

# *Ecology of Lake Balaton/ A Balaton ökológiája*

MTA BLKI Elektronikus folyóirata  
2014. 2(1): 1-12.



## **A BALATON TÁPLÁLÉKHÁLÓZATÁNAK KUTATÁSI PERSPEKTÍVÁI: EGY SZIMULÁCIÓS MODELL**

**Jordán Ferenc\*<sup>1</sup>, Mike Ágnes<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>MTA Ökológiai Kutatóközpont Balatoni Limnológiai Intézet, 8237, Tihany  
Klebensberg Kuno u. 3.

<sup>2</sup>Center for Physiology and Pharmacology, Department of Neurophysiology and  
Pharmacology, Medical University of Vienna, Vienna, Austria

\*jordan.ferenc@gmail.com

**Kulcsszavak:** táplálékhálózat, centralitás, kulcsfajok, trofikus csoport

**Kivonat:** A közösségi ökológiai kutatások legfontosabb objektumai közé tartoznak a táplálékhálózatok. Kutatásuk segíti a különböző specialisták eredményeinek integrálását és az ökológiai rendszerek holisztikus jellegű, áttekintő vizsgálatát. A trofikus kapcsolatrendszer leírása és elemzése régi hagyományokra tekint már vissza, és a modern hálózatelmélet módszertanával megtámogatva rendkívül hasznos információkat ad a napjainkban kibontakozó ökoszisztéma-szemléletű természetvédelem számára. Az egyszerűbb modellek inkább a tájékozódást segítik, a gazdagon parametrizált, dinamikai modellek pedig bizonyos mértékig arra is képesek, hogy valamilyen mértékben előre jelezzék a teljes közösség vagy csupán annak egyes elemeinek (fajok, funkcionális csoportok) viselkedését. A táplálékhálózatok kutatása kvantitatív becslést ad az egyes trofikus csoportok relatív jelentőségének jellemzésére, segít megjósolni a legjelentősebb kölcsönhatásokat (köztük a meglepően fontosnak látszó indirekt kapcsolatokat).

A Balaton táplálékhálózatát elemezzük a hálózatelemzés modern módszereivel. Négyféle szerkezeti index (fokszám, köztességi centralitás, topológiai fontosság, topológiai átfedés) segítségével meghatározzuk a kulcsfontosságú trofikus csoportokat (pl. Chironomidae, zooplankton). Egy, az indirekt hatásokat is figyelembe vevő hálózati index (topológiai fontosság) segítségével meghatározzuk a csoportok között kialakuló direkt és indirekt hatásokat és azok erősségét. Meghatározzuk a szerkezeti alapon meglepően gyenge direkt és meglepően erős indirekt kapcsolatokat. Dinamikai szimulációk alapján jellemezzük a kisebb hálózati modulok dinamikai tulajdonságait és megállapítjuk az azokat alkotó fajok szimulált kihalási esélyét. Végül felvázoljuk a legfontosabbnak tűnő jövőbeli kutatási perspektívákat. A bemutatott áttekintő kutatás elsődleges feladata egy jövőbeli, részletgazdag szimulációs modell megalkotásának előkészítése.

## Bevezetés

Az ökológiai rendszerekben a fajok (vagy fajcsoportok) között létrejövő kölcsönhatások közül a táplálkozási kapcsolatok talán a legfontosabbak. Ezek rendszerét szemlélteti a táplálékhálózat, az ökoszisztéma egyfajta váza. A táplálékhálózatok kutatása több évtizedes múltra tekint vissza (COHEN, 1978; HANNON, 1973; PIMM, 1980). Az adatbázisok többsége vizes rendszereket ír le (tengerek, folyók, tavak, torkolatok). A hálózatok sokszor inkább csak az áttekintést, az adatok tájékoztató jellegű összefoglalását szolgálják, de vannak konkrét előrejelzéseket és döntéshozatalt támogató modellek is (CHAVEZ *et al.*, 2003). Tipikus esetben a táplálékhálózat a további kísérletek és az adatgyűjtés megtervezésében segít, miután áttekintő képet adott a rendszerről való pillanatnyi ismereteinkről. A táplálékhálózatok megalkotása nem egyszerű, mindig sok szubjektív elemet hordoz. A hálózatok elemzése során célszerű az adatbázis minőségét időről időre kritikusán ellenőrizni és adott esetben finomítani, különösen akkor, ha maga a hálózatelemzés ehhez támpontot nyújt.

Különböző kutatási irányvonalak kavalkádja után manapság a legizgalmasabb terület talán a gazdag terepi adatbázisok alapján összeállított, realisztikus hálózatok dinamikájának szimulációja (lásd pl. LIVI *et al.*, 2011). Ebben az írásban ennek a lehetőségeit és perspektíváit vázoljuk fel a Balaton esetére.

## A balatoni táplálékhálózat kutatásának céljai

A Balaton táplálékhálózatának már korábban publikált változatát jellemezzük az alábbiakban (BÍRÓ, 2001). A forrásmunka a hálózat két változatát mutatja be, egy erősebben aggregált verziót (16 gráfpont, ez megfelel az EwE modellezési környezetnek, lásd CHRISTENSEN & WALTERS, 2004) és egy részletgazdagabbat (23 gráfpont). Utóbbi elsősorban a pontyfélek felbontásában különbözik az elsőtől. Az aggregáltabb változatra koncentrálnunk, de lentebb kitérünk a nagyobb hálózat tulajdonságaira is. Előre bocsájtjuk, hogy a táplálékhálózat részletes jellemzése alapján a jövőben megalkotható annak egy finomabb változata, mely további kutatásokat szolgálhat. Ez elsősorban egy olyan szimulációs modellkörnyezetet jelenthet, melyben felfrissíthetőek a korábbi modellek (BÍRÓ & VÖRÖS, 1982; SOMLYÓDY, 1982; KUTAS & HERODEK, 1987), vizsgálható a túlhalászat hatása (BÍRÓ, 1977), elemezhető a variabilitás (VÖRÖS *et al.*, 1996), viselkedési változások (BÍRÓ, 1997), jellemezhetőek a különböző funkcionális csoportok (HAJNAL & PADISÁK, 2008), a diverzitási eloszlások (JUHOS & VÖRÖS, 1998) és kutatható a közösségszerveződés (PADISÁK & REYNOLDS, 1998). A most bemutatott hálózatelemzés célja az előzetes tájékozódás és egy pontosabb modell előkészítése.

