinid fishes. *Ecology* 81: 127–140.
- Sterner, R.W., Elser, J.J. (2002): *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press, Princeton.
- Strickland, J.D.H., Parsons, T.R. (1972): *A Practical Handbook of Seawater Analysis*. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa.
- Sun, P., Li, X., Gong, X., Liu, Y., Zhang, X., Wang, L. (2014): Carbon, nitrogen and phosphorus ecological stoichiometry of *Lateolabrax maculatus* and *Acanthogobius ommaturus* in the Estuary of Yangtze River, China. *Acta Ecologia Sinica* 34: 196–203.
- Sweeting, C.J., Polunin, N.V.C., Jennings, S. (2006): Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 20: 595–601.
- Tanner, D.K., Brazner, J.C., Brady, V.J. (2000): Factors influencing carbon, nitrogen, and phosphorus content of fish from a Lake Superior coastal wetland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:1243–1251.
- Tarvainen, M., Sarvala, J., Helminen, H. (2002): The role of phosphorus release by roach in the water quality changes of a biomanipulated lake. *Freshwater Biology* 47: 2325–2336.
- Tátrai, I., Istvánovics, V. 1986: The role of fish in the nutrient cycling in Lake Balaton. *Freshwater Biology* 16: 417–424.

- Tátrai, I., Tóth, G., Ponyi, J.E., Zlinszky, J., Istvánovics, V. (1990): Bottom-up effects of bream (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton. *Hydrobiologia* 200/201: 291–301.
- Tolonen, K.T., Karjalainen J., Staff S., Leppä M. (2000): Individual and population-level food consumption by cyprinids and percid sin a mesotrophic lake. *Ecology of Freshwater Fish* 9:153–162.
- Vanni, M.J. (2002): Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 33: 341–370.
- Vanni, M.J., Layne, C.D. (1997): Nutrient recycling and herbivory as mechanisms is “top-down” effect of fish on algae in lakes. *Ecology* 78: 21–40.
- Vanni, M.J., Layne, C.D., Arnott, S.E. (1997): “Top-down” trophic interactions in lakes: Effect of fish on nutrient dynamics. *Ecology* 78/1: 1–20.
- Vanni, M.J., Flecker, A.S., Hood, J.M., Headworth, J.L. (2002): Stoichiometry of nutrient recycling by vertebrates in a tropical stream: linking species identity and ecosystem processes. *Ecology Letters* 5: 285–293.
- Vanni, M.J., Boros, G., McIntyre, P.B. (2013): When are fish sources versus sinks of nutrients in lake ecosystems? *Ecology* 94: 2195–2206.
- 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.
- Winfield, I.J., Nelson, J.S. (1991): Cyprinid fishes – systematics, biology and exploitation. Chapman & Hall, UK.
- Witten, P.E., Hall, B.K. (2003): Seasonal changes in the lower jaw skeleton in male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): remodelling and regression of the kype after spawning. *Journal of Anatomy* 203: 435–450.
- Witten, P.E., Huysseune, A. (2009): A comparative view on mechanisms and functions of skeletal remodelling in teleost fish, with special emphasis on osteoclasts and their function. *Biological Reviews* 84: 315–346.

Zimmer, K. D., Herwig, B. R., Laurich, L. M. (2006): Nutrient excretion by fish in wetland ecosystems and its potential to support algal production. *Limnology and Oceanography* 51/1: 197–207.

