

A TOKALAKÚAK BIOLÓGIÁJA ÉS TENYÉSZTÉSE

Szerkesztők: Urbányi Béla és Horváth Ákos

2019



Készült Gödöllőn, 2019. decemberében

Szerkesztők: Urbányi Béla és Horváth Ákos

Közreműködő szerzők:

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

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

Mézes Miklós
Staszny Ádám
Szabó Tamás
Urbányi Béla
Weiperth András

Szakmai lektor: Pintér Károly

Kiadja a Szent István Egyetem megbízásából:

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

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

Tartalomjegyzék

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

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

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

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

11.1. A világ toktenyésztése	167
11.1.1. Kína toktenyésztése	169
11.2. Kaviártermelés	171
11.3. Technológiai fejlesztés	174

12. A tokalakúak betegségei és parazitái **179**

Hoitsy Márton

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

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

Ábrák jegyzéke

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

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

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

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

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

Táblázatok jegyzéke

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

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

1. fejezet

Rendszertan és evolúció

Müller Tamás és Staszny Ádám

A halak fejlődéstörténeti rendszertana vagy osztályozása nem egy merev rendszer, jelenleg is folyamatosan változik, elsősorban az új molekuláris filogenetikai vizsgálatok eredményeképpen. Az alapvető problémát az jelenti, hogy az elmúlt 50 év során a kutatók különböző mértékben támaszkodtak mélyen gyökerező anatómiai koncepciókra, gyakran a taxonokat összekapcsolva önkényes csoportosításokkal olyan osztályozási keretrendszer(eket) állítottak fel, melyben a genetikai vizsgálatok és azok eredményei csak kiegészítő-alátámasztó jelleggel érvényesültek. A halak rendszertanának két fő forrása, amelyet gyakran használnak a halak osztályozásában JS Nelson (2016): *Fishes of the World* és W. Eschmeyer (2016): *Catalog of Fishes* alapmunkái voltak, azonban ezek nem tudták egy mindent átfogó filogenetikai keretbe foglalni a rokonsági kapcsolatokat, kapcsolatrendszereket. A csontos halak első kifejezett molekuláris filogenetikai eredmények alapján történő osztályozását 2013-ban tették közzé, amit 2017-ben az újabb eredmények beépítésével frissítettek.

A tokalakúak rendje (*Acipenseriformes*) különleges helyet foglal el a halak evolúciójára vonatkozó levezetésekben, sok tekintetben a csoport filogenetikai vizsgálata még jelenleg sem teljesen tisztázott. Nincs egyetértés például arra vonatkozólag, hogy a legnagyobb fajgazdagsággal rendelkező *Acipenser* genus monofiletikusnak¹ tekinthető-e, vagy polifiletikusnak² (lásd a 6. genetikai fejezetet). Az összehasonlító osteologia³ jelenleg abban nyújt segítséget, hogy a fosszilis maradványok és a már kipusztult családok figyelembevételével a rend kialakulását, a kialakulás körülményeit jobban meg-

¹közös rendszertani őstől származás

²több őstől való származás

³a csontok anatómiája a csontokkal és szerkezetükkel foglalkozó tudomány

ismerhessük. A helyzetet bonyolítja, hogy a nagyszámú fosszilis maradvány ellenére az osztályba sorolást – valamint a filogenetikai leszármazási utakat rendkívüli módon megnehezíti, hogy a fajok könnyen hibridizálódnak/hibridizálódtak, valamint fajon belül-, illetve az ontogenetikus fejlődés⁴ során nagyon eltérő formák is előfordulhatnak, akár ugyanazon földrajzi elterjedési területen belül.

A Földünkön jelenleg előforduló összesen 27 tokfajt az alábbi taxonómiai rendszerbe sorolják:

Gerincesek törzse (Vertebrata),

Állkapcsosok altörzse (Gnathostomata),

Csontos vázúak ágazata (Osteognathostomata),

Sugarasúszójú halak főosztálya (Actinopterygii),

Valódi sugarasúszójúak osztálya (Actinopteri),

Porcos ganoidok infraclassis/alosztályága (Chondrostei).

A tokalakúak rendje (Acipenseriformes) négy családot foglal magába, a tokféléket (Acipenseridae) és a kanalastokféléket (Polyodontidae), valamint két, már kipusztult családot: Chondrosteidae†, Errolichthyidae vagy Peipiaosteidae†.