## Hálózatelemzés

A táplálékhálózatok az anyagáramlás útvonalait reprezentálják, ennél fogva a gráf élei irányítottak (a zsákmányból a fogyasztó felé mutatnak). Ha viszont a pusztán anyagáramlás helyett általánosabb értelemben vett kölcsönhatásokra koncentrálnunk, akkor értelmes és érdemes irányítatlan gráfként modelleznünk azokat. Ez lehetővé teszi az amúgy teljesen nyilvánvaló top-down irányban terjedő hatások figyelembevételét is: a fogyasztót érő zavarások is hatnak a zsákmányra. Mivel a táplálkozási kapcsolat mentén top-down és bottom-up hatásokat is megengedünk, a létrejövő indirekt kölcsönhatások minden irányban terjedhetnek, korlátozás nélkül. Irányítatlan hálózatokat vizsgálunk tehát a továbbiakban.

A táplálékhálózatok kritikus helyzetű elemeinek azonosítása és kvantifikálása segítheti a kulcsfajok (BOND, 1994) kutatását, amennyiben a kulcsfajoknak legalábbis egy része feltehetően kapcsolatrendszere miatt fejthet ki az átlagosnál jelentősebb hatást másokra (LIBRALATO *et al.*, 2006; ORTIZ *et al.*, 2013). A kritikus hálózati pozíciók jellemzésére többféle módszer áll rendelkezésünkre, ezek mindegyike valamilyen sajátos szempontból jellemzi a gráfpontok hálózati pozícióját.

A sokféle elérhető lehetőség közül olyan hálózatelemző módszereket választottunk, melyek egyrészt egyszerűek, másrészt széles körben alkalmazzák őket, harmadrészt pedig csak kevésbé redundáns információt szolgáltatnak (JORDÁN *et al.*, 2007). Az alábbi indexeket használtuk.

### **Fokszám (D)**

Egy tetszőleges hálózatban egy adott gráfpont pozicionális jellemzésének legegyszerűbb módja, ha megadjuk a vele szomszédos (vele összekötött) pontok számát, ezt nevezzük fokszámnak (degree, D). A fokszám értéke a leginkább lokális tulajdonsága egy gráfpontnak. Ha a gráf minden pontjára meghatározzuk a fokszámot, jellemezhetjük a hálózat fokszámeloszlását is (MONTROYA & SOLÉ, 2002; DUNNE *et al.*, 2002). A fokszám és a fokszámeloszlás azonban nem mindig ad pontos jellemzést a gráfpont hálózati pozíciójáról, mert nem veszi figyelembe az indirekt kölcsönhatásokat (második, harmadik stb. szomszédot, JORDÁN, 2009; BROSE *et al.*, 2005).

### **Közteségi centralitás (BC)**

Egy, az indirekt kölcsönhatásokat is figyelembevevő index a közteségi centralitás (betweenness centrality, BC, WASSERMAN & FAUST, 1994). Ez azt határozza meg, hogy egy adott  $i$  pontot milyen valószínűséggel tartalmaznak a további  $j$  és  $k$  pontpárok közötti legrövidebb utak. A sztandardizált index az  $i$  gráfpontra ( $BC_i$ ):

$$BC_i = \frac{2 \times \sum_{j < k} g_{jk}(i) / g_{jk}}{(N-1)(N-2)}$$

ahol  $i \neq j$  és  $k$ .  $g_{jk}$  a legrövidebb utak száma  $j$  és  $k$  pontok között,  $g_{jk}(i)$  ezek közül azoknak a száma, melyek tartalmazzák  $i$ -t ( $g_{jk}$  természetesen lehet 1) és  $N$  a gráf csúcspontjainak a száma. A nevező a maximálisan elérhető értékhez viszonyítja az  $i$  pont értékét. A BC index által centrálisnak tekinthető gráfpontok a felelősek a hálózatban leggyorsabban terjedő hatások fenntartásáért.

### **Topológiai fontosság (TI)**

Az indirekt hatások erősségének szerkezeti alapon történő becslése Godfray és kollégáinak munkásságára vezethető vissza (GODFRAY *et al.*, 1999). Eredetileg biológiai kontroll kutatásokban használták és csak kétlépéses, látszólagos kompetíció jellegű kapcsolatok kvantifikálása és vizualizálása volt a cél (quantitative parasitoid overlap graph). Egy általánosított módszer (JORDÁN *et al.*, 2003) lehetővé teszi akár milyen hosszú,  $n$  lépésből álló indirekt kapcsolatok jellemzését is (topológiai fontosság, topological importance, TI). A  $j$  faj hatása az  $i$  fajra  $n$  lépésben  $a_{n,ij}$ . Legegyszerűbb esetben ( $n=1$ )  $a_{1,ij} = 1/D_i$ , ahol  $D_i$  az  $i$  faj súlyozatlan (bináris) hálózatban számolt fokszáma (zsákmányainak és fogyasztóinak összege). A hatások hosszabb útvonalak mentén összeszor-

zódnak és párhuzamos, azonos hosszúságú útvonalakra összeadódnak.  $n$  lépésre az  $i$  faj az összes többi  $N$  fajból elérő hatások összege:

$$\psi_{n,i} = \sum_{j=1}^N a_{n,ij}$$

és ennek összege 1. Szintén  $n$  lépésre az  $i$  fajból az összes többi fajhoz eljutó hatás összege:

$$\sigma_{n,i} = \sum_{j=1}^N a_{n,ji}$$

de ennek összege a különböző fajokra már nem állandó. Ez alapján definiáljuk az  $i$  faj topológiai fontosságát az  $n$  lépés hosszúságú utak szerint (a bemutatott eredmények mind az  $n = 3$  esetre vonatkoznak):

$$TI_i^n = \frac{\sum_{m=1}^n \sigma_{m,i}}{n} = \frac{\sum_{m=1}^n \sum_{j=1}^N a_{m,ji}}{n}$$

Ezt az indexet bináris és súlyozott hálózatokra is ki lehet számolni (VALENTINI & JORDÁN, 2010), de a továbbiakban csak a bináris táplálékhálózattal foglalkozunk (a zsák-mány-fogyasztó kapcsolat erősségét terepi mérések alapján nem jellemezzük). A súlyozás hatása (a kettő közötti különbség) önmagában is érdekes kutatások alapjául szolgál (SCOTTI *et al.*, 2007).