11. Tudományos tevékenység jegyzéke

Az értekezés témaköréhez kapcsolódó, impakt faktorral rendelkező folyóiratban megjelent publikációk:

Mozsár A., Boros G., Sály P., Antal L., Nagy S.A. (2015): Relationship between Fulton's condition factor and proximate body composition in three freshwater fish species. *Journal of Applied Ichthyology* 31/2: 315-320. **IF: 0,903**

Boros G., **Mozsár A.** (2015): Comparison of different methods used for phosphorus determination in aquatic organisms. *Hydrobiologia* 758/1: 235-242 **IF: 2,212**

Boros G., Jyväsjarvi J., Takács P., **Mozsár A.**, Tátrai I., Søndergaard M., Roger I. J. (2012): Between-lake variation in the elemental composition of roach (*Rutilus rutilus* L.). *Aquatic Ecology* 46/4: 385-394. **IF: 1,365**

Az értekezés témaköréhez kapcsolódó impakt faktorral nem rendelkező, referált folyóiratban megjelent publikációk:

Mozsár A., Boros G., Sály P., Antal L., Nagy S. A. (2014): Szén, nitrogén és foszfor arányának szezonális változása halak testében. *Hidrológiai Közlöny* 94/5-6: 65-69.

Mozsár A., Boros G., Boros T., Antal L., Nagy S.A. (2013): A foszfor- és a lipidtartalom, valamint a kondíciófaktor összefüggése és szezonális változása három halfaj példáján. *Pisces Hungarici* 7: 97-102.

Az értekezés témaköréhez kapcsolódó előadások:

Mozsár A., Boros G., Sály P., Antal L., Nagy S.A.: A test elemtartalmának populáción belül megfigyelhető változásai három édesvízi halfaj példáján. Természeti és Társadalmi Folyamatok Kölcsönhatása Sekély Tavas Területeken. 2014. november 6-7., Kaposvár

Mozsár A., Boros G., Sály P., Antal L., Nagy S. A.: Szén, nitrogén és foszfor arányának szezonális változása halak testében. LV. Hidrobiológus Napok, 2013. október 2-4. Tihany

Mozsár A., Boros G., Boros T., Antal L., Nagy S.A.: A foszfor- és a lipidtartalom, valamint a kondíciófaktor összefüggése és szezonális változása három halfaj példáján. V. Magyar Haltani Konferencia, 2013. március 21. Debrecen

Az értekezés témaköréhez kapcsolódó poszter-előadások:

Mozsár A., Boros G.: A vízi élőlények testében tárolt foszfor mennyiségének feltárására használt módszerek összehasonlítása. LVI. Hidrobiológus Napok, 2014. október 1-3. Tihany

Mozsár A., Boros G., Antal L., Nagy S.A.: Intra- and interspecific variation in the phosphorus content of three freshwater fish species. Fresh Blood for Fresh Water, 2013. február 27. - március 1. Lunz am See, Ausztria

Egyéb publikációk:

Kati S., **Mozsár A.**, Árva D., Cozma N.J., Czeglédi I., Antal L., Nagy S.A., Erős T. (2015): Feeding ecology of the invasive Amur sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in Central Europe. International Review of Hydrobiology 100/3-4: 116–128. **IF:1,0**

Vitál Z., Specziár A., **Mozsár A.**, Takács P., Borics G., Görgényi J., G -Tóth L., Nagy S.A., Boros G. (2015): Applicability of gill raker filtrates and foregut contents in the diet assessment of filter-feeding Asian carps. Fundamental and Applied Limnology DOI: 10.1127/fal/2015/0698 **IF:1,0**

Görgényi J., Boros G., Vitál Z., **Mozsár A.**, Várbíró G., Vasas G., Borics G. (2015): The role of filter-feeding Asian carps in algal dispersion Hydrobiologia DOI: 10.1007/s10750-015-2285-2 **IF: 2,212**