A sugarasúszójú halakra jellemző, hogy az úszókat már úszósugarak támasztják (szemben a nyálkahalakkal, ahol csak úszószegély található, vagy a porcos halakkal, ahol szarupálcák merevítik az úszókat), amik lehetnek kemény vagy lágy úszósugarak. Közös jellemzőik, hogy ganoid vagy elasmoid pikkely⁵ borítja testüket, a szájban úgynevezett egyszerű szerkezetű acrodont fogak⁶ lehetnek, általában van úszóhólyagjuk. Korábban úgy tartották, hogy az osztóeres kúp (*conus arteriosus*) jelenléte a szívkamra és az aortahagyma (*bulbus arteriosus*) között különálló szegmensként szintén jellemző a sugarasúszójú halakra (porcos halak esetében sokkal fejlettebb), azonban a jelenlegi ismereteink szerint csökevényes módon minden csontos halfajban anatómiailag kimutatható. A filogenetikai vizsgálatok alapján a sugarasúszójú halak főosztálya a földtörténeti korszakot tekintve a Devon korban váltak szét; Cladistia és az Actinopteri osztályokra (1.1 ábra). A Cladistia osztályba jelenleg a sokúszós csuka alakúak rendje (Polypteriiformes) tartozik, egyetlen családdal (Polypteridae), 2 nemmel és minösszesen 11 fajjal. Majd az Actinopteri alosztálya a Karbon korban a porcos vérteshalak/félcsonthalak/porcos ganoidok alosztályágra (Chondrostei) és

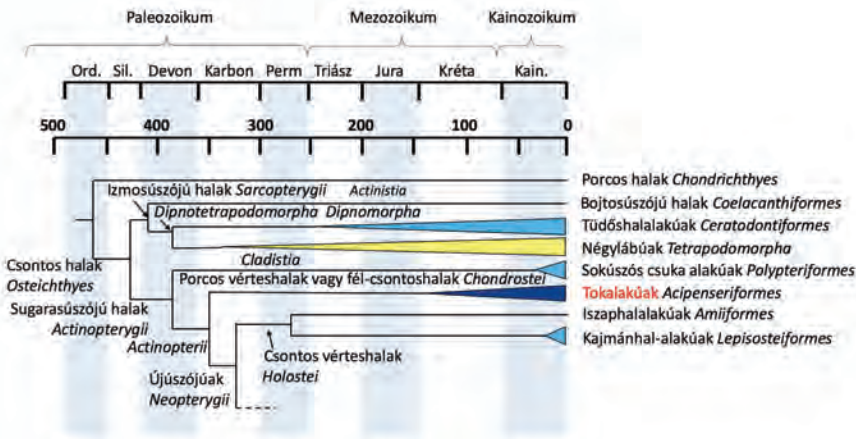
⁴egyedfejlődéssel/egyéni fejlődéssel kapcsolatos

⁵ganoid pikkely: merev, fényes, belül egy csontlemez adja az alapját, melyet kívülről kemény ganoinréteg borít, pl. tokalakúakon.

elasmoid pikkely: szabálytalan v. rombusz alakú, hajlékony csontlapocskák, melynek 60%-a szerves, 40%-a szervetlen anyagokból áll.

⁶csont szélére ránőtt fogak, nincs gyökerük

az újjászójúakra (Neoptergii) váltak szét (1.1 ábra). A porcos ganoidok (Chondrostei) alosztályágra jellemző a többé-kevésbé csontos váz, a ganoid pikkelyek, vagy az azokból kialakuló csontlemezek⁷, a részaránytalan úgynevezett heterocerk farokúszó, a spiraculum megléte⁸, a bél spirális redője. Bár a tokalakúak a csontos halak közé tartoznak (a fosszilis alakoknak csontos váza volt), vázuk többnyire porcos – a csontosodás hiánya másodlagos jelenség.



1.1. ábra. Tokalakúak rendszertani kapcsolódása a többi nagyobb ősi típusú (ordinális, szubordinális) taxon csoportokkal a kialakulásuk függvényében (Betancur-R et al (2017) alapján módosítva. A fordított háromszögek a fajgazdagságot jelölik (világoskék 1-20 faj, a sötét kék 21-50 faj), a sárga >1000 faj; Ord.: Ordovicium, Sil.: Szilur, Kain.: Kainozoikum).

Az Acipenseriformes rendbe tartozó fosszilis maradványok (Késői Kréta kor, 99,6-65,5 millió évvel ezelőtt) általános testfelépítése erősen hasonlított a jelenleg is élő mindkét család fajaira. A valaha élt és a recens fajok is igazolják a rend holartikus elterjedést⁹. Filogenetikailag a paleozoikum (542-251 millió évvel ezelőtt) és a korai mezozoikum kori (251-200 millió évvel ezelőtt) tokalakúak közötti kapcsolatok nem egyértelműek, de a legtöbb kutató egyetért abban, hogy az úgynevezett Paleonisciform kipusztult nem-újjászós halakból származnak. A rendbe tartozó még létező családok

⁷vagy más néven vérték, amelyből eredeztethető vérteshalak elnevezés

⁸páros fecskendőnyílás

⁹A holarktikus faunaterület (Holarktis) az északi faunabirodalom (Arctoge) részeként Eurázsia északi felét és Észak-Amerikát foglalja magába.