### Topológiai átfedés (TO)

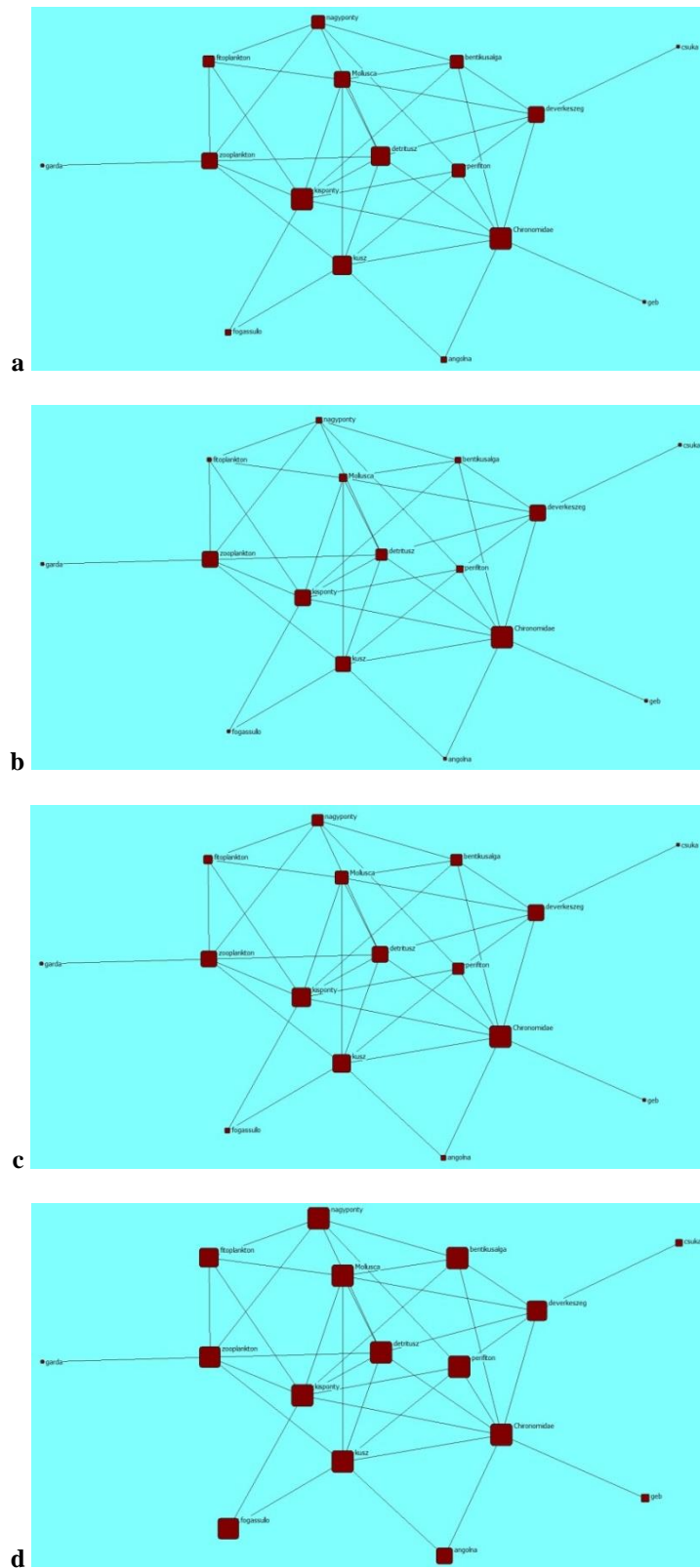
A TI index alapján, ha  $n$  elegendően nagy, minden faj minden másik fajra kifejtett hatása kiszámolható (VALENTINI & JORDÁN, 2010). Egy  $j$  faj  $a_{n,ij}$ -értékeinek vektora megadja a  $j$  faj trofikus mezejét. Hasznos azonban valamilyen  $t$  küszöbérték alapján szétválasztani az erős és gyenge kölcsönhatásokat. Így  $n$  és  $t$  függvényében megadható, hogy a  $j$  fajnak hány erősen kölcsönható partnere van. Ezen kölcsönható partnerek halmazai átfedhetnek  $i$  és  $j$  fajra, ilyenkor a két adott faj effektív trofikus mezeje átfed és a két halmaz metszetében lévő pontok száma  $TO_{ij}^n$ . Ezen értékek  $i$  fajra vonatkoztatott összege megadja az  $i$  faj kölcsönhatási rendszerének más fajokéval történő topológiai átfedését ( $TO_i^{n,t}$ ), ami normalizálható (osztva a maximummal,  $TO_{max}^{n,t}$ ) egy adott hálózatra ( $relTO_i^{n,t} = TO_i^{n,t} / TO_{max}^{n,t}$ ). Ez az index egy adott faj kapcsolatrendszerének egyediségét jellemzi (JORDÁN *et al.*, 2009).

A fenti szerkezeti indexek segítségével egy táplálékhálózat (vagy bármilyen tetszőleges gráf) összes pontja jellemezhető és rangsorolható.

### Eredmények

A gráfpontokra kiszámolt négyféle topológiai index értékeit az **1. táblázat** mutatja. Néhány fontosabb trofikus csoportot színekkel jelöltük. A hálózatot bemutatjuk különféle verziókban, melyeknél a gráfpontok mérete megfelel az index értékének (**1. ábra**).

*A Balaton táplálékhálózatának kutatási perspektívái*



**1. ábra.** A táplálékhálózat változatai, melyekben a gráfpontok mérete megfelel az egyes topológiai indexek értékeinek (**a:** D, **b:** BC, **c:** TI, **d:** TO). Készült az UCINET programmal (BORGATTI *et al.*, 2002), *spring embedding* layout algoritmussal.