- Boros G., **Mozsár A.**, Vitál Z., Nagy S.A., Specziár A. (2014): Growth and condition factor of hybrid (Bighead *Hypophthalmichthys nobilis* Richardson, 1845 × silver carp *H. molitrix* Valenciennes, 1844) Asian carps in the shallow, oligo-mesotrophic Lake Balaton. *Journal of Applied Ichthyology* 30/3: 546-548. **IF: 0,903**
- Antal L., Czeglédi I., **Mozsár A.**, Kati S., Lontay L. (2014): Halmentés a Zempléni-hegységben. *Halászat* 107/2: 15.
- Vitál Z., Boros G., **Mozsár A.**, Józsa V., Borsodi A., Jáger K., László K., Specziár A. (2014): A hibrid dominanciájú busa állomány táplálkozása, növekedése és szaporodása a Balatonban. *Hidrológiai Közlöny* 94: 107-111.
- Józsa V., Boros G., **Mozsár A.**, Vitál Z., Györe K. (2014): A balatoni busa (*Hypophthalmichthys* spp.) néhány szaporodásbiológiai jellemzőjének vizsgálata. *Pisces Hungarici* 8: 35-42.
- Nyeste K., **Mozsár A.**, Antal L. (2014): Az amurgéb (*Perccottus glenii* Dybowski 1877) növekedésének vizsgálata a Rakamaz–Tiszanagyfalui-Nagy-morotván. *Pisces Hungarici* 8: 83-88.
- Kati S., **Mozsár A.**, Árva D., Cozma N.J., Czeglédi I., Antal L., Erős T., Nagy S.A. (2013): Egy inváziós halfaj, az amurgéb (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) táplálkozásökológiai vizsgálata. *Pisces Hungarici* 7: 73-84.
- Sárkány-Kiss A., Herczeg I., Palombi B., Grigorszky I., Antal L., Bácsi I., **Mozsár A.**, Kalmár A. F., Nagy S. A. (2012): Toxicity tests of chlorinated hydrocarbons on the river mussel, *Unio crassus* (Bivalvia, Unionidae). *North-Western Journal of Zoology* 8/2: 358-361. **IF: 0.747**
- Boros G., **Mozsár A.**, Petes K., Mátyás K., Józsa V., Tátrai I. (2012): A busa élőhelye, táplálkozása, növekedése és szaporodása a Balatonban. *Hidrológiai Közlöny* 92: 12-14.

Harka Á., Antal L., **Mozsár A.**, Nyeste K., Szepesi Zs., Sály P. (2012): Az amurgéb (*Perccottus glenii*) növekedése a Közép-Tisza vidékén. *Pisces Hungarici* 6: 55-58.

Mozsár A., Kati S., Antal L. (2012): Az amurgéb (*Perccottus glenii*) érdekes farokúszó-aberrációja. *Halászat* 105/2: 18.

Kati S., **Mozsár A.**, Antal L. (2012): A Cserőközi-Holt-Tisza halai. *Halászat* 105/3: 15.

Antal L., **Mozsár A.**, Czeglédi I., Halasi-Kovács B. (2012): A tarka géb (*Proterorhinus semilunaris*) terjedése a Berettyó hazai vízgyűjtőjén. *Halászat* 105/3: 17.

Antal L., **Mozsár A.**, Czeglédi I. (2011): Különböző hasznosítású Tisza-menti holtmedrek halfaunája. *Hidrológiai Közlöny* 91/6: 11–14.

Mozsár A., Antal L., Boros G., Tátrai I. (2011): Mindenevő pontyfélék foszfor forgalomban betöltött szerepének vizsgálatai. *Pisces Hungarici* 5: 61–72.

Antal L., Czeglédi I., **Mozsár A.**, Halasi-Kovács B. (2011): Terjed az amurgéb (*Perccottus glenii*) a Berettyó vízgyűjtőjén. *Halászat* 104/3-4: 84.

Pintér B., Takács P., **Mozsár A.**, Zlinszky A., Boros G. (2010): A tihanyi Belső-tó medermorfológiájának és fiziko-kémiai paramétereinek vizsgálata. *Hidrológiai Közlöny* 90/6: 114-116.

Mozsár A., Antal L., Lövei G.Zs. (2009): A Tisza-tó Tiszavalki medencéjében lévő holtmedrek halfaunája, valamint a természetvédelmi értékesség megítélése. *Pisces Hungarici* 3: 161-166.