(Acipenseridae, Polyodontidae) jellemzését lásd későbbi fejezetekben (XY fejezet). A kipszultult családok közül a †Chondrosteidae fajait Angliában és Németországban találták meg a kora jura-kori (liász, 176-200 millió év) rétegekben. Nagyfokú hasonlóságot mutattak az Acipenseridae családdal (álkapocs szerkezet, pikkelyezettség, csontosodás mértéke), emiatt egyesek testvércsoportnak tekintik a két családot, más kutatók viszont élesen vitatják ezt. A †Peipiaosteidae család fajait a késő jura-kori (malm, 145-161 millió évvel ezelőtt) és a korai kréta-kori (145,5-99,6 millió évvel ezelőtt) rétegekben találták meg, elsősorban Észak-Kínában, Oroszországban, Mongóliában. A fosszilis anyagok vizsgálata alapján – különböző szerzők besorolása szerint – morfológiailag 2-4 nemre bontják. A jelenkori Acipenseriformes fajlistát és a fajok elterjedését az 1.1 táblázat és 1.2 ábra mutatja be.



1.2. ábra. A tokalakúak rendjébe tartozó fajok természetes elterjedése (Billard és Lecointre (2001) nyomán módosítva)

1.1. táblázat. Tokalakúak rendjébe tartozó fajlista természetes elterjedési területükkel (Billard és Lecointre (2001) nyomán módosítva).

Tudományos név	Magyar név	Földrajzi elterjedés
<i>P. fedtschenkoï</i> (Kessler, 1872)	szír-darjai tok	Szír-darja
<i>P. hemanni</i> (Kessler, 1877)	törpe tok	Aral, Amu-darja
<i>Psephurus gladius</i> (Martens, 1862)	kardorrú tok	Jangce
<i>S. suttkusi</i> (Williams and Clemmer, 1991)	alabamai tok	Alabama, Mississippi
<i>A. dabryanus</i> (Duméril, 1877)	jangcei tok	Kína, Jangce, Korea
<i>A. sturio</i> (Linnaeus, 1758)	közönséges tok	Európa, Észak-Afrika
<i>H. dauricus</i> (Georgi, 1775)	szibériai viza	Amur folyó, Japán
<i>P. kaufmanni</i> (Bogdanov, 1874)	amu-darjai tok	Aral, Amu-darja
<i>S. albus</i> (Forbes and Richardson, 1905)	sápadt tok	Mississippi, Missouri
<i>A. nudiventris</i> (Lovetzky, 1828)	sima tok	Kaszpi-, Fekete-, Azovi-tenger (Aral tó)
<i>A. sinensis</i> (Gray, 1834)	kínai tok	Jangce, Pearl folyó, Korea, Japán
<i>A. schrenki</i> (Brandt, 1869)	amuri tok	Amur folyó, Ohotszki- és Japán-tenger
<i>A. mikadoi</i> (Hilgendorf, 1892)	japán tok	Csendes-óceán északnyugati része
<i>A. gueldenstaedtii</i> (Brandt, 1833)	vágótok	Kaszpi-, Fekete-, Azovi-tenger
<i>A. stellatus</i> (Pallas, 1771)	sőregtok	Kaszpi-, Fekete-, Azovi-tenger
<i>A. persicus</i> (Borodin, 1897)	perzsa tok	Kaszpi-, Fekete-tenger
<i>Polyodon spathula</i> (Walbaum, 1792)	lapátorrú tok	Mississippi medence
<i>S. platorhynchus</i> (Rafinesque, 1820)	kanálorrú tok	Mississippi, Missouri
<i>A. brevirostrum</i> (Lesueur, 1818)	rövidorrú tok	Floridától Új-Brunswickig (Kanada)
<i>A. fulvescens</i> (Rafinesque, 1817)	tavi tok	Nagy Tavak és Dél-kanadai tavak
<i>A. medirostris</i> (Ayres, 1854)	zöld tok	Csendes-óceán északi része
<i>A. ruthenus</i> (Linnaeus, 1758)	kecsege	Európa, volt szovjet tagköztársaságok, amelyek a Kaszpi-, Fekete-, és Azovi-tengerrel határosak
<i>A. baerii</i> (Brandt, 1869)	lénai (szibériai) tok	Szibéria, sarkvidék
<i>A. naccarii</i> (Bonaparte, 1836)	adriai tok	Adriai-tenger, Pó, Adige (folyó), Földközi-tenger
<i>A. oxyrinchus</i> (Mitchill, 1814)	atlanti tok	Mexikói-öböl, Hamilton/Fundi-öböl
<i>A. transmontanus</i> (Richardson, 1836)	fehér tok	Atlanti óceán északkeleti