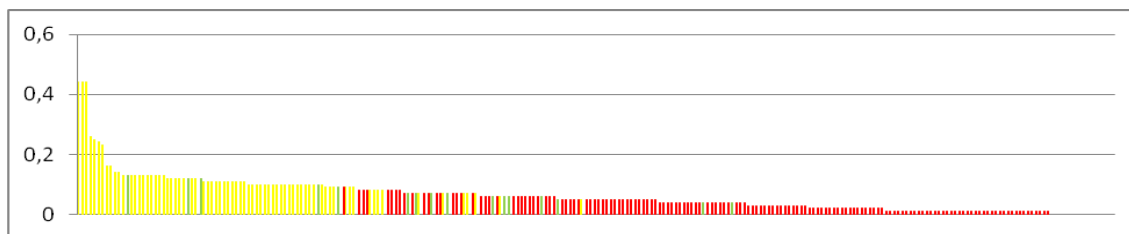
Látható, hogy a hálózat „közepén” a Chironomidae csoport áll, a legkevésbé fontos pozícióban pedig a csuka, a garda és a géb, holtversenyben. Érdekes újra felidézni, hogy az eredmények a táplálékhálózat megalkotásának függvényében alakulnak, de az adott hálózat szerkezete ezt jelzi. Néhány trofikus csoport rangja jelentősen függ a használt indextől (pl. zooplankton), mások hasonló rangúak maradnak (pl. dévérkeszeg).

**1. táblázat.** A táplálékhálózat gráfpontjainak topológiai jellemzése a fokszám (D), a köztességi centralitás (BC), a topológiai fontosság (TI) és a topológiai átfedés (TO) alapján.

	D		BC		TI		TO
Chironomidae	53.333	Chironomidae	21.423	Chironomidae	1.97	bentikus alga	6.31
kisponty	53.333	zooplankton	15.429	kisponty	1.7	Chironomidae	6.31
detritusz	46.667	kisponty	14.796	küsz	1.6	detritusz	6.31
küsz	46.667	dévékeszeg	14.651	dévékeszeg	1.47	kisponty	6.31
dévékeszeg	40	küsz	13.68	zooplankton	1.46	küsz	6.31
Mollusca	40	detritusz	10.026	detritusz	1.4	Mollusca	6.31
zooplankton	40	Mollusca	5.36	Mollusca	1.19	nagyponty	6.31
bentikus alga	33.333	perifiton	3.772	nagyponty	1.02	perifiton	6.31
nagyponty	33.333	nagyponty	3.238	perifiton	1	fogassüllő	6.03
perifiton	33.333	bentikus alga	3.029	bentikus alga	0.98	zooplankton	6.03
fitoplankton	26.667	fitoplankton	1.103	fitoplankton	0.78	dévékeszeg	5.97
angolna	13.333	fogassüllő	0.159	angolna	0.41	fitoplankton	5.66
fogassüllő	13.333	angolna	0	fogassüllő	0.38	angolna	4.94
csuka	6.667	csuka	0	csuka	0.22	géb	2.94
garda	6.667	garda	0	garda	0.22	csuka	2.88
géb	6.667	géb	0	géb	0.21	garda	1.94

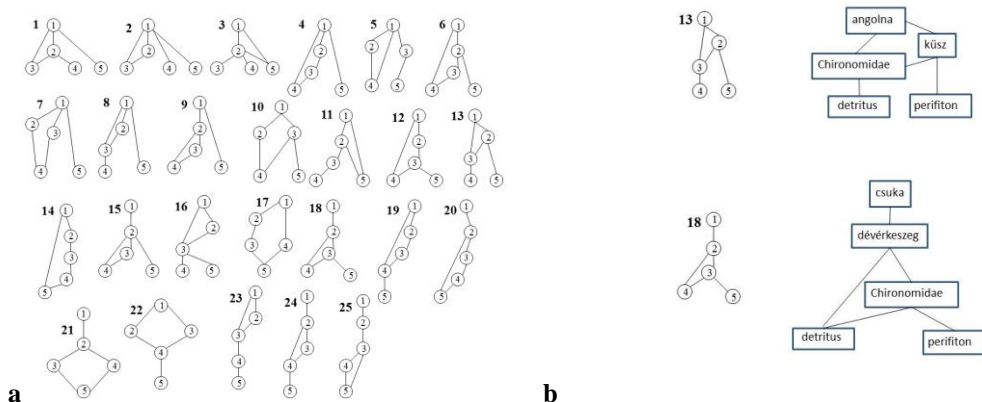
**2. táblázat.** A TI index alapján kiszámolt  $a_{ij}$  kölcsönhatások a  $j$ -edik sorban lévő organizmusnak az  $i$ -edik oszlopban lévőre kifejtett hatását mutatják (zöld: visszacsatolás, sárga: direkt kölcsönhatás, fehér: indirekt kölcsönhatás).