Egyéb előadások

Vital Z., **Mozsár A.**, Présing M., Horváth H., Borics G., Görgényi J., G.-Tóth L., Vasas G., Boros G.: Mit eszik a balatoni busa?

XI. Magyar Haltani Konferencia, Debrecen, 2015. március 26–27.

Takács P., Vitál Z., **Mozsár A.**, Horváth H., Boros E., Présing M. Halastavak vizüket befogadó kis vízfolyásokra gyakorolt hatásainak bemutatása a balatoni befolyók példáján. XXXIX. Halászati Tudományos Tanácskozás, Szarvas 2015. május 20–21.

Vitál Z., Boros G., **Mozsár A.**, Józsa V., Specziár A.: A busa fajok ökológiai szerepe a Balatonban. XV. Kolozsvári Biológus Napok, 2014. április 4–6. Kolozsvár, Románia

Vitál Z., Boros G. **Mozsár A.**, B-Görgényi J., Borics G., Takács P., Specziár A.: Új módszer a busa táplálék-összetételének meghatározására. Természet és Társadalom a Balaton Régióban. 2014. június 5. , Kaposvár

Nyeste K., **Mozsár A.**, Antal L.: Az amurgéb (*Perccottus glenii* Dybowski 1877) növekedésének vizsgálata a Rakamaz–Tiszanagyfalui-Nagy-morotván. X. Magyar Haltani Konferencia, 2014. július 11–12. Tiszafüred

Borsodi A., Krett G., László K., Jáger K., Boros G., **Mozsár A.**, Vitál Z., Specziár A.: A balatoni busák beltartalmában és a tóvízben előforduló baktériumközösségek mennyiségi viszonyainak és szerkezetének összehasonlítása. LVI. Hidrobiológus Napok, 2014. október 1–3. Tihany

Boros G., Vitál Z., **Mozsár A.**, Présing M., Horváth H., Borics G., B-Görgényi J., Vasas G., Specziár A.: Growth and feeding habits of filter-feeding Asian carps in the oligo-mesotrophic Lake Balaton (Hungary). 8th International Shallow Lakes Conference 2014. október 12–17. Antalya, Törökország

Vitál Z., **Mozsár A.**, Présing M., Horváth H., Borics G., B-Görgényi J., Vasas G., Specziár A., G.Tóth L., Boros G.: A balatoni busaállomány táplálkozási szokásai. Természeti és Társadalmi

Folyamatok Kölcsönhatása Sekély Tavak Területeken. 2014. november 6-7., Kaposvár

Kati S., **Mozsár A.**, Árva D., Cozma N.J., Czeglédi I., Antal L., Erős T., Nagy S.A.: Egy inváziós halfaj, az amurgéb (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) táplálkozásökológiai vizsgálata. V. Magyar Haltani Konferencia, 2013. március 21. Debrecen

Vitál Z., Boros G., **Mozsár A.**, Józsa V., Specziár A.: A busa fajok ökológiai szerepe a Balatonban. Nemzetközi jubileumi Lóczy Lajos emlékkonferencia 1913–2013: Sekély vizű tavak területek ökológiája, szociológiája és komplex mérnöki elemzése. 2013. június 14. Kaposvár

Vitál Z., Boros G., **Mozsár A.**, Józsa V., Borsodi A., Jáger K., László K., Specziár A.: A hibrid dominanciájú busa állomány táplálkozása, növekedése és szaporodása a Balatonban. LV. Hidrobiológus Napok, 2013. október 2-4. Tihany

Mozsár A., Antal L., Boros G., Tátrai I.: Mindenevő pontyfélék foszfor forgalomban betöltött szerepének vizsgálatai. IV. Magyar Haltani Konferencia, 2011. március 18. Debrecen