TI3	angolna	bentikus alga	Chironomidae	csuka	detritusz	dévékeszeg	fitoplankton	fogassüllő	garda	géb	kisponty	küsz	Mollusca	nagyponty	perifiton	zooplankton
angolna	0.05	0.01	0.07	0.01	0.02	0.02	0.01	0.03	0.01	0.05	0.02	0.07	0.01	0.01	0.02	0.01
bentikus alga	0.03	0.06	0.08	0.07	0.05	0.11	0.05	0.03	0.02	0.05	0.08	0.04	0.1	0.1	0.05	0.04
Chironomidae	0.26	0.13	0.13	0.09	0.11	0.13	0.04	0.08	0.02	0.44	0.1	0.13	0.07	0.06	0.14	0.04
csuka	0	0.01	0.01	0.06	0.01	0.07	0	0	0	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0
detritusz	0.06	0.07	0.1	0.07	0.07	0.11	0.07	0.07	0.08	0.06	0.1	0.11	0.12	0.12	0.07	0.12
dévékeszeg	0.05	0.13	0.1	0.44	0.1	0.12	0.04	0.03	0.01	0.06	0.05	0.04	0.11	0.05	0.12	0.03
fitoplankton	0.01	0.04	0.02	0.01	0.04	0.03	0.07	0.04	0.07	0.01	0.08	0.03	0.09	0.11	0.03	0.1
fogassüllő	0.03	0.01	0.02	0	0.02	0.01	0.02	0.04	0.01	0.01	0.06	0.07	0.02	0.01	0.02	0.02
garda	0	0	0	0	0.01	0	0.02	0.01	0.06	0	0.01	0.01	0.01	0.02	0.01	0.07
géb	0.02	0.01	0.05	0.01	0.01	0.01	0	0.01	0	0.04	0.01	0.01	0.01	0	0.01	0
kisponty	0.06	0.13	0.1	0.05	0.12	0.06	0.16	0.23	0.08	0.05	0.09	0.08	0.13	0.08	0.13	0.13
küsz	0.25	0.05	0.11	0.04	0.11	0.05	0.05	0.24	0.06	0.08	0.07	0.1	0.1	0.05	0.12	0.11
Mollusca	0.04	0.12	0.05	0.07	0.1	0.11	0.13	0.06	0.04	0.03	0.1	0.09	0.07	0.06	0.05	0.05
nagyponty	0.02	0.1	0.04	0.03	0.09	0.04	0.14	0.03	0.08	0.02	0.05	0.04	0.05	0.07	0.1	0.11
perifiton	0.06	0.05	0.09	0.06	0.05	0.1	0.04	0.05	0.03	0.06	0.08	0.09	0.04	0.1	0.06	0.04
zooplankton	0.04	0.04	0.03	0.01	0.1	0.03	0.16	0.06	0.44	0.02	0.1	0.09	0.05	0.13	0.05	0.12

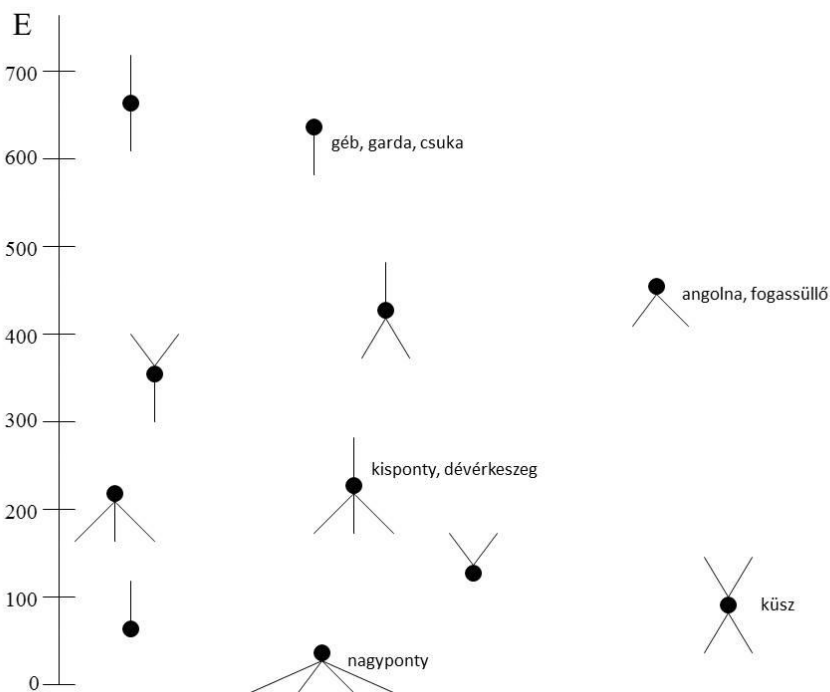


**2. ábra.** A trofikus csoportok között kialakuló kölcsönhatások relatív erőssége (sárga: direkt kölcsönhatás, zöld: visszacsatolás, piros: indirekt kölcsönhatás).

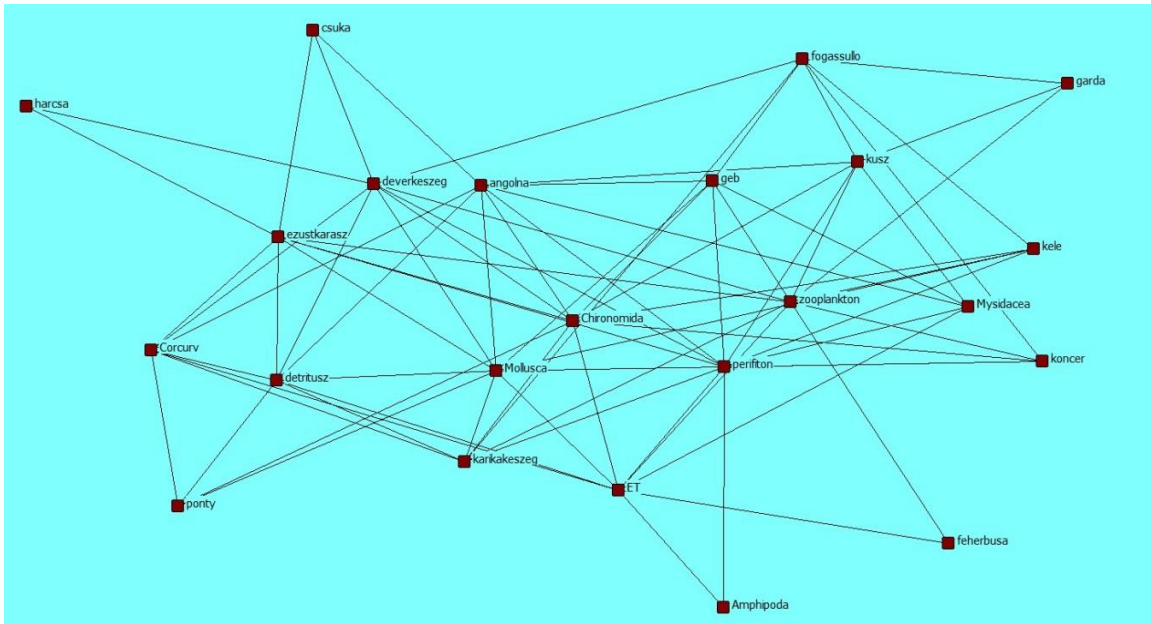
A TI index alapján meghatározott kölcsönhatás-erőségeket a **2. táblázat** mutatja. Az  $a_{ij}$  kölcsönhatás a  $j$ -edik sorban lévő organizmusnak az  $i$ -edik oszlopban lévőre kifejtett hatását jelenti. Zölddel jelöltük a főatlóban látható visszacsatolásokat, egy-egy trofikus csoport indirekt módon önmagára kifejtett hatását. Sárgák a direkt kölcsönhatások (zsákmány-fogyasztó és fogyasztó-zsákmány), fehér háttérrel pedig az indirekt kölcsönhatások láthatóak. Tizenhat trofikus csoport között  $16^2 = 256$  kölcsönhatás képzelhető el. A **2. ábra** azt mutatja, hogy ezek szerkezeti alapon rangsorolva mennyire erősek (a **2. táblázat**  $a_{ij}$  értékeinek rangsora). Látható, hogy szokásos módon a direkt hatások erősebbek az indirekteknél, néhány kivétellel. A legerősebb indirekt kapcsolat (legelső piros oszlop) a Chironomidae – csuka kölcsönhatás, a leggyengébb direkt kölcsönhatás (legutolsó sárga oszlop) pedig a Chironomidae – géb kölcsönhatás.



**3. ábra.** Az 5 gráfpontból és 5 kölcsönhatásból álló nyelő hálózatok lehetséges típusai (a) és két példa ilyen részgráfra (b).



**4. ábra.** Különböző lokális hálózati környezetű gráfponthoz tartozó kihalási esélye és a táplálékhálózat alapján ezeknek megfelelő halfajok. Az  $y$  tengely a szimulált kihalási valószínűséget mutatja.



5. ábra. A nagyobb felbontású táplálékhálózat (BÍRÓ, 2001 nyomán).

3. táblázat. A nagyobb felbontású táplálékhálózat gráfpontjainak topológiai jellemzése a fokszám (D), a közösségi centralitás (BC), a topológiai fontosság (TI) és a topológiai átfedés (TO) alapján.

	D		BC		TI		TO
perifiton	50	perifiton	12.344	perifiton	1.77	angolna	9.35
Chironomida	45.455	zooplankton	11.974	zooplankton	1.69	Chironomida	9.35
Mollusca	45.455	dévérkeszeg	10.23	primér prod.	1.53	C. curvispinum	9.35
zooplankton	45.455	primér prod.	9.162	Chironomida	1.52	detritusz	9.35
angolna	40.909	Chironomida	7.703	Mollusca	1.5	dévérkeszeg	9.35
dévérkeszeg	40.909	ezustkárász	7.406	dévérkeszeg	1.46	primér prod.	9.35
primér prod.	40.909	Mollusca	6.942	angolna	1.35	ezustkárász	9.35
detritusz	36.364	angolna	6.62	ezustkárász	1.31	fogassülő	9.35
ezustkárász	36.364	kűsz	4.303	detritusz	1.18	géb	9.35
C. curvispinum	31.818	fogassülő	3.503	fogassülő	1.12	karikakeszeg	9.35
fogassülő	31.818	karikakeszeg	2.698	kűsz	1.08	kele	9.35
géb	31.818	detritusz	2.538	C. curvispinum	1.04	koncér	9.35
karikakeszeg	31.818	C. curvispinum	2.441	géb	1	kűsz	9.35
kűsz	31.818	géb	2.25	karikakeszeg	0.99	Mollusca	9.35
kele	22.727	kele	1.057	Mysisdacea	0.72	perifiton	9.35
koncér	22.727	koncér	1.057	kele	0.7	zooplankton	9.35
Mysisdacea	22.727	Mysisdacea	0.446	koncér	0.7	Mysisdacea	8.96
ponty	18.182	ponty	0.326	ponty	0.55	ponty	7.33
csuka	13.636	csuka	0.285	garda	0.45	csuka	6.15
garda	13.636	garda	0.153	csuka	0.44	garda	5.33
Amphipoda	9.091	harcsa	0.069	fehérbusa	0.3	harcsa	2.48
fehérbusa	9.091	Amphipoda	0	harcsa	0.3	fehérbusa	2.46
harcsa	9.091	fehérbusa	0	Amphipoda	0.29	Amphipoda	2.09



A szerkezeti vizsgálatok akkor nyernek igazi értelmet, ha a dinamikai viselkedést (működést) segítenek értelmezni vagy előrejelezni (EBENMAN & JONSSON, 2005). Korábbi vizsgálatok alapján jellemezhetjük az egyes gráfpontokhoz tartozó nyelő hálózatok strukturájának megbízhatóságát (JORDÁN & MOLNÁR, 1999). Megállapítható, hogy a hálózat pontjai között különféle megbízhatóságú nyelő részhálózatok fordulnak elő. A **3. ábra** két példát mutat erre: a szerkezet és a megbízhatósági elemzés megjósolhatja a kisebb hálózati modulok stabilitását.

A fogyasztók és csúcsragadozók a lokális hálózati környezetük alapján is jellemezhetőek: a **4. ábra** azt mutatja, hogy Lotka-Volterra dinamikát feltételező szimulációs vizsgálatok (JORDÁN *et al.*, 2002) alapján melyik halfaj kihalási esélyei mekkorák lehetnek (JONSSON *et al.*, 2006). A szimulációk során úgy definiáltuk a kihalási eseményt, hogy egy faj denzitása egy előre meghatározott kritikus érték alá csökken egy adott hosszúságú szimulációs időintervallum alatt. Ennek gyakoriságát 2000 futtatásra határoztuk meg. A kihalási esély természetesen számos paramétertől függ, most kizárólag a hálózat topológiáját és az adott trofikus csoport abban betöltött pozícióját vesszük figyelembe.

Érdeemes megvizsgálni a nagyobb, erősebb felbontású táplálékhálózatot is (**5. ábra**) és megfigyelni az aggregáció hatását. A **3. táblázat** szerint az aggregációtól függetlenül kulcsszereplőnek tűnik a Chironomidae csoport. A Mollusca és főleg a perifiton jelentősége nőtt, ezek a komponensek a fajgazdagabb hálózat szerkezetében fontosabbak.