Harka Á., Antal L., **Mozsár A.**, Nyeste K., Szepesi Zs., Sály P.: Az amurgéb (*Perccottus glenii*) növekedése a Közép-Tisza vidékén. III. Tiszafüredi Halas Fórum, 2012. július 13. Tiszafüred

Mozsár A., Halasi-Kovács B.: Mintavételi módszer hatása a fogási eredményre, javaslat a halegyüttesek monitorozása során használandó mintavételi eljárásra. III. Tiszafüredi Halas Fórum, 2012. július 13. Tiszafüred

Nagy S.A., **Mozsár A.**, Antal L.: Az Európai Unió Víz Keretirányelve halas minősítésének ellentmondásai. IV. Magyar Haltani Konferencia, 2011. március 18. Debrecen

Mozsár A., Antal L., Lövei G.Zs.: A Tisza-tó Tiszavalki medencéjében lévő holtmedrek halfaunája, valamint a

természetvédelmi értékesség megítélése. III. Magyar Haltani Konferencia, 2009. szeptember 14-15. Debrecen

Egyéb poszter előadások:

Vitál Z., Boros, G., **Mozsár A.**, Lehoczky I., Kovács B., Józsa V.: Érvek és ellenérvek a balatoni busaállomány szaporodásával kapcsolatban. XXXIX. Halászati Tudományos Tanácskozás 2015. május 20-21.

Kovács B., Boros G., Specziár A., **Mozsár A.**, Vitál Z., Urbányi B., Lehoczky I.: Előzetes eredmények a balatoni busaállomány genetikai változatosságáról. XXXIX. Halászati Tudományos Tanácskozás 2015. május 20-21.

Görgényi J., Boros G., Vitál Z., **Mozsár A.**, Vasas G., Borics G.: The role of filter-feeding Asian carps in algal dispersion. 17th IAP meeting 2014. 09.14-09.21 Kastoria Görögország

Vitál Z., Battonyai I., **Mozsár A.**, Görgényi J., Borics G., G.-Tóth L., Boros G.: A hibridizáció hatása a Balatonban élő busák szűrőszervének morfológiájára és táplálékszűrési hatékonyságára. LVI. Hidrobiológus Napok, 2014. október 1-3. Tihany

Nyeste K., Antal L., **Mozsár A.**, Szepesi Zs., Sály P., Harka Á.: Újabb adatok az amurgéb Közép- Tisza-vidéki növekedéséről. 5. Szünzoológiai Szimpózium, 2013. március 22. Vácrátót

Vitál Z., Boros G., **Mozsár A.**, Józsa V., Specziár A.: A busa növekedése és kondíciója a Balatonban. XXXVII. Halászati Tudományos Tanácskozás, 2013. május 22-23. Szarvas

Vitál Z., Boros G., **Mozsár A.**, Józsa V., Tátrai I.: A Balatoni busák ökológiai helyzete napjainkban. XXXVI. Halászati Tudományos Tanácskozás, 2012. május 23-24. Szarvas

Petes K., **Mozsár A.**, Boros G.: A busa élőhelye, táplálkozása, növekedése és szaporodása a Balatonban. LIII. Hidrobiológus Napok, 2011. október 5-7. Tihany

Nagy S.A., Halasi-Kovács B., Antal L., **Mozsár A.**, Kalmár A.F.,
Érdi R., Grigorszky I.: Invasive fish species in the backwaters
of the River Tisza. The 7th International Shallow Lake
Conference, 2011. április 24-28. Wuxi, Kína

Mozsár A., Antal L., Czeglédi I.: Különböző hasznosítású Tisza-
menti holtmedrek halfaunája. LII. Hidrobiológus Napok, 2010.
október 6-8. Tihany

Pintér B., Takács P., **Mozsár A.**, Zlinszky A., Boros G.: A tihanyi
Belső-tó medermorfológiájának és fiziko-kémiai
paramétereinek vizsgálata. LI. Hidrobiológus Napok, 2009.
szeptember 30. - október 2. Tihany