### **Jövőbeli kutatási irányok**

A fenti táplálékhálózat (BÍRÓ, 2001) kutatása több irányban terjeszthető ki. A felbontás növelése újabb fajok és esetlegesen faj alatti kategóriák megalkotását tenné lehetővé (pl. a fitoplankton csoport felbontása kézenfekvőnek és relevánsnak látszik). Megfelelő paraméterek irodalmi meghatározásával illetve kísérletes kimérésével továbbfejleszhető lenne egy már futó, de kezdetleges szimulációs modell (lásd LIVI *et al.*, 2011). Egy részletgazdag szimulációs modell megalkotásának feltétele, hogy bizonyos biotikus és abiotikus folyamatok paraméterei rendelkezésre álljanak. A Balaton esetében gazdag adatbázisok írják le a fizikai környezetet (pl. fény, TÓTH & HERODEK, 2009; hőmérséklet, FARKAS & HERODEK, 1964; áramlások, PADISÁK, 1985; partmorfológia, BÍRÓ & VÖRÖS, 1990; szél, PADISÁK *et al.*, 1990), egyes abiotikus komponenseket (pl. foszfor, HERODEK & ISTVÁNOVICS, 1986; nitrogén és foszfor, ISTVÁNOVICS *et al.*, 1986), a fitoplankton (PADISÁK *et al.*, 1990; VÖRÖS & PADISÁK, 1991), a zooplankton (G.-TÓTH & P. ZÁNKAI, 1985; G.-TÓTH *et al.*, 1987) és a különböző halfajokat (pl. BÍRÓ & VÖRÖS, 1990; BÍRÓ & B. MUSKÓ, 1995). A demográfiai viszonyokról (koreloszlás, BÍRÓ & VÖRÖS, 1990), trofikus interakciókról (BÍRÓ & VÖRÖS, 1990; SPECZIÁR *et al.*, 1997), kompetitív viszonyokról (BÍRÓ *et al.*, 1991; BALOGH *et al.*, 2008), térbeli variabilitásról (HAJNAL & PADISÁK, 2008) és egyes környezeti változókról (pl. hőmérséklet, FARKAS & HERODEK, 1964) szintén rendelkezésre állnak a modellépítéshez elegendő adatok.

Egy ilyen modell, amennyiben már elegendően realiztikus, különféle zavarási scenáriók tesztelését (érzékenység-elemzését) tenné lehetővé (pl. túlhalászás, VASAS *et al.*, 2007, vagy invazív fajok megjelenése). A szimulációk egy más jellegű alkalmazása a prediktív modellek jóslatainak kísérletes (pl. mezokozmosz) tesztelése lehetne. A térbeli kiterjesztés tájökölógiai folyamatok kutatását segítené, illetve a táplálékhálózatnak magának is érdemes lenne megalkotni valamilyen térsorozatát (alapesetben két verziót: keleti és nyugati medence). A térbeli folyamatok és a demográfiai parametrizálás együt-

tesen pedig lehetővé tenné hierarchikus hálózati modellek megalkotását (JORDÁN & JÖRGENSEN, 2012).

### **Köszönetnyilvánítás**

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.

### **Irodalom**

- BALOGH, C., I. B. MUSKÓ, L. G.-TÓTH. & L. NAGY, 2008. Quantitative trends of zebra mussels in Lake Balaton (Hungary) in 2003–2005 at different water levels. *Hydrobiologia* **613**:57–69.
- BÍRÓ, P., 1977. Effects of exploitation, introductions, and eutrophication on percids in Lake Balaton. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**:1678-1683.
- BÍRÓ, P., 1997. Temporal variation in Lake Balaton and its fish populations. *Ecology of Freshwater Fish* **6**:196-216.
- BÍRÓ P., 2001. A Balaton halállományának anyagforgalmi szerepe és hosszú távú változásai. In: VIZI E. Sz. (ed.) Székfoglalók a Magyar Tudományos Akadémián. Magyar Tudományos Akadémia, Budapest: 241-286.
- BÍRÓ, P. & L. VÖRÖS, 1982. Relationships between phytoplankton and fish yields in Lake Balaton. *Hydrobiologia* **97**:3-7.
- BÍRÓ, P. & L. VÖRÖS, 1990. Trophic relationships between primary producers and fish yields in Lake Balaton. *Hydrobiologia* **191**:213-221.
- BÍRÓ, P., S. E. SADEK & G. PAULOVITS, 1991. The food of bream (*Abramis brama* L.) in two basins of Lake Balaton of different trophic status. *Hydrobiologia* **209**:51-58.
- BÍRÓ, P. & I. B. MUSKÓ, 1995. Population dynamics and food of bleak (*Alburnus alburnus* L.) in the littoral zone of Lake Balaton, Hungary. *Hydrobiologia* **310**:139-149.
- BOND, W. J., 1994. Keystone species. In: SCHULZE, E. D. & H. A. MOONEY (eds) *Biodiversity and ecosystem function*. Springer, Berlin.
- BORGATTI, S. P., M. G. EVERETT & L. C. FREEMAN, 2002. *Ucinet for Windows: Software for social network analysis*. Harvard: Analytic Technologies.
- BROSE, U., E. L. BERLOW & N. D. MARTINEZ, 2005. Scaling up keystone effects from simple to complex ecological networks. *Ecology Letters* **8**:1317-1325.
- CHAVEZ, F. P., J. RYAN, S. E. LLUCH-COTA & C. M. NIQUEN, 2003. From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* **299**:217-221.
- CHRISTENSEN, V. & C. J. WALTERS, 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling* **172**:109-139.
- COHEN, J. E., 1978. *Food Webs and Niche Space*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- DUNNE, J. A., R. J. WILLIAMS & N. D. MARTINEZ, 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* **5**:558-567.
- EBENMAN, B. & T. JONSSON, 2005. Using community viability analysis to identify fragile systems and keystone species. *Trends in Ecology and Evolution* **20**:568-575.

- FARKAS, T. & S. HERODEK, 1964. The effect of environmental temperature on the fatty acid composition of crustacean plankton. *Journal of Lipid Research* **5**:369-373.
- GODFRAY, H. C. J., O. T. LEWIS & J. MEMMOTT, 1999. Studying insect diversity in the tropics. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **354**:1811-1824.
- G.-TÓTH, L. & N. P. ZÁNKAI, 1985. Feeding of *Cyclops vicinus* (Uljanin) (Copepoda: Cyclopoida) in Lake Balaton on the basis of gut content analyses. *Hydrobiologia* **122**:251-260.
- G.-TÓTH, L., N. P. ZÁNKAI & O. M. MESSNER, 1987. Alga consumption of four dominant planktonic crustaceans in Lake Balaton (Hungary). *Hydrobiologia* **145**:323-332.
- HAJNAL, E. & J. PADISÁK, 2008. Analysis of long-term ecological status of Lake Balaton based on the ALMOBAL phytoplankton database. *Hydrobiologia* **599**:227-237.
- HANNON, B., 1973 The structure of ecosystems. *Journal of Theoretical Biology* **41**: 535-546.
- HERODEK, S. & V. ISTVÁNOVICS, 1986. Mobility of phosphorus fractions in the sediments of Lake Balaton. *Hydrobiologia* **135**:149-154.
- ISTVÁNOVICS, V., L. VÖRÖS, S. HERODEK, L. G.-TÓTH & I. TÁTRAI, 1986. Changes of phosphorus and nitrogen concentration and of phytoplankton in enriched lake enclosures. *Limnology and Oceanography* **31**:798-811.
- JONSSON, T., P. KARLSSON & A. JONSSON, 2006. Food web structure affects the extinction risk of species in ecological communities. *Ecological Modelling* **199**: 93-106.
- JORDÁN, F., 2009. Keystone species in food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, series B*, **364**:1733-1741.
- JORDÁN, F. & I. MOLNÁR, 1999. Reliable flows and preferred patterns in food webs. *Evolutionary Ecology Research* **1**:591-609.
- JORDÁN, F., I. SCHEURING & G. VIDA, 2002. Species positions and extinction dynamics in simple food webs. *Journal of Theoretical Biology* **215**:441-448.
- JORDÁN, F., W.-C. LIU & F. J. F. VAN VEEN, 2003. Quantifying the importance of species and their interactions in a host-parasitoid community. *Community Ecology* **4**:79-88.
- JORDÁN, F., Zs. BENEDEK & J. PODANI, 2007. Quantifying positional importance in food webs: a comparison of centrality indices. *Ecological Modelling* **205**:270-275.
- JORDÁN, F., W.-C. LIU & Á. MIKE, 2009. Trophic field overlap: a new approach to quantify keystone species. *Ecological Modelling* **220**:2899-2907.
- JORDÁN, F. & S. E. JÖRGENSEN (eds.) 2012. *Models of the ecological hierarchy from molecules to the ecosphere*. Elsevier, Amsterdam.
- JUHOS, S. & L. VÖRÖS, 1998. Structural changes during eutrophication of Lake Balaton, Hungary, as revealed by the Zipf-Mandelbrot model. *Hydrobiologia* **369/370**:237-242.
- KUTAS, T. & S. HERODEK, 1987. Effects of load reductions on the water quality of a large shallow lake. *Ecological Modelling* **39**:85-99.
- LIBRALATO, S., V. CHRISTENSEN & D. PAULY, 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling* **195**: 153-171.
- LIVI, C.M., F. JORDÁN, P. LECCA & T. A. OKEY, 2011. Identifying key species in ecosystems with stochastic sensitivity analysis. *Ecological Modelling* **222**:2542-2551.
- MONTOYA, J. M. & R. V. SOLÉ, 2002. Small world patterns in food webs. *Journal of Theoretical Biology* **214**: 405-412.

- ORTIZ, M., R. LEVINS, L. CAMPOS, F. BERRIOS, F. CAMPOS, F. JORDÁN, B. HERMOSILLO, J. GONZALEZ & F. RODRIGUEZ, 2013. Identifying keystone trophic groups in benthic ecosystems: implications for fisheries management. *Ecological Indicators* **25**:133-140.
- PADISÁK, J., 1985. Population dynamics of the freshwater dinoflagellate *Ceratium hirundinella* in the largest shallow lake of Central Europe, Lake Balaton, Hungary. *Freshwater Biology* **15**:43–52.
- PADISÁK, J., L. G.-TÓTH, & M. RAJCY, 1990. Stir-up effect of wind on a more-or-less stratified shallow lake phytoplankton community, Lake Balaton, Hungary. *Hydrobiologia* **191**:249-254.
- PADISÁK, J. & C. S. REYNOLDS, 1998. Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokaryotes. *Hydrobiologia* **384**:41–53.
- PIMM, S. L., 1980. Food web design and the effect of species deletion. *Oikos* **35**: 139-149.
- SCOTTI, M., J. PODANI & F. JORDÁN, 2007. Weighting, scale dependence and indirect effects in ecological networks: a comparative study. *Ecological Complexity* **4**: 148-159.
- SOMLYÓDY, L., 1982. Modelling a complex environmental system: the Lake Balaton study. *Mathematical Modelling* **3**:181-502.
- SPECZIÁR, A., L. TÖLG & P. BÍRÓ, 1997. Feeding strategy and growth of cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton. *Journal of Fish Biology* **51**:1109–1124.
- TÓTH, V. R. & S. HERODEK, 2009. A simple incubation tank for photosynthesis measurements with six light intensities. *Ann. Limnol. - Int. J. Lim.* **45**:195–202.
- VALENTINI, R. & F. JORDÁN, 2010. CoSBiLab Graph: the network analysis module of CoSBiLab. *Environmental Modelling and Software* **25**:886-888.
- VASAS, V., C. LANCELOT, V. ROUSSEAU & F. JORDÁN, 2007. Eutrophication and overfishing in temperate nearshore pelagic food webs: a network perspective. *Marine Ecology Progress Series* **336**:1-14.
- VÖRÖS, L. & J. PADISÁK, 1991. Phytoplankton biomass and chlorophyll-a in some shallow lakes in central Europe. *Hydrobiologia* **215**:111-119.
- VÖRÖS, L., K. V.-BALOGH & S. HERODEK, 1996. Microbial food web in a large shallow lake (Lake Balaton, Hungary). *Hydrobiologia* **339**:57-65.
- WASSERMANN, S. & K. FAUST, 1994. *Social Network Analysis*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

*Érkezett: 2014. október 10*  
*Javítva: 2014. november 07*  
*Elfogadva: 2014. november 10*